

## APPORT DES ODONATES À L'ENDOCRINOLOGIE DES INSECTES : RÉTROSPECTIVE HISTORIQUE

F. SCHALLER

Laboratoire de Biologie générale et UA-CNRS N° 672,  
Université Louis Pasteur, 12, rue de l'Université, F-67000 Strasbourg

THE ROLE OF ODONATA IN INSECT ENDOCRINOLOGY : A HISTORICAL RETROSPECTIVE VIEW. — The groundwork of insect endocrinology was laid in 1934 by V. B. WIGGLESWORTH (*Q. Jl microsc. Sci.* 77 : 191-222) following his studies on the development and growth of a blood-sucking bug. Later works confirmed the role of endocrine glands in hormonal mechanisms that preside over the growth and metamorphosis of the silkworm. Eventually, such research was extended to most of the insect orders. Among these, Odonata gave rise to a preliminary experimental work which remained without any follow-up although many anatomohistological studies on the endocrine glands of these insects have provided reliable foundations for such work. 1957 saw the beginning of a study on the hormonal control over the postembryonic development of *Aeshna cyanea*, concerning : — (1) ventral glands (VG), equivalent to prothoracic glands of other insects, responsible for moulting and metamorphosis ; — (2) the corpora allata (CA) whose secretory activity ensures the maintaining of the larval character of moulting ; — (3) the pars intercerebralis (PI), a group of neurosecretory brain cells whose hormonal factor stimulates the activity of VG. These three main axes were the starting point of a series of work on *Aeshna cyanea* performed by an enlarged research team which got together from 1962 onwards. In this context a number of works should be quoted, research focusing on : — (1) ecdysone, the hormone produced by VG (hormonal level in the blood, metabolism, biosynthesis and biological activity of ecdysone) ; — (2) the juvenile hormone produced by CA, which acts as an inhibiting factor of metamorphosis ; — (3) works on the brain, in which PI is situated, and other sites of secretory cells (cytology, in vitro culture, control of diapause and moulting by the brain neurohormone). In addition, each member of the research team paid particular attention to a special field : cellular activity of regeneration nidi in the midgut, ocular growth and development of the optic lobes, morphogenesis of the male copulatory apparatus, PI-VG interrelation during larval moulting and metamorphosis. Since 1962, this research has

given rise to 90 publications whose main part is specially devoted to endocrinology. Finally, attention should be drawn to works performed in India concerning neurosecretory phenomena in an Anisopteron, *Orthetrum chrysis* (about ten publications since 1974).

## INTRODUCTION

### DÉCOUVERTE DES HORMONES

L'existence, dans le règne animal, de sécrétions internes hormonales a été pressentie il y a plus d'un siècle. Ce sont BROWN-SEQUARD & D'ARSONVAL (1891) qui en ont donné la première définition en les qualifiant de «produits spéciaux qui pénètrent dans le sang et viennent influencer, par l'intermédiaire de ce liquide, les autres cellules ou éléments anatomiques de l'organisme».

Mais ce n'est qu'à partir du début du XX<sup>e</sup> siècle que la science des hormones, l'endocrinologie, commence à progresser à pas de géant. BAYLISS & STARLING (1902) découvrent la sécrétine et créent pour elle l'appellation d'hormone (du grec ὁρμῶν, j'excite), car cette substance, émise par le duodénum au contact du suc gastrique acide, excite, c'est-à-dire stimule, l'excrétion du suc pancréatique et de la bile.

À l'ère physiologique de l'endocrinologie allait succéder bientôt l'ère biochimique, couronnée par la détermination de la structure des hormones, puis par leur synthèse comme ce fut le cas, par exemple, des hormones sexuelles des Vertébrés. Alors que la découverte de la folliculine ovarienne des Mammifères remonte au début des années vingt (ALLEN & DOISY, 1923), un de ses composants principaux, l'oestrone, qui est la première hormone femelle connue, est isolée en 1929 et synthétisée en 1948.

### FONCTION, ORIGINE ET NATURE CHIMIQUE DES HORMONES

D'une manière générale, une hormone doit être considérée comme une substance chimique bien définie dont le rôle est de contrôler à distance, par l'intermédiaire de la circulation où elle se répand, l'activité de certains tissus ou organes, électivement sensibles à son influence, que l'on appelle effecteurs. Ceux-ci, connus encore sous le nom d'organes-cibles, effectuent le travail commandé par le messenger chimique qu'est l'hormone.

Toute sécrétion hormonale tire son origine d'un organe ou d'un ensemble de cellules, seuls aptes à l'élaborer. Il existe, à cet égard, deux sources distinctes de production d'hormones. Le premier type est formé par les glandes dites à sécrétion interne, car privées de conduits évacuateurs propres, qui déversent directement leur produit dans le milieu intérieur. Au deuxième type appartiennent des cellules ou groupes de cellules nerveuses particulières, dites neurosécrétrices, qui produisent des substances, les neurohormones, déversées elles aussi dans le sang. En raison de leur origine, les cellules neurosécrétrices ont un rôle de médiateur entre le système

nerveux et le système hormonal, notamment lorsque les neurohormones interviennent dans la commande et la régulation de mécanismes endocriniens variés.

Au point de vue chimique on peut distinguer parmi les hormones quatre groupes de substances différentes dont la nature est cependant sans relation avec leur fonction :

1. Les hormones protéiques qui comprennent, à côté des différentes neurohormones, la sécrétine, l'insuline, etc.
2. Les hormones stéroïdes sont représentées par les hormones sexuelles des Vertébrés et par l'hormone de mue des arthropodes.
3. Les hormones dérivées d'acides aminés, comme la thyroxine ou hormone thyroïdienne.
4. Les hormones de nature terpénique (dérivées de l'isoprène), telle l'hormone juvénile des Insectes.

#### LES PREMIERS TRAVAUX SUR LES HORMONES D'INSECTES

Pendant plus d'un quart de siècle nos connaissances des mécanismes endocriniens et de la nature des hormones ont entièrement reposé sur des recherches effectuées chez les Vertébrés. Les travaux entrepris dans la même direction sur divers Invertébrés, notamment les insectes, sont restés longtemps isolés et sans fondement valable. Seules font exception les recherches de KOPEČ (1922) sur la métamorphose des lépidoptères dont les résultats n'apportaient cependant pas de démonstration suffisamment claire pour entraîner la conviction de ses contemporains.

L'endocrinologie des insectes n'a été véritablement fondée qu'en 1934 par WIGGLESWORTH à la suite de son mémoire magistral traitant des facteurs responsables de la croissance et du développement de la punaise hématophage *Rhodnius prolixus*. Les conclusions apportées par celui que l'on a appelé le père de l'endocrinologie des insectes sont basées sur des expériences de parabiose particulièrement démonstratives, mettant en communication le milieu intérieur d'individus d'état physiologique différent. Il convient de remarquer que chez les insectes les hormones, une fois déversées dans le milieu intérieur ou hémolymphe (terme que l'on préfère à celui de sang), sont véhiculées non par un appareil circulatoire clos, mais dans un système de lacunes ménagées entre les organes. Les différents organes-cibles baignent donc directement dans l'hémolymphe où circulent les hormones. Ainsi WIGGLESWORTH a établi de manière indiscutable que la mue, la métamorphose et l'activité génitale de cet Hémiptère sont contrôlés par des mécanismes de nature hormonale.

Par la suite, divers auteurs, travaillant sur les insectes les plus variés, ont cherché à confirmer et à généraliser les résultats de WIGGLESWORTH. De plus, il s'est avéré que de nombreux autres processus physiologiques, tels que la diapause, l'adaptation chromatique, l'équilibre hydrique, etc. sont également placés sous contrôle hormonal.

Progressivement, on parvenait à déceler l'origine glandulaire des diverses hormones d'insectes. L'activité des corps allates, glandes céphaliques reconnues par WIGGLESWORTH comme la source d'un facteur inhibiteur de la métamorphose qu'il appela hormone juvénile, a été confirmée par BOUNHIOL (1938) grâce à l'utilisation, chez divers papillons, de méthodes chirurgicales d'une grande précision. Par contre, les efforts pour mettre en évidence la source de l'hormone de mue sont restés longtemps sans résultat. WIGGLESWORTH, en 1947 encore, dans la troisième édition de son traité de physiologie des insectes, envisage au moins cinq tissus ou organes possibles, tout en insistant sur l'importance du cerveau dans la réalisation de la mue nymphale des papillons.

Cependant, dès 1940, FUKUDA montrait pour la première fois le rôle de la glande appelée prothoracique chez le ver à soie (car logée dans cette partie du corps) en tant que source de l'hormone de mue. À ce sujet, il convient de noter que les obstacles apportés aux relations scientifiques internationales par le conflit mondial expliquent le retard dans la diffusion de cette découverte. C'est enfin à WILLIAMS (1946) que revient le mérite, à la suite de ses travaux sur la diapause nymphale d'un lépidoptère, d'avoir démontré la part prise par un groupe de cellules neurosécrétrices du cerveau dans le contrôle de la mue. À partir de ce moment on a clairement saisi que ce processus nécessite un mécanisme hormonal en deux temps dans lequel intervient en premier lieu une neurohormone cérébrale relayée ensuite par l'hormone de mue. À part les résultats apportés par les auteurs précités sur les lépidoptères, rares ont été les recherches ayant fourni, à la même époque, des conclusions aussi nettes dans d'autres groupes d'insectes (orthoptères, phasmides, blattides, diptères).

#### MÉTHODES DE MISE EN ÉVIDENCE DES ACTIONS HORMONALES

À la suite des travaux de ces précurseurs, il se dégageait peu à peu un schéma général des facteurs hormonaux réglant les processus de croissance et de métamorphose. Ce schéma, valable pour l'ensemble des insectes, peut se résumer de la manière suivante (WIGGLESWORTH, 1954). Le cerveau renferme dans sa partie médiane postérieure, appelée pars intercerebralis, des cellules neurosécrétrices dont les axones, après leur sortie du cerveau, se terminent dans les corps cardiaques, un organe neurohémal d'où la neurohormone cérébrale est libérée dans le milieu intérieur. Celle-ci stimule la glande prothoracique en lui faisant sécréter l'hormone de mue. Lorsque l'hormone de mue agit seule sur l'organe-cible, constitué par les cellules épidermiques et leurs dérivés, ces cellules produisant, au cours de la mue, une cuticule de type adulte. Le tégument, ainsi que l'ensemble des organes de l'insecte, subit la métamorphose. Mais quand l'hormone de mue agit en présence de l'hormone juvénile, sécrétée par les corps allates, les cellules épidermiques produisent une cuticule caractéristique de la larve. Dans ce cas le tégument et les divers organes conservent le type larvaire.

Une remarque générale concerne les techniques opératoires utilisées dans la recherche endocrinologique. La méthode classique de mise en évidence de la

fonction d'une glande, supposée être de nature endocrine, est celle de son extirpation par la voie chirurgicale. Si l'intervention a provoqué une modification dans la physiologie du sujet opéré, la réimplantation de cette glande dans la cavité générale de ce dernier doit être suffisante pour rétablir la fonction momentanément perturbée.

C'est de cette manière que BOUNHIOL avait procédé pour démontrer le rôle des corps allates dans la métamorphose. Par contre, la démonstration de l'activité de la glande prothoracique dans le processus de la mue, telle que l'avait apportée FUKUDA, reposait sur une méthode indirecte ne répondant pas aux critères énoncés plus haut. En raison de la structure diffuse de la glande prothoracique, cet auteur avait eu recours, non pas à son ablation, mais à sa mise hors circuit par la pose en travers du corps de la chenille d'une ligature à l'aide d'un fin fil de soie. Ainsi la partie antérieure de l'animal abritant la glande de mue se trouvait isolée de la partie postérieure. Celle-ci, soustraite à l'activité glandulaire, ne subissait donc pas la mue. Pour rétablir ce processus il suffisait d'y implanter un fragment de tissu renfermant les éléments de la glande prothoracique. La plupart des démonstrations expérimentales de WILLIAMS reposaient également sur l'utilisation de méthodes indirectes, telles l'association en parabiose de fragments de nymphes, la ligature de chenilles, la décérébration totale, etc., toutes opérations qui, cependant, n'enlèvent rien au mérite de leur auteur.

La première démonstration expérimentale, par la voie directe, de l'activité des glandes productrices de l'hormone de mue a été obtenue sur la larve de *Aeshna cyanea*. En effet, c'est à DEROUX-STRALLA (1948 b) que revient le mérite d'avoir réussi l'ablation élective des glandes de mue, appelées glandes ventrales, car logées non dans le prothorax, mais dans la partie ventrale de la tête larvaire. Ce travail expérimental préliminaire, resté sans suite en raison de la disparition prématurée de l'auteur, n'a été repris qu'une dizaine d'années plus tard (SCHALLER, 1957, 1959). L'année 1948 marque donc, à la fin de la première moitié de ce siècle, le point de départ de la contribution des odonates à l'endocrinologie des insectes.

#### PLAN ADOPTÉ POUR L'EXPOSÉ DES TRAVAUX SUR LES ODONATES

Cette mise au point revêt non seulement le caractère d'une rétrospective historique, mais est aussi l'analyse logique des recherches sur le contrôle hormonal des principaux processus biologiques étudiés chez les odonates. En raison du cadre imposé à cet exposé, il a été nécessaire de se restreindre aux faits les plus marquants, tout en renvoyant le lecteur aux références bibliographiques.

Dans la revue des apports des odonates à l'endocrinologie des insectes on distinguera deux aspects auxquels correspondent deux périodes successives qui ont dicté le plan de l'exposé. La première a été marquée par les recherches anatomo-histologiques de nombreux auteurs dont certains avaient pressenti l'intérêt des odonates pour l'étude des mécanismes endocriniens qui règlent la vie des insectes. Ces travaux, de nature descriptive, qui concernent le système nerveux et les glandes endocrines, ont fourni des bases solides aux recherches expérimentales, de nature

physiologique, caractéristiques de la deuxième période. Les recherches proprement endocrinologiques qui, comme on vient de le voir, ont débuté vers le milieu du siècle et se poursuivent à l'heure actuelle, seront davantage développées dans notre revue.

## ÉTUDES ANATOMO-HISTOLOGIQUES DU SYSTÈME NERVEUX ET DES GLANDES ENDOCRINES

Dans le premier chapitre de cette étude descriptive seront passés en revue un certain nombre de travaux anatomiques et histologiques qui ont précédé l'ère de l'endocrinologie des insectes. Un deuxième chapitre sera consacré plus spécialement aux glandes endocrines, ainsi qu'aux ensembles neurosécréteurs et aux organes neurohémaux qui leurs sont associés.

Il ne faut pas oublier que les recherches endocrinologiques s'appuient toujours sur des bases histologiques et cytologiques. Du fait des progrès techniques constants dans l'étude de la structure de la cellule et de son fonctionnement (microscopie électronique, utilisation de corps marqués, culture *in vitro*, etc.) il n'est pas étonnant que les travaux descriptifs et les recherches expérimentales aient souvent été menées de pair. C'est pour cette raison que les résultats de ces deux types de travaux, postérieurs aux années cinquante, ne seront pas dissociés, mais traités ensemble dans la deuxième partie de cette rétrospective consacrée aux études endocrinologiques proprement dites.

### CERVEAU ET CHAÎNE NERVEUSE VENTRALE

Parmi les précurseurs, il convient de citer BRANDT (1833) auquel on doit la première description du système nerveux sympathique de *Libellula*. Dans son schéma assez rudimentaire, reproduit par TILLYARD (1917), de ce qu'on appelle actuellement le système stomatogastrique on peut reconnaître, en avant du cerveau, le ganglion frontal et ses ramifications. Accolés à la partie postérieure du cerveau, sont figurés les ganglions splanchniques antérieurs qui correspondent, selon toute vraisemblance, aux corps cardiaques dont le rôle d'organe neurohémal est maintenant reconnu. Enfin, les deux ganglions splanchniques postérieurs, situés en arrière et latéralement par rapport aux précédents, pourraient représenter les corps allates.

Dans une série de travaux tout à fait remarquables sur l'anatomie et sur l'histologie du système nerveux des insectes qui remontent à une centaine d'années, VIALLANES (1884) donne la première description complète et détaillée du lobe optique d'*Aeshna cyanea* ayant servi de modèle aux études ultérieures du cerveau des odonates.

De la première moitié du siècle datent les recherches de ZAWARZIN consacrées au système nerveux et aux organes des sens chez *Aeshna*. Parmi les travaux de cet auteur, il faut signaler une étude de 1924 sur la structure histologique du nerf sympathique impair qui donne les premières images détaillées des formations

reconnues ultérieurement, sous le nom d'organes péricardiques, comme les organes neurohémaux thoraco-abdominaux.

Vers la même époque BALDUS (1924) entreprend l'étude histologique détaillée du cerveau de la larve et de l'imago d'*Aeshna cyanea*. Ses travaux revêtent un grand intérêt du fait que cet auteur reconnaît le lien anatomique existant entre les deux massifs cellulaires de la pars intercerebralis situés dans la partie dorsale et postérieure du cerveau et les corps cardiaques auxquels il donne le nom de ganglions stomatogastriques. Il fournit une description précise du trajet intracérébral des deux nerfs cardiaques formés par les prolongements axonaux des cellules neurosécrétrices issus de la pars intercerebralis. Il note aussi que les fibres nerveuses très colorables de ces nerfs s'entrecroisent en un chiasma avant de ressortir à l'arrière du cerveau pour aboutir dans les corps cardiaques. C'est le même auteur qui, le premier, a décrit chez *Aeshna cyanea* un fin tractus nerveux reliant le ganglion frontal à la partie antérieure du cerveau qu'il a nommé *nervus connectivus*. BALDUS ignore toutefois la nature neurosécrétrice des cellules de la *pars intercerebralis*, tout comme le rôle joué par les corps cardiaques en tant qu'organe de transit et de libération des neurohormones cérébrales.

#### GLANDES ENDOCRINES

Le premier travail d'ensemble concernant les organes endocrines et leurs liens avec le cerveau chez les insectes inférieurs est dû à HANSTRÖM (1940). Cet auteur, qui a consacré une partie de son important mémoire aux odonates, reconnaît et décrit pour la première fois les corps allates, autant chez les anisoptères que chez les zygoptères. Leur découverte tardive, bien postérieure à la parution de l'ouvrage de NABERT (1913) sur les corps allates des insectes dans lequel il n'est pas fait mention des odonates, s'explique par la petite taille de cette paire de glandes, notamment chez la larve. Situées dans la tête, en-dessous du cerveau et de part et d'autre du tube digestif, elles sont reliées par un nerf allate pair aux corps cardiaques. Ces derniers, caractérisés par leur disposition annulaire autour de l'aorte, ont, d'après HANSTRÖM, une structure nerveuse, bien qu'il soupçonne aussi chez eux une fonction sécrétrice.

À la suite de cet ouvrage classique, s'ouvre dans les années de l'après guerre une période marquée par un vif intérêt pour les glandes endocrines des insectes. CAZAL leur consacre en 1948 un important travail dans lequel il inclut ses résultats sur les odonates publiés en 1947, mais remis à l'impression dès 1945. Non seulement il confirme les résultats de BALDUS et de HANSTRÖM, mais il fournit des données nouvelles, en apportant d'une part une description anatomique comparée des corps allates et des corps cardiaques de quatre espèces différentes de zygoptères et d'anisoptères et, d'autre part, une étude cytologique détaillée de la structure de ces formations chez *Aeshna*. À la composition cellulaire homogène des corps allates, CAZAL oppose la structure hétérogène des corps cardiaques dans lesquels il décrit,

outre les fibres nerveuses issues des nerfs cardiaques, deux types cellulaires appartenant en propre aux corps cardiaques.

Enfin, à la fin de son étude sur les glandes endocrines «rétrocérébrales», CAZAL donne la description, chez *Aeshna cyanea*, de «massifs ectodermiques intersegmentaires» situés dans la partie postérieure et ventrale de la tête larvaire qui ne sont autre chose que les glandes ventrales. Bien qu'il n'ait pas reconnu leur signification réelle et que les hypothèses avancées se soient révélées fausses, il a observé dans ces massifs la présence de nombreuses divisions cellulaires précédant la vague de mitoses épidermiques, ce qui a amené CAZAL à penser qu'ils jouaient un rôle dans l'accroissement des téguments.

Il faut attribuer à PFLUGFELDER (1938) le mérite de la découverte des glandes ventrales chez les phasmides et d'avoir été le premier à leur assigner le rôle de glandes à sécrétion interne. Par la suite, celles-ci ont été reconnues comme l'équivalent, au point de vue physiologique, des glandes prothoraciques des holométaboles. Cet auteur, dans un travail d'ensemble sur les glandes ventrales des insectes hétérométaboles (PFLUGFELDER, 1947), consacre une place importante aux odonates, notamment à l'espèce *Aeshna cyanea*, où ces glandes, présentes durant toute la durée du développement, atteignent leur taille maximum chez la larve du dernier stade et disparaissent peu avant l'émergence de l'imago à la suite de modifications régressives. Ces observations ont incité PFLUGFELDER à envisager un rôle précis de ces glandes dans la préparation de la mue, rôle dont la preuve irréfutable ne pourrait être apportée, selon lui, que par leur ablation chirurgicale.

C'est dans ce contexte qu'ont été entreprises les premières recherches d'endocrinologie expérimentale chez les odonates. DEROUX-STALLA, qui a indiqué la voie d'accès des glandes ventrales (1948 a) et a réalisé pour la première fois leur ablation sélective (1948 b), a observé, à la suite de cette intervention, une exuviation anormale des larves de l'avant-dernier stade et un retard considérable de la métamorphose chez des larves du dernier stade. La conclusion de ces recherches a été que la mue et la métamorphose ne peuvent s'accomplir normalement en l'absence des glandes ventrales. Les résultats préliminaires de DEROUX-STALLA, qui auraient dû être confirmés par l'implantation de ces glandes sur des sujets ayant subi leur ablation préalable, sont restés sans suite comme il a déjà été indiqué.

#### ENSEMBLES NEUROSECRÉTEURS ET ORGANES NEUROHÉMAUX

Parmi les travaux de nature descriptive entrepris vers le milieu de ce siècle, ceux réalisés par ARVY & GABE (1952, 1953) sur les formations neurosécrétrices cérébrales des odonates méritent une attention particulière. Sans qu'il soit nécessaire de s'étendre sur la confirmation des résultats antérieurs qu'apportent ces auteurs, il suffira de signaler les données nouvelles qui leurs sont dues. Notons d'abord le recours aux techniques de coloration cellulaire spécifiques, adaptées à la mise en évidence des produits de neurosécrétion dont l'utilisation a été généralisée chez les Invertébrés par GABE (1966).



Dans l'étude histo-physiologique des formations endocrines et de la neurosécrétion chez les odonates due à ARVY & GABE trois points essentiels méritent d'être retenus. Ce sont d'abord les images probantes du cheminement axonal des neurosécrétions le long des nerfs cardiaques et leur aboutissement au niveau des terminaisons axonales des cellules neurosécrétrices à l'intérieur des corps cardiaques. Ces auteurs ont ensuite mis en évidence dans le péricaryone des cellules de la pars intercerebralis un cycle sécrétoire qui est synchrone des modifications tinctoriales observées dans les corps cardiaques. Enfin, ils ont reconnu dans ces derniers la nature véritable des éléments qui les constituent. Outre les terminaisons nerveuses déjà mentionnées, on y trouve des cellules de nature glandulaire, caractérisées, elles aussi, par un cycle sécrétoire synchrone du précédent. Les corps cardiaques sont donc des organes mixtes où coexistent des éléments neurohémaux et des éléments glandulaires qui sont à l'origine de la dualité des sécrétions de ces organes.

Pour terminer cette revue des études anatomo-histologiques du cerveau et des glandes endocrines des odonates, signalons un point de controverse au sujet d'une deuxième paire de nerfs cardiaques dont les neurones d'origine seraient situés en dehors de la pars intercerebralis dans les parties latérales du protocérébron. L'existence de ces nerfs cardiaques externes est affirmée par CAZAL (1947) et ARVY & GABE (1952), alors qu'elle est niée par HANSTRÖM (1940) et GILLOTT (1969) et fortement mise en doute par SCHALLER & CHARLET (1983).

## ÉTUDES ENDOCRINOLOGIQUES RÉGULATION DE LA CROISSANCE ET DU DÉVELOPPEMENT

Aucun travail endocrinologique d'ensemble n'ayant été entrepris chez les odonates, en dehors de l'approche expérimentale de DEROUX-STALLA (1948 b), mon maître P. JOLY, professeur à l'université de Strasbourg, m'incita en 1956 à entreprendre sur des bases élargies une étude systématique du développement post-embryonnaire d'*Aeshna cyanea*.

### RÔLE DES GLANDES ENDOCRINES. PREMIERS RÉSULTATS

Ce travail qui comprend une partie descriptive des principales étapes du cycle biologique d'*Aeshna cyanea*, dont l'analyse sort du cadre de cet exposé (SCHALLER, 1957, 1960), est suivi d'une étude expérimentale des facteurs endocriniens contrôlant les phénomènes de développement de cette espèce. La mise en évidence du rôle des trois formations à sécrétion hormonale impliquées dans ces phénomènes est brièvement résumée ici (SCHALLER, 1959, 1960).

**Les glandes ventrales et le contrôle de la mue.** L'ablation de ces glandes aboutit à des larves permanentes restant en vie pendant près de deux ans sans muer. L'implantation à celles-ci de glandes ventrales actives rétablit chez elles la faculté de muer dans de brefs délais et permet l'achèvement normal de leur développement. Cette opération a constitué à l'époque une première chez les insectes.

**Les corps allates et le contrôle de la métamorphose.** Ces glandes qui sont responsables du maintien des caractères larvaires de la mue entrent dans une phase de repos chez les larves du dernier stade. L'implantation à ces dernières de corps allates, prélevés sur l'imago où ils sont redevenus actifs, provoque une mue de type larvaire conduisant à une larve surnuméraire d'une taille supérieure à la normale, alors que les témoins subissent la métamorphose et se transforment en imagos.

**Le cerveau, source de neurohormones.** Par l'intermédiaire de son principal centre neuro-sécréteur, la pars intercerebralis, le cerveau produit un facteur neuro-hormonal stimulant l'activité des glandes ventrales qui, à leur tour, sont responsables de la mue. Une pars intercerebralis, prélevée sur une larve en activité, que l'on implante dans une larve au développement momentanément bloqué par la diapause, provoque sa réactivation, suivie de la reprise du cycle des mues.

Il convient de signaler que toutes ces interventions chirurgicales ont eu l'avantage d'être à la fois moins brutales et plus précises, donc plus démonstratives, que certaines techniques (décapitation, ligature, parabiose) utilisées par les chercheurs ayant travaillé sur des espèces appartenant à d'autres ordres d'insectes.

Les trois axes de recherche mentionnés ci-dessus et les résultats obtenus ont clairement démontré la nature hormonale des processus physiologiques de la croissance et du développement chez les odonates. Ils ont été le point de départ d'une série de travaux réalisés essentiellement sur *Aeshna cyanea* par une équipe de recherche élargie qui s'est constituée à Lille à partir de 1962. Les résultats de ces travaux qui seront exposés selon le même ordre en trois parties que ci-dessus concernent la nature, l'origine et le mode d'action des divers facteurs hormonaux responsables du développement post-embryonnaire des odonates.

L'évolution rapide des techniques et leur sophistication de plus en plus poussée ont permis de répondre à de nombreuses questions restées en suspens. Parmi les méthodes couramment utilisées, il convient de citer la culture d'organes maintenus en survie *in vitro*, les dosages hormonaux, l'emploi d'hormones synthétiques ou de substances mimétiques d'hormones naturelles, et enfin l'utilisation d'hormones marquées, détectables par la technique très sensible du dosage radio-immunologique.

Il convient enfin de remarquer qu'en raison des progrès incessants des techniques, les ouvrages généraux et les revues ou mises au point sur les résultats expérimentaux ne peuvent traduire nos connaissances qu'à un moment donné (SCHALLER *et al.*, 1974). Aussi peut-il arriver que les conclusions apportées soient parfois sujettes à révision.

#### L'ECDYSONE ET LE CONTRÔLE DE LA MUE

L'appellation d'hormone de mue a fait place à celle d'ecdysone (du grec ecdysis qui veut dire mue) en 1954, date à laquelle cette substance a été découverte et isolée par BUTENANDT & KARLSON chez le ver à soie. L'ecdysone a été testée pour la première fois chez les odonates sur des larves en diapause. Son injection est suivie

en moins de 48 heures par la reprise du développement qui s'achève par l'exuviation au bout de 20 jours contre 60 jours chez les témoins (SCHALLER, 1964 a).

### Activité biologique de l'ecdysone

L'ecdysone, en tant qu'hormone de mue, exerce son action sur un certain nombre d'organes-cibles plus ou moins sensibles à sa présence durant la croissance larvaire et la morphogenèse imaginale. Dans le but de tester le degré de sensibilité de ces organes, une étude comparative du développement et de la morphogenèse a été entreprise sur : — 1. des larves normales, — 2. des larves rendues permanentes par ablation des glandes ventrales, — 3. sur de telles larves dont le développement a repris après implantation de ces glandes ou injection d'ecdysone.

Les travaux ont porté sur la croissance de l'œil et du lobe optique (SCHALLER, 1963, 1964 b ; MOUZE & SCHALLER, 1971 ; SCHALLER & MOUZE, 1972), sur le développement de l'appareil copulateur mâle (DEFOSSEZ & SCHALLER, 1972 ; DEFOSSEZ, 1973 a), sur l'activité des nids de régénération du mésentéron (SCHALLER & ANDRIES, 1970 a, 1970 b ; SCHALLER, 1971 ; ANDRIES, 1979 b ; ANDRIES, PORCHERON & DRAY, 1980), sur la morphogenèse et les transformations des épithéliums chitino-gènes du labium, des pattes, des ptérothèques et de la pyramide anale (MOUZE, ANDRIES & SCHALLER, 1973 ; ANDRIES & MOUZE, 1975). Il n'est pas possible dans le cadre de cette rétrospective d'analyser tous ces travaux dont les résultats sont discutés dans les publications citées en référence.

### Dosage de l'ecdysone

La valeur des dosages réalisés à l'origine *in vivo* à l'aide du test *Calliphora* (SCHALLER & HOFFMANN, 1973) a été considérablement améliorée grâce à l'utilisation du test radioimmunologique déjà cité qui est d'une grande précision. L'emploi de cette technique, combinée à des méthodes d'analyse chimique très poussées comme la chromatographie liquide en haute pression, s'est répandu à partir des années soixante dix. Les résultats ont révélé la présence, dans l'hémolymphe des insectes, de plusieurs composés qui constituent l'ecdysone au sens large du terme. En raison de leur structure qui répond à celle des stéroïdes on a regroupé ces composés sous le nom d'ecdystéroïdes. Les deux les plus importants sont l'ecdysone au sens propre ou  $\alpha$ -ecdysone et l'ecdystérone ou  $\beta$ -ecdysone qui sont responsables de la mue des Arthropodes.

Dans le processus de la mue qui se répète d'une manière cyclique, les cellules épidermiques commencent par se diviser activement. Puis la cuticule se sépare de l'épiderme, c'est l'apolyse. Une fois que s'est déposée à la surface cellulaire une nouvelle cuticule, l'ancienne est rejetée, c'est l'ecdysis. Les ecdystéroïdes produits par la glande ventrale contrôlent les processus préparatoires à l'apolyse et à l'ecdysis (MORDUE *et al.*, 1980).

Le dosage des ecdystéroïdes présents dans l'hémolymphe d'*Aeshna cyanea* a montré que le taux de ces derniers subit d'importantes variations au cours de chaque

stade larvaire. On note en effet la présence dans la seconde moitié de l'intermue de deux pics d'activité des ecdystéroïdes dont le premier, le plus faible, coïncide avec l'apolyse, tandis que le second, dix fois plus élevé, est lié au dépôt de la nouvelle cuticule et à l'ecdysis (CHARLET, 1977 ; SCHALLER & CHARLET, 1980).

### Métabolisme de l'ecdysone

Les transformations métaboliques subies par l'ecdysone au cours de l'intermue (l'espace de temps qui sépare deux exuviations) ont été étudiées grâce à l'injection dans les larves d'hormone radioactive ( $^3\text{H}$ -ecdysone) dont le marquage permet de suivre les changements de destinée. Le fait marquant est que les larves sont toujours capables de transformer l'ecdysone en ecdystérone, quelque soit l'étape du cycle d'intermue où elles se trouvent.

Cette conversion, appelée 20-hydroxylation, qui est considérée comme une activation de l'hormone, atteint cependant son maximum au moment du pic principal d'activité hormonale endogène. Inversement, la production de conjugués hormonaux inactifs et l'excrétion de métabolites radioactifs se trouvent à ce moment à leur taux le plus bas. Ces données indiquent que les processus métaboliques de l'ecdysone sont intimement liés à l'état physiologique de la larve (SCHALLER, HOFFMANN & KOOLMAN, 1975).

Dans le but de déterminer les sites où s'effectuent ces transformations métaboliques, divers tissus ou organes ont été incubés *in vitro* en présence d'ecdysone radioactive. Parmi ceux-ci, les cellules du corps gras jouent un rôle essentiel dans la transformation en ecdystérone, tandis que l'intestin moyen et les tubes de Malpighi prennent une part importante dans l'inactivation et l'excrétion de l'ecdysone (SCHALLER & HOFFMANN, 1976).

### Activité sécrétoire cyclique des glandes ventrales

Les expériences d'ablation des glandes ventrales et d'implantation de ces glandes dans des larves rendues permanentes ont été reprises sur une vaste échelle à la lumière des résultats des dosages de l'ecdysone et des transformations métaboliques de l'hormone de mue au cours des stades larvaires successifs (CHARLET, 1977).

Les ablations de glandes ventrales réalisées d'une manière systématique toutes les 24 heures ont permis d'établir l'existence d'une période critique de l'activité glandulaire, c'est-à-dire de déterminer un moment exact de l'intermue à partir duquel l'opération n'empêche plus la mue chez la moitié des larves opérées. On peut considérer que chez ces dernières les glandes ventrales ont produit suffisamment d'ecdysone pour déclencher les phénomènes préparatoires à la mue. La période critique ainsi définie coïncide avec l'apparition du premier pic d'activité de l'ecdysone (CHARLET, 1977 ; SCHALLER & CHARLET, 1980).

Les expériences d'implantation de glandes ventrales sur des larves permanentes ont été entreprises systématiquement, en faisant varier le nombre des paires de

glandes implantées et celui du prélèvement des implants sur les donneurs. Il résulte de ces expériences d'implantation que la reprise du développement des larves permanentes s'obtient toujours, quelque soit l'âge du donneur. Cependant, plus le nombre d'implants est élevé, plus la réponse des larves permanentes est rapide. Ainsi, l'utilisation de trois implants diminue ce délai de moitié. Mais on note aussi que le délai tend à se raccourcir lorsque l'implant est prélevé sur des larves dont les glandes ventrales ont atteint leur période critique d'activité. Enfin, les glandes ventrales provenant de larves arrivées au dernier tiers de l'intermue provoquent la reprise du développement la plus rapide des larves permanentes implantées. Le fait qu'à ce moment une seule paire de glandes est suffisante pour obtenir cet effet montre bien que celles-ci ont alors atteint le maximum d'activité sécrétrice. Or ce moment coïncide avec le pic principal du taux d'ecdysone dans l'hémolymph (CHARLET, 1977 ; SCHALLER & CHARLET, 1980).

### Biosynthèse de l'ecdysone par les glandes ventrales

La seule manière de confirmer l'existence d'un cycle d'activité sécrétrice des glandes ventrales, tel que les ont mises en évidence les expériences d'implantation, était de tester cette activité *in vitro*. À cet effet, il a été entrepris une étude cinétique de la sécrétion d'ecdysone par des glandes isolées et maintenues en dehors de l'organisme. Les larves utilisées pour cette expérience ont servi non seulement de donneur de glandes ventrales en vue du dosage des ecdystéroïdes sécrétés *in vitro*, mais ont servi également à la détermination du taux des ecdystéroïdes présents dans l'hémolymph au moment du sacrifice.

Les résultats ont montré que les variations de ce taux reflètent d'une manière fidèle celle de l'activité des glandes ventrales. On note, en particulier, que les quantités d'ecdystéroïdes produites *in vitro* par ces glandes accusent une augmentation qui coïncide exactement avec l'apparition des deux pics hormonaux successifs observés dans l'hémolymph (SCHALLER & CHARLET, 1980).

### L'HORMONE JUVÉNILE ET LE CONTRÔLE DE LA MÉTAMORPHOSE

La sécrétion des corps allates à laquelle WIGGLESWORTH a donné le nom d'hormone juvénile joue, en fait, deux rôles différents. D'une part, elle assure la contrôle de la métamorphose, d'autre part, celui de la régulation de la fonction génitale. Sa première fonction est de maintenir les caractères larvaires et d'empêcher la métamorphose. Elle exerce donc une action inhibitrice des caractères imaginaux. Dans sa deuxième fonction qu'elle exerce chez l'adulte, dont il sera question plus loin, elle stimule la formation du vitellus et son accumulation dans les ovocytes.

La structure chimique de l'hormone juvénile, voisine de celle des terpènes, est connue grâce aux travaux de RÖLLER & DAHM (1968) qui ont montré qu'il existe au moins trois substances, appelées JH I, II et III, du reste très voisines, jouant le même rôle. Auparavant déjà on connaissait divers produits mimant l'action de

l'hormone juvénile, tel l'ester méthylique du farnésol. Il est important de souligner que les recherches sur les fonctions physiologiques des corps allates avaient apporté de nombreux résultats bien avant que les mimétiques et l'hormone synthétique elle-même ne soient devenus d'un emploi courant.

### Rôle inhibiteur des corps allates sur la métamorphose

Ainsi qu'il a été rapporté plus haut, l'implantation de corps allates actifs à des larves d'*Aeshna cyanea* du dernier stade venant de muer a pour effet d'empêcher le phénomène de la métamorphose, alors que celle-ci s'opère normalement chez les témoins. L'ablation des corps allates chez des larves plus jeunes où ces glandes sont en pleine activité sécrétoire devrait avoir pour effet de provoquer une métamorphose anticipée. Cette opération n'a pu être réalisée chez les odonates en raison des difficultés d'accès à ces glandes et de leur petite taille chez les larves, comparée à celle des adultes.

L'inhibition de la métamorphose chez les larves du dernier stade, provoquée par l'implantation de corps allates prélevés sur des imagos, conduit à des larves géantes issues d'une mue larvaire surnuméraire. Il est à noter que celle-ci est intervenue dans un délai nettement plus court que la mue de métamorphose des témoins.

Enfin, dans ces premières expériences il est apparu, à côté des larves surnuméraires, un individu partiellement différencié dans le sens imaginal chez lequel la métamorphose a été incomplètement bloquée. Il s'agit d'une forme appelée adoltoïde où coexistent des caractères larvaires et imaginaires (SCHALLER, 1960).

### Larves surnuméraires et adoltoïdes

L'étude de tels adoltoïdes, qui ont aussi été rencontrés dans des conditions naturelles, a montré, selon les cas, une prépondérance plus ou moins grande, des caractères de la larve ou de l'imago. L'examen attentif des caractères morphologiques de divers organes (labium, yeux, ptérothèques, pyramide anale, etc.) a permis d'établir une série continue allant d'un stade surnuméraire à caractères larvaires purs à celui d'un adoltoïde très proche de l'imago, en passant par différents intermédiaires entre ces deux extrêmes. L'existence de telles formes semble indiquer que le processus de la morphogenèse imaginaire, bien qu'inscrit dans le programme génétique, est soumis à un contrôle hormonal.

De plus, l'examen attentif des productions épidermiques présentées par les adoltoïdes a montré que, chez un même individu, la différenciation dans le sens imaginal est plus ou moins poussée selon l'organe considéré. La coexistence dans ces formes intermédiaires de caractères larvaires et imaginaires s'explique par une perturbation de l'équilibre hormonal qui affecte à des degrés divers les différents organes. En d'autres termes, le tégument ne répond pas en bloc et de manière uniforme à un taux hormonal modifié. Au contraire, ce dernier révèle l'existence de potentialités variées de la différenciation imaginaire du tégument (SCHALLER, 1962 b, 1962 c).

### Action de l'hormone juvénile sur la morphogenèse imaginale

L'utilisation d'hormone juvénile, par injection dans des larves du dernier stade, d'un mimétique ou de l'hormone de synthèse, a permis d'apporter plus de précisions sur le rôle joué par cette hormone au cours du développement des odonates. En faisant varier la dose du produit et le moment de l'injection, il a été possible de tester le degré de sensibilité de divers organes larvaires à l'action inhibitrice de l'hormone juvénile sur la métamorphose. Les organes envisagés dans cette étude ont été : — 1. divers appendices et organes externes caractérisés par la structure de leur tégument, — 2. l'œil composé, — 3. l'intestin moyen.

**1. Les productions tégumentaires.** Les effets de l'hormone juvénile ont été étudiés, d'une part, au niveau d'organes qui régressent ou disparaissent totalement chez l'imago, d'autre part, sur des organes larvaires qui se transforment profondément au cours de la métamorphose.

L'injection d'ester méthylique du farnésol à des larves du dernier stade, pratiquée à des doses croissantes toutes les 48 heures, a donné naissance à des individus que l'on a pu classer en quatre catégories. On constate que le pourcentage de chacune de ces catégories varie en fonction des conditions expérimentales. À dose égale de mimétique, le nombre des imagos obtenues augmente lorsque les injections sont de plus en plus tardives, inversement ce nombre diminue lorsque la dose du mimétique administrée un jour donné a été augmentée. Enfin, on n'a obtenu une larve surnuméraire qu'à la suite d'une forte dose administrée précocement (DEFOSSEZ & SCHALLER, 1973 ; SCHALLER & DEFOSSEZ, 1974).

Entre ces extrêmes se placent les adutoïdes «larvaires», relativement proches de la larve, ou «imaginaux» qui se rapprochent du type imago. La classification des adutoïdes est basée sur le degré de transformation des productions épidermiques au niveau de divers organes ou appendices (labium, ptérothèques, pattes, pyramide anale, tergite, appareil copulateur mâle).

Enfin, il a été suggéré que le raccourcissement de la durée du stade larvaire surnuméraire par rapport à celle des témoins serait dû à un effet dit «prothoracotrope», c'est-à-dire à une activation des glandes de mue par l'hormone juvénile ou par son mimétique (SCHALLER & DEFOSSEZ, 1974).

L'utilisation d'une hormone juvénile synthétique (JH I) a conduit en gros à des résultats identiques (ANDRIES, 1979 c). Les données numériques fournies par ce travail ont été traduites sous forme de courbes de dose-réponse dont l'interprétation est très démonstrative. On note, en particulier, l'existence au cours du dernier stade d'une sorte de période critique au-delà de laquelle l'hormone exogène injectée ne peut plus induire un développement entièrement larvaire. Or cette période qui se situe un peu avant la fin de la première moitié du stade coïncide avec l'apparition du premier pic d'ecdysone.

Il existe vraisemblablement un lien entre la mise en route du programme de développement imaginal et la sécrétion d'ecdysone par les glandes ventrales.

Toutefois, les interactions de l'hormone juvénile et des ecdystéroïdes qui se manifestent au cours du développement post-embryonnaire restent encore peu connues (ANDRIES, 1979 c ; DEFOSSEZ, 1972 a, 1972 b, 1973 b).

2. **L'œil composé.** Il a été montré chez *Aeshna cyanea* que la croissance des yeux composés est un phénomène continu placé sous le contrôle de l'hormone juvénile. Cette croissance, qui se poursuit jusqu'à la fin de la vie larvaire, s'explique par l'existence sur le bord médiolatéral de chaque œil, à la limite du territoire des ommatidies différenciés et de l'épiderme banal, d'une zone d'accroissement oculaire. Cette zone tégumentaire s'épuise et disparaît progressivement au dernier stade, parallèlement à la baisse du taux d'hormone juvénile. La métamorphose de l'œil est due entièrement à la disparition de l'hormone juvénile, tandis que l'ecdysone n'intervient que pour faciliter, à partir du moment de l'apolyse, le processus dynamique de la mise en place de l'œil adulte (MOUZE, 1971, 1972 a, 1972 b).

3. **Le mésentéron.** Au cours du dernier stade larvaire, l'épithélium qui borde la lumière de l'intestin moyen subit de profondes modifications. Il apparaît successivement deux épithéliums ; un premier épithélium de nature transitoire, appelé tissu réticulé, est suivi de la formation de l'épithélium définitif, de type imaginal. Peu avant la différenciation de celui-ci, il y a rejet de l'épithélium larvaire et du tissu réticulé dans la lumière intestinale. Il a été montré que ce phénomène, bien que sous le contrôle de l'hormone juvénile, nécessite l'intervention de l'ecdysone pour sa réalisation (ANDRIES, 1970, 1972, 1975, 1976).

L'injection, au début du dernier stade, d'un mimétique de l'hormone juvénile empêche la genèse du tissu réticulé et de l'épithélium imaginal. Dans ces conditions, l'épithélium mésentérique reste de type larvaire. Le même résultat a pu être obtenu après utilisation d'hormone synthétique à condition que l'injection ait lieu durant la première moitié de l'intermue, ce qui indiquerait une programmation imaginale tardive de l'intestin moyen. Le rôle de l'ecdysone est d'assurer, comme on l'a déjà vu, la multiplication cellulaire dans les nids de régénération nécessaire au renouvellement de l'épithélium mésentérique (ANDRIES, 1979 a).

#### RÔLE DES NEUROHORMONES DANS LA CROISSANCE ET LE DÉVELOPPEMENT

L'étude du mode d'action des facteurs neurohormonaux des odonates a donné lieu, à partir des années soixante dix, à de nombreux travaux, à la fois descriptifs et expérimentaux. Les recherches d'ordre cytologique et histochimique ont porté sur : — 1. les cellules neurosécrétrices logées dans le cerveau et dans la chaîne nerveuse ventrale, — 2. les organes neurohénaux.

L'ensemble de ces données a servi de point de départ à des travaux expérimentaux qui ont apporté des résultats décisifs sur le rôle de la pars intercerebralis et de plusieurs autres centres neurosécréteurs dans les mécanismes neuroendocriniens des Odonates. Aux travaux de l'école française se sont ajoutés, à partir de 1973, les résultats apportés par les chercheurs indiens.



### Étude cytologique des formations neurosécrétrices

Ces recherches, qui ont fait appel aux techniques de coloration spécifiques des cellules neurosécrétrices et aux réactions histochimiques qui les caractérisent, ont été poussées beaucoup plus loin que du temps d'ARVY et de GABE. Elles ont permis d'identifier et de localiser quatre types cellulaires (A 1, A 2, B et C) en fonction de leurs affinités tinctoriales. Les données fournies par le système neurosécréteur céphalique et la chaîne nerveuse ventrale ont été à l'origine des premières cartes topographiques des différents types de cellules neurosécrétrices chez les odonates (SCHALLER & MEUNIER, 1968 ; CHARLET, 1969). Les travaux entrepris par la suite sur un anisoptère Libellulidae, *Orthetrum chrysis*, répandu en Inde, ont confirmé les résultats précédents (TEMBHARE, 1973 ; THAKARE & TEMBHARE, 1975a ; TEMBHARE & THAKARE, 1976 a, 1977).

Par ailleurs, des cultures organotypiques du cerveau et du ganglion sous-œsophagien d'*Aeshna cyanea* ont montré les possibilités de survie in vitro de ces organes et le maintien de la structure des cellules neurosécrétrices pendant plusieurs semaines de culture (SCHALLER & MEUNIER, 1967 a, 1967 b).

Les cellules neurosécrétrices de la pars intercerebralis sont accompagnées de neuroblastes qui, au cours du développement post-embryonnaire, assurent la croissance et la prolifération de ce massif neurosécréteur (CHARLET, 1972 a, 1972 b). L'attention a porté, en outre, sur le cycle sécrétoire des cellules de la pars intercerebralis et des autres centres cellulaires du cerveau ne faisant pas partie de cette formation (CHARLET, SCHALLER & JOLY, 1974 a ; CHARLET & SCHALLER, 1974 b).

L'étude en microscopie électronique des cellules neurosécrétrices, réalisée pour la première fois chez *Aeshna cyanea* par CHARLET (1977), a été reprise sur cette espèce par TEMBHARE (1980). Dans ce travail, une importance particulière est attachée aux granules de neurosécrétion dont la taille varie en fonction du degré de maturité des différents types de cellules neurosécrétrices.

### Étude des organes neurohémaux

Parmi ceux-ci, les corps cardiaques, situés en arrière du cerveau, au point d'aboutissement du vaisseau dorsal, sont les mieux connus. Ces organes dans lesquels aboutissent les terminaisons axonales des cellules neurosécrétrices de la pars intercerebralis renferment, en outre, des cellules glandulaires propres. Une étude en microscopie électronique a apporté des précisions sur la structure de ces deux types de constituants cellulaires (TEMBHARE, 1980). Dans une revue d'ensemble des organes neurohémaux des insectes un chapitre est consacré à leur organisation et à leur rôle chez les odonates (SCHALLER & CHARLET, 1983). La situation anatomique et la structure histologique particulière des corps cardiaques confirme la place charnière des odonates dans la lignée évolutive des Insectes, à la limite des paléoptères et des néoptères.

Les organes neurohémaux de la chaîne nerveuse ventrale, connus sous le nom d'organes périsympathiques, ont été étudiés pour la première fois chez les odonates

sur *Aeshna cyanea* (CHARLET, 1971). Par la suite, ils ont été décrits également dans d'autres genres d'anisoptères et de zygoptères (RAABE & PROVANSAL, 1972). Pour ces auteurs, ils représentent le type morphologique le plus primitif (type transverse) parmi les insectes (GRILLOT, 1983).

Avant de clore la revue des travaux descriptifs, il convient de signaler, d'une part, une étude morphologique du système nerveux stomatogastrique et des glandes endocrines qui lui sont associées chez l'adulte de deux espèces de libellulides, *Bradinopyga geminata* et *Orthetrum chrysis* (VARMA, 1971) et, d'autre part, la seule étude du système neurosécréteur et des glandes endocrines qui ait été réalisée chez un zygoptère, *Coenagrion angulatum* par GILLOTT (1969).

### Études expérimentales sur la pars intercerebralis

Parmi les processus physiologiques du développement contrôlés par les neurosécrétions de la pars intercerebralis l'attention a porté sur : la diapause, la vitellogenèse et tout particulièrement sur la mue.

1. **Diapause.** Chez un grand nombre d'odonates vivant dans les zones tempérées, la diapause larvaire se traduit par un arrêt momentané du développement durant la période hivernale. Bien avant l'entrée en vigueur des conditions de vie défavorables, l'insecte répond à la modification de certains facteurs, tels la photopériode qui agit comme inducteur de la diapause (SCHALLER, 1960, 1962 a, 1962 d, 1965, 1979). On explique l'arrêt du développement par l'inactivation des cellules neurosécrétrices du cerveau qui cessent de délivrer l'hormone cérébrale. Inversement, la reprise du développement est provoquée à la suite de la réactivation du système neurosécréteur de la pars intercerebralis. L'importance des corps cardiaques pour le transfert et la libération des neurosécrétions cérébrales a été précisée à la suite de la stimulation électrique de la pars intercerebralis chez *Orthetrum chrysis*. Ces expériences ont montré que le matériel élaboré par cette formation arrive très rapidement dans les extrémités axonales des corps cardiaques d'où il est déversé directement dans le vaisseau dorsal (THAKARE & TEMBHARE, 1975 b).

2. **Vitellogenèse.** Il est reconnu que chez les insectes la pars intercerebralis et les corps cardiaques jouent un rôle déterminant dans la croissance des ovocytes et dans l'accumulation des réserves de vitellus dans le cytoplasme ovocytaire (MORDUE *et al.*, 1980). Les premières recherches endocrinologiques concernant la vitellogenèse chez les femelles des odonates ont été réalisées chez *Orthetrum chrysis* (TEMBHARE & THAKARE, 1975, 1976 b). À partir de l'étude histologique du développement ovarien, ces auteurs ont établi une corrélation positive entre trois processus : la croissance ovocytaire, l'accumulation des produits de neurosécrétion cérébrale et la croissance des corps allates. Ces processus atteignent leur maximum au moment de la maturité sexuelle. Des résultats préliminaires basés sur l'injection d'extraits de cerveau et de corps cardiaques à de jeunes femelles semblent confirmer le rôle des neurosécrétions cérébrales comme agent stimulant les synthèses protéiques durant l'ovogenèse.

3. **La mue.** Les résultats les plus complets concernant le rôle de l'hormone cérébrale de la pars intercerebralis sont ceux qui ont trait au contrôle neuroendocrinien de la mue chez *Aeshna cyanea*.

Il est bien connu que chez les Insectes la mue est déterminée par un mécanisme hormonal en deux temps dans lequel sont impliqués successivement le cerveau et les glandes ventrales. La preuve du rôle de ces dernières dans la mue a été le premier résultat expérimental de l'endocrinologie des odonates, comme il a été vu plus haut. Ce n'est que plus tardivement qu'a été apportée la démonstration rigoureuse de la part prise par le cerveau ou, plus précisément, par la pars intercerebralis, en tant que lieu de production d'une neurohormone stimulant la mise en activité des glandes ventrales. Cette démonstration a été apportée par la méthode que nous avons qualifiée de directe, consistant, d'une part, dans la suppression totale de la pars intercerebralis, d'autre part, dans l'implantation de celle-ci à des larves qui en ont été privées.

Les expériences de destruction par électrocoagulation des cellules neurosécrétrices de la pars intercerebralis ont été réalisées à intervalles de 24 heures sur des larves de l'avant-dernier et du dernier stade (CHARLET & SCHALLER, 1975 a). Pratiquée au début du stade larvaire, cette opération a pour effet de bloquer totalement la mue. On a cependant constaté que dès le troisième jour de l'intermue le pourcentage des larves permanentes ainsi obtenues tombe à 50% des larves opérées. Ce résultat indique qu'à partir de ce moment (considéré comme la période critique pour l'activation des glandes de mue par le cerveau) la quantité de neurohormone produite chez la moitié des larves opérées est suffisante et que le cerveau n'est plus nécessaire à l'accomplissement de la mue.

Lorsque la destruction de la pars intercerebralis est effectuée après la période critique de l'avant-dernier stade, la mue suivante n'est pas empêchée, mais les larves restent alors bloquées au dernier stade et ne se développent pas en adultes. Ces données expérimentales, non seulement confirment l'existence d'une période critique de l'activité cérébrale, mais démontrent le caractère cyclique de l'activation des glandes ventrales par le cerveau.

L'expérience réciproque, celle qui consiste à implanter la pars intercerebralis à des larves parsectomisées, non seulement, a confirmé le rôle stimulateur de la neurohormone cérébrale pour l'activation des glandes ventrales, mais, de plus, a permis de mieux comprendre les modalités de cette activation.

En premier lieu, il est important de noter que pour assurer la reprise du développement d'une larve permanente six implants sont nécessaires, alors que l'implantation d'un seul complexe pars intercerebralis — corps cardiaques est suffisant pour arriver au même résultat (CHARLET & SCHALLER, 1975 b). Ce résultat montre, d'une part, que l'intégrité des connexions anatomiques entre la pars intercerebralis et son organe neurohémal favorise la sécrétion des neurohormones, mais, d'autre part, que celles-ci ne semblent atteindre leur pleine efficacité qu'après avoir transité par les corps cardiaques (SCHALLER & CHARLET, 1983).

La deuxième remarque concerne le résultat de l'implantation d'un complexe pars intercerebralis-corps cardiaques à une larve permanente de l'avant-dernier stade. Cette intervention, non seulement a pour effet de rétablir la mue, mais, de plus, provoque la mise en route de la métamorphose chez la larve du dernier stade ainsi obtenue et sa poursuite jusqu'au moment de la mue imaginale. Dans ce cas, le cerveau implanté a exercé son action stimulatrice à deux reprises, résultat qui confirme à nouveau que l'activation de la glande ventrale par la neurohormone cérébrale est un phénomène cyclique.

### **Rôle de cellules neurosécrétrices non associées à la pars intercerebralis**

Plusieurs études expérimentales ont porté sur des cellules neurosécrétrices cérébrales de type A n'appartenant pas à la pars intercerebralis ou sur des cellules du même type situées dans la chaîne nerveuse ventrale. Le rôle de ces formations a pu être précisé à la suite de leur destruction sélective par électrocoagulation. Les résultats de trois types d'expériences relatives à des groupes cellulaires distincts méritent d'être rapportés.

1. **Cellules cérébrales médio-dorsales** (2 paires). Leur destruction, chez la larve, provoque l'augmentation de la masse sanguine totale, ce qui s'explique par un dérèglement du métabolisme hydrique (CHARLET, 1974).

2. **Cellules cérébrales paramédianes** (2 paires). La destruction de ces cellules, situées latéralement par rapport aux précédentes, a pour effet de bloquer l'exuviation des larves qui meurent faute de pouvoir quitter leur exuvie, bien qu'étant arrivées au terme de l'intermue (CHARLET & SCHALLER, 1976). Il est, par ailleurs, intéressant de noter que chez des larves permanentes résultant de l'ablation des glandes ventrales, ces mêmes cellules présentent des troubles de leur activité neurosécrétoire. On y observe, en effet, l'absence de produit de sécrétion dans le cytoplasme périnucléaire qui contraste avec l'accumulation de corps denses à signification résorptive au niveau du départ axonal (SCHALLER & CHARLET, 1970 ; CHARLET, 1977). La relation entre le blocage de la mue et la perturbation des phénomènes sécrétoires paraît fort probable.

3. **Cellules latérales des ganglions thoraciques** (2 paires par ganglion). Des larves, chez lesquelles on a détruit de part et d'autre la région ganglionnaire latérale où sont situées ces cellules, sont placées dans de l'eau additionnée de chlorure de sodium et de potassium. L'hémolymph des sujets opérés présente une augmentation significative de la pression osmotique qui se traduit par l'accumulation d'ions sodium et potassium. Ce résultat indique la part active prise par certaines cellules neurosécrétrices de la chaîne nerveuse ventrale dans la régulation de l'équilibre ionique et dans le contrôle de l'excrétion (TEMBHARE, 1979).

### **Recherches immunohistochimiques sur le mésentéron et sur le système nerveux**

Un nouvel axe de recherches de nature endocrinologique a été inauguré récemment chez les odonates à l'aide des techniques immunohistochimiques appliquées

à la larve d'*Aeshna cyanea*. Cette orientation a été suscitée par les progrès constants de nos connaissances sur le rôle joué par les amines biogènes dans les principales fonctions de l'organisme animal. Ces substances d'origine nerveuse, telles l'acétylcholine, la sérotonine, l'acide  $\gamma$ -aminobutyrique, doivent être distinguées des neurohormones vraies. En effet, les amines biogènes peuvent intervenir dans la décharge des neurosécrétions, mais leur rôle est différent de celui des neurohormones.

Dans les cellules mésentériques de la larve d'*Aeshna cyanea* ont été détectées des substances voisines des hormones polypeptidiques des Mammifères (ANDRIES & TRAMU, 1984, 1985). Par ailleurs, dans le cerveau et le ganglion sous-œsophagien de la larve on a identifié des substances apparentées au «releasing factor» responsable de la production de l'hormone de croissance (ANDRIES, BELEMTUGRI & TRAMU, 1984).

Des recherches de la même équipe qui se sont poursuivies sur le système nerveux central ont permis de localiser des neurones renfermant de la sérotonine (BELEMTUGRI, ANDRIES & TRAMU, 1985) et de démontrer la coexistence de cette amine biogène et de matériel apparenté à la cholécystokinine des mammifères (ANDRIES, BELEMTUGRI & TRAMU, 1985).

Un travail d'ensemble récent a regroupé les résultats sur la détection immunohistochimique de peptides et d'amines dans le système nerveux d'*Aeshna cyanea* (BELEMTUGRI, 1986). Nul doute que ces recherches ouvrent une voie nouvelle dans la connaissance du métabolisme des neuropeptides chez les odonates et dans celle de leur rôle de neurotransmetteur ou de neurohormone.

## CONCLUSION

Les recherches endocrinologiques sur les odonates qui ont pris leur départ vers le milieu du siècle ont connu, à partir de 1960, un fort développement en France auquel s'est ajouté, une dizaine d'années plus tard, la contribution d'une équipe en Inde. Parmi les 84 publications citées en référence, 72 sont consacrées à l'anisoptère *Aeshna cyanea* (soit 85% du total). Les zygoptères n'ont donné lieu qu'à une seule étude endocrinologique.

Dans la revue des travaux n'ont été considérés que ceux qui se rapportent directement à l'endocrinologie. Par contre, il n'a pas été tenu compte d'une vingtaine de publications, également relatives aux odonates, mais se rapportant à des études cytologiques et ultrastructurales sur l'intestin moyen (ANDRIES), à des travaux de morphophogenèse expérimentale sur l'œil composé et le lobe optique (MOUZE) et à des recherches sur le développement embryonnaire (SCHALLER).

Si l'on essaie de faire le bilan des recherches endocrinologiques chez les odonates, on peut affirmer que les aspects abordés ont été multiples et que la moisson des résultats a été satisfaisante. D'une façon générale, le choix des libellules comme objet d'études a donc présenté de grands avantages, mais il s'est aussi heurté à de nombreux obstacles.

La larve d'*Aeshna cyanea* a l'avantage d'être relativement commune, peu sensible à la qualité de l'eau et facile à capturer au troubleau. L'élevage des larves (alimentation et entretien) ne pose guère de difficultés. Des conditions d'éclairement (jours longs) et de température (20 à 25°C) convenables permettent de lever la diapause et de réduire la durée des stades larvaires. Le degré de développement des yeux composés au cours du dernier stade donne une chronologie précise des étapes de la métamorphose. L'intérêt des odonates réside aussi dans le fait que ces insectes sont caractérisés, au moment de la métamorphose, par une transformation aboutissant à un changement complet de leur mode de vie qui, d'aquatique, devient aérien.

La taille relativement grande des larves âgées facilite les interventions expérimentales, comme l'ablation des glandes ventrales, les électrocoagulations localisées, les implantations d'organes et les injections d'hormones. Les larves permanentes, dont la longévité s'apparente, dans une certaine mesure, à celle des stades de diapause, se trouvent dans une sorte d'état de pseudodiapause que la restitution de l'organe manquant permet de lever.

La position systématique des odonates, à la limite des paléoptères et des néoptères, revêt, d'un point de vue phylogénétique, une grande importance pour le physiologiste. Elle montre, en effet, que, malgré l'anatomie et la structure primitives de leurs glandes endocrines et de leurs organes neurohémaux, les mécanismes endocrinologiques, mis en œuvre dès le Carbonifère chez les odonates, sont restés les mêmes chez les insectes appartenant aux ordres les plus évolués.

Il serait sans doute peu réaliste de ne voir dans le choix des odonates que des avantages pour les études endocrinologiques. En effet, le chercheur s'intéressant aux odonates reste tributaire des captures de matériel dans la nature. La longueur du développement, entrecoupé de diapauses de l'embryon et de la larve, le nombre élevé des stades larvaires restent un sérieux handicap. Dans ces conditions, l'élevage «de l'œuf à l'œuf», même s'il était possible, représenterait une perte de temps considérable, par comparaison avec bien d'autres insectes. Les odonates ne seront jamais de véritables animaux de laboratoire à l'égal de la drosophile, du criquet *Locusta* ou du papillon *Galleria*.

*Aeshna cyanea* a représenté dans le passé un excellent modèle pour la mise en évidence de l'activité physiologique des hormones et de divers métabolites sur des organes-cibles ou au niveau cellulaire. Cependant, les nouveaux objectifs de l'endocrinologie et la nécessité d'adapter les techniques aux orientations actuelles rendent les odonates moins adaptés aux recherches tournées vers la biologie moléculaire.

Si l'ecdysone et l'hormone juvénile sont bien connues au point de vue chimique, les études sur la structure des neurohormones, aux fonctions multiples chez les insectes, sont à peine entreprises. Il faut reconnaître que les travaux biochimiques d'analyse séquentielle des hormones polypeptidiques se heurteraient chez les odonates à un obstacle majeur, celui des quantités importantes d'organismes (se chiffrant par dizaines de milliers) nécessaires à l'isolement des substances actives.

Il est cependant permis d'espérer que les importants résultats apportés par l'endocrinologie des odonates encourageront la constitution de nouvelles équipes qui s'engageront dans des voies de recherche encore inexplorées.

## RÉFÉRENCES

- ALLEN, E. & E. A. DOISY, 1923. An ovarian hormone. A preliminary report on its localization, extraction and partial purification, and action in test animals. *J. Am. med. Assoc.* 81 : 819-821.
- ANDRIES, J. C., 1970. Étude de l'activité des nids de régénération au cours de la métamorphose de l'intestin moyen d'*Aeshna cyanea*. *Bull. Soc. zool. Fr.* 95 : 85-97.
- ANDRIES, J. C., 1972. Remaniements de l'intestin moyen chez les Odonates au cours de la métamorphose. *Bull. Soc. zool. Fr.* 97 : 377-385.
- ANDRIES, J. C., 1975. L'intestin moyen : un nouveau modèle de réponse aux hormones d'insectes. *Coll. internat. CNRS : Actualités sur les hormones d'Invertébrés* 251 : 483-492.
- ANDRIES, J. C., 1976. Présence de deux types cellulaires endocrines et d'un type exocrine au sein du mésentéron de la larve d'*Aeshna cyanea*. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 5 : 393-407.
- ANDRIES, J. C., 1977. *Contrôle de la dynamique cellulaire et des remaniements de l'épithélium mésentérique au cours de la mue et de la métamorphose d'Aeshna cyanea*. Thèse Doct. Sci. Nat., Lille.
- ANDRIES, J. C., 1979 a. Induction expérimentale de la morphogenèse et de la dégénérescence mésentérique chez *Aeshna cyanea*. *Gen. comp. Endocrinol.* 39 : 174-191.
- ANDRIES, J. C., 1979 b. Effect of  $\alpha$ - and  $\beta$ -ecdysone on DNA synthesis in *Aeshna cyanea* midgut. *Experientia* 35 : 122-124.
- ANDRIES, J. C., 1979 c. Effect of exogenous JH I on imaginal determination in *Aeshna cyanea*. *J. Insect Physiol.* 25 : 621-627.
- ANDRIES, J. C. & M. MOUZE, 1975. Action in vivo d'ecdysones sur la morphogenèse imaginaire d'*Aeshna cyanea*. *J. Insect Physiol.* 21 : 111-135.
- ANDRIES, J. C., P. PORCHERON & F. DRAY, 1980. Haemolymph ecdysteroids level following the injection of ecdysone or ecdysterone ; its relation with tegument and midgut response in *Aeshna cyanea*. *Experientia* 36 : 468-470.
- ANDRIES, J. C. & G. TRAMU, 1984. Détection immunohistochimique de substances apparentées à des hormones peptidiques de Mammifères dans le mésentéron d'*Aeshna cyanea*. *C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris (III)* 299 : 181-184.
- ANDRIES, J. C., G. BELEMTUGRI & G. TRAMU, 1984. Immunohistochemical identification of growth hormone-releasing factor-like material in the nervous system of an insect *Aeshna cyanea*. *Neuropeptides* 4 : 519-528.
- ANDRIES, J. C. & G. TRAMU, 1985. Distribution patterns of mammalian-like peptide immunoreactive cells in the midgut of *Aeshna cyanea*. *Experientia* 41 : 500-503.
- ANDRIES, J. C., G. BELEMTUGRI & G. TRAMU, 1985. Coexistence of serotonin and cholecystokinin-like material in the nervous system of *Aeshna cyanea*. *Biogenic Amines* 3 : 219-227.
- ARVY, L. & M. GABE, 1952. Données histophysiologiques sur les formations endocrines rétro-cérébrales de quelques Odonates. *Annls Sci. nat. (Zool. & Biol. anim.)* 14 (11) : 345-374.
- ARVY, M. & M. GABE, 1953. Données histophysiologiques sur la neurosécrétion chez les Paléoptères (Ephéméroptères et Odonates). *Z. Zellf.* 38 : 591-610.

- BALDUS, K., 1924. Untersuchungen über Bau und Funktion des Gehirnes der Larve und Imago von Libellen. *Z. wiss. Zool.* 121 : 557-620.
- BAYLISS, W. M. & E. H. STARLING, 1902. The mechanism of pancreatic secretion. *J. Physiol.* 28 : 325-353.
- BELEMTUGRI, G., J. C. ANDRIES & G. TRAMU, 1985. Immunohistochemical localization of serotonin containing neurons in the nervous system of *Aeshna cyanea*. *Biogenic Amines* 3 : 209-217.
- BELEMTUGRI, G., 1986. *Détection immunohistochimique de molécules peptidiques et d'amines. Leur coexistence dans le système nerveux d'Aeshna cyanea*. Thèse Doct. 3<sup>e</sup> cycle Biol. Physiol. anim., Lille.
- BOUNHIOL, J. J., 1938. Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose chez les lépidoptères. *Bull. biol. Fr. Belg.* (Suppl.) 24 : 1-199.
- BRANDT, J. F., 1833. Bemerkungen über die Mundmagen- oder Eingeweidennerven (Nervus sympatheticus seu Nervi reproductorii) der Evertebraten. *Mém. Acad. Sci. St Petersb.* (Sci. Math. — Phys. & Nat.) 2. (1836, French transl. in *Annls Sci. nat. Zool.* (II) 5 : 102-103.
- BROWN-SEQUARD, C. E. & D'ARSONVAL, 1891. Recherches sur les extraits liquides retirés des glandes et d'autres parties de organisme. *Archs Physiol. norm. pathol.* (5) 3 : 491.
- BUTENANT, A. & P. KARLSON, 1954. Über die Isolierung eines Metamorphose-Hormons der Insekten in kristallisierter Form. *Z. Naturf.* 9 b : 389-391.
- CAZAL, P., 1947. Recherches sur les glandes endocrines rétrocébrales des Insectes. 2. Odonates. *Archs Zool. exp. gén.* 85 (2) : 55-82.
- CAZAL, P., 1948. Les glandes endocrines rétrocébrales des Insectes. Étude morphologique. *Bull. Biol. fr. Belg.* (Suppl.) 32 : 1-227.
- CHARLET, M., 1969. Étude des cellules neurosécrétrices dans la chaîne nerveuse ventrale d'*Aeshna grandis*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris (D) 269 : 1554-1557.
- CHARLET, M., 1971. Présence d'organes neurohémaux associés à la chaîne nerveuse ventrale d'*Aeshna cyanea*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris (D) 272 : 2910-2912.
- CHARLET, M., 1972. *Étude du système neurosécréteur d'Aeshna cyanea*. Thèse Doct. 3<sup>e</sup> cycle, Biol. anim., Strasbourg.
- CHARLET, M., 1972 a. Étude histologique de la pars intercerebralis de la larve d'*Aeshna cyanea*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris (D) 275 : 1047-1050.
- CHARLET, M., 1972 b. Évolution du système neurosécréteur de la pars intercerebralis d'*Aeshna cyanea* au cours du développement post-embryonnaire. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris (D) 275 : 2255-2258.
- CHARLET, M., 1974. Mise en évidence d'un centre neurosécréteur protocérébral intervenant dans l'équilibre hydrique de la larve d'*Aeshna cyanea*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris (D) 279 : 835-838.
- CHARLET, M., 1977. *Contribution à l'étude du contrôle endocrinien de la mue chez la larve de l'insecte odonate Aeshna cyanea*. Thèse Doct. Sci. Nat., Strasbourg.
- CHARLET, M., F. SCHALLER & P. JOLY, 1974 a. Données sur les phénomènes de neurosécrétion chez les odonates. *Zool. Jb. Physiol.* 78 : 279-288.
- CHARLET, M. & F. SCHALLER, 1974 b. Étude de cellules neurosécrétrices cérébrales non associées à la pars intercerebralis chez la larve d'*Aeshna cyanea*. *Odonatologica* 3 : 93-105.
- CHARLET, M. & F. SCHALLER, 1975 a. Effets de la destruction de la pars intercerebralis sur la mue chez la larve d'*Aeshna cyanea*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris (D) 281 : 831-834.
- CHARLET, M. & F. SCHALLER, 1975 b. Restauration de la mue chez la larve d'*Aeshna cyanea* rendue permanente après électrocoagulation de la pars intercerebralis. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris (D) 281 : 1617-1619.



- CHARLET, M. & F. SCHALLER, 1976. Blocage de l'exuviation chez la larve d'*Aeshna cyanea* après électrocoagulation d'un centre neurosécréteur du protocérébron antérieur. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris (D) 283 : 1539-1541.
- DEFOSSEZ, A., 1972 a. *Étude expérimentale du développement post-embryonnaire de l'appareil copulateur mâle des insectes odonates anisoptères\** Thèse Doct. 3<sup>e</sup> cycle, Biol. anim., Lille.
- DEFOSSEZ, A., 1972 b. Développement d'un organe érectile dans l'appareil copulateur mâle des odonates adultes. *Odonatologica* 1 : 191-198.
- DEFOSSEZ, A., 1973 a. Développement de l'appareil copulateur mâle au cours de la métamorphose des Aeshnidae. *Int. J. Insect Morph. Embryol.* 2 : 153-167.
- DEFOSSEZ, A., 1973 b. Contrôle hormonal du développement de l'appareil copulateur mâle au cours de la métamorphose d'*Aeshna cyanea*. *Odonatologica* 2 : 309-315.
- DEFOSSEZ, A. & F. SCHALLER, 1972. Inhibition de la métamorphose de l'appareil copulateur mâle de larves d'*Aeshna cyanea* privées de leurs glandes de mue. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris (D) 275 : 971-974.
- DEFOSSEZ, A. & F. SCHALLER, 1973. Inhibition de la métamorphose de l'appareil copulateur mâle des larves d'*Aeshna cyanea* par injection d'un mimétique de l'hormone juvénile. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris (D) 276 : 2051-2054.
- DEROUX-STRALLA, D., 1948 a. Recherches anatomo-histologiques préliminaires à une étude des mécanismes endocrines chez les Odonates. *Bull. Soc. zool. Fr.* 73 : 31-36.
- DEROUX-STRALLA, D., 1948 b. Recherches expérimentales sur le rôle des glandes ventrales dans la mue et la métamorphose chez *Aeshna cyanea*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris 227 : 1277-1278.
- FUKUDA, S., 1940. Induction of pupation in silkworm by transplanting the prothoracic gland. *Proc. Imp. Acad. Tokyo* 16 : 414-416.
- GABE, M., 1966. *Neurosecretion*. Pergamon Press, Oxford.
- GILLOTT, C., 1969. Morphology and histology of the cephalic endocrine glands of the damselfly, *Coenagrion angulatum*. *Can. J. Zool.* 47 : 1187-1192.
- GRILLOT, J.-P., 1983. Morphology and evolution of perisymphatic organs in insects. In : A. P. Gupta [Ed.], *Neurohemal organs in Arthropods* 16, pp. 481-512, Thomas, Springfield, Ill.
- HANSTRÖM, B., 1940. Inkretorische Organe, Sinnesorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insektenordnungen. *K. svenska Vetenskapsakad. Handl.* 18 (8) : 1-265.
- KOPEČ, S., 1922. Studies on the necessity of the brain for the inception of metamorphosis of insects. *Biol. Bull.* 42 : 323-342.
- MORDUE, W., G. J. GOLDSWORTHY, J. BRADY & W. M. BLANEY, 1980. *Insect physiology*. Blackwell, Oxford.
- MOUZE, M., 1971. Rôle de l'hormone juvénile dans la métamorphose oculaire de larves d'*Aeshna cyanea*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris (D) 273 : 2316-2319.
- MOUZE, M., 1972 a. Effet d'un mimétique de l'hormone juvénile, l'ester méthylé du farnésol, sur la métamorphose oculaire de larves d'*Aeshna cyanea*. *Gen. comp. Endocrinol.* 18 (Abstract 127) : 611.
- MOUZE, M., 1972 b. Étude expérimentale des facteurs morphogénétiques et hormonaux réglant la croissance oculaire des Aeshnidae. *Odonatologica* 1 : 221-232.
- MOUZE, M., 1978. *Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire de l'appareil visuel des odonates anisoptères*. Thèse Doct. Sci. Nat., Lille.
- MOUZE, M. & F. SCHALLER, 1971. Métamorphose oculaire de larves d'*Aeshna cyanea* privées d'ecdysone. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris (D) 273 : 2122-2125.
- MOUZE, M., J. C. ANDRIES & F. SCHALLER, 1973. Effets sur la mue et la métamorphose de

- l'injection d'ecdysone à des larves permanentes d'*Aeshna cyanea*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris (D) 277 : 2509-2512.
- NABERT, A., 1913. Die corpora allata der Insekten. *Z. wiss. Zool.* 104 : 181-358.
- PFLUGFELDER, O., 1938. Weitere experimentelle Untersuchungen über die Funktion der corpora allata von *Dixippus morosus*. *Z. wiss. Zool.* 151 : 149-191.
- PFLUGFELDER, O., 1947. Über die Ventraldrüsen und einige andere inkretorische Organe des Insektenkopfes. *Biol. Zb.* 66 : 211-235.
- RAABE, M. & A. PROVANSAL, 1972. Les organes péricorallaires des paléoptères. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris (D) 275 : 925-928.
- RÖLLER, H. & K. H. DAHM, 1968. The chemistry and biology of juvenile hormone. *Rec. Progr. Horm. Res.* 24 : 651-658.
- SCHALLER, F., 1957. Préliminaires de la métamorphose chez les odonates. Observations sur les stades larvaires d'*Aeshna cyanea*. *Bull. Soc. linn. Bordeaux* 97 : 121-134.
- SCHALLER, F., 1959. Contrôle humoral du développement post-embryonnaire d'*Aeshna cyanea*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris 248 : 2525-2527.
- SCHALLER, F., 1960. Étude du développement post-embryonnaire d'*Aeshna cyanea*. *Annls Sci. nat. (Zool.)* 2 : 751-868.
- SCHALLER, F., 1962 a. Rupture de la diapause larvaire chez *Aeshna cyanea* par implantation de complexes cerveau-corps cardiaques de larves activées. *C. r. Séanc. Soc. Biol.* 156 : 658-661.
- SCHALLER, F., 1962 b. Adult differentiation potentialities of the integument in *Aeshna cyanea*. *Gen. comp. Endocrinol.* 2 (abstract 26) : 620.
- SCHALLER, F., 1962 c. Phénomènes d'inhibition de la métamorphose chez les larves âgées d'*Aeshna cyanea*. *Bull. Soc. zool. Fr.* 87 : 582-600.
- SCHALLER, F., 1962 d. Rôle de la diapause et de la vitesse du développement dans le cycle biologique d'*Aeshna cyanea*. *Bull. Assoc. philomath. Alsace Lorr.* 11 : 128-137.
- SCHALLER, F., 1963. Croissance oculaire au cours de développements normaux et perturbés de la larve d'*Aeshna cyanea*. *Gen. comp. Endocrinol.* 3 (Abstract 92) : 730-731.
- SCHALLER, F., 1964 a. Action de l'ecdysone sur des larves d'*Aeshna cyanea* en diapause. *Mém. Soc. Sci. nat. math. Cherbourg* (6) 51 : 135-140.
- SCHALLER, F., 1964 b. Croissance oculaire au cours de développements normaux et perturbés de la larve d'*Aeshna cyanea*. *Ann. Endocrinol.* 25 (Suppl. 5) : 122-127.
- SCHALLER, F., 1965. Action de la photopériode croissante sur des larves en diapause d'*Aeshna cyanea* maintenues à basse température. *C. r. Séanc. Soc. Biol.* 159 : 846-849.
- SCHALLER, F., 1971. Rôle de l'ecdysone dans la régénération de l'épithélium mésentérique des Insectes Odonates. *Arch. Zool. exp. gén.* 112 : 695-704.
- SCHALLER, F., 1979. Rôle de la température dans le développement d'*Aeshna cyanea* : recensement des stades larvaires d'un biotope sur une période de quatre ans. *Bull. Assoc. philomath. Alsace Lorr.* 16 : 21-28.
- SCHALLER, F. & J. MEUNIER, 1967 a. Résultats de cultures organotypiques du cerveau et du ganglion sous-œsophagien d'*Aeshna cyanea*. Survie des organes et évolution des éléments neurosécréteurs. *C. r. Séanc. hebd. Acad. Sci.*, Paris (D) 264 : 1441-1444.
- SCHALLER, F. & J. MEUNIER, 1967 b. Changes in neurosecretory cells of in vitro cultivated cephalic ganglia from dragonfly larvae. *Gen. comp. Endocrinol.* 9 (Abstract 159) : 491.
- SCHALLER, F. & J. MEUNIER, 1968. Étude du système neurosécréteur céphalique des Insectes Odonates. *Bull. Soc. zool. Fr.* 93 : 233-249.
- SCHALLER, F. & M. CHARLET, 1970. Évolution du système neurosécréteur de larves d'*Aeshna cyanea* privées d'ecdysone. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris (D) 271 : 2004-2007.
- SCHALLER, F. & J. C. ANDRIES, 1970 a. Effets d'une inhibition de la métamorphose sur l'activité des nids de régénération dans l'intestin moyen d'*Aeshna cyanea*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris (D) 270 : 3079-3082.

- SCHALLER, F. & J. C. ANDRIES, 1970 b. Rôle de l'ecdysone dans la multiplication des cellules de régénération de l'intestin moyen chez la larve d'*Aeshna cyanea*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris (D) 271 : 426-429.
- SCHALLER, F. & M. MOUZE, 1972. Croissance et métamorphose oculaire de larves d'*Aeshna cyanea* privées d'ecdysone. *Gen. comp. Endocrinol.* 18 (Abstract 162) : 622.
- SCHALLER, F. & J. A. HOFFMANN, 1973. Évolution du taux d'ecdysone au cours du dernier stade larvaire d'*Aeshna cyanea*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris (D) 277 : 741-743.
- SCHALLER, F., J. C. ANDRIES, M. MOUZE & A. DEFOSSEZ, 1974. Nouveaux aspects du contrôle hormonal du cycle biologique des Odonates : recherches sur la larve d'*Aeshna cyanea*. *Odonatologica* 3 : 49-62.
- SCHALLER, F. & A. DEFOSSEZ, 1974. Inhibition de la métamorphose de larves d'*Aeshna cyanea* par un mimétique de l'hormone juvénile. *Arch. Entw. Mech. Org.* 174 : 20-32.
- SCHALLER, F., J. A. HOFFMANN & J. KOOLMAN, 1975. Métabolisme de l'ecdysone chez *Aeshna cyanea*. Résultats d'injections d' $\alpha$ -ecdysone radioactive à des animaux normaux et à des larves au cycle de mue bloqué. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris (D) 280 : 1813-1816.
- SCHALLER, F. & J. A. HOFFMANN, 1976. Métabolisme de l' $\alpha$ -ecdysone in vivo et in vitro chez *Aeshna cyanea*. *Coll. internat. CNRS. Actualités sur les hormones d'Invertébrés* 251 : 393-401.
- SCHALLER, F. & M. CHARLET, 1980. Neuroendocrine control and rate of ecdysone biosynthesis in larvae of a Paleopteran insect : *Aeshna cyanea*. *Progr. Ecdysone Res. Develop. Endocrinol.* 7 : 99-110. J. A. Hoffmann [Ed.], Elsevier North-Holland, Amsterdam.
- SCHALLER, F. & M. CHARLET, 1983. Cephalic neurohemal organs in Odonata. In : A. P. Gupta [Ed.], *Neurohemal organs of Arthropods* 3, pp. 319-335, Thomas, Springfield, Ill.
- TEMBHARE, D. B., 1973. *Studies on the neuroendocrine system in the dragonfly Orthetrum chrysis*. Ph. D. thesis, Nagpur Univ.
- TEMBHARE, D. B., 1979. Hormonal regulation of osmotic and ionic balance in the haemolymph of the larvae of dragonfly *Aeshna cyanea*. *Arch. internat. Physiol. Biochem.* 87 : 557-583.
- TEMBHARE, D. B., 1980. An electron microscopic study of the neurosecretory pars intercerebralis — corpus cardiacum system in larvae of the dragonfly *Aeshna cyanea*. *Z. mikrosk. anat. Forsch.* 94 : 60-72.
- TEMBHARE, D. B. & V. K. THAKARE, 1975. The histological and histochemical studies on the ovary in relation to vitellogenesis in the dragonfly *Orthetrum chrysis*. *Z. mikrosk. anat. Forsch.* 89 : 108-127.
- TEMBHARE, D. B. & V. K. THAKARE, 1976 a. The cephalic neuroendocrine system of the dragonfly *Orthetrum chrysis*. *Odonatologica* 5 : 355-370.
- TEMBHARE, D. B. & V. K. THAKARE, 1976 b. Neuroendocrine control of vitellogenesis in the dragonfly *Orthetrum chrysis*. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* 90 : 691-704.
- TEMBHARE, D. B. & V. K. THAKARE, 1977. Neurosecretory system of the ventral ganglia in the dragonfly *Orthetrum chrysis*. *Cell Tissue Res.* 177 : 269-280.
- THAKARE, V. K. & D. B. TEMBHARE, 1975 a. Histochemistry of the neurosecretory cells of the pars intercerebralis of the dragonfly *Orthetrum chrysis*. *Odonatologica* 4 : 225-235.
- THAKARE, V. K. & D. B. TEMBHARE, 1975 b. The effect of electrical stimulation on the cephalic neurosecretory system in the last instar nymph of the dragonfly *Orthetrum chrysis*. *Experientia* 31 : 693-694.
- TILLYARD, R. J., 1917. *The biology of dragonflies (Odonata or Paraneuroptera)*. Cambridge Univ. Press.
- VARMA, L., 1972. The morphology of the stomodeal nervous system in the adult dragonflies *Bradinopyga geminata* and *Orthetrum chrysis*. *Acta zool.* 53 : 9-16.

- VIALLANES, H., 1884. Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. 2. Le ganglion optique de la libellule *Aeshna maculatissima*. *Annls Sci. nat. (Zool.)* 18 (4) : 1-34.
- WIGGLESWORTH, V. B., 1934. The physiology of ecdysis in *Rhodnius prolixus*. 2. Factors controlling moulting and metamorphosis. *Q. Jl microsc. Sci.* 77 : 191-222.
- WIGGLESWORTH, V. B., 1954. *The physiology of insect metamorphosis*. Univ. Press, Cambridge.
- WIGGLESWORTH, V. B., 1972. *The principles of insect physiology*. Chapman & Hall, London.
- WILLIAMS, C. M., 1946. Physiology of insect diapause. 1. The role of the brain in the production and termination of pupal dormancy in the giant silkworm, *Platysamia cecropia*. *Biol. Bull.* 90 : 234-243.
- ZAWARZIN, A., 1924. Histologische Studien über Insekten. 5. Über die histologische Beschaffenheit des unpaaren ventralen Nerven der Insekten. *Z. wiss. Zool.*, 122 : 97-115.