

# ANNALES DE PARASITOLOGIE

## HUMAINE ET COMPARÉE

TOME XIV

1<sup>er</sup> MARS 1935

N° 2

### MÉMOIRES ORIGINAUX

ANNALES  
DE  
PARASITOLOGIE

#### RECHERCHES SUR LES RÉDUVIDÉS HÉMATOPHAGES

#### *RHODNIUS ET TRIATOMA*

Par **Henri GALLIARD**

(*Suite*) (1)

#### VIII. — LE DÉVELOPPEMENT DE L'ŒUF DES TRIATOMES A TEMPÉRATURE CONSTANTE

Tous les phénomènes biologiques sont influencés par la température. Réaumur, dès 1735, a montré que la quantité de chaleur nécessaire pour obtenir une croissance déterminée, est constante. De Candolle, le premier, a exprimé de façon précise les rapports entre l'accélération régulière du développement avec la température.

Certains biologistes ont essayé d'adapter la loi de Van't Hoff, modifiée par Arrhénius, définissant les mêmes relations dans les réactions chimiques, aux phénomènes biologiques.

De nombreuses formules et leur représentation graphique ont été proposées. Dans l'ensemble, si on élimine les durées de développement aux températures extrêmes, toutes les courbes sont plus ou moins voisines et superposables et peuvent être indifféremment utilisées (E. Martini, 1929).

(1) Voir *Annales de Parasitologie*, XIII, 1935, p. 289-306, p. 401-423, p. 497-527 et XIV, 1936, p. 1-34.

## Seuil de développement

Les températures qui agissent sur le phénomène du développement ne partent pas forcément de 0°, mais au-dessus, du moins en ce qui concerne les insectes que nous étudions. Cette température limite est le *seuil du développement* (threshold of development). On

	TEMPÉRATURE	DURÉE DU DÉVELOPPE- MENT	VITESSE DU DÉVELOPPE- MENT	TEMPÉRATURE EFFECTIVE	CONSTANTE THERMIQUE
<i>T. vitticeps</i>	15	86	0,011	7	602
	20	43	0,022	12	516
	25	30	0,033	17	510
	30	24	0,042	22	528
	32	22	0,045	24	528
	34	22	0,045	26	572
<i>T. dimidiata</i>	15	75	0,014	2	150
	20	43	0,023	7	301
	25	25	0,040	12	305
	30	18	0,055	17	306
	32	17	0,058	19	323
	34	17	0,058	21	357
<i>R. prolixus</i>	15	pas de dével.			
	20	24	0,042	10	240
	25	15	0,066	15	225
	30	12	0,083	20	240
	32	11	0,09	22	242
	34	10	0,1	24	240
	35	10	0,1	25	250

l'a appelée aussi zéro physiologique, point critique, température effective minima. Il est évident que le calcul de la constante thermique ne doit se faire que pour des valeurs de la température, prises au-dessus de ce seuil.

Ce seuil peut être défini comme étant la température à laquelle le développement commence et au-dessous de laquelle le développement cesse définitivement (Peairs, 1927). Théoriquement, un

organisme quelconque, œuf ou insecte, devrait pouvoir être conservé à cette température pour un temps indéfini (Sanderson et Peairs, 1913). Mais on sait qu'une longue exposition, même à des températures modérées, peut amener la mort. En particulier, l'évolution de l'œuf, à ces températures-limites, se fait mal, car les conditions de milieu favorables sont difficiles à maintenir. L'humidité particulièrement a une grande influence, les organismes se défendant mal contre la dessiccation ou la saturation excessives.

La difficulté de déterminer le seuil de développement exact a conduit la plupart des auteurs à admettre comme seuil théorique le point où la ligne des vitesses, menée par deux points, coupe la ligne des ordonnées.

Mais cette valeur ne correspond pas au seuil réel (Peairs, 1927, Shelford, 1929) ; le seuil réel est situé au-dessous du seuil théorique, mais il est très difficile à connaître pour les raisons données ci-dessus. Il n'est d'ailleurs pas fixe pour une même espèce et varie suivant le degré d'humidité, suivant les générations envisagées et suivant l'état physiologique des spécimens étudiés (Shelford, 1927). Pour Hase (1930), le zéro physiologique est inexistant, puisque des phénomènes de métabolisme peuvent se produire à des températures voisines du 0 thermométrique.

On a cherché également à déterminer l'action du froid par des procédés histologiques, mais les recherches de Schuckman (1909) ont porté sur des températures très inférieures au seuil de développement et ne nous donnent pas de renseignements utiles.

Nos connaissances sur la température constituant la limite supérieure de développement sont encore plus restreintes. Il est probable que ce point est le même que celui de la limite mortelle (upper fatal limit), car il détermine certainement des troubles physiologiques définitifs. S'il existait un intervalle appréciable entre la limite supérieure de développement et le point mortel, on pourrait constater une latence dans le développement à ce stade, mais ce phénomène n'a jamais été observé (Uvarof, 1931) (1).

Il est donc certain que si, dans l'ensemble, la rapidité du développement croît avec la température, lorsque cette température devient trop élevée, le rapport cesse d'exister et la vitesse de développement se ralentit avant que la limite supérieure ne soit atteinte. La courbe se relève à l'extrémité et prend dans l'ensemble la forme d'un S (Prochnow, 1907, 1908, Glenn, 1922).

(1) Cet auteur fait observer à ce propos que le phénomène appelé estivation, qui est la période de vie ralentie présentée dans les conditions naturelles par certains insectes, à des températures relativement élevées, est dû à un abaissement du taux d'humidité.

En ce qui concerne l'optimum de développement, on peut prendre la température à laquelle il se produit le plus rapidement. Mais, dans ce cas, ce point est assez proche de la limite mortelle et le pourcentage d'œufs ou d'individus arrivant au terme de leur évolution est très faible. Il est préférable, avec la plupart des auteurs, d'admettre la définition de Blunck (1914) : l'optimum est la température à laquelle le plus grand pourcentage d'individus accomplissent leur développement dans le temps le plus court.

#### Constante thermique

D'après la loi de Réaumur, il y a donc une relation constante entre la température et le temps nécessaire pour arriver à un état de développement déterminé. C'est la constante thermique qui représente l'énergie calorifique nécessitée. En pratique, il est impossible de mesurer cette énergie sous forme de calories. On a donc adopté une méthode permettant d'additionner les températures agissant pendant un jour, ou jours-degrés. Puis on n'a tenu compte que des températures effectives, au-dessus du seuil de développement.

Sanderson, Peairs et Blunck ont trouvé une expression mathématique des rapports entre la température et le développement. Si  $T$  est la température à laquelle s'est effectué le développement,  $K$  le seuil de développement,  $D$  sa durée, le produit

$$(T - K) D = C \text{ (constante)}$$

$C$  est la constante thermique. C'est la formule d'une hyperbole. Quand deux points de la courbe ont été déterminés expérimentalement, la formule permet de déterminer les autres et de construire la courbe tout entière.

Elles permettent également de calculer le seuil de développement d'après les données de deux expériences faites à des températures où les résultats sont faciles à obtenir, en utilisant les deux équations :

$$(T - K) D = C$$

$$(t - K) d = C$$

$$\text{d'où} \quad K = \frac{dt - DT}{d - D}$$

L'exactitude de cette formule a été prouvée par le fait que les températures nécessaires pour obtenir un développement complet en un nombre donné de jours, qu'elles soient calculées ou obtenues empiriquement, sont concordantes.

Mais la représentation graphique de la formule qui donne la constante est trop compliquée. On utilise plutôt la réciproque de l'hyperbole. La formule devient donc :

$$\frac{T - K}{\frac{1}{D}} = \text{constante.}$$

C'est l'équation d'une droite (von Cettingen, 1879). Dans le graphique, les températures sont portées en ordonnées et l'inverse de la durée de développement en abscisses. La valeur réciproque  $\frac{1}{D}$  est la fraction du développement total accomplie pendant une unité de temps à la température  $T - K$ . C'est l'unité de développement (Prochnow 1907, Sanderson 1910, Shelford 1926). Elle exprime la vitesse relative du développement et la ligne droite montre l'accélération du développement due à l'augmentation de la température. Chaque point de la courbe est l'indice du développement pour une température donnée.

Comme pour l'hyperbole, et plus simplement encore, il suffit de connaître deux points. En les réunissant par une droite que l'on prolonge de part et d'autre, on obtient la ligne des vitesses. Le point où cette ligne coupe la ligne des ordonnées (température) est le seuil théorique.

### Développement des œufs de Triatomes à température constante

Les différents auteurs qui se sont occupés de l'évolution des œufs de Triatomes ont observé les faits suivants :

En ce qui concerne *Rhodnius prolixus*, Uribe a constaté que les œufs se développaient en 12 jours à 27-32°, en 10 à 11 jours à 34°. A 37°, les embryons mouraient les 3 ou 4 premiers jours.

Larrousse constate le développement en 15-20 jours à 25°.

Pour Hase (1933), l'œuf de *R. pictipes* éclôt en 11 à 15 jours à 30°, en 37 à 48 jours à 17°-22°.

En ce qui concerne les Triatomes, l'œuf de *T. megista* se développe en 30 jours en moyenne, 25 à 30 jours les mois chauds, en 30 à 40 jours, les mois froids (Neiva, 1910) ; à 37°, ils n'évoluent pas.

Pour Neiva (1913), l'œuf de *T. infestans* se développe en 20 à 25 jours. Pour Pinto (1925), il faut 23 jours en juillet, dans le cas de *T. vitticeps*.

Dans nos expériences, les deux premiers points ayant servi à établir la ligne d'accélération du développement, ont été déterminés

en mesurant le temps de développement à 20 et à 30°, c'est-à-dire à des températures comprises dans la zone où la loi de la constante thermique se vérifie. Comme unité de temps, nous avons choisi naturellement le jour et la constante thermique a été calculée en jours-degrés.

Pour les calculs, la difficulté provient surtout du fait que des œufs, pondus au même moment par un seul Triatome ou *Rhodnius*, éclosent à plusieurs jours d'intervalle, comme on le verra plus

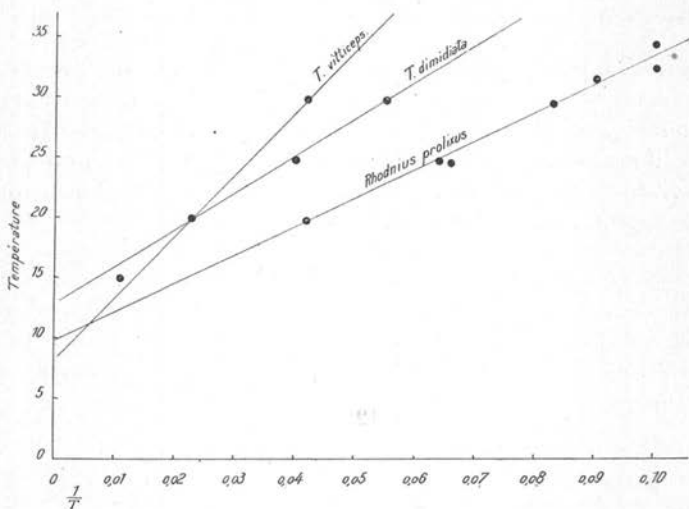


FIG. 51. — Vitesse de développement de *R. prolixus*, *T. dimidiata* et *T. vitticeps*. Au lieu de  $\frac{1}{T}$ , en abscisse, il faut lire  $\frac{1}{D}$  (inverse de la durée de développement).

loin. Nous n'avons donc tenu compte pour chaque lot d'œufs pondus par une ou plusieurs femelles que de la durée de développement du premier œuf éclos. Les chiffres donnés dans les tableaux et qui ont servi à établir les courbes sont des moyennes de ces premières éclosions.

Le seuil de développement calculé (fig. 51), c'est-à-dire le point où la ligne de vitesse coupe l'ordonnée, est variable suivant les espèces : 13° pour *T. dimidiata*, 10° pour *Rhodnius prolixus*, 8° pour *T. vitticeps*. Pour *T. rubrovaria* et *T. protracta*, les valeurs sont à peu près les mêmes que pour *T. dimidiata*. Nous n'avons donc pas établi les courbes pour ces deux espèces.

Ce seuil de développement théorique est forcément différent du

seuil réel. La ligne des vitesses ne traduit la réalité des faits que dans la zone optimum de développement. Elle s'incurve vers le bas à partir d'une certaine température ; le seuil réel est nécessairement plus bas que le seuil théorique. Citons comme exemple certain diptère, *Lucilia sericata*, pour qui le seuil théorique est 12° et le seuil réel observé entre 9 et 10° (G. Cousin, 1932). Nous avons signalé plus haut les difficultés qu'il y avait à établir ce seuil réel. Les résultats sont forcément approximatifs. La seule méthode pratique est celle des coupes. La limite supérieure de développement est également très difficile à fixer et nous avons vu qu'il est impossible de la distinguer du point mortel (upper fatal limit). Pour *Rhodnius prolixus* par exemple, on obtient un début de développement à 37°, mais jamais d'éclosion, à 40° l'œuf meurt. Ce que l'on peut dire, c'est que le développement se ralentit au-dessus de 34° pour *Rhodnius prolixus* et ne s'accomplit pas complètement au-dessus de 35°. Pour les Triatomes, on obtient un maximum de vitesse à 32°, à 35° on n'obtient pas d'éclosion.

	Seuil théorique	Seuil réel
<i>T. vitticeps</i> . . . . .	8°	entre 7° et 8°
<i>T. dimidiata</i> . . . . .	13°	8°
<i>T. rubrovaria</i> . . . . .	13°	7°
<i>T. protracta</i> . . . . .	12°	7°
<i>Rhodnius prolixus</i> . . . . .	10°	6°

#### Lignes de vitesse de développement

Si on observe les courbes pour trois espèces très différentes comme *T. vitticeps*, *T. dimidiata*, *Rhodnius prolixus*, on voit combien leur inclinaison est variable. A 33°, en effet, la durée du développement de l'œuf est respectivement 24, 18 et 12 jours ; à 25° : 30, 25 et 15 ; à 20° : 43, 43 et 24 ; à 15° : 86 et 75 jours. A cette dernière température, nous n'avons pas pu obtenir l'évolution complète de l'embryon de *Rhodnius prolixus*.

On voit aussi qu'à 20° les courbes de *T. vitticeps* et de *T. dimidiata* se croisent pour se séparer ensuite, la vitesse de développement de l'œuf de *T. vitticeps* étant toujours la plus lente à partir de cette température.

#### Constante thermique

La loi de la constante thermique se vérifie pour les différentes espèces que nous avons étudiées entre 20 et 30 degrés (33° pour *R. prolixus*). Elle oscille entre 510 et 528 pour *T. vitticeps* ; entre

301 et 306 pour *T. dimidiata* ; entre 324 et 344 pour *T. rubrovaria* ; entre 225 et 240 pour *Rhodnius prolixus*.

On voit aussi qu'au-dessous de 20° et au-dessus de 33°, les valeurs de cette constante traduisent l'irrégularité de la courbe de développement :

602 à 15°, 572 à 34°, dans le cas de *T. vitticeps*.

150 à 15°, 357 à 34°, dans le cas de *T. dimidiata*.

0 à 20°, 250 à 35°, dans le cas de *Rhodnius prolixus*.

### Optimum thermique

Nous avons dit plus haut que l'optimum thermique n'était pas la température à laquelle le développement s'effectue avec la plus grande rapidité, mais celle à laquelle le plus grand pourcentage d'embryons était susceptible d'arriver à un développement normal (Blunck 1923, Peairs 1927).

Nos recherches sur cette température optimum nous ont permis d'obtenir les résultats suivants :

#### A 15°

<i>T. dimidiata</i> .....	14 pour 100	d'éclosions
<i>T. vitticeps</i> .....	28 pour 100	—
<i>T. rubrovaria</i> .....	18 pour 100	—
<i>T. protracta</i> .....	21 pour 100	—
<i>R. prolixus</i> .....	0 pour 100	—

#### A 20°

<i>T. dimidiata</i> .....	58 pour 100	d'éclosions
<i>T. vitticeps</i> .....	64 pour 100	—
<i>T. rubrovaria</i> .....	50 pour 100	—
<i>T. protracta</i> .....	68 pour 100	—
<i>R. prolixus</i> .....	60 pour 100	—

#### A 25°

<i>T. dimidiata</i> .....	70 pour 100	d'éclosions
<i>T. vitticeps</i> .....	70 pour 100	—
<i>T. rubrovaria</i> .....	65 pour 100	—
<i>T. protracta</i> .....	81 pour 100	—
<i>R. prolixus</i> .....	79 pour 100	—

#### A 30°

<i>T. dimidiata</i> .....	82 pour 100	d'éclosions
<i>T. vitticeps</i> .....	90 pour 100	—
<i>T. rubrovaria</i> .....	80 pour 100	—



<i>T. protracta</i> .....	90 pour 100	—
<i>T. prolixus</i> .....	90 pour 100	—

## A 34°

<i>T. dimidiata</i> .....	16 pour 100	d'éclosions
<i>T. vitticeps</i> .....	18 pour 100	—
<i>T. rubrovaria</i> .....	15 pour 100	—
<i>T. protracta</i> .....	21 pour 100	—
<i>R. prolixus</i> .....	25 pour 100	—

L'optimum thermique est entre 25 et 30°. Ces chiffres, en ce qui concerne *R. prolixus* à 20°, sont en désaccord avec ceux obtenus par Hase (1933), pour *R. pictipes*. Il obtient un développement en 37 à 48 jours à 17-22°, avec 78 pour 100 de mortalité. Cela prouve l'inconvénient qu'il y a à ne pas expérimenter à une température constante et à prendre des moyennes : les conditions sont complètement transformées et les résultats parfois tout à fait inattendus.

*Eclosion successive des œufs*

Les auteurs qui ont étudié la ponte des Triatomés et de *R. prolixus* en particulier ont été frappés du fait que l'éclosion se faisait de façon irrégulière pour des œufs pondus au même moment et qui ne commencent pas leur développement avant la ponte comme dans le cas de *Cimex*.

En ce qui concerne *R. prolixus* à 30°, la différence entre la première et la dernière éclosion a été par exemple de 2 jours (pour 9 œufs), 4 jours (pour 4 œufs), 4 jours (pour 3 œufs), 4 jours (12 œufs). On voit donc que la différence n'est pas nécessairement proportionnelle au nombre d'œufs. A 20°, la différence est à peine plus grande : 6 jours (5 œufs), 4 jours (7 œufs), 7 jours (20 œufs).

Pour les Triatomés, les résultats sont plus variables. Ainsi pour *T. rubrovaria*, à 30° : 9 jours (11 œufs), 11 jours (21 œufs). A 20° : 3 jours (15 œufs).

Pour *T. dimidiata*, à 30° : 5 jours (3 œufs), 4 jours (5 œufs), 2 jours (13 œufs) ; à 20° : 3 jours (5 œufs), 3 jours (10 œufs).

Pour *T. protracta*, à 30° : 3 jours (9 œufs), 3 jours (4 œufs).

Pour *T. vitticeps*, à 30° : on trouve 2 jours (13 œufs), 5 jours (8 œufs), 2 jours (8 œufs), 7 jours (6 œufs) ; à 20°, on trouve 4 jours (8 œufs), 7 jours (4 œufs), 4 jours (8 œufs).

Ces exemples montrent que dans le cas des triatomés également, la différence entre la première et la dernière ponte, pour un même lot d'œufs, n'est pas proportionnelle à la quantité d'œufs, ni à la température.

## IX. — L'ÉCLOSION

Le mécanisme de l'éclosion de l'œuf des insectes est encore assez obscur. L'accumulation d'air, la résorption du liquide amniotique par l'embryon et son augmentation de volume, l'afflux sanguin dans sa tête entraînent peu à peu la rupture du chorion et la sortie de la larve. Pour Sikes et Wigglesworth, qui ont récemment repris la question (1931), il ne s'ensuit pas une augmentation de pression interne de l'œuf, mais l'ouverture de la coque serait le résultat de l'activité musculaire de l'embryon.

Il est certain que l'éclosion est souvent précédée de mouvements rythmiques et parfois violents, mouvements d'allongement et de retrait, de la larve, qui sont destinés à rompre les enveloppes embryonnaires et le chorion de l'œuf. Chez les triatomes, ces mouvements, s'ils existent, sont absolument imperceptibles et le seul phénomène que l'on puisse constater est l'accumulation d'air au pôle inférieur de l'œuf.

Un grand nombre d'insectes présentent sur leur membrane embryonnaire un appareil d'éclosion ou de rupture de forme variable, qui est un épaississement chitineux de cette enveloppe. Chez les hémiptères (Kirby et Spence, Heymons, 1895-1906) ; chez les forficules (Heymons) ; chez les psocques (de Peyerhimoff, 1901) ; chez les *Locustidæ* et les *Gryllidæ* (Cape de Baillon 1919, Derville 1922, Cadet 1920) ; chez certains diptères (Breslau 1920). C'est ce qu'on appelle la *dent ovulaire* chez les phlébotomes (Howlett) ou organe de Kunckel chez les aphaniptères. Chez les anoploures (*Pediculus*, *Hematopinus*), Alessandrini (1919) a décrit un appareil d'éclosion tout à fait curieux : c'est une sorte de disque muni d'épines qui se détend brusquement et vient rompre les membranes.

L'organe est d'ailleurs fixé tantôt sur la membrane embryonnaire, tantôt directement sur le tégument de la larve comme chez certains hémiptères aquatiques (R. Poisson, 1923).

Le rôle de cet appareil est certainement important pour certaines espèces, mais il peut parfois manquer. Ainsi R. Poisson a montré que chez les hémiptères aquatiques les gymnocerates présentent un appareil de rupture, tandis que les cryptocerates n'en ont pas : le chorion se rompt sous la poussée de l'afflux sanguin dans la tête.

Sikes et Wigglesworth ont constaté la présence d'épines spéciales sur la membrane embryonnaire de *Rhodnius*, *Cimex*. Nous en étudierons plus loin la morphologie. Mais chez ces insectes à œufs operculés, il y a une membrane à rompre mais pas de chorion à user par

frottement. La pression sur le clapet semble seule nécessaire pour l'ouverture de l'œuf. En outre, les deux rangées de dents qui se réunissent sur la ligne médiane à la partie postérieure de la tête ne correspondent pas à l'orifice de l'œuf. Avant la naissance, la tête de la larve est hyperfléchie et c'est surtout le prothorax qui est en contact avec le clapet. « D'ailleurs, disent Sikes et Wigglesworth, il est possible que ces petites épines ne jouent aucun rôle dans la rupture des membranes, mais servent plutôt à empêcher la tête de retomber dans l'œuf lorsque le clapet se soulève. »

Mais doit-on nécessairement admettre que cet appareil a un rôle à jouer ? Ce n'est pas certain. Ainsi, Cape de Baillon a signalé que si dans le cas des orthoptères certaines espèces présentent un organe fonctionnant comme appareil de rupture, chez d'autres, appartenant à des groupes très voisins, son rôle est secondaire dans le mécanisme de l'éclosion.

Le mode d'éclosion est variable même dans les différents groupes d'hémiptères. Chez les hémiptères aquatiques par exemple, la larve encore revêtue de sa mue sort complètement de l'œuf, puis « la membrane embryonnaire chitineuse se fend le long d'une ligne médio-dorsale dans la région mésonotale. Le thorax, puis la tête, puis successivement les pattes antérieures, moyennes et postérieures, se dégagent de cette enveloppe » (R. Poisson).

Chez les triatomes, le processus est tout différent, la larve se débarrassant de sa mue, parfois avant, mais en général au fur et à mesure de l'éclosion, puisque l'on trouve presque toujours les gaines des antennes qui sont restées engagées dans l'œuf et fixées à la paroi interne.

La pellicule est rejetée par la larve avant de naître (C. Pinto). « L'embryon de *T. dimidiata*, dit F. Campos, sort lentement en complète immobilité, se dépouillant en franchissant l'ouverture de la pellicule qui l'enveloppe (sac amniotique) et qui, une fois brisée, reste entortillée sur le bord. »

Il arrive, exceptionnellement, que la larve sorte de l'œuf avec sa mue intacte ; mais elle n'arrive jamais à s'en débarrasser à l'extérieur et meurt alors rapidement.

On peut facilement suivre les différentes phases de la sortie de la larve de son enveloppe embryonnaire. La rupture se fait au niveau de l'union de la tête et du thorax suivant une ligne transversale. Toute la partie correspondant au dos et à l'abdomen se rétracte. La partie qui recouvre la tête et ses appendices bascule, se rabat en avant et entraînée vers la partie postérieure du corps par la rétraction des enveloppes élastiques des pattes, elle glisse sur la face ventrale et vient coiffer l'extrémité postérieure de l'abdomen.

Les pattes ne se dégagent pas immédiatement car la larve entraîne toujours cette dépouille à l'extérieur ou tout au moins à l'orifice de l'œuf.

### Mue embryonnaire

La dépouille telle qu'on la retrouve au dehors de l'œuf de *T. viticeps* par exemple, a la forme d'une capsule hémisphérique. A son sommet sont insérées deux antennes fortement chitinisées, très longues, larges et aplaties en forme de lame. Entre les antennes se trouve une sorte d'appendice conique, court et trapu, recourbé à son extrémité et recouvert à sa base et sur ses faces latérales d'écaillés très développées. En avant des pièces buccales, sur l'autre versant de la calotte, on voit les gaines de l'extrémité des pattes très courtes, bifides, émergeant chacune d'une masse rétractée. Plus en arrière est appendue une masse formée de l'enveloppe rétractée du dos et de l'abdomen. Seuls sont chitinisés avec les antennes, l'appendice médian et l'extrémité des pattes. Sur le versant correspondant au clypeus et à la partie dorsale de la tête, on trouve l'appareil d'éclosion : ce sont des denticulations en épines de rosier, régulièrement disposées en deux bandes longitudinales en arrière des pièces buccales, partant du voisinage des faces latérales de l'appendice médian et venant se rejoindre sur la ligne médiane tout à fait au bord de la calotte.

L'aspect général est exactement le même chez les autres espèces de triatomés, *T. rubrovaria*, *T. infestans*, *T. dimidiata*, *T. protracta* et *Rhodnius prolixus* et aucun caractère autre que celui de la taille ne nous semble permettre de distinguer ces espèces entre elles.

L'examen de l'embryon extrait de l'œuf peu avant l'éclosion montre à quoi correspond cette dépouille : c'est l'enveloppe de la tête qui persiste seule intacte. L'appendice conique correspond au labre. La gaine de la trompe proprement dite se rétracte complètement et on n'en retrouve qu'un court moignon conique représentant son extrémité légèrement chitinisée. Notons également que les pièces buccales, mandibules et maxilles, sont à ce moment repliées et enroulées et font légèrement saillie à l'extérieur dans quatre gaines individuelles. C'est seulement après dégagement complet de la tête que ces pièces s'allongent et prennent place dans la gaine de la trompe.

Notons aussi que de l'intérieur de la calotte sort toujours, comme le battant d'une cloche, une sorte de filament se terminant en pointe. Il semble s'insérer dans la cavité de la gaine du labre. Nous n'avons pas pu en préciser l'origine. Il ressemble beaucoup à ce

que J.-H. Fabre a décrit et figuré chez la Réduve masquée (*Souvenirs entomologiques*, 8<sup>e</sup> série, p. 99) : avant la sortie de la larve on

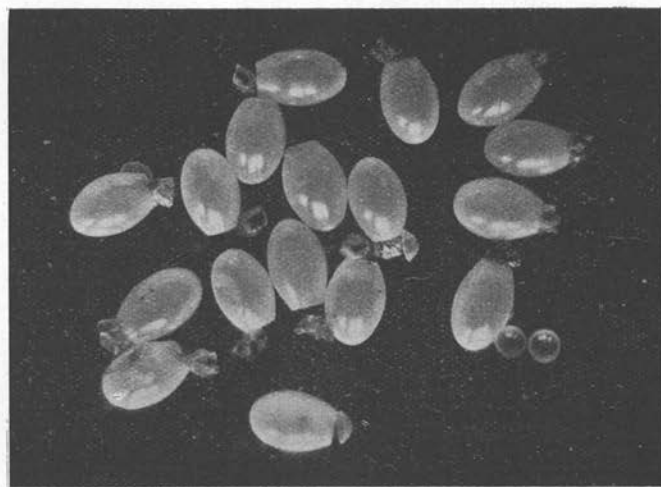
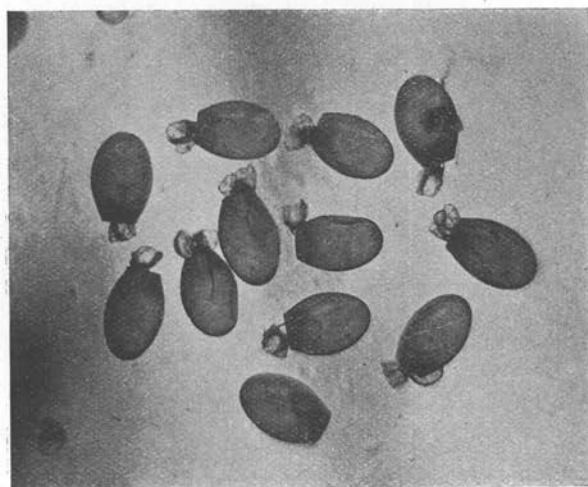


FIG. 52. — Œufs de *T. vitticeps*, avec les mues embryonnaires, après l'éclosion.

voit une pellicule irisée qui fait hernie, qui se gonfle, qui éclate et qui est parfois projetée au dehors, « c'est une subtile coupe, demi-

sphérique, à bords déchirés, qui se prolonge dans le bas en un délicat pédicule tortueux ». Fabre propose l'explication suivante. Le pédicule reliait l'enveloppe embryonnaire à une ampoule située sous le couvercle et qui serait gonflée par l'embryon. Par analogie avec nos réduvidés hématophages, cette explication semble difficilement acceptable. Il doit plutôt se produire chez la réduite masquée une déchirure complète de la partie antérieure de la mue embryonnaire, qui est poussée dans l'orifice operculaire, puis se retourne brusquement en donnant l'impression d'un éclatement. Ensuite, la larve se débarrasserait au dehors du reste de son enveloppe.

### Origine de la mue embryonnaire

On sait que chez les hémiptères l'embryon est endoblastique. L'enfoncement de la bande germinative débute au niveau de la région postérieure. Le sac interne ainsi formé s'allonge parallèlement au grand diamètre de l'œuf. La paroi ventrale de ce sac s'épaissit et devient l'embryon tandis que l'autre devient l'*amnios*. Le reste du blastoderme entourant le vitellus devient la *séreuse*. Puis la cavité amniotique se ferme, les deux replis viennent en contact, la séreuse forme un revêtement continu. L'embryon est entouré de toute part par le vitellus.

Chez *Triatoma dimidiata* par exemple, la cavité amniotique est fermée à partir du quatrième jour, à 30°. Chez *R. prolixus*, c'est le deuxième jour.

Puis l'embryon, en se développant, est soumis au phénomène de la blastokinèse, c'est-à-dire que son extrémité céphalique, orientée vers le pôle inférieur de l'œuf, va se retourner et devenir extra-vitelline. Chez les hémiptères particulièrement, le retournement se fait de la façon suivante : la séreuse et l'*amnios* se soudent au voisinage de la tête et la rupture des membranes se produit à ce niveau. Le fond de la poche amniotique se dévagine, si l'on peut dire, et l'embryon libéré se retourne complètement ; sa tête est dirigée vers le pôle antérieur de l'œuf et il est tourné vers la face ventrale sans l'interposition d'aucune membrane. Il semble faire le tour complet du pôle inférieur. Ensuite, il remonte progressivement et la tête finit par arriver au niveau de l'opercule.

On peut suivre les mouvements de la tête grâce à la présence des yeux, qui sont déjà visibles par transparence. Ainsi pour *T. dimidiata* à 28°, la blastokinèse ne commence pas avant le sixième jour, parfois le neuvième. En général, dès le neuvième jour, l'embryon est complètement remonté et la tête est en place. Et c'est douze à quatorze jours plus tard qu'aura lieu l'éclosion.

C'est seulement à partir du moment où l'embryon est en place que l'œuf de *T. dimidiata*, qui est blanc ivoire, commence à devenir rose. Pour l'œuf de *Rhodnius*, la formation de l'embryon est plus difficile à suivre, tout en étant uniformément pigmenté en rose vif. La fixation dans l'alcool, par exemple, est nécessaire. On peut ensuite faire passer l'embryon par l'essence de cèdre ou le terpi-

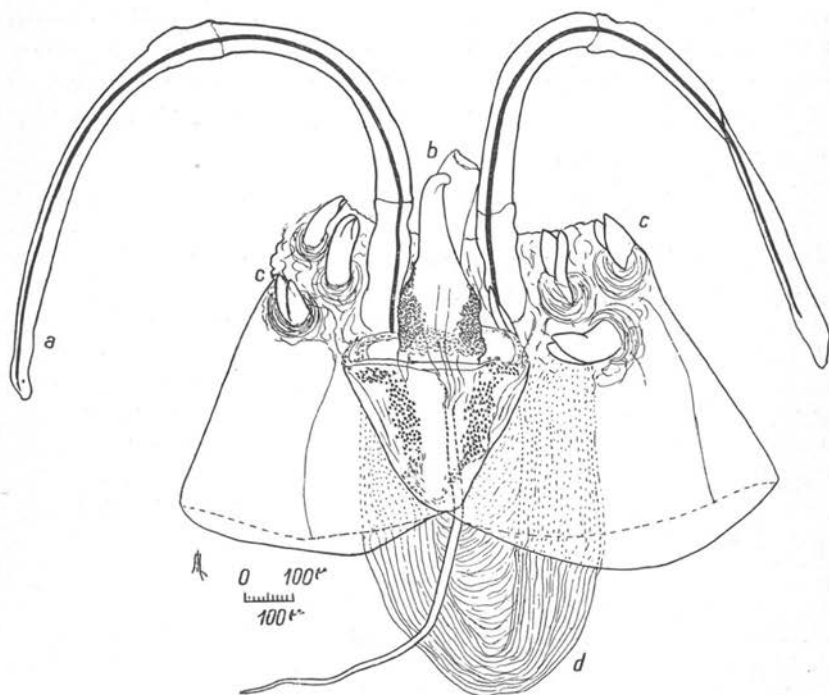


FIG. 53. — Mue embryonnaire de *Triatoma vitticeps* (vue dorsale). *a*, antennes ; *b*, labre ; *c*, extrémité bifide et chitineuse des gaines des pattes ; *d*, enveloppe rétractée du dos et de l'abdomen.

néol. Le vitellus devient transparent et l'embryon se détache nettement.

On a beaucoup discuté pour savoir ce que devenaient les membranes, séreuse et amnios, et si elles entraient ou non dans la constitution de l'ectoderme. Quoi qu'il en soit, au moment de l'éclosion, l'amnios n'entoure plus l'embryon déjà depuis longtemps. Le nom de membrane amniotique que l'on donne souvent encore à la membrane embryonnaire dont la larve se débarrasse en naissant,

ne fait donc que perpétuer une erreur. Les différents auteurs s'accordent d'ailleurs actuellement à reconnaître qu'il s'agit d'une sécrétion cuticulaire.

Nous avons cherché à savoir à quel moment elle se formait. Elle n'existe pas tant que l'embryon n'occupe pas sa place définitive, tant qu'il n'a pas commencé à se pigmenter. Les épines qui ornent sa tête, l'appareil d'éclosion si l'on veut, ne se forment également que lorsque l'embryon est en place. La mue s'effectue alors, le quatorzième jour à 28° pour *T. dimidiata* et très rapidement on voit se former les pattes avec les griffes, qui n'ont qu'un rapport lointain avec l'extrémité grossièrement bifide des pattes de l'embryon.

### Membrane interne de l'œuf

Au moment de l'éclosion, l'embryon est entouré d'un certain nombre d'enveloppes. Muir et Kershaw, étudiant l'embryologie de certains homoptères, admettent qu'il y en a trois, de dehors en dedans : la séreuse, l'indusium (1) externe et la cuticule embryonnaire. Nous n'avons pas constaté la présence d'indusium chez les Triatomes. D'autre part, la séreuse a disparu depuis longtemps. A maturité, l'embryon est entouré, en plus de sa mue qui le moule parfaitement, d'une enveloppe anhyste que l'on a considérée comme une sécrétion cuticulaire de la séreuse ou membrane blastodermique (Wheeler), comme la membrane vitelline (2). Nous avons montré, à propos de la morphologie des œufs, que le chorion est doublé par une membrane interne, très mince chez les triatomes et qui se déchire au niveau de l'orifice ; elle peut être facilement retirée avec l'embryon après fixation. Chez *Rhodnius*, elle est, par contre, très épaisse et constitue la partie résistante de l'œuf. Cette membrane interne n'est donc pas une formation secondaire, elle existe chez les œufs stériles et, chez les œufs fertiles, avant tout début de développement.

(A suivre).

Laboratoire de Parasitologie de la Faculté de médecine de Paris  
(Directeur : Prof. E. Brumpt).

(1) L'indusium est une formation spéciale découverte par Wheeler (1890) chez l'embryon d'un locustide de l'Amérique du Nord (*Xiphidium ensiferum*).

(2) « Chez *Cimex*, entre la cuticule embryonnaire et le chorion se trouve une troisième couche, probablement la membrane vitelline, appelée par Speyer (1929) la membrane moyenne de l'œuf. » (Sikes et Wigglesworth).