

UNIVERSITE DE DIJON

UNIVERSITE DE DIJON
LABORATOIRE DE ZOOLOGIE
BOULEVARD SORBONNE
21000 DIJON - FRANCE

THESE

présentée pour l'obtention du grade de
DOCTEUR DE TROISIEME CYCLE
en Biologie Cellulaire et Moléculaire
(Option Physiologie des Insectes)

Inscrite sous le N° 1152
Date le 2007-03-11
Cote

DIFFERENCIATION DES SEXUES NEOTENIQUES CHEZ *KALOTERMES FLAVICOLLIS* Fabr.

(Isoptera, Kalotermitidae)

Evolution ultrastructurale des organes génitaux femelles.

par

Nadia SOLTANI-MAZOUNI

Termite : sexe : différenciation

Soutenue le 8 Février 1984 devant la Commission d'Examen :

MM. Ch. NOIROT Président
C. BORDEREAU
P. CASSIER
Mme C. NOIROT-TIMOTHEE

UNIVERSITE DE DIJON
LABORATOIRE DE ZOOLOGIE
ANATOMIE ET HISTOLOGIE

Ce travail a été réalisé au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Dijon sous la direction de Monsieur le Professeur Ch. NOIROT. Je le remercie de m'avoir accueillie dans son laboratoire et je lui exprime ma profonde reconnaissance pour ses nombreux conseils.

Monsieur Ch. BORDEREAU a dirigé mon travail. Ses encouragements et ses nombreux conseils m'ont été très précieux. Qu'il soit assuré de toute ma gratitude et de mon amitié.

Mes remerciements vont également à Madame NOIROT pour avoir accepté de juger ce travail. Ses remarques et ses conseils me furent très profitables. Je l'assure de ma profonde gratitude.

Je remercie Monsieur le Professeur P. CASSIER de l'Université de Paris VI d'avoir pu se libérer de ses nombreuses obligations pour venir juger ce travail.

Pour son aide dans l'étude de la différenciation des glandes collatérales, je remercie vivement Monsieur A. QUENNEDEY.

Mes remerciements les plus sincères vont également à Madame BOISSON pour le soin qu'elle a apporté à la dactylographie du manuscrit.

Je tiens à remercier tous les membres du laboratoire de Zoologie, chercheurs et techniciens, notamment Madame CURIE pour les techniques de microscopie électronique et Madame QUENNEDEY pour les techniques histologiques.

Je ne saurais oublier Monsieur ABERKANE (Recteur de l'Université de Annaba) pour m'avoir permis d'entreprendre ces études.

Enfin, je remercie mon époux Nouredine pour m'avoir encouragée et aidée dans la réalisation de ce travail.

S O M M A I R E

INTRODUCTION.....	1
MATERIEL ET TECHNIQUES.....	3
I. ESPECE UTILISEE.....	3
II. RECOLTE DU MATERIEL.....	3
III. TECHNIQUES D'ELEVAGE.....	4
IV. TECHNIQUES D'OBSERVATION.....	4
1. Histologie.....	4
2. Histochimie.....	4
3. Microscopie électronique à transmission....	5
4. Confection et coloration des coupes semi-fines.....	5
RESULTATS.....	6
I. MUES NORMALES DE PSEUDERGATES ET MUES DE NEOTENIE.....	6
II. ANATOMIE DE L'APPAREIL GENITAL FEMELLE.....	7
1. Appareil génital du pseudergate femelle....	7
2. Appareil génital du sexué néoténique.....	7
III. LES OVAIRES.....	9
1. La vitellogénèse chez le néoténique fonctionnel.....	9
2. Stade d'évolution des ovocytes chez le pseudergate en intermue.....	12
3. Evolution des ovocytes au cours de la mue normale de pseudergate.....	13
4. Evolution des ovocytes au cours de la mue de néoténie et chez le jeune néoténique....	13
IV . LES GLANDES COLLETERIALES.....	14
1. Les glandes collétériales chez le néoténique fonctionnel.....	14
2. Les glandes collétériales du pseudergate en intermue.....	16

3. Les glandes collatérales du pseudergate en mue normale.....	16
4. Les glandes collatérales au cours de la mue de néoténie et chez le jeune néoténique.....	16
DISCUSSION.....	19
CONCLUSION.....	25
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	26

Introduction

Le problème de la différenciation des castes chez les insectes sociaux a fait l'objet de nombreux travaux. Chez les termites, où le polymorphisme est très marqué, le schéma de développement des différentes castes est connu pour un grand nombre d'espèces, mais les mécanismes de différenciation sont encore mal expliqués.

On peut distinguer deux niveaux dans le déterminisme des castes, le niveau de la société où interviennent notamment des facteurs alimentaires et phéromonaux et le niveau de l'individu où le système neuroendocrinien joue un rôle prépondérant puisque le polymorphisme des termites est un phénomène de développement post-embryonnaire (LUSCHER, 1974 ; NOIROT, 1977). De nombreux travaux ont été réalisés sur le déterminisme de la différenciation de la caste des soldats où l'hormone juvénile joue un rôle très important (LUSCHER, 1974 ; HRDY, et al., 1978 ; HOWARD et HAVERTY, 1979 ; OKOT-KOTBER, 1980). Sur le déterminisme physiologique de la caste des sexués reproducteurs, on ne dispose que des données très fragmentaires et imprécises. Le travail présenté ici s'inscrit dans le cadre de recherches faites au laboratoire sur les mécanismes physiologiques intervenant dans la différenciation des sexués reproducteurs de termites.

Dans une société de termites, seul le couple royal participe à la fonction reproductive. Chez les autres membres de la colonie, le développement des gonades et la gamétogénèse sont inhibés. Chez certaines espèces cette inhibition n'est pas irréversible puisque dans certaines conditions, des déviations ontogéniques se produisent pour donner à la colonie des sexués de remplacement lorsque le couple royal disparaît. Notre étude a été réalisée sur un termite inférieur, Kaloterme flavicollis où l'on peut obtenir facilement expérimentalement des sexués de remplacement. Privées de sexués fonctionnels, les populations de K. flavicollis différencient rapidement, par une mue particulière, de nouveaux sexués reproducteurs néoténiques, à partir de larves

ou de pseudergates (faux-ouvriers) (GRASSE et NOIROT, 1946 ; LUSCHER, 1952). Cette mue de néoténie est une mue anticipée, elle présente à la fois des caractères progressifs (développement des organes génitaux, apparition d'yeux pigmentés) et des caractères régressifs (raccourcissement ou disparition des ébauches alaires). De plus la préparation à la mue de néoténie est plus rapide que celle d'une mue normale de pseudergate (LUSCHER, 1952). Le contrôle hormonal des deux types de mues apparaît ainsi particulièrement intéressant à étudier. Mais une analyse détaillée préalable de l'évolution des organes génitaux au cours de la mue de pseudergate et au cours de la mue de néoténie est nécessaire.

Nous présentons ici les résultats d'une étude sur le développement des ovaires et des glandes collatérales. Aucune étude de ce type n'a été faite à notre connaissance chez les termites. Chez K. flavicollis, seule l'anatomie générale de l'appareil génital femelle a été considérée (NEEFS, 1932 ; LEBRUN, 1966 ; TRUCKENBRODT, 1966 ; WALL, 1971).

Matériel et techniques

I. ESPECE UTILISEE

Kalotermes flavicollis Fabr. (Isoptera, Kalotermitidae) ou communément "Termite à cou jaune" est le seul représentant du genre Kalotermes Hagen rencontré en France. Essentiellement localisée sur le pourtour du bassin méditerranéen, cette espèce vit en colonies dans des souches de bois où elle creuse de simples galeries en guise de nid.

Une colonie se compose d'un couple de sexués reproducteurs, de nymphes, de pseudergates, de soldats et de larves. La mue imaginale s'effectue en fin d'été, les essaimages au cours de l'automne. L'inhibition du couple royal sur la formation de sexués de remplacement est stricte, on n'observe jamais plus d'un seul couple de reproducteurs par colonie. Lorsque le couple royal disparaît, de nombreux sexués de remplacement se forment, mais un seul couple de sexués subsiste après élimination des autres sexués par cannibalisme (LUSCHER, 1952 ; GRASSE et NOIROT, 1952). Les sexués de remplacement néoténiques peuvent provenir des stades IV dans les jeunes sociétés et des stades VII dans les sociétés plus âgées (GRASSE et NOIROT, 1946 ; LUSCHER, 1952). La notion de pseudergates ou faux-ouvriers a été introduite par GRASSE et NOIROT (1947). Ces pseudergates proviennent de larves jeunes ou de nymphes âgées ayant subi une mue régressive aboutissant à un raccourcissement ou à la suppression des fourreaux alaires. Ils assument les tâches accomplies chez les termites plus évolués par les ouvriers vrais. Cette notion de pseudergate a été récemment précisée (NOIROT, 1984). La figure 1 résume le développement des différentes castes observées chez K. flavicollis.

II. RECOLTE DU MATERIEL

Les colonies de K. flavicollis ont été récoltées dans les environs d'Argelès sur Mer (Pyrénées Orientales) en Septembre 1981, dans des souches de micocouliers, chênes, arbres fruitiers, et ceps de vigne (elles ont été stockées au laboratoire plusieurs

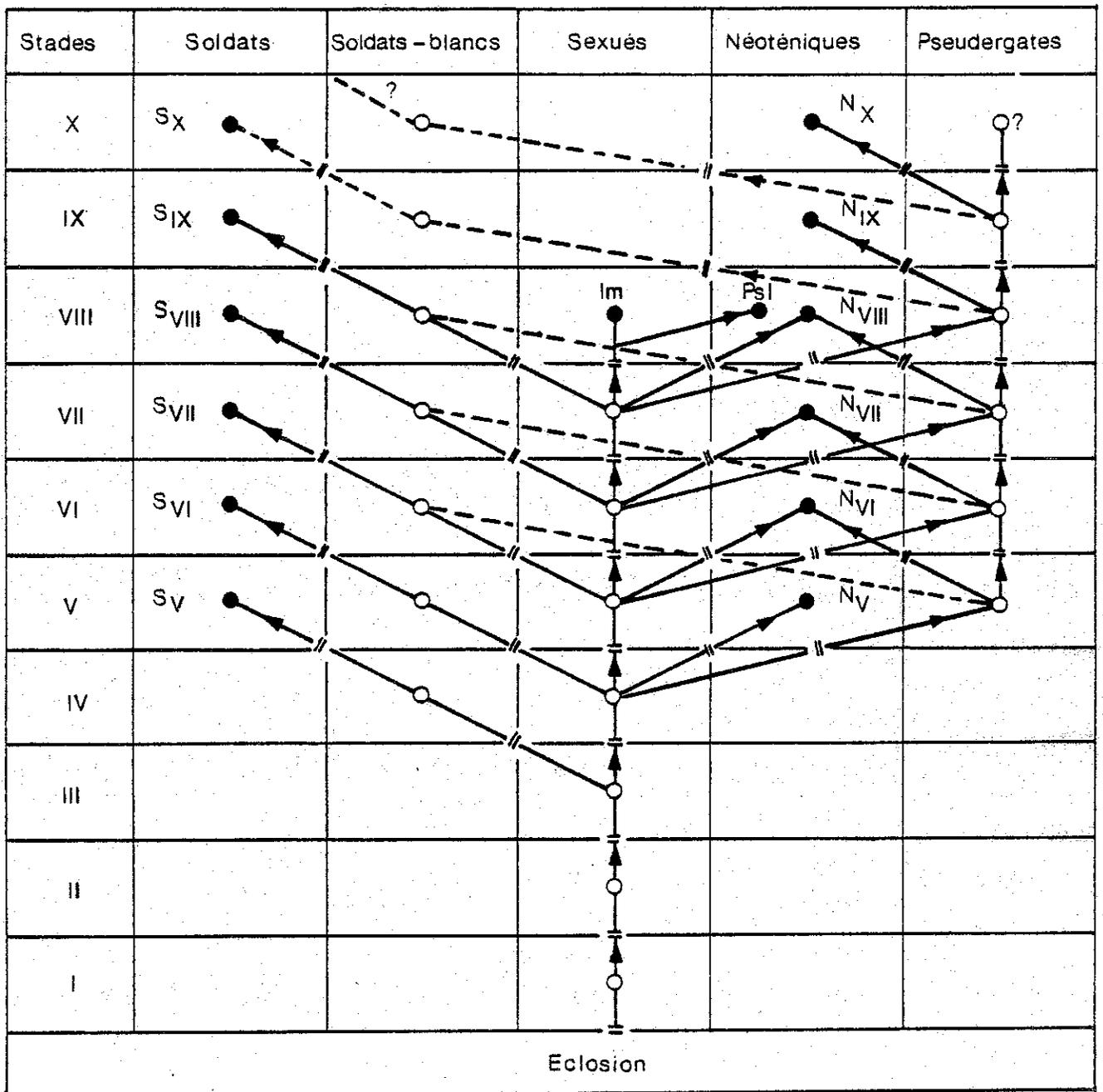


Figure 1. Développement des castes de K. flavicollis (d'après Grassé et Noirot, 1946).

S_v à S_x : Soldats des stades 5 à 10.

N_v à N_x : Néoténiques des stades 5 à 10.

Im : Imagos; PsI : Pseudoimagos.

mois pour stabiliser les populations avant les expérimentations.

III. TECHNIQUES D'ELEVAGES

Les élevages sont effectués selon la technique de LUSCHER (1949) dans des boîtes plates en verre permettant l'observation des individus (Fig. 2). Chaque élevage contient 50 pseudergates et 1 soldat. Les élevages sont observés quotidiennement et les individus en cours de différenciation sont marqués par des taches de peinture déposées après anesthésie par le froid. La salle d'élevage est climatisée avec une température de $27^{\circ}\text{C} \pm 0,2$ et une humidité relative de $70 \% \pm 5 \%$.

IV. TECHNIQUES D'OBSERVATION

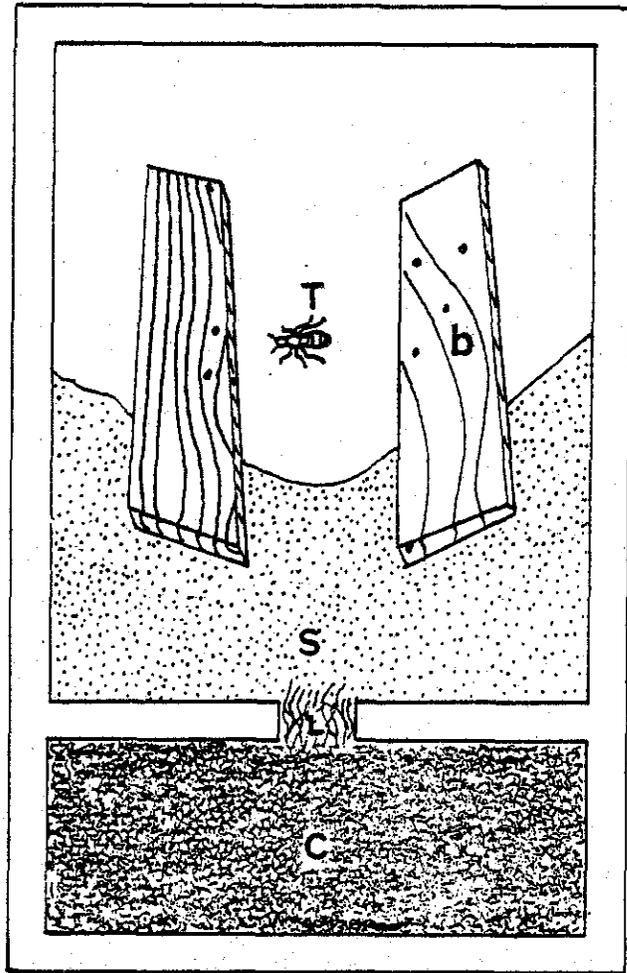
1. Histologie

Les techniques histologiques ont été réalisées selon les indications de MARTOJA et MARTOJA-PIERSON (1967) et GABE (1968). Les termites préalablement amputés de leurs pattes sont fixés par les liquides de Carnoy ou de Duboscq-Brasil puis déshydratés dans le butanol. Après imprégnation et inclusion dans la paraffine, des coupes sont collées à l'eau gélatinée puis séchées à l'étuve. Elles sont colorées soit à l'azan de Heidenhain soit au trichrome de Prenant. La coloration à l'azan a donné de meilleurs résultats.

2. Histochimie

Nous avons employé les techniques décrites dans les ouvrages de Martoja et Martoja-Pierson (1967) et Gabe (1968). Les fixateurs utilisés sont les liquides de Carnoy et de Duboscq-Brasil aqueux. Les réactions histochimiques suivantes furent employées : l'acide périodique-Schiff (APS) et réaction de contrôle (Schiff seul) pour la mise en évidence des glucides ; traitement à la ptyaline + APS pour la recherche du glycogène ; le bleu alcian (pH = 3,5) pour les muco-polysaccharides acides ; l'alloxane-Schiff pour les protéines ; la réaction argentaffine pour les substances réductrices.

(A)



(B)

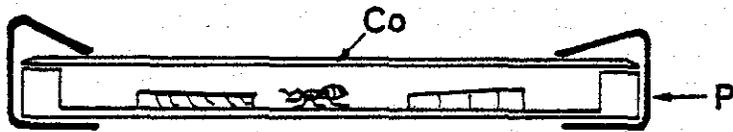


Figure 2. Boite d'élevage de *K. flavicollis* (d'après Lüscher, 1949).

A : vue de dessus; B : vue en coupe.

(T : termite, b : bois, S : sable, L : laine de verre, C : coton imbibé d'eau, Co : couvercle, P : pince).

3. Microscopie électronique à transmission

Les termites sont disséqués et les organes génitaux (ovaires et glandes collatérales) sont prélevés et fixés par le mélange formaldéhyde 2 % gLutaraldéhyde 3 % dans un tampon cacodylate 0,1 M à pH = 7,4 selon la méthode de KARNOVSKY (1965) modifiée par FRIEND et FARQUHAR (1967) pendant 12 heures à 4°C. Les pièces sont ensuite rincées dans le même tampon (3 bains de 20 minutes chacun) avant d'être post-fixées par le tétr oxyde d'osmium à 1 % dans le tampon cacodylate (0,2 M à pH = 7,4) pendant une heure. La déshydratation est réalisée par substitution d'éthanol de titre croissant, complétée par 2 bains d'oxyde de propylène, suivi d'une imprégnation à la résine pure. L'inclusion définitive est réalisée dans un mélange Epikote-Araldite selon ANDERSON et ELLIS (1965). Les coupes effectuées à l'ultramicrotome sont recueillies sur des grilles en cuivre recouvertes de collodion carboné. Les coupes sont enfin contrastées, d'abord par l'acétate d'uranyle saturé dans l'éthanol 50° pendant une heure à température ambiante et à l'obscurité, puis par le citrate de plomb durant 8 minutes selon REYNOLDS (1963). Les grilles sont observées au microscope électronique à transmission (75 kv).

4. Confection et coloration des coupes semi-fines

L'étude sur coupes semi-fines de pièces fixées pour les observations ultrastructurales permet une meilleure mensuration des ovocytes. Les coupes de 1 μ m d'épaisseur sont colorées sur lame par le bleu de Toluidine pendant 5 minutes. Le montage est effectué à sec et les observations se font au microscope photonique.

Résultats

I. MUES NORMALES DE PSEUDERGATES ET MUES DE NEOTENIE

- La vidange intestinale est le premier signe morphologique permettant de reconnaître les individus qui préparent une mue.

Nous avons convenu d'appeler jour 0 (J0) ce moment, tout en sachant que l'initiation réelle de la mue le précède légèrement. Nous appelons préparation à la mue, la période s'écoulant entre le jour 0 et le rejet de la cuticule (ecdysis). C'est seulement 3 jours après la vidange intestinale (J3) que les caractéristiques de la néoténie (pigmentation des yeux) sont perceptibles. Dans les populations de pseudergates élevés en présence d'un couple reproducteur fonctionnel, on a relevé pour 30 jours d'observations et pour une population totale de 250 individus, 6 % de mues normales de pseudergates soit 0,2 % de mue par jour. Dans les populations de pseudergates élevés en absence de couple reproducteur on a observé pour 50 jours d'observations et pour une population globale de 400 individus, 20 % de mues de néoténie soit 0,4 % de mue/jour et 4 % de mues normales soit 0,08 % de mue/jour.

Dans ces deux types d'élevages la préparation à la mue de pseudergate est de $6,8 \text{ jours} \pm 0,3$, celle de la mue de néoténie est de $6 \pm 0,2$ jours, cette différence est significative à 95 % ($T(57) = 4,3$). La préparation à la mue de néoténie est donc plus rapide que celle de la mue normale du pseudergate.

Les premières vidanges intestinales ont lieu 24 h après la suppression du couple royal.

Notons que la ponte des néoténiques débute dans nos conditions expérimentales 30 à 35 jours après la mue.

- Au cours de la mue de néoténie, l'évolution de la cuticule périphérique (au niveau du sternite 7) est la suivante : Chez le pseudergate en intermue, la cuticule ($3 \mu\text{m}$ d'épaisseur) est constituée d'une épicuticule d'une mésocuticule et d'une très

fine couche basale d'endocuticule. Elle est intimement accolée à l'épiderme sous-jacent dont les cellules ne présentent pas d'activité sécrétrice.

- Dès le jour 0, jour de la vidange intestinale, il y a apolyse, la cuticule se sépare de l'épiderme et les cellules épidermiques plus volumineuses présentent un aspect sécréteur (microvillosités, vésicules de pinocytose, vésicules golgiennes.)
- Au jour 1, l'endocuticule est digérée.
- Au jour 3, l'épicuticule de la nouvelle cuticule est sécrétée.
- Dès le jour 5, la cuticule préexuviale est presque entièrement sécrétée.
- Après l'exuviation survenant en moyenne au jour 6, sera sécrétée une fine couche basale d'endocuticule.

II. ANATOMIE DE L'APPAREIL GENITAL FEMELLE

L'appareil génital femelle de K. flavicollis comprend 2 ovaires panoïstiques composés chacun de 7 ovarioles, deux oviductes latéraux et un oviducte commun. A ces organes d'origine mésodermique, sont annexées deux formations d'origine ectodermique, une spermathèque et des glandes collatérales tubulaires (Fig. 3 A et B).

1. Appareil génital du pseudergate femelle

Chez le pseudergate, le développement des organes génitaux est très réduit (Fig. 3 A). Les ovaires n'occupent qu'une faible place dans la cavité abdominale (Fig. 3 A), aucun ovocyte n'étant en vitellogénèse (Fig. 5 et 6). Les oviductes latéraux ont un diamètre très faible 0,02 mm. Les glandes collatérales sont constituées de deux glandes tubulaires (une glande antérieure et une glande postérieure) se réunissant en une base commune. Elles sont peu ramifiées, leur longueur ne dépasse pas 0,5 mm et leur diamètre 0,02 mm (Fig. 9 A). Une ébauche de spermathèque en forme de petite vésicule sphérique mesurant 0,07 mm de diamètre s'ouvre dans la chambre génitale au niveau du sternite 8 (Fig. 3 A).

2. Appareil génital du sexué néoténique

Chez le néoténique fonctionnel, les ovaires occupent une

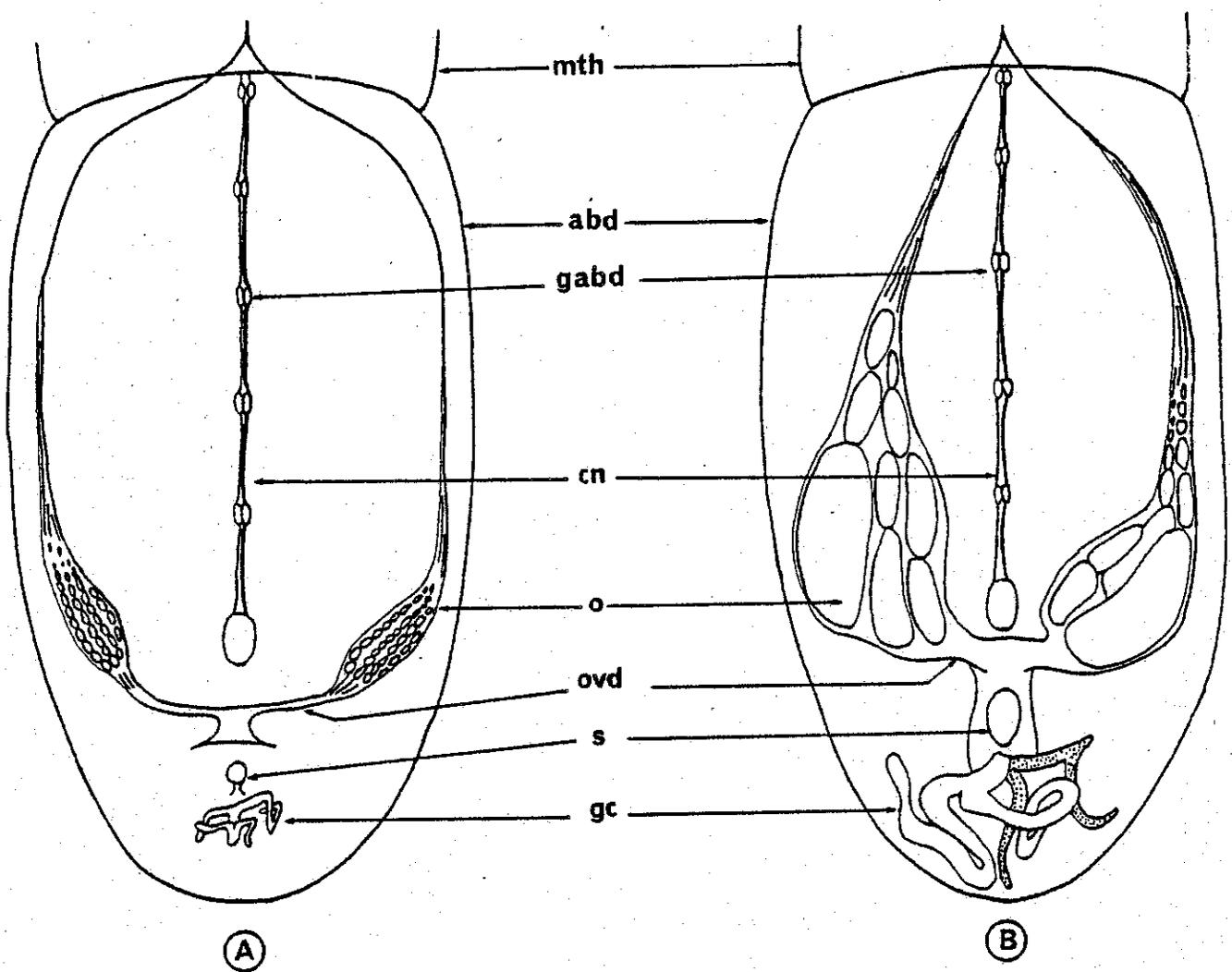


Figure 3

Appareil génital femelle d'un pseudergate en intermue (A)
et d'un néoténique fonctionnel (B).

mth : métathorax,
abd : abdomen,
gabd : ganglions abdominaux,
cn : chaîne nerveuse,
o : ovaire,
ovd : oviducte latéral,
s : spermathèque,
gc : glandes collatérales.

G : X 50

grande partie de l'abdomen, un ovaire étant toujours plus développé que l'autre (Fig. 3 B). Les ovarioles sont disposés en bouquet à l'extrémité antérieure de l'oviducte où ils se raccordent par un court pédicelle (Fig. 7). L'ovariole comprend un germarium et un vitellarium où les ovocytes entourés d'un épithélium folliculaire, sont linéairement disposés et de taille croissante de l'apex à la base. Dans chaque ovaire, les ovarioles sont à des stades de développement divers (Fig. 4). La maturation des ovocytes est donc asynchrone tant au niveau des ovaires qu'au niveau des ovarioles. Chaque ovariole est enveloppé par une gaine conjonctive, celle-ci se prolongeant à l'apex en un filament terminal qui contribue à former avec ceux des autres ovarioles le ligament suspenseur de l'ovaire se fixant au tergite métathoracique. Les deux oviductes latéraux convergent en un oviducte commun de fort diamètre (0,230 mm) qui débouche dans une cavité ou chambre génitale, entre les sternites 8 et 9 (Fig. 8).

La chambre génitale est un repli intersternal qui abrite une vaste cavité aplatie dorso-ventralement largement ouverte à l'extérieur et dans laquelle débouchent, outre l'oviducte commun, le canal de la spermathèque et celui des glandes collatérales. La chambre génitale est constituée dorsalement par les sternites 8 et 9 et ventralement par le sternite 7 qui forme la plaque sous-génitale (fig. 8).

Les glandes collatérales présentent une constitution analogue à celle du pseudergate mais elles sont beaucoup plus développées et ramifiées. Leur base commune s'ouvre dans la chambre génitale au milieu du sternite 9 (Fig. 8). La partie impaire est tapissée extérieurement par une couche musculaire. Les deux branches sont disposées antéro-postérieurement, elles diffèrent par l'aspect, la taille et le nombre de leurs ramifications (Fig. 9 B). Chez six individus observés, la branche antérieure possède 2 à 3 tubules d'aspect translucide, mesurant jusqu'à 3 mm de longueur et 0,08 mm de diamètre, la branche postérieure présente 3 ou 4 tubules d'aspect opaque et de taille plus réduite (longueur 1,25 mm maximum, diamètre 0,03 mm). La spermathèque se présente comme une poche médiodorsale mesurant 0,27 mm de long et 0,07 mm de large dont le canal s'ouvre dans le plafond de la chambre génitale à l'extrémité postérieure du sternite 8 (Fig. 8).

Fig. 4 . Coupe histologique sagittale abdominale d'un néoténique fonctionnel de Kalotermes flavicollis (azan, x 90). Les ovaires, très développés occupent une grande partie de la cavité abdominale. Les ovocytes terminaux (ovt), de grande taille sont chargés de vitellus, la membrane vitelline (→) est bien distincte. Au-dessus de la chambre génitale (cg), s'observent des sections de glandes collatérales (gc). r : rectum, ta : tissu adipeux, tm : tubes de Malpighi, st7 : sternite 7 formant la plaque sous-génitale.

Fig. 5 . Coupe histologique sagittale abdominale d'un pseudergate de K. flavicollis (azan, x 110). Les ovocytes terminaux (ovt) sont de petite taille et ne contiennent pas de vitellus.

Fig. 6 . Détail de la figure 5 (azan, X 280). L'épithélium folliculaire (ef) est très mince et l'ovocyte terminal (ovt) est en prévitellogénèse.

Fig. 7 . Détail de la figure 4 : ovocyte terminal (ovt) en fin de vitellogénèse, le vitellus renferme des enclaves lipidiques de grande taille (→). L'épithélium folliculaire (ef) est bien développé, la membrane vitelline (mv) est en cours de sécrétion. pd : pédicelle de l'ovariole. (azan, x 400).

Fig. 8 . Chambre génitale d'un néoténique fonctionnel de K. flavicollis (azan, X 200). Dans la chambre génitale (cg) formée ventralement par le sternite 7 (st 7) et dorsalement par les sternites 8 et 9 (St8, St9), débouchent l'oviducte commun, la spermathèque (S) et les glandes collatérales (gc). ogc : orifice de glandes collatérales, pg : plaque sous-génitale.

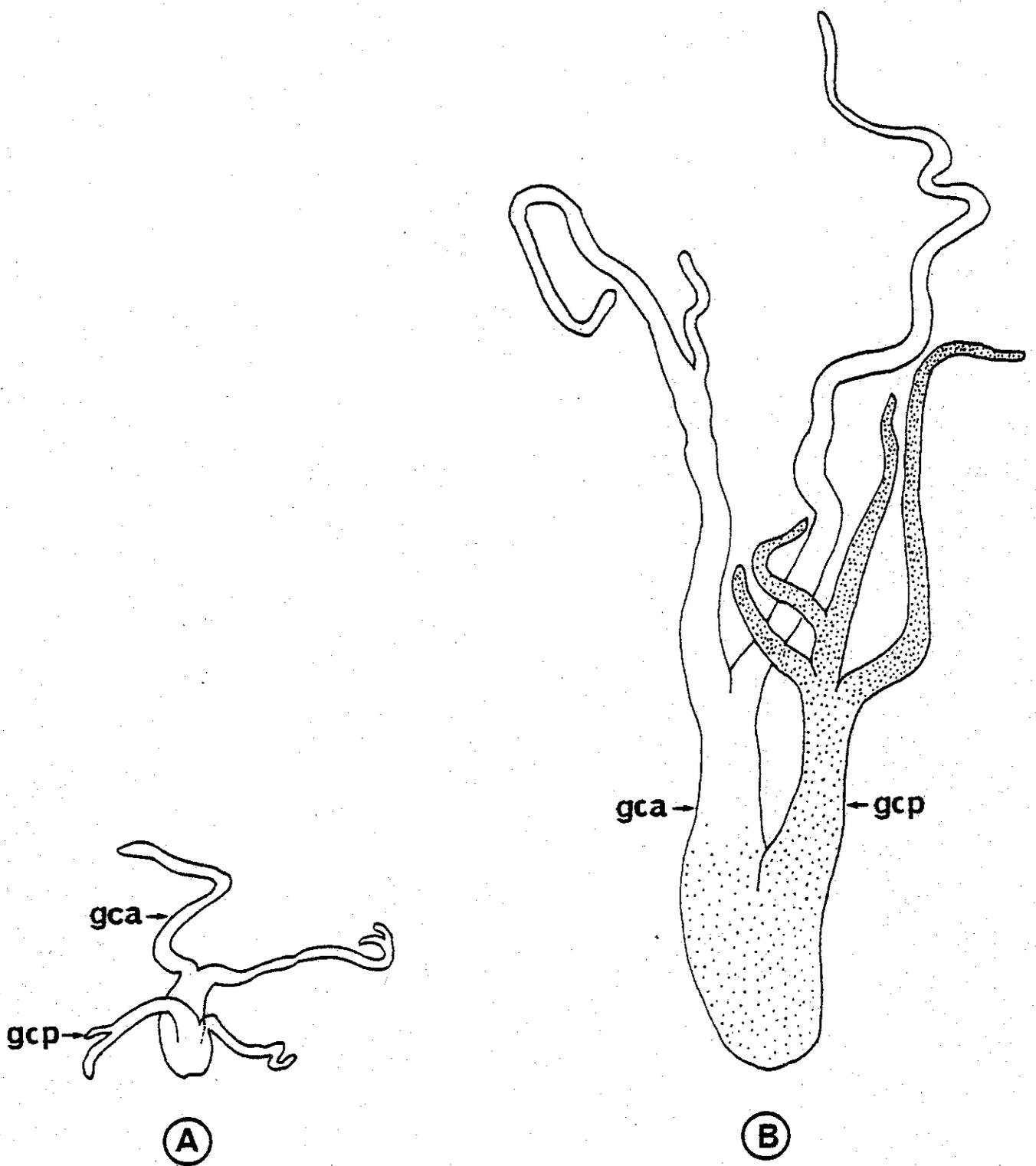
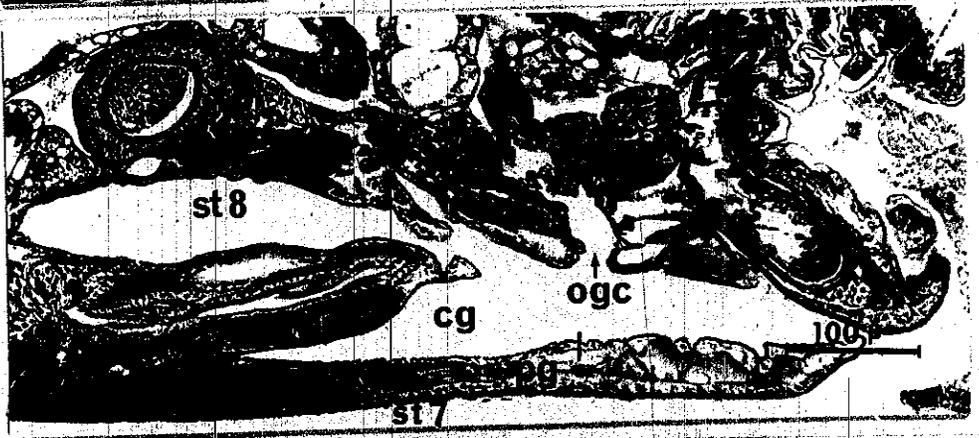
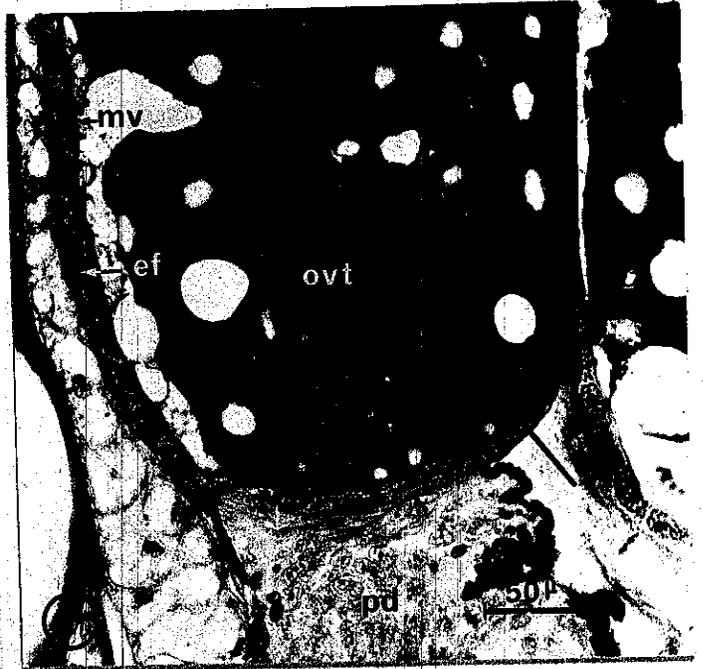
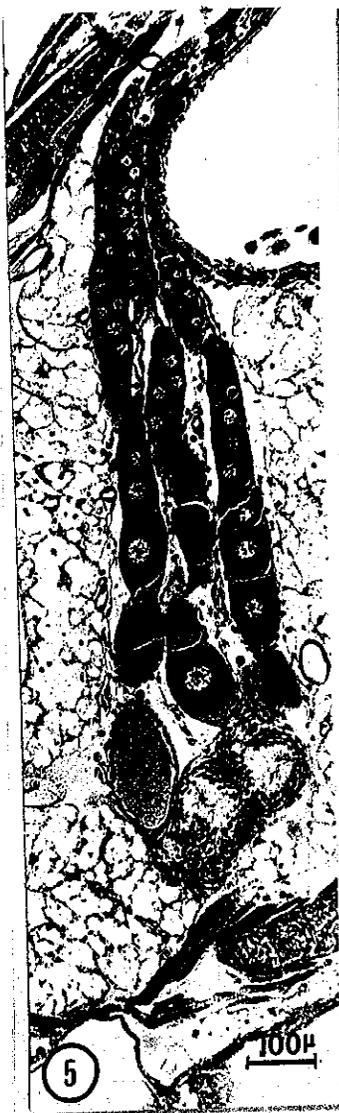
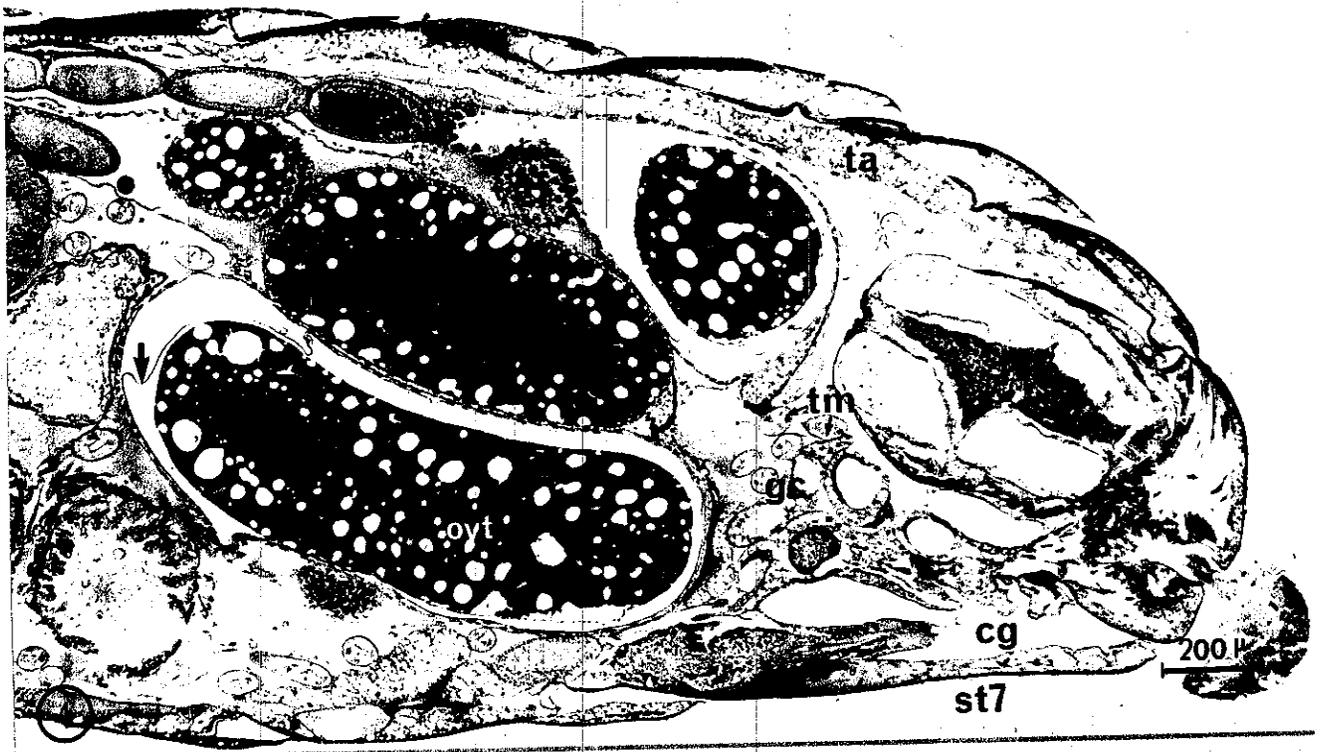


Figure 9. Glandes collatérales d'un pseudergate en intermue (A) et d'un néoténique fonctionnel (B); gca : glande collatérale antérieure ,gcp : glande collatérale postérieure , G = X 80.



Chez le sexué imaginal, le système reproducteur est identique à celui du néoténique, les glandes collatérales sont toutefois plus développées (LEBRUN, 1966 et observations personnelles).

III. LES OVAIRES

1. La vitellogénèse chez le néoténique fonctionnel

L'étude histologique et ultrastructurale permet de reconnaître quatre stades de développement des ovocytes et des cellules folliculaires dont nous donnons ci-dessous la description.

Stade 1 : prévitellogénèse

Ovocytes : dimensions inférieures ou égales à $150 \mu\text{m}/70 \mu\text{m}$
noyaux : diamètre inférieur à $30 \mu\text{m}$

Cellules folliculaires : hauteur inférieure ou égale à $4 \mu\text{m}$

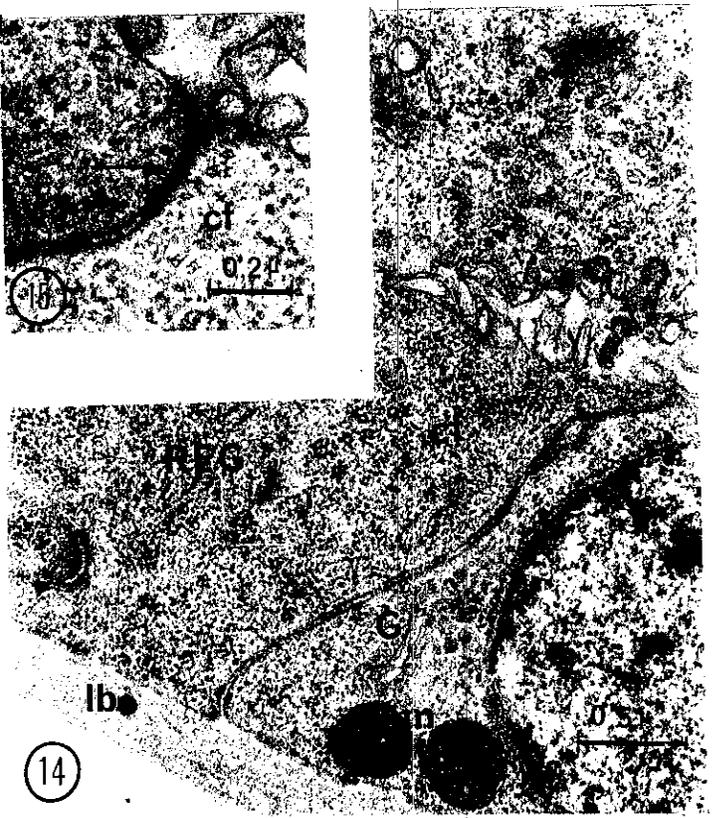
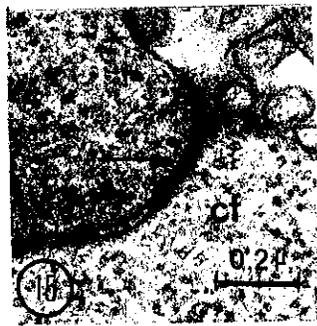
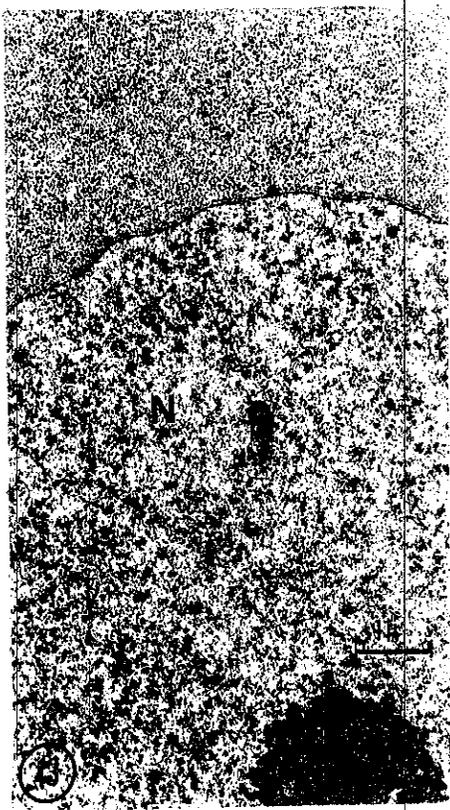
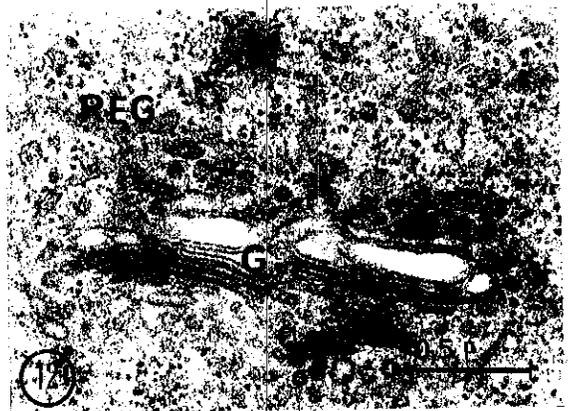
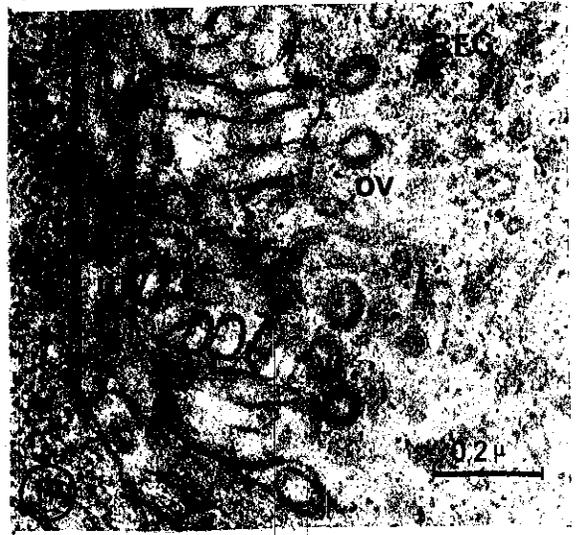
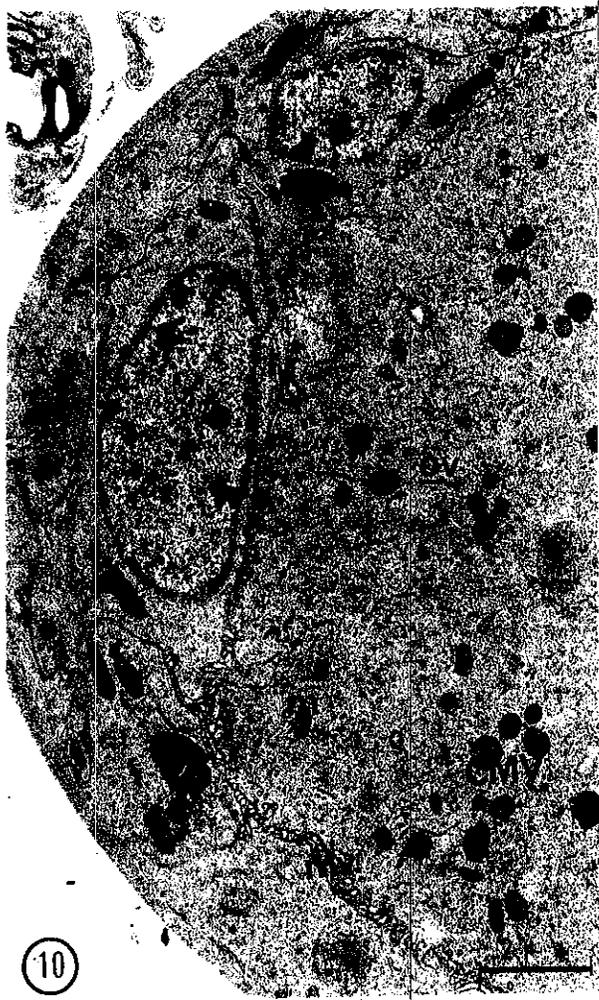
L'ovocyte : la membrane plasmique de l'ovocyte ne présente que de faibles différenciations sous forme de microvillosités ($0,08 \mu\text{m}$ de diamètre), aplaties entre la surface de l'ovocyte et celle des cellules folliculaires. A leur base s'observent des cupules et des vésicules d'endocytose de $0,08 \mu\text{m}$ de diamètre, ces vésicules présentent, du côté cytoplasmique un revêtement sous forme de bâtonnets, leur contenu est plus dense contre la membrane plasmique (Fig. 10-11). Le cytoplasme est abondamment et uniformément chargé de ribosomes libres. Les corps de Golgi, de petite taille, présentent un aspect caractéristique avec saccules (4 à 5 saccules par corps, $0,6 \mu\text{m}$ de diamètre) et vésicules ($0,05 \mu\text{m}$ de diamètre) (Fig. 12).

Ils sont situés surtout à la périphérie de l'ovocyte et souvent groupés par 2 ou 3. On n'observe pas de citernes de reticulum endoplasmique granulaire (REG) mais des tubules sinueux sont visibles et dans les meilleurs cas des ribosomes apparaissent accolés aux membranes de ces éléments. Il semble donc qu'il s'agit de REG sous forme de tubules, ce qui est une forme rare du REG. Ces tubules de REG s'observent souvent au voisinage des corps de Golgi (Fig. 12). De rares corps multivésiculaires (CMV) s'observent au sein du cytoplasme. Les mitochondries, de petite taille ($0,5-0,6 \mu\text{m}$ de diamètre) sont assez nombreuses (Fig. 10). Notons qu'on n'observe pas de polarité dans la répartition des

Figures 10 à 15

Néoténique fonctionnel de K. flavicollis : ovocytes en prévitellogénèse (Stade 1)

- Fig. 10 . Aspect général. Au niveau de l'ovocyte (ov), la membrane plasmique différencie de petites et peu nombreuses microvillosités (mv). Le cytoplasme est chargé de ribosomes libres, il renferme d'assez nombreuses mitochondries (m) et de rares corps multivésiculaires (CMV). Les cellules folliculaires (cf) de forme aplatie, sont en contact étroit avec l'ovocyte. (x 8 500)
- Fig. 11 . Détail des microvillosités (mv) de l'ovocyte (ov). A leur base se forment des cupules et des vésicules (v) d'endocytose. Ces vésicules tapissées renferment un matériel dense en périphérie. Quelques tubules de reticulum endoplasmique granulaire (REG) sont visibles dans le cytoplasme ovocyttaire et les cellules folliculaires (cf). (x 60 000)
- Fig. 12 . Groupes de corps de Golgi (G) dans le cytoplasme ovocyttaire. Les corps de Golgi, assez nombreux, restent de petite taille, saccules et vésicules sont bien nets. Des tubules de reticulum endoplasmique granulaire (REG) sont visibles à proximité des corps de Golgi. (x 40 000)
- Fig. 13 . Aspect du noyau (N) de l'ovocyte en prévitellogénèse, les pores de l'enveloppe nucléaire sont assez peu nombreux. (x 9 500)
- Fig. 14 . Au stade de prévitellogénèse, les cellules folliculaires (cf) ont un cytoplasme renfermant du reticulum endoplasmique granulaire (REG), des ribosomes libres, des corps de Golgi (G) et des mitochondries (m). lb : lame basale. (x 29 000)
- Fig. 15 . Les cellules folliculaires (cf) sont intimement jointes les unes aux autres, leur adhésion est assurée par des jonctions septées. (x 53 000)



organites cytoplasmiques. Le noyau est sphérique, l'enveloppe nucléaire ne présente pas un grand nombre de pores (Fig. 13).

Les cellules folliculaires : elles sont appliquées contre les microvillosités de l'ovocyte ou directement contre l'ovocyte aux endroits ne présentant pas de microvillosités (Fig. 10). De forme aplatie, elles sont intimement accolées les unes aux autres, leur adhésion étant assurée par des jonctions septées (Fig. 10, 14, 15). Dans leur cytoplasme, chargé en ribosomes libres, on note la présence de quelques citernes de REG (Fig. 14). Les corps de Golgi sont peu nombreux et de taille réduite. Le noyau de forme ovoïde occupe une grande place dans la cellule, son grand axe est parallèle à la surface de l'ovocyte.

Stade 2 : début de vitellogénèse

Ovocytes : dimensions comprises entre 180 μm et 500 μm
sur 70 μm et 200 μm . Noyaux : 30 à 50 μm de
diamètre

Cellules folliculaires : hauteur comprise entre 4 et 9 μm

L'ovocyte : les microvillosités de la membrane plasmique sont très nombreuses et sont moins aplaties qu'au stade précédent en raison d'un espace plus grand entre l'ovocyte et les cellules folliculaires. A la base des microvillosités, les cupules et les vésicules d'endocytose présentent le même aspect qu'au stade précédent mais sont plus nombreuses (Fig. 16-17). Dans le cytoplasme, les ribosomes libres sont abondants, les corps de Golgi, le REG et les mitochondries sont comparables à ceux du stade précédent. On observe en plus grand nombre des CMV (0,8 μm de diamètre) et on voit apparaître quelques inclusions sphériques denses (2,5 μm de diamètre) de même que de rares globules clairs (5 μm de diamètre) correspondant probablement à des inclusions lipidiques (Fig. 16-17). Le noyau est toujours sphérique, les pores de l'enveloppe nucléaire sont nombreux (Fig. 18).

Les cellules folliculaires : elles ne sont plus appliquées contre l'ovocyte ce qui crée un espace périovocyttaire caractéristique. Leur hauteur s'accroît progressivement. On note l'appari-

UNIVERSITE DE DIJON
LABORATOIRE DE ZOOLOGIE
GABRIEL
FRANCE

1. The first part of the document discusses the importance of maintaining accurate records of all transactions. It emphasizes that this is crucial for ensuring the integrity of the financial data and for facilitating audits.

2. The second part of the document outlines the various methods used to collect and analyze data. It includes a detailed description of the sampling techniques employed and the statistical tests used to evaluate the results.

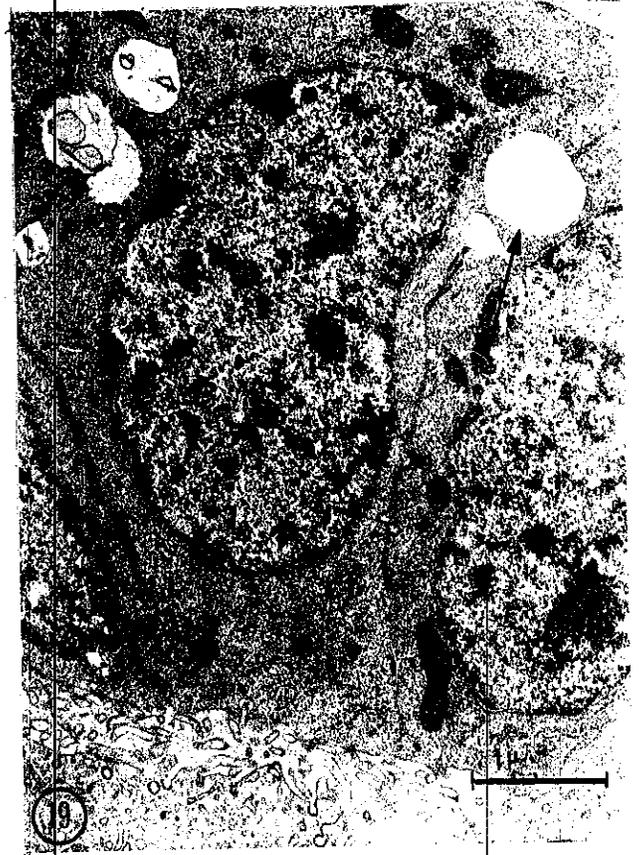
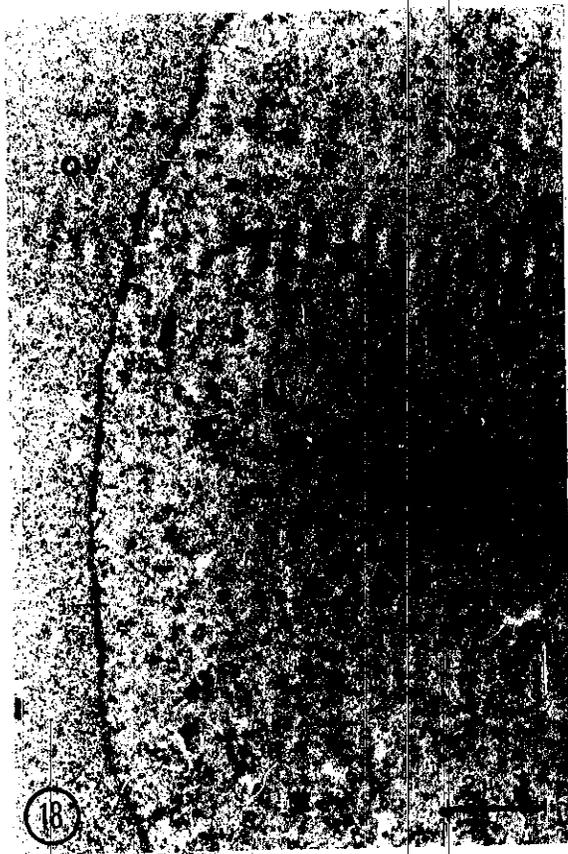
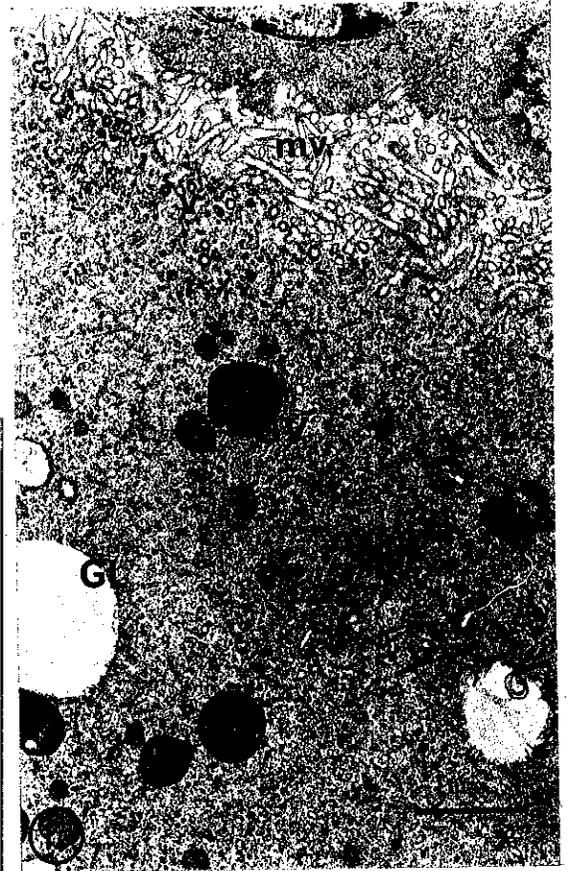
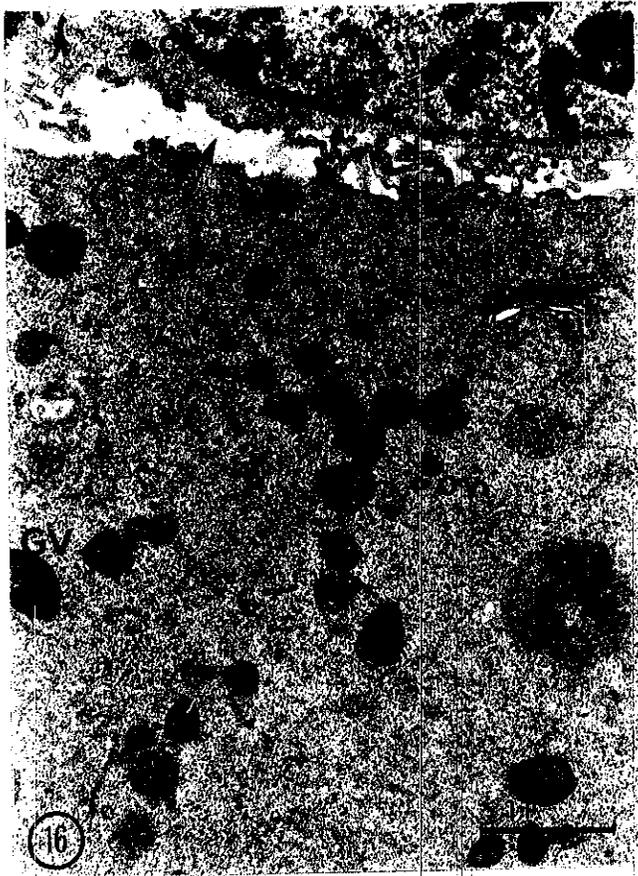
3. The third part of the document presents the findings of the study. It shows that there is a significant correlation between the variables being studied, and that the results are consistent with the theoretical model proposed.

4. The fourth part of the document discusses the implications of the findings. It suggests that the results have important implications for the field of research, and that further studies should be conducted to explore these findings in more detail.

5. The fifth part of the document concludes the study. It summarizes the key findings and reiterates the importance of the research. It also provides a list of references for further reading.

6. The sixth part of the document contains the appendix. It includes a list of the data used in the study, as well as a detailed description of the statistical methods used.

7. The seventh part of the document contains the index. It provides a list of the pages where each topic is discussed, making it easy for the reader to find the information they are looking for.



tion de petites dilatations des espaces intercellulaires mais les jonctions septées sont encore visibles. Dans l'espace périovocytaire la membrane plasmique apicale des cellules folliculaires différencie des microvillosités, elles sont beaucoup moins nombreuses que celles de l'ovocyte. Dans le cytoplasme les citernes de REG sont plus développées qu'au stade précédent (Fig. 19). Le noyau prend une forme plus globuleuse.

Stade 3 : vitellogénèse active

Ovocytes : dimensions comprises entre 500 μm et 800 μm
sur 200 μm et 300 μm . Noyaux : 50 μm de
diamètre

Cellules folliculaires : hauteur comprise entre 10 et 20 μm .

L'ovocyte : l'espace périovocytaire s'est agrandi. Les microvillosités de la membrane plasmique ovocytaire sont encore plus développées (en nombre et en longueur) qu'au stade précédent. L'endocytose est intense, le revêtement du côté cytoplasme et le contour en périphérie est plus dense aux électrons qu'au stade précédent, ce qui détermine un aspect de vésicules avec un coeur clair et un pourtour sombre (Fig. 21). Dans cette zone périphérique du cytoplasme ovocytaire où s'observe l'endocytose les CMV sont extrêmement abondants. Certains sont de très grande taille et peuvent atteindre 3 μm de diamètre (Fig. 21). Le cytoplasme ovocytaire est envahi d'inclusions denses (densités variables selon les dimensions) de tailles diverses jusqu'à 6 μm de diamètre (Fig. 20, 21, 22, 23). On observe des formes de transition entre les CMV et les inclusions denses (Fig. 22-23). L'observation histologique comparative montre que les inclusions denses correspondent aux globules vitellins de nature glycoprotéique (Tableau 1). On peut ainsi en déduire que les CMV sont liés à la formation du vitellus. A ce stade les globules clairs probablement de nature lipidique sont également très nombreux (Fig. 20, 21). Le noyau ne possède plus un contour sphérique bien régulier, les pores nucléaires sont extrêmement nombreux (Fig. 24).

Les cellules folliculaires : devenues très hautes, elles peuvent présenter plusieurs aspects, et cela pour un même follicule. Les membranes latérales des cellules adjacentes peuvent

Figures 20 à 25

Néoténique fonctionnel de K. flavicollis :
ovocytes en vitellogénèse active (Stade 3)

Fig. 20 . Aspect général de l'ovocyte et des cellules folliculaires. Dans l'espace périovocyttaire, les microvillosités (mv) de l'ovocyte (ov) sont très nombreux, les vésicules d'endocytose sont abondantes ; dans le cytoplasme ovocyttaire s'observent un grand nombre de corps multivésiculaires (CMV) ; des globules vitellins denses (GV) de tailles diverses et des globules lipidiques (GL) sont également abondants. Au niveau des cellules folliculaires (cf) les dilatations des espaces intercellulaires s'accroissent. (x 5 500)

Fig. 21 . Détail de la périphérie de l'ovocyte. Les vésicules revêtues d'endocytose (v) sont très nombreuses et leur contenu plus dense qu'au stade précédent, les corps multivésiculaires (CMV) sont abondants. GL : globule lipidique ; GV : globule vitellin dense. (x 17 000)

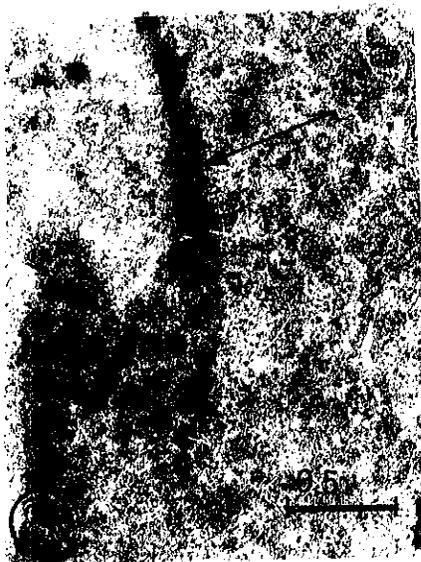
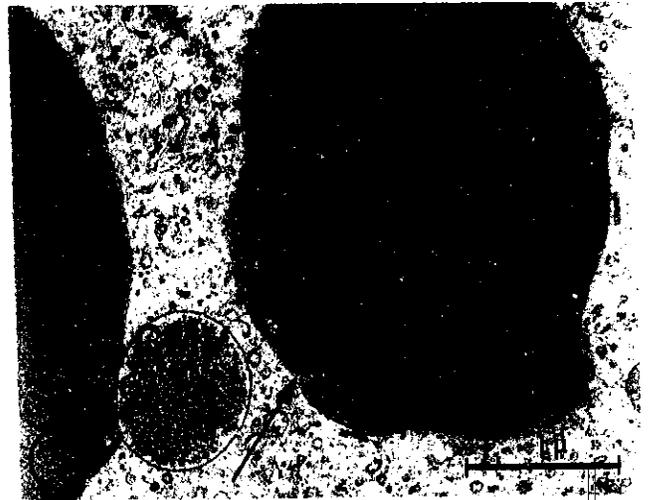
Fig. 22

et 23 . Inclusions présentant en périphérie (→) l'aspect de corps multivésiculaires (CMV) et au centre celui de globules vitellins.

Fig. 22 (x 20 000), Fig. 23 (x 20 000)

Fig. 24 . Détail de l'enveloppe nucléaire d'un ovocyte en vitellogénèse active. Les pores nucléaires (→) sont très nets et très nombreux. (x 29 000)

Fig. 25 . A ce stade, les cellules folliculaires n'adhèrent plus entre elles que sur de faibles surfaces. Leurs organites cytoplasmiques ont une répartition très polarisée avec les citernes de reticulum endoplasmique granulaire (REG) et des mitochondries (m) à la base de la cellule, le noyau (N) occupant une position subapicale. (x 5 500)



être sensiblement parallèles et peu espacées, mais les jonctions septées ne sont plus visibles, ou bien, il y a dilatation des espaces intercellulaires comme au stade 2 mais les dilatations sont plus volumineuses (Fig. 21) ou bien, les cellules ne sont jointives que sur une faible surface (Fig. 25). On note une très nette polarité dans la répartition des organites cellulaires avec les citernes du REG et les mitochondries essentiellement localisées à la base des cellules, le noyau occupant une position subapicale (Fig. 25).

Stade 4 : formation des enveloppes de l'ovocyte

Ovocytes : dimensions supérieures à 800 μm sur 300 μm .

Noyau = 40 μm à 50 μm sur 15 μm à 20 μm .

Cellules folliculaires : hauteur inférieure à 12 μm

Ce stade marque la fin de la vitellogénèse. A ce stade, la confection de coupes ultrafines est très difficile et nous n'avons pu obtenir de documents présentables pour l'ovocyte. Sur coupes histologiques, on observe que le vitellus occupe tout le volume ovocytaire, le noyau étant comprimé par les inclusions vitellines.

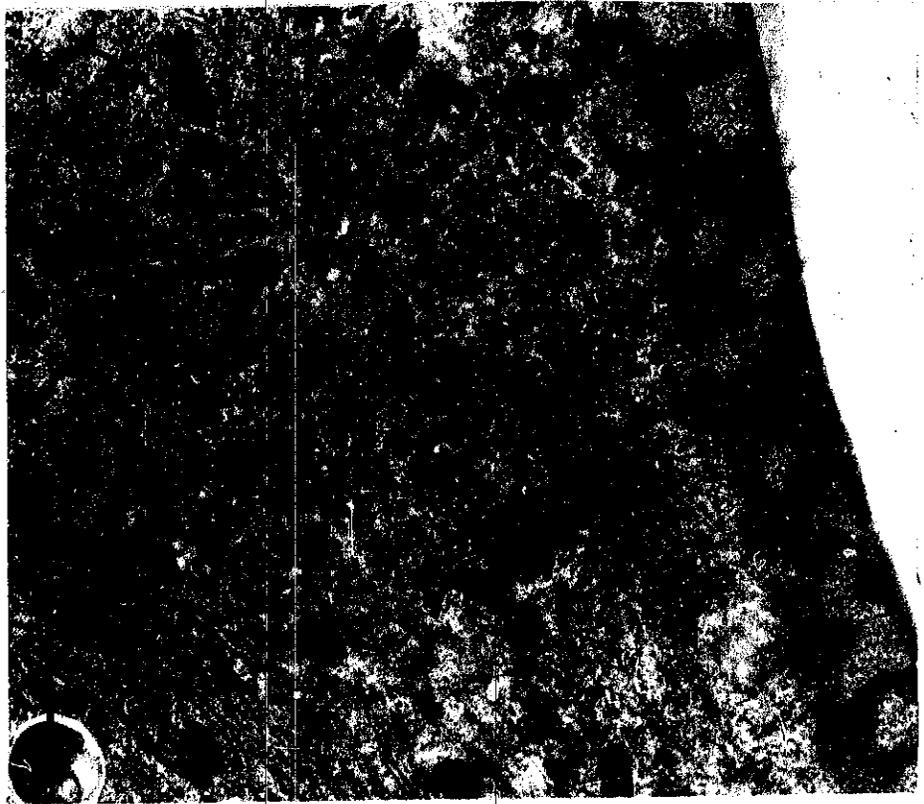
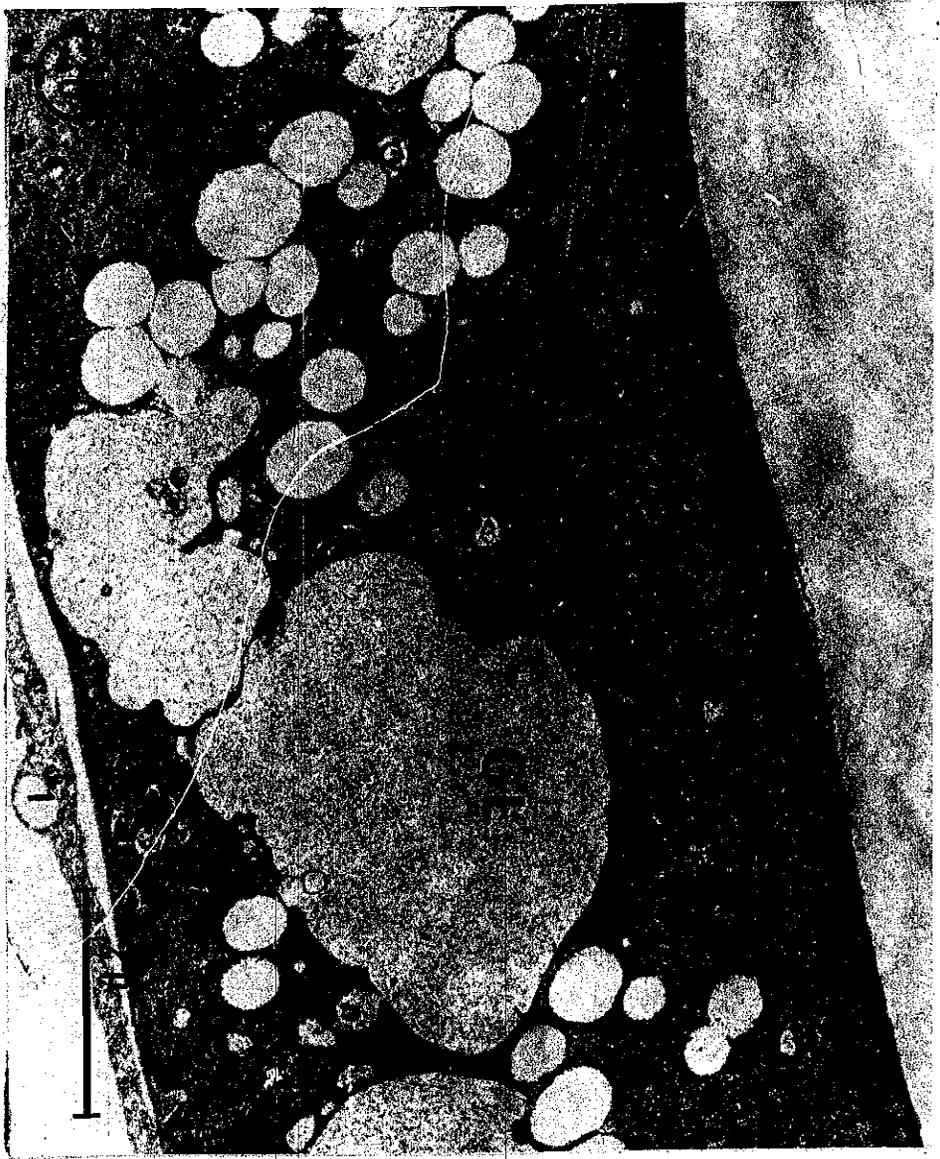
Les cellules folliculaires ont repris une forme aplatie et il n'y a plus de dilatations des espaces intercellulaires (Fig. 26). Le cytoplasme est riche en corps de Golgi et en citernes de REG et renferme d'abondantes inclusions claires de nature probablement lipidique. Par ailleurs, à la surface apicale des cellules folliculaires s'observe une couche finement granuleuse (0,75 μm d'épaisseur) présentant des zones de densification et bordée sur la face ovocytaire par une fine couche dense (0,10 μm d'épaisseur), cette première enveloppe de l'ovocyte correspond à l'enveloppe vitelline (Fig. 27).

2. Stade d'évolution des ovocytes chez le pseudergate en intermue

Les plus gros ovocytes observés chez le pseudergate mesurent 160 μm de longueur et 80 μm de diamètre, ils ont une forme ovoïde. La microscopie électronique montre que ces ovocytes terminaux sont au stade de prévitellogénèse : cellules folliculaires plates, absence d'espaces périovocytaires et microvillosités ovocytaires réduites, cytoplasme ovocytaire dépourvu d'inclusions denses (Fig. 28).

Fig. 26 . Cellules folliculaires au stade de formation des enveloppes de l'oeuf (Stade 4). Noter le plus grand nombre de globules clairs lipidiques (GL) dans le cytoplasme. ev : enveloppe vitelline. (x 10 000)

Fig. 27 . Détail de la figure 26 montrant la structure hétérogène de l'enveloppe vitelline (ev) et la richesse des cellules folliculaires en citernes de reticulum endoplasmique granulaire (REG) et en corps de Golgi (G). (x 16 500)



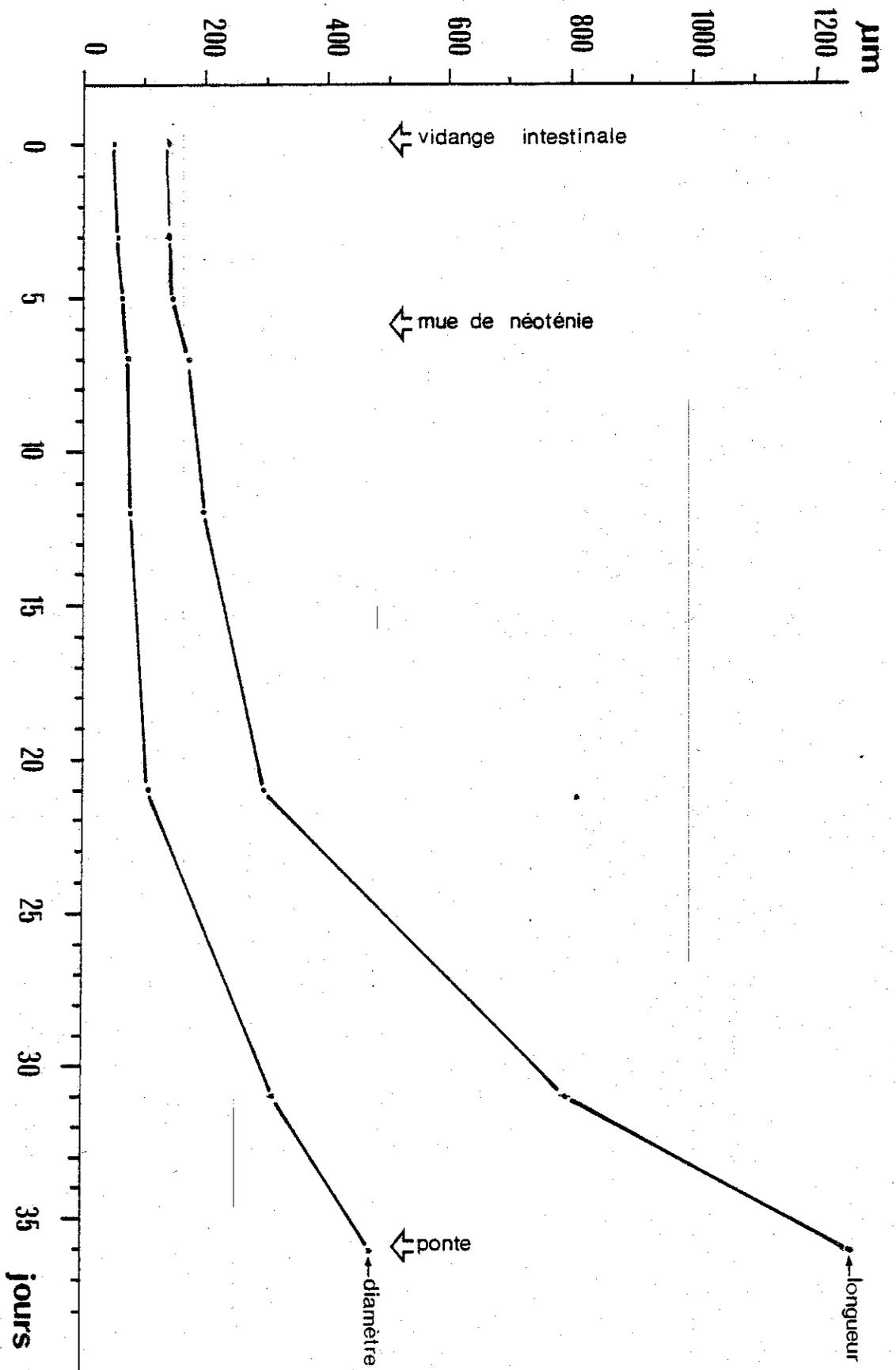
3. Evolution des ovocytes au cours de la mue normale de pseudergate

Au cours de la mue normale de pseudergate, l'ovocyte terminal ne présente pas d'évolution ultrastructurale. Il conserve un état de prévitellogénèse, les microvillosités ovocytaires en particulier ne se développent pas et les cellules folliculaires conservent leur forme aplatie et leur pauvreté en organites cytoplasmiques.

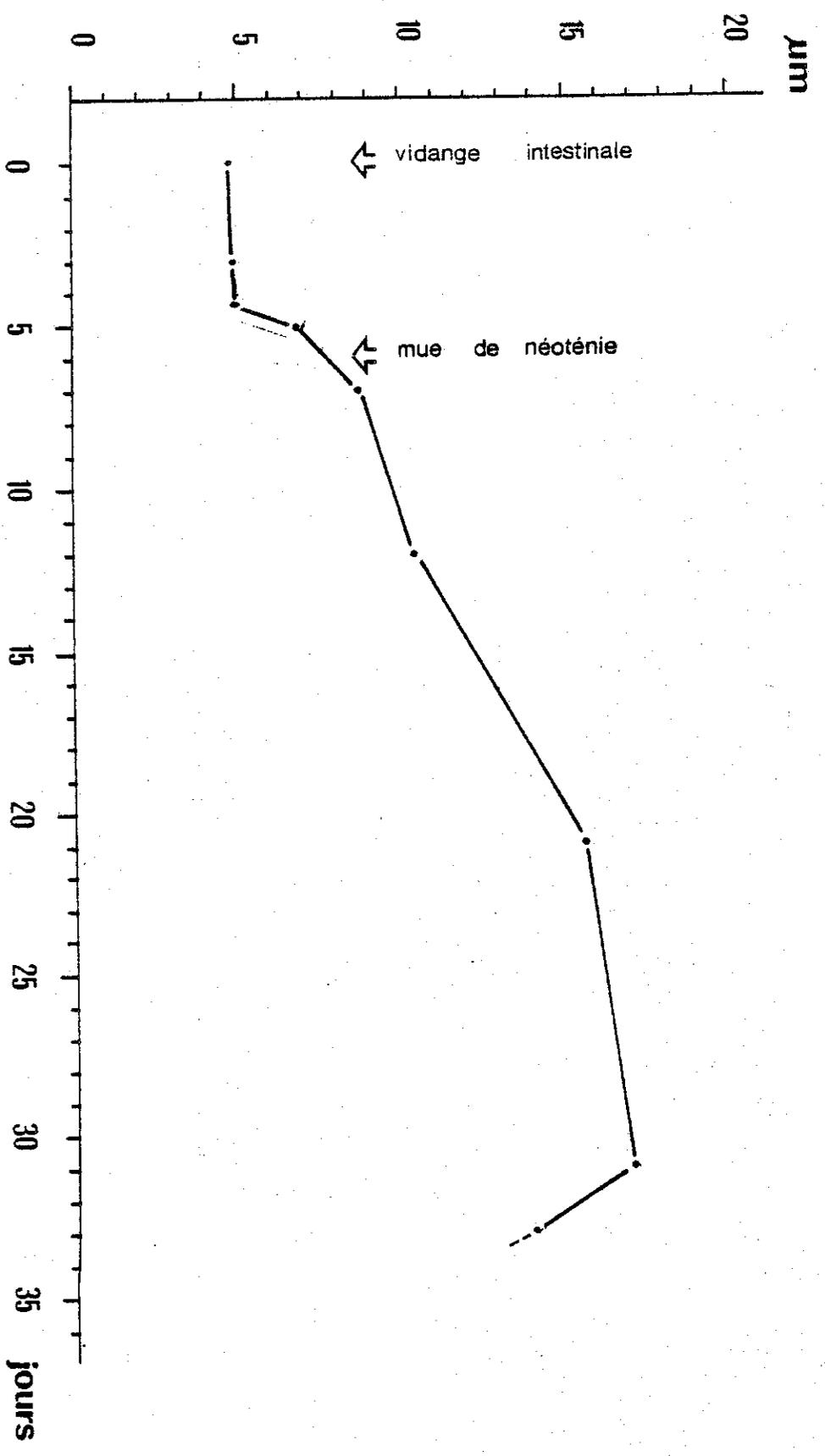
4. Evolution des ovocytes au cours de la mue de néoténie et chez le jeune néoténique

L'ultrastructure des ovocytes a été observée chez les individus aux jours J0-J3-J5 et chez les néoténiques de un six et quinze jours, trois à quatre individus ont été observés par stade. Rappelons que la mue s'effectue en moyenne à 6 jours (J6). Les graphiques 1 et 2 montrent la croissance des ovocytes et des cellules folliculaires au cours de la mue de néoténie et chez le néoténique. On observe que les ovocytes ne s'accroissent réellement que 15 jours après la mue de néoténie. L'évolution des cellules folliculaires est plus rapide, à la mue de néoténie leur hauteur est déjà nettement plus grande. Au niveau cytologique, on peut observer l'évolution des ovocytes dès le jour 5. A ce stade (Fig. 29) on observe la présence d'inclusions denses de petite taille (0,8 μm de diamètre) et de nombreux CMV dans le cytoplasme ovocyttaire. Les microvillosités de la membrane plasmique ovocyttaire sont également assez bien développées, mais il n'y a pas d'espace périovocyttaire et les cellules folliculaires restent accolées les unes aux autres. Cela représente donc un stade de début de vitellogénèse (Stade 2 du néoténique fonctionnel).

Chez le néoténique d'un jour, les ovocytes terminaux présentent un stade d'évolution comparable au stade J5. On observe toutefois une légère évolution avec la création d'un espace périovocyttaire, une pinocytose plus importante et l'apparition d'espaces intercellulaires dilatés entre les cellules folliculaires. Ce stade correspond encore à un début de vitellogénèse (Fig. 30). La vitellogénèse ne devient vraiment active que 10 à 15 jours après la mue de néoténie. A ce stade on remarque au niveau de



GRAPHIQUE 1 : Evolution de la taille de l'ovocyte terminal, de la vidange intestinale préparant les pseudergates à la mue de néoténie jusqu'à la ponte : chaque point représente la moyenne établie sur 3 individus.



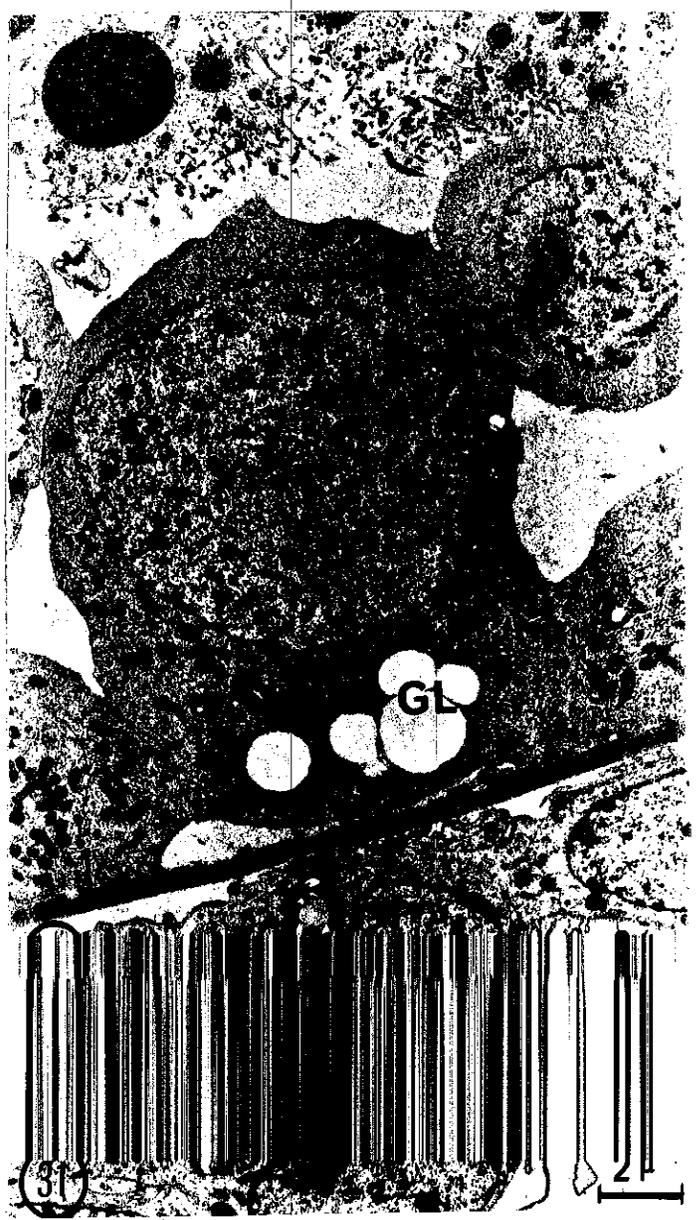
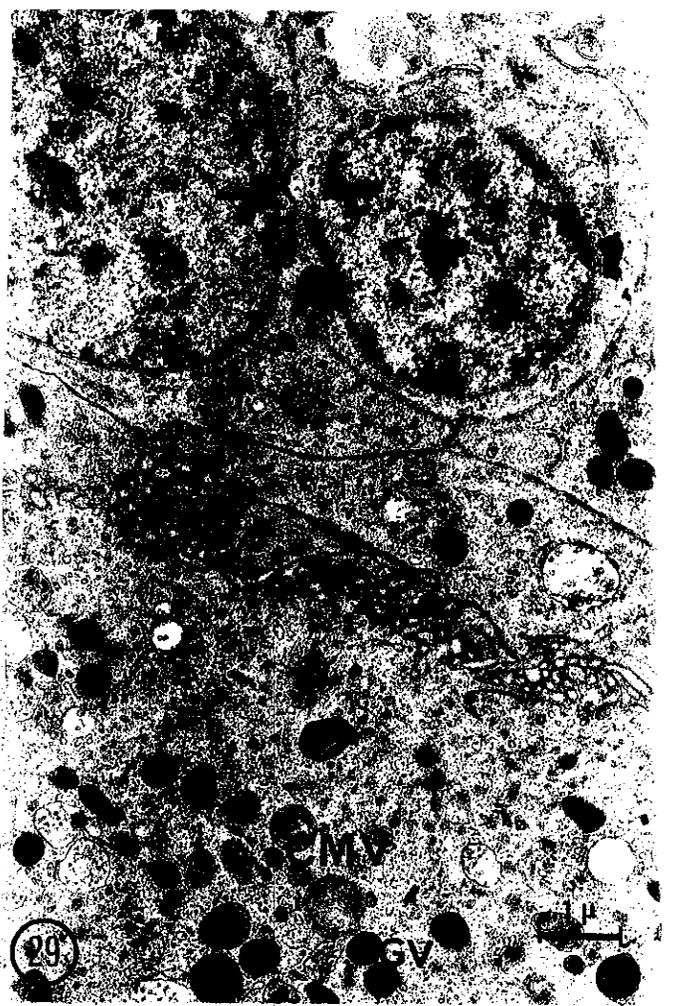
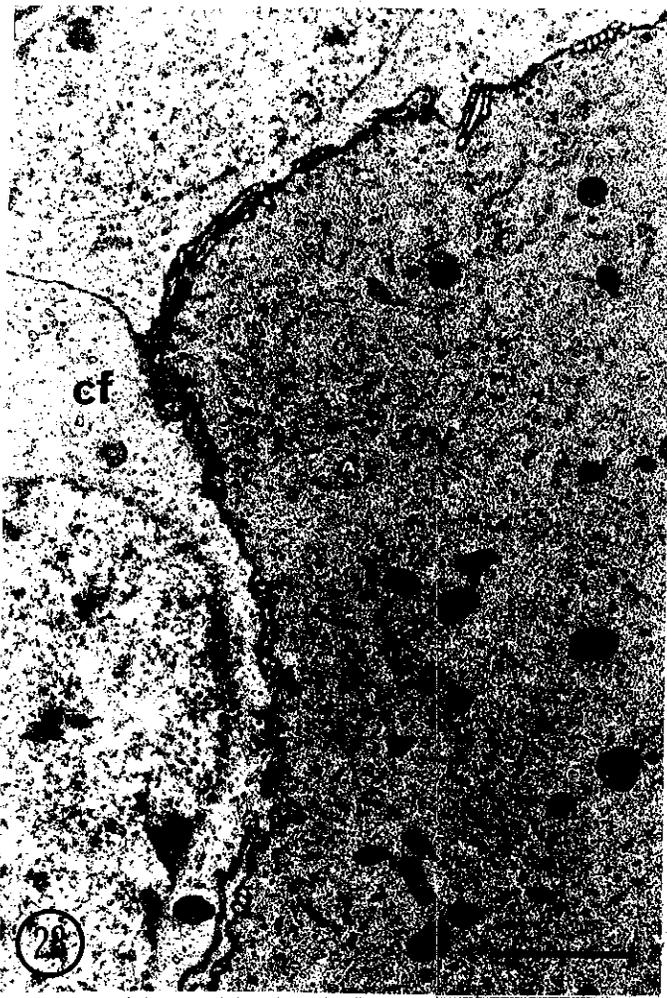
GRAPHIQUE 2 : Evolution de la hauteur de l'épithélium folliculaire de l'ovocyte terminal, de la vidange intestinale des pseudergates se préparant à la mue de néoténie jusqu'au début de la formation de l'enveloppe vitelline : chaque point représente la moyenne établie sur 3 individus.

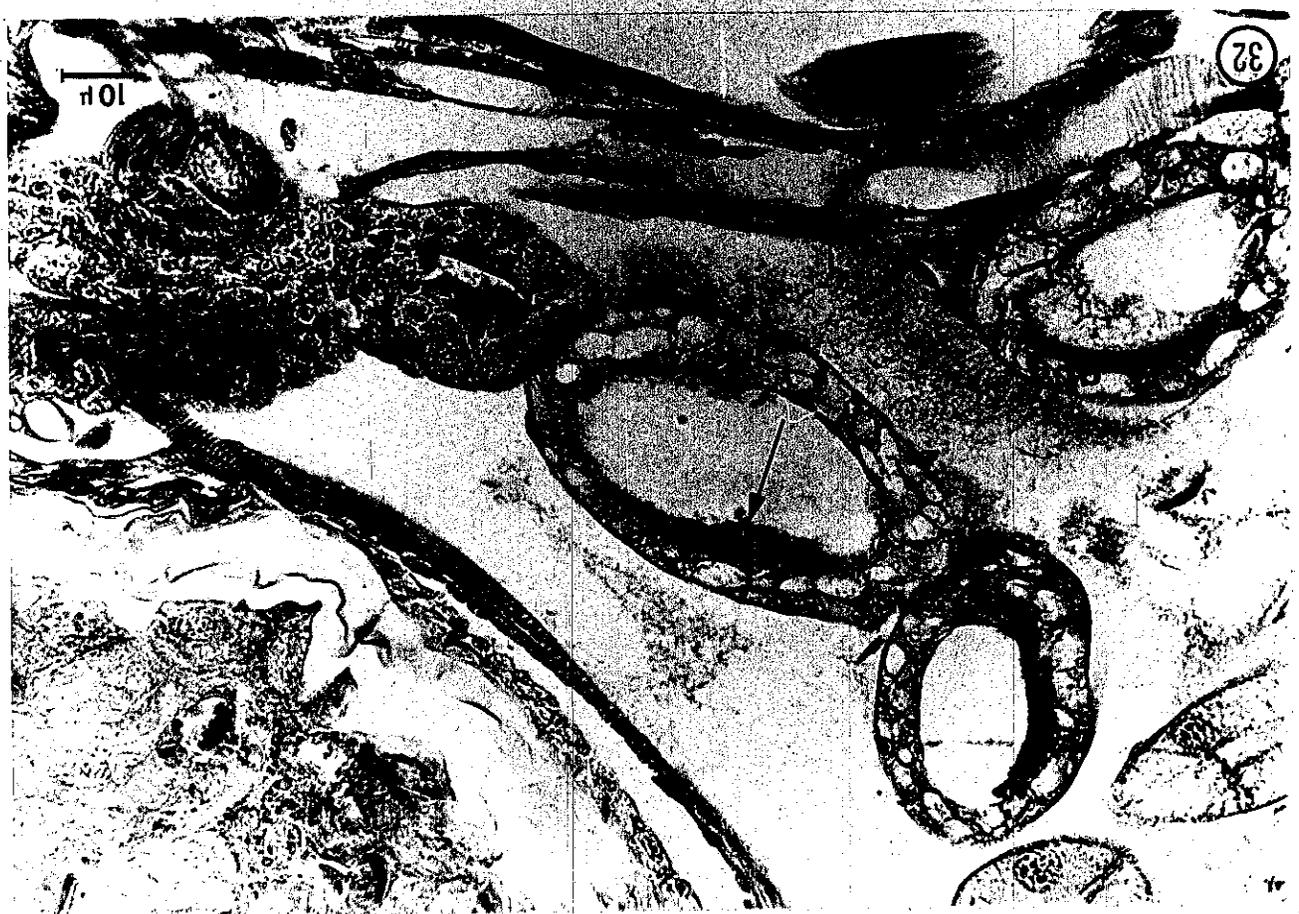
5
Fig. 28 . Pseudergate en intermue. Les ovocytes terminaux se trouvent au stade de prévitellogénèse. ov : ovocyte ; cf : cellule folliculaire. (x 16 000)

Fig. 29 . Pseudergate en mue de néoténie, à 1 jour de l'exuviation. L'ovocyte terminal montre un début de vitellogénèse avec apparition dans son cytoplasme des corps multivésiculaires (CMV) et des granules denses vitellins (GV). (x 10 000)

Fig. 30 . Néoténique d'un jour. Les ovocytes terminaux sont en début de vitellogénèse. (Stade 2) : espace périovocyttaire (—→), endocytose importante. Corps multivésiculaires (CMV) et granules denses (GV) s'observent dans le cytoplasme ovocyttaire. ov : ovocyte ; cf : cellule folliculaire. (x 20 000)

Fig. 31 . Néoténique âgé de 15 jours. Les ovocytes terminaux présentent une vitellogénèse active (Stade 3). Les cellules folliculaires (cf) sont grandement disjointes les unes des autres. GV : globules vitellins denses. GL : globules lipidiques. (x 5 500)





abondant fait de citernes empilées, des ribosomes libres, des corps de Golgi de petite taille, des mitochondries allongées à matrice dense, de grands amas de glycogène en rosette, des figures myéloïdes, des vésicules arrondies à contenu dense (0,5 μm de diamètre) (Fig. 36). Dans le réservoir de la cellule on trouve un canalicule récepteur cylindrique constitué de plusieurs couches denses d'épicuticule et percées de nombreux pores (Fig. 34). Ce réservoir est rempli d'un matériel flocculent, on observe également des vésicules remplies de ce même matériel dans le cytoplasme, mais ces éléments peuvent correspondre à des digitations du réservoir de forme très irrégulière (Fig. 33). La cellule à canalicule faisant suite à la cellule sécrétrice se caractérise par son aspect tortueux et son cytoplasme réduit, elle entoure le canalicule conducteur qui fait suite au canalicule récepteur de la cellule sécrétrice (Fig. 35). Le canalicule conducteur est formé d'épicuticule, son trajet est très sinueux et sa longueur ne dépasse pas 50 μm . Chaque canalicule débouche extérieurement dans la lumière de la glande. On observe dans la lumière du canalicule le même matériel flocculent déjà observé dans le réservoir de la cellule sécrétrice sous-jacente, et que l'on retrouve ensuite dans la lumière générale de la glande (Fig. 34, 35, 36). L'ensemble de l'épithélium glandulaire est bordé extérieurement (côté hémocoèle) par une fine lame basale. Nous n'avons pas observé de différences cytologiques selon le niveau des coupes dans les tubules.

- Ultrastructure de la glande postérieure

On retrouve la même organisation que précédemment. La différence notable est la présence de grandes inclusions (jusqu'à 3 μm de diamètre) nombreuses, à contenu plus ou moins dense, dans le cytoplasme des cellules sécrétrices. La lumière de la glande renferme le même type de sécrétion que celle observée dans les cellules sécrétrices (Fig. 37). Cette sécrétion est mal conservée avec les fixateurs courants utilisés en histologie.

Donc les tubules de la glande postérieure et de la glande antérieure se différencient par une sécrétion d'aspect différent au niveau ultrastructural.

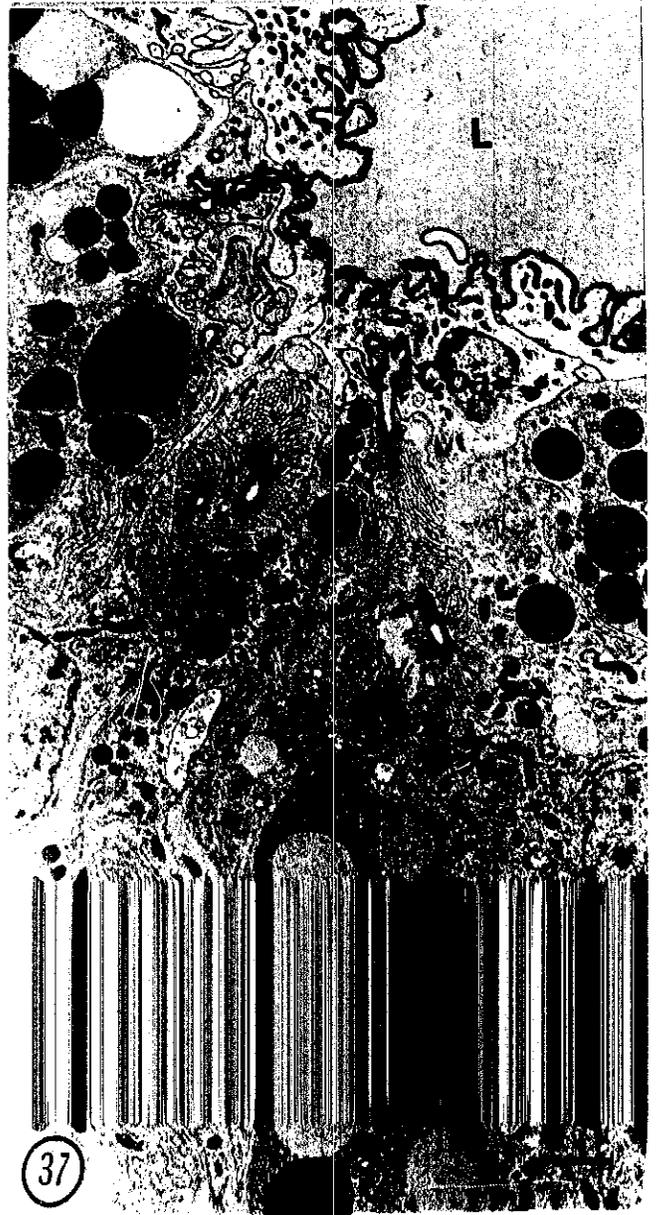
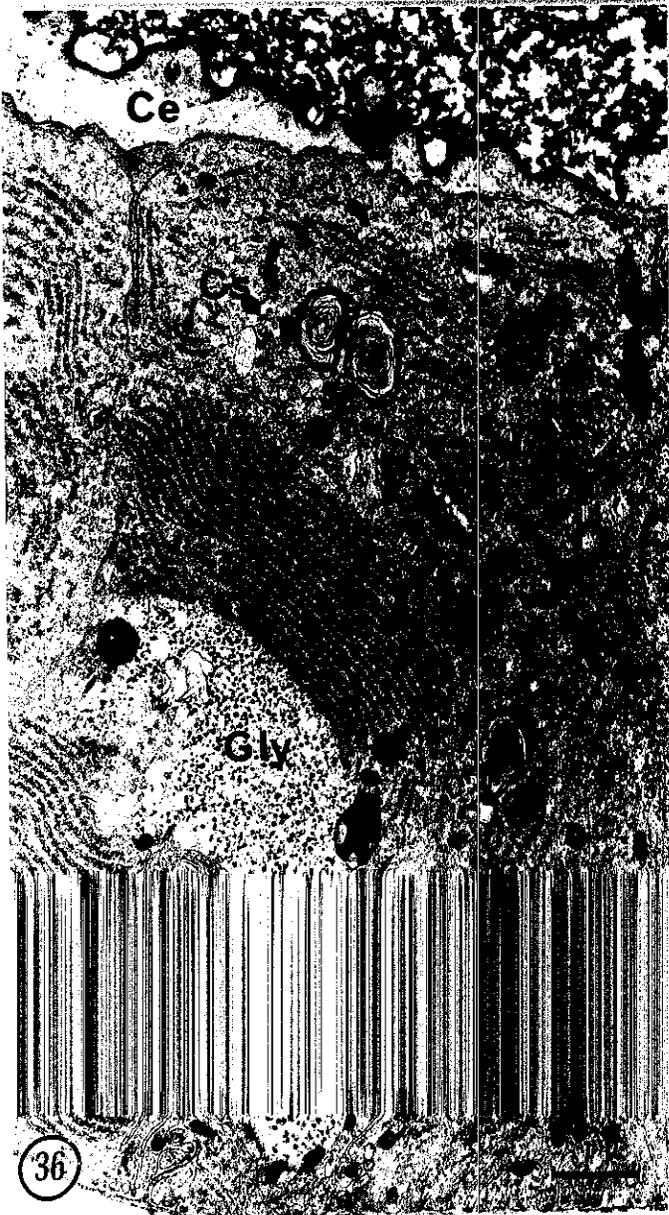


Fig. 38 . Glandes collatérales d'un pseudergate en intermue de K. flavicollis. Coupe histologique colorée à l'Azan. Chez les pseudergates, les glandes collatérales sont constituées également d'une glande collatérale antérieure (gca) et d'une glande collatérale postérieure (gcp), mais elles sont peu développées et peu différentes l'une de l'autre.
(x 160)

Fig. 39 . Ultrastructure de la glande collatérale antérieure chez un pseudergate en intermue. Les cellules sont identiques, leur forme est pyramidale, leur apex présente des microvillosités mais il n'y a pas de revêtement cuticulaire. Aucune unité glandulaire n'est différenciée. La lumière de la glande (L) renferme un matériel granulo-fibreux.
(x 5500)

Fig. 40 . Détail de la Figure 39, montrant l'absence de revêtement cuticulaire à l'apex des cellules ; à l'extrémité des microvillosités s'observent toutefois des petites plaques de matériel dense (→).
(x 20 000)

Fig. 41 . Aspect ultrastructural de la glande collatérale antérieure chez un pseudergate venant de subir une mue normale. Les cellules conservent la structure observée chez le pseudergate en intermue (absence d'unités glandulaires, absence de revêtement cuticulaire).
(x 5500)

39



38



17



vidange intestinale) le plus grand tubule mesure 1,8 mm de long et 0,06 mm de diamètre, au J₃ (3 jours après la vidange intestinale) il a une longueur de 1,96 mm et un diamètre de 0,043 mm et au J₅ (5 jours après la vidange intestinale) sa longueur est de 2 mm et son diamètre de 0,05 mm. Dès la mue, les glandes collatérales atteignent les dimensions de celles du néoténique fonctionnel : longueur : 2,9 mm et diamètre : 0,075 mm.

- Un jour après la vidange intestinale, parmi les cellules de l'épithélium glandulaire, on observe des cellules apicales arrondies, isolées ou groupées par deux ou parfois par quatre, offrant l'aspect typique de cellules en mitose (Fig. 42, 43, 44, 45). L'épithélium glandulaire présente alors un aspect pluristratifié avec des cellules en mitose et d'autres ne l'étant pas (Fig. 42). Ces mitoses permettent d'une part la croissance des tubules glandulaires et d'autre part la différenciation des unités glandulaires.

- Trois jours après la vidange intestinale, on retrouve dans l'épithélium glandulaire des tétrades formées de cellules emboîtées les unes dans les autres et qui sont localisées dans la partie apicale de l'épithélium glandulaire (Fig. 46, 47). Ces associations de cellules vont évoluer en unités sécrétrices. Chaque unité glandulaire est formée de quatre cellules isogéniques disposées concentriquement (Fig. 48). La cellule la plus interne ou cellule ciliaire se caractérise par la présence d'un cil relié basalement à un centriole (Fig. 47). Cette cellule est entourée par une cellule de plus grande taille qui deviendra la cellule sécrétrice. Apicalement les deux autres cellules donneront la cellule de canalicule, elle-même entourée par une cellule enveloppe (Fig. 48). Le cil débouche apicalement dans la lumière glandulaire (Fig. 50). Sur son trajet le cil est donc d'abord entouré par la cellule ciliaire dont il est issu puis par la cellule sécrétrice sur une faible distance ensuite par la cellule de canalicule et enfin à l'apex par la cellule enveloppe (Fig. 47, 50). A ce stade la lumière glandulaire est déjà tapissée d'une intima cuticulaire composée d'épicuticule (Fig. 49, 50). Dans la cellule ciliaire le canalicule récepteur est mis en place et l'on observe de nombreuses vésicules d'exocytose (Fig. 47). Dans la cellule sécrétrice on observe des mitochondries à matrice

Figures 42 à 45

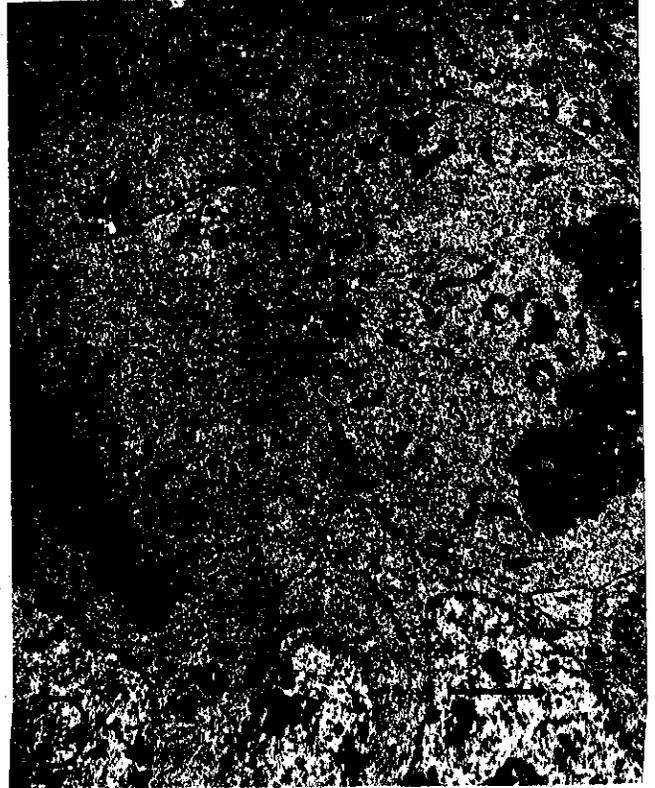
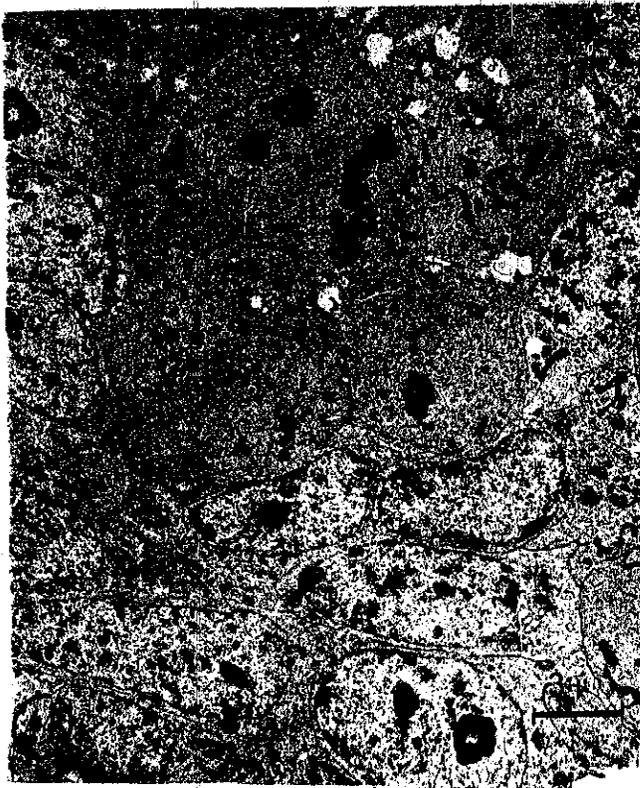
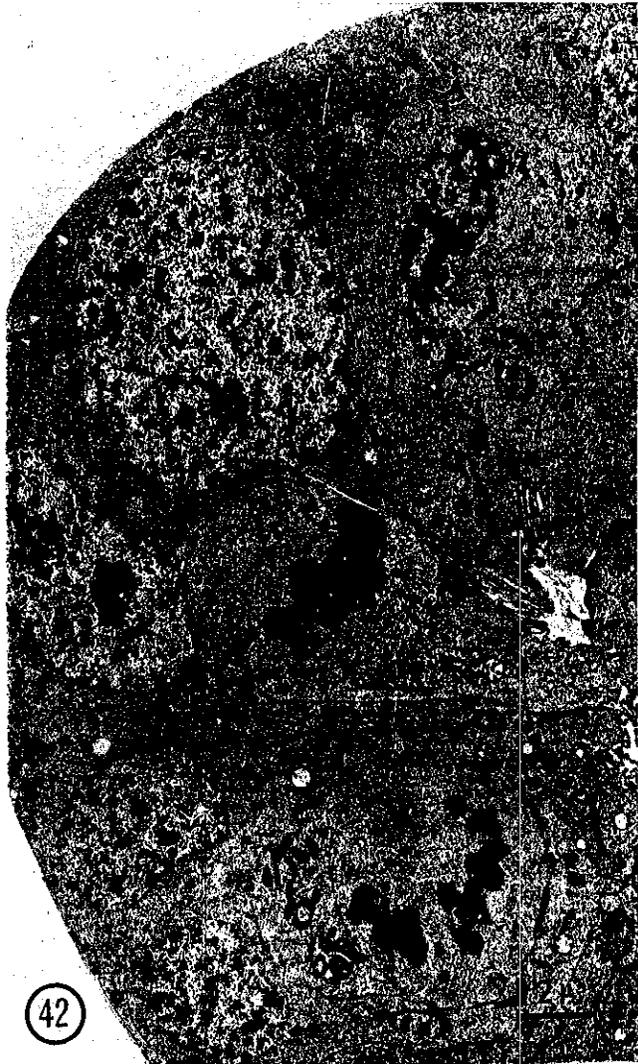
Evolution des glandes collatérales au cours de la mue de
néoténie : Stade J1 : un jour après la vidange intestinale,
(l'exuviation se réalise à J6)

Fig. 42 . De nombreuses mitoses s'observent (→), ces divisions
cellulaires permettent la croissance de la glande
et la différenciation des unités glandulaires. (x 5000)

Fig. 43 . Deux cellules contiguës en mitose, près de la lumière
de la glande. (x 10 000)

Fig. 44 . Formation d'une tétrade de cellules qui évoluera
en unité glandulaire. (x 4000)

Fig. 45 . Cellule en télophase. Noter les faisceaux de microtu-
bules interzonaires enrobés de substance dense. (x 4000)



Figures 46 à 50

Evolution des glandes collatérales au cours de la mue
de néoténie. Pseudergate au stade J3
(3 jours après la vidange intestinale)

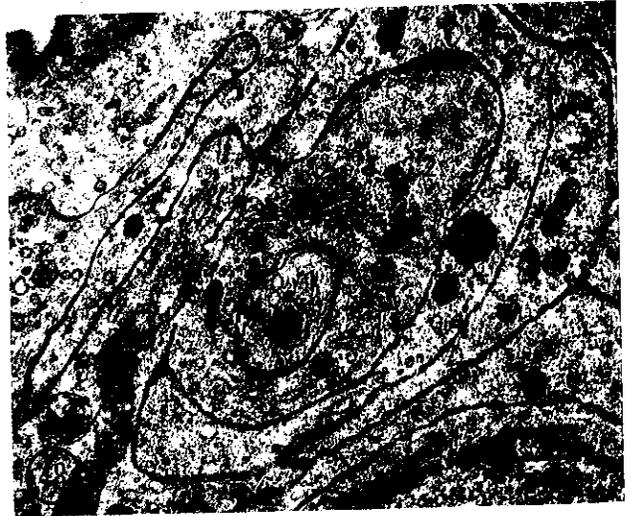
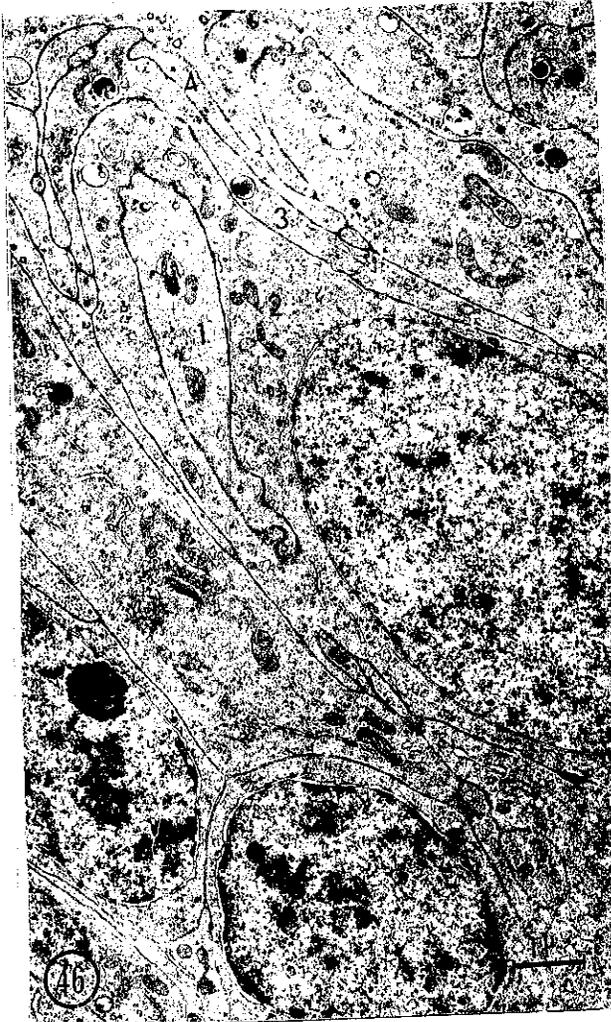
Fig. 46 . Quatre cellules (1, 2, 3, 4) résultant de deux divisions successives sont emboîtées. Dans la cellule ciliaire (1) s'observe l'ébauche du cil à partir d'un centriole. La cellule sécrétrice (2) est la cellule la plus volumineuse. (x 10 000)

Fig. 47 . Le cil (ci) de la cellule ciliaire (1) est très net. On distingue plus difficilement le centriole (—→). 2 : cellule sécrétrice ; 3 : cellule à canalicule. (x 18 000)

Fig. 48 . Coupe transversale au niveau d'une unité glandulaire en formation. 1 : cellule ciliaire avec le cil, 2 : cellule sécrétrice, 3 : cellule à canalicule, 4 : cellule enveloppe. (x 16 500)

Fig. 49 . Au stade J3, l'intima cuticulaire (—→) de la glande collatérale est sécrétée. Remarquer le canalicule conducteur (cc) avec à l'intérieur les vestiges du cil. (x 20 000)

Fig. 50 . Disposition générale des 4 cellules de l'unité glandulaire (1, 2, 3, 4). On observe le canalicule conducteur (cc) renfermant le cil (ci) et débouchant dans la lumière de la glande (L). La cellule ciliaire (1) s'est retirée. (x 20 000)



claire, des corps de Golgi abondants, et quelques inclusions figurées (Fig. 46, 47).

- Cinq jours après la vidange intestinale, la cellule ciliaire est encore visible (Fig. 51) et un vestige de cil est reconnaissable dans le canalicule récepteur. Dans le cytoplasme de la cellule sécrétrice on observe de nombreuses vésicules de sécrétion à membrane limitante et à contenu peu dense aux électrons (Fig. 51). Les deux cellules apicales ne montrent pas d'évolution particulière, mais le canalicule conducteur au diamètre irrégulier et au trajet contourné est vide.

- A la mue de néoténie, la cellule ciliaire n'a plus de contact avec le canalicule récepteur qui est entièrement entouré par les microvillosités de la cellule sécrétrice (Fig. 52, 53). Cette cellule sécrétrice montre un noyau volumineux dans sa partie basale avec un cytoplasme riche en REG et ribosomes libres. On y retrouve également des corps de Golgi bien développés. Dans la partie apicale on trouve des vésicules de sécrétion à contenu très dense aux électrons, s'accumulant autour de l'espace extracellulaire (Fig. 52, 53). Dans cet espace extracellulaire et dans la lumière de la glande, on trouve une sécrétion flocculente attestant du fonctionnement des unités sécrétrices (Fig. 53). Les vésicules denses semblent correspondre aux vésicules claires observées précédemment, dont le contenu se densifie peu à peu aux électrons. A l'apex de l'unité glandulaire, la cellule de canal et la cellule enveloppe sont bien visibles (Fig. 53).

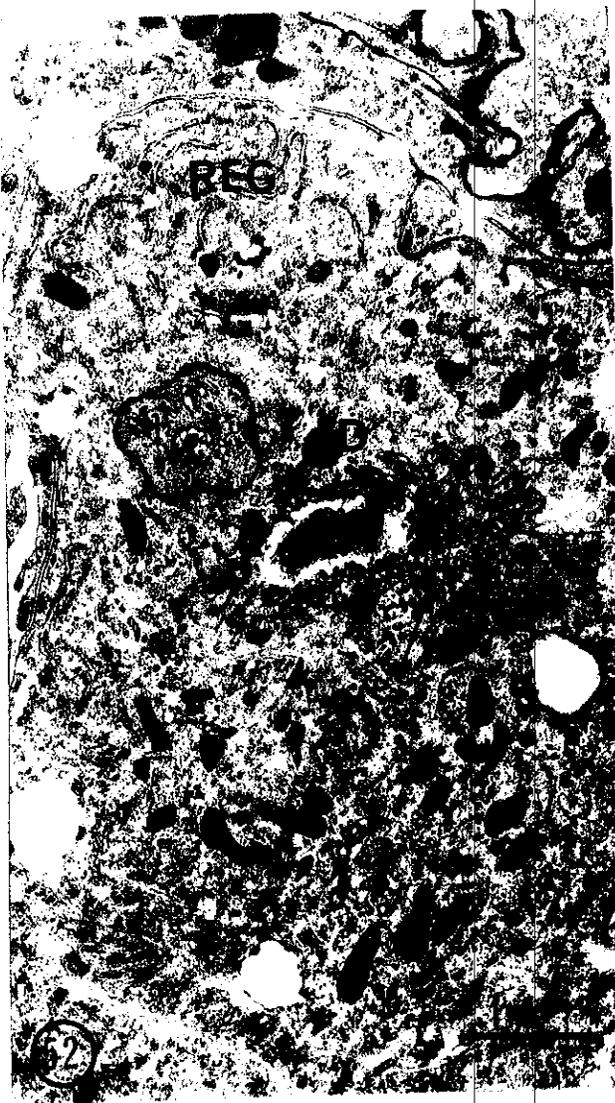
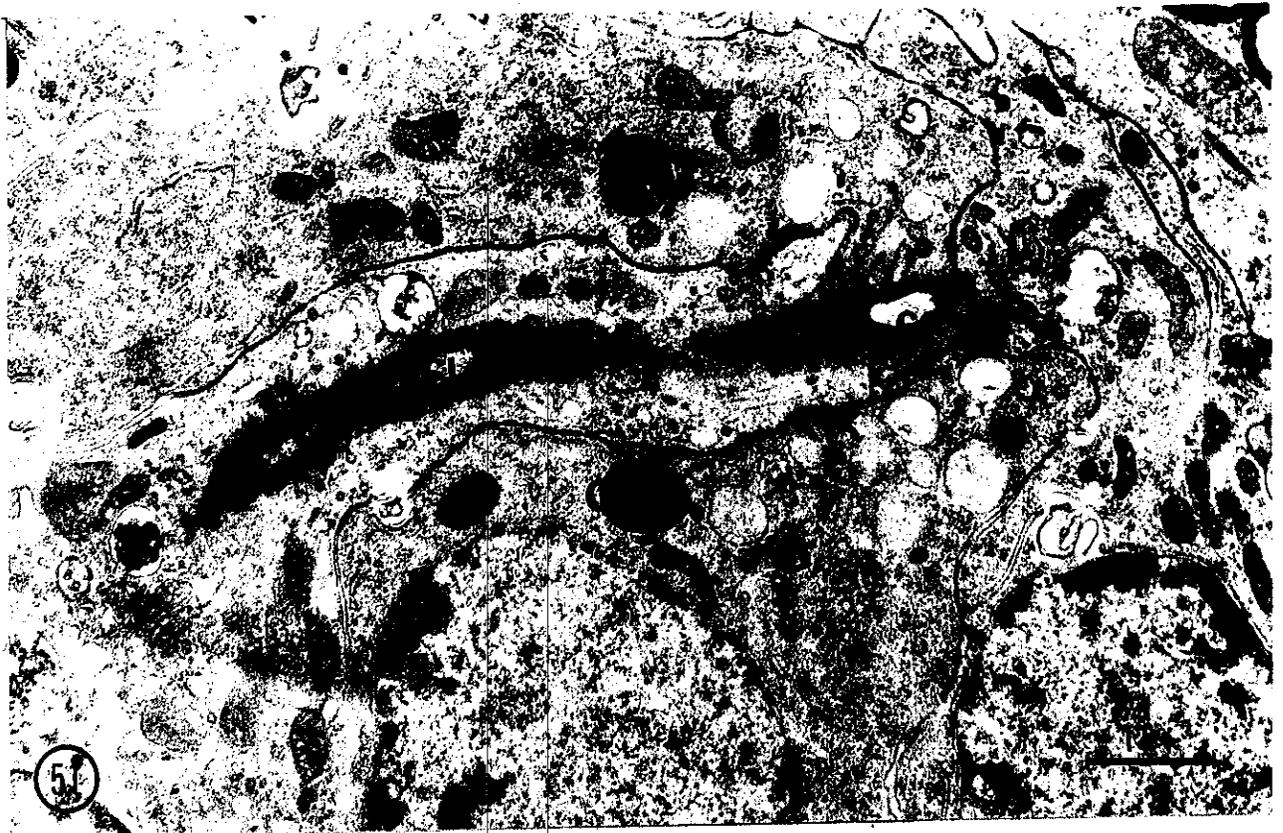
- Six jours après la mue, il n'y a plus trace de la cellule ciliaire, la cellule enveloppe semble avoir également disparu. L'unité glandulaire est semblable à celle du néoténique fonctionnel.

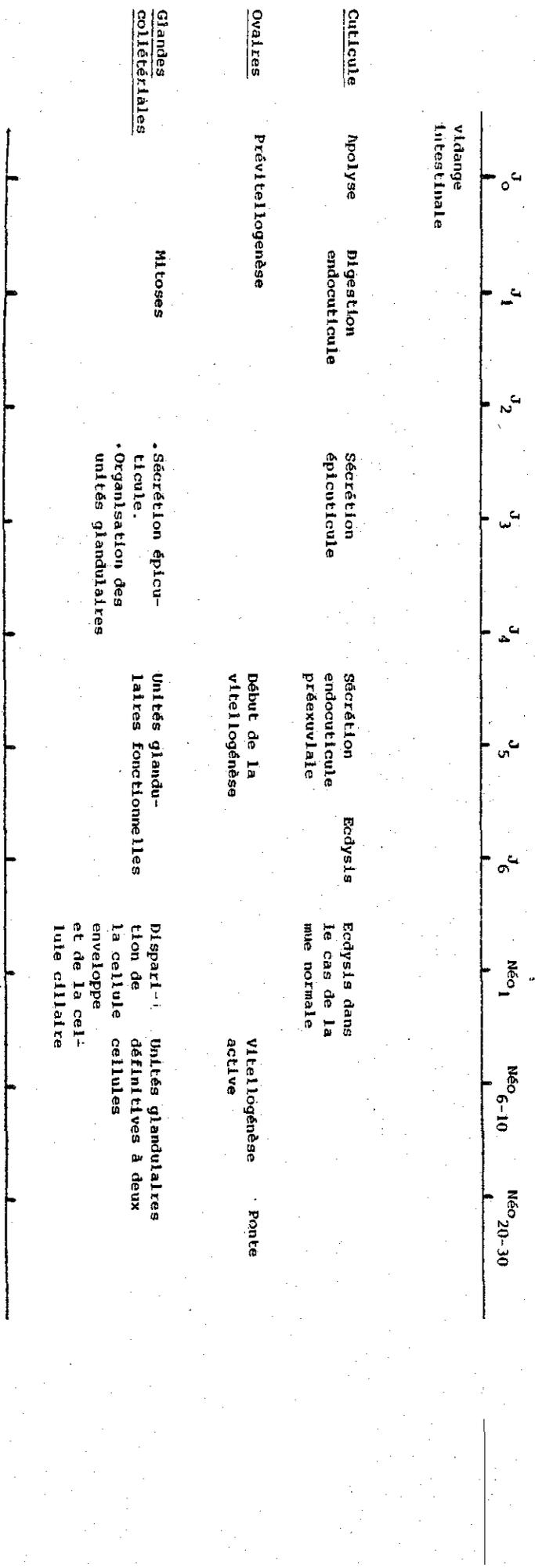
Le graphique 3 résume la chronologie des évènements cuticulaires et l'évolution des organes génitaux (ovaires et glandes collatérales) se déroulant au cours de la mue de néoténie.

Fig. 51 . Glande collétériale d'un pseudergate au stade J5 (1 jour avant la mue de néoténie). On observe nettement dans la cellule ciliaire (1) le canalicule récepteur incluant le reste du cil (ci) et dans la cellule sécrétrice (2) le début du canalicule conducteur (cc). Dans la cellule sécrétrice sont présents dès ce stade des granules de sécrétion (GS). (x 16 500)

Fig. 52 . Coupe de glandes collétériales chez un néoténique âgé d'un jour. La cellule ciliaire (1) s'est détachée du canalicule récepteur (cr) et de nombreuses microvillosités () de la cellule sécrétrice (2) entourent celui-ci en délimitant un espace extracellulaire (réservoir). Le cytoplasme de la cellule sécrétrice est riche en reticulum endoplasmique granulaire (REG) et en corps de Golgi (G). Des inclusions denses (ID) s'observent çà et là. (x 16 500)

Fig. 53 . Glande collétériale postérieure d'un néoténique âgé d'un jour. On remarque la présence de nombreuses inclusions denses (ID) dans la cellule sécrétrice (2) et l'apparition de la sécrétion dans la lumière de la glande (L). Les glandes collétériales sont fonctionnelles dès l'exuviation. (x 16 500)





GRAPHIQUE 3

Chronologie de l'évolution des ovaires et des glandes collatérales de pseudergates femelles au cours de la mue de néoténie chez Kalotermes flavicollis

TABLEAU 1 : Résultats histochimiques des ovocytes et de la sécrétion de la glande collétériale du néoténique fonctionnel.

Réactions histochimiques	Vitellus	Sécrétion des glandes collétériales			
		Glande antérieure		Glande postérieure	
		Epithélium	Lumière	Epithélium	Lumière
Réactif de Schiff seul	-	-	-	-	-
APS	+	+	-	-	+
Ptyaline + APS	+	-	-	-	+
Alloxane-Schiff	+	-	-	-	-
Bleu Alcian	-	-	-	-	-
Réaction argentaffine	-	-	-	-	-

TABLEAU 2 : Stades d'évolution des ovocytes observés chez les différents individus étudiés.

	Stades ovocytaires présents			
	1	2	3	4
Pseudergate en intermue	1			
Pseudergate en mue normale	1			
Pseudergate en mue de néoténie				
. Jo	1			
. J3	1			
. J5	1	2		
Néoténiques				
. 1 jour	1	2		
. 6 jours	1	2		
. 15 jours	1	2	3	
. âgé	1	2	3	4

1 : prévitellogénèse ; 2 : début de la vitellogénèse ; 3 : vitellogénèse active ; 4 : formation des enveloppes ovocytaires ; Jo : jour de la vidange intestinale ; J3-J5 : individus ayant vidangé leur intestin depuis 3 et 5 jours ; la mue de néoténie s'effectue au jour J6.

Discussion

- La vitellogénèse observée chez le néoténique fonctionnel de Kaloterme flavicollis présente, au niveau ultrastructural, de grandes analogies avec ce que l'on connaît chez les autres insectes à ovaires panoïstiques. On retrouve notamment les grandes étapes suivantes : différenciation des microvillosités ovocytaires, création d'un espace périovocytaire permettant le passage des précurseurs du vitellus capturés par endocytose, sécrétion des enveloppes de l'oeuf.

L'origine du vitellus a souvent fait l'objet de discussions. Chez certains insectes (FAVARD-SERENO, 1964 ; CANTACUZENE et MARTOJA, 1972 ; GOLTZENE, 1979 ; SRDIC et al., 1979 ; BITSCH, 1980 ; BITSCH et BITSCH, 1982), le vitellus est en partie synthétisé par l'ovocyte même. Chez la drosophile, les protéines sont synthétisées à la fois au niveau du tissu adipeux et par les ovaires (JOWETT et POSTLETHWAIT, 1980). Chez K. flavicollis, les cupules et vésicules d'endocytose à membrane tapissée sont très nettes dans les ovocytes en prévitellogénèse et beaucoup plus nombreuses pendant la vitellogénèse active. Les corps de Golgi et le reticulum endoplasmique granulaire, sous forme de tubules et non des plus habituelles citernes sont présents mais en abondance limitée, et on observe de nombreux corps multivésiculaires qui se transforment en globules vitellins. Ceci pourrait suggérer une importante production de lysosomes I avec la participation du REG et des corps de Golgi. La formation de corps multivésiculaires ou lysosomes II à partir de lysosomes I et leur transformation en globules vitellins se ferait avec l'intervention des hydrolases lysosomales pour la maturation des précurseurs du vitellus capturés par endocytose. On ne peut toutefois exclure l'hypothèse d'une vitellogénèse endogène mais elle serait d'importance limitée. Au moment où la vitellogénèse est plus active, les cellules folliculaires s'écartent, sans doute afin de laisser passer les précurseurs du vitellus au niveau des espaces intercellulaires fortement dilatés, la lame basale formant en tout état de cause une barrière de perméabilité entre l'hémolymphe et l'ovocyte. Ce phénomène est observé chez de nombreux insectes (HUEBNER et

ANDERSON, 1972 ; WUEST, 1979 ; KOEPPE et al., 1980,1981 ; BITSCH et BITSCH, 1982), de même que l'abondance des vésicules d'endocytose qui par coalescence donnent naissance à des globules vitellins denses glycoprotéiques. Ce dernier phénomène a été observé notamment chez Periplaneta americana (ANDERSON, 1969) et chez Nauphoeta (WUEST, 1979). En revanche, à notre connaissance, la participation des corps multivésiculaires à la formation des globules vitellins que l'on observe chez K. flavicollis n'a pas été signalée.

Chez K. flavicollis, le lieu de synthèse des vitellogénines exogènes est très probablement le tissu adipeux qui, chez le néoténique fonctionnel présente les particularités cytologiques de tissus sécréteurs de protéines (GHARAGOZLOU, 1965). Chez les reines physogastres de termites supérieurs où le métabolisme ovarien est intense, le tissu adipeux présente une spécialisation extrême pour la synthèse et la sécrétion des protéines (HAN et BORDEREAU, 1982).

Le rôle fondamental attribué aux cellules folliculaires est de sécréter les enveloppes de l'oeuf (BEAMS et KESSEL, 1969 ; FAVARD-SERENO, 1971 ; MATSUZAKI, 1975 ; GOLTZENE, 1979 ; BITSCH, 1980 ; BILINSKI, 1983). Nos observations ultrastructurales suggèrent qu'il en est de même chez K. flavicollis. Chez cette espèce, les cellules folliculaires présentent en effet un développement maximum du reticulum endoplasmique granulaire au moment de la formation de la membrane vitelline et du chorion. Néanmoins, les cellules folliculaires de K. flavicollis offrent un cytoplasme riche en reticulum endoplasmique granulaire avant la formation des enveloppes ovocytaires et on ne peut donc exclure leur participation à la vitellogénèse comme cela a été signalé chez quelques insectes (DELOOF et LAGASSE, 1969 ; CRUICKSHANK, 1972 ; BAST et TELFER, 1976 ; BRENNAN et al., 1982). Il faut rappeler que ces cellules peuvent également intervenir dans la sécrétion d'ecdystéroïdes (HOFFMAN et al., 1980) ; la présence d'ecdystéroïdes ovariens a d'ailleurs été mise en évidence chez les reines de termites supérieurs (BORDEREAU et al., 1976 ; DELBECQUE et al., 1978).

- Les glandes collatérales de termites n'ont pas fait l'objet d'études approfondies. Il semble qu'elles se présentent fréquemment comme chez K. flavicollis sous forme de deux glandes ramifiées disposées antéro-postérieurement et se réunissant en une base commune impaire (GRASSE, 1982). Chez K. flavicollis, nos observations sur les glandes collatérales des néoténiques fonctionnels précisent les données de WALL (1971) sur les différences anatomiques et histologiques des tubules antérieurs et des tubules postérieurs. La microscopie électronique permet notamment de mettre en évidence une différence d'aspect entre la sécrétion de la glande antérieure et celle de la glande postérieure. Elle montre cependant que l'unité sécrétrice a la même organisation structurale dans les deux types de glande. Chez les blattes, insectes phylogénétiquement proches des termites, les glandes collatérales se présentent également sous forme de deux branches différentes par leur taille et leurs aspects histologiques et cytologiques (VOY, 1949 ; MERCER et BRUNET, 1959). Chez ces insectes les fonctions respectives des 2 parties glandulaires sont bien connues, la glande collatérale gauche sécrète les protéines, la polyphénoloxydase et la 4-O β glucoside de l'acide dihydroxybenzoïque, la glande collatérale droite sécrète la β glucosidase. Lorsque les sécrétions des 2 glandes se mélangent, l'aglucone libérée est oxydée en quinone qui sert à sclérifier l'oothèque en formant des pontages entre les chaînes protéiques (PRYOR, 1940 ; BRUNET et KENT, 1955). Chez les termites, seule l'espèce très primitive Mastotermes darwiniensis, produit une oothèque. Le développement important pris par les glandes collatérales chez les sexués fonctionnels de termites montre que leur rôle n'est certainement pas négligeable. On peut penser d'après les faits connus chez les autres insectes qu'elles interviennent dans la protection des oeufs.

La différenciation des glandes collatérales des sexués néoténiques de K. flavicollis suit le schéma décrit par SRENG et QUENNEDEY, 1976. On retrouve en effet les principales phases de mise en place des unités glandulaires de type 3 avec cellule sécrétrice et cellule à canalicule. On observe d'abord la phase de division cellulaire durant laquelle certaines cellules de l'épithélium glandulaire, par deux mitoses successives, aboutissent à la formation de quatre cellules constituant une unité isogénique.

Il y a ensuite la phase d'emboîtement des 4 cellules isogéniques et allongement de la tétrade avec croissance d'un cil autour duquel se dépose un revêtement épicuticulaire. La phase de résorption du cil et le détachement progressif de la cellule ciliaire du canalicule récepteur a également été observée, elle coïncide avec le début de l'activité sécrétrice de la cellule sécrétrice dont tout le cytoplasme se charge de vésicules de sécrétion. La phase de dégénérescence de la cellule enveloppant la cellule à canalicule existe également mais n'a pu être observée.

- La mue normale de pseudergate et la mue de néoténie présentent des différences très nettes :

La mue normale de pseudergate ne conduit à aucune évolution structurale des organes génitaux. Les ovaires restent bloqués à un stade de prévitellogénèse, les glandes collatérales conservent leurs cellules morphologiquement toutes semblables et sans revêtement cuticulaire. L'exuviation intervient $6,8 \pm 0,3$ jours après la vidange intestinale. La mue de néoténie est plus rapide comme l'a déjà signalé LUSCHER, 1952 ; dans nos conditions d'élevage, elle intervient $6 \pm 0,2$ jours après la vidange intestinale. Au cours de cette mue interviennent de nombreuses transformations génitales dont nous résumons les étapes :

Vingt-quatre heures seulement après la disparition des sexués fonctionnels, des individus manifestent les premiers signes morphologiques de la mue (vidange intestinale). A ce jour, conventionnellement appelé jour 0 (zéro) il y a apolyse au niveau de la cuticule périphérique. Aucune évolution cytologique n'est décelable au niveau des organes génitaux.

Au jour 1, l'endocuticule périphérique commence à être digérée, les glandes collatérales subissent leur première transformation (mitoses). Les ovocytes en revanche ne changent pas.

Au jour 3, la nouvelle cuticule périphérique est partiellement sécrétée (épicuticule, premières fibres endocuticulaires) ; dans les glandes collatérales, les cellules non glandulaires sécrètent une intima cuticulaire et des unités glandulaires se mettent en place (emboîtement des cellules, différenciation du cil). Les ovocytes sont toujours en prévitellogénèse.

Au jour 5, la cuticule périphérique préexuviale est presque entièrement sécrétée, les unités glandulaires des glandes collaté-

riales sont différenciées et des vésicules de sécrétion apparaissent dans les cellules sécrétrices. La vitellogénèse apparaît dans les ovaires.

A l'exuviation, les glandes collatérales sont fonctionnelles (sécrétion dans la lumière). La vitellogénèse ne devient véritablement active que 10 jours après la mue de néoténie.

On remarque que l'évolution des glandes collatérales est très précoce. Les premières mitoses sont observées 24 heures après la vidange intestinale, et à l'exuviation les glandes sont fonctionnelles même si leur croissance se poursuit encore quelques temps après. En revanche, l'évolution des ovaires est beaucoup plus lente, elle débute seulement très peu de temps avant l'exuviation et elle n'est vraiment réelle que 10 jours après. Chez Zootermopsis angusticollis, les vitellogénines hémolympatiques ne sont décelées que sept jours après la mue de néoténie (GREENBERG, 1982).

Une interprétation de la mue de néoténie a été donnée par LUSCHER (1952, 1956, 1974). Cet auteur a constaté tout d'abord que la mue de néoténie est une mue anticipée, elle intervient en effet préférentiellement chez les individus en début d'intermue, la compétence à la différenciation néoténique diminuant au fur et à mesure que l'individu s'éloigne de la mue. La mue intervient donc chez les individus dont les corps allates sont au minimum de leur taille. LUSCHER suggère en conséquence que la mue de néoténie est due à une sécrétion précoce d'ecdystéroïdes sous faible taux d'hormone juvénile. Cette hypothèse nécessite confirmation par des dosages hormonaux précis car il est connu que le volume des glandes endocrines ne reflète pas toujours leurs activités sécrétrices. Mais nos résultats s'accordent bien avec cette hypothèse. La différenciation des glandes collatérales correspond en effet à la différenciation d'un caractère imaginal qui ne peut être réalisé qu'en milieu pauvre en hormone juvénile. Il faut toutefois souligner le fait surprenant que cette différenciation s'accompagne de la régression d'autres caractères imaginaires telle que la réduction de fourreaux alaires. Par ailleurs on peut signaler que l'injection ou l'ingestion d'ecdystérone à des pseudergates en début d'intermue provoque une nouvelle mue mais n'induit pas la formation de néoténie (LUSCHER et

KARLSON, 1958 ; LUSCHER, 1962). A ce jour avec les données dont nous disposons, aucune hypothèse solide ne peut être avancée pour expliquer ce mélange de caractères progressifs et régressifs apparaissant à la mue de néoténie. La recherche du déterminisme endocrinologique de la mue de néoténie devrait aboutir à des résultats particulièrement intéressants.

L'évolution des ovaires n'est en revanche pas facilement interprétable. La vitellogénèse est sans doute, comme cela est généralement le cas chez les insectes, sous contrôle de l'hormone juvénile. Ceci est suggéré par la rapide et importante croissance des corps allates à la mue de néoténie (LUSCHER, 1957, 1974 ; LEBRUN, 1966) par la grande taille des corps allates chez le néoténique fonctionnel et par le fait que l'hormone juvénile en application topique stimule la vitellogénèse aussi bien chez les femelles vierges (VIEAU et LEBRUN, 1981) que chez les néoténiques de K. flavicollis (SPRINGHETTI, 1978). Chez Zootermopsis angusticollis le même cas se produit (GREENBERG, 1982).

Conclusion

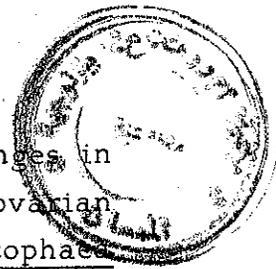
Le polymorphisme des termites est d'un intérêt tout particulier dans le domaine de la biologie du développement des insectes. Mais la complexité du phénomène et la biologie même des termites rendent très délicate l'approche du problème. Les pseudergates de Kalotermes avec l'inhibition réversible de leurs organes génitaux paraissent un système favorable pour l'analyse du déterminisme de la différenciation des sexués reproducteurs. Pour cette étude, le modèle glandes collatérales semble le plus approprié. Notre étude montre en effet que cet organe est un excellent marqueur de la différenciation de néoténie, il répond très rapidement et très nettement au changement de programme génétique opéré à la mue de néoténie (différenciation d'unités glandulaires, sécrétion d'une intima cuticulaire). L'étude in vitro de la différenciation des glandes collatérales de K. flavicollis doit permettre de mettre en évidence les facteurs hormonaux contrôlant la différenciation des sexués. Le système Kalotermes doit permettre en outre d'analyser le rôle des facteurs externes et notamment des phéromones sur l'équilibre neuroendocrinien des individus de la société. On sait en effet que l'inhibition sexuelle des pseudergates est due à des phéromones émises par le couple royal (LUSCHER, 1961, 1974) et l'absence de phéromones inhibitrices provoque des mues anticipées.

REFERENCES

- ANDERSON, E. 1969 - Oogenesis in the cockroach, Periplaneta americana, with special reference to the specializations of the oolemma and the fate of coated vesicles. *J. Microscopie*, 8 : 721-738.
- ANDERSON, W.A. et ELLIS, R.A. 1965 - Ultrastructure of Trypanosoma lewisi flagellum, microtubules and the kinetoplast. *J. Proto. Zool.*, 12 : 483-499.
- BAST, R.E. et TELFER, W.H. 1976 - Follicle cell protein synthesis and its contribution to the yolk of *Cecropia* moth oocyte. *Develop. Biol.*, 52 : 83-97.
- BEAMS, H.W. et KESSEL, R.G. 1969 - Synthesis and deposition of oocyte envelopes (vitelline membrane, chorion) and the uptake of yolk in the dragonfly (Odonata : Aeschnidae). *J. Cell. Sci.*, 4 : 241-264.
- BILINSKI, S. 1983 - Oogenesis in Campodea sp (insecta, Diplura) chorion formation and the ultrastructure of follicle cells. *Cell. Tissue Res.*, 228 : 165-170.
- BITSCH, J. 1980 - Ultrastructure des ovocytes et vitellogénèse chez Lepismachilis targionii (Grassi) (Thysanura : Machilidae) *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 9 : 297-313.
- BITSCH, J. et BITSCH, C. 1982 - Les étapes de la vitellogénèse chez Thermobia domestica (Packard) (Thysanura : Lepismatidae). *J. Insect Morphol. Embryol.*, 11 : 197-212.
- BORDEREAU, C., HIRN, M., DELBECQUE, J.P., DE REGGI, M. 1976 -Présence d'ecdysone chez un insecte adulte : la reine de Termites. *C.R. Acad. Sci.*, 282 : 885-88 .
- BRENNAN, M.D., WEINER, A.J., GORALSKI, T.J., MAHOWALD, A.P. 1982 - The follicle cells are a major site of vitellogenin synthesis in Drosophila melanogaster. *Dev. Biol.*, 89 : 225-236
- BRUNET, P.C.J. et KENT, P.W. 1955 - Observations on the mechanism of a tanning reaction in Periplaneta and Blatta. *Proc. R. Soc. Lond.*, 144 : 259-274.

- CANTACUZENE, A.M. et MARTOJA, M.R. 1972 - Origine des enclaves vitellines de l'ovocyte d'un insecte thysanoure, Petrobius maritimus. C.R. Acad. Sc. Paris, 274 : 1723-1726.
- CRUICKSHANK, W.J. 1972 - Ultrastructural modifications in the follicle cells and egg membranes during development of flour moth oocytes. J. Insect Physiol., 18 : 485-498.
- DELBECQUE, J.P., DIEHL, P.A. et O'CONNOR, J.D. 1978 - Presence of ecdysone and ecdysterone in the tick Amblyomma hebraeum Koch. Experientia, 34 : 1379-1386.
- DELOOF, A. et LAGASSE, A. 1969 - The ultrastructure of the follicle cells of the ovary of the Colorado beetle in relation to yolk formation. J. Insect Physiol., 16 : 211-220.
- FAVARD-SERENO, C. 1964 - Phénomène de pinocytose au cours de la vitellogénèse protéique chez le grillon (orthoptère). J. de Microscopie, 3 : 323-338.
- FAVARD-SERENO, C. 1971 - Cycles sécrétoires successifs au cours de l'élaboration des enveloppes de l'ovocyte chez le grillon (Insecte, Orthoptère). Rôle de l'appareil de Golgi. J. Microscopie, 11 : 401-424.
- FRIEND, D.S. et FARQUHAR, M.E. 1967 - Functions of coated vesicles during protein absorption in the rat vas deferens. J. Cell. Biol., 35 : 357-376.
- GABE, M. 1968 - Techniques histologiques. Ed. Masson et Cie.
- GHARAGOZLOU, J.D. 1965 - Evolution et rôle du tissu adipeux au cours du développement post-embryonnaire de Kaloterme flavicollis (Fabr). Ann. Sci. Nat. Zool., 7 : 675-742.
- GRASSE, P. 1982 - Termitologia-Anatomie-Physiologie-Biologie-systématique des termites. Tome 1 - Anatomie-Physiologie-Reproduction. Ed. Masson, Paris, 676 pp.
- GRASSE, P. et NOIROT, Ch. 1946 - La production des sexués néoténiques chez le termite à cou jaune (Caloterme flavicollis. Fabr) : inhibition germinale et inhibition somatique. C.R. Acad. Sci. Paris, 223 : 869-871.
- GRASSE, P. et NOIROT, Ch. 1947 - Le polymorphisme social du termite à cou jaune (Caloterme flavicollis F). Les faux ouvriers ou pseudergates et les mues régressives. C.R. Acad. Sci. Paris, 224 : 219-221.

- GOLTZENE, F. 1979 - Etude ultrastructurale du développement normal des ovocytes et des cellules folliculaires chez l'Orthoptère Locusta migratoria (L). Arch. Anat. Hist. Embryol. Norm. Exp., 62 : 55-72.
- GREENBERG, S. 1982 - Studies on neotenic reproductive development in a primitive termite. The biology of social insects. Proc. IXth Congr. IUSSI Boulder, Colorado. Breed, M.D. Michener, C.D., Evans, H.E., eds, Westview Press 420 pp.
- HAN, S.H. et BORDEREAU, C. 1982 - Origin and formation of the royal fat body of the higher termite queens. J. Morphol., 173 : 17-28.
- HOFFMAN, H.A., LAGUEUX, M., HETRU, Ch., CHARELET, M. and GOLTZENE, F. 1980 - Ecdysone in reproductively competent female adults and in embryos of insects. Elsevier/North. Holland Biomedical Press. Progress in Ecdysone Research. J.A. Hoffmann, editor. 34 pp.
- HOWARD, R.W., HAVERTY, M.I. 1979 - Termites and juvenile hormone analogues : a review of methodology and observed effects. Sociobiology, 4 : 269-278.
- HRDY, I., KRECEK, J., ZUSKOVA, Z. 1978 - Juvenile hormone analogues : effects on the soldier caste differentiation in termites (Isoptera). Vest. Cs. Spol. Zool., 43 : 260-269.
- HUEBNER, E., ANDERSON, E. 1972 - A cytological study of the ovary of Rhodnius prolixus. I. The ontogeny of the follicular epithelium. J. Morphol., 136 : 459-494.
- JOWETT, T. et POSTLETHWAIT, J.H. 1980 - The regulation of yolk polypeptide synthesis in Drosophila ovaries and fat body by 20-hydroxyecdysone and juvenile hormone analogues. Devel. Biol., 80 : 225-234.
- KARNOVSKY, M.J. 1965 - A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use in electron microscopy. J. Cell. Biol., 27 : 137 A.
- KOEPPE, J.K., HOBSON, K., WELLMAN, S.E. 1980 - Juvenile hormone regulation of structural changes and DNA synthesis in the follicular epithelium of Leucophaea maderae. J. Insect Physiol., 26 : 229-240.



- KOEPPE, J.K., JARNAGIN, F.N., BENNETT, L.N. 1981 - Changes in follicle cell morphology, ovarian protein synthesis and ovarian DNA synthesis during oocyte maturation in Leucophaea maderae : role of juvenile hormone. J. Insect Physiol., 27 : 281-291.
- LEBRUN, D. 1966 - La détermination des castes du termite à cou jaune Calotermes flavicollis. Thèse, Nantes, 116 pp.
- LUSCHER, M. 1949 - Continuous observation of termites in laboratory cultures. Acta tropica, 6 : 161-165.
- LUSCHER, M. 1952 - Die produktion und elimination von Ersatzgeschlechtern bei der termite Kalotermes flavicollis (Fabr). Z. Vergl. Physiol., 34 : 123-141.
- LUSCHER, M. 1956 - Die Entstehung von Ersatzgeschlechtern bei der Termiten kalotermes flavicollis (Fabr). Insectes Soc., 3 : 119-128.
- LUSCHER, M. 1957 - Ersatzgeschlechtstiere bei Termiten und die Beeinflussung ihrer Entstehung durch die Corpora allata. Verhand. DeutschGesell. Angew. Entom., 14 : 144-150.
- LUSCHER, M. 1961 - Social control of polymorphism in termites. Symposium of the Royal Entomological Society of London., 1 : 57-67.
- LUSCHER, M. 1962 - Hormonal regulation of development in termites. Symp. Genetica and biologica Italica, 10 : 1-11.
- LUSCHER, M. 1974 - Kasten und Kastendifferenzierung bei niederen Termiten. Sozialpolymorphismus bei Insekten. Stuttgart, ed. G.H. Schmidt, 694-739.
- LUSCHER, M. and KARLSON, P. 1958 - Experimentelle anslösung von Häutungen bei der Termiten Kalotermes flavicollis (Fabr). J. Insect. Physiol., 1 : 341-345.
- MARTOJA, R. et MARTOJA-PIERSON, M. 1967 - Initiations aux techniques de l'histologie animale. Ed. Masson et Cie. 345 pp.
- MATSUZAKI, M. 1975 - Ultrastructural changes in developing oocytes, nurse cells and follicular cells during oogenesis in the telotrophic ovarioles of Bothrogonia japonica (Ishihara) (Homoptera, Tettigellidae). Entomological Society of Japan. Mars 1975.

- MERCER, E.H. and BRUNET, P.C.J. 1959 - The electromicroscopy of the left colleterial gland of the cockroach. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 5 : 257-262.
- NEEFS, Y. 1932 - Evolution de l'appareil génital chez Calotermes flavicollis. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 57 : 409-424.
- NOIROT, Ch. 1977 - Various aspects of hormone action in social insects VIIIth International Congress 5-10 September 1977. Wageningen - the Netherlands.
- NOIROT, Ch. 1984 - Pathways of caste development in lower Termites. Caste differentiation in social insects. Ed. Ch. Noirot, J.A.L. Watson, B.M. Okot-Kotber. Chap. 4. Pergamon press (sous-presse).
- NOIROT, Ch. and QUENNEDEY, A. 1974 - Fine structure of insect epidermal glands. *Ann. Rev. Entomol.*, 19 : 61-80.
- OKOT-KOTBER, B.M. 1980 - Competence of Macrotermes michaelseni (Isoptera : Macrotermitinae) larvae to differentiate into soldiers under the influence of juvenile hormone analogue. *J. Insect Physiol.*, 26 : 655-659.
- PRYOR, M.G.M. 1940 - On the hardening of the ootheca of Blatta orientalis. *Proc. R. Soc.*, 128 : 378-393.
- SRENG, L. and QUENNEDEY, A. 1976 - Role of temporary ciliary structure in the morphogenesis of Insect glands. An electron microscope study of the tergal glands of male Blattella germanica L. (Dictyoptera : Blattellidae). *J. Ultrastructure Research.*, 56 : 78-95.
- TRÜCKENBRODT, W. 1966 - Ovariolenverlängerung und Eiablage bei der Termiten Kalotermes flavicollis Fabr. *Zeits. Morph. Oekol. Tiere.*, 57 : 274-293.
- VOY, A. 1949 - Contribution à l'étude anatomique et histologique des organes accessoires de l'appareil génital femelle chez quelques espèces d'Orthopteroïdes. *Ann. Sci. Nat. Zoologie*, 11ème série, Tome XI. 270-346.
- WALL, M. 1971 - Zur Geschlechtsbiologie der Termiten Kalotermes flavicollis (Fabr) (Isoptera). *Acta. Tropica.*, 28 : 17-60.
- WUEST, J. 1979 - Histological and cytological studies on the ovary of Nauphoeta cinerea (Blattaria, Oxyhaloidea) during the first reproductive cycle. *Int. J. Inv. Reprod.*, 1 : 153-166.