

Institut royal des Sciences
naturelles de Belgique

Koninklijk Belgisch Instituut
voor Natuurwetenschappen

BULLETIN

MEDEDELINGEN

Tome XXXVI, n° 21
Bruxelles, mars 1960.

Deel XXXVI, n° 21
Brussel, maart 1960.

QUELQUES REMARQUES
SUR LA COMPOSITION SEGMENTAIRE
DE LA TÊTE DES INSECTES.

II. — La part du segment mandibulaire
dans la capsule céphalique des Insectes,

par Georges DEMOULIN (Bruxelles).

Dans la première de ces notes (1960), j'ai fait allusion aux difficultés que soulève l'étude de la structure céphalique des Insectes. La composition segmentaire de la tête, déjà étudiée chez les embryons, a été questionnée chez les adultes et les larves par l'école de G. F. FERRIS et a reçu un début d'interprétation à laquelle ma note susdite apportait quelques corrections et compléments.

C'est en suite à ces premières remarques que j'envisagerai maintenant la part que prend le segment mandibulaire dans la composition de la tête des Insectes.

Pour cela, je ferai appel, comme bien d'autres auteurs avant moi, à ce que peut nous apprendre la constitution de ce segment chez d'autres Trachéates, en particulier les Diplopodes et les Symphyles, qui, provenant — plus ou moins directement — d'un ancêtre commun aux Insectes, présentent de ce fait certaines identités structurales.

A. — MANDIBULE ET GENA.

La comparaison entre la mandibule d'un Diplopode et la maxille d'un Insecte conduit à retrouver, en la première, le cardo, le stipes et la lacinia de la seconde (1). Cette homologation est confirmée par l'étude de la musculature (cfr. A. BERLESE, 1909, et R. E. SNODGRASS, 1935) (fig. 1-2).

(1) La galea, le palpifer et le palpe sont atrophiés, inexistant.

On admet généralement que, chez un Insecte Thysanoure, les trois articles mandibulaires : cardo, stipes et lacinia (ou prémandibule), sont fusionnés en une seule pièce qui s'articule à la capsule céphalique par un unique condyle occipital (fig. 3, 3 bis) (2). La plupart des auteurs actuels ont estimé que, chez les Ptérygotes, il se serait produit plusieurs modifications dans la structure primitive de la mandibule des Aptérygotes : acquisition d'une articulation antérieure, descente de l'articulation postérieure au niveau de l'antérieure et, de ce fait, remaniement de la forme générale. Parallèlement à cela, la paroi de la capsule céphalique se serait

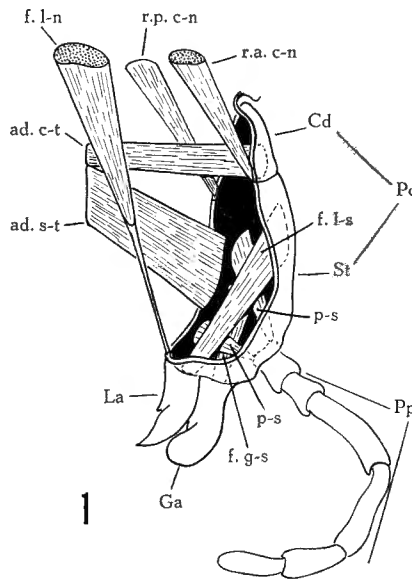


Fig. 1. — Schéma d'une maxille typique d'insecte et de sa musculature (imité de R. E. SNODGRASS, 1935).

Le corps de la maxille équivaut à la région pleurale d'un appendice thoracique : c'est la précoxa (Pc) constituée de deux pièces articulées : le cardo (Cd), qui porte l'articulation au crâne, et le stipes (St), sur lequel s'articule le palpe. Ce palpe (Pp) correspond à la partie de l'appendice thoracique allant de la coxa ou hanche au tarse. L'apex de la précoxa maxillaire porte en outre deux endites : la lacinia (La) et la galea (Ga).

La précoxa est mue par plusieurs muscles : adducteur cardino-tentorial (ad. c-t) et adducteur stipito-tentorial (ad. s-t); rotateurs cardino-notaux, l'un antérieur (r.a. c-n), l'autre postérieur (r.p. c-n). La lacinia possède deux muscles flexeurs : un lacinio-notal (f. l-n) et un lacinio-stipital (f. l-s), tandis que la galea n'a qu'un flexeur galéo-stipital (f. g-s). Enfin, le palpe est mû par deux palpo-stipitaux (p-s).

(2) C. BÖRNER (1921) considère cependant que le cardo est fusionné au crâne et que l'articulation « occipitale » est une articulation cardino-stipitale. K. W. VERHOEFF (1934), parlant des Symphyles, est du même avis.

allongée vers le bas, constituant une joue ou gena (A. BERLESE, 1909; C. BÖRNER, 1921; A. D. MCGILLIVRAY, 1923; R. E. SNODGRASS, 1935; G. F. FERRIS, 1952; E. M. DU PORTE, 1946).

Cette interprétation cependant semble n'avoir jamais reçu de démonstration véritable, et, peut-être, pourrait-on émettre une autre hypothèse.

On sait (R. HEYMONS, 1899; R. E. SNODGRASS, 1927; H. WEBER, 1928) que, aussi bien aux segments thoraciques qu'aux segments abdominaux, la précoxa de chaque appendice s'est plus ou moins intégrée dans le segment pour en constituer la pleure.

Si nous admettons (3) que le cardo et le stipes d'une pièce buccale représentent ensemble la précoxa de cet appendice, nous pouvons supposer que, par un processus semblable à celui qui se manifeste en un appendice du tronc, la précoxa mandibulaire des Ptérygotes s'est fusionnée à la capsule céphalique, en en constituant le gena, tandis que la lacinia formait la mandibule (prémandibule) proprement dite. Il semble que cette idée n'a pas complètement échappé à K. W. VERHOEFF (1934), qui parle des « Kopfpleuriten » (cardo et stipes) des Myriapodes.

A l'appui de cette hypothèse, on peut citer des cas de structure mandibulaire qui montrent, en quelque sorte, les stades progressifs de l'intégration, à la capsule céphalique, de la précoxa mandibulaire.

Parlant des Diplopodes, R. E. SNODGRASS (1950, p. 60) décrit leur mandibule comme constituée essentiellement de deux pièces : « basal plate » (précoxa) et « gnathal lobe » (lacinia). Il écrit : « The basal plate, in fact, is virtually a part of the head wall, but the attachment on it of the usual mandibular muscles shows that it is truly the base of the mandible. » Et, plus loin : « The large gnathal lobe of the mandible, being freely movable on the basal plate and strongly muscled, becomes the functional jaw of the animal. »

O. W. TIEGS (1940), décrivant l'article basilaire (précoxal) de la mandibule des Symphyles, dit qu'il n'a pas de paroi interne et qu'il est intimement associé à la capsule céphalique (4), le mouvement de la mandibule n'étant permis que par la flexibilité d'un crâne peu sclérifié. Il est évident que dans le cas d'un crâne plus durci, donc indéformable, la lacinia mandibulaire doit devenir le seul élément masticateur mobile (5).

(3) Avec R. E. SNODGRASS (1935, p. 141) entre autres.

(4) Il faut remarquer que, d'après R. E. SNODGRASS (loc. cit.), la maxille d'un Insecte est également « implantée par l'entière de sa surface interne sur la région pleurale de la tête ». Quant au labium, il est un exemple parfait d'un appendice céphalique dont la précoxa fait partie intégrante du crâne.

(5) Il semble bien que les auteurs ont toujours eu une certaine répugnance à voir dans la mandibule et la gena des Ptérygotes respectivement la lacinia (ou prémandibule) et la précoxa (corps de la mandibule) des Myriapodes et des Aptérygotes. Cela ne va pas toujours sans contradictions. Ainsi Ph. SILVESTRI qui dénie (1903, p. 89) toute origine précoxale à la gena des Ptérygotes, persiste à indiquer la précoxa mandibulaire des Chilopodes (figs. 15, 20, 34, 35, 36, 37, 39, etc...) par les lettres G et G'. Quand on sait que cet auteur marque C pour clypeus, F pour front, A pour antenne,

Selon l'hypothèse émise plus haut, la mandibule des Ptérygotes n'aurait fait qu'adopter, en le perfectionnant encore, le mode d'évolution commencé chez les Myriapodes.

Quelles seraient les répercussions de ce remaniement de l'appendice mandibulaire sur sa musculature ?

D'après R. E. SNODGRASS (1935), un appendice buccal primitif tel que la maxille d'un Insecte est mû par différents muscles (fig. 1) :

- 1) un muscle rotateur antérieur cardino-notal (r.a. c-n),
- 2) un muscle rotateur postérieur cardino-notal (r.p. c-n),
- 3) un muscle adducteur cardino-tentorial (ad. c-t),
- 4) un muscle adducteur stipito-tentorial (ad. s-t),
- 5) un muscle flexeur lacinio-notal (f. l-n),
- 6) un muscle flexeur lacinio-stipital (f. l-s),
- 7) un muscle flexeur galéo-stipital (f. g-s), et
- 8) deux muscles palpo-stipitaux (p-s).

Comme je l'ai rappelé ci-dessus, la mandibule des Diplopodes est fort semblable à pareil appendice. Étant dépourvue de galea, de palpifer et de palpe, elle a perdu les muscles qui mouvaient ces pièces, c'est-à-dire les muscles palpo-stipitaux et le flexeur galéo-stipital (fig. 2). (Il manque en outre le rotateur postérieur, cardino-notal, mais celui-ci persiste chez d'autres Myriapodes, les Chilopodes).

R. E. SNODGRASS (loc. cit.) signale que, chez les autres Arthropodes, le lobe lacinal étant immobilisé a perdu ses muscles moteurs : flexeurs notal et stipital de la lacinia. C'est ce que l'on constaterait chez un Insecte Machilide par exemple, ou même déjà chez un Crustacé tel que *Anaspides tasmaniae*.

La chose est indubitable en ce qui concerne le flexeur lacinio-stipital. Je serais par contre assez porté à croire que le sort du flexeur lacinio-notal doit avoir quelque peu varié d'un groupe systématique à un autre; mais la chose demanderait de nouvelles recherches dans l'ensemble des Arthropodes Mandibulates.

Quoi qu'il en soit, si, avec la plupart des auteurs, on admettait que la mandibule d'un Ptérygote correspond à l'entièreté d'une mandibule de Diplopode, c'est-à-dire à l'ensemble cardo-stipes-lacinia, on devrait admettre par voie de conséquence que les muscles adducteurs et abduc-

etc... on peut supposer que les lettres G et G' doivent être là pour gena... Si l'on compare par ailleurs ses figures 45 et 140, on constate que l'on peut retrouver sur la figure 140, représentant une mandibule d'Orthoptère (*Stauronotus maroccanus*), exactement et uniquement les mêmes lettres que celles appartenant à la prémandibule de Chilopode (*Callipus foetidissimus*) de la figure 45.

A. BERLESE (1909, p. 127) admet la mandibule lacinale, mais croit à un corps mandibulaire « trochantinal », disparaissant chez les formes supérieures.

teurs mandibulaires de l'Insecte correspondent respectivement aux muscles rotateurs postérieur et antérieur cardino-notaux d'une maxille (6). Mais on ne voit pas bien, quoi qu'en dise R. E. SNODGRASS (loc. cit.), comment le muscle rotateur postérieur, devenu adducteur, peut remplacer efficacement les anciens adducteurs tentoriaux. Il faudrait d'ailleurs aussi admettre que la mandibule des Aptérygotes, pour donner celle des Ptérygotes, a dû d'abord pivoter de 90° pour acquérir son articulation antérieure, et doit maintenant utiliser pour la mastication sa face primitivement postérieure (cfr. le schéma de R. E. SNODGRASS, loc. cit., fig. 75).

Si, au contraire, on admet que la mandibule des Ptérygotes représente uniquement le lobe lacinal de la mandibule des Diplopedes, dont le corps (cardo et stipes) formerait la gena de l'Insecte ailé, on comprend que les adducteurs tentoriaux, devenus inutiles, s'atrophient. En même temps, et pour le même motif, s'atrophient aussi les rotateurs cardino-notaux, tandis que le lobe lacinal, ou vraie mandibule des Ptérygotes, reste mû par l'ancien flexeur notal (adducteur), et par l'ex-flexeur stipital (dont le rôle — nouveau — d'abducteur devient possible par suite de l'acquisition d'une articulation antérieure de la mandibule) (fig. 4, 4 bis).

Il reste cependant une difficulté. Chez les Isoptères adultes, divers Orthoptères et peut-être aussi d'autres Ptérygotes, il existe un petit muscle reliant le bord externe de la mandibule au tentorium, muscle que R. E. SNODGRASS homologue à un reste des puissants adducteurs tentoriaux des Aptérygotes et des Arthropodes plus primitifs. Si l'on admet l'idée émise ici, que la mandibule des Ptérygotes représente uniquement une lacinia, celle-ci ne peut évidemment porter des muscles originaires cardino- ou stipito-tentoriaux. Mais on peut se demander s'il s'agit réellement d'un reste de muscles précoxo-tentoriaux, ou si plutôt on ne peut pas supposer l'existence, en principe, outre les cardino- et stipito-tentoriaux, d'un ou plusieurs muscles lacinio-tentoriaux. Il y aurait alors, selon les cas, persistance des uns ou des autres au cours de l'évolution. R. E. SNODGRASS ne fait aucune allusion, dans son travail de 1935, à pareille musculature lacinale; mais, dans un travail plus récent, il signale (1950, p. 61) l'existence, chez le Diplopede *Fontaria virginiensis* (DRURY), d'un petit muscle ventral reliant le lobe mandibulaire au ligament endosquelettique. On peut donc aisément admettre que le ou les muscles mandibulaires tentoriaux des Ptérygotes sont homologues de muscles laciniaux d'origine fort ancienne, et que leur présence n'infirme en rien l'hypothèse émise plus haut quant à l'origine de la gena.

L'aire d'attache des muscles adducteur (tergal) et abducteur (précoxal) de la (pré)mandibule permet, dans cette hypothèse, de déterminer au moins grossièrement la part prise dans la formation du crâne par le tergite d'une part, et les pleurites (précoxas) d'autre part, du segment man-

(6) Cfr. R. E. SNODGRASS, 1935.

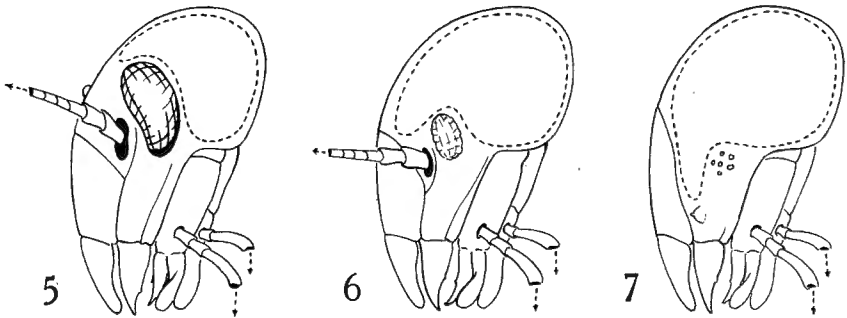
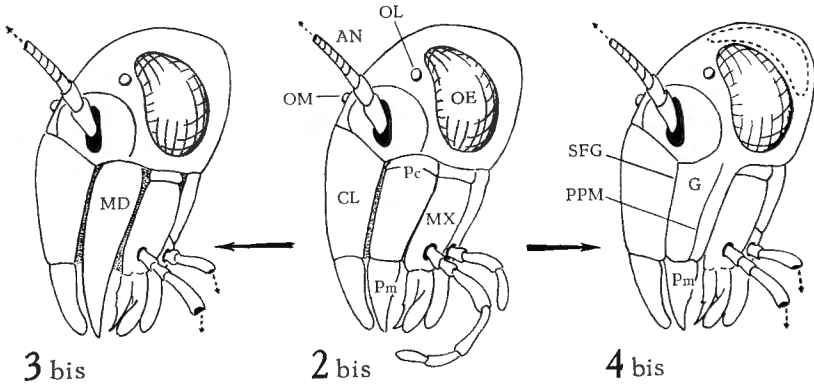
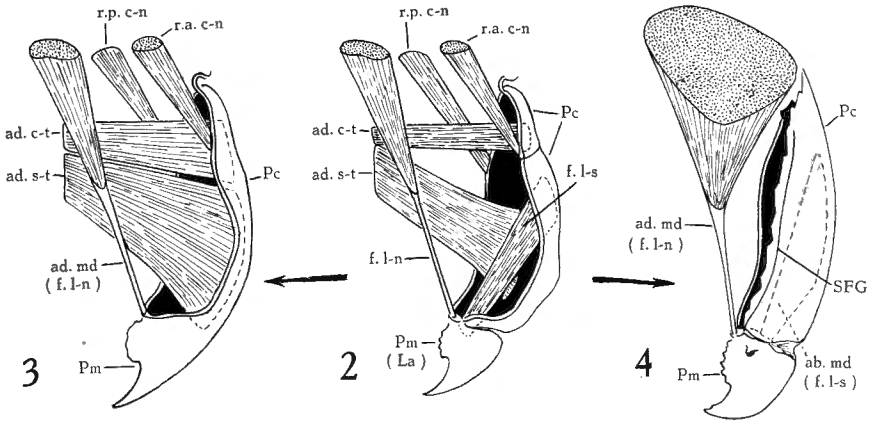


Fig. 2 à 7.

Fig. 2-4, 2 bis - 4 bis, 5-7. — L'appendice mandibulaire et sa musculature, son évolution et la part qu'il prend dans la capsule céphalique.

Fig. 2-4. — mandibules gauches, en vue antérieure; fig. 2 bis - 4 bis. — têtes, en vue latérale gauche; fig. 5-7. — idem. Toutes ces figures sont largement schématiques.

A en juger par les Diplopodes et les Symphyles, la mandibule de l'ancêtre des Insectes devait fortement ressembler à la maxille de la fig. 1, privée de galea et de palpe, et des muscles propres à ces structures (fig. 2, 2 bis). Cette mandibule devait fonctionner comme celle des Diplopodes: la précoxa (cardo + stipes) (Pc) est mue par les rotateurs (fig. 2: r.a. c-n, r.p. c-n) et les adducteurs tentoriaux (fig. 2: ad. c-t, ad. s-t) classiques; la lacinia ou prémandibule (Pm), mobile sur la coxa, est mue par les muscles flexeurs lacinio-notal (fig. 2: f. l-n) et lacinio-stipital (fig. 2: f. l-s).

Cette mandibule archaïque peut alors évoluer dans deux directions opposées.

Chez les Aptérygotes (fig. 3, 3 bis), la prémandibule (Pm) s'ankylose sur la précoxa (Pc), l'ensemble constituant la mandibule (MD). Le flexeur lacinio-stipital devenu inutile disparaît, tandis que le flexeur lacinio-notal (fig. 3: f. l-n), s'il subsiste, devient en fait un adducteur mandibulaire.

Chez les Ptérygotes (sauf les larves d'Ephéméroptères, à rapprocher sur ce point des Aptérygotes), la mandibule ancestrale évolue différemment (fig. 4, 4 bis): sa précoxa (Pc) se soude à la capsule céphalique, dont elle constitue le gena (fig. 4 bis: G). La limite de celle-ci avec le front et le clypeus est marquée par une suture dite frontogénale (fig. 4, 4 bis: SFG). Il peut en outre se former, sur la gena, un pli «pleuro-mandibulaire» (fig. 4 bis: PPM) comparable aux sutures pleurales des segments thoraciques. Quant à la lacinia (fig. 4, 4 bis: Pm), restée mobile sur sa précoxa, elle acquiert une articulation antérieure sur le clypeus et reste mue par sa musculature initiale: le flexeur lacinio-notal devient un puissant adducteur mandibulaire (fig. 4: ad. md), tandis que le flexeur lacinio-stipital fonctionne comme abducteur (id.: ab. md).

L'intégration de la précoxa mandibulaire, sous forme de gena, au crâne des Ptérygotes, et la disparition concomitante des anciens adducteurs tentoriaux, laissent tout le travail d'adduction de la prémandibule à l'ancien flexeur lacinio-notal. La force de celui-ci est, entre autres, fonction de son volume, autrement dit de son aire d'attache sur la région notale du segment mandibulaire, qui sera amenée à s'accroître. Les limites approximatives de cette aire sont représentées par un trait interrompu sur les fig. 4 bis, 5, 6 et 7.

Au départ, les yeux composés sont situés relativement haut sur la tête, et les ocelles simples sont tous trois présents; le front est développé, et les adducteurs (pré)mandibulaires sont attachés sur la région topographiquement appelée vertex, entre les yeux composés (fig. 4 bis).

Pour peu que la musculature mandibulaire prenne de l'importance, le tergite mandibulaire s'accroît d'autant, et le schéma initial de la capsule céphalique s'altère de plus en plus, selon un mode dont les grandes lignes peuvent être illustrées par les fig. 5 à 7.

Une première étape (fig. 5), réalisée par exemple chez des Dermaptères, se caractérise par un rejet des yeux composés vers la base des antennes, tandis que les ocelles latéraux ne se développent plus. Si le tergite mandibulaire continue à s'accroître l'ocelle médian manque à son tour, les yeux composés se déplacent, en même temps que la base des antennes, vers l'articulation prémandibulaire antérieure; il peut même y avoir un début de réduction des yeux composés, comme chez les Notoptères, par exemple (fig. 6). Enfin, dans les cas les plus poussés, l'adducteur prémandibulaire prend tellement d'importance que les yeux composés se réduisent à quelques stemmates, voire disparaissent, et que les antennes sont réduites à leur plus simple expression. Un cas classique est celui (fig. 7) des larves d'Holométaboles.

dibulaire. Cette notion prendra sa pleine valeur dans l'étude des remaniements de la tête au cours de la phylogenèse comme au cours de l'ontogenèse.

L'hypothèse de l'origine précoco-mandibulaire de la gena conduit à considérer la suture fronto-génale des auteurs comme une vraie « suture » au sens où l'entend R. E. SNODGRASS (1947), c'est-à-dire la ligne suivant laquelle s'unissent deux aires sclérifiées primitivement indépendantes : ici, le front et la précoxa mandibulaire (fig. 4, 4 bis : SFG) (7). En réalité d'ailleurs, cette suture est également (dans sa partie inférieure) clypéo-génale (cfr. fig. 4 bis).

Il n'est pas non plus interdit de penser que la suture prétendument pré-mandibulaire de G. F. FERRIS (1943) représente en réalité quelque chose d'étroitement comparable au pli appelé « suture pleurale » qui sépare les épisterne et épimère d'un segment thoracique. On pourrait alors l'appeler suture ou, mieux, pli pleuromandibulaire (cfr. fig. 4 bis : PPM).

Par ailleurs, E. M. DU PORTE (1946) remarque que les Ephéméroptères ont une tête qui, par certains points, rappelle celle de l'ancêtre insecte dépourvue de genas. R. E. SNODGRASS (1950) fait en outre remarquer que la mandibule de ces insectes est de type thysanuroïde, avec une unique articulation cardinale. On peut donc admettre que les larves d'Ephéméroptères ont des mandibules d'Aptérygotes. La structure céphalique des adultes est malheureusement trop peu connue pour pouvoir dire quels remaniements la métamorphose (incomplète) apporte dans la composition du crâne de ces Ptérygotes primitifs.

On pourrait se demander d'où provient l'articulation (pré)mandibulaire antérieure. On sait que si elle est bien développée chez les Ptérygotes, elle fait par contre généralement défaut chez les Aptérygotes. Il en existe une ébauche chez les Symphyles (cfr. G. F. FERRIS, 1942; R. E. SNODGRASS, 1950). Je ne saurais dire ici s'il s'agit d'une structure héritée d'un ancêtre commun avec les Insectes, ou d'une simple convergence. Mais c'est une coïncidence au moins curieuse que cette articulation antérieure se trouve justement située à la base de la lacinia mandibulaire ! (voir la fig. 11 E de G. F. FERRIS, loc. cit.).

B. — REMANIEMENTS DE LA CAPSULE CEPHALIQUE.

Dans son travail de 1932, E. M. WALKER prétend qu'en principe l'œil des Insectes était proche de l'articulation mandibulaire, ce qui, dit-il, peut se déduire de ce qui existe chez les Thysanoures et chez les larves d'Holo-métaboles.

(7) Cette suture n'existe effectivement pas chez les Aptérygotes, où la précoxa est encore libre.

Cette argumentation tombe d'elle-même si l'on admet l'origine précoxale de la gena. Effectivement, dans ce cas, si l'œil est secondairement bas et proche de la prémandibule chez les larves d'holométaboles, par contre chez les Thysanoures l'œil, situé au-dessus de la précoxa, est haut et naturellement éloigné de la prémandibule. Chez les Insectes, l'œil doit donc être haut primitivement.

Lorsque, au cours de l'évolution, la précoxa mandibulaire s'est soudée à la capsule céphalique pour constituer la gena, un autre phénomène a pu se produire. J'ai dit qu'à la suite de cette soudure, les muscles adducteurs tentoriaux se sont atrophiés, et que tout le travail de la mastication s'est trouvé dévolu au muscle flexeur lacinio-notal devenu adducteur mandibulaire. Il est évident que ce travail doit se trouver facilité par un accroissement de volume du muscle adducteur (8), accroissement qui sera favorisé par une augmentation de l'aire céphalique (tergite mandibulaire) sur laquelle naît ce muscle. Cette augmentation ne peut se faire qu'au détriment des régions avoisinantes, c'est-à-dire les régions oculaires et frontale. Il se produit d'abord un rejet des régions oculaires vers le bas et l'avant de la tête : les ocelles latéraux disparaissent et les yeux composés se rapprochent des bases des antennes (fig. 5). Ultérieurement, le front est lui aussi atteint par l'expansion tergo-mandibulaire : l'ocelle médian disparaît, et les antennes descendent, avec les yeux composés, en direction des prémandibules (fig. 6). Dans les cas très poussés, les yeux et les antennes sont même atteints à leur tour et sont fortement réduits (fig. 7). Ce ne sont là, évidemment, que les grandes lignes d'un processus qui, dans les détails, présente de multiples variantes. Le stade de la figure 7 a une importance un peu particulière, car il correspond à la structure céphalique des larves d'Holométaboles; comme on le voit, la position basse des yeux et des antennes chez ces larves n'est en aucune façon primitive.

Il y a donc prédominance du segment mandibulaire aux dépens des segments antérieurs.

Je dis segment, et non pas seulement tergite mandibulaire. En effet, chez la larve de *Phyllotoma aceris* MCLEACH (Hyménoptère) par exemple, il y a également réduction des structures oculo-antennaires, mais au profit du muscle pleural (abducteur) de la mandibule. Effectivement, ici, en rapport avec un mode spécial de fonctionnement de la mandibule, le muscle abducteur est plus développé que l'adducteur (9). Cependant, étant donnés les rapports spatiaux des pleurites et tergite mandibulaires avec les organes oculo-antennaires, il faut supposer que la position basse des yeux et des antennes doit être comme d'habitude en rapport avec un accroissement du tergite mandibulaire, la prédominance des pleurites mandibulaires n'ayant été acquise que plus tardivement au cours de l'embryogenèse.

(8) Voir à ce sujet les idées de E. M. WALKER (loc. cit.).

(9) Cfr. H. WEBER, 1939.

Si, pour une raison quelconque, les muscles mandibulaires adducteurs perdent de leur volume, la surface du tergite mandibulaire diminue et les régions oculaires et frontale reprennent leur étendue primitive : les yeux composés et les antennes remontent vers le haut de la tête, et les trois ocelles simples réapparaissent.

Ces remaniements peuvent sans doute s'être produits au cours de l'évolution phylétique. Ils apparaissent en tout cas au cours de l'ontogénèse de certains groupes d'Insectes. Les larves eucéphales d'Holométaboles, tels que les Névroptères, Mécoptères, Trichoptères, Lépidoptères, Hyménoptères, etc..., sont, comme je l'ai dit plus haut, caractérisées par la position basse et le faible développement des yeux composés et des antennes, l'absence de front (10) et d'ocelles simples; par contre, leurs mandibules sont puissantes, mues par des muscles adducteurs volumineux. Il s'agit ici d'une structure céphalique en rapport avec l'acquisition d'un type larvaire. Au moment de la métamorphose, les structures mandibulaires ont « fait leur temps », et se réduisent au profit des structures oculo-antennaires à développement plus tardif. Les muscles mandibulaires s'amenuisent, le front se développe ainsi que les ocelles, les yeux et les antennes sont hauts et dans leur pleine ampleur. Ce schéma général souffre d'ailleurs des exceptions, telles celle de *Sialis* (Névroptère s. lat.), dont l'adulte conserve à certains égards la structure céphalique larvaire : les mandibules restent puissantes et mues par des muscles volumineux; le front est nul, il n'y a pas d'ocelles, et les yeux et les antennes sont proches des articulations mandibulaires. Un cas semblable nous est apparemment fourni par les Coléoptères dont les adultes sont dépourvus d'ocelles.

L'ontogénèse des Holométaboles n'est d'ailleurs par la seule à nous fournir l'illustration des remaniements que peut subir la tête des Insectes. Le développement postembryonnaire des Termites ou Isoptères est tout aussi significatif en cette matière.

On sait que les Termites « adultes » présentent trois grands types morphologiques : sexués, ouvriers et soldats, dont les structures céphaliques sont bien distinctes. Pour les besoins de cette étude, nous verrons également et d'abord ce que montre la tête des stades larvaires.

Le nouveau-né est dépourvu d'yeux et d'ocelles, et ses antennes ont un nombre relativement réduit d'articles. L'imago par contre, ailé en principe, a une structure céphalique rappelant absolument celle des Blattes, avec lesquelles d'ailleurs les Isoptères sont réputés avoir des relations phylétiques étroites : les antennes sont bien développées, de même que les yeux composés, et il y a souvent des ocelles latéraux.

Notons immédiatement les ressemblances existant entre le développement post-embryonnaire céphalique des Termites sexués et celui des

(10) Cfr. E. F. COOK, 1944, et G. DEMOULIN, 1960.

Holométaboles. Chez les uns comme chez les autres, les structures mandibulaires prédominent chez les jeunes stades, et se réduisent au profit des organes sensoriels chez les formes adultes. Cependant, si le remaniement est brusque chez bien des Endoptérygotes, il est beaucoup plus lent et progressif chez les Isoptères. En outre, peut-être pour des raisons d'hérédité du phylum, le remodelage du crâne des Termites sexués n'est jamais aussi poussé que celui qui se produit chez beaucoup d'Insectes à métamorphoses complètes; jamais il n'apparaît d'ocelle médian, et les yeux et les antennes restent bas, en rapport avec la persistance de mandibules fonctionnelles. Les Termites ressemblent ainsi beaucoup, pour leur composition céphalique, à des Holométaboles tels que le Névroptère *Sialis*. Mais le fait essentiel, à mon avis, c'est que, chez les uns comme chez les autres, le remaniement de la structure céphalique au cours du développement postembryonnaire est sous la dépendance de l'antagonisme mandibules — organes sensoriels.

Pareil antagonisme se retrouve chez les formes asexuées d'Isoptères.

Envisageons tout d'abord le cas le plus simple : celui des ouvriers. Chez ceux-ci, la tête ressemble fortement à celle de l'adulte, mais s'en différencie immédiatement par le moindre développement des antennes, l'absence d'ocelles et l'atrophie presque totale des yeux composés. Étant donné que, pour des motifs bien connus dont la nature importe peu ici, les ouvriers sont assimilables à des larves, on voit que la structure céphalique de ces insectes représente simplement un développement incomplet d'une tête d'adulte, et que, par conséquent, son modelage dépend des mêmes facteurs que ceux qui régissent celui de la capsule céphalique des sexués ailés.

Un cas un peu différent est celui des soldats. Ceux-ci également, comme les ouvriers, correspondent à des stades préimaginaux du développement postembryonnaire. Mais, chez eux, se manifeste en outre une adaptation secondaire en rapport avec leur fonction sociale dans la termitière : les structures mandibulaires prennent un développement extrême qui inhibe celui des organes sensoriels au point que, outre les antennes, seuls les yeux composés peuvent parfois persister sous la forme d'ébauches atrophiées. Encore est-ce là un cas assez rare, et la majorité des soldats sont-ils absolument aveugles. L'intérêt essentiel de la structure céphalique des soldats réside dans le fait que, au moins dans le cas d'individus issus de larves âgées, on constate qu'il s'agit d'une atrophie secondaire des yeux, au moment où les muscles mandibulaires s'hypertrophient. C'est là un exemple particulièrement typique du balancement existant entre les organes de nutrition et les organes de relation.

Qui plus est, on constate que cet équilibre inverse de développement intervient non seulement dans l'ontogenèse, mais a peut-être aussi une signification phylogénétique. En effet, ce sont les soldats des espèces apparemment les plus primitives qui possèdent encore des rudiments d'yeux et dont la tête se rapproche le plus de celle des adultes; tandis que

les formes supérieures ont des soldats absolument aveugles, mais pourvus de têtes énormes à musculature mandibulaire hypertrophiée. Les Isoptères nous montrent ainsi comment a pu, progressivement, se réaliser la double structure céphalique des Holométaboles.

RÉSUMÉ.

Il apparaît bien que, pour des raisons peu claires, la connaissance de la structure céphalique n'a pas évolué aussi rapidement que celle des autres régions du corps des Insectes. Alors que, depuis les premières observations de R. HEYMONS (1889) sur la « subcoxa » des Rhynchotes, on a rapidement montré que la précoxa des appendices pairs thoraciques et abdominaux s'est incorporée au segment proprement dit pour en constituer la pleure, on n'a jamais, sauf pour la nier, émis l'hypothèse d'un phénomène semblable pour les appendices céphaliques.

Et cependant, depuis longtemps, on sait que le cardo et le stipes d'une maxille représentent la précoxa de cet appendice; depuis longtemps on sait que ces cardo et stipes, qui dans la maxille sont déjà assez intimement unis au crâne, sont, dans le labium, plus étroitement encore unis à la tête dont ils constituent le complexe postmento-prémental.

Mais pendant ce temps, on nie la possibilité d'une modification identique de la précoxa mandibulaire; on suppose son atrophie presque totale parallèlement à un étirement extrême du tergite mandibulaire.

Dans les pages qui précèdent, j'ai tenté de montrer qu'il n'est nullement besoin d'attribuer à la mandibule un mode spécial d'évolution, et que la précoxa de cet appendice, suivant en cela la règle générale, doit s'unir intimement à la capsule céphalique pour constituer la gena des Ptérygotes.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

- BERLESE, A.
1909. *Gli insetti*. (Milano, Soc. ed. libr.)
- BÖRNER, C., in LANG, A.
1921. *Handbuch der Morphologie der Wirbellosen Tiere. IV. Arthropoda*. (Iena, Fischer.)
- CARPENTIER, F.
1947. *Quelques remarques concernant la morphologie thoracique des Collemboles (Aptérygotes)*. (Bull. Ann. Soc. Ent. Belg., LXXXIII, p. 297.)
- COOK, E. F.
1944. *The morphology and musculature of the labium and clypeus of insects*. (Microentomology, IX, 1, p. 1.)
- DEMOULIN, G.
1960. *Quelques remarques sur la composition segmentaire de la tête des Insectes. I. Variations de la capsule céphalique, de la larve à l'adulte, chez quelques insectes mécoptéroïdes*. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXXVI, 18.)
- DENIS, R.
1949. *Sous-classe des Aptérygotes*. (in GRASSÉ, P. P., *Traité de Zoologie*, IX, p. 111.)
- DU PORTE, E. M.
1946. *Observations on the morphology of the face of insects*. (Journ. Morphol., LXXIX, p. 371.)
- FERRIS, G. F.
1940. *The myth of the thoracic sternites of Insects*. (Microentomology, V, p. 87.)
1942. *Some observations on the head of insects*. (loc. cit., VII, 2, p. 25.)
1943. *The basic materials of the insect cranium*. (loc. cit., VIII, 1, p. 8.)
1944. *On certain evolutionary tendencies in the head of insects*. (loc. cit., IX, 2, p. 78.)
1947. *The contradictions of the insect head*. (loc. cit., XII, 3, p. 59.)
- HEYMONS, R.
1889. *Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten*. (Nova Acta, Abh. K. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. Naturf., LXXIV, p. 353.)
- MCGILLIVRAY, A. D.
1923. *External Insect Morphology*. (Scarab Cy, Urbana, Ill.)
- RILEY, W. A.
1904. *The embryological development of the skeleton of the head of Blatta*. (Amer. Nat., XXXVIII, p. 777.)
- SILVESTRI, Ph.
1903. *Acari Myriapoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta. Classis Diplopoda. I. Anatome*. (Portici, Berlese.)
- SNODGRASS, R. E.
1927. *Morphology and mechanism of the insect thorax*. (Smiths. Miscell. Coll., LXXX, 1.)
1928. *Morphology and evolution of the insect head and its appendages*. (loc. cit., LXXXI.)
1932. *Evolution of the insect head and the organs of feeding*. (Annual Rept. Smiths. Inst., p. 443.)
1935. *Principles of insect morphology*. (N. Y. & London, McGraw-Hill.)
1947. *The insect cranium and the «epicranial suture»*. (Smiths. Miscell. Coll., CVII, 7.)
1950. *Comparative studies on the jaws of mandibulate Arthropods*. (loc. cit., CXVI, 1.)

TIEGS, O. W.

1940. *The embryology and affinities of the Symphyla, based on a study of Hanseniella agilis.* (Quart. Journ. Microsc. Sci., LXXXII, p. 1.)

VERHOEF, K. W.

1934. in *Bronn's Klassen und Ordnungen der Tierreichs. V. Arthropoda. 2. Myriapoda. 3. Symphyla und Pauropoda.*

WALKER, E. M.

1932. *Prognathism and hypognathism in insects.* (Canad. Entom., LXIV, p. 223.)

WEBER, H.

1928. *Die Gliederung der Sternopleuralregion des Lepidopteren thorax.* (Zeitschr. wiss. Zool., CXXXI, p. 181.)

1939. *Vergleichend-funktionsanatomisch Untersuchungen an atypischen Beissmandibeln von Insekten.* (Biol. Zentrallblatt, LIX, p. 541.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

