

SOCIÉTÉ ROYALE BELGE  
D'ENTOMOLOGIE

KONINKLIJKE BELGISCHE  
VERENIGING  
VOOR ENTOMOLOGIE

SOUS LE HAUT PATRONAGE  
de Sa Majesté le Roi

ONDER DE HOGE BESCHERMING  
van Zijne Majesteit de Koning

✧

Baron Michel-Edmond  
DE SELYS-LONGCHAMPS  
(1813-1900)

Premier président / Eerste voorzitter  
membre fondateur de la Société  
Stichtend lid van de Vereniging

✧

Prof. Auguste LAMEERE  
(1864-1942)

Prof. Henri SCHOUTEDEN  
(1881-1972)

Présidents d'Honneur / Erevoorzitters

Considérations sur le squelette thoracique  
des insectes Aptérygotes

par Jules BARLET<sup>1</sup>

Manuscrit accepté le 8/10/1987.

<sup>1</sup>Laboratoire de Morphologie, Systématique et Ecologie Animales, Institut Ed. Van Beneden, Quai Van Beneden 22, B-4020 Liège.

Résumé

De très nombreuses ressemblances et homologies ont été découvertes dans le squelette thoracique des Aptérygotes et des Ptérygotes, aussi bien dans les régions pleuro-sternales que dans les endosternites. Ceux-ci sont membraneux et d'origine sous-épidermique chez les Aptérygotes : ils ont précédé ceux d'origine cuticulaire des Ptérygotes, qui en ont conservé beaucoup de traces. Il est vraisemblable que les Insectes ailés dérivent d'un Aptérygote proche des Thysanoures actuels.

Summary

A great many ressemblances and homologies have been discovered in the thoracic skeleton of Apterygota and Pterygota, in the pleurosternal regions as well as in the endosternites. The latter are membranous and of subepidermal origin in Apterygota : they preceded those of cuticular origin of Pterygota, some of which have retained many traces of them. It is very likely that the winged Insects derive from an apterygotan akin to the present Thysanura.

Les Insectes étant les seuls Invertébrés qui volent, il est compréhensible que leur centre locomoteur, le thorax, ait suscité depuis longtemps l'intérêt des morphologistes. Ils ont proposé plusieurs théories pour expliquer l'origine des différents constituants de sa structure. Dans une oeuvre exceptionnelle, MATSUDA (1970 et 1979) a tenté de rendre cohérentes les données si diverses qu'il a trouvées dans plus de sept cents publications. Il a pris comme base le thorax des Aptérygotes qui était si mal compris jusqu'au travail initial de F. CARPENTIER (1946, sur les Machilides et les Lépisomes) que le morphologiste français DENIS (1949, p. 220) a reconnu comme étant à cette époque le seul valable dans ce domaine.

Pendant longtemps, les auteurs ont considéré qu'un profond fossé séparait les deux sous-classes des Insectes, les Ptérygotes ailés et les Aptérygotes originellement aptères et

de constitution visiblement plus archaïque. Si parmi ces derniers, aucun ne semble l'ancêtre direct des Ptérygotes, certains cependant, p. ex. les Lépismes, paraissent proches de la souche des Insectes ailés. Dans le thorax de tous les ordres étudiés, CARPENTIER et moi-même avons trouvé des détails morphologiques qui, de façon inattendue, nous ont permis de mieux comprendre l'origine des structures d'un thorax alifère. MATSUDA fait état de bon nombre de nos découvertes mais accorde moins d'importance à d'autres et certaines sont postérieures à son oeuvre: c'est pourquoi j'ai cru utile de rassembler ici toutes les données sur le thorax permettant une comparaison entre les Ptérygotes et Aptérygotes. Nous avons aussi trouvé des relations entre les endosternites de ces derniers et ceux des Myriapodes Chilopodes et des Crustacés: MATSUDA n'y fait pas allusion.

### I. La région notale

Je n'ai pas étudié spécialement le notum, sauf celui de certaines espèces (BARLET: Machilides: 1948, 1949, 1950, 1967; *Lepisma*: 1951; Japygides: 1962, 1974).

1. Dans un Machilide ayant dépassé le deuxième stade, les boucliers dorsaux notaux sont homogènes. Par contre, dans le premier et le deuxième stades (ou 'pseudofœtus'), le mésonotum, qui deviendra très étendu dans la suite, montre des subdivisions comparables à celles d'un notum de Ptérygote: elles paraissent donc plus anciennes que l'adaptation au vol (BARLET, 1948 [1950], pp. 5, 6; 1949: p. 60).

2a. Dans les publications, si nombreuses relatives au notum des Ptérygotes, il est toujours question des phragmas. Sur ces inflexions lamellaires plus ou moins profondes de l'exosquelette, à la limite entre le pronotum et le mésonotum, entre celui-ci et le métanotum et à l'arrière de ce dernier, sont fixés la plupart des puissants muscles longitudinaux dorsaux ou muscles indirects du vol.

2b. Chez les Japygides existe un faible phragma cuticulaire (CARPENTIER et BARLET, 1961, p. 310; BARLET et CARPENTIER, 1962, p. 108). Dans d'autres Aptérygotes moins sclérifiés, j'ai retrouvé les équivalents morphologiques des phragmas sous forme de petites lamelles membraneuses très minces d'origine sous-épidermique (BARLET: Machilides: 1948 [1950], 1967; *Lepisma*: 1951). Je les considère comme les restes dorsaux des dissé-piments qui, comme nous le verrons (IV, 7c), ont laissé des traces bien plus importantes dans la région ventrale.

2c. Dans les segments abdominaux des Machilides, ces pseudo-phragmas sont plus étendus que ceux du thorax (BARLET, 1967, p. 121): c'est sur eux que sont insérés les muscles alaires du coeur (ibid.), disposition redécouverte par BIRKET-SMITH (1974, p. 12).

3. Chez les Crustacés Décapodes et Stomatopodes existent des phragmas cuticulaires et membraneux (BARLET, 1983, figs 1,2 4)

### II. La région pleurale

#### A. Les pleurites

1. Depuis assez longtemps, les auteurs reconnaissent que la pleure des Aptérygotes était constituée de deux arcs concentriques supra-coxaux, ou même de trois en incluant le trochantin (voir II 8a), auxquels ils attribuaient des noms différents. Mettant définiti-

vement la question au point, F. CARPENTIER les a décrits et nommés dans son travail de 1946. La pleure des Aptérygotes a été étudiée par nous surtout chez les Machilides, les Lépismatides, les Diploures et les Collembolés. Nous n'avons pas abordé les Protoures, mais l'organisation de leurs pleures, figurées déjà dans les dessins de BERLESE (1909, figs 17 et 18), est fondamentalement la même que celle des autres Aptérygotes, ce que confirment les études de FRANCOIS (1964).

2a. L'arc supérieur ou anapleure est antérieurement en contact avec le basisternum, plaque principale du sternum. Postérieurement, l'anapleure est moins distincte, mais, dans certains cas, on la voit aboutir dans un poststernite souvent peu individualisé.

2b. Chez les Japygides, l'anapleure peut être subdivisée en sclérites distincts (BARLET, 1974, fig. 2). Chez les Thysanoures, elle est sectionnée en une partie épisternale et une épimérale (*Lepisma*): BARLET, 1951, fig. 1) sans cependant que soit présent un apodème pleural.

3. L'arc supra-coxal inférieur, ou catapleure, est divisé de la même manière que le précédent, mais est plus complet: proximale, il peut être étroit et coincé entre le basisternum et la coxa (Japygides) ou bien s'étendre vers le plan médian (Collembolés: CARPENTIER, 1949, figs 3 et 5).

4. Les deux arcs peuvent avoir la même étendue (*Lepisma*: BARLET, 1951, fig. 1; *Tomocerus*: CARPENTIER, 1959, fig. 5) ou bien l'anapleure peut être antérieurement plus importante (*Ctenolepisma*: CARPENTIER, 1955, fig. 2; *Nicoletia*: BARLET, 1952, fig. 1; *Tricholepidion*: BARLET, 1980, fig. 1).

5. Un squelette interne existe dans la pleure de certains Aptérygotes: les Thysanoures et les Machilides. Chez les premiers, cet endopleurite est d'origine sous-épidermique. Au prothorax de *Lepisma* (BARLET, 1951, fig. 1) il est constitué d'une tige *p* plantée sur le sommet de l'anapleure et d'une lamelle accolée au bord supérieur de la catapleure. Aux deux autres segments, les deux éléments sont fusionnés en un ensemble situé dans la région épisternale. La même structure se retrouve chez *Acrostelsa* (BARLET, 1988, fig. 4). Cet endopleurite est homologue à l'endopleure des Ptérygotes: des muscles trochantéro-pleuraux identiques y sont fixés.

6a. Les Machilides, bien plus archaïques que les Thysanoures par certains de leurs caractères morphologiques, sont cependant les seuls Aptérygotes à posséder dans leurs mésothorax et métathorax une organisation de pleure de Ptérygote. Elle a été décrite et comprise pour la première fois par CARPENTIER (1946, pp. 178-179 et fig. 5) et réétudiée ultérieurement chez le pseudofœtus et l'adulte (BARLET, 1950). Nous allons suivre le sort de cette pleure au cours du passage d'un état à l'autre.

6b. Chez le pseudofœtus, les deux arcs originels, anapleure et catapleure, sont distincts (BARLET, 1950, fig. 2) bien que membraneux. Sur la limite entre eux surgit une pointe longue et grêle, une sorte de processus pleural, dont l'extrémité proximale est en relation avec une formation furcale, comme chez la plupart des Ptérygotes. Au cours de la croissance de l'individu, la base pleurale de cette pointe s'invagine profondément en un processus pleural le long d'une ligne oblique orientée d'arrière, en haut, en avant vers le bas (comme chez les Odonates): cette ébauche d'apodème pleural traverse toute la pleure triangulaire et sclérifiée, surtout catapleurale, de l'adulte (l.c., fig. 1). L'extrémité proximale du processus est engagée dans une sorte de fourreau continuant la membrane basale pleu-



## B. Les stigmates

Depuis notre étude (BARLET & CARPENTIER, 1962) sur les Diploures, dont les stigmates peuvent appartenir à quatre catégories, aucune nouvelle donnée n'a infirmé les conclusions auxquelles nous avons abouti (pp. 113-118) en ce qui concerne la situation du premier stigmate des Insectes : lorsqu'il est situé dans la région pleurale à l'arrière du prothorax, il appartient bien à ce segment et ne s'est pas déplacé depuis l'avant du mésothorax. Notre idée est maintenant admise par certains auteurs (p. ex. BITSCH & RAMOND, 1970, p. 89) et n'est pas rejetée par d'autres (ROUSSET, 1969, p. 135). Par contre, MATSUDA (1970, pp. 46-48) est encore partisan d'un déplacement vers le prothorax d'un stigmate originellement intersegmentaire ou appartenant à l'avant du mésothorax. Un tel déplacement semble impossible pour ROUSSET (loc. cit.) d'après ses observations sur les muscles et les nerfs. En fait, le premier stigmate peut appartenir, selon les espèces d'Insectes, soit à la catégorie des intersegmentaires, soit à la catégorie des postsegmentaires. A la première, se rattache le premier stigmate de *Campodea* (BARLET & CARPENTIER, 1962, fig. 3), des larves de Névroptères et de Trichoptères (BARLET, 1977 et 1979). A la seconde, appartient celui d'*Embia* (BITSCH & RAMOND, loc. cit.), des Mécoptères, des larves d'Hyménoptères Symphytes et des Lépidoptères (BARLET, 1981a, pp. 5, 6) ainsi que le deuxième (et troisième) de *Campodea* (fig. 2: Stp).

## III. La région sternale

1. Le sternum le plus généralisé des Aptérygotes est celui du Thysanoure *Nicoletia* (BARLET, 1952, fig. 1, reprise et très peu modifiée par MATSUDA) dont se rapproche sur certains points celui de l'archaïque *Tricholepidion* (BARLET, 1980). Dans les autres ordres, le sternum est moins complet et parfois plus ou moins modifié : chez les Collemboles (CARPENTIER, 1949) par la 'linea ventralis', chez les Japygides (BARLET & CARPENTIER, 1982) par les apodèmes en Y, en relation avec l'acte de fouir, et chez les Lépismatides par l'extension, pendant la croissance, de lames sous-sternales dont ils sont dépourvus à la naissance.

2. Dans chacun des trois segments thoraciques de *Nicoletia* sont bien individualisés un présternum, un basisternum, un furcisternum et un poststernum : cette constitution est, au fond, celle d'un Ptérygote. Comme chez ces derniers, basisternum et furcisternum sont séparés par une 'sternacosta' qui devient l'Y des Diploures. Dans les Machilides (fig. 1) il n'apparaît aucune distinction nette entre ces deux sclérifications alors qu'elle existe chez les Collemboles, qui possèdent en outre un présternum et un poststernum ; chez les Machilides n'est visible qu'un présternum aux prothorax et métathorax.

3. D'après toutes nos observations, contrairement à FERRIS (1940) et son école, le basisternum n'est pas une formation secondaire mais qui existe originellement chez les Crustacés, les Myriapodes Chilopodes et les Insectes. En ce qui concerne le furcisternum, sa partie centrale est aussi primaire, mais on peut admettre que ses parties latérales, ou latéro-sternites, proviennent parfois de la capture d'une portion proximale de l'arc catapleural (BARLET, 1984, p. 201).

4. Le basisternum de *Tricholepidion* montre une dépression légèrement plus profonde postérieurement. On peut y voir (BARLET, 1980, p. 218) une amorce de l'important allon-

gement qui, chez *Lepisma*, formera les lames sous-sternales cachant de l'extérieur la région furcisternale dans les trois segments thoraciques. Dans le prothorax d'*Acrotelsa* (BARLET, 1988, fig. 1), la lame est constituée par l'ensemble du basisternum et du furcisternum non individualisés, tandis que, dans chacun des deux segments suivants, ce sont les deux furcisternites gauche et droite qui se prolongent en lobes sous la région intersegmentaire : il semble bien que des lobes ou épines sous le thorax de certains Orthoptères sauteurs soient homologues aux lobes d'*Acrotelsa* (BARLET, 1988).

5. Entre prothorax et mésothorax, entre celui-ci et le métathorax et entre ce dernier et le premier urosternite, une étroite rigole transversale souple représente pour CARPENTIER et moi-même, un intersegment originel (fig. 1: is) et non pas une subdivision postérieure ou antérieure d'un sternum, ce qui est encore l'opinion de MATSUDA. L'examen minutieux des endosternites nous en apporte une preuve que nous estimons convaincante (voir IV 7a et 7b).

6. Plusieurs genres de Machilides (*Pedetontus*, *Trigoniophthalmus*, *Lepismachilis*: fig. 1) possèdent une minuscule spina postcéphalique, ou collaire, sur la limite labio-prothoracique. En dehors de cet ordre, je ne la connais que chez les Japygides (BARLET, 1974, fig. 2). S'y insèrent des muscles provenant du labium et des coxas prothoraciques. Sa disparition expliquerait la présence de muscles chiasmatisques à l'avant du prothorax dans plusieurs espèces d'Insectes (BARLET, 1954, p. 310; 1987a, p. 176).

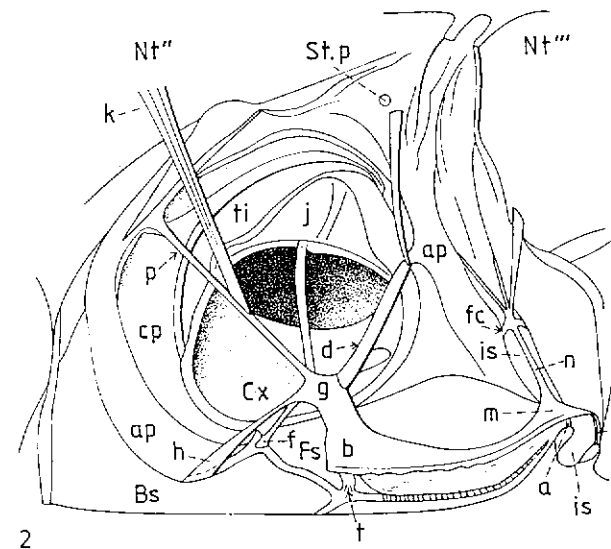


Fig. 2: Côté droit du squelette et de l'endosquelette de la région sternopleurale du mésothorax de *Campodea* (Diploures), vu par l'intérieur. (de CARPENTIER & BARLET, 1951, modifiée).

## IV. Les endosternites

1. A partir du travail initial de CARPENTIER (1946), nous les avons étudiés chez les Machilides, les Collembolés, les Diploures (*Campodea*, *Oncojapyx*) et les Thysanoures (Lépidotrichides, Nicolétiides, Lépismatides). Malgré les nombreuses illustrations que nous en avons données, il n'en est pas fait mention dans les traités d'entomologie, p. ex. dans la dernière édition de celui de IMMS (1977, voir RICHARDS & DAVIES). Et cependant, ils présentent beaucoup d'intérêt dans plusieurs domaines : entre autres, ils nous ont permis de mieux comprendre l'origine des pleures et des endosternites des Ptérygotes, de découvrir l'existence d'intersegments originels et d'établir des relations entre les différents ordres d'Aptérygotes. Comme nous avons trouvé avec certitude de nombreux éléments constitutifs des endosternites de ces derniers chez les larves ou imagos de Ptérygotes, chez des Myriapodes Chilopodes et chez des Crustacés Malacostracés, nous sommes arrivés à la conclusion qu'il a dû exister un plan fondamental de ces endosquelettes pour tous les Arthropodes (BARLET, 1977, p. 238), d'où le monophylétisme très probable de ceux-ci. Cette dernière conclusion à laquelle aboutit BOUDREAUX (1978-1979 : 551, 552) - qui ne voit dans ces endosternites qu'un système de tendons - est en opposition avec la thèse défendue par Miss MANTON (Mrs. HARDING), c'est-à-dire le polyphylétisme des Arthropodes. A plusieurs reprises, dans ses remarquables travaux, spécialement celui de 1972, Miss MANTON nous a reproché, parfois peu courtoisement, d'avoir œuvré en morphologistes sans tenir compte des mécanismes. Egalement que dans notre excessif désir d'homologation, même de minimes détails de structures pouvant être histologiquement d'origines divers, nous avons voulu comparer plusieurs classes d'Arthropodes, par ex. Crustacés et Insectes, alors même que les ordres de la sous-classe des Aptérygotes sont bien trop différents pour qu'on puisse établir une relation entre eux. Et parfois, elle va même plus loin : p. 303, elle écrit que la similitude entre les endosternites mésothoracique et métathoracique du Collembole *Tomocerus* apparaît due à des besoins mécaniques plutôt qu'à la phylogénie. Il ne peut y avoir de plan fondamental des tigelles de l'endosquelette puisqu'elles sont si différentes dans celui du prothorax comparé aux deux suivants. Des allusions plus détaillées à cette controverse entre elle et nous ont déjà été publiées précédemment (BARLET, 1974, pp. 140, 141 ; 1980, p. 228).

2. Contrairement aux endosternites des Ptérygotes, qui sont des invaginations de l'exosquelette, ceux des Aptérygotes sont des formations membraneuses, tendineuses, d'origine sous-épithéliale tout comme leur tentorium. Ils ne sont observables que par une minutieuse dissection : ils disparaissent par traitement à la potasse. Leur histologie a été étudiée par FRANCOIS (1977). C'est à cause de leur nature intime et de l'absence d'apodème cuticulaires qu'EISENBEIS (1978, p. 61) leur dénie l'appellation d'endosternite et préfère les nommer noeuds tendineux ventraux, alors qu'il admet le terme phragma pour une lame tendineuse dorsale (sa fig. 2 B) homologue à celles que j'ai signalées au notum des Machilides (I 2 b). Or, si les endosternites membraneux des Aptérygotes sont des formations très complexes, pourvues de nombreuses tigelles et attaches avec l'exosquelette, certaines de ces dernières sont fixées en des lieux homologues à ceux d'où s'invaginent les furcas et spinas chez les Aptérygotes. La musculature ne laisse aucun doute. D'autres attaches se retrouvent chez les larves ou imagos d'insectes ailés (voir p. ex. *Corydalus*: BARLET, 1977, fig. 1 : *d*, *i*, *n*<sup>2</sup> qui ont conservé des fragments de l'endosquelette tendineux des

Aptérygotes, formations qui ont longtemps échappé à l'attention des observateurs, comme l'avait constaté CHADWICK (1957, p. 15) en étudiant les Blattes.

3. Les endosternites en question ne sont pas de simples amas de tendons. Bien que parfois très complexes, ils ont une structure bien organisée dont la plupart des caractéristiques se retrouvent dans tous les ordres et même chez les Chilopodes (RILLING, 1960) et les Crustacés. Leur plan général est, à mon avis, le mieux conservé chez les Thysanoures alors que, dans les autres ordres (Microcoryphia, Collembolés, Diploures), il m'apparaît plus ou moins modifié. Les plus complexes s'observent chez les Thysanoures les moins évolués, qui sont cylindriques (*Tricholepidion*: BARLET, 1980, fig. 2 ; *Nicoletia*: BARLET, 1952a, fig. 1 ; 1952b : fig. 2). Chez les plus évolués, les Lépismatides, qui sont plats, ils sont un peu plus simples (*Lepisma*: BARLET, 1951, fig. 1 ; *Acrotelsa*: BARLET, 1988, fig. 3). le plus compliqué est toujours le prothoracique ; j'ai déjà signalé (II 6 c) que le prothorax a conservé bon nombre de caractères archaïques. Les endosternites suivants sont progressivement de plus en plus simples, plus petits et souvent d'aspect plus massif.

4. Parmi les différentes tigelles dont ils sont pourvus, j'avais eu l'intuition (BARLET, 1946, p. 82) que certains pouvaient provenir de la tendinisation de muscles : on peut en suivre le mécanisme dans le travail de BARTH (1963). J'en ai eu la confirmation par la suite (BARLET, 1967, pp. 139 et 148, 149 ; 1977, p. 237) et cette idée avait été admise par DENIS (1949, p. 253) et par CHADWICK (1957-1959) qui en a fait mention à de nombreuses reprises et est allé jusqu'à penser que tout l'endosquelette des Aptérygotes serait dérivé de muscles (1957, p. 19), proposition avec laquelle je ne puis être d'accord. Aucune étude embryologique n'a encore été réalisée à ce sujet mais grâce à des coupes microscopiques sériées, j'ai toute raison de croire que certaines des portions horizontales transversales (plaques ou tigelles) situées par dessus le système nerveux pourraient être dérivées de la splanchnopleure ou du diaphragme ventral qui s'étend dans le thorax.

5. Pour permettre d'évoquer à nouveau une comparaison avec les Ptérygotes, les Crustacés et les Chilopodes, suscités par les endosternites d'Aptérygotes, il me paraît utile d'en revoir la constitution générale et certains détails de structure. Dans ce but, j'ai choisi parmi les nombreuses figurations que nous en avons données, l'endosternite prothoracique de *Nicoletia* (fig. 3, reprise de BARLET, 1952, et utilisée par MATSUDA, 1979, fig. 50B) : mieux que celui des autres Aptérygotes, il montre les deux grandes parties, furcale et spinale, presque séparées alors qu'ailleurs elles sont plus ou moins fusionnées. Chez les Ptérygotes elles sont en général bien séparées, mais peuvent parfois être fusionnées (*Hemimerus*: BARLET, 1984, p. 203). La partie furcale comporte essentiellement deux plaques latérales *g* et la barre transversale postérieure *b* ; la partie spinale est constituée par une plaque horizontale *m* et deux tigelles latérales *n*. En détaillant la liste complète des attaches et tigelles de l'endosternite de différents Aptérygotes, MATSUDA (1979) a malheureusement écrit quelques inexactitudes que je corrigerai car certaines de ces formations ont une importance théorique que je soulignerai à cette occasion.

6a. La tigelle *k* existe au prothorax de tous les Aptérygotes étudiés sauf chez *Oncojapyx*. Aux mésothorax et métathorax, elle peut être absente (Machilides) ou présente en tant

(<sup>2</sup>) Les remarquables ressemblances entre les endosternites des Aptérygotes et ceux de certains Ptérygotes ont fait l'objet d'un exposé au 1er Congrès Européen d'Entomologie (Reading, septembre 1978)

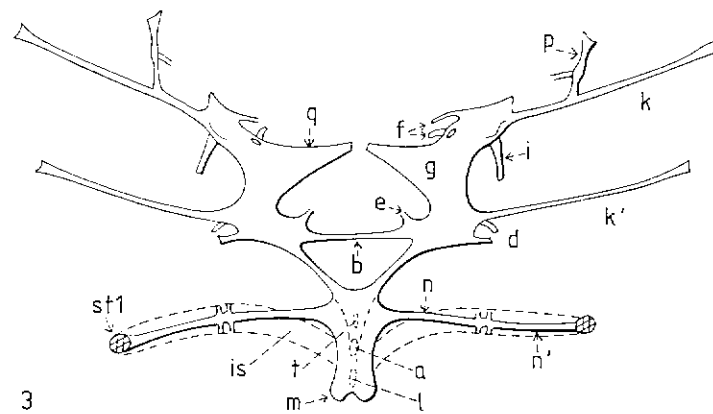


Fig. 3: Endosternite prothoracique de *Nicoletia* (Thysanoures). (de BARLET, 1952, modifiée).

que tigelle (*Tricholepidion*, Collemboles) ou sous forme de muscle (*Nicoletia*, *Lepisma*, *Oncojapyx*, Collemboles). Quelques Aptérygotes ont une deuxième tigelle notale (*Nicoletia*) ou même trois (*Tricholepidion*: prothorax).

La tigelle pleurale *p*, dont l'intérêt a déjà été souligné (II 5, 6 b) existe chez les Collemboles, les Thysanoures, au prothorax des Machilides (II 7 et fig. 1) et de *Campodea*.

L'attache furcale *f* (exceptionnellement double chez *Nicoletia*) existe chez tous les Aptérygotes sur la limite entre le furcisternite et la portion proximale de la catapleure, comme la furca cuticulaire des Ptérygotes.

Les attaches *i* et *d*, à propos desquelles MATSUDA (p. 49) commet une erreur, sont fixées respectivement sur l'arrière de la catapleure et de l'anapleure (voir CARPENTIER, 1946, fig. 2; BARLET, 1988, fig. 4). Toutes deux peuvent être retrouvées chez les Ptérygotes (BARLET, 1977, fig. 1). L'attache postpleurale *d*, présente chez certains Collemboles et *Campodea* sous forme d'un muscle, est très ancienne: des Crustacés la possèdent (*Anaspides*, Décapodes: CARPENTIER & BARLET, 1959) et c'est la seule liaison entre endosternite et pleure chez plusieurs Ptérygotes supérieurs (l.c., 107, 108) et les Chilopodes (RILLING, 1960).

L'attache furcisternale postérieure *e* est déjà présente chez les Crustacés (l.c.) et se retrouve chez la larve de *Sialis* (obs. inéd.).

L'attache basisternale *q* n'existe pas chez tous les Aptérygotes. Chez les Collemboles étudiés<sup>(3)</sup>, elle se présente comme un muscle (CARPENTIER, 1949), ou comme une fine tigelle au métathorax de certains Machilides (ibid.). Cette rare attache doit être très ancienne: je crois la retrouver chez le très archaïque Céphalocaride si magistralement étudié par HESSLER (19864: fig. 4, au segment Mx2). Elle est conservée dans les endosternites abdominaux de *Lepisma* (BARLET, 1951, fig. 1) et des Machilides (BITSCH, 1973, figs 3 et 8: b2).

<sup>(3)</sup> En réutilisant plusieurs de nos dessins, MATSUDA en change les notations. Sur la fig. 31 A (1970) la flèche partant de *q* au métathorax aboutit dans la furca *f* et au mésothorax dans la barre transversale.

6b. Une attache basisternale, *h*, manque au prothorax des Thysanoures, mais est présente dans ce segment chez *Campodea* et les Machilides (fig. 1). Elle existe dans les deux segments suivants des Thysanoures et des Machilides. CARPENTIER et moi-même ne l'avons pas trouvée chez les Collemboles (dont nous n'avons pas étudié le prothorax). Elle est d'origine ancienne car les Crustacés la possèdent: *Anaspides*, les Décapodes (l.c.) et peut-être les Stomatopodes (BARLET, 1983, fig. 1: a1 et p. 304). Jamais je n'ai observé l'homologue de cette attache chez les Ptérygotes. Cependant elle pourrait peut-être correspondre à la préfurca des Odonates comme le suggère MATSUDA (1976, p. 397): j'ai vérifié l'existence de cette formation sur des préparations du squelette ventral de différents Odonates et, effectivement, quelques espèces la possèdent. Mais j'ignore si cette 'préfurca' est reliée à la furca, comme cela est le cas dans les Crustacés et les Aptérygotes, car les préparations à ma disposition ont été réalisées par l'ancien traitement à la potasse qui détruit les endosquelettes membraneux.

7a. Abordons maintenant la portion spinale de l'endosternite dont à plusieurs reprises (entre autres: BARLET, 1977: pp. 230, 231 et 236, 237; 1981 b: p. 102) j'ai souligné l'importance théorique que je vais rappeler à l'aide des figs 1 et 2.

Dans le plan médian, sous la lame *m*, on trouve les deux attaches *a* et *l* fixées respectivement sur le bord antérieur et le bord postérieur d'un sillon intersternal que nous en toute raison de considérer comme un intersegment originel. Pour beaucoup d'auteurs même récents, influencés par DENIS, il ne peut exister comme séparation entre deux segments qu'une surface plane et non un volume si étroit soit-il. Cependant, au début de l'embryogenèse, les cavités coelomiques successives sont d'abord séparées puis elles s'accolent plus ou moins parfaitement: l'espace entre elles devient virtuel mais pas nécessairement partout. Il persiste dans certains Vers Annélides. Si chez les Insectes les cloisons coelomiques disséminées disparaissent nous pensons cependant que des traces, telles les attaches spinales *a* et *l*, peuvent subsister dans les Aptérygotes, incontestablement plus archaïques que les Ptérygotes, et chez qui les cavités coelomiques persistent longtemps dans la région ventrale. (voir aussi 7d).

7b. Dans quelques Ptérygotes larvaires ou adultes, les deux spinas successives existent encore ensemble (*Corydalus*: BARLET, 1977, fig. 1 - *Hemimerus*: BARLET, 1985, fig. 1). Dans d'autres, on en retrouve les doubles traces: dans la larve de *Pyrochroa* (BARLET, 1981b, fig. 1 et p. 102), c'est la spina *l* qui porte des muscles tandis que chez *Pteronarcys* (BARLET, 1986a, fig. 1; 1987, fig. 1) c'est la spina *a*, comme chez les Japygides (IV 8). On peut en déduire que la spina unique de la plupart des Ptérygotes correspond dans certains cas à *a* et dans d'autres à *l* des Aptérygotes (BARLET, 1977, p. 237; 1981b, p. 102).

7c. Aux mésothorax et métathorax des Machilides, plus archaïques que les Thysanoures et les Diploures, s'observe (fig. 1) une disposition très remarquable: chaque attache *a* et *l* est double. Il en est de même aux trois segments thoraciques des Japygides pour la seule attache *l* (BARLET, 1974, fig. 2) et pour les deux attaches *a* et *l* au mésothorax des Collemboles (CARPENTIER, 1949, figs 3 et 5) qui sont dépourvus de spina au métathorax par suite de la présence toute proche de tube ventral. Cette dualité est très ancienne car on l'observe déjà dans le Crustacé Céphalocaride (HESSLER, 1964, fig. 4: c 1). J'y vois la dernière trace des cavités coelomiques gauche et droite. L'accolement de ces deux cavités a peut-être donné naissance à la cloison médiane sous l'endosternite de *Campodea* (fig. 2) et dont l'extrémité postérieure constitue l'attache spinale *a*: une autre trace de cette

cloison peut subsister sous forme d'un tigelette (l.c. : *t* et fig. 3; *Acrotelsa*: BARLET, 1988, fig. 4).

7d. Aux mésothorax et métathorax des Machilides subsiste un reste très évident de la paroi postérieure des cavités coelomiques : il s'agit des lames ondulées *n* que depuis longtemps j'ai considérées comme étant un fragment de dissépinement, idée qui a été admise ultérieurement par d'autres auteurs. A partir du mésothorax les palettes triangulaires *v* (fig. 1) et leurs homologues abdominaux sont accolées à la splanchnopleure qui, médialement vers le haut, forme un mésentère (BARLET, 1967, p. 136, note 26). Inférieurement, la splanchnopleure présente des rapports avec certaines parties médianes des endosternites qui pourraient provenir d'elle.

7e. Chez *Campodea* et les Thysanoures, le dissépinement *n* des Machilides n'est plus représenté que par une tigelette fixée sur la furcilla *fc* (fig. 2), point de jonction entre sternite, pleurites et tergites et qui est l'extrémité latérale de l'intersegment. L'attache peut y être réalisées par des fibrilles antérieures et postérieures à cheval sur cet intersegment et qui montrent ainsi la réalité de l'existence de ce dernier : c'est le cas p. ex. de *Campodea* (ibid.) et de *Nicoletia* (fig. 3).

7f. Très souvent, la barre *n* se prolonge latéralement par une fine lamelle *n'*, ou un muscle tendinisé, aboutissant au stigmate intersegmentaire. Chez certains Aptérygotes, la tige *n* est remplacée par un muscle (mésothorax du Collembole *Tetrodontophora* et chez *Oncojapyx*). C'est la tigelette *n* qui est la partie des endosternites d'Aptérygotes qui est la mieux conservée chez les Ptérygotes : on la trouve dans des Hémi-métaboles adultes (Blattes, Embioptères, Dermaptères) et dans des holométaboles inférieurs adultes (*Corydalus*) ou larvaires (*Sialis*, obs. inéd.; Planipennes : ROUSSET, 1969). Jusqu'à présent, je ne l'ai pas décelée chez les Holométaboles supérieurs, sauf dans la larve du Coléoptère *Dytiscus* (voir SPEYER, 1922: 'Ligamentum transversum').

8. Dans ses révisions de la structure des Aptérygotes, MATSUDA ne fait qu'une brève allusion (1976, p. 99) à l'endosternite des Japygides, qui est cependant si particulier : en effet, nous voyons en lui une combinaison d'endosquelette cuticulaire et d'endosquelette membraneux (BARLET, 1965-1974). En relation avec l'acte de fouir, chacun des trois segments thoraciques est pourvu d'une importante spina cuticulaire qui correspond à l'attache spinale *a* des autres Aptérygotes. Elle est évidemment enveloppée par l'épiderme et par la membrane basale d'où provient l'attache spinale postérieure *l*, tendineuse et double (IV, 7c), fixée sur la limite postérieure de l'intersegment. Bien moins robuste, la portion furcale de l'endosternite est membraneuse. Elle est reliée à la portion spinale par une bride tendineuse et, à l'arrière de l'anapleure, par une bride *d*, comme chez les autres Aptérygotes. Contrairement à ces derniers, *Japyx* ne possède pas les autres tigelettes ou attaches *h*, *p*, *k*, *i*.

9. On ne peut clôturer la révision des endosternites des Aptérygotes sans évoquer, même brièvement, ceux de l'abdomen (voir aussi III 6a). j'ai figuré celui du premier segment de *Lepisma* (BARLET, 1951, fig. 1) et signalé leur existence dans tous les autres ordres d'Aptérygotes que j'avais étudiés (ibid., pp. 265 et 269). Les endosternites abdominaux sont plus petits que les thoraciques, mais comportent les mêmes parties essentielles. Chez les Machilides, les moitiés gauche et droite sont séparées, comme cela s'annonce déjà dans leur métathorax. Dans les Thysanoures, un pont membraneux les relie par dessus le système

nerveux. Ils ont été redécouverts par BIRKET-SMITH -qui les dénomme ligaments ventraux- chez les Machilides (1974, pp. 112, 113 et fig. 4) et *Lepisma* (ibid., p. 40 et fig. 22). Cet auteur a ignoré nos publications, sinon comment n'aurait-il pas remarqué les ressemblances que j'avais signalées (BARLET, 1967, p. 124) entre les endosternites abdominaux du Machilide et ceux de ses mésothorax et métathorax ? C'est d'ailleurs ce qu'à fait BRISCH, qui les a décrits et schématisés avec leur musculature (1973, 1974, 1979). Chez les Collemboles, ils ont été esquissés par BRETFELD (1963) et EISENBEIS (1978).

En comparant les endosternites abdominaux du Thysanoure très archaïque *Tricholepidion* à ceux de *Lepisma*, plus évolué, j'ai proposé, pour expliquer leurs différences, de mettre celles-ci en relation d'abord avec le fait que les mouvements de l'abdomen dans les deux espèces ne sont pas les mêmes et ensuite avec la présence ou l'absence de styles et de vésicules exsertiles (BARLET, 1980, pp. 226, 227).

### Conclusions

1. Quand on ne considère que le thorax, le fossé entre les Aptérygotes et Ptérygotes paraît moins profond qu'on ne l'a cru. Dans celui des seconds, on retrouve les traces, parfois fort nettes, des deux arcs pleuraux des premiers et l'origine de leur processus pleural à la limite entre ces deux arcs. Les subdivisions des régions sternales des Ptérygotes sont déjà présentes chez les Aptérygotes. Des intersternites originellement intersegmentaires existent.

2. Dans les Aptérygotes, on n'observe qu'un très petit nombre d'endosquelettes d'origine cuticulaire : les endopleures et les processus pleuraux des mésothorax et métathorax des Machilides, ainsi que les trois spinas des Japygides.

3. Les phragmas et les endosternites des Aptérygotes sont membraneux, tendineux et d'origine sous-épidermique. Les seconds sont très compliqués et construits sur un plan commun à tous les ordres d'Aptérygotes, plan qui se retrouve chez les Crustacés Malacostracés<sup>(4)</sup> et les Myriapodes Chilopodes.

4. Les endosternites membraneux des Aptérygotes ne sont compatibles avec l'acte de voler. Ils ont précédé les endosternites cuticulaires des Ptérygotes mais certaines larves ou même imagos de ces derniers en ont conservé différentes parties, notamment une tigelette dissépinementaire.

On observe la même évolution chez les Crustacés Malacostracés : d'abord endosquelette membraneux (*Anaspides*), puis membraneux et cuticulaire (*Penaeus*, Stomatopodes) et enfin entièrement cuticulaire (Décapodes supérieurs).

5. Toutes les observations réalisées dans le thorax incitent à penser que les Ptérygotes dérivent d'un Aptérygote très proche des Thysanoures actuels les plus évolués. Les autres ordres sont trop archaïques (Collemboles, Protoures, Machilides) ou engagés dans une autre voie (Diploures).

<sup>(4)</sup> Je ne connais malheureusement pas leur plan chez les Crustacés Entomostracés, qui possèdent tous un endosquelette membraneux. DEBAISIEUX (1954) en a étudié l'histologie et le mode de croissance. Il a comparé ces endosternites à ceux des Arachnomorphes, ne connaissant pas à cette époque ceux des Insectes (pp. 267, 272).

## Abréviations :

a : attaches spinales antérieures - ap : anapleure - bs : basisternum - cp : catapleure - cx : coxa - d : attache anapleurale postérieure - f : attache furcale - fc : furcilla - fs : furcisternum - g : partie furcale de l'endosternite - h : attache basisternale - is : intersternite, région intersegmentaire - k : attache notale - l : attaches spinales postérieures - m : partie spinale de l'endosternite - n : tigelle ou lame ondulée disséminatoire - p : tigelle pleurale prothoracique, fourreau pleural mésothoracique et métathoracique - pp : processus pleural - sp : spina - st1, 2 : premier et deuxième stigmates - stp : stigmate suprapleural postérieur - ti : trochantin - v : lame verticale triangulaire.

## Remerciements

Je remercie vivement Madame V. MAES pour l'exécution des figures de la présente note.

## Bibliographie

- BARLET, J., 1948 [1950]. - Sur la constitution des boucliers notaux des Machilides. *VIII th. int. Congr. Ent.*, Stockholm, 535-540.
- BARLET, J., 1949. - Chétotaxie thoracique chez le pseudofœtus d'un Machilide. *Bull. Anns Soc. ent. Belg.*, 85: 59-64.
- BARLET, J., 1950. - La question des pièces pleurales du thorax des Machilides (Thysanoures). *Bull. Anns Soc. ent. Belg.*, 86: 179-190.
- BARLET, J., 1951. - Morphologie du thorax de *Lepisma saccharina* L. (Aptérygote Thysanoure). *Bull. Anns Soc. ent. Belg.*, 82: 253-271.
- BARLET, J., 1952a. - Particularités du thorax de *Nicoletia* (Aptérygotes Thysanoures). *Trans. Ninth Int. Cong. Ent.*, Amsterdam, 169-171.
- BARLET, J., 1952b. - Ressemblances entre le thorax de *Nicoletia* (Thysanoures Lépismatides) et celui d'autres Aptérygotes. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, 27, n° 54, 8 pp.
- BARLET, J., 1954. - Morphologie du thorax de *Lepisma saccharina* L. (Aptérygote Thysanoure). II. Musculature (2<sup>e</sup> partie). *Bull. Anns Soc. ent. Belg.*, 90: 299-321.
- BARLET, J. & CARPENTIER, F., 1962. - Le thorax des Japygides. *Bull. Anns Soc. r. Ent. Belgique*, 98: 95-123.
- BARLET, J., 1965. - L'endosquelette d'un Japygide. *Proc. 12th Int. Congr. Ent.*, London, 1964, 145-146.
- BARLET, J., 1967. - Squelette et musculature thoraciques de *Lepismachilis y-signata* KRATOCHVIL (Thysanoures). *Bull. Anns Soc. R. Ent. Belg.*, 103: 110-157.
- BARLET, J., 1974. - La musculature thoracique d'*Oncojapyx basilewskyi* PAGES (Aptérygote Diplure). *Bull. Anns Soc. r. belge Ent.*, 110: 91-141.
- BARLET, J., 1977. - Thorax d'Aptérygotes et de Ptérygotes holométaboles. *Bull. Anns Soc. r. belge Ent.*, 113: 229-239.
- BARLET, J., 1979. - Particularités morphologiques du thorax de larves de Trichoptères. *Bull. Anns Soc. r. belge Ent.*, 115: 209-238.
- BARLET, J., 1980. - Remarques concernant le thorax de *Tricholepidion gertschi* WYG. (Aptérygotes Thysanoures). *Bull. Anns Soc. r. belge Ent.*, 116: 215-232.

- BARLET, J., 1981a. - Particularités morphologiques d'une larve de *Panorpa* (Mécoptères). *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, 53/22: 1-33.
- BARLET, J., 1981b. - Remarques sur le squelette des larves et adultes de Coléoptères. *Bull. Anns Soc. r. belge Ent.*, 117: 97-130.
- BARLET, J., 1983. - Contribution à la connaissance du squelette de *Squilla desmaresti* RISSO (Crustacés, Stomatopodes). *Bull. Soc. r. Sci. Liège*, 5: 295-311.
- BARLET, J., 1984. - Précisions sur le squelette thoracique de quelques Dermaptères. *Bull. Anns Soc. r. belge Ent.*, 120: 189-210.
- BARLET, J., 1985a. - La musculature thoracique d'*Hemimerus bouvieri* CHPD. (Dermaptères). *Bull. Anns Soc. r. belge Ent.*, 121: 169-195.
- BARLET, J., 1985b. - Le ptérothorax du mâle d'*Embia surcoufi* NAVAS (Insectes, Embioptères). *Bull. Soc. r. Sci. Liège*, 6: 349-362.
- BARLET, J., 1986a. - Contribution à la connaissance du squelette thoracique des Pléocoptères (Insectes). *Bull. Soc. r. Sci. Liège*, 5-6: 607-616.
- BARLET, J., 1986b. - Morphologie des régions sterno-pleurales métathoracique et abdominales d'une larve de Tenthède. *Bull. Inst. r. Sci. nat. belg., Entom.*, 56: 67-83.
- BARLET, J., 1987. - Contribution à la connaissance de la musculature thoracique des Pléocoptères. *Bull. Anns Soc. r. belge Ent.*, 123: 165-178.
- BARLET, J., 1988. - Comparaison du squelette thoracique d'un Lépismatide avec celui d'une sauterelle. *Bull. Anns Soc. r. belge Ent.* 124: 105-114.
- BARTH, R., 1963. - Beobachtung an den Muskelinsertionen einer Machilide (Thysanura). *Anals. da Academia Brasileira de Ciências*, 35: 131-138.
- BERLESE, A., 1909. - Monografia dei Myrientomata. *Redia*, VI, 1: 182 pp., 17 pl.
- BIRKET-SMITH, S. J. R., 1974. - On the Abdominal Morphology of Thysanura (Archaeognata and Thysanura s. str.). *Entomologica Scandinavica*, suplem. 6, 67 pp.
- BITSCH, J. & RAMOND, S., 1970. - Etude du squelette et de la musculature prothoraciques d'*Embia ramburi* R. K. (Insecta Embioptera). Comparaison avec la structure du prothorax d'autres Polynéoptères et des Aptérygotes. *Zool. Jabrb. (Anat. Ont.)*, 87: 63-93.
- BITSCH, J., 1973. - Morphologie abdominale des Machilides (Insecta Thysanura). *Ann. Sc. Naturelles, Zoologie*, Paris, 12e série, Tome 15: 173-200.
- BITSCH, J., 1974. - Morphologie abdominale des Machilides (Thysanura). II. Squelette et musculature des segments génitaux femelles. *Int. J. Insect. Morph. and Embryol.* 3 (1): 101-120.
- BITSCH, J., 1979. - Morphologie abdominale des Insectes. *Traité de Zoologie (GRASSE)* 8, fasc. 2: 291-600.
- BOUDREAUX, H. B., 1978. - Significance of Intersegmental Tendon System in Arthropod Phylogeny and a Monophyletic Classification of Arthropoda. In: GUPTA, A. P., Ed. *Arthropod Phylogeny*, New York, pp. 551-586.
- BOUDREAUX, H. B., 1979. - Arthropod phylogeny with special reference to Insects. Ed. John Wiley and Sons, 320 pp.
- BRETFELD, G., 1963. - Zur Anatomie und Embryologie der Rumpfmuskulatur und der Abdominale Anhänge der Collembolen. *Zool. Jb. (Anat.)*, 80: 309-384.
- CARPENTIER, F., 1946. - Sur la valeur morphologique des pleurites du thorax des Machilides (Thysanoures). *Bull. Anns Soc. ent. Belg.*; 82: 165-181.



- CARPENTIER, F., 1949. - A propos des endosternites du thorax des Collemboles (Aptérygotes). *Bull. Anns Soc. ent. Belg.*, 85: 41-52.
- CARPENTIER, F. & BARLET, J., 1951. - Les sclérites pleuraux du thorax de *Campodea* (Insectes, Aptérygotes). *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, 27/47, 7 pp.
- CARPENTIER, F. & BARLET, J., 1959. - The first leg segments in the Crustacea Malacostraca and the Insects. *Smith. Miscell. Coll.*, 137: 99-115.
- CARPENTIER, F. & BARLET, J., 1961. - Le thorax des Japygides (Aptérygotes). *Bull. Anns Soc. Roy. Ent. Belg.*, 97: 309-311.
- CHADWICK, L. E., 1957. - The ventral intersegmental thoracic muscles of cockroaches. *Smith. Misc. Coll.*, 131: 1-30.
- CHADWICK, L. E., 1959. - Spinasternal musculature in certain Insect orders. *Smith. Miscell. Coll.*, 131: 117-156.
- DEBAISIEUX, P., 1954. - Histogenèse des muscles et charpentes chez les Crustacés. *La cellule*, 56, fasc. 3: 365-305, 4 pl.
- DENIS, R., 1949. - Ordres des Thysanoures. In: GRASSE, P. P., *Traité de Zoologie*, Paris, 9: 209-275.
- EISENBEIS, G., 1978. - Die Thorakal- und Abdominal- Muskulatur von Arten der Springschwammgattung *Tomocerus* (Collembola: Tomoceridae). *Ent. Germ.*, 4 (1): 55-83.
- FERRIS, G. F., 1940. - The myth of the thoracic sternites of insects. *Microentomology*, 5: 87-90.
- FRANCOIS, J., 1964. - Le squelette thoracique des Protozoaires. *Trav. Lab. Zool. fac. Sci. Dijon*, 55: 1-55.
- FRANCOIS, J., 1968. - Nature conjonctive du 'tentorium' des Diploures (Insectes Aptérygotes). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 267: 1976-1978.
- FRANCOIS, J., 1977. - Development of collagenous endoskeletal structures in the Firebrat, *Thermobia domestica* (Packard) (Thysanura: Lepismatidae). *Int. J. Insect Morphology and Embryol.*, 6 (3/4): 161-170.
- HESSLER, R., 1964. - The Cephalocarida. Comparative Skeletomusculature. *Mem. Connecticut Acad. Art and Sciences*, vol. XVI, 97 pp.
- MANTON, S. M., 1972. - The evolution of arthropoden locomotory mechanisms. Part 10: Locomotory habits, morphology and evolution of the hexapod classes. *Zool. Journ. Linnean Society*, 51: 203-400.
- MATSUDA, R., 1970. - Morphology and Evolution of the Insect Thorax. *Mem. Ent. Soc. Canada*, n° 76, 431 pp.
- MATSUDA, R., 1979. - Morphologie du thorax et des appendices thoraciques des Insectes. *Traité de Zoologie* de GRASSE, 8, fasc. 2: 1-289. Traduit par J. CHAUDONNERET.
- RICHARDS, O. W. & DAVIES, R. G., 1977. - *IMMS's Genral Textbook of Entomology*. Xth edition, Methuen ed., London.
- RILLING, G., 1960. - Zur Anatomie des braunen Steinläufers *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda). Skelettmuskelsystem, peripheres Nervensystem und Sinnesorgane, des Rumpfes. *Zool. Jhb. (Anat. Ont.)*, 78: 39-128.
- ROUSSET, A., 1969. - Morphologie thoracique des larves de Planipennes (Insectes Névroptéroïdes). I. Squelette thoracique et musculature des régions antérieures du thorax chez les larves de *Chrysopa* et de Conioptérygides. *Ann. Sc. Nat. Zoologie*, 11: 97-138.
- SPEYER, W., 1922. - Die Muskulatur der Larve von *Dytiscus marginalis* L. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. *Zeit. Wiss. Zool.*, 119: 423-492.

- WALKER, E. M., 1938. - On the Anatomy of *Grylloblatta campodeiformis* WALKER. 3: Exoskeleton and Musculature of the Neck and Thorax. *Ann. Ent. Soc. Am.*, XXXI, n°4: 588-640.
- WILLEM, V., 1924. - Observations sur 'Machilis maritima'. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 58: 306-320.

\* \* \* \* \*