

# Contribution à la connaissance de la musculature et du système nerveux d'un Japygide (Insectes, Aptérygotes, Diploures)

par J. BARLET

## Résumé

La musculature et le système nerveux du thorax d'*Heterojapyx* diffèrent beaucoup de ceux des archaïques Machilides et sont organisés sur le même plan fondamental que ceux des Pterygotes. Le segment abdominal du Japygide est beaucoup moins dégénéré que celui des autres Aptérygotes. Dans sa riche musculature on retrouve des muscles homologues à des appendiculaires du thorax. Ils permettent de délimiter, mieux que chez les autres Aptérygotes, l'emplacement de la base d'une patte abdominale régressée.

**Mots-clés :** Aptérygotes, musculature, système nerveux.

## Summary

The musculature and the nervous system on the thorax of *Heterojapyx* greatly differ from those of archaic Machilids and are structured on the same fundamental plan as those of the Pterygota. The abdominal segment of the Japygid is much less degenerated than that of the other Apterygota. Muscles homologous to appendicular muscles of the thorax are found in its rich musculature. They make it possible to delimitate, better than in the other Apterygota, the location of the base of a vestigial abdominal leg.

**Key-words :** Apterygota, musculature, nervous system.

A ma connaissance, la grande anatomie du système nerveux thoracique des Aptérygotes n'a jamais fait l'objet de recherches un peu approfondies : j'y ai déjà fait allusion dans une note précédente consacrée à celui d'un Machilide (BARLET, 1987 b, p. 82). A propos de celui des Japygides, DENIS écrit (1949, p. 175) : « L'anatomie du système nerveux des Diploures n'est que très imparfaitement connue, mais HOLMGREEN (1916) et HANSTRÖM (1940) ont étudié la structure fine du cerveau d'un *Japyx* ». On peut ajouter que les chaînes ganglionnaires d'un *Japyx* et d'un *Campodea* ont été esquissées par GRASSI (1889, figs. 28 et 29). Au cours d'une recherche sur la musculature thoracique d'*Oncojapyx* j'avais déjà relevé le plan du système nerveux mais sans le figurer (BARLET, 1974, p. 93, note 5).

Pour des raisons exprimées précédemment (BARLET, 1988 c, pp. 89-90) et sur lesquelles je reviendrai en fin de ce travail, j'ai été amené à réétudier la musculature thoracique d'un Japygide, en utilisant une grande espèce : *Heterojapyx*, dont certains muscles thoraciques ont déjà fait l'objet d'allusions dans mon travail précédent (1974). J'y ai ajouté

l'étude des muscles du premier segment abdominal et, dans la mesure du possible, celle du système nerveux des quatre segments postcéphaliques. La connaissance du squelette d'*Heterojapyx*, base indispensable pour la compréhension des autres systèmes, a été développée précédemment (BARLET, 1988 c).

De façon inattendue, l'étude du segment abdominal d'*Heterojapyx* m'a amené à m'intéresser à celui des Machilides sur la constitution duquel j'exprime mon point de vue.

## Matériel et méthodes

Pour réaliser le travail précédent (1988 c) et celui-ci, je disposais de trois exemplaires d'*Heterojapyx evansi* WOMERSLEY femelles que m'avait procurés en 1972 le Dr. RIEK (Canberra). L'un des spécimens a servi à l'étude du squelette et les deux autres à celle de la musculature et du système nerveux. On admettra que pour explorer complètement ce dernier, de plus nombreux exemplaires auraient été nécessaires (1). Ceci explique que j'ai dû me limiter à repérer les grandes racines nerveuses et leurs principales branches aboutissant dans les muscles et non dans d'autres organes. On remarquera certaines lacunes : je n'ai pu observer l'innervation de quelques muscles. Il ne s'agit donc pas d'une recherche exhaustive mais d'une esquisse comme celle réalisée récemment au sujet d'un Machilide (BARLET, 1987 b).

Les pièces à disséquer sont plongées dans l'azocarmin. Certains apodèmes et les muscles se colorent en rouge. Les nerfs restent blancs de même que les plus fines trachées qui peuvent être source de confusion, surtout lorsqu'elles pénètrent dans les nerfs dont elles paraissent parfois être des ramifications. Des auteurs tels que CAMPBELL (1961) et PIPA (1959) ont éprouvé des difficultés de même ordre qu'ils ont dû résoudre en utilisant un microscope à contraste de phases : malgré cela ils reconnaissent des lacunes quant à la destination finale de certaines ramifications nerveuses ou trachéennes.

(1) Pour étudier l'abdomen de *Lepisma* BIRKET-SMITH (1974) a utilisé 18 exemplaires.

Une autre difficulté résulte de la présence chez *Heterojapyx* d'un abondant tissu adipeux remplissant tous les interstices entre les muscles : en tenant de l'éliminer à l'aide de très fines aiguilles (minuties) on arrache certains très fins nerfs. Enfin, une dernière difficulté surgit dans l'étude de certains muscles dorso-ventraux du thorax et du premier segment abdominal; plusieurs éléments de la région pleurale présentent une particularité que je n'ai pas encore observée dans d'autres groupes d'insectes mais qu'on retrouve chez le Chilopode *Lithobius* (RILLING, 1960, fig. 5 : V 10, VII 10, VIII 10 et p. 61). Ces muscles sont comme constitués de deux épaisseurs, de deux strates superposées : leurs fibres les plus internes, les plus proximales, relient directement leurs deux points d'attache mais leurs fibres les plus externes, les plus distales, qui sont accolées à la paroi squelettique, se fixent sur toutes les aspérités ou apodèmes de celle-ci; les muscles de cette strate sont donc de la sorte constitués de tronçons successifs (p. ex. fig. 5 : les n<sup>os</sup> 146-147 - 144-145) qui sont innervés individuellement. Certains muscles longitudinaux ventraux présentent la même particularité que j'avais déjà signalée chez *Oncojapyx* (1974, p. 111).

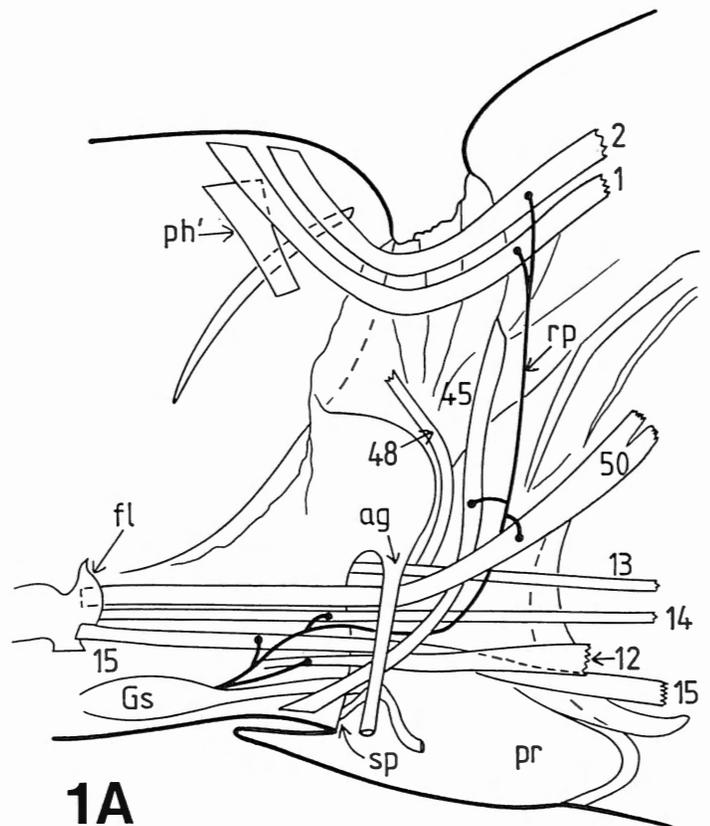
En ce qui concerne les dessins (2) quelques remarques s'imposent. Dans la publication consacrée à *Oncojapyx* les représentations de la musculature sont extrêmement schématisées et les longueurs respectives des différents éléments ne sont pas respectées (BARLET, 1974, pp. 94-95). Dans la présente publication j'ai tenté de me rapprocher de la réalité mais pour des raisons de clarté les dessins sont à moitié schématiques : les éléments musculaires ne sont pas figurés avec leur épaisseur réelle et sont plus séparés que dans la réalité. De plus, certains sont trop longs, le bouclier notal et le plancher sternal étant volontairement fort écartés.

## Observations

### Première partie : LA MUSCULATURE THORACIQUE

Il serait fastidieux de décrire chaque élément musculaire de façon détaillée, mais l'attention sera attirée sur des particularités de certains d'entre eux. Autant que possible, ils seront homologués à ceux de *Lepisma* (BARLET, 1953, 1954), l'Aptérygote dont la musculature est la plus riche en éléments et qui, à ce titre, a servi de base de comparaison à MATSUDA (1970) pour comprendre l'évolution du thorax. Leur innervation sera signalée brièvement, l'étude générale du système nerveux étant réalisée ultérieurement (troisième partie). Les muscles thoraciques seront répartis en deux catégories : les muscles somatiques et ceux de la région sterno-pleurale à la base du membre.

La complexité et l'intrication des muscles de la région collaire a nécessité la confection de deux figures particulières (1 A et 1 B).



Une remarque préliminaire : à ma connaissance, les Japygides sont les seuls parmi les Aptérygotes étudiés jusqu'à présent à ne pas posséder de liaison squelettique ou musculaire entre la furca et la pleure qui pourrait permettre de distinguer une région épisternale et une région épimérale. Néanmoins, par comparaison avec les massifs musculaires des autres insectes, il m'arrivera d'utiliser ces deux qualifications.

#### I. Musculature somatique

Dans cette catégorie sont rangés les longitudinaux dorsaux (A), les longitudinaux ventraux (B), les dorso-ventraux obliques et les éléments reliant les endosternites (furcas et spinas) au notum, au sternum ou dans la région supracoxale du pleuron (C).

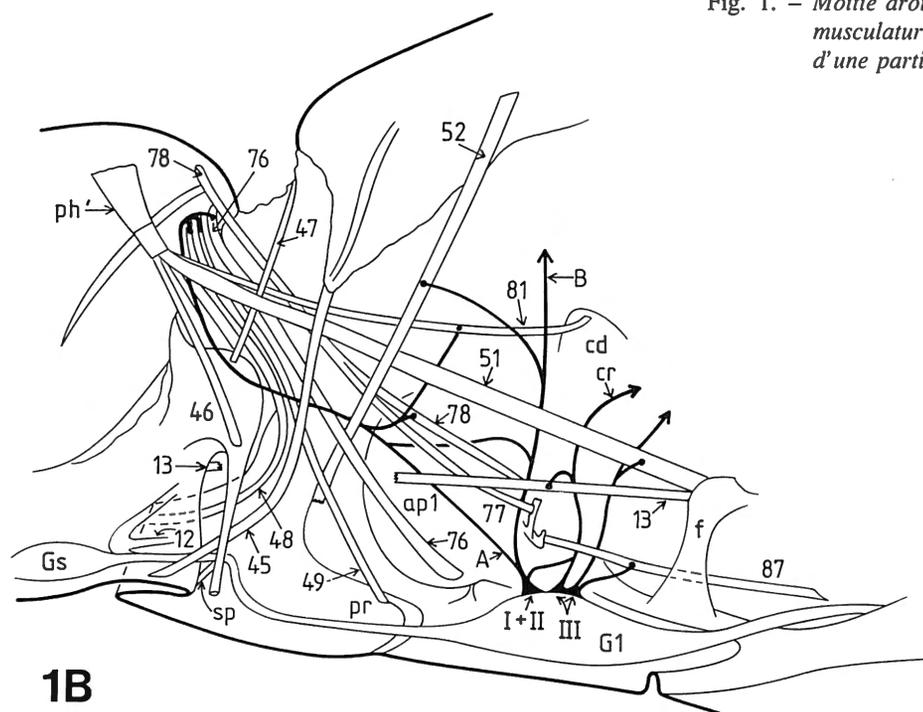
##### A. MUSCULATURE LONGITUDINALE DORSALE

Elle est constituée d'éléments qui deviennent de plus en plus importants et plus nombreux en allant de la tête vers l'arrière.

Les deux muscles du prothorax (fig. 2 : 1 et 2) sont bisegmentaires : ils débutent dans la région de la capsule céphalique qui pourrait être labiale (fig. 1 A). Ils sont innervés antérieurement par une racine *rp* provenant du ganglion sous-oesophagien *Gs* et postérieurement par le nerf IV (intercalaire) prothoracique conjointement avec le nerf I mésothoracique (fig. 2).

(2) Toute ma gratitude va à Madame Véronique MAES qui, pour leur confection, a fait preuve de beaucoup de soin et d'une grande patience.

Fig. 1. — Moitié droite de la région collaire d'Heterojapyx. A : musculature proximale - B : musculature distale et d'une partie du prothorax.



1B

Au mésothorax (fig. 2) le muscle 2, probablement homologue au prothoracique 2, est constitué de deux bandes. Je n'ai pu repérer l'innervation du 4. L'oblique 5 est innervé par un nerf issu de la racine mésothoracique II.

Au métathorax (fig. 4) l'homologue 6 du mésothoracique 3 est une très large bande dont seules les deux extrémités ont été figurées. Pour l'innervation, mêmes observations que pour le mésothorax.

#### B. MUSCULATURE VENTRALE

Celle du prothorax (figs. 1 A et 2) est particulière par ses relations avec l'arrière de la capsule céphalique.

Le 12 est attaché antérieurement sur un tendon labial (fig. 1 B) et postérieurement sur l'arrière de la spina prothoracique.

Le 13, fort grêle, relie le bord postérieur du labium à la furca prothoracique (figs. 1 A, 1 B et 2).

Le 14 relie le fulcre *fl* à la furca prothoracique (figs. 1 A et 2).

Le 15 est très spécial. Antérieurement, il est fixé sur le fulcre (fig. 1 A). Passant extérieurement à la première furca il s'insère sur le bord postérieur du sternum prothoracique (fig. 2).

Ces quatre muscles 12 à 15 sont innervés par la racine postérieure *rp* du ganglion sous-oesophagien (fig. 1 A).

Le 16 relie la furca au bord postérieur du sternum prothoracique (fig. 2). Il est innervé par une dérivation du nerf postérieur IV.

Dans le mésothorax nous trouvons sept éléments (fig. 2 : 17 à 23).

Le 17 est un très grêle élément reliant l'extrémité postérieure de la première spina à la base de la furca mésothoracique. Il est innervé par une dérivation de la racine III.

Les 18 et 19 ont une origine commune sur le bord postérieur du sternum prothoracique. Postérieurement le premier est attaché au sternum tout contre le renflement spinal médian et le second, sur l'arrière de la spina.

Les 20 et 21 ont une origine commune sur le bord antérieur du présternite *pr* mésothoracique. Le premier, grêle, est inséré sur la base de la furca et le second, sur le sommet de celle-ci.

Les 17 à 21 sont innervés par des dérivations de la racine III.

Le 22 relie le sommet de la furca au bord antérieur du présternite métathoracique.

Le 23 relie le sommet de la furca au bord antérieur de l'intersternite *is*. Son innervation non vue est probablement la même que celle de son homologue prothoracique 16.

La communauté des fibres antérieures dans les paires 18-19 et 20-21 rappelle celle observée dans les muscles atypiques des Plécoptères (BARLET, 1987 a, 160-167).

Dans le métathorax (fig. 4) nous retrouvons des éléments ventraux (25 à 31) similaires à ceux du mésothorax avec cette différence que les 26-27 et les 28-29 sont séparés dès leur origine antérieure.

#### C. DORSO-VENTRAUX : STERNO-NOTAUX ET ENDOSTERNO-NOTAUX

##### 1. - Région collaire (figs. 1 A et 1 B)

L'origine de cette région, malgré de nombreuses publications toutes étudiées par MATSUDA (1970, pp. 6 à 11), reste toujours controversée. Interviennent certainement dans sa constitution des fragments d'un segment labial et de l'avant du prothorax, mais dans quelles proportions pour chacune de ces parties ? Il semble que cela soit variable d'un type

d'insecte à l'autre. Si la plupart des Ptérygotes possèdent deux sclérites cervicaux bien nets dans cette région (voir p. ex. *Dissosteira*, SNODGRASS, 1935), il est bien difficile d'en distinguer chez les Aptérygotes étudiés jusqu'à présent : peut-être pourrait-on y assimiler les sclérites *ag* et *pb* du *Machilde Lepismachilis* (BARLET, 1967, figs. 1 et 3) sur lesquels s'insèrent certains muscles dorso-ventraux. Chez *Lepisma* je n'ai rien vu (BARLET, 1951, fig. 1), ni chez *Heterojapyx* : dans la membrane certicale de ce dernier deux gouttières verticales parallèles et mal définies (3) équivalent peut-être aux sclérites postoccipitaux de *Lepisma*.

Il sera donc difficile d'attribuer les muscles dorso-ventraux de la région collaire (figs. 1 A et 1 B) plutôt au labium qu'au prothorax même en tenant compte de l'innervation vu qu'on ne peut pas se fier complètement à elle (MAT-SUDA, 1970, p. 6).

45. - Attaché à l'angle antéro-distal du pronotum, il est inséré sur la ligne médiane d'un sternite apparemment labial. Avec son homologue du côté opposé, c'est le seul élément d'*Heterojapyx* inséré directement sur un sternite entre des connectifs nerveux exceptionnellement non jointifs en cet endroit. Innervé à partir de la racine postérieure *rp* du ganglion sous-oesophagien, il semble être un muscle labial.
46. - Relie le pseudo-phragma *ph'* à l'apophyse génale *ag*.
47. - Attaché dans la membrane collaire il pourrait être un labio-prothoracique.
48. - Attaché sur l'arrière de la capsule céphalique il est inséré sur la limite antérieure du présternite prothoracique, sous le rebord postérieur du labium : en cela, il évoque en partie le 68 de *Lepisma* (BARLET, 1953, fig. 1). Il est innervé en son sommet à partir de la branche antérieure A de la première racine prothoracique.
49. - Attaché comme le précédent, et innervé de même, il est inséré sur l'arrière du présternite prothoracique. Sa portion inférieure évoque le 71 de *Lepisma* (ibid.).
50. - Il est constitué de deux importants faisceaux attachés sur le bord antérieur de l'intertergite *in* précédant le mésonotum (fig. 2) et qui fusionnent inférieurement en un seul élément inséré sur le fulcre (fig. 1 A : *fl*) en passant sous l'endosternite labio-prothoracique, tout comme d'ailleurs les 45 et 48. Il correspond en grande partie au 73 de *Lepisma* (1953, fig. 1) et au 49 du *Machilide* (1967, fig. 2) lesquels cependant, chez ces deux Aptérygotes, sont insérés sur le tentorium.

## 2. - Prothorax (fig. 2)

Si certains des muscles qui vont être décrits paraissent bisegmentaires leur plus grande partie est prothoracique.

Le 51 est une bandelette reliant la furca prothoracique au phragma postcéphalique *ph'* (figs. 1 B et 2). Il est innervé à partir de la racine III du ganglion prothoracique.

Le grêle 52 est entièrement compris dans le prothorax. Attaché au pronotum il est inséré sur la limite entre le présternite et le sternum. Il est innervé à partir de la branche B de la racine I + II (fig. 1 B).

Le 53 est une bandelette oblique attachée sur l'internotum *in* et insérée très bas sur la face interne de la furca (figs. 2 et 3). Il est innervé à partir de la racine III.

Les 54 à 57 sont en réalité plus courts et plus larges que leur figuration (figs. 2 et 3) ne le laisse croire (voir remarque dans l'introduction). Tous sont insérés sur la crête membraneuse (voir BARLET, 1988 c, fig. 1) de l'énorme spina. Les 54 et 55 sont attachés dans une région pleuro-notale mal définie, le premier en avant et au-dessus du premier stigmatite *st I* et le second, en arrière, en un lieu assimilable à la furcilla (4). Tous deux sont innervés à partir de la racine prothoracique IV. Les 56 et 57 sont attachés sur des dilatations du phragma pro-mésothoraciques. Ils sont situés dans une sorte de zone « intersegmentaire ». Le premier est innervé à partir de la racine I mésothoracique et le second, probablement aussi.

## 3. - Mésothorax (fig. 2).

Dans ce segment nous trouvons des éléments visiblement homologues à certains du prothorax : les 58 à 62 correspondent respectivement aux 53 à 57 et sont innervés de façon tout à fait semblable. D'autres ne sont homologues qu'en partie : le 63 rappelle le tronçon supérieur du 50 et le 64, le tronçon inférieur du 51 mais leur innervation dans les deux segments ne correspond pas.

Le 65, constitué de deux faisceaux, est attaché sous le long apodème mésonotal et inséré sur l'arrière du sternum prothoracique. Il est innervé à partir de la racine II (fig. 2).

## 4. - Métathorax (fig. 4).

L'homologie des muscles 66 à 72 est complète, y compris pour l'innervation, avec les muscles mésothoraciques 58 à 65. Il n'y a pas cependant d'homologue au 62. Le 70 est attaché sur une région furcillaire « intersegmentaire » plus nette que celle comprise entre le prothorax et le mésothorax (BARLET, 1988 c, p. 94).

## II. Musculature des régions sterno-pleurales

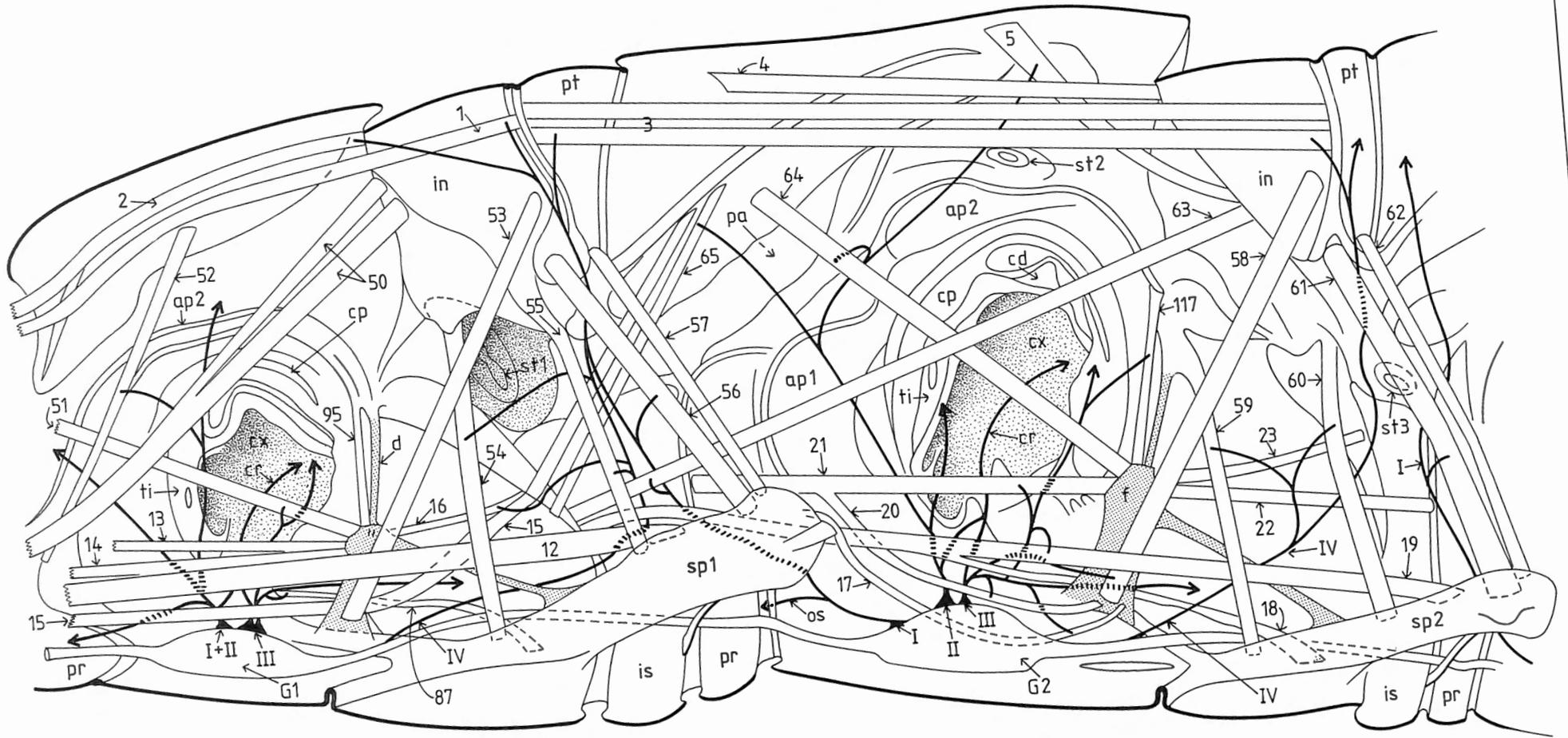
### 1. - Prothorax (figs. 1 B et 3).

76. - Très grêle il relie le sclérite anapleural proximal *ap I* à l'arrière de la capsule céphalique. Il est innervé à partir de la branche A de la racine I + II.

77 et 78. - Premier et second trochantino-céphaliques : tous deux très grêles, ils ont leurs attaches très proches

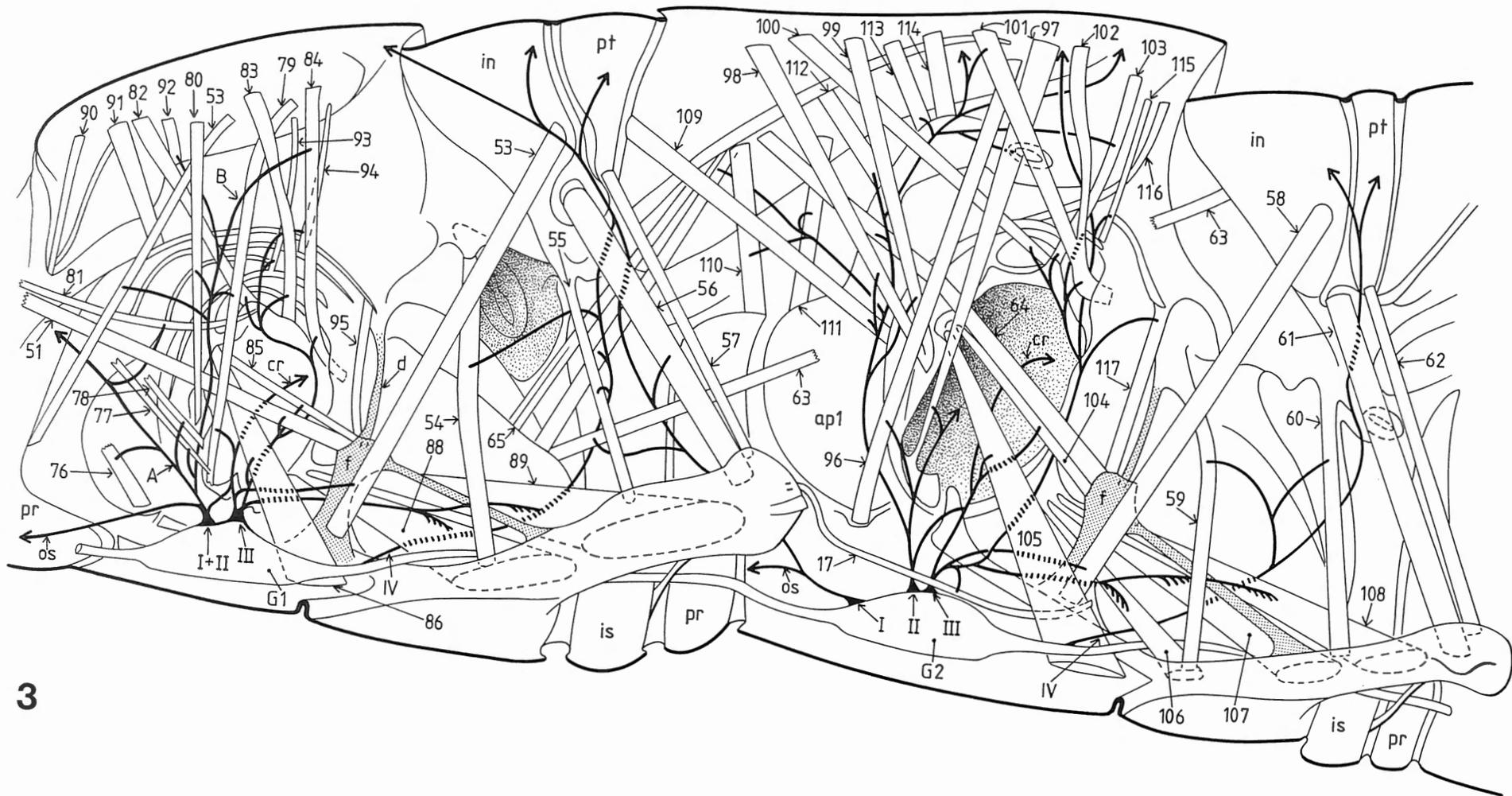
(3) Elles sont beaucoup plus nettes et importantes chez *Dinjapyx* dont il serait très intéressant d'étudier la musculature collaire.

(4) Pour ce terme, voir BARLET, 1988 b, p. 182 : 7e.



2

Fig. 2. - Moitié droite du prothorax et du mésothorax. Musculature somatique.



3

Fig. 3. — Moitié droite du prothorax et du mésothorax. Musculature appendiculaire et de la région pleuro-sternale.

- sur l'arrière de la capsule céphalique. Le premier est inséré sur le tendon trochantinien *tt* (1988 c, fig. 1) et le second très proximale sur trochantin *ti* (ibid.) lui-même. Ils ont innervés, comme le précédent, à partir de la branche A de la racine I + II. La majeure partie de ces trois éléments bisegmentaires est prothoracique. Le 78 évoque particulièrement le 146 du prothorax *Lepisma* (BARLET, 1954, fig. 1) dont les homologues dans les segments suivants sont les 149 et 153.
- 79 et 80. - Premier et second trochantino-notaux. Le premier est inséré sur le tendon trochantinien et le second sur le trochantin lui-même, un peu plus distalement que le 78. Ils sont innervés à partir de la longue branche B, entièrement prothoracique, issue de la racine I + II. Ils évoquent les classiques trochantino-notaux de *Lepisma* (1954, fig. 1 : 150-151, 154-155).
81. - Coxo-céphalique : cette grêle bandelette relie le condyle articulaire coxal *cd* (1988 c, fig. 1) au phragma tendineux céphalique *ph'*. Il est innervé à partir de la branche A de la racine I + II. Ce muscle n'a pas d'homologue dans les segments suivants ni chez *Lepisma*.
- 82, 83, 84. - Premier, deuxième et troisième coxo-notaux. Le premier est inséré sur le sommet du condyle articulaire coxal *cd* et les deux autres sur le cadre coxal postérieur. Ils sont localisés dans le secteur « épiméral ». Ils sont innervés à partir de la racine III et le 84 également par une dérivation de la branche B. Le 82 évoque le très oblique prothoracique 98 d'un Machilide (BARLET, 1967, fig. 3 et 1987, fig. 1) ainsi que les 129, 134 et 139 des trois segments thoraciques de *Lepisma* (1954, fig. 1).
85. - Coxo-furcal. Il est innervé à partir de la racine III. Il correspond peut-être aux 102, 108 et 114 de *Lepisma*.
86. - Premier coxo-sternal. Cette longue nappe triangulaire est insérée comme le précédent, sur la paroi distale du cadre coxal, en avant du condyle articulaire. Il est attaché largement sur un petit apodème médian du sternum, sous le système nerveux. Il est innervé à partir de la racine III. Il n'a pas d'homologue chez le Machilide. Chez *Lepisma*, aux trois segments, un muscle lui ressemble par son attache proximale mais il est inséré sur la coxa en arrière du condyle articulaire et passe en arrière de la furca (1954, fig. 1 : 104, 109, 115).
87. - Second coxo-sternal (figs. 1 B et 2) : très grêle, ce muscle est particulier au prothorax, comme le  $\alpha$  d'*Oncojapyx* (BARLET, 1974, fig. 2). Il est inséré sur le renforcement coxal proximal articulé sur la butée terminale de la branche de l'Y sternal (voir 1988, c, fig. 1). Postérieurement ce muscle est attaché sur le sternum contre la base du renflement spinal. Il est innervé à partir de la racine III.
- 88 et 89. - Premier et second coxo-spinaux. Ces deux énormes muscles sont insérés sur un important tendon coxal proximal et largement attachés sur le flanc de la première spina. Ils sont innervés à partir de la racine III. Ils ne correspondent pas aux coxo-spinaux de *Lepisma* (105, 111, 117) qui sont insérés sur la paroi distale de la coxa.
90. - Premier pleuro-notal. Plus ou moins tendinisé il est inséré sur l'angle antérieur distal de la propleure.
91. - Deuxième pleuro-notal. Il est inséré sur la bordure supérieure de l'arc anapleurale *ap. 2*. Je n'ai pas vu son innervation.
92. - Troisième pleuro-notal. Ce court élément suspend la crête membraneuse pleuro-paranotale au pronotum. Il est innervé par la branche B de la racine I + II.
- 93 et 94. - Quatrième et cinquième pleuro-notaux. Ces deux très grêles éléments sont insérés respectivement sur l'arc catapleurale et sur l'arc anapleurale. Ils sont innervés à partir de la racine III.
95. - Furco-anapleurale. Il est attaché distalement sur l'extrémité postérieure de l'arc anapleurale. Je n'ai pas vu son innervation mais je suppose qu'elle provient de la racine III comme chez son homologue mésothoracique 117. C'est le seul furco-pleural. Il me paraît homologue à la bride *i* de *Lepisma* (BARLET, 1951, fig. 1) qui semble être un muscle tendinisé.
2. - *Mésothorax* (figs. 3 et 4).
96. - Anapleuro-pleuro-notal proximal. Il est inséré sur l'angle proximal de l'anapleurite *ap. 1*. Il paraît homologue au prothoracique 47. Il est innervé à partir de la racine II.
97. - Trochantino-notal proximal. Inséré sur le tendon trochantinien *tt*, il est homologue au prothoracique 79. Il est innervé à partir de la racine II. Il correspond aux 147, 151 et 155 des trois segments de *Lepisma*.
- 98 et 99. - Trochantino-notaux distaux. Ils sont insérés directement sur le sclérite trochantinien et innervés à partir de la racine II. Le 99 semble homologue au prothoracique 80 et aux 150 et 154 de *Lepisma*.
100. - Premier coxo-notal. Il est inséré sur le condyle articulaire coxal. Il paraît bien être homologue au prothoracique 82 et, comme lui, il est innervé à partir de la racine II. Il correspond peut-être aux 129, 134 et 139 de *lepisma*.
- 101, 102, 103. - Coxo-notaux postérieurs. Ces trois éléments sont innervés à leur base à partir de la racine III mais les 101 et 103 reçoivent aussi une innervation supérieure à partir de la racine II comme l'est également le prothoracique 84 par la branche B (ou racine II) de la racine I + II. En tenant compte de son insertion et de la localisation de son attache notale c'est le 102 qui pourrait être homologue au prothoracique 84.
104. - Coxo-furcal. Il est en tout semblable à son homologue prothoracique 85.
105. - Coxo-sternal. Il est en tout semblable à son homologue prothoracique 86.
- 106, 107, 108. - Coxo-spinaux. Ces trois puissants éléments sont comparables à l'ensemble des prothoraciques 88-89 et, comme eux, ils sont innervés à partir de la racine III.

109. - Catapleuro-notal antérieur. Il est inséré sur le rebord antérieur du catapleurite et attaché sur l'apodème postérieur du prétergite *pt*. Il est innervé à partir de la racine II. Il n'a pas d'homologue au prothorax. Il correspond peut-être au mésothoracique 160 (méta-thoracique 166) de *Lepisma* (BARLET, 1954, fig. 2).
110. - Présterno-notal. Il est innervé à partir de la racine II. Il n'a pas d'homologue au prothorax ni chez *Lepisma*.
111. - Anapleuro-notal antérieur. Il est inséré sur l'angle antérieur de l'anapleurite *ap I* et attaché sur le notum bien en dessous du long apodème. Il est innervé à partir de la racine II. Il n'a pas d'homologue au prothorax et il m'est difficile de l'identifier à l'un des anapleuro-notaux de *Lepisma*.
- 112, 113, 114. - Anapleuro-notaux distaux. Ces trois courts éléments sont insérés le long de la crête supérieure du pleuron qu'on peut attribuer à l'anapleurite bien que cette crête passe au-dessus du stigmate supra-pleural. Tous trois sont innervés à partir de la racine II. Le 113 semble homologue au prothoracique 92.
- 115, 116. - Catapleuro-notaux postérieurs. Ces deux éléments très grêles sont insérés sur l'apodème supérieur de l'arc catapleural. Le premier est innervé à partir de la racine III. L'innervation du second, non vue, doit être la même que pour son homologue prothoracique 94.
117. - Anapleuro-furcal. Il est innervé à partir de la racine III. Son homologue prothoracique 95 doit l'être de la même façon.

### 3. - Métathorax (figs. 4 et 5).

La musculature et le système nerveux de la région sternopleurale de ce segment étant fort semblables à ce que montre le mésothorax, il est inutile d'en donner la description. Signalons cependant la présence d'un muscle coxo-notal postérieur, le 124, dont je n'ai pas vu l'équivalent au mésothorax. Dans celui-ci, certains muscles reçoivent une double innervation : il en est de même au métathorax pour les 123 et 125. Enfin, une particularité évoquée dans l'introduction est visible sur la fig. 4 : le muscle 118 est constitué de deux strates de fibres dont les plus externes, 118b, accolées à la paroi, sont attachées sur le bourrelet supérieur du sclérite stigmatifère tandis que les plus internes, 118a, sont continues depuis la région sternale jusqu'au notum. Le même dispositif existe au mésothorax mais n'a pas été représenté.

### III. Considérations sur la musculature thoracique

De la comparaison des différents travaux relatifs à la musculature thoracique des Insectes, il résulte que le plus riche en éléments est le Thysanoure *Lepisma* (voir introduction) suivi de près par le Microcoryphia *Lepismachilis*, surtout en ce qui concerne la musculature somatique. Dans mon travail sur la musculature thoracique du Japygide *Oncojapyx*

(1974) j'avais déjà tenté de comparer presque tous les éléments de celui-ci à ceux de *Lepisma* et j'avais émis plusieurs considérations générales quant au squelette et à la musculature du Japygide adaptés à l'action de fouir. J'avais aussi comparé ces structures à celles d'un Chilopode.

Dans le présent travail certaines de ces considérations antérieures seront reprises mais beaucoup plus brièvement.

Chez *Lepisma* et *Lepismachilis* la musculature dorsale contient beaucoup d'éléments bisegmentaires : chez le Japygide cette musculature est très pauvre et manque de bisegmentaires sauf dans la très spéciale région collaire. Contrairement aux deux autres Aptérygotes, le Japygide possède des sclérites notaux bien définis et des phragmas cuticulaires, peu profonds certes, mais nets. Cet Aptérygote ne possède pas de muscle reliant obliquement l'arrière de la tête au milieu du pronotum tel le n° 3 de *Lepisma*.

La musculature longitudinale ventrale est constituée d'un nombre énorme d'éléments, tous intrasegmentaires, chez *Lepisma* (BARLET, 1953, fig. 1). Un peu moins abondants chez le Machilide (BARLET, 1967, fig. 2), surtout au prothorax, certains participent dès le mésothorax aux puissantes torsades si particulières qui s'étendent dans tous l'abdomen (BARLET, 1978) et qui évoquent des Crustacés. Une importante caractéristique est commune au Thysanoure et au Machilide : tous les muscles longitudinaux ventraux sont portés par des endosternites membraneux, aucun élément n'étant inséré directement sur le sternum. Ceci n'est vraiment pas le cas chez les Japygides : certains de leurs muscles sont fixés sur des limites de sternites, là où chez les deux autres Aptérygotes ont subsisté des fragments de dissépinements. Chez eux et les Ptérygotes des muscles relient une furca à la furca suivante, la furca à une spina, ou une spina à la suivante. Les Japygides ne possèdent qu'une très grêle liaison entre une spina à la suivante. Les Japygides ne possèdent qu'une très grêle liaison entre une spina et la furca suivante (17, 25) que je n'avais pas repérée chez *Oncojapyx* (1974, p. 110).

Les très nombreux sterno-notaux et endosterno-notaux, dont plusieurs sont bisegmentaires, de *Lepisma* et du Machilide ont très peu d'homologues, tous intrasegmentaires, chez le Japygide : celui-ci par contre possède des obliques (63, 65 et 67) sans équivalents chez les deux autres Aptérygotes mais est dépourvu de spino-notaux postérieurs tels les 83 et 90 de *Lepisma* (1953, fig. 1).

Dans la région sterno-pleurale à la base de la patte *Heterojapyx* possède un peu moins d'éléments que *Lepisma* mais un peu plus que le Machilide. L'homologation de beaucoup d'entre eux est possible entre ces trois Aptérygotes. *Heterojapyx*, comme *Lepisma*, ne possède pas de coxo-notaux dans le secteur épisternal, mais seulement dans le secteur épiméral : ceci est probablement en relation avec une même orientation de la coxa très aplatie. Contrairement aux deux autres Aptérygotes et à beaucoup de Ptérygotes *Heterojapyx* est dépourvu de trochantéro-notaux, de trochantéro-pleuraux et de coxo-pleuraux : en ceci il ressemble au Chilopode *Lithobius* (BARLET, 1972, p. 100) dont il a la même démarche mais plus lente. Comme aucun des Aptérygotes étudiés *Heterojapyx* ne possède pas les puis-

sants sterno-notaux si fréquents dans les méso- et métathorax des Ptérygotes (voir p. ex. les 83-84 et 113 de *Dissosteira* : SNODGRASS, 1929, fig. 34).

Les coxo- (endo) sternaux d'*Heterojapyx* ne sont pas homologues à ceux des deux autres Aptérygotes. Ceux-ci possèdent des muscles unissant une spina à la coxa suivante : le Japygide en est dépourvu.

Après la comparaison des musculatures des trois types d'Aptérygotes il est naturel de chercher à comparer celle d'un Japygide à celle d'un Chilopode non Scutigéromorphe. Cette recherche a été réalisée précédemment (BARLET, 1974, pp. 112-113, 131) pour aboutir à la conclusion que malgré les apparences le plan d'organisation de la musculature est très différent dans les deux Arthropodes et n'implique aucune relation phylétique.

Plus intéressantes sont les relations qu'on peut établir entre les localisations des stigmates des Japygides et de ceux des Chilopodes. Elles ont été fréquemment évoquées (voir résumé dans BARLET, 1974, pp. 128-129). Dans le présent travail nous analyserons leur musculature et leur innervation. Chez *Heterojapyx* il n'y a pas de muscles intrinsèques des stigmates. D'après BOUDREAUX (1978, p. 138) un appareil de fermeture n'existe que chez les Insectes supérieurs et à l'origine les stigmates étaient simples et ouverts en permanence. De fait, je n'ai décelé chez le Machilide qu'un très délicat muscle extrinsèque du premier stigmate (BARLET, 1967, p. 134 et fig. 1) ainsi que chez *Campodea* (CARPENTIER et BARLET, 1951, fig. 2 et p. 5). Chez les Japygides, les régions pleurales étant molles on peut admettre que la fermeture des stigmates est provoquée par la contraction de certains muscles extrinsèques. Ainsi, j'avais déjà nommé muscle stigmatique le 77 d'*Oncojapyx* qui est l'équivalent du prothoracique 54 d'*Heterojapyx* innervé à partir de la quatrième racine (figs. 2 et 3). Pour le stigmate intersegmentaire *st 3* je ne vois aucune action musculaire directe; il reçoit un nerf à partir de la racine I métathoracique (fig. 5). Quant aux stigmates supra-pleuraux *st 2* et *st 4* leur fermeture est probablement provoquée par quelques fibres se détachant d'un dorso-ventral et fixées par dessus le stigmate (fig. 4 : 118 b - même dispositif, non représenté, au mésothorax : fig. 3).

Chez les Chilopodes, malgré leur localisation un peu plus postérieure, les stigmates sont intrasegmentaires comme le montrent les figures très détaillées de RILLING consacrées à *Lithobius* (1960, fig. 6, 8a, b, c). Ils sont dépourvus de muscles intrinsèques comme chez tous les Chilopodes étudiés par FÜLLER (1960, p. 143, n° 7). Chez *Lithobius* (fig. 8a) dans un groupe de quatre muscles stigmatiques (16a, b, c, d) deux sont fixés sur le péritrème. Les mêmes muscles existent dans les segments dépourvus de stigmates comme cela s'observe aussi au mésothorax de *Ctenolepisma* (CARPENTIER et BARLET, 1951, fig. 1) et de *Lepisma* (BARLET, 1954, fig. 2 : 202, 203 et p. 319.). Dans les deux cas, chez *Lithobius* ils sont innervés à partir d'une racine n° 6 et le péritrème, là où il existe, est innervé à partir d'une racine n° 7 (fig. 13). Dans le thorax d'*Heterojapyx* le péritrème des supra-pleuraux *st 2* et *st 4* reçoit un nerf sensoriel à partir de la racine II (figs. 3, 4, 5) et le stigmate intersegmentaire *st 3* à partir de la racine I du métathorax

(fig. 5). L'innervation des régions stigmatiques du Japygide est donc très différente de celle du Chilopode, les nerfs n'étant pas homologues.

Enfin, comparons la musculature thoracique du japygide à celle des Ptérygotes. En ce qui concerne la longitudinale dorsale il n'y a aucune remarque spéciale à faire. La longitudinale ventrale est plus riche que celle des Ptérygotes adultes mais évoque celle de certaines larves; Nous avons noté plus haut les différentes catégories de muscles présents chez les Ptérygotes et qui manquent chez *Heterojapyx*. Celui-ci possède comme eux des trochantino-notaux, des coxo-notaux épiméraux, des coxo-sternaux et des coxofurcaux. Par contre la musculature de ses pleures comporte beaucoup moins d'éléments. Dans l'ensemble *Heterojapyx* est assez bien plus pauvre que les Ptérygotes, surtout les inférieurs.

Une remarque concerne les grands obliques 63, 67 et 73 (abdomen). Ils sont homologues à ceux qui, chez les machilides (BARLET, 1948 et 1967) et *Lepisma* (BARLET, 1953), sont insérés sur des restes ventraux de dissépiments. A leur propos, je disais (1948, pp. 539-540) que de tels muscles absents chez les Ptérygotes adultes et n'existant que chez les Aptérygotes pourraient être en relation avec l'aptérisme originel de ces derniers. Je signalais aussi que je ne les connaissais pas même chez une larve de Ptérygote. Depuis lors, j'en ai observé non seulement dans l'abdomen, mais aussi dans le thorax d'une larve de Trichoptère (1979), de *Panorpa* (1981) et de Tenthède (1980). La larve d'abeille en possède également (SNODGRASS, 1931, fig. 19 : *li*).

Une dernière remarque : le Japygide est dépourvu des longs muscles paranotaux de *Lepisma* en lesquels il est possible de voir une confirmation de la théorie paranotale de l'origine de l'aile (5).

## Deuxième partie : LA MUSCULATURE ABDOMINALE

### DESCRIPTION

Chez les Insectes, le premier segment abdominal est souvent plus ou moins différent des segments suivants par l'un ou l'autre caractère. Ce n'est pas le cas chez *Heterojapyx*.

La musculature du premier segment abdominal est plus riche en éléments que celle d'un segment thoracique, surtout dans les régions ventrale et pleurale. J'y compte une soixantaine de paires, qui ne seront pas toutes étudiées ici. Chez *Heterojapyx gallardi* SNODGRASS (1931, fig. 24 et p. 59) en repère une quarantaine de paires dans le sixième segment. A plusieurs reprises, il trouve que cette musculature est très complexe; il ne l'a pas figurée totalement. On peut s'étonner de ce qu'il trouve (p. 59) sa dissection pas particulièrement difficile.

(5) Voir p. ex. opinion de Dennis LESTON dans *The origin of flight in Insects*, Proc. R. Ent. Soc. lond., series C : Journal of Meetings, vol. 28, 1963, 23-32.

Dans le présent travail, je ne m'intéresserai qu'aux muscles de la région sterno-pleurale et à certains éléments ventraux : ils permettront peut-être de délimiter la région basale du membre régressé (ou non développé ?).

La musculature longitudinale dorsale, non figurée, comporte six éléments dont l'un tapisse tout l'avant du notum; dans l'ensemble ils sont plus puissants que leurs correspondants, moins nombreux, des deux segments thoraciques précédents. Comme exemple, dans la fig. 4 est silhouetté le puissant muscle oblique 9 homologue au mésothoracique 5 et au métathoracique 8 bien moins développés.

Dans la musculature somatique dorso-ventrale le long oblique 73 et l'oblique antérieur 74 sont visiblement homologues aux 67 et 72 du métathorax. Le 75 est constitué supérieurement de deux faisceaux qui fusionnent vers le bas; il est innervé à partir de la racine I du ganglion abdominal. Il est difficile à dénommer : je ne l'homologue à aucun des muscles thoraciques et son insertion peut porter aussi bien sur une région purement sternale que sur une « coxale ».

La musculature ventrale est constituée de trois couches. La plus inférieure, non représentée, comprend de très nombreux petits muscles, souvent entrecoisés et partiellement dégénérés (6), qui relie la partie postérieure médiane de la plaque sternale aux deux plus inférieurs des replis de la membrane unissant les premier et deuxième urosternites (BARLET, 1986 c, p. 95). Certains de ces muscles ont probablement une relation avec le système glandulaire médian (non représenté). Sur le bord postérieur du sternite, tout contre le style *sy*, s'ouvre la vésicule exsertile *ve* (fig. 5) dont la description chez *Dipljapyx* par PAGES (1951, pp. 29-31, fig. 23) est aussi valable pour *Heterojapyx*. Le mince muscle tendinisé *v* inséré sur cette vésicule est inclus dans la masse des courts éléments dont question plus haut. ceux-ci n'ont pas été figurés non plus par SNODGRASS chez *Heterojapyx gallardi*.

Les couches inférieure et moyenne sont fort semblables à ce qui s'observe dans l'abdomen de différents Ptérygotes (FORD : 1928 - MAKI : 1935, fig. 21 - LA GRECA : 1938, fig. 22, ST - ST - 1949, fig. 10).

Les couches supérieure et moyenne comportent des éléments longs et de plus courts dont certains vont être analysés ci-après.

32. - Ce très grêle élément relie la spina métathoracique à l'endosternite *ed* (figs. 4 et 5). Par son extrémité antérieure, il est visiblement homologue au mésothoracique 17 et au métathoracique 25 mais leurs extrémités postérieures sont fixées sur le bas de la furca suivante, endosternite auquel il est difficile d'homologuer l'endosternite abdominal *ed* (7) situé sur la limite intersegmentaire (BARLET, 1988 c, p. 95). Je n'ai pu repérer l'innervation de ce muscle.

33. - Il relie l'extrémité de la spina métathoracique à la partie postéro-latérale de la plaque sternale métathoracique.

Je n'ai pas vu d'homologues dans les segments précédents. Il semble bien appartenir au segment abdominal : il est innervé à partir de la branche A (= racine II) de la racine II + III du ganglion abdominal.

34. - Cette bandelette relie l'ourlet antérieur de l'intersternite *is* à la base de l'endosternite *ed*.

35. - Cette large et épaisse bande relie le bord postéro-latéral de la plaque métasternale à l'endosternite *ed*.

36. - De même aspect que le précédent ce muscle relie le bord antéro-latéral de l'endosternite au bord postérieur du présternite *pr* du deuxième segment abdominal, du moins par ses fibres supérieures; les plus inférieures sont fixées sur l'apodème *li* (BARLET, 1988 c, fig. 1) que je considère comme marquant la limite segmentaire. Certaines fibres sont aussi insérées sur la base de l'endosternite *ed*.

37. - Plus court que les précédents, c'est le premier d'une série de muscles contenus totalement dans le segment. Attaché vers le milieu de l'urosternite il est inséré postérieurement sur la base de l'endosternite *ed*.

38. - Ce puissant élément comporte deux faisceaux insérés postérieurement sur l'angle antéro-externe du présternite *pr* du deuxième segment abdominal. Ils sont fixés près de la ligne médiane sous le ganglion G 4. Dans les figs. 4 et 5 cette attache a été reportée, pour plus de clarté, un peu plus distalement.

39. - Ce muscle peu puissant est attaché sur le bord latéral de la plaque sternale, sous la région « épimérale » pleurale. En passant sous le muscle précédent, il s'insère sur la base de l'endosternite *ed*.

40. - Ce faible élément est inséré postérieurement sur l'endosternite *ed*.

41. - Egalement faible, cet élément fait partie de la couche inférieure des plus courts muscles non figurés. Il est inséré sous la membrane intersegmentaire à proximité de la vésicule exsertile *ve*.

42 et 43. - Ces deux éléments sont particuliers : leurs attaches et insertions sont toutes deux sur la plaque sternale. De ce fait, ils présentent un intérêt théorique : la région distale du sternum n'a pas la même origine que la région plus médiane et provient probablement de la partie basale (ou coxale ?) du membre régressé ou peut être aussi de la partie basale du pleuron. Ces muscles ne sont malheureusement pas homologues à l'un ou l'autre des éléments thoraciques.

44. - Ce très court muscle inséré sur le style, ou télopodite, est tout ce qui resterait de la riche musculature intrinsèque d'une coxa de membre complet. Il est innervé à partir de la branche B que j'assimile à la racine III des segments thoraciques; le nerf du 44 serait le reste du nerf crural. Chez *Heterojapyx gallardi* SNODGRASS (1931, fig. 24 D) a vu deux muscles du style. Dans ses différents dessins de styles des Japygides PAGES (1951) n'en figure qu'un; l'auteur décrit minutieusement (pp. 29 et 65) le style et son mécanisme chez *Dipljapyx humberti* (fig. 61).

La musculature de la région sterno-pleurale paraît plus riche que celle des segments thoraciques et comporte de nombreux petits éléments accrochés sur les diffé-

(6) BIRKET-SMITH (1974, p. 14) trouve les muscles des styles abdominaux d'un *Machilide* dans le même état sauf dans les trois derniers segments.

(7) Nommé processus unciforme *pu* par PAGES (1951, p. 4) chez *Dinjapyx* et les Japygides.

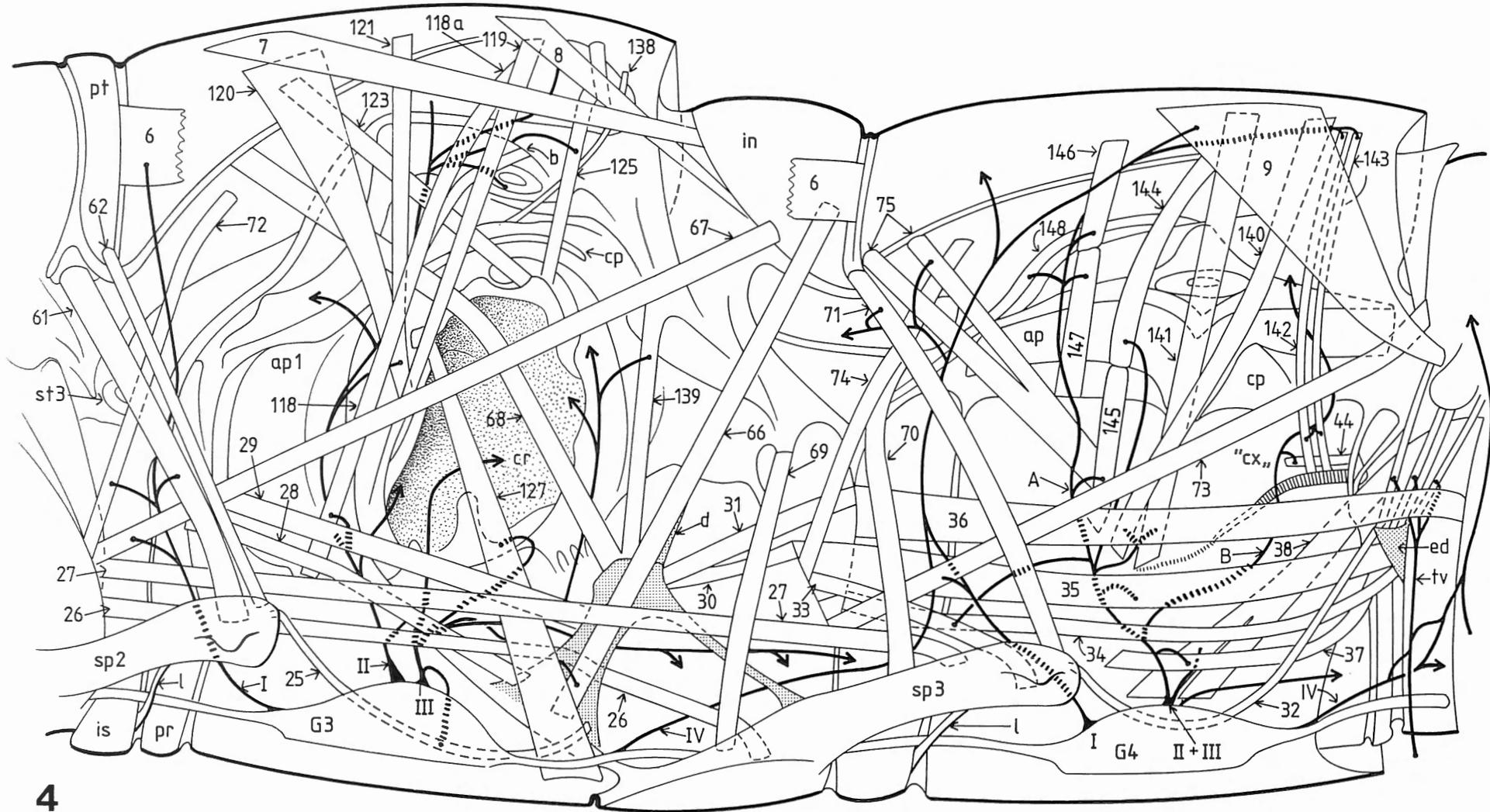


Fig. 4. — Moitié droite du métathorax et du premier segment abdominal. Musculature somatique et partiellement de la région pleuro-sternale.

- rents replis pleuraux. Seuls les 140 à 143 relient directement la plaque sternale au notum. A partir du 149 les muscles sont visibles sur la fig. 5.
- 140 (fig. 4). - Son insertion pourrait marquer la limite antérieure entre le coxite « *cx* » et une portion réellement sternale. Son attache notale est fort postérieure et évoque celle du trochantino-notal métathoracique 119 mais son insertion rappelle celle du 118.
- 141 (fig. 4). - Son insertion contre le prolongement de l'apodème du style évoque aussi celle du trochantino-notal métathoracique 119. Il est difficile de décider lequel des 140 et 141 est vraiment homologue à un trochantino-notal. Leur innervation par leurs bases est semblable à celle des 118 et 119 métathoraciques.
- 142 et 143 (fig. 4). - Ces deux éléments semblables et parallèles correspondent probablement à certains muscles coxo-notaux postérieurs des segments thoraciques, à ceux qui sont innervés à leur base à partir de la racine III et à leur sommet à partir de la racine II, comme le sont aussi les abdominaux 142 et 143. Leurs insertions sont situées contre la face distale de l'apodème du style.
- 144 et 145. - Ces deux éléments paraissent à première vue provenir de la subdivision d'un muscle unique. Ils sont cependant innervés individuellement (fig. 4). Le premier étant catapleuro-notal et le second, sternocatapleural, je ne leur vois aucun homologue thoracique.
146. - Reliant la crête paranotale au notum il pourrait être homologue au 135 ou 136 du métathorax.
147. - Il relie le bord inférieur de la catapleure à la crête paranotale. Je ne lui trouve pas d'homologue thoracique. Comme les précédents 144 et 145 les 146 et 147 paraissent provenir de la subdivision d'un muscle unique.
148. - Ce long muscle est particulier. Son extrémité antérieure est fixée sur l'interpleurite intersegmentaire *ip* 2. Il épouse le trajet sinueux de la crête paranotale. Son extrémité supérieure m'a paru être fixée sur la face externe du sommet de la crête pleuro-paranotale. Un muscle similaire existe au métathorax mais dont je n'ai pu vérifier les deux attaches (fig. 5, sans notation). Je n'ai vu aucun muscle semblable chez les autres insectes; il existe peut-être dans certaines larves.
- 149 et 150 (fig. 5). - Encore deux éléments, très grêles, mis bout à bout. Le premier est attaché supérieurement sur la limite entre catapleure et anapleure. Il est inséré sur une région qui pourrait avoir été coxale. Dans le thorax d'*Heterojapyx* il n'y a aucun coxo-pleural, contrairement à beaucoup d'insectes qui en possèdent. Le 150 est attaché sur le rebord supérieur du sclérite stigmatifère.
- 151 (fig. 5). - Il relie directement la base du sclérite stigmatifère à la région « coxale ».
- 152 (fig. 5). - Il relie la pointe inférieure médiane de la catapleure à la région « coxale ».
- 153 et 154. - Ces très grêles stigmatiques notaux sont insérés très près de l'orifice respiratoire. Ils n'ont aucun équivalent dans les mésothorax et métathorax.
155. - Pleuro-notal médian. Inséré sur le sommet de la pleure, au-dessus du sclérite stigmatifère, il n'a pas d'équivalent au thorax.
- 156, 157 et 158. - De ces trois éléments mis bout à bout je n'ai pas pu repérer l'innervation. Le 156 est inséré sur la crête paranotale; les deux autres sont fixés sur les limites des arcs pleuraux.
- 159 et 160. - Premier et second catapleuro-notaux « épiméraux ». Sans être sérialelement homologues aux 137 et 138 du métathorax, ils dérivent vraisemblablement d'une strate similaire.
161. - C'est le plus postérieur des muscles qui suspendent la crête paranotale au notum.
162. - Anapleuro-notal postérieur.
163. - Dans le prolongement du précédent, il relie le bord supérieur de l'anapleure à l'apodème du style, un peu postérieurement aux 142 et 143 (fig. 4).
164. - Dans le prolongement du catapleuro-notal 160, il est inséré contre l'apodème du style, plus postérieurement que tous les autres (142, 143, 163).
165. - Dans le prolongement de la triade pleuro-notale 156-157-158 ce mince élément relie le sommet de la catapleure à l'angle antérieur du présternite du deuxième segment abdominal.
166. - Il relie le bord supérieur de l'arrière de l'anapleure au présternite du segment suivant.

#### CONSIDÉRATIONS SUR LA MUSCULATURE ABDOMINALE

Voyons tout d'abord ce que dit SNODGRASS (1931, pp. 58-59 et 63) à propos de celle du sixième segment abdominal d'*Heterojapyx gallardi*. Il trouve que si la musculature abdominale de *Campodea* (d'après GRASSI, 1889) présente le même plan fondamental que celle des Ptérygotes, par contre celle des Japygides est extrêmement intriquée et compliquée par la présence de nombreux muscles qui ne semblent pas avoir de relation avec des éléments contenus dans une musculature de type simple. Celle d'*Heterojapyx* si complexe et si fortement développée, qui n'est probablement caractéristique que des Japygides, ne contient aucun élément qui puisse suggérer qu'elle représente le plan primitif de la musculature des Insectes. Par sa complexité elle évoque celle d'une chenille mais dans les deux cas, il s'agit d'un haut degré de spécialisation adaptative différente. SNODGRASS écrit encore que dans les méso- et métathorax la musculature (qu'il ne décrit pas) est tout à fait complexe et totalement différente dans plusieurs détails que celle de l'abdomen, et plus diversifiée par la présence des muscles des membres.

D'après ce qui a été décrit et analysé dans le présent travail et si nous consultons les figs. 4 et 5, qui ne contiennent pas tous les muscles ventraux abdominaux, il apparaît que réellement l'abdomen est plus riche qu'un segment thoracique. Le plus grand nombre de muscles ventraux me paraît un caractère primitif. Il en est de même en ce qui concerne ceux en relation avec toute la surface pleurale. Curieusement certains donnent l'impression d'avoir fait partie d'une strate originellement accolée à cette surface et qui se serait morcelée secondairement.

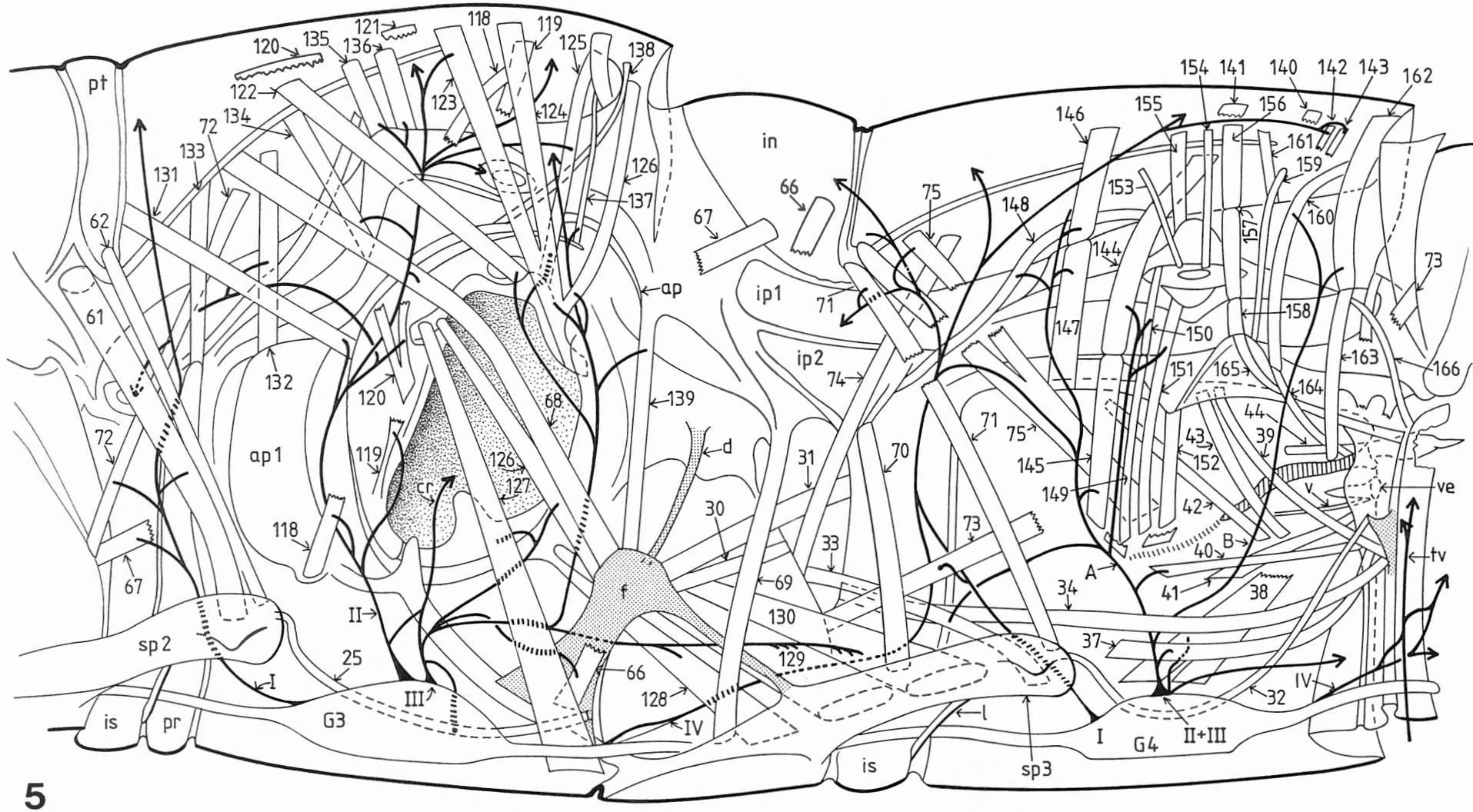


Fig. 5. – Moitié droite du métathorax et du premier segment abdominal. Musculature appendiculaire du métathorax et des régions pleuro-sternales.

Parmi les éléments pleuraux, certains ont des rapports avec la région stigmatifère : le catapleural 150, le sternal 151 (le 28 de SNODGRASS, fig. 24 D) et les deux notaux 153 et 154. Rappelons que les stigmates thoraciques suprapleuraux *st 2* et *st.*, si semblables en forme et en localisation au stigmate abdominal *st 5* (1988 c, fig. 2), sont dépourvus de muscles agissant directement sur eux. On est tenté de considérer cette absence comme secondaire. C'est la même situation pour les stigmates abdominaux de *Lepisma* (BIRKET-SMITH, 1974, p. 36) et des Machilides (BITSCH, 1973, p. 175 et p. 193) qui, par leur localisation, correspondent aux stigmates supra pleuraux du thorax des Japygides. Chez *Heterojapyx*, je n'ai pu repérer l'innervation du péri-trème abdominal mais les deux muscles 150 et 151 sont innervés à partir de la branche A qui est homologue à la racine thoracique II dont dérive le nerf du stigmate suprapleural. Le 151 évoque, sans lui être homologue, le stigmatico-sternal de l'abdomen de *Gryllotalpa* (LA GRECA, 1938, fig. 21 C). Un muscle similaire existe dans la larve d'abeille (SNODGRASS, 1931, fig. 19).

La musculature extrinsèque d'un membre thoracique d'*Heterojapyx* comporte sept dorso-ventraux (trochantinaux ou coxaux) et quatre coxo- (endo) sternaux. De ces derniers, rien d'équivalent n'a été retrouvé avec certitude dans l'abdomen bien qu'on puisse penser, avec grande prudence, que les 42 et 43 ont peut-être fait partie du même groupe. Par contre, parmi les dorso-ventraux abdominaux, au moins quatre (140 à 143) sont certainement homologues à des éléments appendiculaires thoraciques (voir leur description). Peut-être aussi l'ensemble 144-145 équivaut-il au métathoracique 118 (mésothorax : 96) : les attaches, insertion et innervation ne s'y opposent pas, sans oublier que certaines fibres du 118 sont accrochées à la pleure, fibres qui pourraient correspondre dans l'abdomen aux 149-150.

La musculature sterno-pleurale et pleuro-notale de l'abdomen d'*Heterojapyx* se révèle beaucoup plus différenciée et plus riche en éléments que celle des Ptérygotes qui nous est connue par quelques travaux (SPEYER : 1922 - FORD : 1928 - SNODGRASS : 1931 - MAKI : 1935, 1936, 1938 - LA GRECA : 1938, 1939 - MARQUARDT : 1939 - WALKER : 1949).

La même conclusion découle de la comparaison avec ce qui nous est connu de la musculature abdominale d'Aptérygotes : chez les Machilides (MAKI : 1938, fig. 1 - BITSCH : 1973, fig. 8 - BIRKET-SMITH : 1974, fig. 3), chez *Lepisma* (MAKI, 1938, fig. 2 - BARLET : 1954, figs. 1 et 2 - BIRKET-SMITH : 1974, figs. 22 et 23) et chez un Campodé (MAKI : 1938, fig. 3 - MANTON : 1972, figs. 12 et 13). Que les figures soient très schématiques ou très réalistes, il apparaît que ces Aptérygotes (8) ne possèdent qu'au maximum six (paires de) muscles dans les régions citées : c'est vraiment peu par rapport aux Japygides.

### Troisième partie : LE SYSTÈME NERVEUX

Au cours de la description de la musculature il a été souvent fait allusion à l'un ou l'autre nerf. Maintenant il convient d'examiner le système nerveux dans son ensemble. Malgré plusieurs lacunes dues surtout au manque de matériel en quantité suffisante, la présente esquisse du système nerveux permet cependant d'émettre quelques remarques et des considérations générales.

Tout d'abord, il faut signaler que dans la chaîne ganglionnaire ventrale d'*Heterojapyx* les connectifs gauches et droits sont fusionnés (9) et ne s'écartent, dans le thorax, que pour encadrer la petite spina labiale (figs. 1 A et 1 B) et les trois énormes spinas suivantes. Chez les autres Insectes, les connectifs sont généralement séparés. Chez eux également existe un nerf médian (ou sympathique) reliant les ganglions successifs sauf dans les mésothorax et métathorax lorsque ces segments sont dotés de spinas développées : dans ce cas le nerf médian après avoir quitté le ganglion se subdivise postérieurement en deux nerfs qui, généralement, se rendent dans la région des stigmates, que ceux-ci soient segmentaires postérieures ou intersegmentaires (voir p. ex. *Perla* : WITTIG, 1955, fig. 12, I Ntr, II Ntr). Chez *Heterojapyx* je n'ai pas vu de nerf médian : cette absence est probablement due à la fusion des connectifs et est certainement secondaire car chez un Machilide, plus archaïque, le nerf médian existe tout le long de la chaîne thoracique et abdominale (OUDEMANS, 1887 - BIRKET-SMITH, 1974, p. 10). Pour WEBER (1938, fig. 54 et p. 70) c'est surtout dans l'abdomen que ce nerf est complet, ce que j'attribue à l'absence de spinas dans ce tagme. Le nerf médian n'existe pas dans l'abdomen de *Lepisma* (BIRKET-SMITH, 1974, p. 39) dont les connectifs sont épais et jointifs. Chez les autres insectes, dans les segments thoraciques où le nerf médian est continu, c'est le nerf transversal branché sur lui qui se rend habituellement vers les stigmates (voir p. ex. chez divers Orthoptéroïdes : NESBITT, 1941, figs. 31 et 39) - MARQUARDT, 1939, figs. 1, 2, 4 : nt).

Chez *Heterojapyx* il n'y a pas de nerf transversal dans le thorax. On en trouve un sur la limite entre le métathorax et le premier segment abdominal (figs. 4 et 5 : tv). En l'absence de nerf médian, il est raccordé à la quatrième racine IV, ou nerf récurrent, issue du connectif. Son extrémité distale innerve un groupe de muscles « intersegmentaires » reliant la base du tergite du deuxième segment abdominal à l'angle postéro-externe du sternum du premier urite : ceci est tout à fait comparable à ce qu'on observe chez le Névroptère *Chauliodes* (MAKI, 1936, fig. 50 : n° 219) et chez *Carausius* (MARQUARDT, 1939, fig. 2) où l'on trouve à cet endroit un stigmate intersegmentaire absent chez *Heterojapyx*.

Abordons maintenant l'examen des principales racines nerveuses en commençant d'abord par les mésothorax et métathorax. Comme le montrent les figures, la structure du

(8) Je n'ai pas tenu compte des travaux sur les Collembolles et les Protoures.

(9) Ceci n'est pas représenté sur les figures.

système nerveux est la même dans les deux segments. Du ganglion partent trois racines. La première, I, se dirige vers la région intersegmentaire antérieure, innerve quelques muscles somatiques latéraux et fusionne avec la racine IV du segment précédent avec laquelle elle innerve les muscles longitudinaux dorsaux. C'est parfois une dérivation du nerf I métathoracique qui innerve, chez d'autres Insectes, le deuxième stigmate, équivalent au troisième d'*Heterojapyx* (voir *Locusta* : CAMPBELL, 1961, fig. 6, nerf 6 et p. 417). La deuxième racine, II, innerve surtout les muscles de la région coxo-pleuro-notale qu'on pourrait qualifier d'« épisternale ». Elle se prolonge vers les muscles longitudinaux dorsaux tout en émettant une branche vers le périthème du stigmate suprapleural et une autre branche vers un muscle coxo-notal du secteur « épiméral » (103-125) : ceci est comparable à ce qu'on observe chez un Machilide (BARLET, 1987, fig. 1 : 1<sub>3</sub> et 102) et chez les Ptérygotes, p. ex. chez *Chauliodes* (MAKI, 1936, fig. 56 : II b 3 iii et n° 167).

La base de la racine II présente une anastomose avec la troisième racine III. Celle-ci émet trois branches principales : d'abord le nerf crural *cr* qui innerve la patte, une deuxième vers tous les muscles dorso-ventraux « épiméraux » et une troisième vers les puissants coxo-spinaux (106, 107, 108 - 128, 129, 130). Cette troisième racine innerve aussi tous les muscles longitudinaux ventraux contenus dans le segment ainsi que le furco-notal oblique postérieur (58-66).

Une quatrième racine, IV, ou nerf récurrent, sort du connectif reliant un ganglion au suivant. Elle se dirige postérieurement vers la région « intersegmentaire » où elle fusionne avec la première racine I du segment suivant après avoir innervé des éléments transversaux reliant la spina latérale (59, 60 - 69 ?, 70 ?). C'est probablement par une dérivation de la racine IV que sont innervés la stigmate prothoracique et le troisième (intersegmentaire) comme cela se présente chez d'autres insectes, parfois concurrentement avec une dérivation, du nerf médian : p. ex. chez *Perla* (WITTIG, 1955, fig. 12 : II N 8 et II N tr), chez *Chauliodes* (MAKI, 1936, fig. 50 : I a 2).

Au mésothorax (figs. 2 et 3), un nerf *os* quitte la racine I et se termine sous le repli entre le présternite et le basisternite : je suppose qu'il aboutit dans un organe de sens. Dans le prothorax de la larve de *Tenebrio* (JÖSTING, 1942, fig. 22a) un nerf sensitif identique part de la racine I).

Le système nerveux du prothorax (figs. 1 B, 2 et 3) diffère dans sa partie antérieure de celui des deux autres segments. D'après ce que nous a montré au fur et à mesure l'innervation des muscles, la première racine I + II correspond par sa branche postérieure B à la deuxième des deux segments suivants alors que sa branche antérieure A, qui pénètre dans l'arrière de la capsule céphalique, n'a pas d'équivalent reconnaissable dans les mésothorax et métathorax : elle n'est pas homologue à la racine I de ces derniers. Un détail curieux cependant : un nerf issu de sa base (fig. 3 : *os*) se rend dans le repli entre le labium et le présternite prothoracique, de la même manière que le nerf *os* issu de la racine I du mésothorax ; il a probablement une fonction similaire. La branche A innerve tous les muscles bisegmentaires dorso-ventraux céphalo-sternaux du prothorax.

Les racines III et IV du prothorax ne diffèrent pas de leurs homologues suivantes.

De la partie postérieure du ganglion sous-oesophagien Gs (fig. 1 A) sort une racine *rp* qui paraît correspondre partiellement à la racine III des ganglions suivants, en innervant la partie antérieure (labiale ?) des muscles longitudinaux ventraux bisegmentaires, et partiellement aussi à la racine IV en innervant la partie antérieure (labiale ?) des muscles longitudinaux dorsaux. Elle innerve également deux obliques prothoraco-labiaux, les 45 et 50. A première vue ce dernier, dans sa traversée du prothorax (fig. 2), paraît homologue aux mésothoracique 63 et métathoracique 67 : mais ceux-ci sont innervés par la racine I. Contrairement à ce qu'on voit dans les segments suivants, je n'ai pas observé de liaison entre ce nerf récurrent *rp* et la racine antérieure I prothoracique.

Pour comparer le système nerveux du premier segment abdominal d'*Heterojapyx* à celui d'Insectes Ptérygotes je ne dispose que des travaux de MAKI (1936, fig. 50), de MARQUARDT (1939) et de SCHMITT (1954, 1959). Le très remarquable travail de BIRKET-SMITH (1974), qui malheureusement ignore nos recherches, me permettra une comparaison avec le système nerveux abdominal de *Lepisma* et d'un Machilide.

Chez *Heterojapyx*, racine I fusionne à un certain niveau avec la racine IV métathoracique, tout comme cela se réalise dans les segments précédents. Elle innerve le grand oblique 73 homologue au métathoracique 67, le spino-notal 71, les obliques abdominaux, puis les longitudinaux dorsaux. Vraisemblablement, elle sert aussi le 74. Elle présente une caractéristique très intéressante : elle aboutit dans le sommet de deux éléments sterno-notaux tout à fait postérieurs, les 142 et 143, que j'assimile aux coxo-notaux postérieurs « épiméraux » des mésothorax et métathorax (101, 102-123, 124, 125) dont l'extrémité dorsale est, elle, innervée par la racine « épisternale » II.

La racine suivante est notée II + III car visiblement sa branche antérieure A correspond à la racine II des deux derniers segments thoraciques et sa branche B à leur racine III. La branche A dessert les muscles d'une région qu'on pourrait qualifier d'« épisternale » et la branche B, ceux d'une région « épimérale ». Les deux émettent des ramifications vers les différents muscles ventraux comme c'est le cas dans les segments thoraciques. La branche A, ou racine II, innerve la base des sterno-notaux 140 et 141 : l'un des deux pourrait être homologue au trochantino-notal des mésothorax (97) et métathorax (119) ; il semble bien que ce soit le 140 dont l'attache notale est proche de celles des 142 et 143 que j'ai des raisons d'homologuer aux coxo-notaux postérieurs des segments thoraciques. Je n'ai pas trouvé le nerf de la région stigmatifère : il provient probablement de la branche A comme aux segments précédents. La branche B, ou racine III, donne l'occasion de deux remarques intéressantes. D'abord elle innerve la base des sterno-notaux 142 et 143 insérés contre le côté distal de l'apodème du style : cette innervation est comparable à celle des coxo-notaux postérieurs des segments thoraciques auxquels j'homologue en partie pour cette raison, ces muscles abdominaux. La seconde remarque concerne le muscle

du style 44 : il reçoit, de la branche B ou racine III, un nerf qui pourrait être tout ce qui reste du puissant nerf crural issu de la racine III des pattes complètes.

La racine IV sortie du connectif postérieur au ganglion G4 est tout à fait comparable à celle des segments thoraciques et fusionne avec la racine I du deuxième urite.

Le système nerveux abdominal ne diffère donc pas essentiellement de celui du thorax.

#### Quatrième partie : CONSIDÉRATIONS AU SUJET DU SEGMENT ABDOMINAL DES APTÉRYGOTES

Il ne s'agira ici que des segments pré-génitaux.

Les plaques ventrales si particulières de l'abdomen des Machilides ont donné lieu à bon nombre d'interprétations quant à leur composition possible. BITSCH (1979, pp. 338 à 340) résume les opinions des auteurs les plus récents. Pour SMITH (1970, figs. 3 et 4) l'aire latérale du « coxite » parfois individualisée, serait un reste de la subcoxa, c.-à-d. de la région pleurale. Pour BIRKET-SMITH (1974, pp. 39-40) la suture en Y s'est formée secondairement et ne correspond pas à une limite sternale; les vésicules dites coxales n'auraient pas de relation avec la base d'un membre disparu. Personnellement, je suis frappé par la ressemblance, peut-être bien superficielle mais présentant quand même un intérêt morphologique, entre le dessin général d'une plaque ventrale abdominale d'un Machilide et la région sternale mésothoracique et métathoracique du Lépismatide *Acrotelsa* (BARLET, 1988 a, fig. 1) : la grande aire triangulaire médiane est le basisternum et les deux lobes latéraux *lb* qui se rejoignent médialement sont des expansions postérieures du furcisternite *fs* en relation lui-même avec l'arc catapleural. Ce sont les lieux d'implantations des différents piliers de l'endosternite (*h*, *f*, *e*) qui amènent à cette conclusion. La patte est toujours distale par rapport à l'endosternite. Je pense que dans le sternum abdominal d'un Machilide, la portion latérale par rapport à l'endosternite équivaut presque totalement à la coxa du membre régressé et la portion plus interne à une partie du sternum. Malheureusement la musculature qui est fort pauvre n'est pas très explicite. La musculature abdominale plus riche d'*Heterojapyx* peut nous éclairer bien que, comme le remarque PAGES (1951, p. 334), la plaque ventrale des Diplures ne montre jamais de limite entre sternite (s. str.) et coxites, contrairement aux Machilides.

Chez *Heterojapyx*, quelques muscles ventraux (fig. 5 : 42, 43) suggèrent que la partie la plus latérale du « coxite » pourrait provenir de la portion la plus inférieure de l'arc catapleural. D'autres muscles (fig. 4 : 140 à 143) homologues à des muscles appendiculaires du thorax montrent que la plus grande partie du « coxite » correspond à une coxa dont le cadre postéro-interne est représenté par l'apodème du style et son prolongement. L'aire sternale comprise entre les apodèmes des deux styles d'un même segment est originellement sternale, ce que confirme la riche musculature ventrale. La vésicule exsertile n'aurait donc aucune

relation avec une ancienne coxa, pas davantage que les vésicules exsertiles médianes de certaines larves de Ptérygotes (BARLET, 1982, 1986). Ces vésicules et celles des Aptérygotes pourraient être simplement des expansions d'un système glandulaire médian, conclusion à laquelle j'aboutissais (BARLET, 1982, p. 241) à la suite d'observations de BIRKET-SMITH (ibid., p. 238). A ce propos, le Japygide est bien intéressant : tout le bord postérieur médian d'un sternum abdominal est doté d'un système glandulaire décrit avec précision par PAGES (1951, pp. 37-38).

Ainsi, la structure de la région ventrale abdominale d'*Heterojapyx* nous éclaire quant à la composition de celle des Machilides qu'avait soupçonnée BIRKET-SMITH.

Le segment abdominal des Machilides est pauvre en muscles de la région sterno-pleurale qui évoqueraient d'anciens appendiculaires. Le premier urosternite d'*Heterojapyx* en possède indubitablement. Il en est de même chez *Lepisma*. Son premier segment est apode contrairement à celui d'*Heterojapyx* et sa plaque sternale ne montre aucune subdivision permettant de circonscrire l'emplacement présumé d'un membre disparu. Cela n'est possible que grâce à la présence d'un endosternite (BARLET, 1951, fig. 1 et pp. 269-279), dont est dépourvu le Japygide, et grâce aussi à six muscles dorso-ventraux (BARLET, 1954, fig. 1 et 2) dont trois « pleuro » - notaux (171, 186, 187) et trois sterno-notaux que j'ai considérés comme d'anciens muscles appendiculaires (144 et 145, pp. 307 - 157, p. 309). Un muscle ventral, le 118, relie la spina métathoracique à l'angle postéro-externe de la plaque urosternale, là où devrait se trouver un style. *Nicoletia* (p. 305) possède le style et le muscle homologue à celui de *Lepisma*. Des sept muscles de ce dernier, MAKI (1938, fig. 2 : 116) n'a représenté que l'équivalent de mon 157. J'ai retrouvé une partie de ces muscles dans la fig. 22 de BIRKET-SMITH (1974). En conclusion, il apparaît que le segment abdominal d'*Heterojapyx* est moins dégénéré que celui des Aptérygotes Ectognathes. Une très grande homonomie existe entre lui et un segment thoracique : même notum, même paranotum, même position du stigmatte en dessous duquel la pleure comporte deux étages – les deux arcs pleuraux originels – suffisamment comparables dans les deux tagmes. Il en est de même pour le système nerveux organisé sur le même plan général. A ma connaissance une telle homonomie n'existe chez aucun autre Aptérygote, ni même chez les Ptérygotes adultes. Il est peut-être possible qu'elle se présente dans certaines larves.

Après toutes les considérations qui viennent d'être exposées nous pouvons aborder l'un des buts du présent travail. Dans l'introduction de ma note précédente (1988), c.-à-d. la redescription du squelette d'*Heterojapyx*, j'expliquais l'origine de cette recherche (pp. 89-90) : la description d'un Japygide fossile, *Testajapyx*, par KUKALOVA-PECK (1987) et notamment les conclusions qu'elle tire de ses observations sur les segments abdominaux qui sont semblables à ceux des Diplures récents (p. 2338) sauf qu'ils portent des membres articulés. D'après l'auteur (p. 2339) les ancêtres des Hexapodes possédaient 10 paires de courts membres abdominaux et l'hexapodie découlerait de la modification

système nerveux est la même dans les deux segments. Du ganglion partent trois racines. La première, I, se dirige vers la région intersegmentaire antérieure, innerve quelques muscles somatiques latéraux et fusionne avec la racine IV du segment précédent avec laquelle elle innerve les muscles longitudinaux dorsaux. C'est parfois une dérivation du nerf I métathoracique qui innerve, chez d'autres Insectes, le deuxième stigmate, équivalent au troisième d'*Heterojapyx* (voir *Locusta* : CAMPBELL, 1961, fig. 6, nerf 6 et p. 417). La deuxième racine, II, innerve surtout les muscles de la région coxo-pleuro-notale qu'on pourrait qualifier d'« épisternale ». Elle se prolonge vers les muscles longitudinaux dorsaux tout en émettant une branche vers le péricrète du stigmate suprapleural et une autre branche vers un muscle coxo-notal du secteur « épiméral » (103-125) : ceci est comparable à ce qu'on observe chez un Machilide (BARLET, 1987, fig. 1 : 1<sub>3</sub> et 102) et chez les Ptérygotes, p. ex. chez *Chauliodes* (MAKI, 1936, fig. 56 : II b 3 iii et n° 167).

La base de la racine II présente une anastomose avec la troisième racine III. Celle-ci émet trois branches principales : d'abord le nerf crural *cr* qui innerve la patte, une deuxième vers tous les muscles dorso-ventraux « épiméraux » et une troisième vers les puissants coxo-spinaux (106, 107, 108 - 128, 129, 130). Cette troisième racine innerve aussi tous les muscles longitudinaux ventraux contenus dans le segment ainsi que le furco-notal oblique postérieur (58-66).

Une quatrième racine, IV, ou nerf récurrent, sort du connectif reliant un ganglion au suivant. Elle se dirige postérieurement vers la région « intersegmentaire » où elle fusionne avec la première racine I du segment suivant après avoir innervé des éléments transversaux reliant la spina latérale (59, 60 - 69 ?, 70 ?). C'est probablement par une dérivation de la racine IV que sont innervés la stigmate prothoracique et le troisième (intersegmentaire) comme cela se présente chez d'autres insectes, parfois concurremment avec une dérivation, du nerf médian : p. ex. chez *Perla* (WITTIG, 1955, fig. 12 : II N 8 et II N tr), chez *Chauliodes* (MAKI, 1936, fig. 50 : I a 2).

Au mésothorax (figs. 2 et 3), un nerf *os* quitte la racine I et se termine sous le repli entre le présternite et le basisternite : je suppose qu'il aboutit dans un organe de sens. Dans le prothorax de la larve de *Tenebrio* (JÖSTING, 1942, fig. 22a) un nerf sensitif identique part de la racine I.

Le système nerveux du prothorax (figs. 1 B, 2 et 3) diffère dans sa partie antérieure de celui des deux autres segments. D'après ce que nous a montré au fur et à mesure l'innervation des muscles, la première racine I + II correspond par sa branche postérieure B à la deuxième des deux segments suivants alors que sa branche antérieure A, qui pénètre dans l'arrière de la capsule céphalique, n'a pas d'équivalent reconnaissable dans les mésothorax et métathorax : elle n'est pas homologue à la racine I de ces derniers. Un détail curieux cependant : un nerf issu de sa base (fig. 3 : *os*) se rend dans le repli entre le labium et le présternite prothoracique, de la même manière que le nerf *os* issu de la racine I du mésothorax ; il a probablement une fonction similaire. La branche A innerve tous les muscles bisegmentaires dorso-ventraux céphalo-sternaux du prothorax.

Les racines III et IV du prothorax ne diffèrent pas de leurs homologues suivantes.

De la partie postérieure du ganglion sous-oesophagien Gs (fig. 1 A) sort une racine *rp* qui paraît correspondre partiellement à la racine III des ganglions suivants, en innervant la partie antérieure (labiale ?) des muscles longitudinaux ventraux bisegmentaires, et partiellement aussi à la racine IV en innervant la partie antérieure (labiale ?) des muscles longitudinaux dorsaux. Elle innerve également deux obliques prothoraco-labiaux, les 45 et 50. A première vue ce dernier, dans sa traversée du prothorax (fig. 2), paraît homologue aux mésothoracique 63 et métathoracique 67 : mais ceux-ci sont innervés par la racine I. Contrairement à ce qu'on voit dans les segments suivants, je n'ai pas observé de liaison entre ce nerf récurrent *rp* et la racine antérieure I prothoracique.

Pour comparer le système nerveux du premier segment abdominal d'*Heterojapyx* à celui d'Insectes Ptérygotes je ne dispose que des travaux de MAKI (1936, fig. 50), de MARQUARDT (1939) et de SCHMITT (1954, 1959). Le très remarquable travail de BIRKET-SMITH (1974), qui malheureusement ignore nos recherches, me permettra une comparaison avec le système nerveux abdominal de *Lepisma* et d'un Machilide.

Chez *Heterojapyx*, racine I fusionne à un certain niveau avec la racine IV métathoracique, tout comme cela se réalise dans les segments précédents. Elle innerve le grand oblique 73 homologue au métathoracique 67, le spino-notal 71, les obliques abdominaux, puis les longitudinaux dorsaux. Vraisemblablement, elle sert aussi le 74. Elle présente une caractéristique très intéressante : elle aboutit dans le sommet de deux éléments sterno-notaux tout à fait postérieurs, les 142 et 143, que j'assimile aux coxo-notaux postérieurs « épiméraux » des mésothorax et métathorax (101, 102-123, 124, 125) dont l'extrémité dorsale est, elle, innervée par la racine « épisternale » II.

La racine suivante est notée II + III car visiblement sa branche antérieure A correspond à la racine II des deux derniers segments thoraciques et sa branche B à leur racine III. La branche A dessert les muscles d'une région qu'on pourrait qualifier d'« épisternale » et la branche B, ceux d'une région « épimérale ». Les deux émettent des ramifications vers les différents muscles ventraux comme c'est le cas dans les segments thoraciques. La branche A, ou racine II, innerve la base des sterno-notaux 140 et 141 : l'un des deux pourrait être homologue au trochantino-notal des mésothorax (97) et métathorax (119) ; il semble bien que ce soit le 140 dont l'attache notale est proche de celles des 142 et 143 que j'ai des raisons d'homologuer aux coxo-notaux postérieurs des segments thoraciques. Je n'ai pas trouvé le nerf de la région stigmatifère : il provient probablement de la branche A comme aux segments précédents. La branche B, ou racine III, donne l'occasion de deux remarques intéressantes. D'abord elle innerve la base des sterno-notaux 142 et 143 insérés contre le côté distal de l'apodème du style : cette innervation est comparable à celle des coxo-notaux postérieurs des segments thoraciques auxquels j'homologue en partie pour cette raison, ces muscles abdominaux. La seconde remarque concerne le muscle

de la pleure des segments abdominaux qui se serait constituée par absorption de deux ou trois articles du membre (p. 2340). L'auteur imagine la structure d'un hypothétique segment abdominal d'un Proto-insecte, ancêtre commun des Insectes-Entognathes (= Diplura) et des Insectes Ectognathes (Machilides, Thysanoures et Ptérygotes : fig. 24). Cette structure hypothétique est exprimée par les fig. 22 et 23. Le sternum s.str. originel serait une plaque triangulaire flanquée par des restes de coxa et de trochanter porteurs chacun d'une vésicule. Le flanc du segment serait constitué de bas en haut par un petit reste du trochanter, par une importante partie de la coxa, par une petite subcoxa et enfin par une épicoxa : celle-ci serait le premier article d'un membre primitif et qui aurait fusionné avec le notum originel.

Cette épicoxa me paraît être tout simplement un lobe paratergal comme il y en a précisément de forts nets chez les Japygides et sur lesquels s'insèrent différents muscles pleuraux et sternaux. Quant au pleuron vertical provenant essentiellement d'une coxa, cela rend perplexé : dans tous les Aptérygotes sans exception, le pleuron est constitué de deux arcs superposés dont on retrouve tant de traces chez les Ptérygotes. Si les vésicules « coxale » et « trochantérienne » ont existé chez un Proto-insecte, pourquoi seraient-elles différentes par leur origine de celles des Aptérygotes ? Nous avons vu plus haut, surtout à propos des Machilides, ce qu'on peut vraisemblablement penser de leur valeur morphologique.

En fait, le segment abdominal d'*Heterojapyx*, le moins dégénéré parmi ceux des Aptérygotes, nous donne une image de ce qu'à pu être probablement un segment abdominal originellement porteur de pattes car, comme nous l'avons vu plus haut, sa constitution (squelette, musculature, système nerveux) reflète en grande partie celle d'un segment thoracique. Cette constitution primitive s'écarte de celle imaginée par KUKALOVA-PECK pour un segment abdominal de Proto-insecte et qui paraît fort compliqué.

### Quelques conclusions

1. - Dans l'exosquelette thoracique d'*Heterojapyx* les limites des arcs pleuraux originels sont un peu moins distinctes que chez les autres Aptérygotes (Collemboles, Protoures, prothorax des Machilides, *Lepisma*, *Campodea*) mais la musculature permet de les repérer. C'est le seul Aptérygote (avec les Protoures ?) dépourvu de liaison entre la furca et le milieu de la paroi pleurale.
2. - Sa musculature thoracique est plus simple que celle des Machilides et des Thysanoures. Sauf dans la région cervicale il n'y a pas de muscles bisegmentaires.
3. - Sa musculature de la base des pattes est un peu plus pauvre que celle des Ptérygotes mais est organisée sur le même plan.
4. - La musculature de son segment abdominal prégénital contient un bien plus grand nombre d'éléments dans la région sternale et les régions pleurales que chez n'importe quel autre Insecte adulte.
5. - Le système nerveux thoracique diffère de celui des Machilides. Il est organisé sur le même plan que celui des Ptérygotes. Le système nerveux du segment abdominal est pratiquement semblable à celui du thorax et permet d'homologuer certains muscles dans les deux tagmes.
6. - Le segment abdominal prégénital d'*Heterojapyx* est le moins dégénéré des segments abdominaux de tous les Aptérygotes et Ptérygotes. La constitution de sa partie ventrale et la musculature de celle-ci aident à comprendre la structure, à première vue si différente, de la paroi ventrale des Machilides. Une comparaison avec celle du Lépismatide *Acrotelsa* a contribué à cette compréhension.
7. - L'homonomie existant entre segment thoracique et segment abdominal d'*Heterojapyx* permet d'imaginer ce qu'à pu être un segment abdominal porteur de pattes chez un Proto-insecte.

## Bibliographie

- ALICATA, P., 1962. Muscolatura e sistema nervoso del torace di *Eyprepocnemis plorans* (CHARP.) e considerazioni sul sistema nervoso cervico-toracico degli Insetti. *Archivo zoologico italiano*, 47, 263-337.
- BADONNEL, A., 1934. Recherches sur l'anatomie des Psoques. *Bulletin Biologique de France et Belgique*, suppl. XVIII, 241 pp.
- BARLET, J., 1948-1950. Sur la constitution des boucliers notaux des Machilides. VIII<sup>th</sup> International Congress of Entomology, Stockholm, 535-540.
- BARLET, J., 1951. Morphologie du thorax de *Lepisma saccharina* L. (Aptérygote Thysanoure). *Bulletin et Annales de la Société entomologique de Belgique*, LXXXVII, 253-271.
- BARLET, J., 1953. Morphologie du thorax de *Lepisma saccharina* L. (Aptérygote Thysanoure). 2e partie. *Bulletin et Annales de la Société entomologique*, XC, 299-321.
- BARLET, J., 1964. L'endosquelette d'un Japygide. *Proceedings of the XII<sup>th</sup> Internal Congress of Entomology*, 145-146, London, 1964 [1965].
- BARLET, J., 1967. Squelette et musculature thoraciques de *Lepismachilis Y-signata* KRATOCHVIL (Thysanoures). *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie*, 103, 110-157.
- BARLET, J., 1972. Remarques sur la musculature thoracique d'*Oncojapyx* (Aptérygotes Diploures). Abstr. XIV<sup>th</sup> Congress International of Entomology, Canberra, p. 100.
- BARLET, J., 1974. La musculature thoracique d'*Oncojapyx basilewskyi* PAGÈS (Aptérygotes Diploures). *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie*, 110, 91-141.
- BARLET, J., 1978. A propos des muscles torsadés des Machilides. *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie*, 114, 309-310.
- BARLET, J., 1979. Particularités morphologiques du thorax de larves de Trichoptères. *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie*, 115, 209-238.
- BARLET, J., 1981. Particularités morphologiques d'une larve de *Panorpa* (Mécoptères). *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, 53, 22, 33 pp.
- BARLET, J., 1982. A propos de l'organe abdominal exsertile de la larve de *Nematus spiraeae* (Tenthredinides). *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie*, 118, 235-242.
- BARLET, J., 1986. Morphologie des régions sterno-pleurales méta-thoraciques et abdominales d'une larve de Tenthredé. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Entomologie*, 56, 67-83.
- BARLET, J., 1987. Contribution à la connaissance du système nerveux thoracique d'un Machilide (Insecte Aptérygote). *Bulletin de la Société royale des Sciences de Liège*, 2, 81-90.
- BARLET, J., 1988 a. Comparaison du squelette thoracique d'un Lépismatide avec celui d'une Sauterelle. *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie*, 124, 105-114.
- BARLET, J., 1988 b. Considérations sur le squelette thoracique des Insectes Aptérygotes. *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie*, 124, 171-187.
- BARLET, J., 1988 c. Contribution à la connaissance du squelette d'un Japygide (Insectes, Aptérygotes, Diploures). *Bulletin de la Société royale des Sciences de Liège*, LVII, 3, 89-98.
- BIRKET-SMITH, S.J., 1974. On the abdominal Morphology of Thysanura (Archaeognata and Thysanura s. str.). *Entomologica Scandinavica*, Supplementum 6, 67 pp.
- BITSCH, J., 1973. Morphologie abdominale des Machilides (Insecta Thysanura). *Annales des Sciences naturelles, Zoologie, Paris*, 12e série, t. 15, 173-200.
- BITSCH, J., 1979. Morphologie abdominale des Insectes. *Traité de Zoologie (GRASSE) VIII*, fasc. 2, 291-600.
- BOUDREAUX, H.B., 1979. Arthropod Phylogeny with special reference to Insects. Ed. John Wiley and Sons, 320 pp.
- CAMPBELL, J.I., 1961. The anatomy of the nervous system of the mésothorax of *Locusta migratoria migratorioides* R. et F. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 137, 403-432.
- CARPENTIER, F. et BARLET, J., 1951. Les sclérites pleuraux du thorax de *Campodea* (Insectes Aptérygotes). *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, XXVII, 7 pp.
- DENIS, R., 1949. Ordre des Thysanoures. In : P.P. GRASSE, *Traité de Zoologie*, Paris, Masson, 9, 209-275.
- FORD, N., 1928. A comparative study of the abdominal musculature of orthopteroid Insects. *Transactions of the Royal Canadian Institute*, 14, 207-319.
- FÜLLER, H., 1960. Untersuchungen über den Bau der Chilopoden. *Zoologische Jahrbücher (Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere)*, 78, 129-144.
- GRASSE, P.P., 1975. Le système nerveux des Insectes. *Traité de Zoologie*, I, VIII, fasc. III, 321-510.
- GRASSI, B., 1889. Anatomie comparée des Thysanoures et considérations générales sur l'organisation des Insectes. *Archives italiennes de Biologie*, XI, II, 77 pp.
- HOLSTE, G., 1910. Das nervensystem von *Dytiscus marginalis*. Ein Beitrag zur Morphologie des Insectenkörpers. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, 96, 419-476.
- JÖSTING, E.A., 1942. Die Innervierung des Skelettmuskelsystems des Mehlwurms (*Tenebrio molitor* L., Larve). *Zoologische Jahrbücher (Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere)*, 1942, 67, 381-460.
- KUKALOVA-PECK, J., 1987. New Carboniferous Diplura, Monura and Thysanura, the hexapod ground plan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta). *Canadian Journal of Zoology*, 65, 2327-2345.
- LA GRECA, M., 1938. La muscolatura di *Gryllotalpa gryllotalpa* L. *Archivo zoologico italiano*, XXVII, 217-318.
- LA GRECA, M., 1948. I nervi motori e sensori degli organi di volo degli Acrididi. *Rendiconti della Accademia di Scienze Fisiche e Matematiche della Società di Scienze, Lettere ed Arti*, vol. XV, 10 pp.
- LA GRECA, M. et RAINONE, A., 1949. Il dermascheleto e la muscolatura dell'addome di *Mantis religiosa*. *Annuario dell'Istituto e Museo di Zoologia della Università di Napoli*, vol. I, 5, 43 pp.
- MAKI, T., 1935. A study of the musculature of the phasmid *Megacrania tsudai* SKIRAKI. *Memoirs of the Faculty of Science and Agriculture, Taihoku Imperial University*, XII, 2, Entomology, 4, 181-279.

- MAKI, T., 1936. Studies of the Skeletal Structure Muskulature and Nervous System of the Alder Fly *Chauliodes formosanus* PETERSEN. *Memoirs of the Faculty of Science and Agriculture, Taihoku Imperial University*, Vol. XVI, n° 3, 117-243.
- MAKI, T., 1938. Studies on the thoracic musculature of Insects. *Memoirs of the Faculty of Science and Agriculture, Taihoku Imperial University*, XXIV, n° 10.
- MANTON, S.M., 1972. The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. Part. 10. Locomotory habits, morphology and evolution of the hexapod classes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 51, 203-400.
- MARQUARDT, F., 1939. Beiträge zur Anatomie der Muskulatur u.d. peripheren Nerven von *Carausius (Dixippus) morosus* BR. *Zoologische Jahrbücher (Abteilung Anatomie Ontogenie der Tiere)*, 66, 1, 63-128.
- NESBITT, H.H.J., 1941. A comparative morphological study of the nervous system of the Orthoptera and related orders. *Annals of the Entomological Society of America*, vol. 34, 51-81.
- OUDEMANS, J.T., 1887. Bijdrage tot de kennis der Thysanura en Collembola. *Bijdrage Dierkunde*, 16, Amsterdam, 147-226.
- PAGES, J., 1951. Contribution à la connaissance des Diploures. *Bulletin Scientifique de Bourgogne*, 13, suppl. 9, 1-97.
- PIPA, R.L. et COCK, E.F., 1959. Studies on the hexapod nervous system. I. The peripheral distribution of the thoracic nerves of the adult cockroach *Periplaneta americana*. *Annals of the Entomological Society of America*, 52, 695-710.
- RILLING, G., 1960. Zur Anatomie des braunen Steinläufers *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda). Skelettmuskelsystem, peripheres Nervensystem und Sinnesorgane des Rumpfes. *Zoologische Jahrbücher (Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere)*, 78, 39-128.
- SCHMITT, J.B., 1954. The nervous system of the pregenital abdominal segments of some Orthoptera. *Annals of the Entomological Society of America*, 47, 4, 677-682.
- SCHMITT, J.B., 1959. The cervicothoracic nervous system of a Grasshopper. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 137, 307-329.
- SCHMITT, J.B., 1962. The comparative anatomy of the Insect nervous system. *Annual Review of Entomology*, 7, 137-156.
- SMITH, E.L., 1970. Biology and structure of some California Bristletails and Silverfish. (Apterygota : Microcoryphia, Thysanura). *The Pan-Pacific Entomologist*, 46, 212-225.
- SNODGRASS, R.E., 1929. The Thoracici Mechanism of a Grasshopper, and its Antecedents. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 82, 2, 111 pp.
- SNODGRASS, R.E., 1931. Morphology of the insect abdomen. Part. I. General structure of the abdomen and its appendages. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 85, 6, 128 pp.
- SPEYER, W., 1922. Die Muskulatur der Larve von *Dytiscus marginalis* L. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, 119, 423-492.
- WALKER, E.M., 1943. On the anatomy of *Grylloblatta campodeiformis* WALKER, 4 Exoskeleton and Musculature of the Abdomen. *Annals of the Entomological Society of America*, XXXVI, 4, 681-706.
- WEBER, H., 1938. Grundriss der Insektenkunde. Ed. G. Fischer, Iena, 258 pp.
- WITTIG, G., 1955. Untersuchungen am Thorax von *Perla abdominalis* BURM. (Larve und Imago). *Zoologische Jahrbücher (Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere)*, 74, 4, 491-570.

J. BARLET,  
Laboratoire de Morphologie,  
Systématique et Ecologie animales,  
Institut Ed. Van Beneden,  
22, Quai Van Beneden,  
4020 Liège.

## Abréviations

A : branche antérieure d'une racine nerveuse (région collaire - abdomen) – ag : apophyse générale – ap : anapleure – ap 1, 2 : anapleurites – B : branche postérieure d'une racine nerveuse (région collaire - abdomen) – cd : condyle articulaire coxal – cp : catapleure – cr : nerf crural – cx : coxa – « cx » : coxite du segment abdominal – d : tigelle furco-anapleurale – ed : endosternite abdominal – f : furca – fl : fulcre – G 1, 2, 3 : ganglions thoraciques – G 4 : ganglion abdominal – Gs : ganglion sous-oesophagien – in : internotum – ip 1, 2 : interpleurites – is : région intersegmentaire – l : attache spinale postérieure – os : nerf sensitif ? – pa : paranotum – ph' : fragment du phragma membraneux céphalique – pr : présternite – pt : prétergite – rp : racine postérieure du ganglion sous-oesophagien – sp : spina – st : stigmate – tv : nerf transversal abdominal – v : sorte de tendon fixé sur la vésicule exsertile – ve : vésicule exsertile abdominale – I, II, II, IV : racines nerveuses.