EMBRYOGENESE DE *AELIA COGNATA* FIEB.
(*Heteroptera pentatomidae*)

I. VOEGELE

I. Introduction.

Il existe relativement peu d'études d'embryologie sur les hémiptères. Les seuls travaux importants sont ceux de SEIDEL sur *Pyrrhocoris apterus* (1924), de MELLANBY sur *Rhodnius prolixus* (1935-1936), de JOHANNSEN et BUTT sur *Pyrrhocoris apterus* et sur *Oncopeltus fasciatus* (1941). La dernière étude complète sur cette question est celle qu'a faite BUTT sur *Oncopeltus fasciatus* en 1949. L'embryologie des Pentatomides n'a pratiquement pas encore été abordée. Nous avons eu l'occasion d'étudier celle d'*Aelia cognata* FIEB. et il nous a paru utile de décrire les étapes essentielles de son développement embryonnaire. Ce Pentatomide est en effet l'un des parasites les plus redoutables des céréales au Maroc et l'une des méthodes de lutte contre cet insecte repose, justement, sur l'emploi de micro-hyménoptères oophages destructeurs des pontes. Ces Hyménoptères appartiennent au groupe des *Proctotrupoidea* et effectuent leur cycle embryonnaire, larvaire et nymphal, en entier dans l'œuf des Pentatomides.

Nous tenons particulièrement à remercier Monsieur le Professeur HAGET de la faculté de Bordeaux qui a bien voulu nous aider dans ce travail. Sa technicienne, Mademoiselle GARAUDY, nous a entraînés aux techniques délicates qui sont indispensables pour l'obtention de coupes convenables et de montages entre lame et lamelle satisfaisants. Qu'elle trouve ici l'expression de notre gratitude. Que Messieurs DUPUIS, Sous-directeur au Muséum National d'Histoire Naturelle, PIHAN, Maître-assistant à la Faculté de Nancy, soient également vivement remerciés

Al Awamia, **24**, pp. 41-65, juillet 67.

pour tous leurs nombreux conseils, critiques et suggestions. Nos remerciements s'adressent enfin à nos chefs de la Recherche Agronomique qui ont favorisé ce travail et en assurent la publication.

II. Technique

Les œufs d'*Aelia* proviennent d'un élevage d'adultes hivernants. Ils constituent donc le point de départ de la première génération printanière. Chaque œuf a été piqué avec minutie au niveau de l'opercule dans du Dubosq Brasil. Après un temps de fixation de 24 heures, l'œuf est déchorioné dans de l'alcool à 80°, où il est laissé également 24 heures. L'inclusion se fait par deux passages d'une heure à l'alcool absolu, un passage de 12 heures dans l'alcool butylique, puis, 3 bains successifs de paraffine de 20 minutes. Les coupes ont été colorées à l'hématoxyline. Tout le développement, de l'œuf fraîchement pondu à l'éclosion, a été suivi de 4 heures en 4 heures à l'aide de coupes transversales et longitudinales sagittales. Des montages in-toto ont été faits à tous les stades correspondants. Le colorant utilisé était le bleu de Toluidine.

III. Plan de développement à 25°

A. Formation de la Périblastule

0 h. L'œuf déchorioné est encore entouré de sa membrane vitelline. Celle-ci est très fine, transparente et ne prend pas les colorants. On ne distingue, en dehors d'un mince territoire de cytoplasme périphérique, que du vitellus constitué de grosses sphérules (PL. I, 1).

4 h. Le noyau se divise en deux (PL. I, 2). Une nouvelle division synchrone donne naissance à quatre noyaux.

8 h. On distingue 64 noyaux entourés de cytoplasme. Ces cellules sont de forme amiboïde et migrent vers l'extérieur. Elles sont proches de la périphérie de l'œuf (PL. I, 3).

12 h. La migration s'accentue et quelques rares noyaux atteignent la périphérie. Ils mesurent près de 20 μ. Certains noyaux en retard sont des vitellophages primaires (PL. I, 4 et PL. II, 1).

14 h. Les noyaux colonisent la périphérie, forment un blastème et se disposent de façon désordonnée (PL. I, 5). Après un temps de repos, de nombreux noyaux se mettent en métaphase, se divisent rapidement et donnent naissance à une véritable assise épithéliale :

le blastoderme. La segmentation est donc partielle, superficielle et donne naissance à une périblastule typique.

B. Bandelette germinative

16 h. Le blastoderme se différencie. Il s'amincit sur la face dorsale de l'œuf (PL. I, 7). Ce territoire, caractérisé par des cellules plates et étirées, donnera la séreuse. Au contraire, sur la face ventrale, les cellules sont hautes et munies sur leur côté interne de fins prolongements cytoplasmiques. Cet épaississement n'est pas uniforme. Dans la région postérieure de l'œuf, il est divisé en un territoire médian plus mince, correspondant au futur amnios, (PL. I, 9) et en deux régions latérales plus épaisses, qui sont les lobes céphaliques de l'embryon ou l'extrémité des deux bandelettes germinatives (PL. I, 8). Celles-ci, plus en avant, se confondent avec le territoire médian.

C. Blastocinèse

Anatrepsis

20 h. La bandelette germinative s'invagine près du pôle postérieur. Il se forme une dépression où le matériel embryonnaire glisse à l'intérieur du vitellus suivant une ouverture triangulaire, dont deux lèvres correspondent au passage des bandelettes et la troisième à celui des cellules qui donneront l'amnios (PL. II, 3). L'invagination des cellules est probablement facilitée par les fins prolongements cytoplasmiques internes. A la suite d'une multiplication active des cellules, l'embryon s'allonge considérablement. Il a la forme d'un sac (PL. III, 1 et 2) dont la paroi ventrale est constituée par l'amnios et la paroi dorsale par la bandelette germinative. Entre ces deux feuillets, se trouve la cavité amniotique.

L'embryon est droit et son extrémité postérieure est à 196 μ du pôle postérieur de l'œuf. Quelques cellules germinales sont reconnaissables dans cette dernière région.

D. Gastrulation

22 h. L'embryon continue de s'allonger et atteint le tiers inférieur de la face dorsale de l'œuf dont il épouse la courbure. En coupe transversale, les lobes céphaliques sont nettement distincts. L'embryon ne communique plus avec l'extérieur qu'au niveau d'une très petite ouverture.

Sur la ligne médio-ventrale, il se forme un sillon par où s'invaginent les cellules de l'endomésoderme, soit selon un cordon plein

qui s'étale de part et d'autre de la ligne d'invagination (PL. IV, 5), soit selon une gouttière dont la lumière est visible. Les deux bords de la gouttière se ferment et le feuillet individualisé s'étale (PL. IV, 6).

Pendant la gastrulation, sur la bordure de la bandelette germinative et au contact de l'amnios, une multitude de petites cellules s'isolent et migrent, sous forme amiboïde, à l'intérieur du vitellus : ce sont des vitellophages secondaires. Cette étape est typique et constante (PL. IV, 4).

Très tôt, un rudiment de segmentation s'opère sous forme d'épaississement de l'ectoderme. L'embryon, dès la 23e heure, est complètement immergé dans le vitellus, sans aucun point de contact avec la séreuse, à la suite d'un repli amniotique recouvrant les lobes céphaliques (PL. II, 2).

24 h. La segmentation se précise et de petits bourrelets apparaissent à la place des appendices céphaliques et thoraciques, les maxilles exceptées. L'embryon s'est encore allongé et dépasse légèrement, en se recourbant, la moitié dorsale de l'œuf (PL. III, 3 et 7).

E. Formation du stomodeum et du proctodeum

26 h. La gastrulation est faite. A l'extrémité postérieure, là où se forme le proctodeum, un massif triangulaire d'endoderme est individualisé (PL. V, 1). Plus antérieurement, sous le mésoderme, les cellules génitales sont groupées en un massif ovoïde (PL. V, 5). Dans la région du futur stomodeum, les cellules du mésoderme s'individualisent en cellules sanguines. Le mésoderme forme un feuillet simple. Il n'y a pas de cavité coelomique visible. Le feuillet est épaissi segmentairement (15 à 20 μ) alors que dans les intersegments, son épaisseur atteint seulement 5 μ.

28 h. Les appendices commencent à s'allonger. A ce niveau, la division des cellules est active et presque synchrone. On reconnaît les ébauches des 3 paires de pattes thoraciques, du labium, des maxilles, des mandibules, des antennes ainsi que le bourrelet du labre. Les crêtes neurales sont en formation et les neuroblastes sont distincts (PL. VI, 6) sauf dans la région céphalique où ils ne sont pas apparents. L'invagination stomodéale s'effectue juste à la base du labre (PL. V, 7). Au fond de l'invagination, on reconnaît un îlot d'endoderme antérieur.

32 h. Les œufs placés dans le fixateur laissent voir au travers de l'opercule, par transparence, une bande oblique fortement dilatée

vers le côté interne de l'œuf. Ce renflement correspond à la partie caudale de l'embryon. Chez les *Aelia*, chaque ponte est formée de 12 œufs disposés alternativement le long de deux lignes parallèles. Le plan de symétrie des embryons d'une ligne forme, avec celui des embryons correspondants de l'autre ligne, un angle le plus souvent droit, dont l'ouverture est dirigée vers l'orifice des voies génitales de la femelle pondeuse. Il peut donc être reconnu dès le moment même de la ponte.

36 h. Les neuroblastes envahissent les lobes céphaliques. L'embryon a atteint sa longueur maximum et sa partie caudale est proche de la région céphalique. L'ectoderme forme des replis segmentaires (PL. IV, 7). L'îlot endomésodermique antérieur s'est considérablement accru. Au niveau du labium, on distingue une invagination de l'ectoderme qui donnera les glandes salivaires (PL. VII, 4).

40 h. La région abdominale commence à s'élargir en même temps que l'embryon se rétracte dans le sens postéro-antérieur. L'extrémité caudale est ramenée à la moitié de la face dorsale et s'est repliée. Quatre bourgeons correspondant aux tubes de Malpighi se mettent en place. Différenciation des lobes optiques où les neuroblastes se disposent en file caractéristique.

44 h. Les pattes prennent latéralement leur maximum d'extension (PL. III, 4 et 8), l'extrémité caudale recule et n'atteint plus que le 1/3 du côté dorsal. Les organes en voie de différenciation s'accroissent. La région céphalique se rapproche de la séreuse. La bandelette embryonnaire vue par transparence à travers le chorion de l'œuf, dans le fixateur, est jaune citron et présente des lobes nettement visibles.

52 h. Début d'invagination du proctodeum (PL. V, 3). Apparition sur le premier segment abdominal de deux bourgeons ectodermiques qui donneront un peu plus tard les glandes pleuropodiales.

1. Dérivés de l'ectoderme

56 h. à 60 h. Ils sont nombreux à ce stade. La chaîne nerveuse s'est complètement séparée de l'ectoderme et présente deux ganglions accolés par segment. La substance fibrillaire est peu discernable (PL. VI, 7).

Une invagination paire de l'ectoderme correspondant aux stigmates est visible sur le segment mesothoracique, sur le segment metathoracique et sur les 8 premiers segments abdominaux. L'inva-

gination est orientée obliquement et postérieurement. De ces stigmates part un tronc trachéen qui s'étend jusqu'aux mandibules.

Dans le segment labial, en avant des stigmates prothoraciques, une invagination paire de l'ectoderme donne naissance aux glandes prothoraciques.

Au niveau du premier segment abdominal, on voit disparaître les bourgeons vus précédemment et apparaître, à leur place, par invagination ectodermique, une paire de glandes pleuropodiales.

Des cellules géantes de 10 μ s'isolent à partir de l'ectoderme abdominal. Ce sont les oenocytes. Les cellules de l'ectoderme ont à ce stade environ 2 μ.

Enfin, à l'extrémité caudale, l'ectoderme s'est complètement invaginé et forme une cavité proctodéale d'où partent deux paires d'invaginations correspondant aux tubes de Malpighi.

2. Dérivés de l'endomésoderme

56 h. L'endomésoderme se scinde en deux portions. La plus proche du côté dorsal de l'embryon est le mésoderme somatique. La plus éloignée correspond au matériel qui donnera l'endoderme et le mésoderme splanchnique.

60 h. On discerne un cordon double d'endomésoderme sur la partie dorsale de l'embryon pénétrant dans le vitellus. L'endoderme à gros noyaux est à la partie externe du massif, le mésoderme splanchnique à noyaux et à cellules plus plates, à la partie interne. Ce cordon s'étend de la région mandibulaire au proctodeum. Au niveau du labium, et dorsalement, le mésoderme se différencie en un tissu conjonctif.

3. Fusion de l'amnios et de la séreuse.

Il n'y a plus de vitellus au-dessus de la tête de l'embryon. A ce niveau, l'amnios et la séreuse sont intimement appliqués l'un contre l'autre. L'extrémité caudale de l'embryon n'atteint que le 1/5 de la face dorsale (PL. VIII, 1, 2).

Catatrepsis

64 h. L'élargissement du corps se poursuit. L'embryon est presque droit et les pattes plongent à l'intérieur du vitellus. A ce moment la séreuse se rompt au niveau où l'extrémité céphalique n'est plus

recouverte par le vitellus. Sous cette action la séreuse se rétracte, emmène dans son mouvement l'amnios et pousse devant elle le vitellus, provoquant le basculement de l'embryon. A la fin de ce mouvement rotatoire, la tête de l'embryon est passée au pôle antérieur de l'œuf et la partie ventrale est à l'extérieur du vitellus. Ce dernier est enveloppé par l'amnios.

Au cours du retournement ou catatrepsis, les antennes sont orientées vers l'avant, parallèlement au corps, de façon caractéristique. Avant de quitter le vitellus, l'extrémité caudale est repliée en S de façon également typique.

68 h. Sur les montages in toto, l'embryon se présente comme une lame mince flottant sur le vitellus (PL. VIII, 3). Les antennes sont recourbées vers le bas et seules leurs extrémités s'affrontent sur la ligne médio-ventrale. Les pattes sont ramenées ventralement le long du corps et vers la ligne médiane mais ne se touchent pas.

En coupe transversale, les deux cordons d'endomésoderme sont toujours présents et situés dans la moitié ventrale de l'œuf.

Les cellules musculaires somatiques se disposent en ligne mais ne sont pas encore transformées en fibres. Les gonades s'entourent d'une enveloppe mésodermique. Les tubes de Malpighi sont formés et déjà allongés mais encore droits (PL. V, 6). De la séreuse, il ne reste qu'un amas cellulaire antérieur et dorsal.

72 h. Les pattes se touchent dans la région médiane ventrale mais ne se croisent pas encore. Les glandes salivaires, réniformes, ont émigré latéralement. En arrière de la tête, l'ectoderme se transforme en une glande post-céphalique impaire dont l'aspect en coupe longitudinale rappelle celui d'un oignon (PL. VII, 1). Cette glande dont nous n'avons pu trouver la signification est très éphémère et ne dure que quelques heures. Les noyaux de la séreuse émigrent en profondeur (PL. VII, 2) et se transforment en un corps dorsal glandulaire semblable à celui décrit par BOURNIER (1966), chez *Caudothrips buffai* KARNY et par POLIVANOVA (1960), chez *Eurygaster integriceps* PUTTON.

De l'ectoderme antérieur dorsal se différencie le *ruptor ovi.* Celui-ci est délimité par une invagination assez profonde, dorsale et en forme d'arc de cercle, le long d'une ligne qui correspond approximativement au sillon de segmentation tête-thorax. Le fond de l'invagination est glandulaire. La sécrétion de cette glande donnera la

barre supérieure transverse en forme de coin du *ruptor ovi* et, médianement, la barre verticale de ce même organe. Plus postérieurement encore, l'ectoderme dorsal s'invagine pour donner une glande impaire médiane qui sécrétera la partie basilaire, élargie du *ruptor ovi* (PL. VII, 6 b). Ce dernier est enfin bordé latéralement par deux replis obliques ectodermiques. A 72 h, la substance sécrétée par les glandes du *ruptor ovi* n'est pas encore durcie. La pigmentation des yeux apparaît au travers du chorion sous forme de deux petites taches orangées. L'ectoderme envahit la partie dorsale de l'abdomen, progressant de la partie latérale de l'embryon vers la région médiane. Il s'invagine au niveau des tergites III, IV et V pour donner naissance aux trois paires de glandes dorsales répugnatoires. Alors que très rapidement les deux paires de glandes postérieures fusionnent en deux glandes impaires, la paire antérieure reste bipartie. Au cours du développement post-embryonnaire cette glande bipartie s'atrophie. Elle est à peine visible chez les *Aelia* comme du reste chez la plupart des espèces de Pentatomidae : *Carpocoris pudicus* PODA, *Dalycoris baccarum* L., *Palomena prasina* L. (HENRICI, 1939) et *Eurydema ventralis* KOL. (BONNEMAISON, 1952). L'ectoderme envahit la partie postérieure de l'abdomen, s'épaissit médianement et s'invagine pour donner les deux paires de glandes dorsales répugnatoires.

76 h. Les pattes se croisent et les antennes, redressées, sont dans le prolongement du rostre (PL. VIII, 5). Les ganglions de la chaîne nerveuse sont isolés et les neuropiles bien individualisés. Deux massifs mésodermiques longitudinaux ventraux sont mis en place. Les glandes salivaires s'allongent et prennent un aspect bilobé. Elles se rapprochent de la région dorsale. La formation du cœur s'opère de façon classique : deux lignes de cardioblastes se rapprochent puis s'affrontent jusqu'à former un tube creux (PL. VI, 1 à 3). La vitesse de migration des cardioblastes décroît d'arrière en avant. A 76 h., le cœur n'est formé que dans la partie postérieure de l'abdomen. L'hypoderme commence à se différencier sur toute la moitié postérieure, la zone médiane dorsale exceptée. Le tube digestif se forme sur tout le 1/3 postérieur de l'embryon à partir des deux cordons endomésodermiques latéraux et à partir du massif endodermique postérieur.

80 h. Les antennes atteignent l'extrémité du rostre. Les tubes de Malpighi sont recourbés. Le tube digestif s'étend latéralement. Les glandes labiales se sont allongées. Elles sont dorsales, atteignent l'abdomen et sont visibles sur les montages. Les maxilles et les mandibules se transforment en stylets mais demeurent rectilignes.

88 h. Les massifs mésodermiques ventraux se sont différenciés en fibres musculaires longitudinales. La sécrétion des glandes du *ruptor ovi* est intense. A ce même moment, les glandes pleuropodiales sont très actives et leur sécrétion s'insinue dans la cavité buccale, entre les appendices et entre les sillons intersegmentaires.

Les ommatidies sont séparées les unes des autres et l'œil apparaît au travers du chorion, sous la forme d'une tache réniforme rouge vif.

La fibre musculaire est bien formée mais non striée (PL. VI, 5). Les oenocytes sont nombreux et bien individualisés (PL. VI, 4 b). Le tube digestif est constitué sur toute sa longueur mais il est encore ouvert dorsalement au niveau du thorax.

La séreuse est entièrement invaginée et visible sur les montages sous la forme d'un corps dorsal annulaire, juste en arrière du *ruptor ovi* (PL. VII, 5).

91 h. Apparition de la barre médiane longitudinale du *ruptor ovi,* par transparence à travers le chorion, sous forme d'un trait grisâtre.

96 h. Morphologie avancée. Les antennes de section quadrangulaire, (la section était arrondie jusqu'à présent) présentent un dernier article volumineux, aussi long que les autres articles réunis. La cuticule du tégument de l'embryon est distincte, ornée ventralement par de petites excroissances (PL. VI, 9) et latéralement par des odontoïdes fortement colorés par l'hématoxyline. Les glandes salivaires sont bien développées. Le cœur et les glandes odoripares sont nettement visibles sur les montages (PL. VIII, 6).

La glande dorsale provenant de l'invagination de la séreuse est en tout point comparable à l'organe dorsal secondaire décrit par POLIVANOVA (1960 et 1965). Elle est volumineuse, réfringente, remplie de gouttes de sécrétion avec, à la périphérie, des débris de noyaux et de cellules à moitié digérés (PL. VII, 3).

100 h. Le *ruptor ovi* est presque achevé et apparaît sous forme d'un T renversé caractéristique, mais sa base élargie n'est pas encore visible au travers du chorion.

104 h. Le T renversé du *ruptor ovi,* vu au travers du chorion, est brun foncé. La striation des fibres musculaires apparaît (PL. VI, 4). Le cerveau est en forme de T (PL. VIII, 8). A ce stade, la cuticule commence à se détacher. Cette mue a déjà été observée par

GALLIARD (1934), mais cet auteur la situe au moment de l'éclosion. La mue prénatale est en réalité un phénomène lent et précoce. Par ailleurs, SAHNI et SINGH (1965). pensent que la cuticule qu'ils appellent cuticule embryonnaire provisoire a pour seul rôle, par son départ, de faciliter l'attache des fibres musculaires striées à la nouvelle cuticule embryonnaire. Il semble que cette exsuvie ou procuticule larvaire ait un autre rôle : celui de favoriser l'éclosion grâce à l'augmentation de taille que peut prendre l'embryon à la suite de sa nouvelle mue. Cette dernière se traduit par le renouvellement de la cuticule qui recouvre tous les dérivatifs de l'ectoderme y compris les trachées, le stomodeum et le proctodeum.

108 h. Les segments thoraciques sont bien délimités. Le rostre n'atteint pas l'extrémité des antennes.

112 h. Les stylets sont visibles par transparence sur les montages et sont enroulés. La partie basilaire élargie du *ruptor ovi* commence à être visible à travers le chorion.

120 h. Les ommatidies sont plus pigmentées à la périphérie de l'œil qu'au centre. La partie basilaire élargie du *ruptor ovi,* vue à travers le chorion, est brun foncé. Le *corpus allatum* est distinct sous la forme d'un lobe médian impair ainsi que les *corpora cardiaca* qui sont pairs. (PL. VIII, 10).

129 h. Les yeux, rouge brique, ont des ommatidies pigmentées de façon uniforme. Le cerveau est en forme de calotte (PL. VIII, 9). Les antennes ont 4 articles différenciés.

Le rostre atteint l'extrémité des antennes. La larve est prête à éclore. Il est important de souligner que les glandes pleuropodiales sont encore présentes et en pleine activité. Elles ne disparaîtront qu'à l'éclosion, lors de la rupture de la procuticule larvaire.

Eclosion

La préparation de l'éclosion est un phénomène assez lent qui débute dès la 96e heure. A ce moment déjà, l'embryon présente des mouvements de rotation de faible amplitude autour de son axe longitudinal, la pointe du *ruptor ovi* longeant le bord de l'opercule. Peu après, et jusqu'à l'éclosion, on observe des mouvements uniquement verticaux dont l'amplitude est visible grâce à la pointe du *ruptor ovi* qui se déplace du bord de l'opercule jusqu'à un dixième de mm environ en arrière de ce dernier. Il se crée ainsi, dans la partie médio-dorsale interne du chorion, juste en arrière de l'opercule,

une encoche dans laquelle vient buter le *ruptor ovi*. Au moment de l'éclosion, la jeune larve se gonfle par déglutition d'air et cette action fait s'enfoncer la pointe du *ruptor ovi* dans l'encoche, donc à un niveau où le chorion est déjà usé. Sous la pression de la larve, l'opercule cède à cet endroit et finit par se soulever tout le long de la bordure operculaire où la structure du chorion est particulière (ESSELBAUGH, 1946) et de moindre résistance. En se gonflant,

TABLEAU I

Développements comparés d'*Aelia cognata* et d'*Oncopeltus fasciatus* à différentes températures

STADES	ESPÈCES			
	Oncopeltus	*Aelia cognata*		
	21°	20°	30°	25°
— Noyaux à la périphérie + Vitellophages I	15 h			14 h
— Vitellophages II	22 h			22 h
— Blastoderme	24 h	48 h		16 h
— Anatrepsis	35 h	56 h	16 h	20 h
— Gastrulation	48 h	72 h		24 h
— Retournement dorsal	54 h			24 h
— Segmentation + appendices sauf Maxilles	56 h			24 h
— Mx1 + Mx2 + neuroblastes	59 h	96 h		28 h
— Stomodeum	65 h			28 h
— Proctodeum	66 h	144 h	36 h	48 h
— Lobes optiques	70 h			40 h
— Pleuropodes	71 h			60 h
— Neuroblastes dans cerveau	73 h			36 h
— Mésoderne somatique + splanchnique	81 h			60 h
— Tubes de Malpighi	85 h		40 h	50 h
— Neuropiles individualisés	95 h			76 h
— Catatrepsis	100 h	192 h	48 h	64 h
— Involution de l'organe dorsal	115 h			104 h
— Ommatidies séparées + pigmentation	143 h	228 h		72 h
— *Ruptor ovi* formé		312 h	74 h	104 h
— Stylets enroulés		336 h	82 h	112 h
— Eclosion		360 h	96 h	130 h
		(15 j)	4 j	5 j ½

la larve néonate se hisse à travers l'ouverture ainsi libérée entraînant avec elle le *ruptor ovi*. Ce dernier glisse du fait de l'augmentation du volume de la larve et entraîne la procuticule larvaire qui se rompt au moment où le *ruptor ovi* atteint la région apicale de la larve. De dorsal, le *ruptor ovi* glisse ventralement. Au moment où il passe devant la cavité buccale, il entraîne l'exsuvie de l'intestin antérieur qui se présente comme un filament très fin qui s'étire le long du labium. Lorsque les pattes sont dégagées, la larve s'immobilise un instant, puis, avec ses pattes, elle rompt le filament intestinal et se libère totalement, abandonnant la procuticule et l'exsuvie correspondant au tégument embryonnaire du proctodeum. *Ruptor ovi* et procuticule se rabattent sur l'œuf. L'éclosion dure environ de 8 à 15 minutes à 25°. Il arrive parfois que la pointe du *ruptor ovi* ne s'applique pas sur la bordure operculaire mais sur l'opercule lui-même. Dans ce cas, malgré des efforts continus, la larve n'arrive pas à éclore et meurt dans l'œuf.

IV. Discussion

A. Le développement embryonnaire des *Aelia* correspond dans ses grandes lignes à celui de *Pyrrhocoris* (SEIDEL, 1924), d'*Oncopeltus* (BUTT, 1949), des Coccidés (PESSON, 1944) et du Thysanoptère *Caudothrips buffai* KARNY (BOURNIER, 1966). Le développement de tous ces Hémipteroïdes comprend essentiellement les stades de périblastule, d'embryon intra-vitellin et d'embryon extra-vitellin. Les glandes pleuropodiales et le corps dorsal sont toujours présents et auraient selon POLIVAVONA (1965), pour principale fonction un rôle d'excrétion.

B. Comparées à *Oncopeltus*, les *Aelia* présentent cependant des particularités de développement embryonnaire qui sont à souligner :

1. Le proctodeum ne correspond pas à une ouverture de la cavité amniotique proctodéale comme l'a vu BUTT mais à une invagination de l'ectoderme qui donne naissance à la cavité proctodéale (la cavité amniotique, comprimée, s'aplatissant complètement).

2. La glande post-céphalique médiane n'a été trouvée que chez *Aelia cognata*. Mais il est possible qu'elle existe chez les autres Hémipteroïdes et qu'elle soit passée inaperçue du fait de la fugacité de sa présence.

3. Les vitellophages secondaires sont tardifs et se forment après l'anatrepsis (contrairement à *Oncopeltus* où ils sont précoces et visibles bien avant l'invagination de l'embryon dans le vitellus).

4. Les neuroblastes apparaissent dans le cerveau avant la formation du proctodeum.

5. Les tubes de Malpighi, de même, sont précoces et nettement visibles au moment où les glandes pleuropodiales apparaissent.

6. Pour des températures voisines, la vitesse de développement d'*Oncopeltus fasciatus* est nettement plus élevée que celle d'*Aelia cognata*, près du double dans le cas de la formation des ommatidies.

7. L'embryologie des *Aelia* comme celle de tous les Pentatomides (nous l'avons vérifié pour *Graphosoma semipunctata, Eurydema ornata* et *Eurygaster austriaca*) se singularise par la formation du *ruptor ovi*. Cette dernière se poursuit pendant près de la moitié de la vie embryonnaire de l'insecte.

C. La durée des étapes de développement d'*Aelia cognata* est fonction de la température. Elle conserve un rapport constant par rapport à la durée totale du développement embryonnaire. La vitesse de développement est, à 25° et à 30°, respectivement, trois fois et quatre fois plus rapide qu'à 20°.

D. Il est intéressant de souligner que l'embryon est particulièrement bien isolé du milieu extérieur puisqu'au chorion et à la membrane vitelline qui l'entourent durant toute sa vie, s'ajoutent la séreuse et le vitellus qui le protègent durant la première moitié de son développement et la procuticule larvaire qui le recouvre durant l'autre moitié.

E. A la fin du développement embryonnaire, le vitellus est encore abondant et servira de nourriture à la larve du premier âge, qui ne s'alimente pas. Il offre, de ce fait, aux parasites oophages, des possibilités de développement qui s'étendent sur tout le cycle de l'hôte.

F. L'apparition précoce de la mue prénatale permet de mieux comprendre l'augmentation considérable de taille que présente l'embryon au moment de l'éclosion. Le déterminisme endocrinien de cette mue n'a pu cependant être éclairci.

ملخص

يصف المؤلف التطور الجنينى لايليا كنياتـــا فييب *Aelia cogna* FIEB
حيث يعـــرض المراحل فى ثلاث درجـــات من الحـــرارة 20° - 25° - 30°
ويقارنه مـــع تطور انكويلوس فسياتوس *Oncopeltus fasciatus* ويحدد
الفوارق ، منها التكوين المتأخـــر الثانـــوى Vitellophages وللطريقـــة
الخاصة لتكوين لبروكتودوم Proctodeum بواسطة انفلاق الجلد الخارجى،
ووجود غدة راسية خلفية وسرعة التطور التى تظهر بوضوح انها أقل سرعة.
يحصل من جديد على الطريقة العامة لتطور همبتيرويد Hemipteroïdes
مع مراحل بيربلاستيل periblastule للجنين داخل الغشاء والجنين السطحى
مع غدة بلوربوديال Pleuropodiales المزدوجة وعضو ظهرى غدى فـــردى.
وأخيرا يشرح كيفية تكوين ربتوراف *ruptor ovi* وتحقيق انسلاخ ما بعـــد
الولادة وكذلك التفريخ .

RÉSUMÉ

L'auteur décrit le développement embryonnaire de *Aelia cognata* FIEB., dont il donne les étapes pour trois températures : 20°, 25° et 30°. Il le compare à celui d'*Oncopeltus fasciatus* et en précise les différences, à savoir la formation tardive des vitellophages secondaires, le mode particulier de formation du proctodeum par invagination de l'ectoderme, la présence d'une glande post-céphalique et la vitesse de développement nettement moins rapide. Il retrouve le mode général de développement des Hémipteroides avec les étapes de périblastule, d'embryon intravitellin et d'embryon superficiel, avec des glandes pleuropodiales paires et un organe dorsal glandulaire impair. Enfin il explique le mode de formation du *ruptor ovi,* la réalisation de la mue prénatale ainsi que l'éclosion.

RESUMEN

La embriogenia de *Aelia cognata* FIEB.

El autor describe el desarrollo embrionario de *Aelia cognata* FIEB., indicando las etapas para tres temperatures : 20°, 25° y 30°. Lo compara con el de *Oncopeltus fasciatus,* señalando las diferencias, a saber la formación tardía de los vitelofagos segundarios, el modo particular de formación del proctodeum por invaginación del ectoderma, la presencia de una glándula post-cefálica y la velocidad de de-

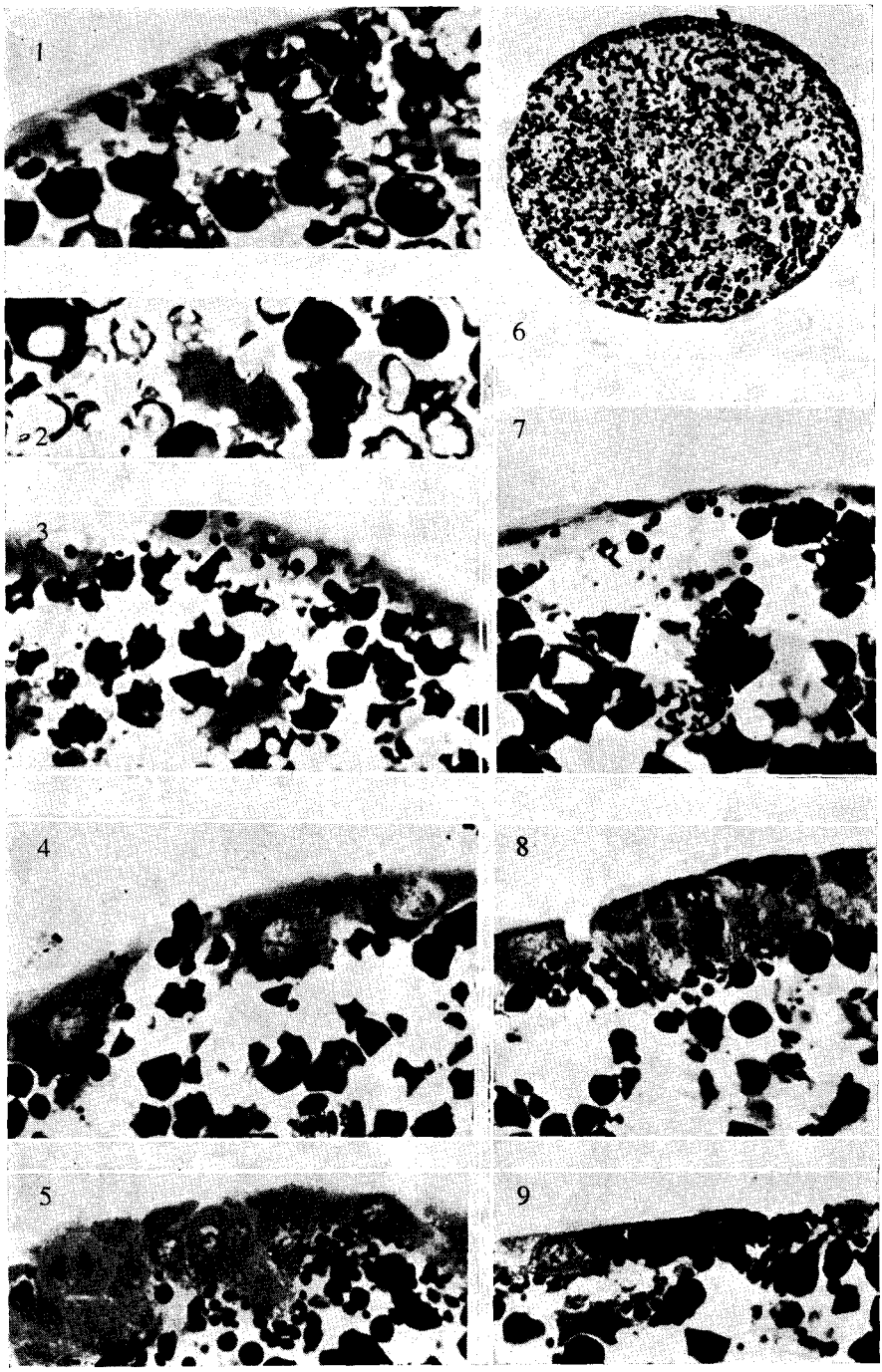
sarrollo claramente menos rápida. Reconoce el modo general de desarrollo de los Hemipteroides con las etapas de periblastulo, de embrio intra-vitelino y de embrio superficial, con glándulas pleuropodiales pares y un órgano dorsal glandular impar. Por último explica el modo de formación del *ruptor ovi,* la realización del « instar » prenatal así como la salida.

SUMMARY

Embryogenesis of *Aelia cognata* FIEB.

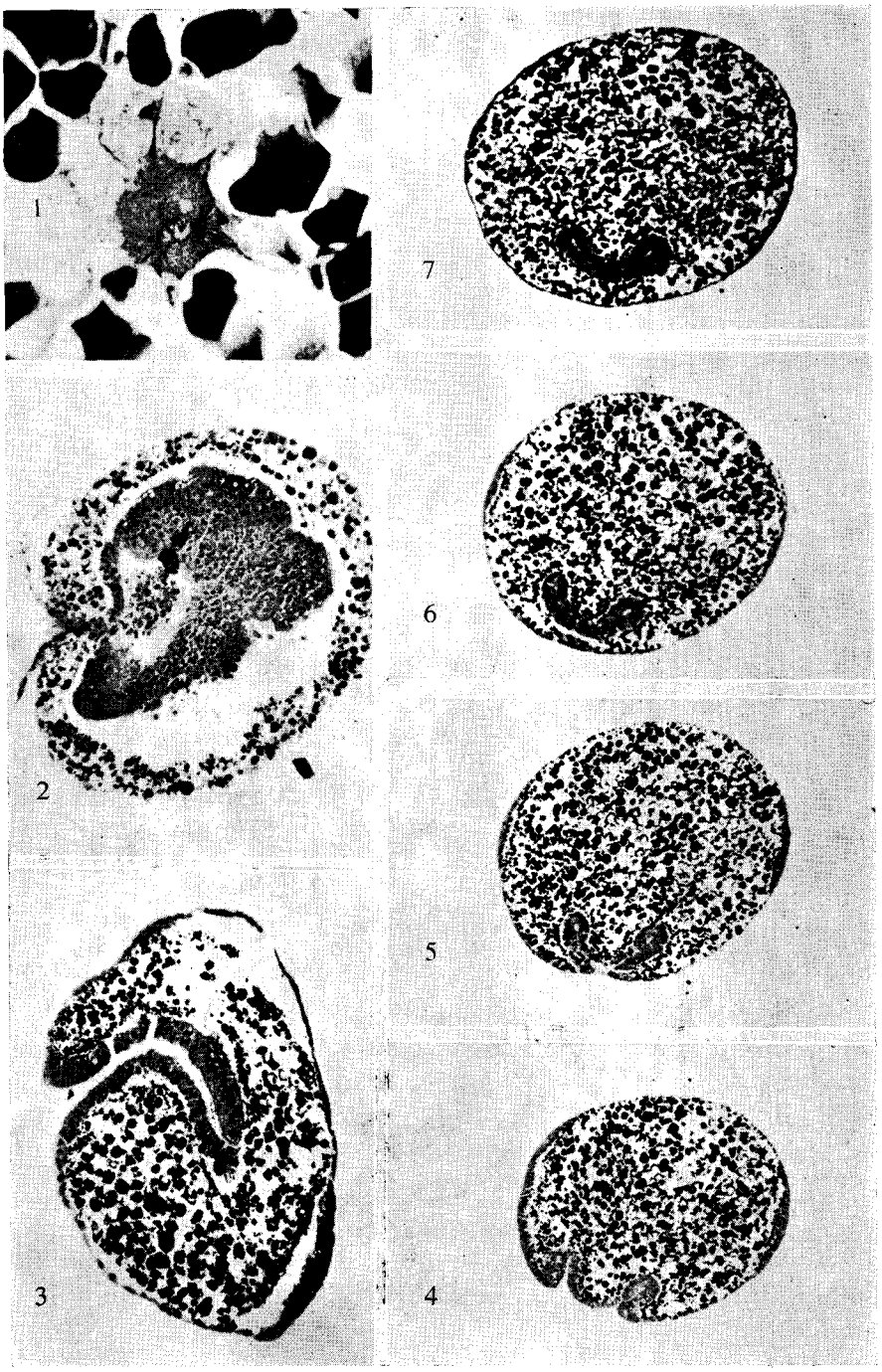
The embryonic development of *Aelia cognata* FIEB. is described with the stages for three temperatures: 20°, 25° and 30°. Il is compared with that of *Oncopeltus fasciatus* and the differences are defined, viz. the belated formation of the secondary vitellophages, the particular way of formation of the proctodeum by invagination of the ectoderm, the presence of a postcephalic gland and the clearly less rapid development rate. The general mode of development of the Hemipteroids is recognized with the stages of periblastulum, intravitelline embryo and superficial embryo, with paired pleuropodial glands and an impaired dorsal glandular organ. Finally the mode of formation of the *ruptor ovi* is explained as well as the prenatal instar and the hatching.

PLANCHE I



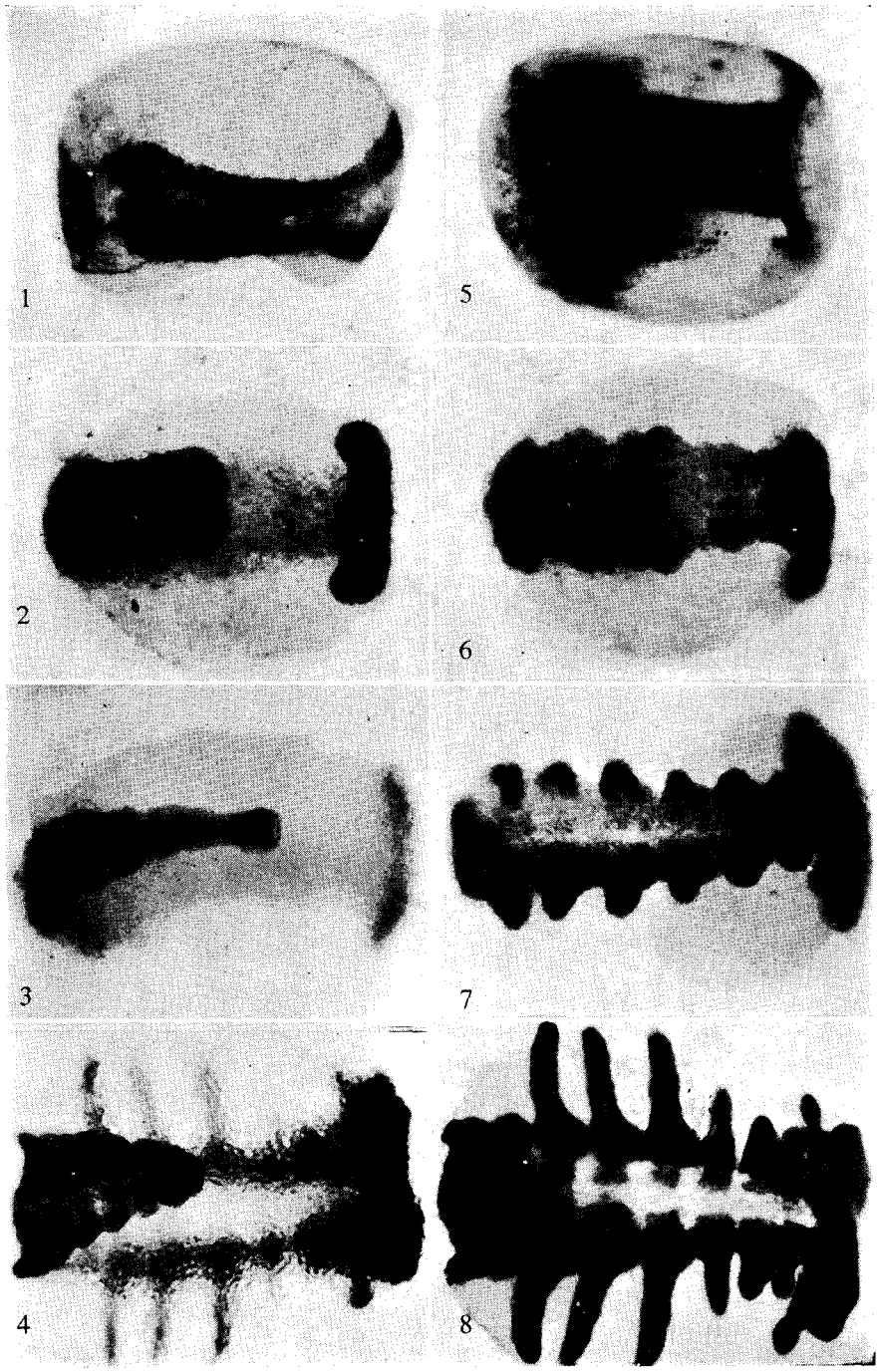
— 1, vitellus et cytoplasme périphérique (Oh). — 2, division du noyau (4h). — 3, migration des noyaux (8h). — 4, arrivée des noyaux à la périphérie (12h). — 5, blastème (14h). — 6, coupe transversale de la périblastule (14h). — 7 à 9, différenciation de la blastule (16h). — 7, séreuse ; — 8, bandelette germinative ; — 9, amnios.

PLANCHE II



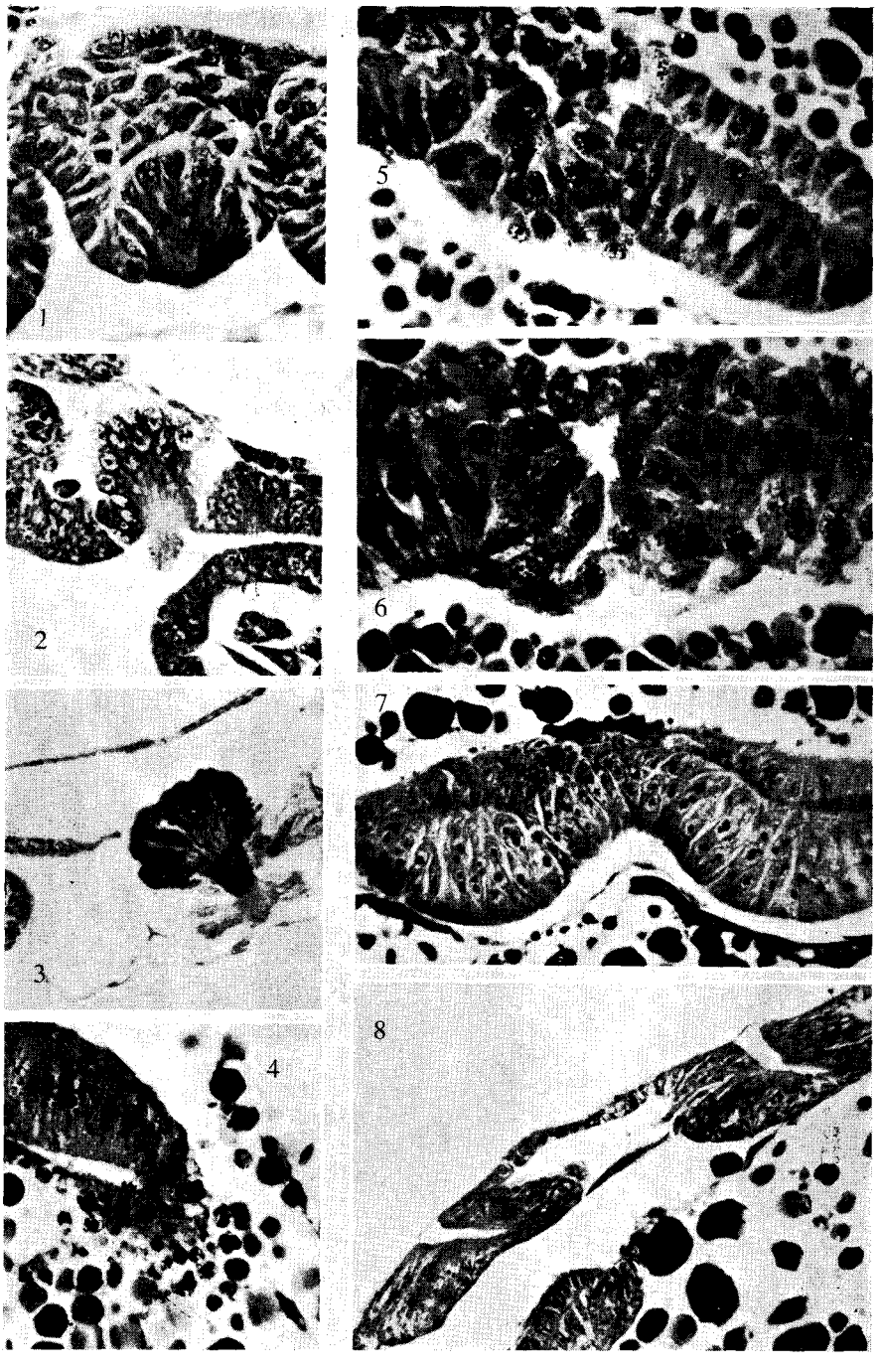
— 1, vitellopaghe (14h). — 2, recouvrement des lobes céphaliques (22h). — 3, coupe longitudinale, — 4 à 7, coupes transversales, montrant l'invagination de la bandelette germinative (20h).

PLANCHE III



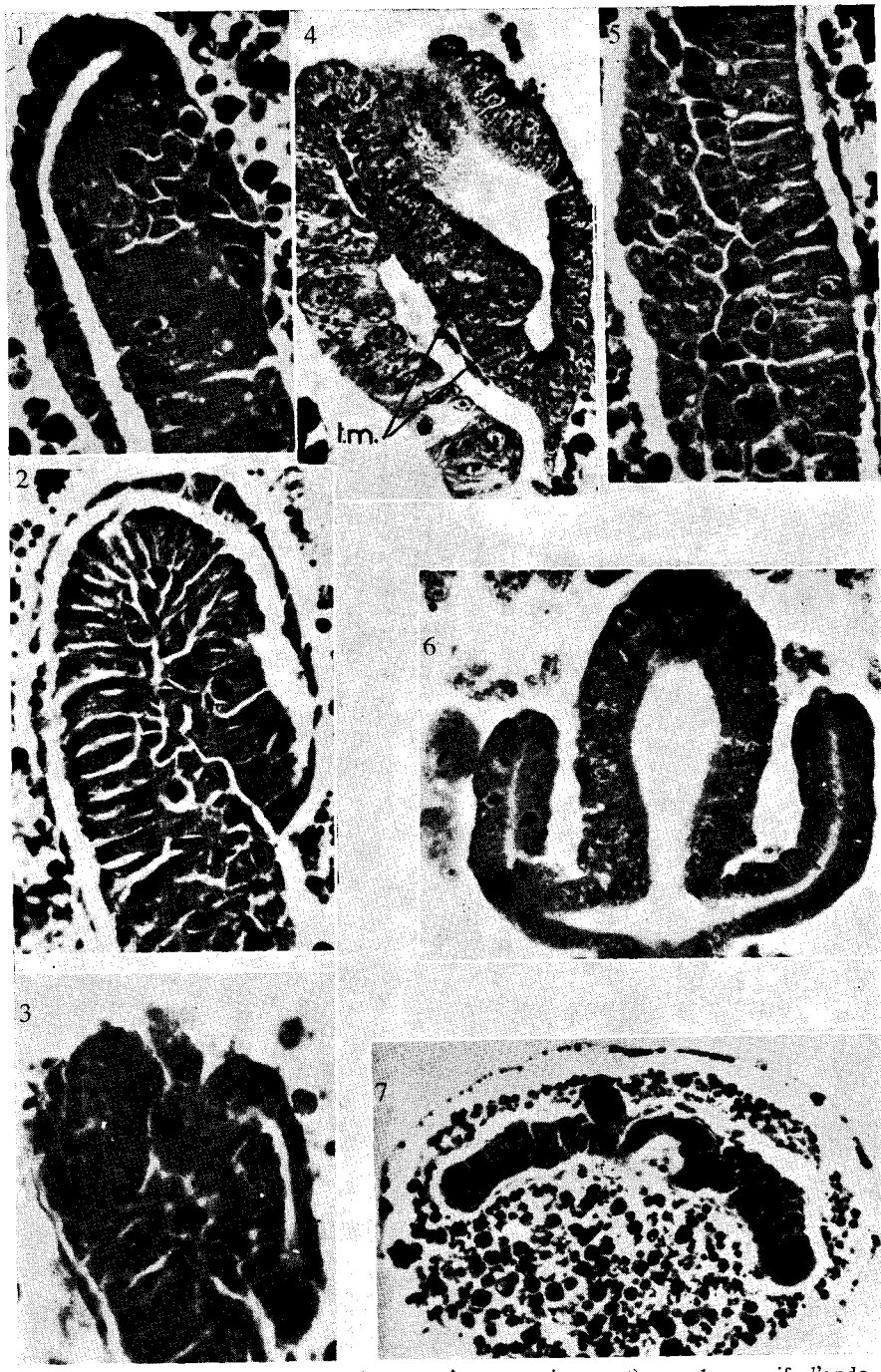
Montages in toto : à droite, vue ventrale ; à gauche ; à gauche, vue dorsale, sauf 5. vue de profil. — 1 et 5 (20h). — 2 et 6 (22h). — 3 et 7 (24h). — 4 et 8 (44h.).

PLANCHE IV



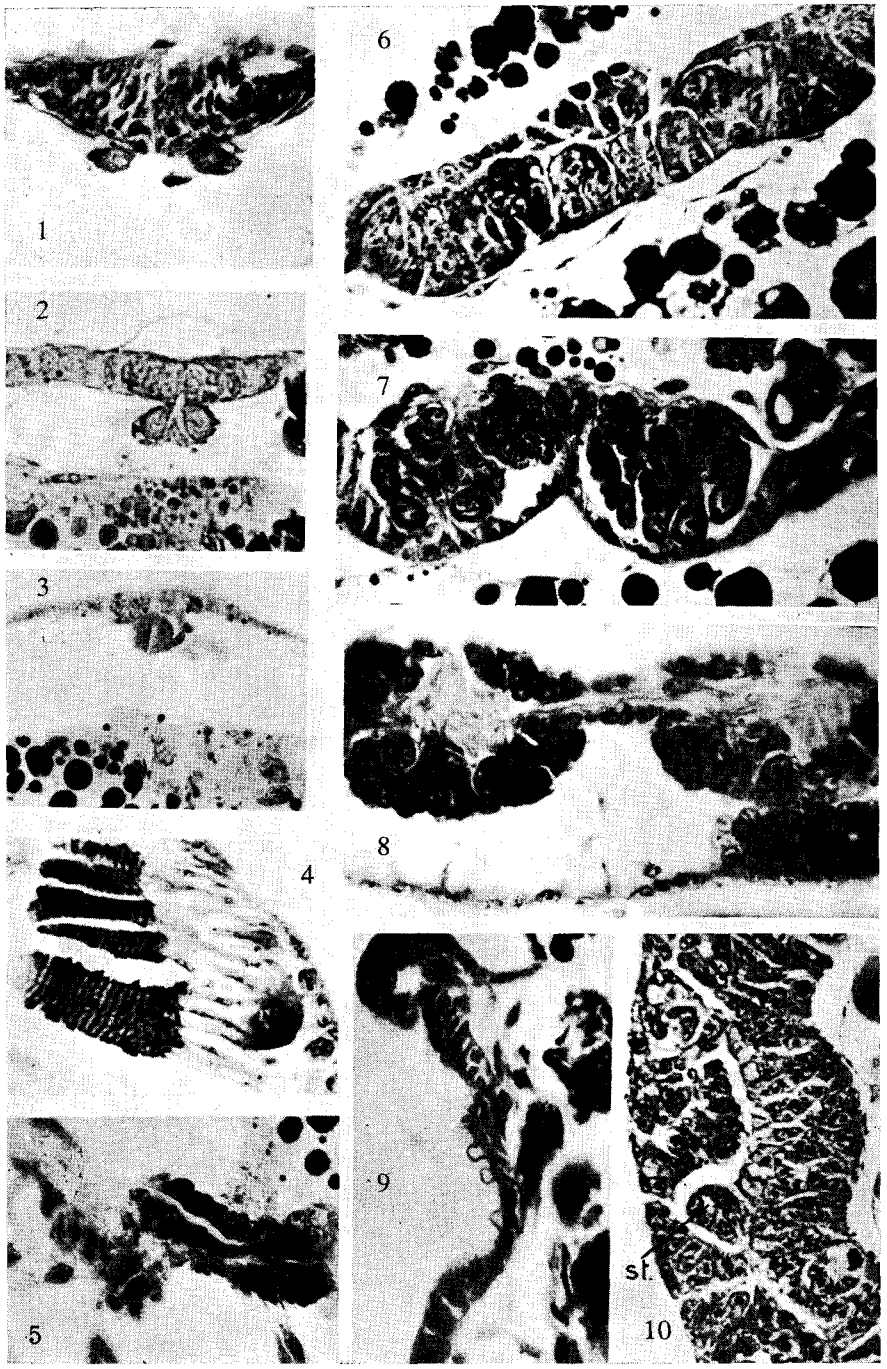
— 1 à 3, glandes pleuropodiales respectivement à 60 h, 72h et 88h — 4, formation de vitellophages secondaires (22h). — 5, gastrulation en cordon plein (22h). — 6, gastrulation en gouttière (22h). — 7, mesoderme épaissi segmentairement (36h), — 8, glandes répugnatoires (96h).

PLANCHE V



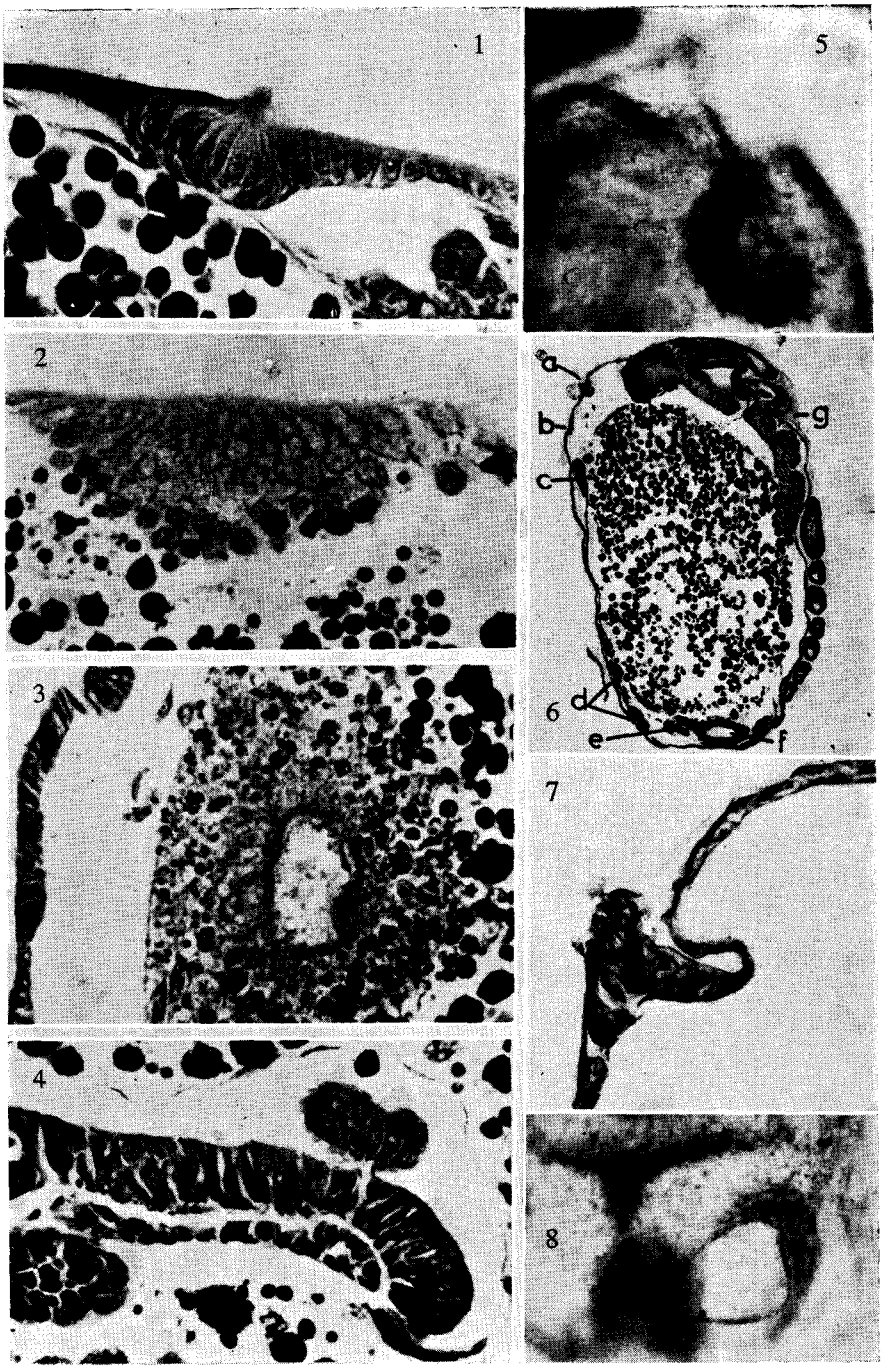
— 1 à 6, formation du proctodeum (même grossissement). — 1, massif d'endoderme (26h). — 2, repliement de l'extrémité caudale (40h). — 3, début de l'invagination (52h). — 4, proctodeum formé et invagination des tubes de Malpighi t m. (54h.) — 5, gonades (26h). — 6, proctodeum et tubes de Malpighi (68h). — 7, ouverture du stomodeum (28h).

PLANCHE VI



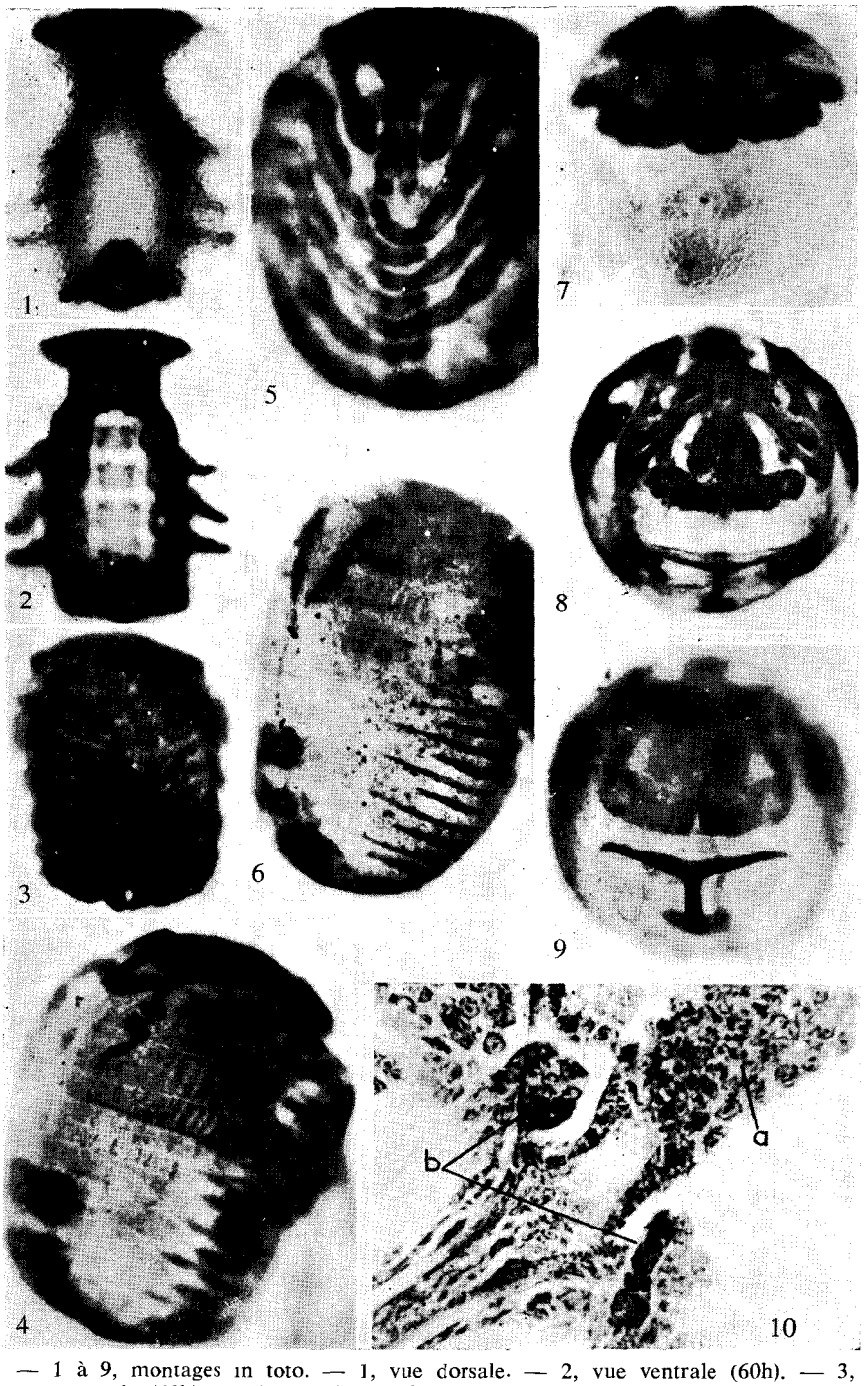
— 1 à 3, coupes transversales, respectivement au niveau du thorax, du premier et du cinquième segment abdominal, montrant la formation du cœur. (88h). — 4, fibres musculaires du premier segment abdominal à 104h. — 5, mêmes fibres à 88 h. — 6, formation des crêtes neurales (28h). — 7, chaîne nerveuse séparée de l'endoderme (56h). — 8, neuropiles (120)h. — 9, ornementation cuticulaire (96h). — 10, Stigmates (56h).

PLANCHE VII



— 1, glande postcéphalique (72h). — 2, corps dorsal (72h). — 3, corps dorsal (96h). — 4, formation des glandes salivaires (36h). — 5, corps dorsal montage in toto, (88h). — 6, coupe longitudinale sagittale (88h) : a, gouttière supérieure du ruptor ovi ; b, glande médiane inférieure du ruptor ovi ; c, glande salivaire ; d, glandes répugnatoires ; e, tubes de Malpighi ; f, anus ; g, procuticule larvaire. — 7, gouttière supérieure du ruptor ovi. — 8, glande salivaire (montage in toto, 80h). — 2 à 8 mêmes grossissements que 1.

PLANCHE VIII



— 1 à 9, montages in toto. — 1, vue dorsale. — 2, vue ventrale (60h). — 3, vue ventrale (68h). — 4, vue de profil (96h). — 7 à 9, vues de dessus respectivement de 50h, 104h et 129h. — (1 et 3 mêmes grossissements que 2. — 4 à 9 mêmes grossissements que 6. — 10, coupe transversale des corpora cardiaca (b) et allata (a) à 120h.

BIBLIOGRAPHIE

BONNEMAISON, L. — 1952. Morphologie et biologie de la punaise ornée du chou (*Eurydema ventralis* KOL). — Ann. Inst. Nat. Rech. Agr., **2**, Sie C, pp. 128-272.

BOURNIER, A. — 1966. Embryogénèse de *Caudothrips buffai* KERNY, *Thysanoptera tubulifera*. — Ann. Soc. Ent. France, N.S. II, **2**, pp. 415-435.

BUTT, F.H. — 1949. Embryology of the milkweed Bug, *Oncopeltus fasciatus* (Hemiptera). — Cornell Univ. Agr. Exp. Stat., Mem. **283**, pp. 1-43.

ESSSELBAUGH, CH.O. — 1946. A study of the *Pentatomidae* (*Hemiptera*). — Ann. Entom. Soc. Americ., Vol. **39** (4), pp. 667-691.

GALLIARD, H. — 1934. La mue embryonnaire des Hémiptères hématophages. — C. R. Soc. Biol., **115**, n° **8**, Paris, 1934, pp. 833-824. (Rf. Rev. appl. Ent., *B*, **22**, 80).

— 1934. Rôle de la mue embryonnaire des Réduvidés hématophages dans le processus d'éclosion. — Ann. Parasitol. hum. et comp., **12**, n° **5**, 1934, pp. 345-349, 2 fig.

HAGAN, H.R. — 1931. The embryogeny of the polyctenid *Hesperoctenes fumarius* Westwood, with reference to viviparity in insectes. — Journ. Morph. Philadelphia, **51**, pp. 1-118, 13 pl.

LA PAZ, J. (de) — 1958-59. Studies on the embryogeny of *Oncopeltus* fasciatus (Dallas) (*Hemiptera : Lygaeidae*). — Nat. appl. Sci. Bull., **16**, n^{os} **1-4**, Philippines, pp. 1-50, 17 pl. h.t., 6 p. bibl. (Rf. Bull. Signal., **20**, 1959, pp. 271-406.

HENRICI, H. — 1940. Die Hautdrüsen der Landwanzen, ihre mikroskopiche Anatomie, ihre Histologie und Endwicklung. — Zool. Jahrb., Abt. Anat. und Ont., Thiere, pp. 144-228.

HEYMONS, R. — 1899. Beiträge zur Morphologie und Entwicklungs — geschichte der Rhynchoten Nova Acta. Acad. Leop. Abhandl. Kaiserl. Leop — Carol. Deut. Akad. Naturf., **74**, pp. 351-456, pl. XV-XVII.

JOHANNSEN, O.A. et F.H. BUTT — 1941. Embryology of Insects and Myriapods. — 462 p.

MELLANBY, H. — 1935. The early embryological development of *Rhodnius prolixus*. — Quart. J. Mic. Sci., **781** (n.s. 309), pp. 71-90.

— 1936. The later development of *Rhodnius prolixus*. — Quart. J. Mic. Sci., **791** (n.s. 13), pp. 1-42.

PESSON, P. — 1944. Contribution à l'étude morphologique et fonctionnelle de la tête de l'appareil buccal et du tube digestif des femelles de Coccides. — Stat. Lab. Rech. Agron., 266 p.

PUCHKOVA, L.V. — 1959. The eggs of true bugs (*Hemiptera-Heteroptera,* V *Pentatomoidea* 1) (in Russian with English summary). — Ent. Obozr., Moscow, **38**, pp. 634-648.

— 1961. The eggs of Hemiptera. VI Pentatomoïdea 2, Pentatomidae and Plastaspidae. — In Russian. Ent. Obozr., Moscow., **40**, pp. 131-143, 76 fig.

POLIVANOVA, E.N. — 1960. Sur la fonction de l'organe dorsal secondaire au cours du développement embryonnaire des *Scutelleridae* (*Hemiptera Pentatomoidea*). — Dokl. Akad. Nauk SSSR, **135** (1), pp. 229-232, 1 fig. (en russe).

— 1961. Development of digestive system and Malpighian tubes in Scutelleridae (*Hemiptera, Pentatomidea*), (In Russian with English summary). — Zoll. Zhurn. Moscow, **40**, pp. 512-522, 3 fig.

— 1965. (Système excréteur et processus d'excrétion au cours du développement embryonnaire des *Pentatomoidea* (*Hemiptera*). — Zh. obshch. Biol., **26**, n° **6**, pp. 700-710, fig. (en russe, résumé anglais) (Rf. Bull. Signal., **27**, 1966, pp. 16-19019.

SAHNI, S.L. & S.D. SINGH — 1965. The occurrence and functions of provisional embryonic cuticle in *Chrysocoris stollii* Wolff (*Hemiptera, Pentatomidae*). — Sci. anc. Cult., **31**, n° **1**, pp. 38-39, fig. (Rf. Bull. Signal., **26**, 1965 : 16-37774).

SCHUMACHER, F. — 1917. Eisprenger bei Wanzen aus der Gruppe der Pentatomiden (*Hemiptera - Heteroptera*). — Sitz. Ber. Ges. Nat. Frunde, Berlin, pp. 438-443.

SEIDE, F. — 1924. Die Geschlechtsorgane in der embryonalen Entwicklung von *Pyrrhocoris apterus* L. — Zeitschr. f. Morph. u. Okol. der Tiere , **1**, **3**, pp. 429-506.

WELLS, M.J. — 1954. The thoracic glands of *Hemiptera-Heteroptera*. — Quart. journ. Mic. Sci., **95** (**3**), pp. 231-244.