

W.L.P.

A PROPOS DU TRAVAIL DE M^{lle} M.-A. VASSAL
SUR L'HYPOPHARYNX DES LARVES D'ÉPHEMÈRES

QUELQUES MOTS
SUR LA QUESTION DE L'HYPOPHARYNX

par J.-R. DENIS

Tout le monde s'accorde à faire de la lingua, un ou plusieurs sternites modifiés. En ce qui concerne les superlingues, les opinions sont partagées. Certains en font des appendices, les autres en font des formations secondaires sans autre importance.

Cette dernière façon de voir est classique. Elle permet de supprimer des questions et dispense de comparer les Insectes aux autres Arthropodes. Ce ne sont pas là de grands mérites. Elle se fonde avant tout sur une application stricte de la loi biogénétique. Les superlingues n'apparaissent pas en même temps et sur le même alignement que les autres appendices; donc, ce ne sont pas des appendices. Il y a longtemps que DOHRN a conseillé de traiter la fameuse loi à la manière de l'Oracle de Delphes. Et, à l'époque de DOHRN, l'embryologie ne s'appelait pas encore modestement causale. On ne considérait que les formes et des rapports très simples. A l'heure actuelle, la notion de forme n'a plus guère d'intérêt non plus que celle d'emplacement. Tout cela s'efface devant l'importance de la notion d'ébauche et de potentialité. Nous comprenons fort bien l'existence d'ébauches non morphologiquement décelables, puisque l'expérimentation révèle cette existence et nous accommodons fort bien de voir apparaître l'ébauche d'organe là où elle peut et quand elle peut.

L'interprétation classique est encore liée à l'idée reçue de la prééminence de l'embryologie sur la simple anatomie comparée. Cette opinion est logiquement insoutenable. Psychologiquement, elle s'explique par la séduction qu'exercent

sur l'esprit les données simples. Et l'esprit n'a pas voulu voir que plus il comparait des formes simples, plus il avait de chances de se tromper sur les ressemblances, précisément dues à la simplicité.

Mais pour en venir au sujet, les partisans de la théorie classique font grand état des données d'HOFFMANN (1911). Chez un Collembole (*Tomocerus*), cet auteur affirme que les superlingues sont de simples productions mandibulaires. Il figure (sa fig. 3) leur origine en coupe transversale où de légères saillies, comprises entre les ébauches mandibulaires doivent, selon lui, représenter l'ébauche des superlingues. On pourrait s'attendre à trouver dans ces saillies, sinon un sac cœlomique, du moins une cavité. Il n'en est rien. Et si on compare la figure en question à toutes celles qu'on peut trouver en ouvrant au hasard un traité élémentaire d'embryologie (celui de DAWYDÖFF p. ex.) on sera vite convaincu qu'HOFFMANN a pris pour mésoderme l'ébauche des ganglions nerveux et pour ébauches de superlingues la légère saillie déterminée par la masse nerveuse sur la plaque germinative. Il est étrange qu'aucun auteur — ils sont nombreux — n'ait songé à critiquer les données d'HOFFMANN avant d'utiliser ses conclusions.

Récemment encore, SILVESTRI (1932), confirmant en gros les données d'UZEL (1898) sur *Campodea*, se fondant simplement sur les aspects extérieurs de la plaque germinative de *Japyx*, considère lingua et superlingues comme formations sternales mandibulo-maxillaires. La question se pose ainsi: admettant qu'à un moment donné les ébauches superlinguales se trouvent entre les mandibulaires, cela suffit-il pour qu'on déclare: mandibule et superlingues appartiennent au même métamère. FOLSOM, chez les Collemboles, UZEL chez les Campodés, ont montré que toutes les ébauches appendiculaires péribuccales subissaient au cours de l'embryogénèse de grands déplacements relatifs. Des métamères deviennent préoraux, le stomodeum se creuse, les plis oraux viennent compliquer encore une topographie mouvante. Dans de telles conditions, quel point de repère choisir ? Il n'en est aucun qui soit fixe, le stade le plus ancien ne signifie rien. En fait, on doit s'en tenir à ceci: les ébauches apparaissent là où elles peuvent et quand leur heure est venue. Elles se déplacent et seuls doivent entrer en compte, dans la détermination des homologies, les rapports des organes définitifs. Il se trouve

que les superlingues définitives n'ont pas le moindre rapport avec les mandibules. Evidemment, SILVESTRI, qui n'étudie que l'aspect des plaques germinatives, ne peut tirer de sa méthode que ce qu'elle peut donner, c'est-à-dire peu.

Depuis longtemps (PACKARD 1871, LUBBOCK 1873) on a pensé à homologuer les superlingues aux secondes maxilles des Crustacés. Mais c'est avec HANSEN (1893) que prit corps la théorie « maxillulaire » admise par beaucoup (BÖRNER *pass.* et 1909), CARPENTER (1903), EVANS (1921), FOLSOM (1900), adoptée tout au moins pour un temps par HOLMGREN et récemment encore reprise par HENRIKSEN (1929). De son côté VAYSSIÈRE (1882) avait reconnu la présence dans la tête des larves d'Ephémères: « d'un zonite qui aurait pour appendices les diverses parties de l'hypopharynx ». Mais VAYSSIÈRE ne précise pas la position de ce zonite par rapport aux mandibules et ne recherche pas ses homologues.

Cette théorie appendiculaire repose sur quelques rares données embryologiques (FOLSOM 1900), sur les ressemblances que présentent avec des appendices, les superlingues de types très primitifs (BÖRNER, CARPENTER, EVANS) et avant tout sur des considérations d'anatomie comparée. Cependant, elle n'a jamais été appuyée sur des études anatomiques approfondies.

J'ai entrepris de telles études, publiées en 1928, et, comptant bien démontrer la théorie maxillulaire, j'ai été conduit à la réfuter. J'ai été conduit à des conceptions nouvelles et assez compliquées de la tête des Insectes et les ai plutôt suggérées qu'exposées. Les voici, très sommairement: il y a chez un Aptérygote très primitif (par hypothèse) *Anurida maritima*: A), un métamère devenu supra-oral, dont les appendices embryonnaires sont les intercalaires et dont le matériel cellulaire, chez l'animal parfait, constitue au moins les régions latérales du clypeo-labre englobant les vestiges de l'acron (quelques organes des sens). A ce métamère appartiennent un gros nerf tégumentaire et une paire de fines racines dorsales du ganglion frontal. B) un métamère restant infra-oral: le superlingual. Ses appendices sont les superlingues, ses portions tergaux sont réduites à un point, ses portions nerveuses constituent les racines ventrales du ganglion frontal, desservent les muscles propres des superlingues et les dilatateurs ventraux du pharynx.

La bouche, conformément aux vues d'HEYMONS, est intersegmentale. Elle est entourée d'un anneau nerveux complet,

formé par les racines, les ganglions frontal et annexes et leurs commissures. On peut même imaginer autour de la portion précérébrale du stomodeum, une cage nerveuse à symétrie dérivée d'un type hexaradiaire. (Ceci peut intéresser la morphologie générale du Cœlomate, mais je n'ai pas dessein d'entamer ce chapitre. Je me bornerai à évoquer les travaux de WIREN (1918) sur les Pantopodes où l'on pourra trouver des ressemblances assez suggestives).

Chez les Collemboles plus évolués qu'*Anurida*, les racines dorsales du ganglion frontal ont disparu (elles étaient déjà très faibles chez *Anurida*) et les racines ventrales prennent la prépondérance. De plus, elles tendent à remonter, le long des *crura cerebri* jusqu'à venir en position para-orale. Sans doute, sont-elles accompagnées par une partie des centres nerveux qui leur correspondent. Mais il est certain qu'une partie des centres du métamère superlingual reste infra-orale: celle qui est préposée à l'innervation des dilatateurs ventraux du pharynx.

Ce sont là des conditions déjà très voisines de celles des vrais Insectes. Les racines ventrales d'*Anurida* sont les racines du ganglion frontal des Ptérygotes. Il est donc possible d'imaginer une évolution conduisant du type Aptérygote au type Insecte. Cette évolution consiste en réduction des racines dorsales, remontée des portions nerveuses superlinguales préposées à l'anneau oral, incorporation au système nerveux central de la partie ventrale de l'anneau (qui devient la soi-disant commissure tritocérébrale).

Chez les Crustacés, le soi-disant tritocérébrum comprend, comme l'a montré VIALLANES, deux centres: un antennaire et un rostral. Le centre rostral correspond, selon moi, au centre superlingual des Insectes inférieurs. Ses appendices, chez les Crustacés, sont peut-être les paragnathes ainsi que le veut CRAMPTON. Je crois l'homologie infiniment probable, toutefois, l'innervation des paragnathes ne m'étant pas connue, je ne veux rien affirmer. Chez les Atélocérates, le centre antennaire a disparu (ou presque) et ce qu'on nomme chez eux le tritocérébrum correspond en partie au centre superlingual.

Il est évident que si on s'en tient à ce qu'on sait de l'anatomie des Insectes et si on ne prétend pas entrer dans trop de détail, la théorie classique se montre suffisante. La preuve

en est que la plupart des auteurs n'ont pas cherché plus loin (Il est à noter que les tenants des théories appendiculaires sont des aptérygologistes. Eux seuls ont éprouvé l'insuffisance des conceptions classiques. Il est probable qu'on se rendra compte de cette insuffisance le jour où on voudra interpréter les prémandibules des larves de beaucoup de Diptères.)

Le travail de Mlle VASSAL — qui, je l'espère, sera suivi de plusieurs autres — a été entrepris afin de savoir si, chez des Ptérygotes généralement considérés comme très primitifs, les larves d'Ephémères, on ne trouverait pas des conditions rappelant celles des Aptérygotes. Or, l'auteur a conclu ceci: s'il y a eu évolution du type Aptérygote vers le type Ptérygote, cette évolution est déjà achevée chez des Ptérygotes aussi primitifs que les larves d'Ephémères. Certes, l'étude des Ephémères n'aurait pu conduire à établir la théorie que j'ai soutenue plus haut. Toutefois, la présence d'une innervation dorsale de la région dorsale de l'hypopharynx — qui, selon la théorie classique devrait être mandibulaire — ne peut s'expliquer que si on admet le schéma évolutif proposé par moi (ou quelque autre analogue) et reste inexplicable si l'on s'en tient aux conceptions classiques.