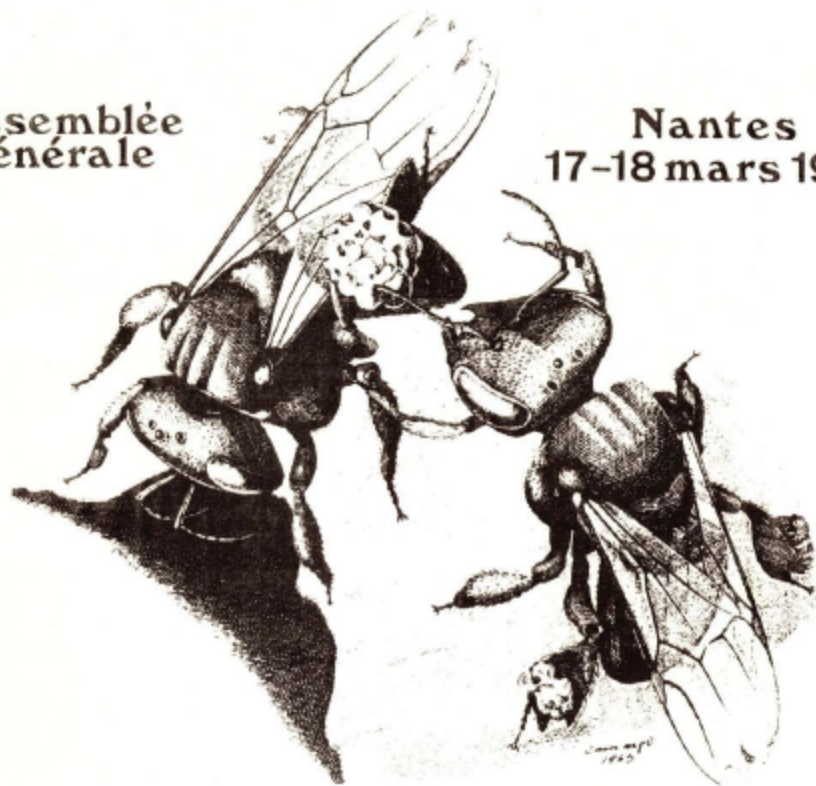


**SECTION FRANÇAISE DE
L'UNION INTERNATIONALE POUR
L'ETUDE DES INSECTES SOCIAUX**

**assemblée
générale**

**Nantes
17-18 mars 1977**



bulletin intérieur 1977

NEUROSECRETION ET REPRODUCTION CHEZ LES INSECTES

A. GIRARDIE

Laboratoire de Zoologie, Université de Marseille I, Centre Saint-Charles,
13331 Marseille Cedex 3, France.

Chez les insectes, les phénomènes neuroendocrines ont donné lieu à une masse considérable de travaux qui établissent l'importance des produits de neurosécrétion dans le contrôle de la reproduction. Mon propos n'est pas de traiter l'ensemble des études parues sur la fonction endocrine gonadotrope du système nerveux mais d'exposer (1) nos connaissances sur le phénomène de neurosécrétion qui ressortent de travaux récents effectués sur le criquet et (2) quelques exemples significatifs des principales fonctions gonadotropes des cellules neurosécrétrices. Dans ce bref survol, seuls les produits de neurosécrétion peptidiques seront envisagés.

A. - DYNAMIQUE DE LA NEUROSECRETION

Les cellules neurosécrétrices à fonction gonadotrope se rencontrent dans presque tous les ganglions du système nerveux central. Les cellules neurosécrétrices médianes de la pars intercerebralis sont celles qui ont été le plus étudiées et ont permis d'envisager une conception de la dynamique de la neurosécrétion (GIRARDIE et GIRARDIE, 1972 ; GIRARDIE et coll., 1975, 1976 ; HIGHNAM, 1976 ; GIRARDIE et GIRARDIE, 1977a, 1977b, 1977c).

Les processus de la neurosécrétion se déroulent en 3 phases : élaboration, transport et libération. L'élaboration du produit de neurosécrétion (ingestion et synthèse) s'effectue dans le corps cellulaire de la cellule neurosécrétrice en faisant intervenir les ribosomes, le reticulum endoplasmique granulaire et l'appareil de Golgi. Le transport axonal amène le produit de neurosécrétion du péricaryone à l'extrémité axonique de la cellule neurosécrétrice. Enfin la libération par exocytose, comme il est généralement admis (NORMANN, 1976) relâche le produit de neurosécrétion

dans le milieu intérieur. La libération est liée à l'arrivée de potentiels d'action (FINLAYSON et OSBORNE, 1970, 1975 ; FINLAYSON et coll., 1976). Elle peut être provoquée par des agents dépolarisants : chocs ioniques par concentration élevée de K^+ ou chocs électriques par électrostimulation (GOSBEE et coll., 1968).

I. -- ACTIVITE GONADOTROPE DE LA VOIE NEUROSECRETRICE MEDIANE

Chez le criquet migrateur *Locusta migratoria*, la destruction élective de la pars intercerebralis par électrocoagulation supprime l'ovogenèse. L'implantation répétée de plusieurs pars intercerebralis dilacérées rétablit le développement ovarien (GIRARDIE, 1967). La stimulation électrique de la pars intercerebralis accroît toutes les activités sécrétoires des cellules neurosécrétrices médianes et avance la maturité sexuelle des criquets mâles et femelles (MOULINS et coll., 1974 ; GIRARDIE et coll., 1975). Le produit de neurosécrétion des cellules neurosécrétrices médianes présente donc une activité gonadotrope.

En 1971, CAZAL et coll. constataient que la section des 2 nerfs paracardiaques internes du criquet, si elle n'est pas suivie de régénération, empêche la maturité ovarienne. Les nerfs paracardiaques internes étant surtout constitués par les axones des cellules neurosécrétrices médianes, il semblerait que la libération spontanée du neurosécrétat médian gonadotrope nécessite la partie neurohémale des corpora cardiaca qui contiennent les extrémités axoniques des cellules neurosécrétrices. Cette conclusion permet de comprendre que, pour compenser une parsectomie, il faille implanter de nombreuses pars intercerebralis plus ou moins broyées. Seulement dans ces conditions, le neurosécrétat des péricaryones lésés pourrait s'échapper des implants et exercer son activité gonadotrope. L'absence de développement ovarien après section des nerfs paracardiaques internes chez *Locusta* s'oppose donc à la conception d'une libération du neurosécrétat au niveau du corps cellulaire de la cellule neurosécrétrice comme l'envisagent certains histologistes (HIGHAM, 1961 ; NISHITSUTSUJI-UWO, 1961 ; SRIVASTAVA, 1969 ; TAKEDA, 1976). Une libération à partir des péricaryones est également proposée chez *Rhodnius* (MADRELL et GEE, 1974) lors de la chimiostimulation

in vitro de corps cellulaires isolés de la chaîne nerveuse ventrale. Malgré l'absence des extrémités axoniques, le milieu d'incubation s'enrichit en neurohormone diurétique sous l'action des ions K^+ .

Chez *Locusta* (GIRARDIE et GIRARDIE, 1977L), nous avons vérifié si l'électrostimulation *in vivo* de la pars intercerebralis séparée des corpora cardiaca par section des nerfs paracardiaques internes pouvait provoquer la libération du neurosécrétat gonadotrope. Nous avons observé que, si la stimulation intervient avant la régénération des extrémités axoniques, l'ovogenèse n'est pas accélérée mais la reconstitution des nerfs paracardiaques internes est facilitée. Par contre, si l'électrostimulation est effectuée après la régénération axonique avec formation de corpora cardiaca *de novo* ou reconnexion des nerfs paracardiaques internes aux corpora cardiaca originels, l'ovogenèse est avancée. L'électrostimulation *in vivo* de la pars intercerebralis semble donc incapable de provoquer la libération du produit de neurosécrétion gonadotrope à partir des corps cellulaires isolés de leurs extrémités axoniques. Mais la libération reprend dès que les liaisons avec les extrémités axoniques sont rétablies. La libération, même forcée, du produit de neurosécrétion médian se limiterait donc aux extrémités axoniques des cellules neurosécrétrices médianes chez le criquet.

II. - QUANTIFICATION DE LA LIBERATION DU NEUROSECRETAT MEDIAN

Chez les criquets, la cystéine ^{35}S est un précurseur du produit de neurosécrétion des cellules neurosécrétrices médianes de la pars intercerebralis (GELDIAY, 1970 ; HIGHNAM et MORDUE, 1970 ; GIRARDIE et GIRARDIE, 1972). L'autoradiographie en microscopie électronique montre que cet acide aminé soufré est incorporé au niveau des granules élémentaires des péricaryones et des axones (GIRARDIE et GIRARDIE, 1972).

Nous avons évalué la libération du neurosécrétat des cellules neurosécrétrices médianes en mesurant les variations de la radioactivité des protéines (protéines précipitées par l'acide perchlorique) de la partie neurohémale des corpora cardiaca après injection de cystéine ^{35}S (GIRARDIE et GIRARDIE, *impublié*). Par analogie avec les produits de neurosécrétion hypothalamo-hypophysaires des mammifères (ACHER, 1976), il est vraisemblable que les protéines radioactives des corpora cardiaca correspondent aux

protéines porteuses physiologiquement inactives. Chez les vertébrés, il est actuellement admis que protéine: -support et neurohormone peptidique sont associées molécule à molécule dans le granule élémentaire et que leur libération se fait simultanément par exocytose. Chez le criquet, nous venons de vérifier que la stimulation électrique de la pars intercerebralis provoquait la sortie simultanée du facteur gonadotrope et des protéines radioactives des corpora cardiaca. Par contre, dans les préparations témoins (électrostimulation du deutocérébron) où il n'y a pas libération du facteur gonadotrope dans le milieu, il n'y a pas non plus appauvrissement des corpora cardiaca en protéines radioactives. La diminution des extrémités axoniques en protéines radioactives est donc, comme chez les vertébrés, le reflet de la libération de la neurohormone qui doit lui être associée.

Nous venons également de montrer que la libération des protéines radioactives de complexes cerveau-corpora cardiaca par électrostimulation *in vitro* de la pars intercerebralis diminue au fur et à mesure qu'augmente le temps compris entre l'injection du radioisotope et la stimulation (fig. 1). Ce résultat indique que plus le neurosécrétat a séjourné dans les extrémités axoniques, moins sa libération est facile, c'est-à-dire que le neurosécrétat le plus récemment synthétisé est le plus facilement libérable ou selon la formule lapidaire "dernier arrivé, premier sorti".

III. - RELATIONS LIBERATION-SYNTHESE ET LIBERATION-TRANSPORT

En provoquant la libération du neurosécrétat médian par stimulation électrique *in vivo* de l'axe pars intercerebralis-corpora cardiaca; il a été possible d'étudier l'effet de la libération sur les phases de synthèse et de transport (GIRARDIE et coll., 1976). Cette analyse a permis de comprendre le stockage et la décharge du neurosécrétat médian gonadotrope en relation avec les cycles ovariens, la diapause et la castration parasitaire.

L'analyse radiochimique de la pars intercerebralis et des corpora cardiaca après injection de cystéine ^{35}S montre que la libération provoquée au niveau des corpora cardiaca accroît à la fois la synthèse et la quantité de matériel de neurosécrétion transportée. Ce résultat fait comprendre que le retour à une activité normale des cellules neurosécrétrices médianes à la post-diapause d'*Anacridium aegyptium* est soumis à la vidange

du matériel fuchsinophile stocké le long de la voie neurosécrétrice médiane pendant la diapause (GIRARDIE et GRANIER, 1973 ; GIRARDIE et coll., 1974). Cette vidange naturelle en fin de diapause, conformément aux résultats expérimentaux, se déroule progressivement en remontant l'axe neurosécréteur médian. Elle débute au niveau des lobes de stockage des corpora cardiaca pour s'étendre ensuite aux nerfs paracardiaques internes et enfin atteindre les corps cellulaires situés dans la pars intercerebralis.

Par un artifice expérimental (section des nerfs paracardiaques internes et électrostimulation de la pars intercerebralis), nous avons montré qu'il peut y avoir synthèse en l'absence de libération. Cette exploration expérimentale justifie la charge de l'axe pars intercerebralis-corpora cardiaca des femelles mûres (HIGHNAM, 1961 ; GIRARDIE, 1967 ; HIGHNAM et MORDUE, 1970 ; GIRARDIE et GIRARDIE, 1972) ou en diapause (GELDIAY, 1970) chez qui la libération du neurosécrétat médian est ralentie ou négligeable (diapause) avec poursuite d'une certaine synthèse au niveau des péricaryones.

La stimulation électrique *in vivo* des corpora cardiaca après section des nerfs paracardiaques internes entraîne une libération du produit de neurosécrétion dans le milieu intérieur sans qu'il y ait pour autant modification de l'activité de synthèse des corps cellulaires. Il semble donc que l'action en retour de la libération sur la synthèse ne dépende pas de la présence du neurosécrétat dans l'hémolymphe mais elle réclame la continuité anatomique entre la pars intercerebralis et les corpora cardiaca. Les nerfs paracardiaques internes sont constitués de fibres fuchsinophiles des cellules neurosécrétrices médianes et de fibres ventrales non fuchsinophiles dont une partie constitue les nerfs hypocérébrocardiaques réunissant les corpora cardiaca au ganglion hypocérébral (J. GIRARDIE, *imprimé*). Le feedback libération-synthèse pourrait s'exprimer par une activité bioélectrique de ces fibres non fuchsinophiles. L'électrostimulation de la pars intercerebralis de femelles de *Locusta* à nerfs hypocérébrocardiaques sectionnés est suivie d'une vidange des corpora cardiaca qui entraîne une décharge de la pars intercerebralis. Ce résultat élimine donc l'éventualité d'un feedback par des axones ventraux des nerfs paracardiaques internes. En conséquence, les effets en retour de la libération sur les autres activités de la cellule neurosécrétrice médiane sont vraisemblablement transmis par la fibre neurosécrétrice. Cette propagation peut faire intervenir soit le flux axonal

rétrograde, soit un courant antidromique comme l'entendent ANWYL et FINLAYSON (1974), FINLAYSON et OSBORNE (1975). La vitesse de transmission de l'effet en retour est très rapide (288 mm/j au minimum) ce qui est en faveur d'une propagation bioélectrique du feedback (GIRARDIE et GIRARDIE, 1977b). La libération pourrait être à l'origine d'une activité bioélectrique antidromique qui se propagerait de l'extrémité axonique jusqu'au péricaryone qui, en réponse, se vidangerait et synthétiserait.

IV. VITESSE DE TRANSPORT DU NEUROSECRETAT MEDIAN

MORDUE et HIGHNAM (1973), HIGHNAM (1976) ont évalué la vitesse de transport du matériel de neurosécrétion dans le système neurosécréteur médian de *Schistocerca gregaria*. Après injection de cystéine ^{35}S , ils observent dans les corpora cardiaca une radioactivité de base qui apparaît très rapidement et qui serait due, selon HIGHNAM, à une absorption physico-chimique du radioélément au niveau de la protéine neurosécrétée et à un échange moléculaire avec l'isotope non marquée. Puis, il s'établit un équilibre du marquage des corpora cardiaca. Il faut donc admettre que toute augmentation ultérieure de la radioactivité des corpora cardiaca doit correspondre à l'arrivée de matériel marqué fraîchement synthétisé au niveau des péricaryones de la pars intercerebralis. Vu la longueur des axones neurosécréteurs et le temps nécessaire à l'apparition du nouveau neurosécrétat dans les corpora cardiaca, la vitesse de transport serait de 50 $\mu\text{m}/\text{min}$ soit 72 mm/J chez la femelle en vitellogénèse et de 13 à 16 $\mu\text{m}/\text{min}$ soit 24 mm/J environ chez la femelle mûre où il y a ralentissement de la libération avec accumulation du matériel fuchsinophile dans les cellules neurosécrétrices médianes (HIGHNAM, 1961).

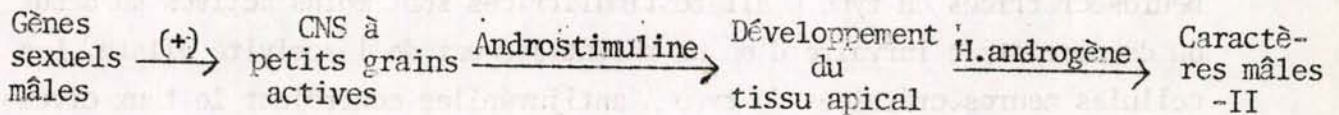
E. - MECANISMES NEUROENDOCRINES GONADOTROPES

Le pouvoir endocrine gonadotrope du système nerveux s'exerce dans tous les domaines de la sexualité des insectes : différenciation du sexe, puberté, évolution et maturation des cellules germinales, cycle de fécondité et comportement sexuel.

I. NEUROSECRETION ET DIFFERENCIATION SEXUELLE

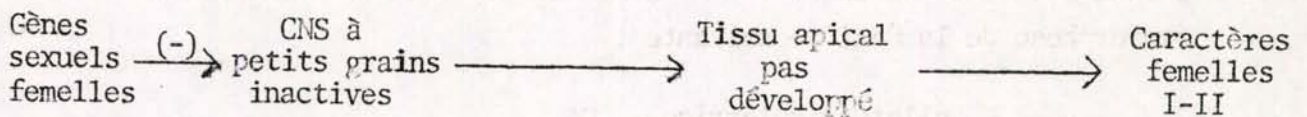
Chez le lampyre, qui présente la particularité d'être indifférencié sexuellement jusqu'au troisième stade larvaire, NAISSE (1966a, 1966b) a établi que la réalisation des caractères sexuels s'opère sous le contrôle d'une activité endocrine du cerveau.

Les gènes sexuels mâles, au début du quatrième stade larvaire, déclencheraient l'activité sécrétrice d'un type de cellules neurosécrétrices de la pars intercerebralis, cellules neurosécrétrices à petits grains. Ce produit de neurosécrétion a une action masculinisante induisant la différenciation d'un massif de cellules mésodermiques ou tissu apical à partir de la gaine folliculaire apicale de la gonade. Le tissu apical se développe et sécrète pendant la fin de la vie larvaire un facteur qui détermine la différenciation des caractères mâles primaires et secondaires. La séquence des événements est la suivante :



Les gènes sexuels femelles, au contraire, s'opposeraient à l'activité des cellules neurosécrétrices à petits grains au quatrième stade larvaire d'où pas de différenciation du tissu apical et la larve évolue en femelle.

Le schéma du mécanisme de la différenciation sexuelle femelle est alors :



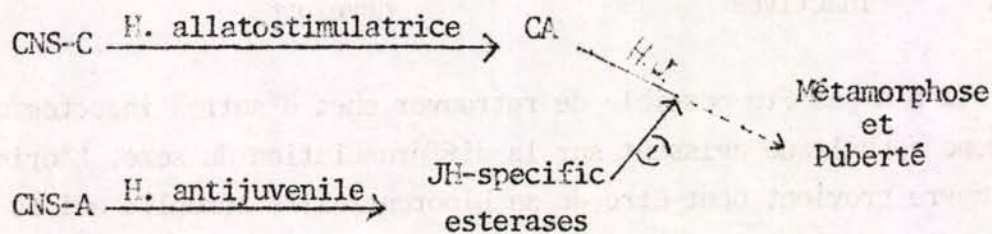
Il n'a pas été possible de retrouver chez d'autres insectes une neurohormone céphalique agissant sur la différenciation du sexe. L'originalité du lampyre provient peut-être de sa bipotentialité sexuelle qui se manifeste très tardivement (jusqu'à la fin du troisième stade larvaire) alors que, chez les autres insectes, la différenciation sexuelle est établie d'une façon plus ou moins définitive pendant le développement embryonnaire.

ou au début de la vie larvaire (JOLY, 1968).

II. NEUROSECRETION ET PUEENTE

Chez les insectes adultes, le développement normal des organes génitaux et du comportement sexuel exigent une déficience passagère en hormone juvénile soit à la fin de la vie larvaire (JOLY, 1960 ; VOGEL, 1969 ; LANZREIN, 1974 ; DUMSER et DAVEY, 1974 ; OBERLANDER et coll., 1975), soit chez la nymphe (ITTYCHERIAN et NAYAR, 1967). Cette insuffisance en hormone juvénile est responsable de la métamorphose (BOUNHIOL, 1937 ; WIGCLESWORTH, 1954 ; JOLY, 1968) qui doit donc être considérée comme une véritable puberté.

Chez le criquet migrateur, la pars intercerebralis exerce une double action sur le déterminisme de la métamorphose (GIRARDIE, 1967). Les cellules neurosécrétrices du type C allatostimulatrices sont moins actives au début du dernier stade larvaire d'où un ralentissement de l'activité allate. Les cellules neurosécrétrices du type A antijuveniles contrôlent le taux circulant des estérases spécifiques qui hydrolysent l'hormone juvénile de l'hémolymphe (REITNAKARAN et JOLY, 1976). L'action conjuguée de ces 2 phénomènes entraîne un effondrement du taux d'hormone juvénile circulante au début du dernier stade larvaire d'où l'induction de la métamorphose avec sensibilisation de la sphère génitale aux hormones gonadotropes. Les données actuelles amènent donc à représenter le mécanisme neuroendocrine du déterminisme de la métamorphose de la manière suivante :



La double action du cerveau sur l'activité des corpora allata à la fin de la vie larvaire vient d'être retrouvée chez un holométabole, *Galleria*, par SEHNAL et GRANGER (1975).

III. NEUROSECRETION ET EVOLUTION DES CELLULES GERMINALES JUSQU'A LA PREVITELLOGENESE

Une action endocrine du cerveau sur les stades très précoces de l'ovogenèse a été mise en évidence chez la punaise brésilienne *Pantronylus megistus* par FURTADO (1977). A la fin de la vie larvaire, 2 types de cellules neurosécrétrices (A et A') de la pars intercerebralis présentent un cycle d'activité en relation avec les mitoses et méiose ovariennes. La parsectomie au dernier stade larvaire bloque la différenciation des ovogonies en ovocytes et la réimplantation de cerveaux rétablit l'évolution des cellules germinales de l'ovaire. Des destructions électives de cellules neurosécrétrices de la pars intercerebralis suivies ou non d'injections d'ecdysone ou d'application topique d'hormone juvénile ont pu préciser que les cellules du type A contrôlent directement les mitoses ovariennes et que les cellules A', par l'intermédiaire des glandes prothoraciques, dirigent la méiose en l'absence d'hormone juvénile.

Un tel mécanisme à la fin de la vie larvaire ou nymphale avait été évoqué pour expliquer les divisions goniales et l'évolution des cellules germinales de l'ovaire nymphal de *Tenebrio* (LAVERDURE, 1971) et du testicule de *Rhodnius* (DUMSER et DAVEY, 1975).

IV. NEUROSECRETION ET ACTIVITE GENITALE DE L'ADULTE FEMELLE

Chez la femelle adulte, diverses régions du système nerveux présentent une activité gonadotrope.

1) Pars intercerebralis

La pars intercerebralis manifeste une activité gonadotrope qui peut s'exercer à tous les niveaux de l'ovogenèse : prévitellogenèse, vitellogenèse, choriogenèse et même comportement sexuel.

a) Action indirecte de la pars intercerebralis sur l'ovogenèse

La pars intercerebralis peut agir sur l'ovaire en contrôlant l'activité des corpora allata qui dirigent la vitellogenèse. La stimulation électrique de la pars intercerebralis de femelles de criquet égyptien, en diapause et

à corpora allata déconnectés, réactive les corpora allata. Il y a une augmentation de la teneur en hormone juvénile dans le sang (GIRARDIE et JOLY, 1975) avec rupture de la diapause et émission de plusieurs pontes successives (GIRARDIE et coll., 1974). Chez le criquet migrateur, l'électrostimulation des cellules neurosécrétrices du type C allatostimulatrices de la pars intercerebralis copie tous les effets d'une implantation des corpora allata (LAUVERJAT et GIRARDIE, 1976). Elle entraîne une différenciation anticipée du corps gras caractérisé par (1) un accroissement du volume nucléaire (endomitoses), (2) une perte de globules lipidiques et (3) un développement de la machinerie cellulaire responsable de la protéosynthèse des vitellogénines. Elle stimule également la protéosynthèse des glandes oviductaires qui produisent les oothèques. Il s'en suit une vitellogenèse et une ponte avancées de 5 à 6 jours.

Une autre action indirecte de la pars intercerebralis sur l'ovogenèse, mais cette fois indépendante des corpora allata, a été démontrée chez *Calliphora erythrocephala*. Les travaux de THOMSEN et MÖLLER (1963) ont établi que le repas carné pris par la mouche agit d'une part sur les corpora allata qui ont une activité vitellogénante classique, et d'autre part sur les cellules neurosécrétrices médianes qui répondent en sécrétant une neurohormone métabolique. Le facteur émis par les cellules neurosécrétrices médianes stimule la production d'enzymes protéolytiques au niveau des cellules intestinales permettant ainsi l'assimilation des protéines consommées par la mouche entraînant le développement ovarien.

b) Action directe de la pars intercerebralis sur l'ovogenèse

La pars intercerebralis intervient aussi directement sur l'évolution génitale femelle (GIRARDIE, 1967 ; WILKENS, 1967 ; SROKA et GILBERT, 1971 ; BARKER et HERMAN, 1973).

Ainsi, on a pu montrer que le cerveau contrôle par voie endocrine la prévitellogenèse. LAVERDURE (1972) constate qu'en culture *in vitro* l'ovaire de *Tenebrio* survit sans croissance, mais que l'adjonction de cerveaux ou d'extraits de cerveaux induit la prévitellogenèse. Chez *Anacridium* en diapause et allatectomisé, l'électrostimulation de la pars intercerebralis, qui provoque la vidange des cellules neurosécrétrices médianes, est suivie de prévitellogenèse alors que les ovaires restent infantiles chez les témoins (GIRARDIE et coll., 1974). Il ne peut pas s'agir d'une action de

l'hormone juvénile puisque les femelles utilisées sont privées de corpora allata. GOLTZENE (1977), travaillant sur *Locusta*, a pu préciser que l'action directe de la pars intercerebralis sur la prévitellogenèse s'exerce en contrôlant la protéosynthèse du corps gras. La parsectomie sur une jeune femelle du jour 0 s'oppose d'une part à l'élévation de la teneur en protéines du corps gras qui n'est pas rétablie par une implantation de corpora allata actifs. Elle empêche d'autre part l'apparition dans l'hémolymphe de la fraction protéique qui assure la vitellogenèse, là encore une surcharge en corpora allata est sans effet.

Divers travaux ont montré que la pars intercerebralis pouvait contrôler directement la vitellogenèse en agissant soit sur l'ovaire, soit sur le métabolisme des protéines hémolymphatiques mises à la disposition de la vitellogenèse. Ainsi chez *Lucilia* (CLIFT, 1971), le produit de neurosécrétion des cellules neurosécrétrices médianes libéré par les corpora cardiaca modifie la forme des cellules folliculaires rendant l'ovaire apte à mobiliser par pinocytose les métabolites hémolymphatiques nécessaires à sa vitellogenèse. Le parasitisme, qui affecte souvent l'activité des cellules neurosécrétrices médianes de l'hôte (voir CASSIER, 1967), peut apporter des informations sur la fonction vitellogénante de la pars intercerebralis. La castration parasitaire du criquet *Anacridium* par le Diptère *Metacemyia* bloque l'ovogenèse au stade de la vitellogenèse (LEONIDE, 1969 ; WARKIEVI-GRANIER, 1971). Les corpora allata des parasites sont actifs comme le montrent des contrôles cytologiques (GIRARDIE et GRANIER, 1974) ou physiologiques (GIRARDIE, 1974b) ou des dosages biologiques d'hormone juvénile circulante (GIRARDIE et JOLY, 1975). Par contre, les cellules neurosécrétrices médianes des criquets parasites présentent un hypofonctionnement qui serait responsable de l'arrêt de la vitellogenèse (GIRARDIE et GIRARDIE, 1977a). En effet après injection de cystéine ^{35}S , si les radioactivités des pars intercerebralis des criquets sains et parasites sont semblables, en revanche l'augmentation de la radioactivité des corpora cardiaca est plus lente et moins élevée chez les parasites où la quantité de matériel de neurosécrétion transportée serait donc plus faible. De plus, la perte de radioactivité, à partir de 2 heures après l'injection du radioisotope, est plus faible chez les parasites suggérant que la libération du produit de neurosécrétion y est moins importante. D'autre part chez les parasites, l'implantation de corpora allata

surnuméraires actifs n'améliore pas l'ovogenèse alors que l'électrostimulation de la pars intercerebralis augmente la protéinémie et la concentration hémolympatique des vitellogénines suivies de vitellogenèse (GIRARDIE, 1977). L'ensemble de ces résultats est en faveur d'une action des cellules neurosécrétrices médianes sur la production des protéines vitellines ne passant pas par les corpora allata.

Chez les formes anautogènes de moustiques, les corpora cardiaca stockent l'hormone gonadotrope des cellules neurosécrétrices médianes qui est libérée par le repas de sang (voir LEA, 1972). L'ovaire d'*Aedes aegypti* produit sous l'action du repas de sang de l' α -ecdysone qui, après transformation en β -ecdysone, stimule la synthèse de vitellogénines au niveau du corps gras (HAGEDORN et FALLON, 1973 ; FALLON et coll., 1974 ; HAGEDORN et coll., 1975). Selon LEA (1975), le produit de neurosécrétion des cellules neurosécrétrices médianes libéré par le repas sanguin a une fonction ecdysiotrope sur les ovaires. La parsectomie supprime la réponse de l'ovaire au repas de sang. La sécrétion d'ecdysone ovarienne est alors abolie avec pour conséquence la non-production des protéines vitellines et le blocage de la vitellogenèse. En outre, l'incubation de cellules neurosécrétrices médianes avec des ovaires et du corps gras de femelles non nourries permet la synthèse de vitellogénines. Ces résultats expérimentaux confirment ceux de SPIELMAN et coll. (1971) qui constatent que l'injection de β -ecdysone stimule la vitellogenèse de femelles anautogènes. Les recherches *in vitro* de LAVERDUPE (1975) sur *Tenebrio* semblent aussi indiquer que l'évolution normale de l'ovaire nymphal réclame la présence simultanée d'ecdysone et de corps gras.

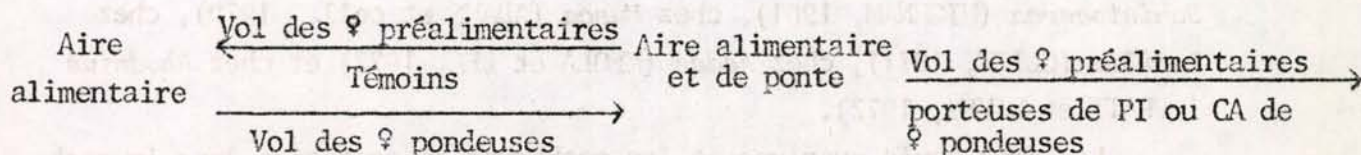
Enfin, les stades ultimes de l'ovogenèse (production des enveloppes ovocytaires) seraient aussi sous l'étroite dépendance des cellules neurosécrétrices médianes dans le cas du criquet migrateur selon GOLTZENE (1977). En effet, la parsectomie réalisée pendant la vitellogenèse bloque l'activité des cellules folliculaires qui n'élaborent plus le chorion et la membrane vitelline même après implantation de corpora allata actifs ou injection d'hormone juvénile.

c) Pars intercerebralis et comportement sexuel femelle

Il existe plusieurs travaux mettant en évidence le rôle de la pars intercerebralis sur le comportement sexuel femelle. Parmi ceux-ci, les résultats de Mme BOULETTEAU-MERLE (1975) sur la drosophile sont intéressants

à un double titre. D'une part, ils montrent que l'accouplement agit sur la réceptivité sexuelle et la fécondité de la femelle par l'intermédiaire de la pars intercerebralis. Pendant la copulation, le mâle transfère à la femelle des spermatozoïdes et la sécrétion de ses glandes accessoires qui stimulent l'activité génésique de la femelle (augmentation du nombre d'oeufs formés et ponte accélérée) et qui inhibent la réceptivité de la femelle (femelle fécondée est momentanément réfractaire à un nouveau accouplement). Chez les femelles vierges, la destruction de la pars intercerebralis réduit la production d'oeufs, inhibe la ponte et supprime la réceptivité sexuelle. Si la parsectomie est suivie d'insémination, la fécondation a perdu tous ses pouvoirs stimulants sur la fertilité femelle. D'autre part, Mme BOULETTEAU-MERLE a mis en évidence un rôle de la pars intercerebralis sur la survie des spermatozoïdes dans les voies femelles. La femelle fécondée privée de pars intercerebralis présente un réceptacle séminal contenant des spermatozoïdes immobiles et elle pond des oeufs stériles qui ne se développent pas. La destruction de la pars intercerebralis a peut-être supprimé la production d'un facteur neuroendocrine qui contrôlerait l'activité sécrétrice des voies femelles assurant le maintien du pouvoir fécondant des spermatozoïdes.

En relation avec la reproduction, le hanneton présente un comportement original (comportement migrateur) qui est lié à l'activité neuroendocrine de la pars intercerebralis selon STENGEL et SCHUBERT (1972a, 1972b, 1972c). La femelle immature à l'émergence manifeste un vol préalimentaire de l'aire larvaire (champs, prairies) à l'aire alimentaire (arbres, forêts). Quinze jours plus tard, quand les ovaires sont mûrs, la femelle pondreuse effectue un deuxième vol ou vol de ponte, inverse du vol préalimentaire, qui ramène la femelle mûre à l'aire de ponte. Chez la femelle préalimentaire, l'implantation de pars intercerebralis ou de corpora allata prélevés sur des femelles pondreuses induit l'inversion du sens du vol et bloque l'ovogenèse de l'hôte. Sous l'action des oeufs mûrs, le système pars intercerebralis-corpora allata produit donc un facteur qui déclenche le mécanisme d'inversion du sens du vol et qui inhibe l'ovogenèse. Le comportement migrateur de la femelle du hanneton peut se schématiser de la façon suivante :



Mme CAMPAN (1972) a également montré chez *Calliphora vomitoria* et *Eristalis tenax* que la pars intercerebralis et les corpora allata, impliqués dans l'ovogenèse, interviennent aussi dans le comportement des femelles vers l'odeur du lieu de ponte.

d) Pars intercerebralis et ponte

La ponte chez les insectes ovipares et la parturition chez les ovovivipares et vivipares peuvent être sous la dépendance des cellules neurosécrétrices médianes de la pars intercerebralis. Des expériences *in vitro* montrent que les cellules neurosécrétrices médianes produisent un facteur myotrope qui augmente le rythme et l'amplitude des contractions des voies génitales femelles induisant ainsi la ponte (KOLLER, 1954 ; GIRARDIE et LAFON-CAZAL, 1972). La libération du facteur myotrope dépendrait de la présence d'oeufs mûrs chez les mouches (NAYAR, 1958), chez les criquets (HIGHNAM, 1962 ; OKELLO, 1971) ou de la fin de l'embryogenèse chez la punaise vivipare *Stilbocoris* (FURTADO, 1971) ou d'un facteur de copulation issu de la spermathèque chez *Rhodnius* (PRATT et DAVEY, 1972).

e) Action en retour de l'ovaire sur la pars intercerebralis

Les activités gonadotropes de la pars intercerebralis ne sont pas continues, elles sont régulièrement interrompues quand les oeufs arrivent à maturité. Ce mécanisme intervient dans la régulation de la périodicité des pontes au cours de la vie imaginale.

L'action en retour de l'ovaire sur les cellules neurosécrétrices médianes entraîne une rétention du produit de neurosécrétion qui provoque une surcharge de la voie neurosécrétrice médiane en matériel fuchsinoophile (HIGHNAM, 1961). Le mécanisme régulateur peut faire intervenir différentes voies.

Les ovaires, qui contiennent des oeufs mûrs, peuvent émettre une hormone ovostatique, une antigonadotrope, qui freine l'activité de libération des cellules neurosécrétrices médianes chez *Iphita* (NAYAR, 1958), chez *Schistocerca* (HIGHNAM, 1961), chez *Musca* (ADAMS et coll., 1970), chez *Lucilia* (CLIFT, 1971), chez *Aedes* (MEOLA et LEA, 1972) et chez *Rhodnius* (PRATT et DAVEY, 1972).

Les gros oeufs ovariens et les oothèques en gestation dans la poche incubatrice chez les Blattes *Blattella* et *Pycnoscelus* peuvent aussi agir mécaniquement sur des récepteurs sensoriels qui inhibent l'activité des

corpora allata par voie nerveuse (ROTH et STAY, 1959). ENGELMANN (1957) suggère que les oeufs en incubation de *Leucophaea* libèrent une substance qui incite le cerveau à inhiber par voie nerveuse l'activité gonadotrope des corpora allata. ENGELMANN (1970) pense que, selon les espèces de Blattes, l'inhibition produite par les oeufs en gestation peut être humorale ou mécanique ou les deux à la fois en agissant sur les neurones de la chaîne nerveuse ventrale et le cerveau.

2) Cellules neurosécrétrices latérales

THOMSEN (1952) montre chez *Calliphora* que la destruction élective des cellules neurosécrétrices latérales du protocérébron réduit le développement ovarien. Chez *Locusta*, j'ai retrouvé la fonction gonadotrope des cellules neurosécrétrices latérales et montré qu'elle est moins énergique que celle des cellules neurosécrétrices médianes (GIRARDIE, 1974a). En effet, l'électrocoagulation des 2 groupes de cellules neurosécrétrices latérales chez de jeunes femelles de criquet fraîchement métamorphosées retarde de 15 jours la vitellogenèse et la ponte. D'autre part, la quantité d'oeufs déposés est très faible par suite de la dégénérescence d'une grande partie des ovocytes en cours de vitellogenèse. Inversement, la stimulation électrique des cellules latérales avance la vitellogenèse et la ponte (A. GIRARDIE, impublié).

Le facteur gonadotrope produit par les cellules neurosécrétrices latérales pourrait agir en synergie avec celui des cellules neurosécrétrices médianes. Il renforcerait l'effet du produit de neurosécrétion médiane en élevant son efficacité ou en augmentant la réceptivité de l'ovaire à son égard.

3) Chaîne nerveuse ventrale

En dehors du cerveau, de nombreux auteurs ont décrit dans la chaîne nerveuse ventrale des cellules neurosécrétrices qui présentent des variations de charge avec le cycle ovarien suggérant leur intervention au cours de l'ovogenèse (RAABE, 1971). L'ovariectomie peut même entraîner l'accumulation de matériel de neurosécrétion dans des cellules neurosécrétrices de la chaîne nerveuse qui ont été appelées cellules de castration par SCHARRER (1955).

L'étude la plus complète que nous possédions sur l'action gonadotrope de la chaîne nerveuse ventrale est celle faite par DELPHIN (1965) sur *Schistocerca*. Par une série d'expériences de déconnexions, d'ablations et d'implantations du dernier ganglion abdominal, il est démontré que les cellules neurosécrétrices de ce ganglion nerveux élaborent un facteur endocrine vitellogéniant.

Chez la blatte ovovivipare *Eublaberus*, les cellules neurosécrétrices de la chaîne nerveuse présentent une activité cyclique en relation avec la

vitellogenèse et l'incubation des oothèques. Selon ROTH (1973), la pression des oothèques sur des mécanorécepteurs utérins affecterait l'activité sécrétrice gonadotrope de la chaîne nerveuse ventrale.

Chez *Gryllus* (THOMAS, 1964), *Locusta* (GIRARDIE et LAPON-CAZAL, 1972) et *Carausius* (ENDERS, 1955 ; THOMAS, 1976), le ganglion sous-oesophagien produit un facteur myotrope qui déclenche la ponte. Selon THOMAS sur *Carausius*, le ganglion sous-oesophagien déconnecté du cerveau perd rapidement son action sur l'ovoposition en même temps que ses cellules neurosécrétrices du type A sont moins actives. L'auteur en déduit que la ponte est déclenchée par le cerveau qui dirige par les connectifs péri-oesophagiens l'activité sécrétrice des cellules A du ganglion sous-oesophagien dont le produit de neurosécrétion aurait une action sur la ponte. Chez *Bombyx*, FUKUDA (1962) avait également montré une action nerveuse du cerveau sur l'activité des cellules neurosécrétrices du ganglion sous-oesophagien qui déterminent le voltinisme par la sécrétion d'une neurohormone de diapause.

La chaîne nerveuse ventrale est aussi capable de sécréter un principe myotrope impliqué dans le contrôle des contractions de l'oviducte qui induisent la ponte. Chez *Locusta*, des extraits de ganglions nerveux de la chaîne ventrale stimulent *in vitro* les contractions d'oviductes isolés (GIRARDIE et LAPON-CAZAL, 1972 ; CHALAYE, 1974). Les recherches de CHALAYE montrent en plus que les organes péricoréens abdominaux, qui renferment le matériel de neurosécrétion des cellules neurosécrétrices C_3 des ganglions de la chaîne ventrale, présentent aussi une activité myotrope sur les oviductes. Il est donc fort possible que la propriété d'élaborer le facteur myotrope de la chaîne nerveuse revienne aux petites cellules neurosécrétrices azocaminophiles de type C_3 des ganglions abdominaux. Par ailleurs, MESNIER et PROVANSAL (1976) sur *Galleria* viennent de montrer que les organes péricoréens renferment un facteur de ponte chez la femelle. La femelle vierge décapitée ne pond pas. L'injection d'extraits d'organes péricoréens de femelles rétablit l'ovoposition alors que les extraits mâles sont inactifs. MESNIER (1972) avait déjà montré par des injections d'extraits que l'ensemble du système nerveux central chez *Galleria* renferme un facteur capable de provoquer la ponte de femelles vierges décapitées qui normalement ne pondent pas.

V. NEUROSECRETION ET ACTIVITE GENITALE DE L'ADULTE MALE

La sexualité du mâle peut également être liée à l'activité du système neuroendocrine gonadotrope bien que peu de travaux aient été consacrés au sexe mâle.

On sait que chez divers insectes l'accouplement obéit à des actes comportementaux précis et spécifiques qui sont essentiels pour permettre la fécondation et la reproduction. Ce phénomène et son contrôle neuroendocrine ont été étudiés chez le criquet par PENER (1965), GIRARDIE (1967), CANTA-

CUZIE (1971), PENER et coll. (1972), GIRARDIE et coll. (1975). Chez le jeune mâle adulte, l'électrostimulation de la pars intercerebralis accélère la maturation sexuelle. Le développement de la pigmentation jaune associée à la maturité sexuelle et le comportement sexuel sont aussi avancés. Par contre, la destruction des cellules neurosécrétrices du type C de la pars intercerebralis inhibe le comportement sexuel et empêche l'installation de la pigmentation jaune. L'implantation de pars intercerebralis rétablit à la fois le comportement sexuel et l'acquisition de la livrée jaune. A côté de cela, la surcharge en corpora allata actifs ne réussit qu'à induire la pigmentation jaune chez les mâles privés de cellules C. Il semble donc que le comportement sexuel de *Locusta* soit réglé directement par les cellules neurosécrétrices C de la pars intercerebralis et que le développement de la pigmentation dépende des corpora allata sous le contrôle neuroendocrine des cellules C.

HARTMAN (1971) a retrouvé chez le criquet mâle *Gomphocerus* l'activité gonadotrope des cellules neurosécrétrices médianes. La parsectomie bloque l'activité sécrétrice des glandes accessoires avec arrêt de la production de spermatophores. Des implantations de pars intercerebralis ou de corpora allata restaurent la sécrétion des spermatophores. Il est donc vraisemblable que, là aussi, les cellules neurosécrétrices médianes produisent un principe allatotrope qui contrôle la sécrétion de l'hormone gonadotrope des corpora allata assurant la formation des spermatophores.

La stridulation sexuelle mâle, qui caractérise un état d'euphorie en relation avec la reproduction chez certains insectes, peut être sous le contrôle de la pars intercerebralis. Ainsi chez le grillon *Teleogryllus*, où la stridulation du mâle est subordonnée à la sécrétion du spermatophore, la parsectomie empêche la formation de spermatophores et inhibe la stridulation (LOHER, 1974).

Quant à la spermatogenèse chez l'adulte, il semble qu'elle échappe à un contrôle endocrine (JOHANSSON, 1967 ; GIRARDIE, 1967 ; TATEUCHI, 1969).

CONCLUSION

Cette brève revue permet de se rendre compte de la place prépondérante qu'occupe la neurosécrétion dans les mécanismes physiologiques et comportementaux de la reproduction chez les insectes. Les produits de neurosécrétion sont certainement les éléments les plus importants de la coordination de la vie sexuelle de l'insecte. En effet, la reproduction est jalonnée par toute une série d'événements qui sont dominés par un enchaînement de mécanismes physiologiques de nature neurohormonale. Pour lever les points obscurs qui subsistent actuellement, notamment l'action cellulaire des neurohormones gonadotropes et le problème de la pluralité des neurohormones de la pars intercerebralis et de la chaîne nerveuse ventrale, il sera naturellement nécessaire d'isoler les facteurs neuroendocrines et d'en faire la chimie.

L'identification chimique des neurohormones permettra aussi d'en faire le dosage par radioimmunologie donc d'en contrôler la sécrétion et de vérifier la validité des hypothèses émises à partir d'informations histochimiques, cytologiques et chirurgicales. Les neuroendocrinologistes d'insectes doivent donc tout mettre en oeuvre pour atteindre cet objectif qui aura le mérite, nous n'en doutons pas, d'ouvrir une nouvelle aire de recherches et de progrès.

BIBLIOGRAPHIE

- ACHEL, R. (1976). Les neurophysines. Aspects moléculaires et cellulaires. *Biochimie*, 58, 895-911.
- ADAMS, T.S., JOHNSON, J.C., FATLAND, C.L. et OLSTAD, G. (1970). Preparation of a semipurified extract of the östatic hormone and its effect on egg maturation in the house fly. *Ann. ent. Soc. Am.*, 63, 1565-1569.
- ANWYL, R. et FINLAYSON, L.H. (1974). Peripherally and centrally generated action potentials in neurons with both a motor and a neurosecretory function in the insect *Rhodnius prolixus*. *J. comp. Physiol.*, 91, 135-145.
- BARKER, J.F. et HERMAN, W.S. (1973). On the neuroendocrine control of ovarian development in the monarch butterfly. *J. exp. Zool.*, 183, 1-10.
- BOULETREAUX-MERLE, J. (1975). Influence de l'accouplement sur la physiologie reproductrice des femelles de *Drosophila melanogaster* (Meig.). Fonctions modifiées, nature des stimulations reçues et relais physiologiques mis en jeu. Thèse, Lyon.
- BOUNHOL, J.J. (1937). Métamorphose prématurée après ablation des corpora allata chez le ver à soie. *C. R. hebdomadaire Acad. Sci., Paris*, 205, 175-177.
- CAMPAN, M. (1972). Etude psychophysiologique de la recherche du lieu de ponte chez les femelles de Diptères. Thèse, Toulouse.
- CANTACUZENE, A.M. (1971). Données histophysiologiques sur l'appareil génital mâle du Criquet migrateur *Locusta migratoria* L. et quelques autres Acridiens (Orthoptères). Thèse, Paris.

- CASSIER, P. (1967). La reproduction des insectes et la régulation de l'activité des corps allates. *Ann. Biol.*, 6, 595-670.
- CAZAL, M., GIRARDIE, A. et BENTZ, F. (1971). Action des corpora cardiaca sur le développement génital de *Locusta migratoria migratorioides*. *Arch. Zool. exp. gén.*, 112, 293-300.
- CHALAYE, D. (1974). Neurosécrétions au niveau de la chaîne nerveuse ventrale de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) : étude histologique, histochimique, ultrastructurale et expérimentale. Thèse, Paris.
- CLIFT, A.D. (1971). Control of germinal activity and yolk deposition in non-terminal oöcytes of *Lucilia cuprina* (Diptera : Calliphoridae). *J. Insect Physiol.*, 17, 601-606.
- DELPHIN, F. (1965). The histology and possible functions of neurosecretory cells in the ventral ganglia of *Schistocerca gregaria* Forskal (Orthoptera : Acrididae). *Trans. r. entomol. Soc. London*, 117, 167-214.
- DUMSER, J.B. et DAVEY, K.G. (1974). Endocrinological and other factors influencing testis development in *Rhodnius prolixus*. *Can. J. Zool.*, 52, 1011-1022.
- DUMSER, J.B. et DAVEY, K.G. (1975). The *Rhodnius* testis : hormonal effects on cell division. *Can. J. Zool.*, 53, 1682-1689.
- ENDERS, E. (1955). Die hormonale Steuerung rhythmischer Bewegungen von Insekten Ovidukten. *Verh. deutsch. Zool. Ges.*, 19, 113-116.
- ENGELMANN, F. (1957). Die Steuerung der Ovarfunktion bei der ovoviviparen Schabe *Leucophaea maderae*. *J. Insect Physiol.*, 1, 257-378.
- ENGELMANN, F. (1970). The physiology of insect reproduction. Pergamon Press, Oxford.
- FALLON, A.M., HAGEDORN, H.H., WYATT, G.R. et LAUFER, L. (1974). Activation of vitellogenin synthesis in the mosquito *Aedes aegypti* by ecdysone. *J. Insect Physiol.*, 20, 1815-1823.
- FINLAYSON, L.H. et OSBORNE, M.P. (1970). Electrical activity of neurohaemal tissue of the stick insect, *Carausius morosus*. *J. Insect Physiol.*, 16, 791-800.
- FINLAYSON, L.H. et OSBORNE, M.P. (1975). Secretory activity of neurons and related electrical activity. *Adv. comp. Physiol. Biochem.*, 6, 165-258.

- FINLAYSON, L.H., OSBORNE, M.P. et ANWYL, R. (1976). Effects of acetylcholine, physostigine and hemicholinium-3 on spontaneous electrical activity of neurosecretory nerves in *Carausius* and *Rhodnius*. *J. Insect Physiol.*, 22, 1321-1326.
- FUKUDA, S. (1962). Hormonal control of diapause in the silkworm. *Gen. comp. Endocr.*, Suppl. 1, 337-340.
- FURTADO, A.F. (1971). Recherches sur le contrôle endocrine cérébral de la vitellogenèse et de la parturition chez une punaise vivipare, *Stilbocoris natalensis* (Hétéroptères, Lygèidés). *C. R. hebdomadaire Acad. Sci., Paris*, 272, 2468-2471.
- FURTADO, A.F. (1977). Contrôle endocrine des mitoses goniales et du déclenchement de la méiose chez la femelle de *Panstrongylus megistus* (Hemiptera : Reduviidae). Thèse, Paris.
- GELDIAY, S. (1970). Photoperiodic control of neurosecretory cells in the brain of the Egyptian grasshopper, *Anacridium aegyptium* L. *Gen. comp. Endocr.*, 14, 35-42.
- GIRARDIE, A. (1967). La pars intercerebralis chez *Locusta migratoria* L. (Orthoptère) et son rôle dans le développement. Thèse, Strasbourg.
- GIRARDIE, A. (1974a). Recherches sur le rôle physiologique des cellules neurosécrétrices latérales du protocérébron de *Locusta migratoria migratorioides*. *Zool. Jb. Physiol.*, 78, 310-326.
- GIRARDIE, A. (1974b). Activité physiologique des corpora allata d'*Anacridium aegyptium* (Insecte, Orthoptère) sains et parasités, pendant et après la diapause. *C. R. hebdomadaire Acad. Sci., Paris*, 279, 69-72.
- GIRARDIE, A. et GRANIER, S. (1973). Système endocrine et physiologie de la diapause chez le criquet égyptien, *Anacridium aegyptium*. *J. Insect Physiol.*, 19, 2341-2358.
- GIRARDIE, A. et LAFON-CAZAL, M. (1972). Contrôle endocrine des contractions de l'oviducte de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). *C. R. hebdomadaire Acad. Sci., Paris*, 274, 2208-2210.
- GIRARDIE, A., MOULINS, M. et GIRARDIE, J. (1974). Rupture de la diapause d'*Anacridium aegyptium* par stimulation électrique des cellules neurosécrétrices de la pars intercerebralis. *J. Insect Physiol.*, 20, 2261-2275.
- GIRARDIE, J. (1977). Contrôle neuroendocrine des protéines sanguines vitellogènes d'*Anacridium aegyptium* sain et parasité. *J. Insect Physiol.*,

- GIRARDIE, J. et GIRARDIE, A. (1972). Evolution de la radioactivité des cellules neurosécrétrices de la pars intercerebralis chez *Locusta migratoria migratorioides* (Insecte Orthoptère) après injection de cystéine S^{35} . Etude autoradiographique aux microscopes optique et électronique. *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.*, 128, 212-226.
- GIRARDIE, J. et GIRARDIE, A. (1977a). Intervention des cellules neurosécrétrices médianes dans la castration parasitaire d'*Anacridium aegyptium*. *J. Insect Physiol.*, 23, 101-110.
- GIRARDIE, J. et GIRARDIE, A. (1977b). Neurosécrétion médiane après section de nerfs hypocérébrocardiaques chez le criquet migrateur. *C. R. hebdomadaire Acad. Sci., Paris*, 284, 111-114.
- GIRARDIE, J. et GIRARDIE, A. (1977c). Section des nerfs paracardiaques internes et libération provoquée du facteur gonadotrope médian chez le criquet migrateur. *Experientia*, 33, 111-113.
- GIRARDIE, J., GIRARDIE, A. et MOULINS, M. (1975). Preuves radiochimiques et physiologiques d'une activation par électrostimulation des cellules neurosécrétrices de la pars intercerebralis chez *Locusta migratoria* (Insecte Orthoptère). *Gen. comp. Endocr.*, 25, 416-424.
- GIRARDIE, J., GIRARDIE, A. et MOULINS, M. (1976). Etude radiochimique après électrostimulation de la dynamique fonctionnelle des cellules neurosécrétrices protécérébrales médianes de *Locusta migratoria* (Insecte Orthoptère). *Gen. comp. Endocr.*, 30, 410-418.
- GIRARDIE, J. et GRANIER, S. (1974). Rôle des corps allates dans la castration parasitaire d'*Anacridium aegyptium* (Insecte Orthoptère) infesté par *Metacemyia calloti* (Insecte Diptère). *Arch. Anat. microsc. Morph. exp.*, 63, 269-280.
- GIRARDIE, J. et JOLY, L. (1975). Dosage biologique de l'hormone juvénile dans l'hémolymphe d'adultes d'*Anacridium aegyptium* (Insecte Orthoptère) sains et parasités, pendant et après rupture expérimentale de la diapause. *C. R. hebdomadaire Acad. Sci., Paris*, 281, 719-722.
- GOLTZENE, F. (1977). Contribution à l'étude de l'ovogenèse chez *Locusta migratoria* L. (Orthoptère). Thèse, Strasbourg.
- GOSBEE, J.L., MILLIGAN, J.V. et SMALLMAN, B.N. (1968). Neural properties of the neurosecretory cells of the adult cockroach *Periplaneta americana*. *J. Insect Physiol.*, 14, 1785-1792.
- HAGEDORN, H.H. et FALLON, A.M. (1973). Ovarian control of vitellogenin synthesis by the fat body in *Aedes aegypti*. *Nature, London*, 244, 103-105.

- HAGEDORN, H.H., O'CONNOR, J.D., FUCHS, M.S., SAGE, B., SCHLAEGER, D.A. et BOHM, M.K. (1975). The ovary as a source of α -ecdysone in an adult mosquito. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, 72, 3255-3259.
- HARTMANN, R. (1971). Der Einfluss endokriner Faktoren auf die männlichen akzessorischen Drüsen und die Ovarien bei der Keulenheuschrecke *Gomphocerus rufus* L. (Orthoptera, Acrididae). *Z. Vergl. Physiol.*, 74, 190-216.
- HIGHNAM, K.C. (1961). The histology of the neurosecretory system of the adult female desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Quart. J. Microsc. Sci.*, 102,
- HIGHNAM, K.C. (1962). Neurosecretory control of ovarian development in *Schistocerca gregaria*. *Quart. J. Microsc. Sci.*, 103, 57-72.
- HIGHNAM, K.C. (1976). L'activité neurosécrétoire chez les Acridiens migrants. *Acrida*, 5, VI-XXIV.
- HIGHNAM, K.C. et MORDUE, A.J. (1970). Estimates of neurosecretory activity by an autoradiographic method in adult female *Schistocerca gregaria* (Forsk.). *Gen. comp. Endocr.*, 15, 31-38.
- ITTYCHERIAN, P.I. et NAYAR, K.K. (1967). Ovarian response to corpus allatum in *Iphita limbata* Stal. *Curr. Sci., India*, 22, 608-609.
- JOHANSSON, A.S. (1958). Relation of nutrition to endocrine-reproductive functions of the milweed bug *Oncopeltus fasciatus* (Dallas) (Heteroptera Lygaeidae). *Nytt. Magasin Zool.*, 7, 1-132.
- JOLY, L. (1960). Fonctions des corpora allata chez *Locusta migratoria* (L.). Thèse, Strasbourg.
- JOLY, P. (1968). Endocrinologie des Insectes. G.P.B. Edit. Masson & Cie, Paris.
- KÖLLER, G. (1954). Zur Frage der hormonalen Steuerung bei der rhythmischen Eingeweidebewegungen von Insekten. *Verh. dtsch. zool. Gesellsch.*, 27, 417-422.
- LANZREIN, B. (1974). Influence of a juvenile hormone analogue on vitellogenin synthesis and oogenesis in larvae of *Nauphoeta cinerea*. *J. Insect Physiol.*, 20, 1871-1885.
- LAUVERJAT, S. et GIRARDIE, A. (1976). Différenciation post-imaginale du corps gras et des voies génitales femelles de *Locusta migratoria* (Insecte Orthoptère) après stimulation électrique des cellules neurosécrétoires C de la pars intercerebralis. *Coll. int. C.N.R.S.*, n° 251, 307-315.
- LAVERDURE, A.M. (1971). Etude des conditions hormonales nécessaires à l'évolution de l'ovaire chez la nymphe de *Tenebrio molitor* (Coléoptère). *Gen. comp. Endocr.*, 17, 467-478.

- LAVERDURE, A.M. (1972). L'évolution de l'ovaire chez la femelle adulte de *Tenebrio molitor*. La prévitellogenèse. *J. Insect Physiol.*, 18, 1477-1491.
- LAVERDURE, A.M. (1975). Influence du corps gras sur l'évolution de l'ovaire nymphal de *Tenebrio molitor*, étude en culture *in vitro*. *J. Insect Physiol.*, 21, 1641-1646.
- LEA, A.O. (1972). Regulation of egg maturation in the mosquito by the neurosecretory system. *Gen. comp. Endocr.*, Suppl. 3, 602-608.
- LEA, A.O. (1975). The control of reproduction by a blood meal : the mosquito as a model for vector endocrinology. *Acta trop.*, 32, 111-115.
- LEONIDE, J.C. (1969). Recherches sur la biologie de divers Diptères endoparasites d'Orthoptères. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, 53, 1-246.
- LOHER, W. (1974). Circadian control of spermatophore formation in the cricket *Teleogryllus commodus* Walker. *J. Insect Physiol.*, 20, 1155-1172.
- MADDRELL, S.H.P. et GEE, J.D. (1974). Potassium-induced release of the diuretic hormone of *Rhodnius prolixus* and *Glossina austeni* : Ca dependence, time course and localization of neurohaemal areas. *J. exp. Biol.*, 61, 155-171.
- MEOLA, R. et LEA, A.O. (1972). Humoral inhibition of egg development in mosquitoes. *J. med. Ent.*, 9, 99-103.
- MESNIER, M. (1972). Recherches sur le déterminisme de la ponte chez *Galleria mellonella* (Lépidoptère). *C. R. hebdomadaire Acad. Sci., Paris*, 274, 708-711.
- MESNIER, M. et PROVANSAL, A. (1976). Rôle physiologique des organes périsymphatiques. Contrôle de l'oviposition. *Cong. Cent. Soc. zool. Fr.*
- MORDUE, A.J. et HIGGINAM, K.C. (1973). Incorporation of cystine into the cerebral neurosecretory system of adult locusts. *Gen. comp. Endocr.*, 20, 351-357.
- MOULINS, M., GIRARDIE, A. et GIRARDIE, J. (1974). Manipulation of sexual physiology by brain stimulation in insects. *Nature, London*, 250, 339-340.
- NAISSE, J. (1966a). Contrôle endocrinien de la différenciation sexuelle de *Lampyris noctiluca* (Coléoptère Malacoderme Lampyride). I. Rôle androgène des testicules. *Arch. Biol. (Liège)*, 77, 139-201.
- NAISSE, J. (1966b). Contrôle endocrinien de la différenciation sexuelle chez *Lampyris noctiluca* (Coléoptère Lampyride). III. Influence des hormones de la pars intercerebralis. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 7, 105-110.
- NAYAR, K.K. (1958). Studies on the neurosecretory system of *Iphita limbata* Stal. V. Probable endocrine basis of oviposition in the female. *Proc. Indian Acad. Sci.*, 447, 233-251.

- NISHIITSUTSUJI-UWO, J. (1961). Electron microscopic studies on the neurosecretory system in *Lepidoptera*. *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.*, 54, 613-630.
- NORMANN, T.C. (1976). Neurosecretion by exocytosis. *Int. Rev. Cytol.*, 46, 1-77.
- OBERLANDER, H., SOWER, L. et SILHACEK, D.L. (1975). Mating behaviour of *Plodia interpunctella* reared on juvenile hormone-treated diet. *J. Insect Physiol.*, 21, 681-685.
- OKELO, O. (1971). Physiological control of oviposition in the female desert locust, *Schistocerca gregaria* Forsk. (*Orth.*, *Acrididae*). *Can. J. Zool.*, 49, 969-974.
- PENER, M.P. (1965). On the influence of corpora allata on maturation and sexual behaviour of *Schistocerca gregaria*. *J. Zool.*, 147, 119-136.
- PENER, M.P., CIRARDIE, A. et JOLY, P. (1972). Neurosecretory and corpus allatum controlled effects on mating behavior and color change in adult *Locusta migratoria migratorioides* males. *Gen. comp. Endocr.*, 19, 494-508.
- PRATT, G.E. et DAVEY, K.G. (1972). The corpus allatum and oogenesis in *Rhodnius prolixus* (Stal). III. The effect of mating. *J. exp. Biol.*, 56, 223-237.
- RAABE, M. (1971). Neurosécrétion dans la chaîne nerveuse ventrale des insectes et organes neurohémaux métamériques. *Arch. Zool. exp. Gén.*, 112, 679-694.
- RETNAKARAN, A. et JOLY, P. (1976). Neurosecretory control of juvenil hormone inactivation in *Locusta migratoria* L. *Coll. int. C.N.R.S.*, n° 251, 317-323.
- ROTH, L.M. (1973). Inhibition of oocyte development during pregnancy in the cockroach *Eublaberus posticus*. *J. Insect Physiol.*, 19, 455-469.
- ROTH, L.M. et STAY, B. (1959). Control of oocyte development in cockroaches. *Science, N.Y.*, 130, 271-272.
- SCHARRER, B. (1955). "Castration cells" in the central nervous system of an insect (*Leucophaea maderae*, *Blattaria*). *Trans. N.Y. Acad. Sci.*, 17, 520-525.
- SEHNAL, F. et GRANGER, N.A. (1975). Control of corpora allata function in larvae of *Galleria mellonella*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, 148, 106-116.
- SPIELMAN, A., GWADZ, R.W. et ANDERSON, W.A. (1971). Ecdysone-initiated ovarian development in mosquitoes. *J. Insect Physiol.*, 17, 1807-1814.

- SRIVASTAVA, R.C. (1969). A note on the neurosecretory pathways in *Pyrilla perpusilla* Walker (Fulgoridae : Homoptera). *Experientia*, 25, 1097-1098.
- SROKA, P. et GILBERTS, L.I. (1971). Studies on the endocrine control of post-emergence ovarian maturation in *Manduca sexta*. *J. Insect Physiol.*, 17, 2409-2419.
- STENGEL, M. et SCHUBERT, G. (1972a). Influence des corpora allata de la femelle pondueuse de *Melolontha melolontha* L. (Coléoptère Scarabidae) sur l'ovogenèse de la femelle préalimentaire. *C. R. hebd. Acad. Sci., Paris*, 274, 426-428.
- STENGEL, M. et SCHUBERT, G. (1972b). Influence de la pars intercerebralis et des corpora cardiaca de la femelle pondueuse sur l'ovogenèse de la femelle préalimentaire de *Melolontha melolontha* L. (Coléopt. Scarabidae). *C. R. hebd. Acad. Sci., Paris*, 275, 1653-1654.
- STENGEL, M. et SCHUBERT, G. (1972c). Rôle de la pars intercerebralis et des corpora cardiaca de la femelle pondueuse de *Melolontha melolontha* L. (Coléopt. Scarabidae) dans le comportement migratoire de la femelle préalimentaire. *C. R. hebd. Acad. Sci., Paris*, 275, 2161-2162.
- TAKEDA, N. (1976). The direct release of neurosecretory material from the cell in the pars intercerebralis of *Monema flavescens* (Lepidoptera : Heterogeneidae). *Appl. Ent. Zool.*, 11, 143-153.
- TAKEUCHI, S. (1969). Endocrinological studies on spermatogenesis in the silkworm, *Bombyx mori* L. *Develop. Growth Diff.*, 11, 8-28.
- THOMAS, A. (1964). Recherches expérimentales sur le contrôle endocrine de l'ovogenèse chez *Gryllus domesticus* (L.) (Orthoptère). *C. R. hebd. Acad. Sci., Paris*, 259, 1561-1564.
- THOMAS, A. (1976). La ponte de *Carausius morosus* (Br.) et son déterminisme neuro-endocrinien. Thèse, Paris.
- THOMSEN, E. (1952). Functional significances of the neurosecretory brain cells and the corpus cardiacum in the female blow-fly, *Calliphora erythrocephala* Meig. *J. exp. Biol.*, 29, 137-172.
- THOMSEN, E. et MOLLER, I. (1963). Influence of neurosecretory cells and of corpus allatum on intestinal protease activity in the adult *Calliphora erythrocephala* Meig. *J. exp. Biol.*, 40, 301-321.
- VOGEL, A. (1969). Mise en évidence de la phase de déclenchement du développement ovarien chez *Locusta migratoria* L. *C.R. hebd. Acad. Sci., Paris*, 268, 1194-1196.

WARKIEVI-GRANIER, S. (1971). Recherches sur la castration parasitaire et l'existence d'un éventuel relais endocrinien dans la castration d'*Anacridium aegyptium* L. (Orthoptera, Catantopidae) infesté par *Ceracia mucronifera* Rond. (Diptera, Tachinidae). Thèse 3ème cycle, Marseille.

WIGGLESWORTH, V.B. (1954). The physiology of insect metamorphosis. Cambridge, University Press.

WILKENS, J.L. (1967). The control of egg maturation in *Sarcophaga bullata* (Diptera). Amer. Zool., 7, 723-724.

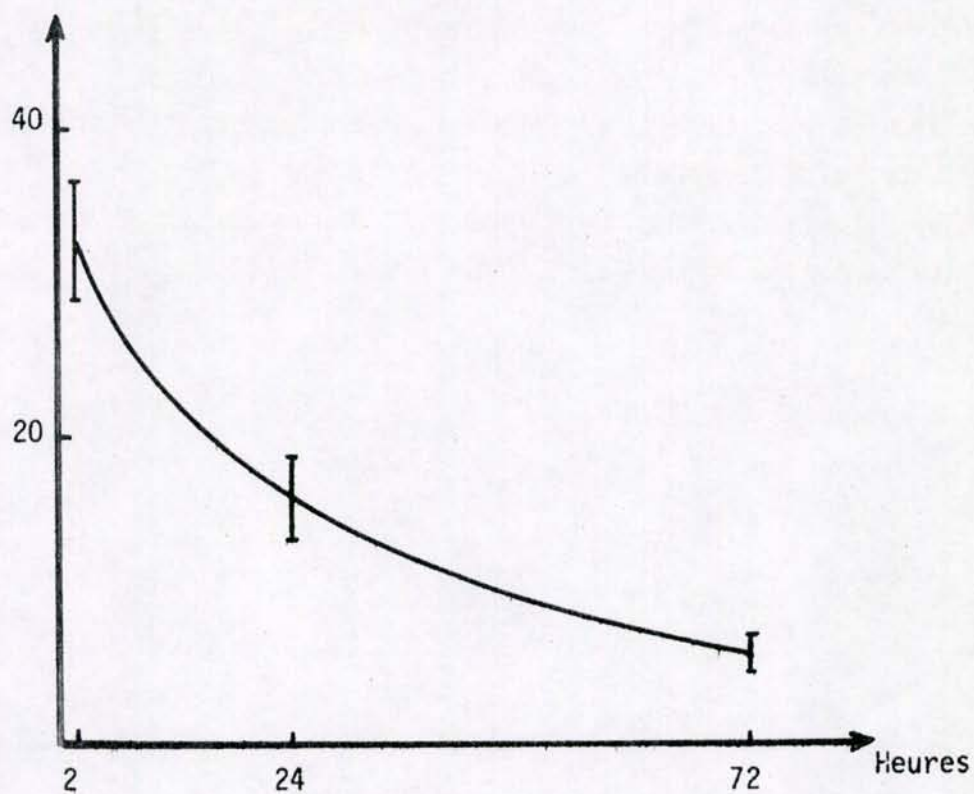


FIGURE 1.- Pourcentage de la libération provoquée des protéines radioactives de la partie neurosécrétrice des corpora cardiaca par électrostimulation de la pars intercerebralis in vitro 2 ou 24 ou 72 heures après injection de cystéine ^{35}S (selon J. GIRARDIE et A. GIRARDIE).