

BULLETIN
DE LA
SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE DE FRANCE

EXTRAIT

Faits remarquables accompagnant l'insémination chez certains Hétéroptères Miridae

par Jacques CARAYON (*)

Les Miridae forment sans doute la plus vaste de toutes les familles d'Hétéroptères. La superfamille des Cimicoidea, à laquelle ils appartiennent, est bien définie, mais les affinités des diverses familles qui la composent, objet d'opinions variées, restent incomplètement élucidées.

Des caractères anatomiques et histologiques surtout, notamment la structure du germarium, m'ont conduit (Carayon 1977 *a* et *b*) à diviser les Cimicoidea en deux groupes de familles :

— Les Miriformes (Miridae, Tingidae, Microphysidae, Joppeicidae).

— Les Cimiciformes (Cimicidae, Polycetenidae, Plokiophilidae, Anthocoridae, Nabidae).

La plupart des Cimiciformes présentent en outre une particularité biologique très remarquable : l'insémination extragénitale traumatique, plus brièvement désignée par le sigle IET. Lors de l'accouplement, le mâle, pourvu d'une pièce copulatrice vulnérante, perce le vagin ou le tégument de la femelle et injecte le sperme dans la cavité abdominale de celle-ci en dehors des organes génitaux proprement dits. Les spermatozoïdes doivent ensuite accomplir des migrations compliquées, souvent par voie sanguine, pour atteindre les ovocytes et assurer la fécondation (*cf.* notamment Carayon 1977 *a*).

Les Cimiciformes membres de deux sous-familles : Nabidae Nabinae et Anthocoridae Lasiochilinae, qui — fait remarquable — sont aussi les plus riches en caractères primitifs, ont conservé l'insémination intragénitale existant chez presque tous les Insectes.

Toutefois, l'insémination de certains Nabinae s'accompagne d'un ensemble de faits ou phénomènes discrets, ne jouant là, selon toute apparence, aucun rôle dans l'insémination même, mais « préfigurant », semble-t-il, les faits et phénomènes beaucoup plus accusés qui caractérisent l'IET constante des Nabidae les plus évolués : les Prostemmaeinae (Carayon 1977 *a*). Chez les Nabinae en question s'observent corrélativement :

— l'existence sur le pénis, près du gonopore secondaire d'une épine acérée et creusée en gouttière,

— un épaississement très marqué mais localisé de la cuticule du vagin, où l'épine phallique provoque lors de l'accouplement des plaies anfractueuses profondes contenant du sperme.

— une dispersion de spermatozoïdes qui, à partir de ces plaies, progressent dans la cuticule vaginale et y subsistent très longtemps inaltérés. Ces spermato-

(*) Avec la collaboration technique de Gabrielle Carayon pour les coupes histologiques et de Gilbert Hodebert pour les dessins.

zoïdes là ne participent jamais à la fécondation, assurée par d'autres qui, après avoir été déposés en bien plus grand nombre dans la lumière du vagin, émigrent à l'intérieur des voies génitales jusqu'aux ovaires.

La découverte des IET chez les Cimiciformes m'a incité à rechercher des phénomènes comparables chez d'autres Hétéroptères, particulièrement chez les plus proches parents des Cimiciformes, savoir les Miriformes. Poursuivies pendant bien des années et étendues à de nombreux groupes, ces recherches sont restées négatives. Selon toute probabilité, sinon en toute certitude, les phénomènes d'IET sont propres aux Cimiciformes, en tant du moins que processus constants d'insémination.

Chez certains Miridae cependant existent quelques faits discrets, mais néanmoins remarquables, qui sont associés à l'insémination et dont certains rappellent les phénomènes précurseurs de l'IET trouvés chez des Nabinae. Ces faits sont loin d'être répandus dans toute la famille. Ils ont échappé aux investigations surtout morphologiques et anatomiques consacrées par Kullenberg (1947) et Davis (1955) à l'appareil reproducteur femelle des Miridae. Je n'ai pu les découvrir qu'en examinant histologiquement des espèces nombreuses et diverses représentant la quasi totalité des subdivisions de la famille.

Ces examens m'ont d'abord permis de constater que le processus d'insémination des Miridae, conforme, sauf dans sa dernière phase, à la description de Kullenberg (1947), est remarquablement constant, aux détails près, et caractéristique puisqu'il n'en existe pas de semblable ailleurs chez les Hétéroptères. Voici ses grandes lignes. Lors de l'accouplement, le sperme est en général déposé dans un diverticule antérieur du vagin : le sac séminal. Suivant les espèces, il s'y présente aussitôt après, soit comme un simple mélange de spermatozoïdes et de sécrétions, soit comme une masse plus ou moins organisée allant jusqu'à constituer de véritables spermatophores. Les spermatozoïdes d'ordinaire ne demeurent que peu de temps dans le sac séminal. Une partie d'entre eux y sont détruits et résorbés. Les autres en sortent grâce à leur mobilité propre ou parce que les spermatophores les éjectent à travers le vagin. Ils émigrent ensuite dans la lumière des voies génitales jusqu'à atteindre les pédicelles des ovarioles, où, accumulés en plus ou moins grandes quantités, ils peuvent subsister longtemps. La fécondation intervient au moment de l'ovulation. Des spermatozoïdes venant des pédicelles et alors infiltrés dans le tissu postfolliculaire à la base de chaque ovariole pénètrent dans les micropyles des œufs lorsque ceux-ci quittent les ovarioles.

Les faits dont il va être question maintenant sont en rapport avec l'accouplement et l'insémination, mais n'y interviennent guère ou n'y jouent qu'un rôle secondaire. Ils seront exposés sous trois rubriques successives.

MODIFICATIONS LOCALISÉES DE LA CUTICULE VAGINALE

Elles appartiennent à deux catégories bien différentes (mais peut-être non dépourvues de lien) suivant qu'elles sont consécutives à l'accouplement ou existent déjà chez les femelles vierges. Dans le premier cas, de beaucoup le plus fréquent, il s'agit de cicatrices de copulation consécutives à des blessures provoquées lors de l'accouplement par un des éléments du pénis.

Facilement repérables grâce au dépôt irrégulier de pigment mélanique entourant et souvent masquant chaque trace d'effraction, les cicatrices de copulation varient beaucoup et à bien des égards suivant les espèces considérées. Elles peuvent être uniques ou multiples, présentes chez une partie des femelles inséminées ou chez toutes, diversement situées suivant les individus ou toujours localisées dans la même région de la paroi vaginale. Fait remarquable, cette région se montre alors beaucoup plus épaisse, en général, que les autres, chez les femelles vierges déjà, à cause surtout d'un développement particulier de l'endocuticule.

Mais, ce qui confère à certaines cicatrices un intérêt tout particulier c'est la présence à leur niveau de spermatozoïdes, lesquels, partant de là, peuvent se répandre plus ou moins largement dans la cuticule avoisinante, voire dans la paroi épithéliale, phénomène dont il sera question sous la rubrique suivante.

Les cicatrices de copulation non associées à des spermatozoïdes semblent assez banales, non qu'elles soient fréquentes, mais parce qu'on les rencontre chez des Hétéroptères très divers. Je les ai observées chez beaucoup de Cimiciformes et chez quelques Miridae (*Alloeotomus germanicus* Wagner par ex.), mais aussi dans des familles d'Hétéroptères bien différentes, telles que des Plataspidae (*Cop-tosoma*) et des Scutelleridae (*Eurygaster*, *Odontotarsus*).

Les blessures cuticulaires à l'origine des cicatrices de copulation sont en général provoquées par une ou plusieurs pièces sclérisées et acérées du pénis. Ces sclérites font souvent partie de « dispositifs d'ancrage » variés assurant la fixation du pénis à l'intérieur des voies génitales femelles. Fonctionnant comme des crampons, ils s'enfoncent plus ou moins profondément dans une région de la paroi du vagin, qui, hormis l'épaisseur, en général considérable, de l'endocuticule à son niveau, ne présente d'ordinaire aucune particularité morphologique ou anatomique antérieure au premier accouplement.

Cependant, chez quelques Miridae, les femelles vierges montrent déjà, dans le sac dorsal du vagin, à l'endroit où se fixeront lors de la copulation le ou les sclérites d'ancrage, une formation tubulaire que l'on dirait née d'une invagination profonde de l'exocuticule dans la très épaisse endocuticule.

J'en ai observé le cas le plus net chez un Halticinae de France méridionale : *Pachytomella passerinii* (Costa). Seules les coupes histologiques sériées (fig. 1) permettent de voir chez cette espèce un long tube d'exocuticule (*t. e.*) qui partant de la lumière du vagin, s'enfonce obliquement dans l'épaisse endocuticule du sac dorsal (*s. d.*). Aveugle à son extrémité distale, proche de l'épithélium, ce tube ne provient pas d'une évagination de ce dernier. Il se forme de manière assez étrange dans les jours qui suivent l'éclosion de l'imago, au fur et à mesure qu'est sécrétée la cuticule pariétale, encore inapparente lors de la mue. Cette sécrétion constitue d'abord une couche mince et uniforme d'exocuticule, elle produit ensuite l'endocuticule, mais en bien moins grande abondance à l'emplacement du futur tube que partout ailleurs. Ainsi prend naissance dans l'endocuticule une profonde cavité qui, moulée par l'exocuticule, mince et souple, forme le tube, en regard duquel pourtant l'épithélium vaginal ne montre aucune particularité morphologique ou structurale.

Chez les mâles de *P. passerinii*, un spicule unique, long, acéré et — fait remarquable — creusé en gouttière, est présent sur la vesica du phallus. Lors de l'accou-

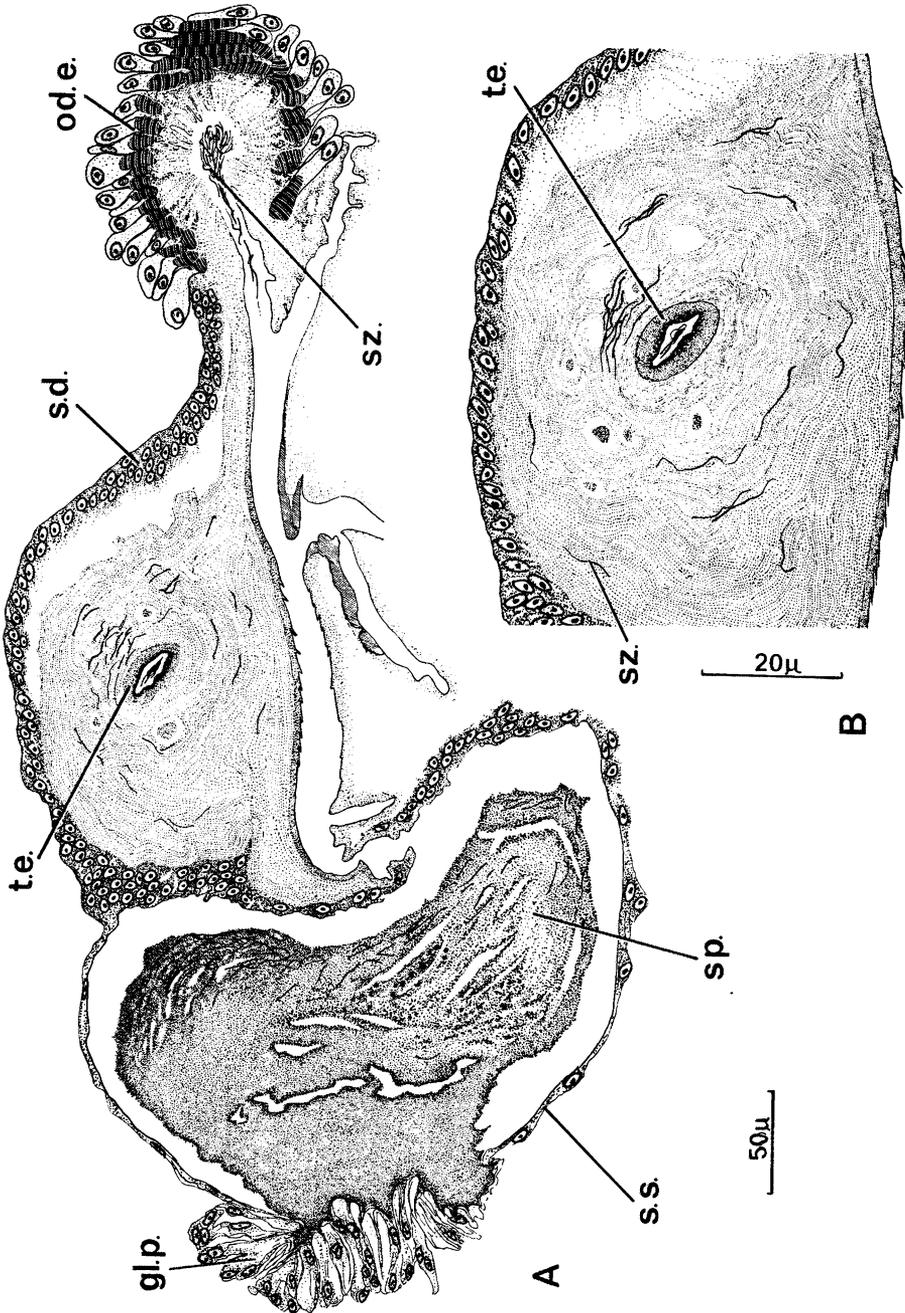


Fig. 1. — Vagin et ses annexes, en coupe parasagittale, chez une ♀ inséminée de *Pachytomella passerinii*. A, ensemble de la coupe. B, détail du sac dorsal.

Le sac séminal (s. s.) contient du sperme (sp.), mélangé à la sécrétion produite par la glande pariétale (gl. p.). Dans l'épaisse endocuticulaire du sac dorsal (s. d.), on voit en section le tube d'exocuticule (t. e.) et des spermatozoïdes infiltrés (sz.). D'autres spermatozoïdes, libres dans la lumière de l'un des oviductes ectodermiques (od. e.), émigrent vers les voies génitales antérieures.

plement, il s'enfonce dans le tube de la femelle, assez souvent en égratignant sa paroi et *en y injectant du sperme*, comme on le verra plus loin.

Le cas de *P. passerinii* se retrouvera sans doute dans toutes les espèces du même genre et chez quelques autres Halticinae, notamment chez les *Orthocephalus*, dont les mâles possèdent un spicule phallique comparable. En revanche, d'après mes observations histologiques, les *Halticus* n'ont pas de tube dans la paroi du vagin et, corrélativement, le sclérite phallique y est très réduit ou absent.

Chez les femelles inséminées de quelques autres Miridae : Mirinae des genres *Leptopterna*, *Stenodema* et *Megalocoerea*, Pilophorinae du genre *Hypseloecus*, de profondes cavités tubuleuses, creusées dans l'épaisse cuticule du sac dorsal, rappellent au premier abord, par leur situation et un peu par leur structure, le tube des *Pachytomella*. Toutefois, elles ont une forme variable, des contours très irrégulièrement découpés (fig. 2) et surtout elles sont consécutives à l'accouplement. Il s'agit de blessures que l'on voit toujours remplies de sperme ou de restes de sperme, mais qui — chose curieuse — ne deviennent pas, comme d'ordinaire, des

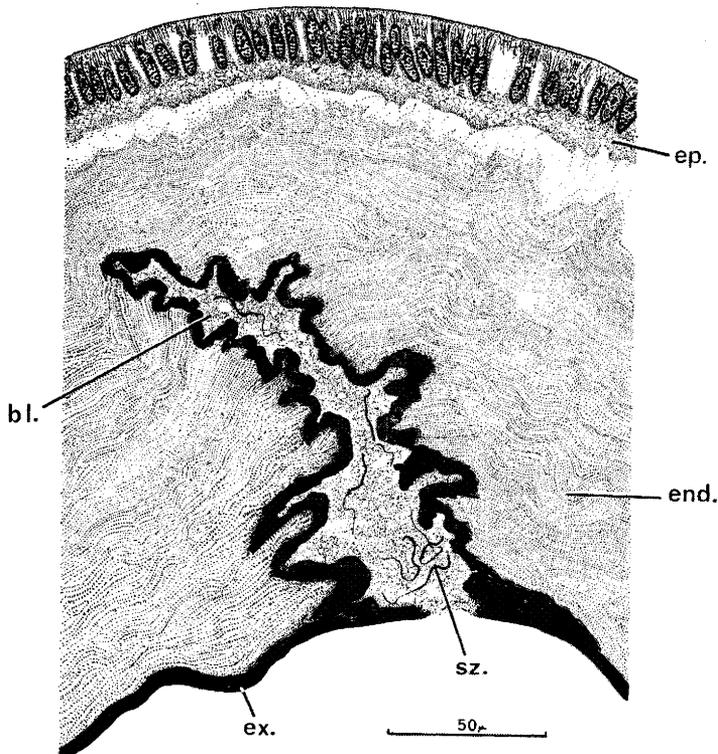


Fig. 2. — Blessure dans la paroi du sac dorsal du vagin chez une ♀ inséminée de *Stenodema holsatum*, en coupe sagittale.

La blessure (bl.) intéresse l'exocuticule (ex.) et l'endocuticule (end.), mais n'atteint pas l'épithélium (ep.) ; elle contient des spermatozoïdes (sz.), dont aucun ne s'est infiltré dans l'endocuticule.

cicatrices mélanisées. Elles ont des origines diverses. Chez les *Leptopectera*, elles sont provoquées par l'un au moins de deux longs processus sclérifiés, distalement pointus et dépourvus de gouttière ou de cavité interne, que porte la vésica du pénis. Chez *Hypseloecus visci* (Puton), la vésica, toute entière sclérifiée, devient à l'apex une pièce complexe, en bec acéré, sans doute responsable des blessures observées dans la cuticule vaginale.

Le cas, bien différent, des *Stenodema* paraît étrange. En effet, le pénis de ces Miridae ne présente aucun sclérite qui puisse blesser la paroi des voies génitales.

D'après mes observations sur coupes histologiques sériées de femelles récemment inséminées, la plaie profonde visible sur la figure (*bl.*, fig. 2) est provoquée par un « éperon » postérieur du spermatophore suivant un mécanisme encore incomplètement élucidé. Volumineux et pourvu d'une paroi à la fois souple et résistante, le spermatophore, après avoir été déposé dans le sac séminal, semble subir une forte dilatation de sa région postérieure. Celle-ci fait alors saillie dans la lumière du vagin et le remplit tout en formant un éperon apical, turgide, pointu, qui s'enfonce profondément dans l'épaisse cuticule, sans doute très molle, du sac dorsal. La manière dont le sperme est ensuite libéré dans la cavité ainsi creusée et ailleurs ainsi que la signification de ce singulier processus restent à découvrir.

PÉNÉTRATION ET DISPERSION DES SPERMATOZOÏDES DANS LA CUTICULE ET DANS LES TISSUS DES VOIES GÉNITALES

Ce phénomène remarquable, qui suppose un équipement enzymatique et un comportement particuliers des spermatozoïdes, est très fréquent parmi les Cimiciformes et indispensable à certains des processus de leur insémination extragénitale traumatique. Chez les Miridae en revanche, comme chez les Nabidae conservant une insémination normale, il se manifeste seulement dans un petit nombre d'espèces, où, selon toute apparence, il ne joue aucun rôle.

La progression intracuticulaire de spermatozoïdes semble particulièrement surprenante. Je n'en ai jusqu'ici rencontré parmi les Miridae que quelques cas, dont un, qui avait déjà fait l'objet d'une brève mention antérieure (Carayon 1966 a), concerne *Leptopectera dolobrata* et, sans doute, ses congénères.

La profonde blessure, provoquée, comme il a été dit, lors de l'accouplement dans la paroi du sac dorsal des *Leptopectera* (*bl.*, fig. 3 A et 3 B) ressemble à celle des *Stenodema*, hormis une différence importante tenant à la présence chez les *Leptopectera* de spermatozoïdes souvent nombreux, largement dispersés dans l'endocuticule vaginale (*spz.*, fig. 3 C et 3 D). Ainsi que le montre leur répartition, ces spermatozoïdes, partis de la blessure, se sont déplacés activement au sein de l'endocuticule en progressant plus ou moins loin dans le plan de ses strates surtout. Ils subsistent fort longtemps inaltérés là où ils se sont arrêtés et semblent incapables de participer à la fécondation, car je n'en ai vu aucun qui rejoigne la lumière des voies génitales. Ces faits relatifs aux *Leptopectera* sont très comparables à ceux que j'ai signalés chez certains Nabidae du genre *Nabis* (Carayon 1977 a).

Un cas bien plus remarquable encore est celui, tout récemment observé, d'*Acetropis gimmerthali* (Fl.). Le vagin de ce Miridae est divisé en deux lobes

volumineux, droit et gauche, ayant une épaisse paroi endocuticulaire, tapissée de hautes cellules épithéliales régulièrement rangées et sans particularités marquantes chez les femelles vierges. Après l'accouplement, la paroi vaginale montre une

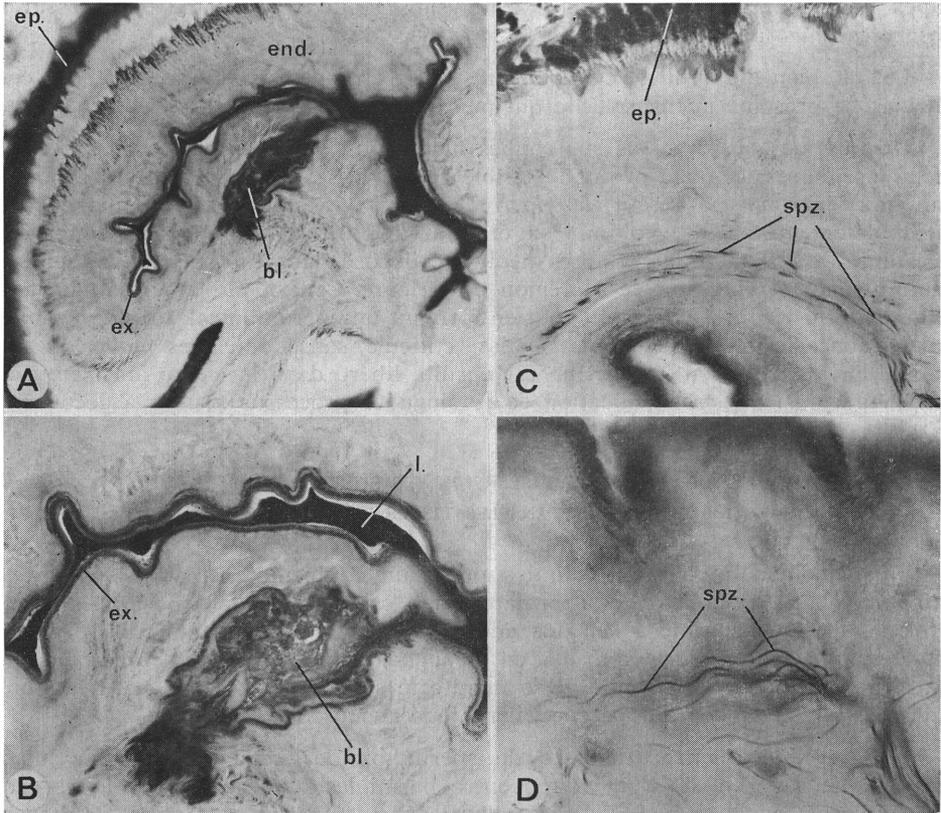


Fig. 3. — Sac dorsal du vagin chez une ♀ inséminée de *Leptoverta dolabrata*, en coupe parasagittale au niveau d'une blessure de copulation.

Visible en A et, à plus fort grossissement, en B, la blessure (bl.) part de la lumière du sac (l.) et, comme celle-ci, contient du sperme. Elle a laissé échapper des spermatozoïdes (sz.) qui se sont largement dispersés dans l'endocuticule du vagin (C et D). Entre l'exocuticule (ex.) et l'épithélium (ep.), dont elle est naturellement détachée, l'endocuticule présente une structure tourmentée (A).

structure fortement modifiée, au niveau surtout de celui des deux lobes où s'est enfoncé le spicule phallique. Des spermatozoïdes y sont présents chez toutes les femelles inséminées, le plus souvent en quantités prodigieuses. On les voit (fig. 4) :

- dans la blessure étroite mais profonde qu'a provoquée le spicule phallique et qui est de toute évidence à l'origine de leur pénétration,
- largement dispersés, sans être d'ordinaire très abondants, au sein de l'endocuticule du lobe perforé, parfois même de celle du lobe opposé,
- à l'intérieur de la paroi épithéliale, où ils sont, par endroits, accumulés en

si grande abondance qu'ils en bouleversent l'aspect. Les images histologiques montrent bien comment, venant de l'endocuticule, ils pénètrent dans les cellules, dont la région apicale, riche en granulations variées, certaines teintées de rose par l'APS, semble les attirer. On les voit d'ailleurs particulièrement nombreux contre des amas d'une substance très APS+, bordant çà et là la face interne de l'épithélium. Beaucoup de spermatozoïdes se montrent infiltrés dans et entre les cellules de ce dernier, mais la plupart remplissent des vésicules souvent très volumineuses et confluentes, en majorité situées à la périphérie de la paroi épithéliale. Ils y sont mêlés d'ordinaire avec des granules APS+, parfois avec des éléments cellulaires libres provenant sans doute d'une dissociation locale de l'épithélium. Celui-ci, au sein duquel les vésicules semblent creusées plutôt que nées de la dilatation de lacunes préexistantes, est, par places, plissé, voire laminé sous la pression des vésicules voisines. D'autre part, l'épithélium réagit à la pénétration massive des spermatozoïdes. Il présente, en bien des points de sa région apicale surtout, des masses très sombres, principalement formées par des noyaux à divers stades de dégénérescence pycnotique. Il est possible qu'une faible proportion des spermatozoïdes entrés dans l'épithélium y dégénèrent aussi par petits amas compacts dont quelques autres inclusions fortement basophiles seraient les restes, mais une incertitude subsiste car des phases intermédiaires de cette dégénérescence n'ont pas encore été observées.

— Des spermatozoïdes se trouvent dans l'hémocoèle de presque toutes les femelles inséminées que j'ai histologiquement étudiées, soit une vingtaine. Peu nombreux et d'ordinaire restés à proximité des voies génitales, ils proviennent de la paroi épithéliale du vagin, où le contenu des vésicules n'est souvent plus séparé de l'hémocoèle que par une mince membrane basale.

Les phénomènes découverts chez *Acetropis gimmerthali* sont très proches de certains des processus d'insémination extragénitale traumatique, ceux surtout que j'ai brièvement signalés chez *Alloeorhynchus mabokei* Car. et ses alliés (Carayon 1977 a). Les mâles de ces Nabidae Prostematinae injectent dans l'épaisse endocuticule du vagin des quantités énormes de spermatozoïdes, qui progressent vers la périphérie de l'organe, en traversent massivement l'épithélium et envahissent l'hémocoèle, où ils émigrent jusqu'aux ovarioles, dans lesquels ils pénètrent de l'extérieur pour assurer la fécondation.

Les spermatozoïdes d'*A. gimmerthali* entrent aussi en grand nombre dans l'épithélium vaginal que certains traversent, mais où la plupart s'accumulent et subsistent, indéfiniment semble-t-il. A la différence de ce qui se passe chez *Alloeorhynchus mabokei*, aucun des spermatozoïdes engagés dans cette voie aberrante ne participe à la fécondation. Celle-ci est assurée, comme toujours chez les Miridae, par d'autres spermatozoïdes déposés dans la lumière des voies génitales et y suivant la route habituelle.

La dispersion des spermatozoïdes dans la paroi du vagin, fort spectaculaire chez *Acetropis* et *Leptopterna* qui sont des Mirinae Stenodemini, se produit aussi de manière plus discrète et moins constante chez des Dicyphinae et chez, au moins, un Halticinae : *Pachytomella passerinii*.

Parmi les premiers, des cicatrices de copulation variées s'observent au niveau de la cuticule vaginale dans plusieurs espèces de *Dicyphus*. La diversité de leur

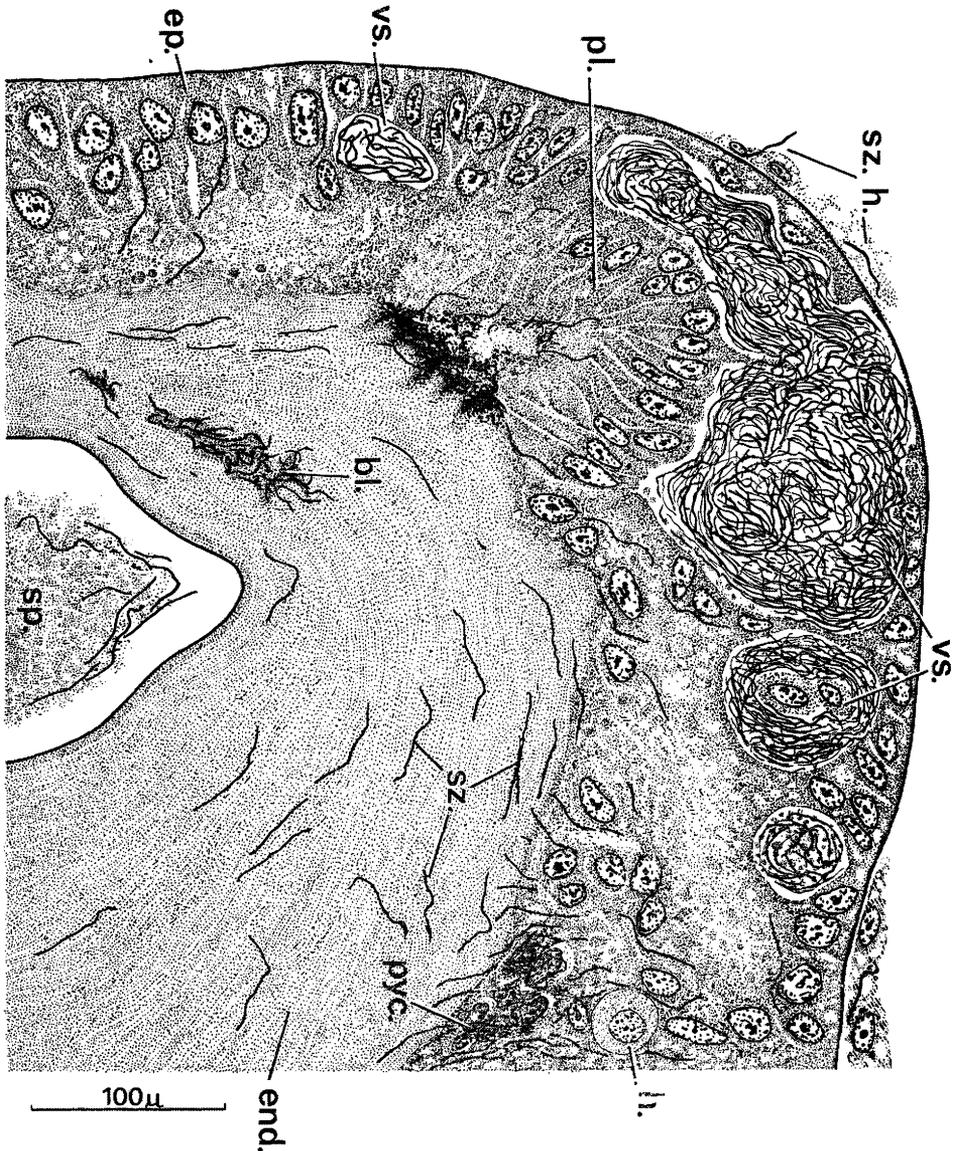


Fig. 4. — Portion d'un lobe du vagin chez une ♀ inséminée d'*Acetropis gimmerthali*, en coupe frontale.

A partir de la blessure de copulation (*bl.*), des spermatozoïdes (*sz.*) se sont dispersés dans l'endocuticule (*end.*) du vagin et ont envahi massivement l'épithélium (*ep.*). La plupart y sont accumulés dans des vésicules (*vs.*) qui déforment et plissent l'épithélium (*pl.*). Ce dernier présente des amas de noyaux pycnotiques (*pyc.*) et quelques éléments cellulaires infiltrés, qui sont peut-être des hémocytes (*h.*). Des spermatozoïdes s'observent dans l'hémocoèle (*sz. h.*). Cependant, la fécondation est en fait assurée, comme chez les autres Miridae, par des spermatozoïdes déposés dans la lumière des voies génitales (*sp.*).

position et de leurs dimensions est en rapport avec la diversité de l'équipement en spicules portés par la vesica des mâles. J'ai constaté, chez *Dicyphus annulatus* (Wolff) surtout, que ces cicatrices sont parfois le point de départ d'un ou de quelques spermatozoïdes qui s'enfoncent sur une petite distance dans l'endocuticule, ici relativement peu épaisse.

Le cas de *Pachytomella passerinii*, et vraisemblablement d'autres espèces du genre, est assez particulier. Chez certaines des femelles inséminées, des spermatozoïdes s'observent en plus ou moins grand nombre dans l'endocuticule du sac dorsal. Ils y apparaissent concentriquement disposés entre les strates, autour du tube exocuticulaire, dont la lumière contient parfois aussi des spermatozoïdes (fig. 1 B). Ces derniers semblent incapables de franchir la paroi du tube et, quand ils pénètrent dans l'endocuticule, c'est à la faveur de blessures infligées par le spicule phallique près de la base du tube, où ils cherchent à s'enfoncer, non sans faire quelquefois fausse route.

La pénétration intracellulaire de spermatozoïdes est chose commune chez les Cimiciformes ayant une insémination extragénitale et peut s'y effectuer dans des tissus « somatiques » très variés. Chez les Miridae, je ne l'ai constatée jusqu'ici que dans un petit nombre d'espèces et, hormis le cas d'*Acetropis gimmerthali*, elle paraît limitée à l'épithélium du segment basal des oviductes mésodermiques. Cet épithélium est fait de cellules toutes glandulaires, le plus souvent hautes et très serrées (fig. 6 A), dont les noyaux occupent la base et dont les cytoplasmes se confondent du côté apical avec leur sécrétion protéique, laquelle ne laisse d'ordinaire au centre du conduit qu'une étroite lumière, parfois virtuelle.

Les spermatozoïdes migrant vers les pédicelles progressent en bien des cas au sein de cette sécrétion pour traverser le segment proximal des oviductes mésodermiques (fig. 6). Plus rarement, certains d'entre eux passent dans l'épithélium même. On peut être assuré qu'ils sont bien intracellulaires lorsqu'on les voit, comme chez *Capsus ater* (L.), *Hypseloecus visci* (Puton) et *Hallodapus rufescens* (Burm.), dans la région basale des cellules, à proximité immédiate de la tunique musculaire, où ils s'infiltrèrent parfois, toujours en fort petit nombre.

Chez les femelles inséminées de *Notostira erratica*, les spermatozoïdes migrants ne se trouvent généralement pas à l'intérieur des cellules de l'épithélium, mais dans des cavités tubuleuses intra-épithéliales, circonscrites par une mince membrane. Ces cavités évoquent les « spermodes » inclus dans l'épithélium des pédicelles chez les Cimicidae et servant au passage des spermatozoïdes (Carayon 1966 b). Toutefois, leur nature et leurs éventuelles connexions restent à élucider. Contrairement à ce que j'avais d'abord pensé, il ne s'agit pas, semble-t-il, de conduits prolongeant les tubules infundibulaires, dont il va être question maintenant.

INFUNDIBULUM ET TUBULES INFUNDIBULAIRES

Dans plusieurs groupes d'Hétéroptères Cimicomorphes, la zone de jonction entre les oviductes ectodermiques et mésodermiques, qui n'avait guère attiré l'attention, est pourtant remarquable tant en raison de particularités structurales diverses qu'à cause du comportement des spermatozoïdes à son niveau.

Cette zone a été nommée l'« infundibulum » chez les Nabidae (Carayon 1961) et chez les Anthocoridae Lasiophilinae (Carayon 1971) car l'intima cuticulaire de chaque oviducte ectodermique y constitue une cloison en forme d'entonnoir, obturant la lumière du conduit et l'empêchant de communiquer avec celle de l'oviducte mésodermique. Jusqu'à ce que la cloison infundibulaire soit rompue, en général lors de la première ponte, elle barre la route aux spermatozoïdes. Ceux-ci s'accumulent derrière elle, souvent en abondance et parfois longtemps. Ensuite, ou bien, chez les Nabidae par exemple, ils franchissent petit à petit le centre, amolli, de la cloison, ou bien, chez certains *Alloeorhynchus*, ils contournent l'obstacle en traversant l'épithélium de l'oviducte puis en progressant dans sa tunique musculaire pour atteindre les ovarioles (Carayon 1952).

Chez les Miridae — ceux étudiés jusqu'ici du moins — il n'existe pas de cloison infundibulaire. Toutefois, dans la zone de leur jonction, oviductes ectodermiques et oviductes mésodermiques ont, en bien des cas, une structure particulière, d'ailleurs diverse, mais telle qu'à ce niveau la lumière du conduit devient très étroite, voire virtuelle. Aussi observe-t-on souvent une accumulation plus ou moins importante et durable de spermatozoïdes dans la région distale, différenciée, des oviductes ectodermiques (fig. 5 A), laquelle peut donc, comme son homologue chez les Nabidae, être appelée infundibulum.

Parmi les Miridae, où il a été possible d'examiner histologiquement des femelles inséminées, la structure de l'infundibulum et le comportement des spermatozoïdes au niveau de celui-ci varient beaucoup. En voici trois exemples, brièvement décrits sous le nom du genre concerné.

— *Pachytomella*. Dans ce cas, la région apicale ne diffère le plus souvent que fort peu de la région basale. Toutefois, chez certaines femelles inséminées, elle offre un tout autre aspect : celui d'une poche, à mince paroi latérale, dilatée par des spermatozoïdes accumulés (fig. 5). La ressemblance est alors frappante avec un infundibulum de Nabidae, hormis l'absence ici d'une cloison cuticulaire transverse, dont l'épithélium des oviductes mésodermiques joue le rôle, en bouchant ou presque le passage vers l'avant avec sa sécrétion, momentanément abondante. Les spermatozoïdes n'en parviennent pas moins à se faufiler peu à peu dans l'étroite lumière qui subsiste au centre des oviductes mésodermiques. Leur accumulation au niveau de l'infundibulum semble n'être ni constante ni durable.

— *Monalocoris*. Chez les *Monalocoris* et dans d'autres genres de Bryocorinae *sensu stricto*, l'intima cuticulaire se prolonge à l'apex des oviductes ectodermiques en formant un tube grêle, qui s'avance loin dans la lumière des oviductes mésodermiques et sert de conduit pour les spermatozoïdes en migration (fig. 5 B). Sans doute homologue de la cloison infundibulaire des Nabidae, ce tube en diffère parce que, d'emblée ouvert à son extrémité distale, il canalise les spermatozoïdes au lieu d'empêcher momentanément leur passage. J'ai constaté l'existence d'un tube comparable chez les Isometopinae et chez les Orthotylinae.

— *Helopeltis*. C'est chez les membres africains de ce genre (sous-genre *Afropeltis*) que j'ai rencontré les structures infundibulaires les plus complexes, représentées par les fig. 6 A à 6 C. Dans la région distale des oviductes ectodermiques, la cuticule est, comme chez beaucoup d'autres Miridae, épaisse et plissée en long. Mais là ces plis, particulièrement hauts, très serrés et incurvés en spirale vers leur

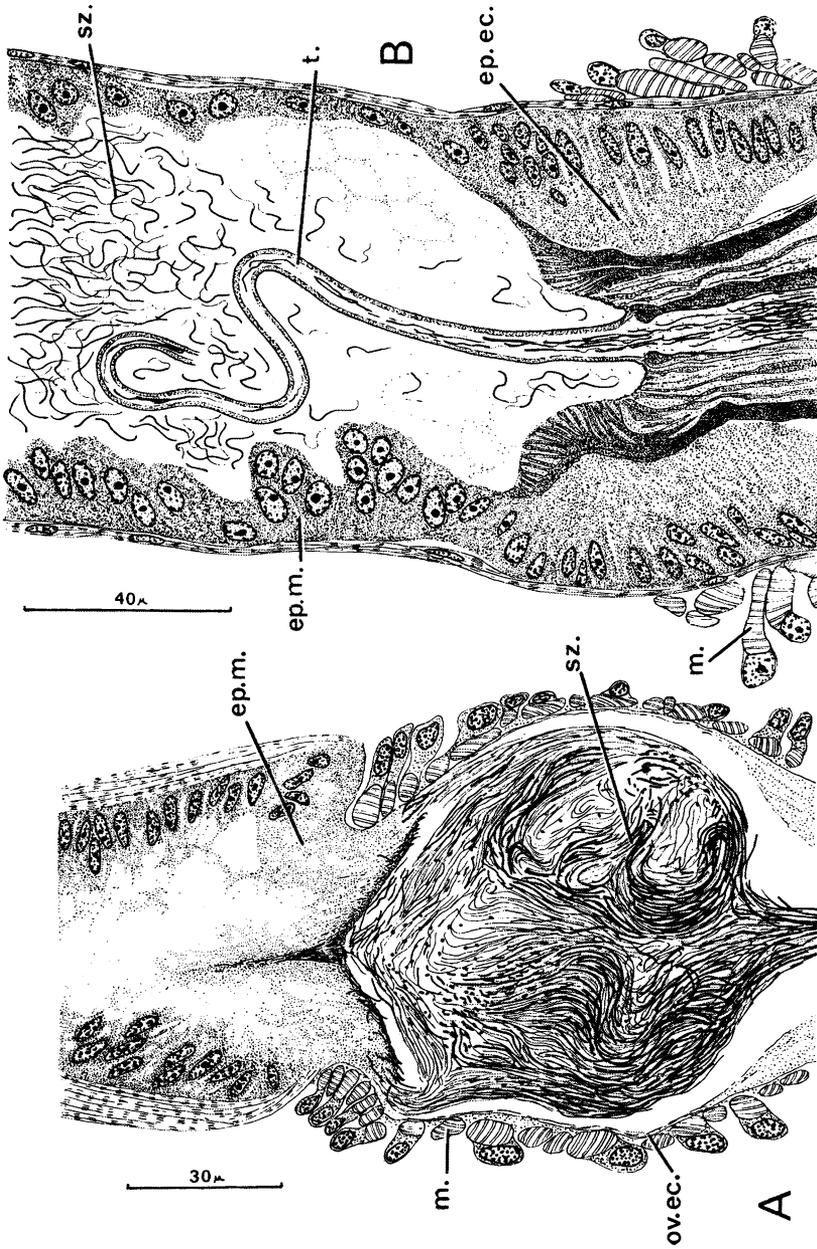


Fig. 5. — Jonction des oviductes ectodermique et mésodermique (infundibulum) en coupe longitudinale chez des ♀ inséminées : A, de *Pachyformella passerinii* ; B, de *Monalocortis fl.ictis*.
 ep. ec., épithélium de l'oviducte ectodermique ; ep. m., épithélium de l'oviducte mésodermique ; m., tunique musculaire ; ov. ec., oviducte ectodermique ; sz., spermatozoïdes ; t., tube formé par l'intima cuticulaire de l'oviducte ectodermique et amenant les spermatozoïdes dans la lumière de l'oviducte mésodermique.

apex, obturent presque totalement la lumière du conduit (fig. 6 A). Leurs flancs montrent, sur une partie de leur hauteur et de leur longueur, de fortes sclérifications, dont l'ensemble dessine une sorte de corbeille, où vient s'ancrer l'un des deux spicules phalliques lors de l'accouplement.

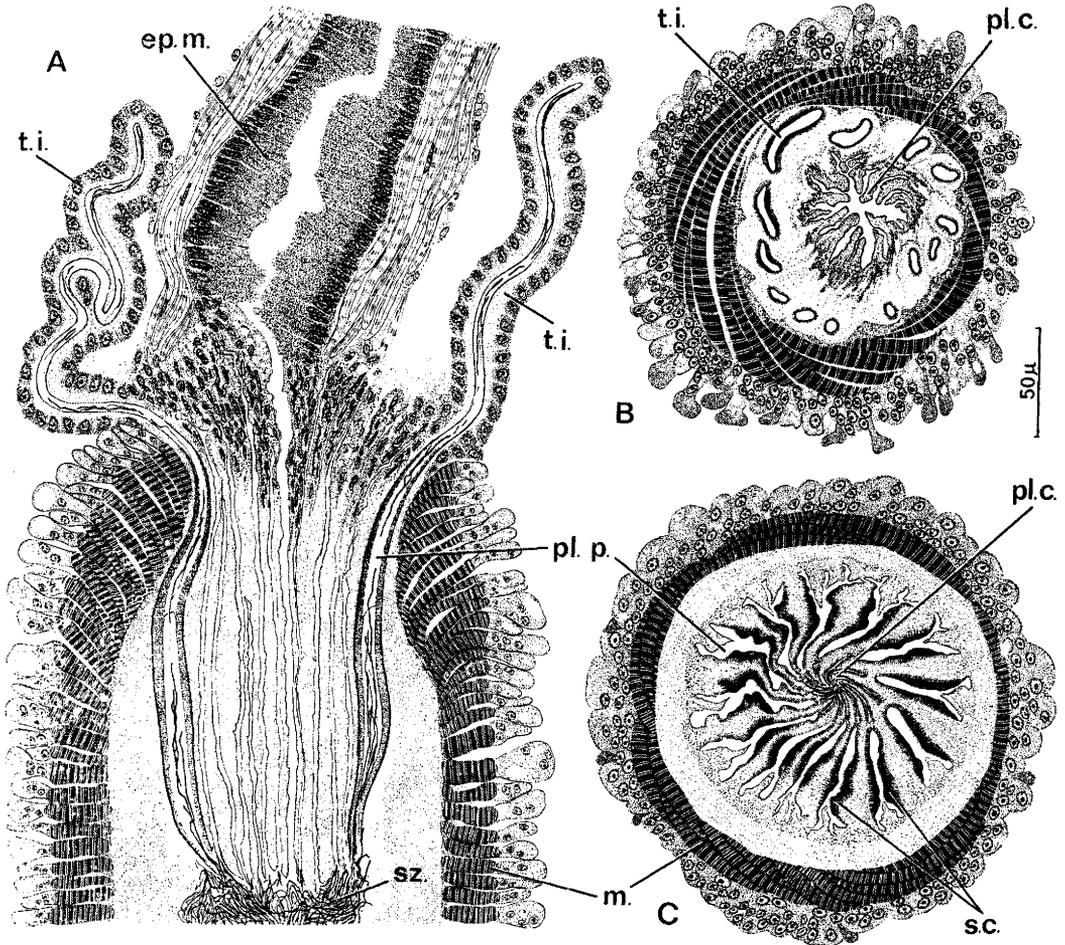


Fig. 6. — Infundibulum et tubules infundibulaires chez une ♀ inséminée d'*Helopeltis schoutedeni* : A, coupe longitudinale ; B et C, coupes transversales de l'oviducte ectodermique, en B près de son apex, en C, plus en arrière, au niveau de la « corbeille » formée par les sclérifications des plis cuticulaires.

ep. m., épithélium de l'oviducte mésodermique ; m., tunique musculaire ; pl. c., partie centrale des plis cuticulaires ; pl. p., partie périphérique de ces plis ; sc., sclérification des flancs des plis ; sz., spermatozoïdes ; t. i., tubules infundibulaires.

Vers l'avant, les profondes gouttières entre les plis se divisent en une partie centrale étroite et une partie périphérique large, entre lesquelles les parois s'accroissent puis se soudent ce qui transforme les parties périphériques en autant de tubes. Ceux-ci, d'abord internes et sans autre paroi que la cuticule (t. i., fig. 5 B),

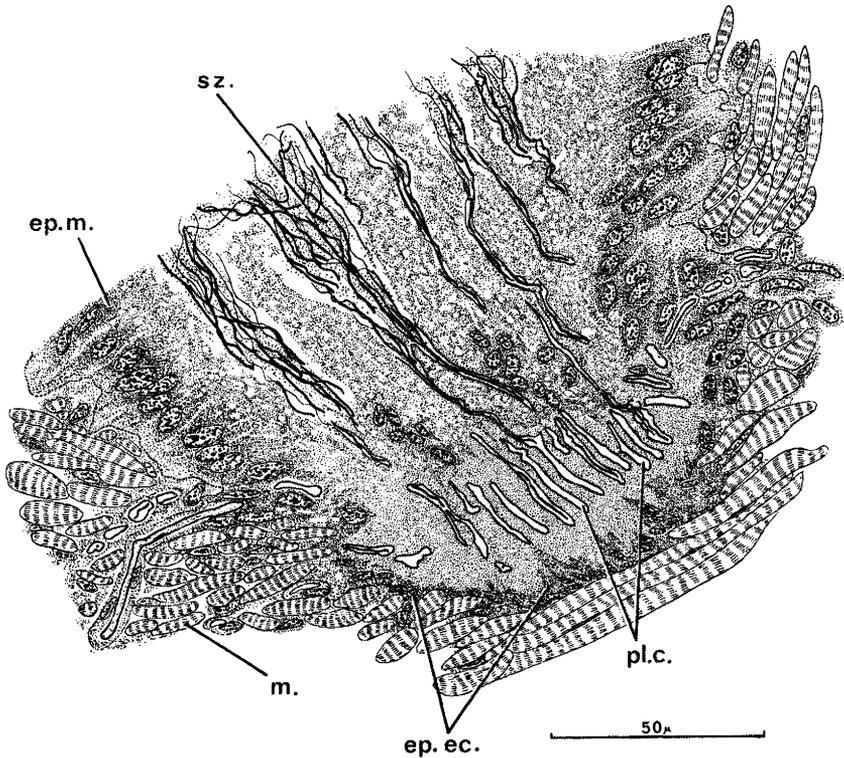


Fig. 7. — Base d'un oviducte mésodermique en coupe longitudinale subaxiale chez une ♀ inséminée de *Leptopterna dolabrata*.

ep. ec. : épithélium de l'oviducte ectodermique ; ep. m., épithélium de l'oviducte mésodermique ; m., tunique musculaire ; pl. c., plis de l'intima cuticulaire de l'oviducte ectodermique ; sz., spermatozoïdes.

deviennent distalement externes et, alors enveloppés d'un épithélium unistratifié, forment au bord apical de chaque oviducte ectodermique une couronne de longs processus flexueux (*t. i.*, fig. 6 A).

De telles formations tubuleuses, annexées à un infundibulum ayant la même structure (à part les sclérifications des plis) et nommées « tubules infundibulaires », existent non seulement chez les *Helopeltis*, mais chez tous leurs parents, constituant le groupe des Monaloniens (Carayon 1977 b). Je n'hésite plus aujourd'hui à considérer ce groupe comme une sous-famille : les Monaloniinae Reuter, bien distincte par les caractères de l'infundibulum et nombre d'autres des Bryocorinae *sensu stricto*.

Les tubules infundibulaires ne sont pas propres aux Monaloniinae. Je les ai trouvés aussi chez les Deraeocorinae, les Mirinae et les Termatophylinae, mais non chez les Orthotylinae, Phylinae et Cylapinae que j'ai examinés. Il m'a semblé tout d'abord qu'ils servaient de conduits aux spermatozoïdes, lesquels, momen-

tanément accumulés à la base de l'infundibulum (sz., fig. 6 A) contournaient la région antérieure encombrée de plis en progressant dans la lumière des tubules (Carayon 1977 b). Plaidaient pour une telle hypothèse la présence fréquente de spermatozoïdes à l'intérieur des tubules qui sont distalement accolés à la paroi des oviductes mésodermiques et les spermatozoïdes dispersés dans l'épithélium de ces oviductes ou y arrivant en ruisseaux au sortir de canalicules formés par l'intima des oviductes ectodermiques (fig. 7).

Après une nouvelle étude, très minutieuse, des coupes, je doute aujourd'hui que les tubules infundibulaires servent à la migration des spermatozoïdes. En effet, ces tubes ont une extrémité distale aveugle et, par leur structure comme par leur disposition, se montrent comparables aux glandes tubuleuses situées à l'apex des oviductes ectodermiques chez nombre d'Hétéroptères Pentatomoïdea.

Si des spermatozoïdes sont souvent présents dans la lumière des tubules infundibulaires (à la base surtout) c'est, me semble-t-il, parce qu'ils se sont fourvoyés ; lors de leur progression dans les gouttières entre les plis de l'infundibulum, ils ont suivi les parties périphériques qui conduisent aux tubules, au lieu d'utiliser les parties centrales. Celles-ci représentent la voie normale de migration et c'est de leurs extrémités distales que les spermatozoïdes sortent en ruisseaux dans la sécrétion des oviductes mésodermiques (fig. 7).

CONCLUSIONS

L'insémination s'effectue chez tous les Miridae suivant un même processus général ayant deux caractères essentiels :

— Une migration des spermatozoïdes jusqu'à la base des ovarioles ; cette migration, corrélative de la régression fonctionnelle de la spermathèque, s'observe dans l'ensemble des Hétéroptères Cimicoïdea conservant une insémination intragénitale.

— La résorption, dans un diverticule antérieur du vagin (sac séminal), où le sperme est déposé lors de l'accouplement, de ceux des spermatozoïdes qui y subsistent après que les autres aient émigré dans les voies génitales antérieures.

Aucun Miridae, ni aucun des autres Hétéroptères Miriformes, ne semble avoir acquis une insémination extragénitale traumatique (IET), contrairement à ce qui s'est produit chez la plupart des Cimiciformes.

Néanmoins, des faits discrets, associés à l'insémination chez divers Miridae, sont comparables avec ceux qui marquent les IET ou en présagent l'apparition chez les Cimiciformes.

Il s'agit en premier lieu des blessures et cicatrices de copulation généralement provoquées dans la cuticule vaginale par des spicules ou crochets qui arment le pénis et assurent son ancrage à l'intérieur des voies génitales femelles.

Les cicatrices de copulation varient en fonction notamment du nombre, de la forme et de la position des spicules phalliques. Suivant les espèces de Miridae où on les observe, elles peuvent être inconstantes, superficielles, multiples et diversement situées ou au contraire profondes et toujours présentes après l'accouplement

dans un même endroit du vagin, qui montre, chez les femelles vierges déjà, une cuticule particulièrement épaisse.

Ce dernier fait, intéressant sur le plan évolutif, le devient plus encore dans le cas de *Pachytomella*, où le spicule phallique, au lieu de creuser l'épaississement cuticulaire vaginal, s'y enfonce dans un tube préformé. Il existe là, semble-t-il, une remarquable analogie avec la genèse évolutive de tubes copulateurs à partir de cicatrices de copulation dans tous les groupes de Cimiciformes ayant une insémination traumatique.

Bien qu'elle n'ait été observée que chez quelques Miridae, la progression dans l'endocuticule vaginale de spermatozoïdes échappés des blessures de copulation est particulièrement significative. En effet, les seuls autres Insectes où l'on sache les spermatozoïdes capables de progression intracuticulaire sont les Cimiciformes, chez lesquels cette capacité est liée à l'IET ou du moins en présage l'installation.

Le fait que, chez certains Miridae, des spermatozoïdes passent dans l'épithélium des oviductes mésodermiques lors de leur migration vers les ovarioles est presque aussi significatif. Il apparaît comme une ébauche des déplacements obligatoirement effectués par les spermatozoïdes à l'intérieur de divers tissus des femelles, notamment ceux de la paroi des voies génitales, au cours des processus d'IET.

Chez les Miridae, une phase particulière de la migration des spermatozoïdes s'observe dans la zone de jonction entre oviductes ectodermiques et mésodermiques, quand cette zone, diversement modifiée, constitue, comme chez certains Cimiciformes, un *infundibulum*. Décrit ici dans quelques cas, l'*infundibulum* a une structure variée et souvent complexe, telle qu'il fait obstacle à la progression des spermatozoïdes. Ceux-ci s'accumulent momentanément derrière lui, puis y suivent des chemins étroits et parfois compliqués pour parvenir aux oviductes mésodermiques.

Les longs « tubules infundibulaires » qui couronnent l'apex des oviductes ectodermiques dans certaines sous-familles de Miridae et à l'intérieur desquels s'observent fréquemment des spermatozoïdes ne semblent pas conduire ceux-ci aux oviductes mésodermiques. Il s'agit de formations très probablement glandulaires, absentes chez tous les autres Hétéroptères Cimicoidea. Leur rôle demeure inconnu.

Le comportement des spermatozoïdes au niveau de l'*infundibulum* et surtout les autres faits rapportés ici concernant des Miridae sont, à des détails près, comparables avec ceux qui existent chez certains Nabinae, représentants les moins évolués des Nabidae. Ces faits apparaissent comme de simples épiphénomènes, sans incidence décelable, ni même imaginable, sur le processus d'insémination. Ils ne semblent pouvoir s'expliquer que par la même tendance à l'insémination extra-génitale traumatique née indépendamment dans les 5 familles de Cimiciformes où elle a évolué de manière presque parallèle (Carayon 1977). Alors que chez les Nabidae cette tendance a abouti aux IET constantes des plus évolués d'entre eux : les Prostemmaeinae, chez les Miridae elle se manifeste çà et là, mais uniquement, semble-t-il, sous forme d'ébauches, parfois telles cependant qu'elles posent, dans le cas par exemple d'*Acetropis gimmerthali*, un problème évolutif majeur.

REFERENCES

- CARAYON (J.), 1952. — Les fécondations hémocoeliennes chez les Hémiptères Nabidae du genre *Alloeorhynchus* (*C. R. Acad. Sci.*, Paris, tome 234 : 751-753).
- 1961. — Valeur systématique des voies ectodermiques de l'appareil génital femelle chez les Hémiptères Nabidae (*Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, 2^e série, vol. 33, fasc. 2 : 183-196).
- 1966 a. — Les inséminations traumatiques accidentelles chez certains Hémiptères Cimicoidea (*C. R. Acad. Sci.*, Paris, tome 262 : 2176-2179).
- 1966 b. — Traumatic insemination and the paragenital system, [*in*] R.L. USINGER, Monograph of Cimicidae, Thomas Say Found., vol. 7. Ent. Soc. America ed. : 81-166.
- 1971. — Caractères systématiques et classification des Anthocoridae (Hemipt.) (*Ann. Soc. ent. France*, (N. S.), vol. 8, fasc. 2 : 309-349).
- 1977 a. — Insémination extragénitale traumatique, [*in*] P. P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, Masson édit., Paris, tome 8, fasc. 5 A : 351-390.
- 1977 b. — Caractères généraux des Hémiptères Bryocorinae, [*in*] Les Miridés du Cacaoyer, IFCC éd., Paris : 13-34.
- DAVIS (N.T.), 1955. — Morphology of the female organs of reproduction in the Miridae (*Ann. ent. Soc. America*, vol. 48, fasc. 3 : 132-150).
- KULLENBERG (B.), 1947. — Ueber Morphologie und Funktion des Kopulationsapparates der (*Ann. ent. Soc. America*, vol. 48, fasc. 3 : 132-150).

(Laboratoire d'Entomologie du Muséum national d'Histoire naturelle et de l'École pratique des Hautes Etudes, 45, rue Buffon, 75005 Paris).

ENGLISH SUMMARY

Remarkable phenomena and structures associated with insemination in some Miridae Heteroptera.

Traumatic extragenital insemination (I.E.T.) is characterized by the fact that the male, at the time of mating, perforates the integument of the female and injects the sperm, often in large quantities, into the abdominal cavity, always outside of the actual genital organs. The spermatozoa then carry out migrations, that are sometimes complexe, in the hemocoel and in certain tissues until they penetrate the ovaries where they assure fecundation.

The processes of I.E.T., which are quite varied but always constant within a given species, exist in most Cimiciform Heteroptera— Cimicidae, Polycetenidae, Plokiophilidae, Anthocoridae, Nabidae. In the latter, two subfamilies, richer in primitive characters than the others, the Anthocorinae Lasiochilinae and Nabidae Nabinae, have retained normal intragenital insemination. In some Nabinae, however, inconspicuous structures and processes that are concomitant with insemination, without apparently having a role, prefigure the structures and processes that are characteristic of functional I.E.T.s. The main ones are as follows :

- . the existence on the penis, near the secondary gonopore, of a sharp spine that is hollowed out like a gutter ;
- . a very pronounced but localized thickening of the vaginal cuticle where, during mating, the phallic spine inflicts deep wounds containing sperm ;
- . a dispersal of spermatozoa from the wounds into the vaginal cuticle where they survive for a long time unaltered but without participating in fecundation.

In the large family of Miridae, as in other Miriforms (Tingidae, Joppeicidae, Microphysidae), research carried out on numerous representatives of all the subfamilies has not revealed a single case of a constant I.E.T. Insemination in the Miridae, always and everywhere intra-genital, is characterized by the following :

- . the deposition of sperm or of the spermatophore in a special

diverticulum of the vagina where part of the spermatozoa are resorbed ;

- . a migration of the spermatozoa in the lumina of the oviducts, followed by their accumulation in the pedicels of the ovaries ;

- . the fecundation of the ovocytes, at the time of ovulation, by the spermatozoa that have infiltrated the postfollicular tissue.

The remarkable structures and processes, until now unknown, that accompany insemination in some Miridae can be grouped into three categories.

A. Local modifications of the vaginal cuticle

Most frequently they follow mating and concern the injuries provoked in the vaginal cuticle, in general by the spicules of the penis or, in the Stenodena, by the hard turgescient point of the spermatophore. These injuries can nearly always be observed in the part of the vagina where the endocuticle is particularly thick and already in virgin females. In some species one can see the spermatozoa, which may or may not be capable of migrating from this part of the vagina to the vaginal endocuticle. Pachytomella passerinii shows a modification of the vaginal wall that exists before mating-- a deep tubular cavity which seems to be hollowed out of the thick endocuticle and where the male's long phallic spicule is driven in during copulation.

B. Penetration and dispersal of the spermatozoa in the cuticle and in the tissues of the genital tract

This phenomenon presumes that a peculiar enzymatic equipment as well as special behaviors of the spermatozoa already exist. Quite frequent in all Cimiform families, for it is indispensable to some of the I.E.T. processes, it is seen in only a few Miridae and in only two genital areas the wall of the vagina and the wall of the mesodermic oviducts.

In order to penetrate the vaginal wall, the spermatozoa must start from a copulatory wound. In general they only advance in the

endocuticle, where they are more or less numerous and more or less widespread, and either in some of the inseminated females (Pachytomella, Dicyphus) or in all (Leptoterna).

Acetropis gimmerthali constitutes quite a remarkable case that until now was unique. The spermatozoa advance not only in the endocuticle but also in the vaginal epithelium where they often accumulate in large numbers in the more or less voluminous vesicles which in some places deform the cellular stratum. Here and there the latter shows structural modifications, pycnotic nuclei, rare infiltrated hemocytes and various inclusions, some of which are perhaps the remains of degenerated spermatozoa. In Acetropis, as in other Miridae and in the Nabidae Nabinae, most of the spermatozoa entering the vaginal wall seem to stay there unaltered; none participate in fecundation which is assured by the spermatozoa deposited in the lumina of the genital pathways. The latter spermatozoa, in the course of their migration to the base of the ovaries, can ordinarily in small numbers penetrate the epithelium of the mesodermic oviducts; there, they can be seen either within the cells or, in Notostira, inside tubular cavities hollowed out in the epithelium.

All the structures and processes in categories A and B are comparable to those which characterize I.E.T. in the Cimiforms. But in the Miridae, as well as in the Nabidae Nabinae, these are all epiphenomena without detectable, nor even imaginable, incidence on insemination which remains the usual intragenital type. These facts seem to foreshadow the apparition (not yet achieved in the Miridae) of constant and functional I.E.T.s. and, particularly in Acetropis gimmerthali, raise important questions concerning Evolution.

C. Infundibulum and infundibular tubules

At their junction with the mesodermic oviducts, the ectodermic oviducts show in many Miridae a particular structure-- the infundibulum-- which more or less strongly narrows the passage between these canals. Comparable to that which exists in the Nabidae Nabinae and in the Anthocoridae Lasiochlinae, the infundibulum of the Miridae

varies widely in both shape and structure depending on the group considered. Its cuticular intima sometimes delimits a globular chamber where the spermatozoa are temporarily collected (Pachytomella) ; more often it comprises very deep longitudinal folds which are twisted in the Monaloniinae or which form a long, narrow central tube (Bryocorinae, Isometopinae, Orthotylinae).

The infundibulum forces the spermatozoa to take narrow paths in order to reach the lumen of the mesodermic oviducts and can momentarily stop or slow down their progression. This is the reason for the hypothesis that it favors spermatozoan capacitation, in which the glandulartubules appended to the infundibulum in many Miridae (Monaloniinae, Deraeocorinae, Mirinae, Termatophylinae) could intervene.