

FR 8002011

INIS-mf-6118



EFFETS DE L'IRRADIATION IONISANTE  
CHEZ LES INSECTES

par MAX GOYFFON

Laboratoire L.E.R.A.I.  
M.N.H.N.  
57 rue Cuvier  
75005 PARIS

Communication présentée à la réunion de Paris (octobre 1975)

## EFFETS DE L'IRRADIATION IONISANTE CHEZ LES INSECTES

par M. GOYFFON

### PREAMBULE

L'expression "radiations ionisantes" recouvre des rayonnements de nature variée :

1. Les radiations directement ionisantes sont formées de particules légères ou lourdes, électriquement chargées, donc déviées par un champ magnétique ou électrique.

1.1. Particules légères : les électrons portent une charge électrique négative (électron ordinaire, négaton) ou positive (positon) qui représente par définition la charge électrique élémentaire, soit  $1,6 \cdot 10^{-19}$  coulomb. Leur masse, très faible, équivaut approximativement à 1/1 840 de celle du proton ou noyau d'hydrogène. Le négaton, particule stable, facilement extrait des molécules, constitue la radioactivité  $\beta$  classique.

1.2. Particules lourdes : ce sont des noyaux atomiques, toujours porteurs d'une charge électrique positive. Sont principalement utilisés :

- les protons, ou noyaux d'hydrogène, porteurs d'une charge électrique élémentaire positive ;
- les deutons, ou noyaux d'hydrogène lourd (deutérium) de masse approximativement double de celle des précédents, porteurs également d'une charge électrique élémentaire positive ;
- les noyaux d'hélium, comprenant deux protons et deux neutrons, de masse environ quatre fois supérieure à celle du proton, porteurs de deux charges

électriques élémentaires. L'émission  $\alpha$  est constituée de noyaux d'hélium, volontiers désignés sous le terme de particules  $\alpha$ .

Dans leur traversée de la matière, les particules chargées sont ralenties par collision et freinage. Le transfert d'énergie qui en résulte dépend non de la nature mais de la vitesse et de la charge de la particule incidente. A énergie cinétique égale, l'énergie cédée par la particule la plus lourde (donc la moins rapide) sera plus grande. Selon que cette énergie cédée est supérieure ou non à l'énergie de liaison d'un électron périphérique, l'atome ou la molécule heurtés seront ionisés ou excités, le surplus d'énergie étant transféré sous forme d'énergie cinétique à l'électron projeté hors de son orbite. On a pu vérifier expérimentalement que l'énergie moyenne cédée capable de créer une ionisation des éléments légers, donc de l'eau et des tissus, est à peu près la même pour toutes les particules directement ionisantes, quelle que soit leur nature, de l'ordre de 35 eV. Rappelons que l'électron-volt (eV) définit l'énergie acquise par un électron lors d'un trajet entre deux points dont la différence de potentiel est de 1 volt. Le pouvoir ionisant d'une particule directement ionisante est caractérisé :

- soit par le transfert linéaire d'énergie (TEL) qui mesure l'énergie transférée par unité de longueur de la trajectoire, en keV/ $\mu$ . Les effets biologiques des radiations ionisantes dépendent en grande partie du TEL ;
- soit par l'ionisation spécifique, ou densité linéaire d'ionisations, qui compte le nombre d'ionisations par unité de longueur de trajectoire. Si  $T = \text{TEL}$ ,  $W = \text{énergie moyenne d'ionisation}$ , la densité linéaire des ionisations est égale au rapport  $T/W$ .

Comme l'énergie d'une particule diminue tout au long de sa trajectoire, il s'ensuit que le TEL ne demeure pas constant non plus. Les effets d'une irradiation vont varier avec la nature et l'énergie du rayonnement utilisé. Pour obtenir une même action sur un même milieu avec deux rayonnements différents A et B, les doses absorbées  $D_A$  et  $D_B$  devront être différentes. Le rapport  $D_A/D_B$  représente l'efficacité relative du rayonnement A par rapport au rayonnement B. Si l'effet observé est de nature biologique, ce rapport désigne l'efficacité biologique relative (EBR) des deux rayonnements. Le coefficient d'EBR est généralement calculé en utilisant comme référence les rayons X de 200 kV, mais un coefficient d'EBR n'est valable que pour un ef-

fet biologique donné.

2. Les radiations indirectement ionisantes sont constituées de particules dépourvues de charge électrique.

2.1. Les radiations électromagnétiques, définies par leur longueur d'onde  $\lambda = c/\nu$ , où  $c$  = vitesse de la lumière,  $\nu$  = fréquence, représentent un vaste ensemble de radiations auquel appartiennent les ondes hertziennes, les rayons infra-rouges, la lumière visible, les rayons ultra-violets, X et  $\gamma$ . On tend aujourd'hui à différencier les rayons X et  $\gamma$  selon leur origine nucléaire (rayons  $\gamma$ ) ou périphérique (rayons X) et non plus selon leur longueur d'onde.

A tout rayonnement de longueur d'onde donné, monochromatique, correspondent des quanta ou photons, d'énergie définie par la relation de Planck-Einstein  $w = h\nu$ , où  $w$  est l'énergie,  $\nu$  la fréquence et  $h$  la constante de Planck égale à  $6,62 \cdot 10^{-27}$  erg/sec. L'énergie des photons est inversement proportionnelle à leur longueur d'onde. Or, pour extraire un électron d'un atome, pour créer une ionisation, il faut transférer à cet électron une énergie supérieure à son énergie de liaison, d'ailleurs variable. On a l'habitude, en biologie, de réserver l'expression de radiations ionisantes aux radiations capables d'ioniser l'air, à celles de quantum énergétique égal ou supérieur à 15 eV, c'est-à-dire aux rayons X et  $\gamma$ . Les rayons UV de courte longueur d'onde qui répondent à cette définition sont cependant exclus de ce groupe en raison de leur forte absorption par l'air.

L'absorption d'un photon peut faire passer un ou plusieurs électrons périphériques d'un niveau d'énergie au niveau supérieur. Par cette transition, l'atome devient excité et doué d'une grande réactivité chimique. Lorsque l'électron revient à son niveau fondamental, l'énergie acquise peut réapparaître sous différentes formes d'énergie, lumineuse, cinétique, vibratoire, etc. Ces phénomènes ont lieu lorsque l'énergie du photon incident est inférieure à l'énergie de liaison de l'électron. Lorsque l'énergie du photon lui est supérieure, trois mécanismes peuvent rendre compte de l'apparition de particules ionisées :

- l'effet photo-électrique : un électron est extrait de l'atome sous l'effet

du photon qui perd la totalité de son énergie. Le photo-électron (ionisation primaire) épuisera son énergie en créant lui-même de nouvelles ionisations (secondaires) ou des excitations ;

- l'effet Compton : dans ce cas, une partie seulement de l'énergie du photon incident est cédée à l'électron. L'électron mis en mouvement (électron Compton) et le photon incident dont la trajectoire est déviée seront à l'origine d'ionisations secondaires, par effet électrique ou nouvel effet Compton ;

- la création de paires ou matérialisation : par un mécanisme mal connu, un photon passant dans le champ électrique d'un noyau peut se matérialiser sous la forme d'une paire d'électrons.

Dans un milieu traversé par des photons, les effets finaux d'ionisation et d'excitation sont essentiellement produits par l'intermédiaire des électrons secondaires, d'où l'expression justifiée de radiations indirectement ionisantes.

2.2. Les neutrons, particules lourdes, ont une masse légèrement supérieure à celle des protons avec lesquels ils représentent un des constituants essentiels du noyau atomique. A l'inverse du proton, le neutron n'a en dehors du noyau qu'une durée de vie limitée : il se décompose en un proton et un électron, en une période de désintégration de 13 mn. Les neutrons sont absorbés par collision avec les noyaux atomiques selon deux modalités principales :

- aux énergies élevées, mais inférieures à 20 MeV, les neutrons entrent en choc élastique avec les noyaux atomiques. Au cours d'un choc élastique, une particule ne peut transférer une partie notable de son énergie qu'à des particules cibles dont la masse est du même ordre de grandeur : les électrons sont trop légers pour absorber beaucoup d'énergie, les noyaux lourds ont une masse trop élevée pour pouvoir être mis en mouvement. Les noyaux légers, au contraire, pourront recevoir une quantité importante d'énergie et le plus efficace pour arrêter les neutrons sera le plus léger d'entre eux, le proton, de sorte que l'eau arrête bien plus aisément que le plomb les neutrons, contrairement aux rayons X ou  $\gamma$ . Les protons ainsi mis en mouvement sont doués d'un pouvoir ionisant intense. Au-delà de 20 MeV, il peut y avoir désinté-

gration du noyau atomique au cours de la collision ;

- aux énergies inférieures, les neutrons électriquement neutres peuvent pénétrer dans les noyaux atomiques. Le plus souvent, en particulier pour les éléments légers, il n'y a pas désintégration du noyau, mais incorporation du neutron et transformation d'un élément en son isotope ayant un neutron supplémentaire, isotope qui pourra être radioactif, émetteur  $\beta$  ou émetteur  $\beta$  et  $\gamma$  le plus souvent.

Ionisation et excitation sont à la base de presque tous les dispositifs de détection et de mesure des radiations ionisantes. Les compteurs, qui dénombrent les particules, fonctionnent sur le principe de la chambre d'ionisation (compteur de Geiger-Muller) ou en utilisant les propriétés radioluminescentes de certaines substances comme le sulfure de Zn, l'iodure de Na ou le tungstate de Ca (compteur à scintillation). Les dosimètres sont de modèles extrêmement variés, dans leurs principes et dans leur technologie. La dosimétrie chimique au sulfate ferreux ou au sulfate cérique est d'un emploi particulièrement commode.

Les effets biologiques généraux de l'irradiation seront seulement évoqués. De plus amples détails pourront être trouvés dans un certain nombre d'ouvrages et de publications cités en référence (ARENA, 1971 ; BACQ & ALEXANDER, 1961 ; DUTREIX et coll., 1973 ; GOYFFON, 1973 ; GREMY & PERRIN, 1971 ; LOISELEUR, 1966 ; TUBIANA et coll., 1963).

A l'échelon de la cellule, les effets principaux sont la perte du pouvoir de multiplication et la mort différée de la cellule. Il existe des phénomènes de restauration cellulaire, de nature mal connue, qui ont été mis en évidence par le fait que deux irradiations successives séparées par un intervalle de temps même bref sont moins efficaces qu'une irradiation unique de dose équivalente. A l'échelon des tissus, les effets sont la résultante des processus de lésions cellulaires et de restauration. Ils sont définis par la loi de BERGONIE et TRIBONDEAUX (1906) qui exprime que les radiations ionisantes agissent avec d'autant plus d'intensité sur un tissu que celui-ci est composé de cellules à haute activité mitotique et peu différenciées. De cette loi se dégage aussi la notion d'organe radiosensible ou d'organe critique, qui sont ceux dont tout ou partie est composé de tissus à grande activité reproductri-

ce, donc radio-sensibles, comme par exemple les gonades.

Cette action biologique s'explique par les théories des "effets directs" et des "effets indirects". L'hypothèse fondamentale de l'effet direct est que la lésion résulte de l'atteinte au hasard d'une cible cellulaire ou moléculaire par les ionisations (théorie de la cible), atteinte qui répondra donc à la loi du tout ou rien. En conséquence, les survivants d'une population homogène soumise à l'irradiation ne sont pas plus résistants que ceux qui ont succombé, et de même que la probabilité de tuer tous les individus d'une population n'est jamais égale à l'unité, quelle que soit la dose distribuée, l'effet n'est jamais nul même pour une dose très faible (il n'y a pas de seuil d'action). La relation mathématique qui traduit ce phénomène est une exponentielle. Mais la théorie de la cible ne rend pas compte de toutes les observations. Aussi a-t-on été amené à attribuer une grande importance aux effets indirects, qui découlent des phénomènes de radiolyse de l'eau et des molécules dissoutes. L'action radioprotectrice des composés chimiques de nature variée est liée principalement à une neutralisation des effets indirects, alors que l'action radiosensibilisante de l'oxygène ("effet oxygène") a vraisemblablement pour cause une majoration des réactions de radiolyse.

De ce rappel succinct de quelques données fondamentales de radiobiologie, on retiendra qu'il est souvent difficile de prévoir l'action d'une irradiation ionisante étant donné le nombre considérable de paramètres capables de moduler cette action, et qu'en conséquence il n'existe pas d'explication simple de phénomènes aussi banals que ceux de la radiosensibilité ou de la radio-résistance naturelle animale.

## INTRODUCTION

Deux types d'irradiations, séparées ou associées, peuvent affecter un organisme :

- l'irradiation interne, et dans ce cas, les effets radiobiologiques sont liés à la "période biologique" de l'élément radio-contaminateur, dont les plus actifs sont ceux qui possèdent une longue période physique et un faible

taux de renouvellement. Les émetteurs  $\alpha$  sont plus nocifs que les émetteurs  $\beta$ , eux-mêmes plus nocifs que les émetteurs  $\gamma$  ;

- l'irradiation externe, à partir d'une source extérieure à l'organisme, le plus souvent rayons X et rayons  $\gamma$ , très pénétrants.

A l'irradiation interne (contamination) se rattachent de très nombreuses techniques de laboratoire (marquage, dilution isotopique, etc.) qui ne seront pas abordées ici. Seuls seront étudiés les effets de l'irradiation externe, totale ou partielle, unique ou répétée, par rayons X ou  $\gamma$ . L'intérêt de certains travaux nous conduira à déborder parfois du cadre des Insectes, et même de celui des Arthropodes.

Parmi les effets provoqués par l'irradiation, les plus classiques sont les troubles de développement et de la morphogénèse, car, schématiquement, la sensibilité aux radiations ionisantes est d'autant plus grande que le taux de croissance de l'organisme en développement est plus élevée (MAVOR, 1927 ; ZILLER & SIMPSON, 1974). Rappelons qu'au cours du développement des Insectes supérieurs, deux catégories de cellules se séparent : les cellules larvaires d'une part, qui se différencient aussitôt après la segmentation et donnent naissance aux organismes larvaires, les cellules embryonnaires d'autre part qui, se divisant activement, constituent divers îlots, ou disques imaginaires qui fourniront ultérieurement, chacun pour une part, les organes de l'adulte. Ainsi coexistent chez la larve deux catégories de cellules, l'une en voie de différenciation, l'autre en voie de multiplication dont la radiosensibilité sera par là même bien différente, et rendra compte, au moins pour une part, celle qui est liée à l'effet létal des radiations ionisantes, des résultats observés. Trois chapitres seront successivement envisagés, les effets sur la longévité, sur la régénération et la restauration, sur la morphogénèse et le développement.

## 1. EFFETS DES RADIATIONS IONISANTES SUR LA LONGEVITE.

L'étude de ces effets concerne avant tout les adultes. Dans le cas des larves, des pupes, des nymphes, aux modifications de la longévité, s'ajoutent des perturbations du développement qui sont prédominantes. Ce sont des tra-



vaux de recherche appliquée, de lutte biologique, comme la protection des céréales (BROWER, 1973a, 1973b, 1974) ou la stérilisation d'insectes hématophages (ITARD, 1971) qui fournissent le plus de données sur la radiosensibilité comparée des différentes espèces. L'effet létal peut s'exprimer en dose létale 50 % à temps, autrement dit la dose en rads qui à un moment donné a détruit 50 % de l'effectif irradié. Le plus souvent, le temps d'observation est fixé (arbitrairement) à 30 jours (parfois à 8 ou à 15 jours), d'où la notation : DL 50/30 jours. Etant donné que la durée de vie à l'état imaginal peut différer beaucoup d'une espèce à l'autre, certains auteurs préfèrent mesurer le temps létal 50 % (TL 50) à une dose donnée : ce temps correspond au délai nécessaire pour que soit détruit 50 % de l'effectif irradié. Enfin, WILLARD & CHERRY (1975) préconisent "l'index de radiosensibilité" (I.R.) qui se définit par le rapport TL 50/longévité moyenne de l'espèce irradiée. Cet index tend à prouver que les insectes adultes de petite taille et de faible durée de vie sont plus radiorésistants que les insectes de grande taille et de longue durée de vie, après des observations classiques (BONNET & DALENS, 1972). En réalité, il est difficile d'apprécier un effet sur la longévité d'insectes ne vivant que quelques jours à l'état adulte, en dehors de l'effet létal aigu.

On peut avec DUCOFF (1972) distinguer trois types d'effets :

ler cas : la relation entre la dose et le temps de survie est fortement dépendante de l'âge, mais à tous les âges l'augmentation des doses conduit à une mort plus précoce (Diptères, Lépidoptères, Hyménoptères). BAXTER et TUTTLE (1957) ont formulé une loi selon laquelle le temps de survie dépend de l'âge, à partir d'expériences menées sur la Drosophile chez laquelle le TL 50 à 60 000 rads est de l'ordre de 15 jours :

$D = kt/E$ , D = dose,  
t = le temps de survie,  
E = longévité moyenne des témoins,  
k = constante.

Pour DUCOFF (1972), la loi de BAXTER et TUTTLE va à l'encontre de l'hypothèse selon laquelle l'irradiation déclenche un processus létal spécifique qui, demandant un certain temps pour se développer, serait masqué chez les insectes

à brève durée de vie adulte.

Bien d'autres facteurs que l'âge peuvent modifier le temps de survie. On retiendra principalement (O'BRIEN & WOLFE, 1964) :

- l'état nutritionnel : les animaux à jeun sont moins résistants ;
- la pression partielle en oxygène : l'effet oxygène est retrouvé chez les insectes (BALDWIN & SALTHOUSE, 1959a) ;
- la température ambiante : l'élévation de la température corporelle accroît considérablement la létalité des insectes irradiés. Après 225 krads, la mortalité chez *Dahlbominus fuscipennis* (Hyménoptère) est d'environ 30 % entre 10 et 25° C au bout de 48 heures, elle est de 100 % à 35° C. Tout résultat de létalité après irradiation doit préciser la température d'élevage des animaux ;
- le sexe : chez la plupart des espèces, les femelles sont plus radiorésistantes que les mâles, mais parfois il n'y a pas de différence. Plus rarement, les mâles sont plus résistants, comme chez *Musca domestica* ;
- le génome : généralement, les formes diploïdes sont plus radiorésistantes que les formes haploïdes. Les mâles haploïdes de certains Hyménoptères (*Bracon*) sont plus radiosensibles que les formes exceptionnellement diploïdes de ces mêmes mâles.

Par irradiations successives, des populations relativement radiorésistantes de *Drosophiles* ont pu être isolées (MARQUES, 1973 ; CORDEIRO et coll., 1973). NOTHEL (1974) a montré que cette radiorésistance est contrôlée par un système génétique homozygote semi-dominant, siégeant sur les chromosomes I et II, chacun agissant de façon équivalente.

- Les conditions d'irradiation : une dose unique est plus efficace que la même dose distribuée en deux ou plusieurs fois, même à intervalles rapprochés. Le charançon *Sitophilus granarius* adulte, irradié à 6 000 rads par les rayons  $\gamma$  du  $^{60}\text{Co}$  ne survit que 5 jours contre 97 aux témoins. Si la même dose est administrée en 5 fois en une journée, le temps de survie est inchangé par

rapport aux témoins. Ce résultat implique l'existence de processus de restauration.

Signalons enfin que certains Arthropodes dont le temps de survie diminue régulièrement avec l'augmentation de la dose ont une radiosensibilité identique quel que soit l'âge. Ainsi en est-il des Scorpions Buthidés (VACHON et coll., 1963 ; GOYFFON, 1975).

2e cas : le temps de survie n'est pas modifié pour un large éventail de doses. Il diminue rapidement au-delà d'un seuil qui peut être élevé comme chez les Ténébrionides : le temps de survie de *Tribolium castaneum* reste inchangé pour des irradiations comprises entre 30 et 116 krads (ROGERS & HILCHEY, 1960). La plupart des Coléoptères réagissent comme les Ténébrionides. Or, nombre de ces travaux ont eu pour point de départ le souci d'éliminer les insectes parasites des produits alimentaires (Ténébrions, Charançons, Dermestes). On voit qu'il faut de très fortes doses d'irradiation, de l'ordre de 150 à 200 krads, si on veut débarrasser rapidement des céréales de leurs parasites, encore que des doses beaucoup plus faibles conduisent à la stérilisation des adultes (BROWER, 1973a ; TILTON et BROWER, 1973). Les Lépidoptères, peu étudiés de ce point de vue, se rangeraient dans ce groupe. Toutefois, CHERRY & WILLARD (1971) ont montré une légère augmentation de la mortalité en fonction de l'âge des individus irradiés chez *Ephestia*.

DUCOFF (1972) estime que cet ensemble d'observations plaide en faveur d'un mécanisme unique et spécifique entraînant la mort des animaux par irradiation, ce qui expliquerait que ce mécanisme, une fois déclenché par une dose minimale soit ensuite relativement indépendant de la dose.

3e cas : il existe un certain nombre de cas où l'irradiation entraîne une augmentation de la durée moyenne de vie. DAVEY (1919) en a rapporté la première observation sur *Tribolium confusum* irradié par de faibles doses de rayons X, observation confirmée par CORK (1957) : à 11 000 rads, 40 % des individus sont tués, mais les survivants vivent plus longtemps que les témoins. Depuis, d'autres exemples ont été rapportés : *Drosophila subobscura* (LAMB, 1964), *Musca domestica* (BHATNAGAR et coll., 1965), *Trogoderma glabrum* et *Attagenus piceus* (TILTON et coll., 1966), *Culicoides variipennis* (JONES, 1967), *Laspeyresia (=Carpocapsa) pomonella* (WHITE & HUTT, 1970), etc. L'aug-

mentation de la durée moyenne de vie est obtenue souvent par des doses faibles ou moyennes, de l'ordre de 1 000 à 6 000 rads, administrées en une fois, mais souvent aussi par des doses plus élevées, voisines de la DL 50. L'importance de l'effet dépend non seulement de la dose, mais encore de l'âge de l'individu irradié : au-delà d'une certaine dose, variable avec l'espèce, l'augmentation de la durée de vie fait place au contraire à une diminution, et, d'autre part, des insectes adultes âgés n'y sont plus sensibles (DUCOFF, 1975).

L'explication de ce phénomène n'apparaît pas clairement. On a d'abord voulu y voir une particularité liée au sexe : chez de nombreuses espèces, comme la blatte *Periplaneta americana*, ou le dermeste *Trogoderma versicolor*, les femelles vierges ont une espérance de vie supérieure aux femelles qui pondent ou aux mâles. L'irradiation, en détruisant les ovaires ou en inhibant la ponte, ou encore en fournissant un avantage sélectif comme une meilleure résistance au jeûne (*Ceratitidis capita*, CARANTE, 1974), augmenterait ainsi la durée moyenne de vie. Mais cette hypothèse ne saurait être appliquée à tous les cas. L'espérance de vie de *Trogoderma glabrum* et d'*Attagenus piceus* après une irradiation de 13 à 45 krads s'accroît surtout chez la femelle, mais existe aussi chez le mâle. Dans de nombreux cas, cet accroissement est identique dans les deux sexes : *Culicoides variipennis* (JONES, 1967), *Laspeyresia pomonella* (WHITE & HUTT, 1970), *Tribolium castaneum* et *T. confusum* (DUCOFF, 1975). Mieux même, il arrive que l'augmentation de la durée moyenne de vie soit principalement le fait des mâles, comme pour *Musca domestica* (BHATNAGAR et coll., 1965) ou *Zeiraphia diniana* (BENZ, 1970).

On a invoqué aussi le pouvoir antibactérien de l'irradiation qui éliminerait certaines morts précoces dues à l'infection microbienne, notamment parce que la courbe de mortalité de souches axéniques de *Drosophila melanogaster* ressemble à celle des insectes exposés à de faibles doses de radiations (STREHLER, 1964), mais les doses d'irradiation utilisées sont le plus souvent insuffisantes pour détruire la flore bactérienne du tube digestif. Plus simplement, l'irradiation réduirait l'activité métabolique de l'insecte (GROSCH, 1956) : on sait depuis longtemps qu'un accroissement d'activité métabolique par élévation de la température corporelle par exemple abrège la durée de vie imaginale.

Il faut noter que, de toutes façons, c'est la durée moyenne de vie qui est augmentée, et non la durée maximale de la vie de l'adulte qui, elle, reste inchangée (DUCOFF, 1972 et 1975). Mais on doit rapprocher de l'ensemble de ces résultats les observations de GIESS & PLANEL (1973) dont il résulte que les Drosophiles, protégées de l'irradiation ionisante naturelle durant leur développement par une enceinte de plomb, ont une longévité moyenne inférieure à celle des Drosophiles témoins vivant dans un environnement normal.

En conclusion, l'effet de l'irradiation corporelle totale à dose unique sur la longévité est très variable selon les espèces et les doses. Les DL 50 sont elles-mêmes très variables : pour fixer un ordre de grandeur, nous dirons avec O'BRIEN (1964) qu'elles se situent à  $10^4$  ou  $10^5$  rads, soit un rapport de 1 à 100 environ avec celles des vertébrés, qui s'échelonnent entre  $3.10^2$  et  $10^3$  rads. Aucune interprétation claire n'a été proposée pour expliquer les aspects apparemment contradictoires des résultats observés, raccourcissement de la durée de vie proportionnel ou non à la dose, ou accroissement paradoxal de la longévité moyenne.

## 2. ACTION DE L'IRRADIATION SUR LES PROCESSUS DE REGENERATION ET DE RESTAURATION.

Moins de dix ans après la découverte des rayons X, BARDEEN & BAETJER (1904) signalaient l'action inhibitrice de l'irradiation ionisante sur la régénération des Planaires. Cette action était confirmée à diverses reprises, puis étudiée et approfondie par WOLFF & DUBOIS (1947) et DUBOIS (1949). Des travaux du même type étaient ensuite entrepris sur des Annélides Oligochètes (STEPHAN-DUBOIS, 1954), puis sur des Hydriaires (BRIEN & RENIERS-DECOEN, 1955). Bien que ces travaux ne concernent pas des Insectes, dont le pouvoir de régénération est bien inférieur à celui des Turbellariés ou des Hydriaires, leur méthodologie et leurs résultats sont devenus classiques, ont servi de base à d'autres travaux, et pour cette raison seront analysés ici.

### 2.1. Régénération.

Les Planaires (*Euplanaria lugubris*, *Polycelis nigra*) ont un pouvoir de régé-

nération étendu : l'amputation de la tête est suivie au 3e jour de l'apparition d'un blastème, puis de la différenciation des yeux au 7e jour après entière reconstitution de la tête. Elles peuvent être anesthésiées par le sulfate de nicotine au 1/10 000, et irradiées totalement ou partiellement, la région irradiée étant alors repérée par les mailles d'un filet de soie qui dessine un quadrillage. Irradiées totalement à 8 000 r de rayons X, les Planaires ne subissent aucune modification apparente pendant 15 jours, puis des taches brunes de nécrose apparaissent et l'animal se désagrège en 4 à 7 semaines. Si 24 heures après une irradiation supérieure à 5 000 r, la tête est amputée, le blastème se constitue, puis au 4e-5e jour cesse de se développer, et régresse dans les jours suivants. La Planaire se désagrège en 4 ou 5 semaines, la nécrose débutant au niveau de la section. Aux doses inférieures, comprises entre 2 500 et 5 000 r, le blastème parvient à se différencier, mais dans un délai plus long que normalement, et de façon souvent incomplète. En dessous de ce seuil d'inhibition de la régénération, la Planaire survit et se montre capable de compenser ses lésions. En cas d'irradiation partielle à 8 000 r, la Planaire se désintègre avant d'avoir pu éliminer les tissus nécrosés si la surface de la région irradiée est supérieure au 1/4 de la surface corporelle. Les Planaires se montrent incapables de réparer une plage de nécrose si elles sont abandonnées à elles-mêmes. L'hypothèse de l'auteur (DUBOIS, 1949) est que la migration des cellules saines n'a pu avoir lieu parce que les facteurs qui la déclenchent normalement n'existent pas dans cette expérience. Cette hypothèse sera effectivement vérifiée de la façon suivante : vingt-quatre heures après l'irradiation des 2/5 antérieurs d'une Planaire, la tête est sectionnée en arrière des yeux. Un blastème de régénération se constitue, puis régresse au 4e jour. Quelques taches de nécrose s'estompent et disparaissent à partir de la 3e semaine. Un nouveau régénérat apparaît au 30e jour, qui évolue et se différencie normalement, tout se passant comme si la régénération avait été différée de 30 jours. L'histologie confirme que la section déclenche une migration de cellules de régénération totipotentes, les néoblastes, de la région saine vers la région lésée. Le retard de régénération correspond au temps nécessaire à la migration des néoblastes, qui peut avoir lieu tout aussi bien dans le sens antéropostérieur ou latéral. Des greffes de fragment de Planaires saines dans des Planaires irradiées dont on sectionne la tête régénèrent les Planaires irradiées, la polarité de la régénération étant fonction de l'hôte et non du transplant qui agit par les néoblastes sains qu'il apporte

à l'hôte irradié. On notera donc que le pouvoir organisateur de la Planaire n'est pas atteint par les rayons X.

Par la même méthode d'irradiations localisées, LENDER (1952) montre que la régénération oculaire chez la Planaire est sous la dépendance du cerveau.

Ces travaux ont été repris sur divers Annélides Oligochètes, *Lumbricus variegatus*, *Tubifex tubifex*, et *Enchytraeus albidus* (STEPHAN-DUBOIS, 1954). Ces trois espèces diffèrent par leur richesse en néoblastes. *L. variegatus* dispose de néoblastes beaucoup plus nombreux que *T. tubifex* alors qu'*E. albidus* n'en contient pas et sert de témoin aux deux autres espèces, chez lesquelles les processus de régénération ne diffèrent en fin de compte que quantitativement : ils sont beaucoup plus efficaces chez *L. variegatus*. Normalement, la section de l'Annélide est suivie d'une cicatrisation rapide en 3 à 6 heures. Dès cette phase, les néoblastes initialement logés à la base ventrale des dissépiments s'activent : ils se métamorphosent et prennent en 24 heures l'aspect de cellules embryonnaires. C'est alors qu'ils se détachent, et migrent vers la tranche de section, ce phénomène atteignant 3 à 10 segments selon l'espèce. Le blastème de régénération s'amorce dès la 48e heure, puis se développe selon des modalités comparables à la croissance pygidiale habituelle. L'irradiation corporelle totale à partir de 4 000 rads inhibe le régénérat qui se nécrose, que la section ait lieu avant ou après l'irradiation. Plus précisément, l'irradiation n'empêche pas le déclenchement de l'activation des cellules basales dissépimentaires en néoblastes, ni même la migration qui peut toutefois être retardée, mais la métamorphose cellulaire ne parvient pas à son terme. Des irradiations localisées à la zone d'amputation révèlent que les néoblastes ne peuvent reconstituer que le mésoderme mais qu'ils sont doués de propriétés morphogénétiques (inductrices) importantes.

BRIEN & RENIERS-DECOEN (1955) ont étudié les processus de régénération chez l'Hydre d'eau douce, *Hydra fusca* dont les capacités en ce domaine sont particulièrement remarquables. L'Hydre dispose d'un certain nombre de cellules amiboïdes proliférantes capables de se déplacer, les cellules interstitielles, situées à la base de l'ectoderme. Ces cellules somatocytaires polyvalentes ont pour fonction principale d'assurer le renouvellement des cnidoblastes mais peuvent, selon les besoins de l'organisme, suppléer à la défail-

lance de n'importe quel tissu, y compris les gonocytes. Les Hydres sont du reste capables de se reproduire par bourgeonnement. Après section transversale, l'Hydre cicatrise en 4 à 6 heures, puis les cellules interstitielles affluent au niveau de la tranche de section, un blastème naît, et l'organogénèse commence en 48 heures et se poursuit jusqu'à reconstitution d'une Hydre normale.

L'irradiation d'une Hydre intacte par 5 000 à 6 000 rads de rayons X ne provoque aucune perturbation apparente pendant une dizaine de jours. Des taches de nécrose apparaissent ensuite, et l'Hydre finit par se désintégrer en 20 à 40 jours. L'examen histologique montre que toutes les cellules d'aspect embryonnaire, les cellules interstitielles, ont été détruites. Les cellules somatiques différenciées, plus résistantes, survivent, mais leur renouvellement n'est plus assuré et l'Hydre meurt. Si l'Hydre est en période de bourgeonnement, on constate que les Hydres filles continuent à se différencier, se détachent, mais se désintègrent comme l'Hydre mère. L'irradiation létale n'empêche pas non plus la formation de nouveaux bourgeons, qui évolueront comme l'Hydre mère vers la désagrégation. Donc, l'Hydre privée de cellules interstitielles par irradiation conserve sa capacité de bourgeonnement et d'organogénèse, mais le blastozoïde privé de ces cellules ne sera pas viable.

Si l'Hydre est sectionnée transversalement après irradiation corporelle totale, la cicatrisation n'est pas modifiée et l'organogénèse débute de façon normale. Au bout de 72 heures le régénérat a l'aspect d'un polype, mais l'Hydre reconstituée est petite, elle est réduite au 1/3 environ de la taille du témoin. Cette Hydre a les caractéristiques de l'Hydre irradiée : elle n'est pas viable et se désagrège en une dizaine de jours. Dans ce cas, ni les capacités de régénération, ni les processus d'organogénèse ne sont atteints, mais le régénérat n'est pas viable parce qu'il est privé de cellules interstitielles.

Les greffes combinées aux irradiations vont préciser le rôle des cellules interstitielles. Les homogreffes sont aisément réalisables, longitudinales ou transversales. Si, au 4e jour après l'irradiation, alors que toutes les cellules interstitielles sont détruites, on prélève un fragment, et qu'on le greffe sur une Hydre saine, on constate que ce fragment ne se nécrose pas.



Il s'intègre dans la reconstitution d'une Hydre normale, parce que les cellules interstitielles du tissu sain viennent repeupler le fragment irradié et le revitalisent. Ces cellules interstitielles, d'aspect embryonnaire, totipotentes, sont donc les équivalents des néoblastes des Planaires. On peut aussi interposer une bague de colonne gastrique entre deux tronçons d'une Hydre sectionnée transversalement. Que ce soient les tronçons ou la bague qui soit irradiés, on obtient toujours une revitalisation. Toutes les Hydres irradiées auxquelles on greffe un anneau ou un fragment de tissu sain sont revitalisées grâce aux cellules interstitielles. Les hétérogreffes sont insuffisantes : il n'y a pas d'échange interspécifique possible de cellules interstitielles.

Les capacités de régénération des Insectes sont sensiblement moins importantes que celles de l'Hydre ou de la Planaire. Cependant, BULLIERE (1971) a étudié chez la Blatte *Blaberus craniifer*, à l'aide d'irradiations localisées par les rayons X à des doses comprises entre 2 000 et 7 000 rads, les mécanismes de régénération d'une patte amputée. L'irradiation a été pratiquée soit précocement après la mue pré-opératoire (1 à 4 jours), soit tardivement (10 à 17 jours) après cette mue. L'irradiation terminale, précoce ou tardive, immédiatement après l'amputation bloque la régénération, au contraire de l'irradiation subterminale, mais alors la longueur du régénérat est proportionnelle à la quantité de tissus sains non irradiés de l'extrémité du tibia. L'irradiation terminale différée par rapport à l'amputation, au moment où s'élabore le blastème de régénération, inhibe la suite des processus de régénération. Sauf si la larve atteint le stade imago sans avoir régénéré, la capacité à régénérer est en général progressivement recouverte au cours des mues successives. L'auteur conclut à l'absence de néoblastes migrants chez *B. craniifer*, à une radiosensibilité du blastème de régénération plus grande que celle des tissus larvaires différenciés, à l'existence d'une radio-restauration progressive, restituant dans l'ordre la capacité de sécréter une cuticule normale, ce qui permet la mue, puis celle d'élaborer un régénérat édifié à partir des seules cellules voisines de la tranche de section.

## 2.2. Restauration.

Au sein des mécanismes généraux de réparation, la restauration peut être distinguée de la régénération en ce qu'elle restitue une structure normale à partir d'une structure lésée, sans qu'il y ait à proprement parler de reconstruction d'une partie manquante par amputation, excision ou ablation. Les mécanismes de restauration peuvent être envisagés à l'échelon de la cellule, du tissu, de l'organe. Nous n'aurons en vue que ces derniers cas de restauration, la radiorestauration cellulaire étant difficile à isoler des mécanismes ontogénétiques du développement dont l'altération par l'irradiation ionisante fera l'objet du prochain paragraphe.

C'est ainsi que des *Rhodnius prolixus* irradiés à 50 000 rads de rayons X présentent de véritables brûlures de la cuticule, qui ne deviennent évidentes qu'au moment de la mue : comme souvent, les lésions restent latentes en l'absence de division cellulaire et ne s'expriment qu'au moment ou après une ou des mitoses. La restauration de la brûlure ne diffère pas de celle d'une brûlure thermique classique : elle se fait par dépôt d'une couche protéo-chitineuse sécrétée par des cellules épidermiques migrant de la zone périphérique de la lésion (BALDWIN & SALTHOUSE, 1959b). Chez le Criquet *Locusta migratoria*, la mort des larves irradiées survient aussi au moment de la crise mitotique de l'hypoderme (JOLY & BIELLMANN, 1958) et les irradiations localisées entraînent des brûlures des sternites comparables à celles qui sont observées chez *Rhodnius prolixus*, mais le cal de réparation est constitué par un afflux d'hémocytes (BIELLMANN, 1961).

La restauration de l'intestin moyen de la Blatte *Blattella germanica* après irradiation de 10 000 rads de rayons X a été étudiée par MORTREUIL-LANGLOIS (1960-1963). Cet intestin moyen est constitué d'un épithélium à cellules polyploïdes hautement différenciées et de cellules diploïdes de grande activité mitotique qui assurent le remplacement des cellules sécrétrices normalement détruites au cours du cycle de digestion : ces deux populations de cellules somatiques possèdent des caractéristiques différentes qui leur assurent une radorésistance différente. La dose d'irradiation, déjà importante, a été choisie de sorte qu'elle ne modifie pas la mortalité dans les trente jours qui suivent l'irradiation. Dès le 4<sup>e</sup> jour qui suit l'irradiation, des pycnoses apparaissent dans les cellules régénératrices de l'épi-

thélium. Leur nombre augmente rapidement, en même temps que diminue le nombre des mitoses. Dans l'épithélium proprement dit, les lésions se manifestent plus tardivement, à la fin de la première semaine qui suit l'irradiation, et se traduisent par une augmentation du volume du nucléole et une vacuolisation du noyau. L'ensemble de ces altérations passe par un maximum vers le 13e jour qui suit l'irradiation, atteignant alors 70 à 80 % des populations cellulaires de l'épithélium qui présente cependant, pendant les 15 jours qui suivent l'irradiation, des signes d'hyperactivité sécrétrice. A la dose d'irradiation choisie, les radiolésions sont réversibles : la vacuole nucléaire régresse, ainsi que les signes d'hypersecretion. Dans les cryptes de régénération, les signes histologiques de récupération fonctionnelle apparaissent plus précocement, dès le 10e jour qui suit l'irradiation. Il faut encore noter que le tissu musculaire sous-jacent, hautement différencié, ne présente aucune image histologique de lésion et que les radiolésions de l'épithélium n'entraînent aucun trouble digestif. On note donc, en conclusion, que les cellules à haute activité mitotique sont à la fois les plus radiosensibles et les plus vite restaurées, cependant que le tissu musculaire, très différencié, se montre très radiorésistant. Ces résultats sont conformes à la loi de BERGONIE et THIBONDEAU (1906).

Ce sont également deux populations cellulaires fonctionnelles différentes dont la radiosensibilité comparée a été éprouvée chez *Ceratitis capitata* (CAL-SUSCIATI, 1973). Dans l'abdomen de cet Hyménoptère coexistent des cellules épidermiques larvaires, hautement polyploïdes, à croissance régulière, sans mitose, et des histoblastes à faible degré de ploïdie et à long avenir caryocinétique. L'irradiation de la larve du dernier stade par les rayons gamma du  $^{60}\text{Co}$ , à la dose de 5 Krads montre une sensibilité bien plus grande des histoblastes, fortement lésés quel que soit le moment où la dose est administrée. Comme pour l'intestin de *Blabera fusca*, l'activité mitotique et le degré de ploïdie jouent un grand rôle dans les capacités de radiorésistance cellulaire. Toutefois, les possibilités de restauration paraissent bien inférieures à celles de *Blabera fusca*. La  $\beta$ -ecdysone permettrait une certaine restauration non seulement dans le fonctionnement des cellules larvaires, mais aussi dans leur évolution morphologique jusqu'à l'étape précédant leur dégénérescence, puisque l'injection de cette hormone provoque la reprise normale de leur activité bloquée par l'irradiation. Cet effet de restauration est négligeable sur les cellules imaginaires (CAL-SUSCIATI, 1971a ; 1975b). Plus

précise est l'étude ultrastructurale de la cuticule larvaire de *Ceratitis capitata* lors de la formation du puparium (CALIS-USCIATI, 1974a et b). Chez la larve normale, cette cuticule passe d'un aspect granuleux à un aspect strié. L'injection de  $\beta$ -ecdysone à des larves permanentes obtenues par irradiation donne dans 93 % des cas des pupariums pourvus d'une cuticule normalement mélanisée d'aspect strié qui s'oppose à la cuticule granuleuse et faiblement mélanisée des 22 % d'individus qui ne gardent pas le morphotype de la larve permanente après irradiation. Toutefois chez *Rhodnius prolixus*, BEN HAMOUDA (1975) n'établit pas de lien entre la reprise du développement de larves permanentes obtenues par irradiation, sous l'effet d'injections de  $\beta$ -ecdysone et d'éventuels phénomènes de restauration cellulaire.

Mises en culture, des cellules dissociées de disques imaginaux de *Drosophiles* marquent une forte tendance à se réassocier. MORATA & GARCIA-BELLIDO (1972) ont montré que l'irradiation par rayons X affecte d'abord la réagrégation, puis la prolifération cellulaire qui reflèterait un compromis entre la fraction des cellules détruites par l'irradiation et la fraction de celles qui ont régénéré, conformément à la théorie de la cible.

Tous les phénomènes de restauration sont fortement dépendants de la température ambiante et du mode d'administration de la dose de rayonnement. A 10° C, les capacités de restauration des larves du Ténébrionide *Tribolium castaneum* sont très réduites, mais cette inhibition est réversible. La vitesse de restauration croît ensuite avec la température, mais cette vitesse pour une température donnée n'est pas constante. A 30° C, elle passe par un maximum 5 heures après l'irradiation et par un minimum 8 heures après l'irradiation (YANG & DUCOFF, 1971). Il existe un seuil de température en deçà duquel les processus de restauration restent actifs, au-delà duquel ils deviennent inefficaces ou inexistantes et l'effet de l'irradiation corporelle totale est semblable en cela à celui de la température. Du reste, ces deux facteurs physiques agissent de façon additive, comme le montrent des travaux réalisés sur l'Aphidien *Mysys persicae* (DE REGGI, 1975). A chaque stade du développement enfin, les facultés de restauration sont bien différentes, comme chez la *Drosophile* (GHELELOVITCH, 1975). En conclusion on peut dire avec SWYNGE-DAUW (1975) que l'importance du facteur "temps" dans la tolérance tissulaire à l'irradiation est à l'heure actuelle bien démontrée.

### 3. EFFETS DE L'IRRADIATION IONISANTE SUR LE DEVELOPPEMENT ET LA MORPHOGENESE.

En raison de la multiplicité des résultats expérimentaux, de la variété du choix de l'insecte et des conditions opératoires, des difficultés d'interprétation, les données acquises concernant les effets de l'irradiation ionisante sur le développement constituent un ensemble malaisé à ordonner. Pour simplifier la présentation des divers travaux réalisés, nous séparerons d'une part les anomalies du développement (retard, accélération, blocage, stades surnuméraires, etc.), d'autre part, les anomalies de la morphogénèse, sans perdre de vue ce que peut parfois avoir d'arbitraire une telle division.

La plus banale des observations montre que l'insecte irradié, surtout dans les stades jeunes, a une croissance ralentie, voire stoppée, en fonction de la dose de rayonnement et du moment du cycle d'intermue pendant lequel a lieu l'irradiation. Les exemples sont très nombreux, depuis que HUSSEY et coll. (1932) ont montré que le retard à l'empupement des larves de *Drosophiles* irradiées est proportionnel à la dose de rayons X délivrée. BOURGIN et coll. (1956) reprenant des travaux identiques sur ce même Diptère, tentent de confirmer l'hypothèse de VILLEE (1946) selon laquelle le retard à l'empupement est dû à l'atteinte de la glande en anneau. Ce retard est proportionnel à la dose jusqu'à 5 krads, il reste constant ensuite aux doses supérieures, constant aussi d'un individu à l'autre chez les larves âgées de 48 à 84 heures, plus irrégulier chez les larves plus âgées puisqu'alors c'est parfois une accélération de l'empupement qui est observée. De plus, l'irradiation du tiers antérieur du corps provoque les mêmes effets que l'irradiation corporelle totale, alors que l'irradiation des deux tiers postérieurs ne cause qu'un léger ralentissement du développement, quand il existe. Les examens histologiques après irradiation montrent l'existence de lésions de la glande en anneau, mais aussi un retard de maturation du cerveau, des signes de dégénérescence cellulaire des disques alaires et des gonades, un freinage de l'histolyse du corps gras. Pour BOURGIN et coll. (1956), comme pour VILLEE (1946) l'organe-cible de l'irradiation est vraisemblablement la glande en anneau. Les expériences d'irradiation montrent que le passage de la larve à la puppe dépend de facteurs hormonaux complexes et dissociés par le rayonnement : la fin du stade larvaire survient en effet à temps normal, mais l'initiation du stade préupal est retardée. Le retard à la pupaison consécutif à l'irradiation est

donc plus qu'un simple allongement du stade larvaire : il existe un stade surnuméraire entre le moment où la larve devrait s'empuper et le moment où elle s'empupe effectivement, un stade qui n'est plus larvaire mais qui n'est pas non plus le stade prépupal. GAUTIER et coll. (1968) testant la radiosensibilité de *Calliphora erythrocephala* au long de son développement, estiment que les effets de l'irradiation dépendent beaucoup plus du moment choisi pour l'irradiation que de la dose, au point que la radiosensibilité de l'insecte ne saurait être définie que par rapport à l'effet biologique choisi pour l'évaluer : c'est ainsi, par exemple, que le temps de survie de l'embryon ou de la larve n'est pas dépendant de la dose, comme l'est au contraire le retard à l'empupement après irradiation de l'embryon. SIVASUBRAMANIAN et coll. (1970) constatent que des jeunes pupes de *Musca domestica nebulosa* âgées de moins de 20 heures et irradiées par 2 000 rads de rayons  $\gamma$  du  $^{60}\text{Co}$  ne donnent naissance à aucune émergence d'imago, alors que 10 000 rads du même rayonnement sont sans action sur l'éclosion des pupes plus âgées. Comme chez la *Drosophila*, ils observent que l'irradiation localisée aux sept segments antérieurs et limitée à 1 200 rads suffit à empêcher l'émergence de l'adulte, mais non la dose de 10 000 rads appliquée à la région postérieure. L'absence d'émergence imaginale serait due à une lésion dystrophique des cellules musculaires sous l'effet du rayonnement, car à 1 200 rads le développement des larves irradiées est retardé mais normal jusqu'à la formation du puparium.

C'est chez la Cératite qu'ont été étudiées avec précision les perturbations du développement des Diptères après irradiation. L'irradiation de larves de *Ceratitis capitata* donne des résultats différents selon qu'elle a lieu avant ou après une "période critique hormonale" (P.C.H.) qui se situe 2 à 3 heures après le saut des larves matures du 3e stade, c'est-à-dire approximativement 5 à 6 heures avant le début de la formation du puparium (CALS-USCIATI, 1972). Après la période critique, l'irradiation entraîne des perturbations irrégulières : les délais d'empupement sont souvent prolongés parfois au contraire raccourcis à 5 krads et à 40 krads, mais la formation du puparium a toujours lieu. Avant la période critique, les résultats de l'irradiation sont homogènes. Deux heures avant la période critique hormonale, l'irradiation n'inhibe pas l'empupement, mais celui-ci est retardé d'autant plus que la dose est plus forte. Si l'irradiation a lieu 6 heures avant la période critique (4 heures avant le saut), l'empupement est retardé dès la dose de 5 krads. A 20 krads, le retard

augmente mais n'atteint pas deux jours, non plus qu'à 95 krads. Mais si les larves de *C. capitata* sont irradiées 30 heures avant la période critique, le retard atteint deux jours pour une dose de 20 krads, et passe à 3 jours pour 60 krads. Ces résultats appellent quelques observations complémentaires :

- les taux d'empupement diminuent avec les doses, mais dépendent surtout du moment de l'irradiation : 6 heures avant la période critique, 95 à 98 % des larves irradiées au maximum à 40 krads s'empupent, mais 30 heures avant la période critique, les taux d'empupement n'atteignent que 41 % et 23 % pour des doses de 80 et 95 krads. Un pourcentage important des larves permanentes peut être ainsi obtenu (CALUSUSCIATI, 1971a ; CALUSUSCIATI, 1972) ;

- les doses supérieures à 1 krad sont des doses létales : rares sont les éclosions d'adultes. Cependant, les doses capables d'inhiber une étape quelconque du développement de l'insecte sont variables. Il y a donc lieu de dégager la notion de "dose inhibitrice d'une étape donnée du développement" (CALUSUSCIATI, 1972) alors même que dans le cas présent, ces doses inhibitrices qui s'étagent entre 5 et 95 krads sont des doses létales ;

- l'injection d'ecdysone à des larves permanentes obtenues par irradiation rétablit le développement qui se poursuit jusqu'à la mue nymphale (CALUSUSCIATI, 1973b ; CALUSUSCIATI, 1975b).

En résumé, les rayons gamma appliqués avant la période critique hormonale provoquent un retard dans la formation du puparium des Cératites d'autant plus important que les larves sont plus loin de cette période critique. Pour un même état physiologique, le retard croît avec la dose. Au maximum, l'empupement n'ayant plus lieu, on obtient des larves permanentes dont le cours normal du développement jusqu'au stade de la mue nymphale peut être rétabli par injection d'ecdysone. A partir de 2 krads, l'émergence de l'imago est bloquée dans tous les cas : si l'irradiation a lieu 2 heures après la période critique, cette inhibition est liée à l'absence d'apolyse (CALUSUSCIATI, 1975b).

Les Diptères se prêtent bien à l'étude des effets de l'irradiation ionisante sur le développement, en raison de l'existence de ce stade caractéristique qu'est le puparium. Mais les autres ordres d'Insectes, et notamment les Co-

léoptères chez lesquels on compte nombre d'espèces de grande importance "économique" par les ravages qu'elles peuvent causer dans l'agriculture, n'ont pas été négligés. On trouvera dans le travail de CALS-USCIATI (1972) une longue liste de références volontairement limitée aux Insectes holométaboles.

Chez les Coléoptères, les résultats sont homogènes. Le développement des oeufs et des larves est bloqué à des doses de 5 à 10 krads. Entre 10 et 30 krads, quelques éclosions d'oeufs surviennent encore mais la larve succombe d'autant plus rapidement que la dose a été plus forte. A partir de 5 krads, la nymphose est supprimée. L'irradiation des nymphes entraîne un net raccourcissement de la vie des imago dès 10 krads, et le pourcentage d'éclosion diminue ensuite rapidement avec la dose. Ce schéma vaut pour de nombreuses espèces : *Gnathocerus maxillosus* (BROWER, 1972), *Tenebrio molitor* et *T. obscurus* (BROWER, 1973a), *Palorus subdepressus* (BROWER, 1973b), *Tribolium mendens* et *T. castaneum* (BROWER & TILTON, 1973), *Trogosita* (= *Tenebroides*) *mauritanicus*, *Cryptolestes pusillus* (BROWER & MAHANY, 1973), *Cathartus quadricollis* (BROWER, 1974). L'espèce *Carpophilus dimidiatus* (Coléoptère, Nitidulidé) est relativement plus radiorésistante (BROWER et coll., 1973). L'irradiation sur 30 générations de *Sitophilus oryzae* (Coléoptère, Curculionidé) et de *Tribolium castaneum* n'a montré aucun changement de leur radiosensibilité (TILTON et BROWER, 1973).

Les Lépidoptères réagissent de façon comparable. LASSOTA (1963) soumet des oeufs, des larves et des nymphes de *Bombyx mori* au rayonnement gamma du  $^{60}\text{Co}$ . Entre 2 500 et 5 000 rads, les oeufs tardent à éclore, le nombre d'éclosions diminue, le développement des larves est ralenti et la mortalité élevée. Ni le tissage du cocon, ni la nymphose, ni la métamorphose ne sont perturbés, et les adultes sont normaux. Au-dessus et jusqu'à 10 000 rads l'irradiation des larves ou des nymphes n'inhibe pas la métamorphose, qui se déroule cependant de façon anormale le plus souvent, surtout lorsqu'il s'agit de larves. A l'opposé de ce qui se passe lors de l'irradiation du zygote, les individus qui parviennent à un développement complet après irradiation des stades larvaires sont rarement indemnes d'anomalies morphologiques. De plus, ces individus se reproduisent difficilement, soit qu'il n'y ait pas de copulation, soit qu'après copulation il n'y ait pas fécondation, soit que les oeufs même fécondés n'éclosent pas. Des troubles de la reproduction existent aussi chez les indi-



vidus apparemment normaux et se traduisent par une mortalité précoce et élevée des larves issues de ces individus (mais chez les témoins, la mortalité au moment du tissage étant également élevée, le pourcentage final d'adultes obtenus est identique chez les témoins et les irradiés). GODWIN et coll. (1964) irradiant par le  $^{60}\text{Co}$  des larves et des nymphes d'un Liparidé, *Por-thetria dispar*, observent que les jeunes nymphes sont plus sensibles que les nymphes âgées, que l'on considère le pourcentage de mortalité ou des anomalies du développement. Comme dans l'espèce précédente, des irradiations de 2 500 à 10 000 rads réduisent fortement la fécondité des adultes, par atteinte essentiellement des ovules. COULON (1966a) retrouve chez *Bombyx mori* les différences de sensibilité à l'irradiation en fonction des étapes du développement, déjà observées chez les Diptères, principalement en ce qui concerne les effets tératogènes sur lesquels nous reviendrons. Si les irradiations tardives du 1er âge, celles du 2e et 3e âge donnent pour des doses de rayons X comprises entre 4 000 rads et 20 000 rads un pourcentage global d'anomalies identique, le premier jour du développement post-embryonnaire et à un moindre degré le 4e âge larvaire sont beaucoup plus sensibles (COULON, 1974). Mais à considérer la mortalité, les maximums de sensibilité se situent aux 2e et 3e âges, ainsi qu'aux mues (COULON, 1973). Cela rejoint les observations et les conclusions de GAUTIER sur *Calliphora erythrocephala* (1968) selon lesquelles la radorésistance d'une espèce ne saurait être considérée qu'en fonction de l'effet biologique choisi. En outre, pour chaque âge larvaire, la radiosensibilité varie en fonction de la prise d'aliments, augmentant à ce moment-là aux 2e, 3e et 4e âges, diminuant au contraire au 1er âge en dépit de quoi COULON (1973) estime que la radio résistance globale d'un âge augmente au cours du développement larvaire, une irradiation au 2e âge entraînant une mortalité supérieure à une irradiation au 3e âge. Comme chez la Cératite, des larves permanentes peuvent être obtenues, mais toujours de l'âge suivant celui de l'irradiation (COULON, 1973 ; 1975). Une irradiation à 14 000 rads de rayons X de larves du 1er âge donne 100 % de larves permanentes du 3e et 4e âge. Des irradiations partielles peuvent aussi engendrer des larves permanentes : l'irradiation antérieure est alors beaucoup plus efficace que l'irradiation postérieure -comme chez la Drosophile (BOURGIN, 1956)- ou même que l'irradiation totale, cette dernière entraînant un pourcentage de mortalité plus élevé. Il semble en effet que l'abdomen soit une région particulièrement sensible à l'irradiation, à s'en tenir au critère de létalité (COULON, 1975).

Même si le développement après irradiation ne s'achève pas sur une larve permanente, sa durée est constamment allongée, parfois par l'apparition d'une mue surnuméraire. De tels quinquemuants sont létaux (COULON, 1975). Il semble bien du reste que l'apparition de larves permanentes après irradiation ait été observée pour la première fois chez des Lépidoptères par WHITING, en 1950.

C'est peut-être aux Hyménoptères qu'on doit les observations les plus curieuses. Des femelles adultes de *Bracon* sp. irradiées par 2 650 rads de rayons X ont après 16 jours un taux d'éclosion meilleur que les témoins (O'BRIEN & WOLFE, 1964), ce qui serait en rapport avec l'augmentation de la durée moyenne de vie que provoque dans certains cas l'irradiation ionisante. L'Hyménoptère *Opius concolor*, parasite de la Cératite, voit son propre développement bloqué lorsque l'oeuf est pondu dans une larve permanente (CALUS-USCIATI, 1975a et b). Il reprend lorsque la larve reprend elle-même son propre développement après injection d'ecdysone,  $\alpha$  ou  $\beta$ , mais le taux d'éclosion du parasite restera cependant inférieur à la normale.

Les Hétérométaboles, au nombre desquels figurent certaines espèces couramment élevées en laboratoire, ont fourni des observations peu différentes des précédentes. JOLY & BIELMANN (1958), irradiant à la DL50 pour l'adulte, soit 4 700 rads de rayons X, *Locusta migratoria* à différents âges, définissent une période critique après laquelle l'irradiation est sans effet sur la prochaine mue mais empêche la mue suivante, avant laquelle la mue prochaine ne survient pas bien que l'animal survive au-delà de la date de mue des témoins, phénomène comparable, à la dose et à la sensibilité relative près à ce qui se passe chez les Scorpions Buthidés (GOYFFON, 1975). Du même coup, JOLY & BIELMANN (1958) dégagent les notions de période critique (hormonale, dans la mesure où la mue est rapportée ne serait-ce que partiellement à un phénomène hormonal) et de larve permanente, si souvent reprises par la suite. Toutefois ces auteurs estiment que chez *L. migratoria* le blocage de la mue est la conséquence d'une action directe sur l'hypoderme plutôt que sur un système endocrine, car l'irradiation céphalique à la même dose est inefficace. HOFFMANN (1971) rapporte à l'atteinte du tissu hématopoïétique l'obtention à 77,5 % de larves permanentes par irradiation à 25 000 rads de rayons X d'individus au stade V de cette espèce. Chez le grillon *Gryllus domesticus*, la radiorésistance, variable selon le stade de développement, augmente selon une loi exponentielle au cours de l'embryogénèse (BLUZAT, 1964). Par la suite, les jeunes larves se

montrent plus sensibles que les larves de développement plus avancé. Des larves permanentes ont été obtenues avec *Gryllus assimili*, *Acheta domesticus* et *Scopsipedus marginatus* (Gryllidés) irradiés à 100 rads. Après irradiation, les possibilités de reproduction des adultes sont très diminuées, voire supprimées (LIM et coll., 1972).

Le comportement de l'Hémiptère *Aonidiella aurantii* est identique à celui du Grillon. Les phases de pré-mue sont plus sensibles que les phases de mue. A ne considérer que le niveau de survie, les doses nécessaires de  $^{14}\text{C}$  chez cette espèce sont trois fois plus élevées que les doses de rayonnement gamma du  $^{60}\text{Co}$  pour produire le même effet (ROBERTSON, 1973). L'action de l'irradiation sur le développement du Réduvidé *Rhodnius prolixus* a été décrite par BEN HAMOUDA (1975). La mue de *R. prolixus* étant étroitement liée aux repas, cette espèce se prête particulièrement bien à une étude "radiopathologique du mécanisme endocrine de la mue". L'irradiation avant prise de nourriture, aux doses de 2 000 à 16 000 rads entraîne une diminution du pourcentage des mues proportionnel à la dose : il reste normal à 2 000 rads, il est nul à 16 000 rads, et dans ce cas les *Rhodnius* survivent à l'état de larves permanentes. Lorsque la mue reste possible, elle est perturbée. Le cycle de mue s'allonge d'autant plus que l'individu irradié se trouve à un stade plus jeune. Après le repas, les résultats sont un peu différents : le pourcentage des mues à dose égale est plus élevé que dans le cas précédent, bien que le phénomène d'allongement du cycle soit plus marqué, alors que chez d'autres Arthropodes hématophages dont la mue est liée aux repas, comme la tique *Rhipicephalus appendiculatus*, la prise de nourriture n'affecte pas la radiorésistance (PURNEILL et coll., 1972). En phase de most-mue, jusqu'à 16 000 rads, la mue n'est pas inhibée, mais se déroule souvent anormalement. L'irradiation en phase mitotique conduit aux mêmes résultats, ce qui la fait considérer par BEN HAMOUDA (1975) comme la "période critique", au sens de JOLY & BIELLMANN (1958) car les effets de l'irradiation sur la mue sont reportés dans ce cas au stade suivant, les larves permanentes n'étant pas celles du stade de l'irradiation mais celles du stade suivant. L'injection de  $\beta$ -ecdysone (mais non d' $\alpha$ -ecdysone) permet une reprise de la mue et du développement des larves permanentes. Comme dans les exemples précédents, des larves permanentes peuvent être obtenues par irradiation localisée céphalique, et celles-ci reprennent leur développement si on leur implante un cerveau actif. Pour BEN HAMOUDA (1975), trois effets expliquent l'inhibition du développement larvaire :

- le refus d'alimentation, classique chez les animaux irradiés, parfois lié chez *Rhodnius* à une dysgénésie des pièces buccales consécutive à l'irradiation ;
- la létalité engendrée par l'irradiation, principalement lors de l'exuviation ;
- le blocage de la mue, ou au moins l'allongement du cycle de mue.

En résumé, l'irradiation corporelle totale perturbe gravement le cycle normal du développement des Insectes. Aux faibles doses, variables selon l'espèce, on note un allongement du cycle d'intermue. Aux doses plus élevées, le développement est bloqué, les individus irradiés restent à l'état de larves permanentes, les nymphes n'éclosent pas. Le développement peut repartir, dans certains cas, sous l'effet d'injections d'ecdysone. Cependant, le (ou les) point d'impact de l'irradiation reste inconnu. Ce schéma est susceptible de varier en fonction de l'espèce et, pour une même espèce, en fonction de l'état physiologique de l'animal, de la phase du cycle d'intermue. On observe, tout au long du développement de l'insecte, de grandes variations de radiosensibilité et si, d'une façon générale, les stades les plus jeunes sont les plus sensibles conformément à la loi de BERGONIE et TRIBONDEAU (1906), dans le détail l'intervention de très nombreux paramètres extrinsèques (conditions extérieures) et intrinsèques viennent modifier ce schéma simplifié.

Outre les perturbations dans le développement de l'animal, l'irradiation pratiquée à des stades jeunes entraîne l'apparition de nombreuses malformations qui ont été décrites moins souvent que les anomalies des cycles d'intermue. Chez la *Drosophile*, WADDINGTON (1942) puis VILLEE (1946) ont rapporté en détail la tératogénèse de l'adulte après irradiation de la larve. Les monstruosité les plus caractéristiques sont des duplications d'organes, ou le développement anormal d'organes, comme l'antenne en forme de patte ("aristapedia") et l'apparition de palpes sur l'oeil (O'BRIEN & WOLFE, 1964). Elles surviennent avec un maximum de fréquence lorsque les larves sont âgées de 90 heures, après une irradiation de 4 500 rads environ, et leur apparition avait été signalée par divers auteurs dont la liste est citée par CALS-USCIATI dans sa thèse (1975). Irradiant des larves de *Locusta migratoria* L. à des doses comprises entre 1 200 et 2 500 rads de rayons X, BIELLMANN (1963) obtient

des individus à croissance réduite, mal pigmentés, dont les appendices et les organes de vol sont réduits à l'état de moignon lorsque l'irradiation est précoce. En cas d'irradiation tardive, au 4e stade, l'adulte imparfait rappelle ceux qui sont obtenus après implantation de *corpora allata*. Plus récemment ce type de travail a été repris et approfondi par COULON, chez *Bombyx mori* (1966a ; 1966b ; 1974 ; 1975). COULON (1966a) s'attache au "spectre d'anomalies" consécutif à l'irradiation corporelle totale par rayons X d'embryons de *B. mori* (1966a) système après système. Le tube digestif est atteint surtout dans sa portion antérieure : déviation du stomodeum, parfois du proctodeum, prolifération cellulaire de la paroi antérieure du mésentéron avec constitution d'un bouchon dorsal, plus rarement rupture de l'épithélium stomodéal. Le système nerveux se montre aussi radiosensible : soudure de ganglions nerveux, absence de ganglions cérébroïdes et de capsule céphalique, au maximum individu acéphale. Les pièces buccales sont fréquemment malformées avec hypertrophie du labre et des mandibules. L'ensemble de ces malformations est regroupé par COULON (1966a) en 4 catégories :

- celles qui sont liées à des phénomènes de prolifération cellulaire, par retard de différenciation cellulaire, phénomène de "rebond" des mitoses (reprise anarchique et explosive après une inhibition temporaire des mitoses), prolifération du type humoral, dérèglement d'un "centre différenciateur" intrathoracique ;
- celles qui sont la conséquence de radiosensibilités différentes des divers organes ou systèmes anatomiques, entraînant donc une "désynchronisation" du développement ;
- celles du système nerveux résultant d'une différenciation défectueuse qui n'a pas reçu d'explication ;
- celles enfin qui procèdent de l'absence après irradiation des mouvements morphogénétiques.

Comme le développement, le "spectre d'anomalies" varie beaucoup avec un certain nombre de facteurs externes. COULON (1966b) a par exemple mis l'accent sur le rôle de la température et les phénomènes de vieillissement artificiel

induits par l'exposition prolongée des oeufs à 5° C. Toutefois, pour un petit nombre d'anomalies, le froid et l'irradiation n'agissent pas en synergie mais en antagonisme.

L'irradiation non plus des embryons mais des larves de *B. mori* (COULON, 1974) par les rayons X à des doses variant de 4 000 à 20 000 rads donne des chrysalides monstrueuses : réduction et parfois absence des ptérothèques, qui ne se rejoignent pas ventralement, qui se décollent et forment des néo-hémocèles, réduction de la taille des antennes, atrophie et déformations des pattes, présence d'un faible pourcentage (1 à 4 %) de chrysalides à caractères juvéniles tels que cuticule et pattes de type larvaire, absence d'ébauche céphalique, présence de fausses pattes abdominales. Toutes ces malformations résultent de l'atteinte privilégiée des disques imaginaires, beaucoup plus radiosensibles comme on l'a vu que les tissus larvaires. Le pourcentage de chrysalides anormales et de malformations varie surtout en fonction de l'âge de la larve.

Chez la Cératite, les altérations morphogénétiques nymphales après irradiation des larves ne sont pas moins importantes (CALIS-USCIATI, 1975b). Après 5 krads, la taille des nymphes est réduite, cette réduction est dysharmonieuse : tête et thorax diminuent de longueur, cependant que l'abdomen augmente de taille, et perd sa forme sphérique. Les appendices thoraciques sont eux aussi réduits. Ces anomalies s'accroissent avec la dose, donnant aux Cératites l'aspect du mutant "léthal-translucide" de la Drosophile. La réduction du segment céphalique s'accompagne de celle des pièces buccales. L'ébauche oculaire est à la fois diminuée en volume et proéminente, et peut présenter une dévagination atypique rappelant l'effet de certaines mutations radioinduites de la Drosophile. Toutes ces anomalies sont d'autant plus accentuées que la dose est plus élevée et l'irradiation plus précoce. Comme pour le *Bombyx*, elles résultent avant tout de l'effet électif des radiations ionisantes sur les disques imaginaires.

Certains organes, certaines structures ont fait l'objet d'études particulières, après irradiation. Depuis longtemps (BIELLMANN, 1963 ; O'BRIEN & WOLFE, 1964) on avait noté la possibilité de véritables brûlures cuticulaires sous l'effet du rayonnement. Les brûlures apparaissent chez *Rhodnius prolixus* après une mue, sur la nouvelle cuticule, aux doses de l'ordre de 8 000 à

10 000 rads de rayons X, et persistent au cours des mues successives, bien qu'on observe à la périphérie de la brûlure des processus de réparation. Mais dès la dose de 4 000 rads, le tannage cuticulaire devient défectueux (BEN HAMOUDA, 1975). Chez la Cératite, des modifications ultrastructurales de la cuticule ont pu être mises en évidence après irradiation (CALUS-USCIATI, 1975b). A dose très élevée, 95 krad, les pupariums issus de larves irradiées ont une cuticule atypique, dépourvue de striation, lisse lorsque l'irradiation des larves a été tardive. Chez les larves permanentes des Cératites, la cuticule reste lisse. Comme chez *Rhodnius*, la mélanisation est incomplète. Autrement dit, l'irradiation inhibe la morphogénèse de la cuticule, qui conserve un aspect ultrastructural superficiel de type larvaire. Les larves permanentes soumises à une injection de  $\beta$ -ecdysone, reprennent leur développement et leur cuticule prend alors l'aspect strié normal. A ces anomalies de développement de la cuticule peuvent s'associer chez les Lépidoptères une agénésie des écailles et de la pilosité (GODWIN et coll., 1964).

L'étude des effets stérilisants des radiations ionisantes s'est accompagnée de celle de leur retentissement sur la morphologie et la structure des chromosomes. Bien souvent les chromosomes d'Arthropodes, même peu nombreux, sont de petite taille, punctiformes, et se prêtent mal à ce type de recherche. C'est ainsi que chez le Scorpion *Androctonus mauretanicus*, une irradiation à 20 000 rads entraîne une inhibition réversible de la spermatogénèse, sans qu'aient pu être mises en évidence de modifications morphologiques des chromosomes (GOYFFON, 1975). Mais chez l'embryon de *Gryllus domesticus* irradié, BLUZAT (1964) signale l'existence de cassures chromosomiques suivies ou non de soudures qui peuvent entraîner la constitution de chromosomes dicentriques, eux-mêmes responsables de l'apparition de ponts anaphasiques au moment des mitoses, et ce pour des doses de l'ordre de 500 rads de rayons X. L'évolution des ponts anaphasiques est variable : rupture et rééquilibration du matériel génétique dans les cellules-filles ou élimination lors de la télophase. Pour des doses de rayons gamma plus élevées, comprises entre 1 000 et 2 000 rads, LIM et coll. (1972) observent chez plusieurs espèces de grillons irradiées à divers stades larvaires de nombreuses altérations morphologiques des chromosomes, ponts anaphasiques, fragmentations, configurations multipolaires. On conçoit dès lors les perturbations mitotiques qui en découlent et qui vont du simple retard à un blocage complet et définitif. Il s'agit en somme d'effets classiques de l'irradiation, observables *in vitro*

comme *in vivo* chez n'importe quelle espèce animale et dont les conséquences peuvent être aggravées par certaines substances comme la caféine (MENDELSON & SOBBELS, 1974).

Les tentatives d'interprétation de la tératogénèse induite par l'irradiation restent encore peu nombreuses. BALDWIN & KNIGHT (1975) étudiant les fréquences des mutations de la coloration de l'oeil en relation avec l'apparition de malformations induites chez l'Hyménoptère *Dahlbominus* sp. pensent que la plupart de ces malformations ne relèvent pas d'un processus ponctuel, contrairement aux mutations de la coloration de l'oeil.

#### DISCUSSION-CONCLUSION.

Comme l'écrit CERUTTI (1974) l'effet biologique de l'irradiation sur la cellule animale est triple, létal, mutagène et tumorigène. Il serait vain de vouloir tracer une frontière nette entre chacune de ces actions. Cependant, le survol des travaux qui concernent les effets de l'irradiation chez l'insecte montre que l'utilisation de l'action létale du rayonnement ionisant a été prédominante. Les rayons X ou gamma ont très souvent joué le rôle d'un instrument détruisant électivement tel ou tel tissu, en fonction d'une radiosensibilité différente d'ailleurs prévisible selon les règles énoncées par BERGONIE & TRIBONDEAU, d'où la notion de "dissociation", de "disjonction" dans les processus de dynamique cellulaire tels que régénération ou croissance, dégagée par DUBOIS (1949) reprise ensuite par BULLIERE (1971) ou CALS-USCIATI (1974a et b ; 1975b). Dans ses expériences d'irradiations localisées et d'amputations de Planaires, DUBOIS montre que la possibilité de la régénération tient à la présence de cellules totipotentes, mais que ces cellules pour être efficaces doivent être mobilisées dans un premier temps par un traumatisme direct de l'animal : migration puis reconstitution de l'amputation sont deux étapes successives de la régénération qui n'obéissent pas au même déterminisme, et que l'irradiation a pu individualiser. Lorsqu'il n'y a pas migration cellulaire comme dans la régénération de la patte chez *Blabera craniifer* (BULLIERE, 1971) l'irradiation révèle dans les cellules restantes après amputation l'existence d'une aptitude à suivre le cycle de mue et celle d'une aptitude à élaborer le régénérat proprement dit, plus radiosensible que la précédente. Chez la Cératite (CALS-USCIATI 1974 ; 1975), l'irradiation



bloque, aux faibles doses, de l'ordre de 5 krads, la lignée imaginale épidermique mais non la lignée larvaire dont le développement n'est entravé que pour les doses supérieures à 10 krads : tannage et mélanisation ont lieu, mais la morphogénèse superficielle est inhibée. La levée de l'inhibition par l'ecdysone pose à la fois le problème du rôle de cette hormone dans ces différents phénomènes, et de l'atteinte privilégiée des glandes endocrines plutôt que des récepteurs hormonaux par l'irradiation. Ce dernier problème, déjà soulevé par BOURGIN et coll. (1956) puis par JOLY & BIELLMANN (1958) a reçu des réponses divergentes, alors que la disjonction de l'évolution des lignées épidermiques larvaires ou imaginaires s'explique à la fois par la loi de BERGONIE & TRIBONDEAU (1906) et la règle de SPARROW & MIKSCH (1961) selon laquelle la radiorésistance cellulaire est proportionnelle au contenu en ADN, et en particulier au degré de ploïdie cellulaire (SPARROW et coll., 1973). Pour BEN HAMOUDA (1975), l'obtention de larves permanentes de *Rhodnius prolixus* après irradiation, la reprise de leur développement après injection d'ecdysone témoigne d'un blocage du mécanisme endocrine de la mue plutôt que d'une destruction tissulaire, d'autant qu'un fragment d'épiderme de larve permanente, transplanté dans des larves normales demeure apte à muer. La participation du cerveau, démontrée par l'inhibition de la mue après irradiation céphalique, puis sa restauration par greffe d'un cerveau normal, ne rend pas compte de tous les phénomènes, puisque cette greffe reste sans effet après inhibition de la mue par irradiation corporelle totale. Seule alors l'injection d'ecdysone permet la reprise du développement. Notons d'ailleurs que la survenue de mues surnuméraires chez certains individus irradiés pose un problème qui n'est pas moins malaisé à comprendre. Chez la Cératite, CALSUSCIATI (1975b) admet que dans certaines conditions d'irradiation, le taux d'ecdysone de la larve irradiée est abaissé, mais le déséquilibre hormonal se rétablirait d'autant plus vite que la dose de rayonnement serait plus éloignée de la période critique hormonale. Dans ces conditions, l'inhibition de la mue serait plutôt la conséquence d'un blocage de l'activité mitotique des disques imaginaires, tout au moins jusqu'à 10 krads. Au-delà de 60 krads, seuil des doses qui induisent des larves permanentes, aucune des hypothèses envisagées pour interpréter ce résultat n'a reçu de confirmation. Il est même impossible de conclure à l'absence de l'hormone responsable de la formation du puparium. On peut supposer qu'il existe des lésions endocriennes multiples, ou une modification des récepteurs hormonaux élevant leur seuil de réactivité. Il est plus difficile d'invoquer le blocage d'un système en-

zymatique. Cependant, la croissance et le développement de l'Hyménoptère parasite *Opius concolor*, inhibés chez la larve permanente de Cératite obtenue après irradiation, reprennent normalement lorsque le développement de la Cératite repart sous l'influence de la  $\beta$ -ecdysone. Outre l'étroite relation entre les développements de l'hôte et de son parasite, l'irradiation confirme donc l'existence d'une perturbation hormonale après irradiation corporelle totale (CALs-USCIATI, 1975b).

Bien que l'action biologique des radiations ionisantes se traduise en termes de "cibles" (détruites ou non), d'effets indirects responsables de lésions cellulaires variées, les Insectes offrent plusieurs exemples de réactions paradoxales dans des conditions expérimentales où sont attendues des conséquences létales, immédiates ou différées, de l'irradiation et qui n'ont pas jusqu'à présent reçu d'explication suffisante :

- l'augmentation de la longévité moyenne d'insectes irradiés à fortes doses (DUCOFF, 1972 ; 1975) ;

- l'augmentation par rapport aux témoins non irradiés du pourcentage d'éclosion d'oeufs issus de femelles de *Bracon*, 16 jours après l'irradiation (O'BRIEN & WOLFE, 1964) ;

- l'absence du phénomène d'histolyse physiologique des cellules larvaires chez la larve de Cératite irradiée à dose élevée, comprise entre 10 et 80 krads selon le moment où elle est appliquée (CALs-USCIATI, 1975b).

Malgré l'intérêt de ces réactions en radiobiologie fondamentale, l'étude de l'influence des substances radioprotectrices classiques sur les comportements de l'insecte face à l'irradiation n'a guère été abordé : BARNETT (1972) retrouve chez la Drosophile, les propriétés classiques du DMSO (diméthylsulfoxyde) qui améliore les pourcentages de survie et réduit la fréquence des mutations chromosomiques. En fait, radiorésistance, radiosensibilité et radioprotection ont été étudiées chez les Arthropodes d'un point de vue essentiellement descriptif. Tout au plus SAKURAI et coll. (1972) décèlent-ils chez deux souches de ver à soie de radiosensibilité différente la présence d'une activité nucléasique unique dans la souche radiosensible, de deux nu-

cléases dans la souche relativement radiorésistante. Il en va de même pour ce qui concerne sinon l'action mutagène, du moins l'action tumorigène du rayonnement chez les Arthropodes, qui mériterait des travaux plus approfondis. HARSHBARGER (1973) a bien vu ce que peuvent apporter à la cancérologie les Invertébrés, notamment en raison de l'absence chez eux d'un système immunitaire (le thymus) qui est, on le sait, particulièrement radiosensible. Aussi une nouvelle tendance se dessine, celle de l'étude des perturbations métaboliques, au sens le plus large, provoquées par l'irradiation, telles que les modifications déjà rapportées des relations hôte-parasite chez la Cératite (CALC-USCIATI, 1975b). Auparavant, ROSSMOORE & HOFFMAN (1971) avaient cherché à détecter une éventuelle diminution de la résistance à l'infection par *Bacillus thuringiensis* de larves irradiées d'*Hemerocampa leucostigma*, qui apparaît effectivement à la dose de 30 krads, 10 jours après l'irradiation.

On retiendra encore :

- l'absence de perturbations de la respiration, même aux plus fortes irradiations. Déjà observée chez *Pimelia angulata* (Coléoptère) et chez le Scorpion (GRENOT et coll., 1965 ; GOYFFON, 1975), elle est signalée aussi chez le Lépidoptère *Spodoptera exigua* (HADLEY, 1971) : jusqu'à 120 krads, consommation d'oxygène et quotient respiratoire restent identiques à ceux des témoins ;

- les variations de la composition de l'hémolymphe après irradiation. Chez le Scorpion, la glycémie augmente d'abord puis diminue, mais ces oscillations ne s'accompagnent pas, du moins aux irradiations infra-létales, de baisse ou d'accroissement du contenu glycogénique de l'hépatopancréas (GOYFFON et coll., 1969). Chez cet animal, la dysrégulation de la glycémie s'accompagnant de troubles moteurs et de l'électrogénèse cérébrale est sans doute liée à une atteinte du système nerveux par l'irradiation (GOYFFON, 1975).

L'amino-acidémie est particulièrement intéressante à considérer pour deux raisons, la richesse de l'hémolymphe des Insectes en amino-acides d'une part, la présence de taurine d'autre part. La taurine est un élément essentiellement intracellulaire, mais qu'on trouve en abondance dans le milieu intérieur ou l'hémolymphe des Invertébrés. Chez les Mammifères, l'augmentation

du contenu en taurine du milieu intérieur puis de l'urine, signe de façon précoce l'apparition de lyses cellulaires après irradiation, celles des éléments les plus radiosensibles que sont les lymphocytes et les ganglions lymphoïdes. Chez le Scorpion, le contenu global en amino-acides baisse après irradiation, et notamment la taurinémie, ce qui permet de conclure qu'à 20 000 rads environ, les phénomènes de lyse cellulaire sont nuls ou négligeables (SCHANTZ & GOYFFON, 1970). Seule l'alaninémie augmente considérablement après irradiation. Chez l'abeille *Apis mellifera* et le Lépidoptère *Galleria mellonella*, l'augmentation de l'acido-aminoémie à partir de 20 krads et aux doses supérieures est la règle, et se manifeste dès l'heure qui suit l'irradiation, excepté l'alanine qui diminue aux irradiations élevées (75 krads). Ces modifications sont interprétées par RICHARDSON & MYSER (1973) comme traduisant une diminution de l'aptitude des tissus à utiliser le pool d'acido-amino-acides pour synthétiser des protéines, une libération d'acido-amino-acides intracellulaires, un catabolisme protéique accru, un changement dans l'utilisation énergétique des acido-amino-acides et tout particulièrement de l'alanine, convertibles en pyruvate. Chez le Diptère Stomoxydiné *Haematobia irritans*, l'hémolymphe ne s'enrichit pas en acido-amino-acides libres après irradiation. La taurine, au moins chez les femelles, tend à diminuer, comme chez le Scorpion, mais *H. irritans* n'a pas été irradiée à plus de 2 krads (MAYER et coll., 1975). De nouveaux travaux sont donc nécessaires pour savoir dans quel sens évoluent les acido-amino-acides libres de l'hémolymphe après irradiation. Les différences tiennent aux doses, et peut-être aussi aux capacités de radorésistance naturelle.

En raison de l'anorexie causée par l'irradiation, la protéinémie tend à baisser chez l'Arthropode irradié, comme sous l'influence du jeûne. Mais la composition protéique de l'hémolymphe peut subir de profonds changements, révélés par le protéinogramme en gel de polyacrylamide. CHARARAS et coll. (1974) ont mis en évidence un cycle de variations du protéinogramme hémolympatique de larves de *Phoracantha semipunctata* (Coléoptère Cérambycide) irradiées de 10 000 à 100 000 rads, qui s'accompagnent d'une diminution légère de diverses activités enzymatiques liées à la nutrition de l'animal telles qu'osidases, amydases, cellulases, invertases (CHARARAS et coll., 1974b). BEN HAMOUDA (1975) trouve dans l'hémolymphe de *Rhodnius prolixus* irradiée une protéine T qui possède les mêmes caractères que celle qui apparaît tran-

sitoirement après un repas de sang et qui pourrait être un facteur hormonal d'origine céphalique.

Les données concernant le métabolisme cellulaire de l'Insecte après irradiation restent donc encore fragmentaires. C'est cependant la voie sur laquelle il convient de s'engager pour pouvoir interpréter notamment les phénomènes de tératogénèse radio-induite. En conclusion, si les effets biologiques de l'irradiation corporelle totale unique sont maintenant bien connus pour un petit nombre d'insectes types, la compréhension des phénomènes qui les régissent à l'échelon cellulaire reste encore limitée. L'irradiation chez l'insecte a jusqu'à présent davantage été conçue comme un outil destiné à obtenir un certain type de lésions plutôt que comme un champ d'investigation de la biologie cellulaire.

Références

- ARENA, V., 1971 - Ionizing radiation and life. I vol., Mosby Comp., St Louis (USA), 543 p.
- BACQ, Z.M. & ALEXANDER, P., 1961 - Fundamentals of Radiobiology. I vol., Pergamon Press, Oxford, 555 p.
- BALDWIN, W.F. & SALTHOUSE, T.N., 1959a - Oxygen deficiency and radiation damage in the insect *Rhodnius*. Nature, 183, 974.
- BALDWIN, W.F. & SALTHOUSE, T.N., 1959b - Latent radiation damage and synchronous cell division in the epidermis of an insect. I. Non-reversible effects leading to local radiation burns. Radiat. Res., 10, 387-396.
- BARDEEN, C.R. & BAETJER, F.H., 1904 - The inhibitive action of the Roentgen rays on regeneration in Planarians. J. Exp. Zool., 1, 191-196.
- BARNETT, B.M., 1972 - Radioprotective effects of Dimethyl sulfoxide in *Drosophila melanogaster*. Radiat. Res., 51, 134-141.
- BAXTER, R.C. & TUTTLE, L.W., 1957 - Life-span shortening in irradiated *Drosophila*. Radiat. Res., 7, 303-313.
- BEN HAMOUDA, M.H. & PINET, J.M., 1973 - Caractérisation dans l'hémolymphe d'un insecte *Rhodnius prolixus* (Hétéroptère) d'une protéine transitoire en rapport avec le déclenchement du cycle de mue. C.R. Acad. Sc., 277, 2389-2392.
- BEN HAMOUDA, M.H., 1975 - Radiopathologie du mécanisme endocrine de la mue ; son apport à la connaissance de la physiologie du développement d'un insecte, *Rhodnius prolixus* (Heteroptera, Reduviidae). Thèse Doct. Sc. Nat., Paris, 171 p.
- BENZ, G., 1970 - Lebensverlängernde Wirkung von  $\gamma$ -Strahlen auf Männchen des Lärchenwicklers *Zeiraphera diniana* (Lepidoptera ; Tortricidae). Experientia, 26, 1252-1253.
- BERGONIE, J. & TRIBONDEAU, L., 1906 - Interprétation de quelques résultats de la radiothérapie et essai de fixation d'une technique rationnelle. C.R. Acad. Sc., 143, 983-985.
- BHATNAGAR, P.L., ROCKSTEIN, M. & DAUER, M., 1965 - X-irradiation of pupae of the house-fly *Musca domestica* L. and adult survival. Exp. Gerontol., 1, 149-159.
- BIELLMANN, G., 1961 - Effets d'irradiations localisées chez *Locusta migratoria* L. Bull. Soc. Zool. Fr., 86, 99-106.
- BIELLMANN, G., 1963 - Effets des rayons X sur des larves de *Locusta migratoria* L. Bull. Soc. Zool. Fr., 88, 569-588.

- BLUZAT, R., 1964 - Influence des rayons X au cours de l'embryogénèse de *Gryllus domesticus* L. (Orthoptère). Bull. Soc. Zool. Fr., 89, 478-495.
- BONNET, L. & DALENS, H., 1972 - Effets des radiations  $\gamma$  sur la résistance et la longévité de deux espèces d'Oniscoïdes : *Porcellio dilatatus* et *Chaetophiloscia sicula* et de leurs mutants. C.R. Acad. Sc., D, 274, 2794-2797.
- BOURGIN, R.C., KRUMINS & QUASTLER, H., 1956 - Radiation-induced delay of pupation in *Drosophila*. Radiat. Res., 5, 657-673.
- BRIEN, P. & RENIERS-DECOEN, 1955 - La signification des cellules interstitielles des Hydres d'eau douce et le problème de la réserve embryonnaire. Bull. Biol. Fr. Belg., 89, 258-325.
- BROWER, J.H., 1972 - Radiosensitivity of the slenderhorned flour beetle, *Gnathocerus maxillosus* (Coleoptera ; Tenebrionidae). Florida Ent., 57, 91-95.
- BROWER, J.H., 1973a - Sensitivity of *Tenebrio molitor* and *T. obscurus* to gamma irradiation. J. econom. Ent., 66, 1175-1179.
- BROWER, J.H., 1973b - Depressed flour beetle : sensitivity to gamma irradiation. J. Economic Entom., 66, 1318-1320.
- BROWER, J.H. & MAHANY, P.G., 1973 - Gamma radiation sensitivity of the candle, *Tenebrionides mauritanicus* (Coleoptera, Ostonidae) and the flat grain beetle, *Cryptolestes pusillus* (Coleoptera, Cucujidae). J. Georgia Ent. Soc., 8, 174-184.
- BROWER, J.H. & TILTON, E.W., 1973 - Comparative gamma radiation sensitivity of *Tribolium madens* (Charpentier) and *T. castaneum* (Herbst). J. stored Prod. Res., 9, 93-100.
- BROWER, J.H., MILLER, G.L. & EDENFIELD, J.E., 1973 - Gamma radiation sensitivity of the corn sap beetle *Carpophilus dimidiatus* (Coleoptera, Nitidulidae). J. Georgia Entomol. Soc., 8, 55-58.
- BROWER, J.H., 1974 - Radiosensitivity of the squarenecked grain beetle, *Calathartus quadricollis* (Guérin-Méneville) (Coleoptera ; Cucujidae). J. Kansas Entom. Soc., 47, 254-259.
- BULLIERE, D., 1971 - Les mécanismes de la régénération étudiés chez *Blabera craniifer* (Insecte Dictyoptère) à l'aide d'irradiations localisées aux rayons X. Dévelop. Biol., 24, 443-463.
- CALS-USCIATI, J., 1971a - Action restauratrice de l'ecdysone après arrêt du développement post-embryonnaire des larves de *Ceratitis capitata* Wied. (Dipt. Trypetidae) irradiées aux rayons  $\gamma$ . C.R. Acad. Sc., D, 272, 3295-3298.
- CALS-USCIATI, J., 1971b - Altérations de la morphogénèse nymphale de *Ceratitis capitata* Wied. (Insecte, Diptère) après irradiation de larves du stade terminal. C.R. Acad. Sc., D, 273, 79-82.

- CALS-USCIATI, J., 1972 - Retard et arrêt de la formation du puparium après irradiation gamma des larves du dernier stade de *Ceratitis capitata* (Dipt. Trypetidae). Ann. Soc. ent. Fr., 8, 707-727.
- CALS-USCIATI, J., 1973a - Evolution des lignées cellulaires épidermiques larvaires et imaginaires de *Ceratitis capitata* Wied. (Dipt. Trypetidae). Action des rayons  $\gamma$  sur ces cellules différant par leur activité mitotique et leur degré de ploïdie. C.R. Acad. Sc., 277, 789-792.
- CALS-USCIATI, J., 1973b - Effet du rayonnement gamma et de l'ecdysone  $\beta$  sur l'évolution tégumentaire au cours de la métamorphose de *Ceratitis capitata* (Diptère, Trypetidae). Publ. Lab. Zool. E.N.S., 2, 169-192.
- CALS-USCIATI, J., 1974a - Modifications des caractères ultrastructuraux superficiels de la cuticule larvaire de *Ceratitis capitata* lors de la formation du puparium ; effets des rayons  $\gamma$  et de l'ecdysone  $\beta$  sur cette morphogénèse cuticulaire. C.R. Acad. Sc., 278, 65-68.
- CALS-USCIATI, J., 1974b - Effet du rayonnement  $\gamma$  et de l'ecdysone  $\beta$  sur l'évolution tégumentaire au cours de la métamorphose de *Ceratitis capitata* (Diptère, Trypetidae). Publ. Lab. Zool. E.N.S., 2, 169-191.
- CALS-USCIATI, J., 1975a - Répercussion de la modification du cycle normal de *Ceratitis capitata* Wied. (Diptère Trypetidae) par irradiation  $\gamma$  et injection d'ecdysone sur le développement de son parasite *Opius concolor* Szepi. (Hyménoptère Braconidae). C.R. Acad. Sc., 281, 275-278.
- CALS-USCIATI, J., 1975b - Les relations hôte-parasite dans le couple d'insectes *Ceratitis capitata* Wiedmann (Diptera, Trypetidae) et *Opius concolor* Szepi. (Hyménoptera Braconidae). Thèse Doct. Sc. Nat. Paris, 168 p.
- CARANTE, J.P., 1974 - Influence des rayons X sur la durée de la survie en l'absence complète d'alimentation chez *Ceratitis capitata* Wied. C.R. Acad. Sc., D, 278, 373-376.
- CERUTTI, P.A., 1974 - Effects of ionizing radiation on mammalian cells. Naturwissenschaften, 61, 51-59.
- CHARARAS, C., BOULARD, C. & M'SADDA, K., 1974a - Evolution de la protéinémie chez les larves de *Phoracantha semipunctata* (Coléoptère, Cérambycide xylophage) et modifications sous l'action des radiations ionisantes du cobalt 60. C.R. Acad. Sc., 278, 3119-3122.
- CHARARAS, C., COURTOIS, J.E. & VIARD, B., 1974b - Etude des variations de l'activité osidasique chez les larves de *Phoracantha semipunctata* F. (Coléoptère Cerambycidae) soumises à l'action de radiations ionisantes  $^{60}\text{Co}$ . C.R. Soc. Biol., 168, 227-230.
- CHERRY, D.S. & WILLARD, W.K., 1971 - Population response of twelve species of insects following exposure to ionizing radiations. Ann. ent. Soc. Am., 64, 456-461.



- CORDEIRO, A.R., MARQUES, E.K. & VEIGA-NETO, A.J., 1973 - Radioresistance of a natural population of *Drosophila willistonii* living in a radioactive environment. *Mutation Res.*, 19, 325-329.
- CORK, J.M., 1957 - Gamma-radiation and longevity of the flour-beetle. *Radiat. Res.*, 7, 551-557.
- COULON, M., 1966a - Etude du spectre d'anomalies consécutives au vieillissement et à des irradiations X chez l'embryon de *Bombyx mori*. Thèse Doct. 3e cycle, Lyon, 95 p.
- COULON, M., 1966b - Variations du spectre d'anomalies consécutives à une irradiation X chez l'embryon de *Bombyx mori* en fonction de l'hivernation préalable. *C.R. Acad. Sc.*, 263, 1153-1155.
- COULON, M., 1973 - Evolution du pourcentage de mortalité après irradiation X au cours du stade larvaire de *Bombyx mori*. *C.R. Acad. Sc.*, D, 277, 1683-1686.
- COULON, M., 1974 - Variations du spectre des effets tératogènes observés chez la chrysalide de *Bombyx mori* après irradiation X des chenilles. *Arch. Anat. microsc.*, 63, 337-348.
- COULON, M., 1975 - Etude des modifications du développement de *Bombyx mori* sous l'influence d'une irradiation X à des moments variables de celui-ci. Thèse Doct. Sc. nat., Lyon, 47 p.
- DAVEY, W.P., 1919 - Prolongation of life of *Tribolium confusum* apparently due to small doses of X-rays. *J. exp. Zool.*, 28, 447-458.
- DE REGGI, M.L., 1975 - Environmental temperature, X-irradiation and ageing in insects. *Exp. Geront.*, 10, 333-340.
- DUBOIS, F., 1949 - Contribution à l'étude de la migration des cellules de régénération chez les Planaires dulcicoles. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 83, 213-283.
- DUCOFF, H.S., 1972 - Causes of death in irradiated adult insects. *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.*, 47, 211-240.
- DUCOFF, H.S., 1975 - Form of the increased longevity of *Tribolium* after X-irradiation. *Exp. Geront.*, 10, 189-193.
- DUTREIX, J., DESGREZ, A., BOK, B. & CHEVALIER, C., 1973 - Physique et Biophysique. 1 vol., Masson, Paris, 233 p.
- GAUTIER, Y., SCHOBBER, B., SEVREAU, C., HAMIDOU, B. & SKRIVANEK, O., 1968 - Effective doses of gamma-rays on the development of *Calliphora erythrocephala* Meig. (Diptera) in relation to age. *Studia biophysica*, 2, 89-96.
- GHELELOVITCH, S., 1975 - Restauration des lésions provoquées par les rayons X chez les embryons de la Drosophile (*D. melanogaster* Meig.). *Int. J. Radiat. Biol.*, 27, 513-523.

- GIESS, M.C. & PLANEL, H., 1973 - Influence de la radioprotection effectuée à différents stades sur la longévité de *Drosophila melanogaster*. C.R. Acad. Sc., D, 276, 1029-1032.
- GODWIN, P.A., RULE, H.D. & WATERS, W.E., 1964 - Some effects of gamma irradiation on the gypsy moth, *Porthetria dispar*. J. Econ. Ent., 57, 986-990.
- GOYFFON, M., SCHANTZ, R. & NIAUSSAT, P., 1969 - Evolution de la glycérie du Scorpion *Androctonus australis* (L.) soumis à une irradiation par les rayons gamma du  $^{60}\text{Co}$ . C.R. Soc. Biol., 163, 601-605.
- GOYFFON, M., 1973 - Actions biologiques des radiations ionisantes. Rev. Quest. Scient., 144, 339-372.
- GOYFFON, M., 1975 - Effets physiopathologiques de l'irradiation par radiations ionisantes chez le Scorpion. Thèse Doct. Sc. nat., Paris, 157 p.
- GREMY, F. & PERRIN, J., 1971 - Eléments de Biophysique (II). 1 vol. Flammarion, Paris, 783 p.
- GRENOT, C., NIAUSSAT, P. & PIERRE, F., 1965 - Métabolisme respiratoire de certains Arthropodes sabulicoles : Scorpions, Coléoptères ténébrionides avant et après irradiation. Bull. A.F.A.S., 72, 46-56.
- GROSCHE, D.S., 1956 - Induced lethargy and the radiation control of insects. J. econom. Ent., 49, 629-631.
- HADLEY, N.F., 1971 - Effects of gamma radiation on the respiratory metabolism of adult beet armyworms, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera ; Noctuidae). Proc. 3rd Natl Symp. Radioecol., Oak Bridge, Tenn. (U.S.A.), 1163-1168.
- HOFFMANN, J.A., 1971 - Obtention de larves permanentes par irradiation sélective du tissu hématopoïétique de jeunes larves de stade V de *Locusta migratoria*. C.R. Acad. Sc., D, 273, 2568-2571.
- HUSSEY, R., THOMPSON, W., TENNANT, R. & CAMPBELL, N., 1932 - Effects of radiations on biological systems-I-Influence of high-frequency x-irradiation on duration of prepupal period of *Drosophila*. J. Gen. Physiol., 16, 207-220.
- ITARD, J., 1971 - Elevage cytogénétique et spermatogénèse comparée des insectes du genre *Glossina*. Stérilisation des mâles par irradiation gamma. Ann. Parasit. Hum. comp., 46, 35-66.
- JOLY, P. & BIELLMANN, G., 1958 - Effets d'irradiation chez *Locusta migratoria*. L. C.R. Acad. Sc., 247, 243-246.
- JONES, R.H., 1967 - Some irradiation studies and related biological data for *Culicoides variipennis* (Diptera ; Ceratopogonidae). Ann. ent. Soc. Am., 60, 836-846.
- LAMB, M.J., 1964 - The effects of radiation on the longevity of female *Drosophila subobscura*. J. Insect Physiol., 10, 487-497.

- LASSOTA, Z., 1963 - The action of  $\gamma$ -rays on eggs, larvae and pupae of *Bombyx mori*. Acta Biochim. Polonica, 10, 379-386.
- LENDER, T., 1952 - Le rôle inducteur du cerveau dans la régénération des yeux d'une Planaire d'eau douce. Bull. Biol. Fr. Belg., 86, 140-215.
- LIM, H.C., McE., KEVAN, D.K. & VICKERY, V.R., 1972 - Effects of gamma radiation on the chromosomes of Gryllidae (Orthoptera). Canad. J. Gen. Cytol., 14, 753-761.
- LOISELEUR, J., 1966 - Radiobiologie appliquée. 2 vol., Gauthier-Villars, Paris, 1005 p.
- MARQUES, E.K., 1973 - The development of radioresistance in irradiated *Drosophila nebulosa* populations. Mutation Res., 17, 59-72.
- MAVOR, J.W., 1927 - A comparison of the susceptibility to X-rays of *Drosophila melanogaster* at various stages of its life-cycle. J. Exp. Zool., 47, 63-65.
- MAYER, R.T., COOPER, J., FARR, F.M. & SINGER, R.H., 1975 - Some effects of ionizing radiation on adult horn flies, *Haematobia irritans*. Insect Biochem., 5, 35-42.
- MENDELSON, D. & SOBELS, F.H., 1974 - The inhibiting effect of caffeine on the maternal repair of radiation-induced chromosome breaks in *Drosophila*. Mutation Res., 26, 123-128.
- MORATA, G. & GARCIA-BELLIDO, A., 1973 - Behaviour in aggregate of irradiated imaginal disk cells of *Drosophila*. Roux Arch. Entw. Org., 172, 187-195 (in ZILLER & SIMPSON, 1974).
- MORTREUIL-LANGLAIS, M., 1960 - Effet des rayons X sur l'intestin moyen de *Blabera fusca* Br. C.R. Soc. Biol., 154, 1769-1770.
- MORTREUIL-LANGLAIS, M., 1963 - Etude histopathologique de l'intestin moyen de *Blabera fusca* Br. (Orthoptère) au cours d'une période prolongée de post-irradiation. Bull. Soc. Zool. Fr., 88, 539-546.
- NOTHEL, H., 1974 - Investigations on radiosensitive and radioresistant populations of *Drosophila melanogaster*. IV. The genetics of the relative radioresistance in stage 7-Oocytes of the irradiated population R O I. Mutation Res., 23, 163-177.
- O'BRIEN, R.D. & WOLFE, L.S., 1964 - Radiation, radioactivity and insects. 1 vol., Academic Press, New York (U.S.A.), 211 p.
- PURNELL, R.E., DARGIE, J.D., GILLIVER, B., IRVIN, A.D. & LEDGER, M.A., 1972 - Some effects of irradiation on the tick *Rhipicephalus appendiculatus*. Parasitology, 64, 429-440.
- RICHARDSON, B.L. & MYSER, W.C., 1973 - Radiation effects on the hemolymph free amino acid pool of the honeybee prepupa (*Apis mellifera*) and the waxmoth larva (*Galleria mellonella*). Radiat. Res., 54, 274-283.

- ROBERTSON, G., 1973 - The sensitivity of scale insects to  $^{14}\text{C}$  particles and to  $^{60}\text{Co}$ -rays. *Int. J. Radiat. Biol.*, 23, 313-323.
- ROGER, W.I. & HILCHEY, J.D., 1960 - Studies on the postirradiation feeding activity of *Tribolium castaneum* (Tenebrionidae ; Coleoptera). *Ann. ent. Soc. Am.*, 53, 584-590.
- ROSSMOORE, H.W. & HOFFMAN, E.A., 1971 - The effect of gamma-radiation on larval resistance to *Bacillus thuringiensis* infection. *J. Invertebrate Pathol.*, 17, 282-283.
- SAKURAI, S., KADA, T. & ANDO, T., 1972 - Differential nuclease activities in radiation-sensitive and radiation resistant silkworms. *Ann. Rep. Natl. Inst. Gen.*, 21, 67-68.
- SCHANTZ, R. & GOYFFON, M., 1970 - Les acides aminés libres de l'hémolymphe du Scorpion *Androctonus australis* L. Effets d'une irradiation gamma. *C.R. Soc. Biol.*, 164, 1225-1227.
- SIVASUBRAMANIAN, P., BHASKARAN, G. & NAIR, K.K., 1970 - Effects of X-rays on morphogenesis in the housefly. *J. Insect Physiol.*, 16, 89-97.
- SPARROW, A.H. & MIKSCH, 1961 - Cité par BACQ, Z.M. & ALEXANDER, P., op. cité, p. 308.
- SPARROW, A.H., SCHWEMMER, S.S. & BOTTINO, P.J., 1973 - Influence of dose, environmental conditions and nuclear volume on survival times in several gamma-irradiated plant species. *Int. J. Radiat. Biol.*, 24, 377-388.
- STEPHAN-DUBOIS, F., 1954 - Les néoblastes dans la régénération postérieure des Oligochètes microdriles. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 88, 181-247.
- STREHLER, B.L., 1964 - Studies on the comparative physiology of aging- III. Effects of X-irradiation dosage on age-specific mortality rates of *Drosophila melanogaster* and *Campanularia flexuosa*. *J. Geront.*, 19, 83-87.
- SWYNGEDAUF, J., 1975 - Dose de tolérance tissulaire, dose de stérilisation tumorale en irradiations continues ou discontinues. *J. Radiol. Electrol.*, 56, 369-381.
- TILTON, E.W., BURKHOLDER, W.E. & COGBURN, R.R., 1966 - Effects of gamma radiation on *Trogoderma glabrum* and *Attagenus piceus*. *J. econom. Ent.*, 59, 944-948.
- TILTON, E.W. & BROWER, J.H., 1973 - Status of US Department of agriculture research on irradiation disinfection of grain and grain products. *Internat. Atom. Energy Agency*, SM 166/49, 295-309.
- TUBIANA, M., DUTREIX, J., DUTREIX, A. & JOCKEY, P., 1963 - Bases physiques de la radiothérapie et de la radiobiologie. 1 vol., Masson, Paris, 811 p.

- VACHON, M., AEBERHARDT, A., GRENOT, C., NIAUSSAT, P. & PIERRE, F., 1963 - Sur la radiosensibilité du Scorpion saharien *Androctonus amoreuxi* Aud. et Sav. C.R. Acad. Sc., 256, 4290-4293.
- VILLEE, C.A., 1946 - Some effects of X-rays on development in *Drosophila*. J. Exp. Zool., 101, 261-280.
- WADDINGTON, C.H., 1942 - Some developmental effects X-rays in *Drosophila*. J. Exptl. Biol., 19, 101-117.
- WHITE, L.D. & HUIT, R.B., 1970 - Effects of gamma irradiation on longevity and oviposition of the codding moth. J. econom. Ent., 63, 866-869.
- WHITING, A.R., 1950 - Failure of pupation of *Ephestia* larvae following exposure to X-rays. Anat. Rec., 108, 609.
- WILLARD, W.K. & CHERRY, D.S., 1975 - Comparative radiosensitivity in the class Insecta. J. Theor. Biol., 52, 149-158.
- WOLFF, E. & DUBOIS, F., 1947 - La migration des cellules de régénération et les facteurs qui la provoquent chez les Planaires. C.R. Acad. Sc., 224, 1387-1388.
- YANG, T.C.H. & DUCOFF, H.S., 1971 - Recovery studies of X-irradiated *Tribolium castaneum* ("Flour Beetle") larvae. Radiat. Res., 46, 290-300.
- ZILLER, C. & SIMPSON, P., 1974 - Action des radiations ionisantes sur le développement des Insectes. Ann. Biol., 13, 17-26.

