

PRESENCE DE COMPOSES APPARENTES AUX HORMONES JUVENILES (JH)
D'INSECTES CHEZ LES ARACHNIDES :
DETECTION ET DIFFICULTES D'INTERPRETATION.

par

Jean-Claude BONARIC

*Laboratoire de Zoologie, Université des Sciences et Techniques du Languedoc,
Place E. Bataillon 34060 Montpellier Cédex.*

RESUME. - Deux types d'hormones de croissance sont maintenant bien connus chez les Insectes et à un degré moindre chez les Crustacés ; les ecdystéroïdes et les hormones juvéniles (JH). Les ecdystéroïdes ont déjà été détectés chez plusieurs Arachnides mais nos connaissances relatives aux JH dans ce groupe restent très limitées.

Les inoculations ou les applications topiques de JH d'Insectes ou de leurs analogues perturbent la croissance et le développement reproducteur des Arachnides testés ; ces résultats laissent pressentir l'existence de substances apparentées aux JH d'Insectes chez les Arachnides. Les dosages radioimmunologiques (RIA) des JH révèlent la présence de produits immunoréactifs proches des JH d'Insectes, mais faute de références, la nature chimique de ces composés "JH like" ne peut encore être précisée.

SUMMARY. - Two types of growth hormones are presently well known in Insects but to a less extent in Crustaceans : ecdysteroids and Juvenile Hormones (JH). Ecdysteroids were previously detected in several arachnids but our knowledge about JH in this group remains very limited.

The inoculations or topical applications of Insect JH or of their analogs modify the growth and the reproductive development of the tested Arachnids. Based upon these results, the presence of components related to the Insects JH was supposed in Arachnids. Radioimmunoassays (RIA) have been recently conducted for the JH of Spiders and Acari, and point out to the presence of immunoreactive substances similar to Insect JH. Nevertheless, due to the lack of reference, the very chemical nature of these "JH like compounds" can not yet be described.

Mots-clés : Hormones juvéniles, Analogues des hormones juvéniles, Arachnides.

Index entries : Juvenile hormones, Compounds JH like, Arachnids.

INTRODUCTION

Chez les Arthropodes, il est maintenant bien établi que les phénomènes de croissance et de développement sont sous la dépendance du système neuro-

endocrinien par l'intermédiaire des hormones sécrétées par des formations endocrines. Deux types principaux d'hormones de croissance sont connus chez les Insectes : les ecdystéroïdes et les hormones juvéniles ; les nombreux travaux effectués dans ce groupe ont montré que ces hormones contrôlent l'essentiel des phénomènes de croissance, de différenciation et de morphogénèse au cours des phases embryonnaires et postembryonnaire du développement et jouent un rôle important durant le développement reproducteur.

Les similitudes structurales et physiologiques constatées au sein de l'embranchement des arthropodes laissent pressentir des ressemblances sinon une identité quant à leur équipement hormonal, ce qui s'est révélé en partie vrai.

Les ecdystéroïdes ont été détectés chez les Arachnides (BONARIC et DE REGGI, 1977 pour les Araignées ; DELBECQUE *et al.*, 1978 pour les Acariens ; EL BAKARY, 1986 pour les Scorpions), les Myriapodes (JOLY *et al.*, 1979 ; JUBERTHIE-JUPEAU *et al.*, 1979 ; LEUBERT *et al.*, 1979) et surtout les Crustacés (voir mise au point de SPINDLER, 1980). Le rôle physiologique et le mode d'action des ecdystéroïdes, étudiés depuis une décennie dans ces groupes sont loin d'être clairement élucidés, les investigations étant la plupart du temps trop ponctuelles.

Les recherches orientées vers la détection des JH (ou des "JH like compounds") dans les groupes précités, exceptés les Insectes, sont rares et relativement récentes. Pour l'instant, aucune recherche de JH ne semble avoir été tentée sur le modèle Myriapode. SCHNEIDERMAN et GILBERT ont signalé dès 1958 par des bioessais, une activité JH des extraits de pédoncules oculaires du décapode *Homarus americanus*, mais il fallut attendre ces deux dernières années pour obtenir, à partir de dosages les premiers signalements de "JH like compounds" chez les Crustacés (LAUFER *et al.*, 1985 ; 1986 ; 1987).

Les essais de détection des JH ont été entrepris dans plusieurs classes d'Arachnides ; les premiers résultats seront rapportés dans ce travail. Cependant les JH d'Insectes ou les analogues synthétiques des JH avaient été utilisés bien avant dans les stratégies de lutte contre les Acariens parasites d'animaux ou déprédateurs de cultures. L'ordre chronologique des recherches sera respecté dans cet article.

EFFETS DES JH ET DES ANALOGUES DES JH SUR LE DEVELOPPEMENT DES ARACHNIDES (Tableau 1).

Acariens

Par immersion ou application topiques, les analogues des JH peuvent interrompre la diapause larvaire chez l'Ixodidae *Dermacentor albipictus* (WRIGHT, 1969) et la diapause reproductrice chez l'Argasidae *Argas arboreus* (BASSAL et ROSHDY, 1974). Sauf exception (MANSING et RAWLING, 1977), les JH et JH_A stimulent le cycle gonadotrophique des Acariens adultes, la vitellogénèse et l'oviposition (voir revue de CONNAT, 1987 et tableau 1). Le développement ovarien et la vitellogénèse des "soft tick" *Ornithodoros parkeri* sont bloqués par l'application topique d'une antihormone JH, le précocène 2 (substance anti-allatotropique des Insectes). Les effets du précocène sont réversibles et peuvent être annulés par des applications de JH III, les processus d'oogenèse en particulier sont restaurés (POUND et OLIVER, 1979). De même, l'activité reproductrice des femelles de l'Acarien mesostigmaté *Dermanyssus gallinae* réduite par un traitement au précocène est rétablie par l'apport exogène de la JH III d'Insecte. POUND et OLIVER (1979) signalent prudemment que certains effets hormonaux enregistrés peuvent résulter d'une toxicité chimique plutôt que d'une action indirecte impliquant l'intervention des dispositifs endocrines. Cette remarque permettrait de tolérer sinon d'expliquer les quelques discordances relatées dans la littérature. L'action

inhibitrice des JH^A sur l'embryogenèse et le développement postembryonnaire a été signalée chez les Tiques Ixodidae *Hyalomma dromedarii* (BASSAL, 1974 ; KHALIL *et al.*, 1984) et Argasidae *Argas walkerae* (GOTHE et MORAWIETZ, 1979) ainsi que chez divers Acariens *Amblyseius brasilli* (EL BANHAWY, 1977), *Tetranychus urticae* et *Phytoseiulus persimilis* (KLEIN-KOCH, 1975 ; 1976). SOLOMON et EVANS (1977) notent une action inhibitrice des JH^A sur l'embryogenèse et un effet réducteur du pourcentage d'éclosion chez les Ixodidae *Boophilus decoloratus*, *Boophilus microplus* et *Amblyomma hebraeum* ; Mc DANIEL et OLIVER (1978) signalent des résultats identiques chez *Dermacentor variabilis*. Les applications exogènes des JH ou JH^A sur divers Acariens immatures agissent sur le cycle de mue en l'inhibant ou en le ralentissant (GOTHE et MORAWIETZ, 1979 ; SOLOMON *et al.*, 1982).

TABLEAU 1 - EFFETS DES HORMONES JUVENILES (JH) ET DE LEURS ANALOGUES (JH_A) SUR LE DEVELOPPEMENT DES ARACHNIDES

Références : Auteurs.	Espèces (Familles)	Action JH
* ACARIENS		
WRIGHT (1969)	<i>Dermacentor albipictus</i> (Ix.) D.L.	/ levée diapause larvaire D.L.
BASSAL et ROSHDY (1974)	<i>Argas arboreus</i> (Arg.) D.R.	/ " diapause reproductrice D.R.
BASSAL et ROSHDY (1974)	<i>Argas arboreus</i> (Arg.) (V ; O)	
POUND et OLIVER (1979)	<i>Ornithodoros parkeri</i> (Arg.) (V.)	
OBENCHAIN et MANGO (1980)	<i>Ornithodoros porcinus</i> (Arg.) (V.)	/ vitellogenèse (V.)
HAYES et OLIVER (1981)	<i>Dermacentor variabilis</i> (Ix.) (O ; V.)	/ oviposition (o.)
CONNAT <i>et al.</i> (1983)	<i>Ornithodoros moubata</i> (Arg.) (O ; V.)	Action gonadotrope (G.)
OLIVER <i>et al.</i> (1985)	<i>Dermanyssus gallinae</i> (Derm.) (G ; OE)	/ production d'oeufs (OE)
CONNAT (1987)	<i>Boophilus microplus</i> (Ix.) (O.)	
MANSING et RAWLING (1977)	<i>Boophilus microplus</i> (Ix.)	\ oogenèse \ embryogenèse Antigonadotrope
BASSAL (1974)	<i>Hyalomma dromedarii</i> (Ix.) (E.)	
KLEIN-KOCH (1975 ; 1976)	<i>Tetranychus urticae</i> (Tet.) (P.E. ; E.)	
	<i>Phytoseiulus persimilis</i> (Phyt.) (P.E.)	
EL BANHAWY (1977)	<i>Amblyseius brasilli</i> (Phyt.) (P.E.)	\ embryogenèse (E.)
SOLOMON et EVANS (1977)	<i>Boophilus decoloratus</i> et <i>B. microplus</i> (Ix.) (Ec ; E)	\ Dev. post. embr. (P.E.) \ Ralentissement de la mue (RM)
	<i>Amblyomma hebraeum</i> (Ix.) (Ec ; E.)	\ % éclosion (Ec.)
Mc DANIEL et OLIVER (1978)	<i>Dermacentor variabilis</i> (Ix.) (E ; Ec.)	
GOTHE et MORAWIETZ (1979)	<i>Argas walkerae</i> (Arg.) (E ; P.E. ; R.M.)	
KHALIL <i>et al.</i> (1984)	<i>Hyalomma dromedarii</i> (Ix.) (E.)	
* ARAIGNEES		
BONARIC (1979)	<i>Pisaura mirabilis</i> (Pis)	\ Dev. post. Embr.

Arg : argasidae ; Derm : dermanysidae ; Ix : ixodidae ; Phyt : phytoseiidae ;
Pis : pisauridae ; Tet : tetranychidae.

Araignées

Les JH synthétiques Calbiochem (mélanges de divers isomères JH I, JH II, JH III) allongent la durée de la période d'intermue des nymphes de *Pisaura mirabilis* (BONARIC, 1979 ; 1986). Ce ralentissement du développement postembryonnaire confirme les résultats de KLEIN-KOCH (1976) sur l'Acarien *Tetranychus urticae* et de Mc DANIEL et OLIVER (1978) sur *Dermacentor variabilis*. Les JH ou JH_A ne semblent pas perturber l'apparition des caractères sexuels secondaires tels que les transformations des palpes copulateurs du mâle de *Pisaura* au cours des derniers stades nymphaux. Les difficultés techniques rencontrées lors de ces expériences préliminaires d'inoculation des JH ou JH_A chez les Araignées ne permettent pas d'apporter davantage de précision sur le mode d'action de ces substances hormonales.

A notre connaissance, hormis les Acariens et les Araignées, aucun test d'activité des JH n'a été pratiqué chez des représentants des autres ordres d'Arachnides.

TENTATIVES DE DETECTION DES JH OU "JH LIKE COMPOUNDS" CHEZ LES ARACHNIDES (Tableau 2).

Acariens

CONNAT (1987) a recherché des substances du type JH dans les extraits hexaniques bruts de l'espèce *Ornithodoros moubata* en adoptant la technique des dosages radioimmunologiques des JH selon le protocole mis au point par STRAMBI *et al.* (1981). Ces travaux ont conduit à la détection d'une immunoréactivité vis-à-vis des anti-JH-diols de STRAMBI. Tous les échantillons, mais plus particulièrement les larves ou l'hémolymphe des femelles en début de vitellogenèse (5 jours après le repas sanguin) présentent un croisement important avec les anticorps testés.

Afin de connaître la nature des produits responsables de l'immunoréactivité des extraits d'hémolymphe de femelles en vitellogenèse, CONNAT (1987) a séparé les extraits par HPLC et dosé par RIA les différentes fractions.

- Extraits d'hémolymphe de femelles *Ornithodoros moubata* en vitellogenèse, soit 5 jours après le repas sanguin (CONNAT, 1987). 4 pics de forte immunoréactivité se dégagent mais toutes les autres fractions présentent aussi une légère immunoréactivité.

- Extraits d'hémolymphe de femelles de *Boophilus microplus* en vitellogenèse (CONNAT *et al.*, 1987). Ces extraits ont montré l'existence de 5 fractions croisant avec les 3 anticorps de BAEHR *et al.* (1976) dirigés contre les JH I, II et III des Insectes. Ces fractions immunoréactives sont éluées dans un secteur de polarité correspondant à celui des JH et de leurs métabolites.

D'autre part CONNAT (1987) a recherché les hormones juvéniles d'Insectes chez les Tiques par la technique GC/MS (chromatographie gazeuse/spectrométrie de masse). Le but de ces recherches était de détecter la présence des JH d'Insectes (JH 0, JH I, JH II, JH III) ainsi que celle du MF (méthyl farne-soate) récemment découvert chez les Crustacés (LAUFER *et al.*, 1985, 1986) dont on possède les références. Selon CONNAT (1987), les JH d'Insectes ou le MF des Crustacés n'ont été détectés dans aucune des espèces d'Acariens étudiés (*Ornithodoros moubata* ; *Amblyomma hebraeum* et *Boophilus microplus*). Cependant, d'après cet auteur les produits détectés dans les échantillons doivent présenter une assez forte homologie avec les JH puisqu'ils croisent avec des anticorps anti JH I, II et III ainsi qu'avec des anticorps dirigés contre les diols des 3 JH. A l'heure actuelle, la nature chimique de ces produits immunoréactifs reste à découvrir.

TABLEAU 2 - DOSAGES DES HORMONES JUVENILES CHEZ LES ARACHNIDES

MATERIEL BIOLOGIQUE	METHODE	RESULTAT	REF. AUTEURS
* ACARIENS <i>Boophilus microplus</i> (Ixodidae) <i>Amblyomma hebraeum</i> (Ixodidae) <i>Ornithodoros moubata</i> (Argasidae)	RIA (BAEHR) TLC HPLC GC/MS	+	CONNAT - MAUCHAMP BAEHR (1984 → 1987)
* SCORPIONS <i>Leiurus quinquestriatus</i> (Buthidae)	RIA (BAEHR) HPLC	-	EL BAKARY (1986)
* ARAIGNEES <i>Pisaura mirabilis</i> (Pisauridae)	RIA (STRAMBI) TLC HPLC GC/MS	+	BONARIC - STRAMBI DE REGGI (1981 → 1987)

RIA : Radio-immuno-assay

TLC : Thin Layer chromatography

HPLC : High performance liquid chromatography

GC/MS : Gas chromatography-Mass spectrometry.

Scorpions

EL BAKARY (1986) a recherché les JH chez le Scorpion *Leiurus quinquestriatus* selon la technique de dosages radioimmunologiques préconisée par BAEHR *et al.* (1976, 1979), EL BAKARY (1986) ne fait état d'aucun composé immunoréactif et certifie l'absence absolue de JH chez le Scorpion.

Araignées

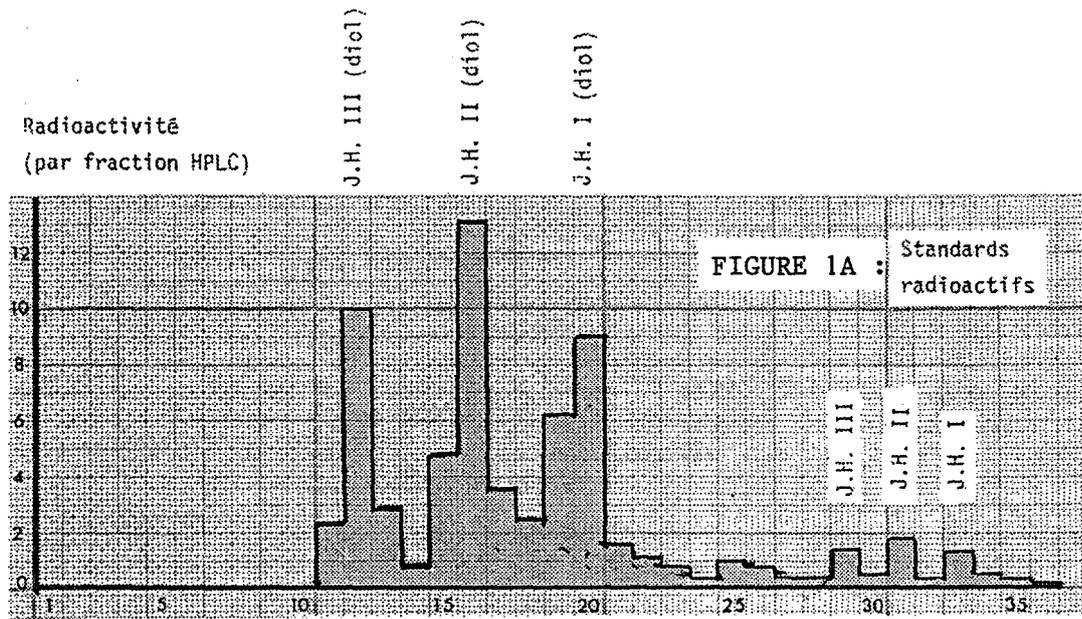
Des dosages radioimmunologiques des JH ont été pratiqués à partir d'extraits totaux chez l'Araignée *Pisaura mirabilis* par BONARIC, STRAMBI et DE REGGI (non publié) selon la technique mise au point par STRAMBI *et al.* (1981, 1984). Au cours du cycle d'intermue 8 (stade nymphal 8), le taux global des substances immunoréactives fluctue de 20 à 80 pmol équivalent diol JH par gramme de poids frais. L'immunoréactivité évaluée par RIA sur chaque fraction purifiée et séparée après HPLC ne permet pas de caractériser significativement des substances immunoréactives qui comigrent avec les JH I, II ou III des Insectes (Fig. 1A ; 1B). En l'état actuel de nos connaissances, deux hypothèses peuvent être suggérées :

- le taux des composés immunoréactifs détectés globalement par RIA après séparation TLC pourrait concerner des "JH-like substances" dont la molécule reste à identifier.

- ces mêmes composés immunoréactifs, pourraient correspondre à un "binding" non spécifique ou bien à un artefact liés à la formation de micelles lipidiques qui absorberaient le produit iodé, les dosages ayant été effectués dans tous les cas à partir d'extraits de broyats d'Araignée et non d'extraits hémolympatiques.

A titre de comparaison, la figure 1C représente les résultats de caractérisation des JH chez le Grillidae *Gryllus reubens* (document communiqué par A. et C. STRAMBI). Dans cet exemple, on note une comigration rigoureuse des substances immunoréactives avec le diol JH III.

Présence de composés apparentés aux hormones juvéniles



Immunoréactivité (%)

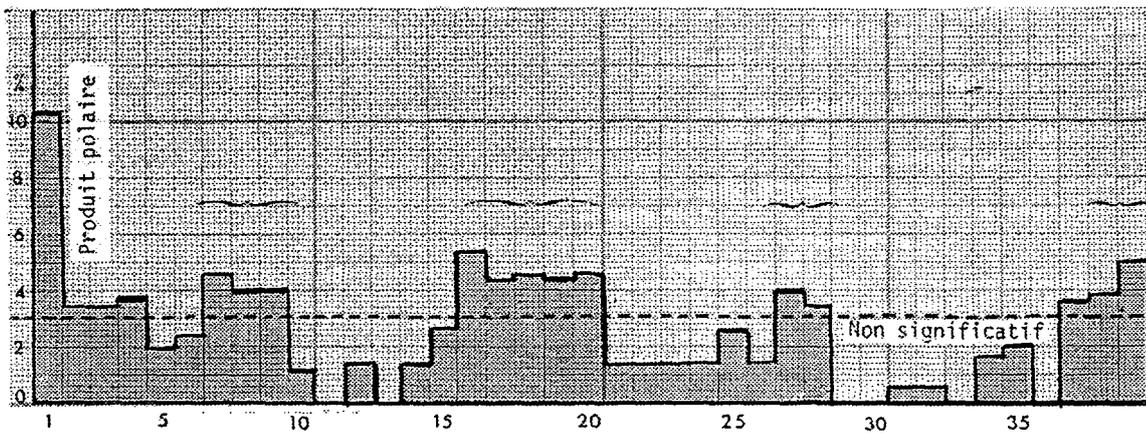


FIGURE 1B : IMMUNOREACTIVITE D'EXTRAITS DE BROYATS D'ARAIGNEE *PISAURA MIRABILIS* (NYMPHE ST. 8). BONARIC *et al.* 1987.

Immunoréactivité (%)

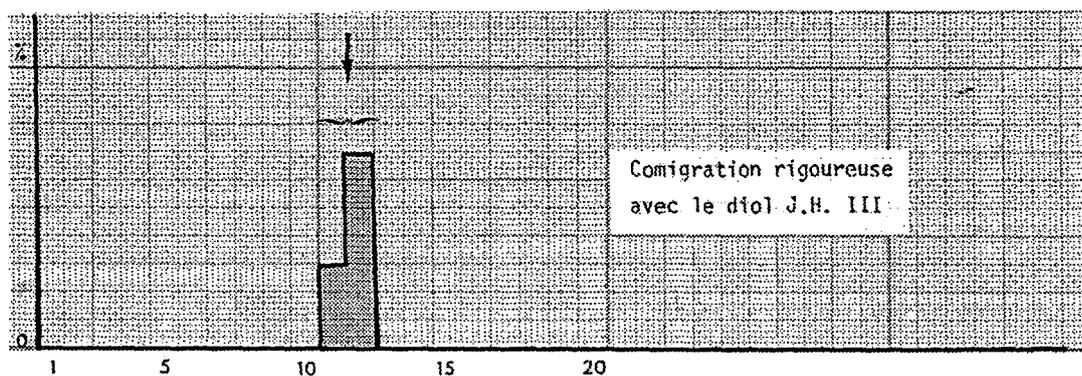


FIGURE 1C : IMMUNOREACTIVITE D'EXTRAITS D'HEMOLYMPHE CHEZ LE GRILLON AMERICAIN *GRYLLUS REUBENS* (ORTHOPTERE : GRILLIDAE) (Document STRAMBI *et al.* 1987).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les applications d'hormones juvéniles d'Insectes ou de leurs analogues pratiqués chez les Araignées et les Acariens, les biotests et les radioimmunodosages indiquent que des hormones de type JH sont présentes chez les Arachnides et au moins chez les Acariens étudiés à cet égard jouent un rôle dans le contrôle du cycle gonadotrophique et de la croissance.

Plusieurs types d'arguments directs ou indirects plaident en faveur de la présence d'hormones juvéniles ou de "JH like compounds" chez les Tiques (CONNAT, 1987a) :

- Effets des JH, JHA et antihormones similaires dans la plupart des cas à ce que l'on connaît chez les autres Arthropodes (inhibition des développements embryonnaire et postembryonnaire ; stimulation de la vitellogenèse par JH ou JHA) (CONNAT *et al.*, 1983).

- Mise en évidence d'une action juvénilisante et gonadotrophique dans les extraits de femelles de Tiques par transfusion d'extraits d'hémolymphe de femelles de *Boophilus microplus* en vitellogenèse à des femelles vierges d'*Ornithodoros moubata* ou à de jeunes nymphes de *Tenebrio molitor*.

- Effets des inhibiteurs de la biosynthèse des JH d'Insectes chez les Tiques. Ces inhibiteurs peuvent réduire le rendement de ponte et bloquer l'oviposition (CONNAT, 1987b).

- Etude du métabolisme des JH d'Insectes par les Tiques par le suivi de l'incorporation de précurseurs et des étapes de dégradation des JH exogènes (conversions, inactivation). Chez *Ornithodoros moubata* et *Boophilus microplus* les JH d'Insectes sont dégradées en des métabolites identiques à ceux que l'on trouve chez les Insectes (JH-diol, JH-acide, JH acide-diol). Ces résultats indiquent que les Tiques possèdent un équipement enzymatique susceptible de conduire aux mêmes métabolites de dégradation que les Insectes (époxy-hydrolases, estérases). Ces métabolites se transforment en partie par conjugaison en produits plus polaires ; certains de ces métabolites polaires obtenus chez *Boophilus microplus* migrent en HPLC à l'endroit où l'on détecte une forte immunoréactivité avec les anticorps anti-JH3 (CONNAT *et al.*, 1987).

- Présence de produits immunoréactifs après dosage par RIA avec des anticorps dirigés vers les JH d'Insectes ou leurs diols.

Les dosages radioimmunologiques pratiqués sur des spécimens appartenant à divers ordres d'Arachnides (Acariens, Scorpions et Araignées) n'ont pas permis de détecter les JH classiques des Insectes. Des composés immunoréactifs ont été signalés chez les Acariens (CONNAT *et al.*, 1987) et les Araignées (BONARIC *et al.*, 1987). La structure chimique de ces "JH like compounds" n'a pas encore été identifiée, mais tant chez les nymphes d'Araignées que chez les Tiques en vitellogenèse, ces hormones de type JH ne semblent pas correspondre à celles qui ont été décrites chez les Insectes ou les Crustacés.

Un rapprochement peut être fait avec les connaissances acquises dans le domaine des substances juvéniles dans la classe des Crustacés. Selon GOMEZ *et al.* (1973) les JH analogs ont un effet stimulateur sur la métamorphose larvaire du Cirripède *Balanus galeatus* ; ces résultats ont été confirmés après les travaux de CHEUNG et NIGRELLI (1973), RAMENOFSKY *et al.* (1974) et TIGHE-FORD (1977) relatifs à d'autres Cirripèdes. Les JH analogs occasionnent également des désordres au cours du développement et de la gamétogenèse du Crabe *Rhithropanopeus harrisi* (COSTLOW, 1976 ; PAYEN et COSTLOW, 1977). Récemment, LAUFER *et al.* (1985) ont trouvé et dosé de la JH III et du méthylfarnesoate (MF) dans l'hémolymphe de *Libinia emarginata*, ainsi que dans le milieu de culture dans lequel des organes mandibulaires étaient placés en incubation. Selon LAUFER *et al.* (1985) le MF est synthétisé dans les organes mandibulaires ; ces observations ont été étendues à d'autres Crustacés macrocroures et brachyours (BORST *et al.*, 1985). Les faibles taux de JH III

dans l'hémolymphe ou dans le milieu de culture reflèteraient d'après LAUFER *et al.* (1985) une oxydation chimique du méthyl-farnesoate au cours de l'analyse. La MF représenterait soit la JH des Crustacés soit une prohormone convertie dans les tissus périphériques en composés actifs tels que le JH III (LAUFER *et al.*, 1986 ; 1987).

Sans aborder les grands problèmes de phylogénie des Arthropodes, on pourrait suggérer qu'un ancêtre commun arthropodisé possédait déjà un potentiel génique codant la synthèse d'une (ou de) prohormone(s) ("JH like compounds"). À partir de cet ancêtre commun, selon une évolution monophylétique ou polyphylétique selon la théorie adoptée, certains groupes d'Arthropodes tels que les Crustacés et les Arachnides auraient conservé ces prohormones alors que les Insectes par diversification génique ou de nouvelles modalités d'expression du génôme ont vu apparaître les différentes JH caractéristiques de cette lignée évolutive.

BIBLIOGRAPHIE

- BAEHR J.C., PRADELLES P., DRAY F. - 1979 - A radioimmunological assay for naturally occurring Insect Juvenile Hormones using iodinated tracers : its use in the analysis of biological samples. - *Ann. Biol. anim. Biochem. Biophys.*, 19 : 1827-1832.
- BAEHR J.C., PRADELLES Ph., LEBREUX C., CASSIER P., DRAY F. - 1976 - A simple and sensitive radioimmunoassay of Insect Juvenile Hormones using an iodinated tracer. *FEBS Letters*, 69 : 123-128.
- BASSAL T.T.M. - 1974 - Biochemical and physiological studies of certain tick (Ixodidae). Activity of juvenile hormone analogs during embryogenesis in *Hyalomma dromedarius* Koch (Ixodidae). *Z. Parasitenk.*, 45 : 85-89.
- BASSAL T.T., ROSHDY M.A. - 1974 - *Argas (Persicargas) arboreus* : juvenile hormone analog termination of diapause and oviposition control. *Exp. Parasitol.*, 36 : 34-39.
- BONARIC J.C. - 1979 - Effets des ecdysones et de l'hormone juvénile sur la durée du cycle de mue chez l'araignée *Pisaura mirabilis* (Araneae, Pisauridae). *Rev. arachnol.*, 2 : 205-207.
- BONARIC J.C. - 1986 - Moulting Hormones, pp. 111-118. In W. Nentwig (ed.). *Ecophysiology of Spiders*. Springer-Verlag, Berlin.
- BONARIC J.C., DE REGGI M. - 1977 - Changes in ecdysone levels in the Spider *Pisaura mirabilis* nymphs (Araneae, Pisauridae). *Experientia*, 33 : 1664-1665.
- BORST D.W., SINKUS M., LAUFER H. - 1985 - Methyl farnesoate production by the crustacean mandibular organ. *Am. Zool.*, 25 : 103.
- CHEUNG P.J., NIGRELLI R.F. - 1973 - The development of barnacles from cyprid in preheated sea waters, with and without farnesol. *Am. Zool.*, 13 : 1339-1340.
- CONNAT J.L. - 1987a - Aspect endocrinologique de la physiologie du développement et de la reproduction chez les Tiques. *Thèse Doct. Etat*, Dijon 131p (+ annexes).
- CONNAT J.L. - 1987b - Effects of different anti-juvenile hormone agents of the fecundity of females of the cattle tick *Boophilus microplus*. *Pest. Biochem. Physiol.* (sous presse).
- CONNAT J.L., DUCOMMUN J., DIEHL P.A. - 1983 - Juvenile hormone-like substances can induce vitellogenesis in the tick *Ornithodoros moubata* (Acarina : Argasidae). *Int. J. Invertebr. Reprod.*, 6 : 285-294.

- CONNAT J.L., MAUCHAMPS B., BAEHR J.C. - 1987 - A attempts to identify juvenile hormone in the hemolymph of the cattle tick *Boophilus microplus* during vitellogenesis (in preparation).
- CONNAT J.L., DUCOMMUN J., DIEHL P.A., AESCHLIMANN A. - 1986 - Some aspects of the control of the gonotrophic cycle in the tick *Ornithodoros moubata* (Ixodoidea, Argasidae). In "Morphology, physiology and behavioral biology of ticks" J.R. SAUER and J.A. HAIR Eds. Ellis Harwood, Chichester pp. 194-216.
- COSTLOW J.D. - 1976 - The effect of the juvenile hormone mimics on development of the mud-crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) pp. 439-459. In : *Proc. symp. on pollution and physiology of marine organisms*. CALABRESE A. THURBERG F.P. and F.J. VERNBERG (Eds.) Academic Press, New York.
- DELBECQUE J.P., DIEHL P.A., O'CONNOR J.D. - 1978 - Presence of ecdysone and ecdysterone in the Tick *Amblyomma hebraeum* Koch. *Experientia*, 34 : 1379-1380.
- EL BAKARY J. - 1986 - Contribution à l'étude biologique du Scorpion *Leiurus quinquestriatus* (Buthidae). *Thèse de Doctorat*, Orsay, 198 p.
- EL-BANHAWY E.M. 1977 - Growth inhibition of the predacious mite *Amblyseius brazilli* (Mesostigmata : Phytoseiidae) by a synthetic juvenile hormone under laboratory conditions. *Entomophaga*, 22 : 429-434.
- GOMEZ E.D., FAULKNER D.J., NEWMAN W.A., IRELAND C. - 1973 - Juvenile hormone mimics : effect of cirriped crustacean metamorphosis. *Science*, 179 : 813-814.
- GOTHE R., MORAWIETZ M. - 1979 - Zum Wirkungsspektrum von Juvenoiden in Post-embryonalphasen von *Argas (Persiargas) walkerae* Kaiser und Hoogstraal, 1969. *Zbl. Vet. Med.*, 26 : 779-797.
- HAYES M.J., OLIVER J.H. - 1981 - Immediate and latent effects induced by precocene 2 on embryonic *Dermacentor variabilis* (Acari : Ixodidae). *J. Parasitol.*, 67 : 923-927.
- JOLY R., PORCHERON P., DRAY F. - 1979 - Etude des variations du taux d'ecdystéroïdes au cours du cycle de mue dans l'hémolymph de *Lithobius forficatus* L. (Myriapode, Chilopode). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 288 : 243-246.
- JUBERTHIE-JUPEAU L., STRAMBI A., DE REGGI M., JUBERTHIE C. - 1979 - The presence of ecdysteroids and the variation of their level during the first adult stage of the Myriapod *Hanseniella ivorensis* juberthie-Jupeau and Kehe (Symphyla). *Experientia*, 35 : 1406-1407.
- KHALLIG.M., SONENSHINE D.E., HANAFI H.A., ABDELMONEM A.E. - 1984 - Juvenile hormone effects on the camel tick *Hyalomma dromedarii* (Acari : Ixodidae). *J. Med. Entomol.*, 21 : 561-566.
- KLEIN-KOCH C. - 1975 - Wirking von Insektenwachstumsregutoren (IWR) anf Adulte und Eier von Spinn und Raubmilben. *Z. Pflanzenkr. Pflanzenschutz*, 82 : 406-409.
- KLEIN-KOCH C. - 1976 - Die Wirkung von Juvenoiden und ähnlichen Substanzen auf Spinnmilben. *Z. ang. Ent.*, 82 : 193-199.
- LAUFER H., BORST D.W., BAKER F.C., SCHOOLEY D.A. - 1985 - Juvenile hormone-like compounds in *Libinia emarginata*. *Am. Zool.*, 25 : 103.
- LAUFER H., LANDAU M., BORST D., HOMOLA E. - 1986 - The synthesis and regulation of methyl farnesoate, a new juvenile for crustacean reproduction, pp. 135-143. In : M. PORCHET, J.C. ANDRIES and A. DHAINAUT (ed.). *Advances in Invertebrate Reproduction*. Elsevier Science Publishers B.V. (Biomedical Division).

- LAUFER H., BORST D., BAKER F.C., CARRASCO C., SINKUS M., REUTER C.C., TSAI L.W., SCHOOLEY D.A. - 1987 - Identification of a juvenile hormone like compound in a crustacean. *Science*, 235 : 202-205.
- LEUBERT F., EIBISCH H., SCHEFFEL H. - 1979 - Isolierung und Charakterisierung des Häutungshormone von *Lithobius forficatus* (L.) (Chilopoda). *Zool. Jb. Physiol.*, 83 : 334-339.
- Mc DANIEL R.S., OLIVER J.H. Jr. - 1978 - Effects of two Juvenile Hormone Analogs and β -ecdysone on nymphal development, spermatogenesis and embryogenesis in *Dermacentor variabilis* (Say) (Acari : Ixodidae). *J. Parasitol.*, 64 : 571-573.
- MANSINGH A., RAWLINS S.C. - 1977 - Antigonadotropic action of Insect Hormone Analogs on the Cattle Tick *Boophilus microplus*. *Naturwissenschaften*, 64 : 41.
- OBENCHAIN F.D., MANGO C. - 1980 - Effects of exogenous ecdysteroids and juvenile hormones on female reproductive development in *Ornithodoros porcinius*. *Am. Zool.*, 20 : 936.
- OLIVER J.H. Jr., POUND J.M., SEVERINO G. - 1985 - Evidence of a juvenile-hormone-like compound in the reproduction of *Dermanyssus gallinae* (Acari : Dermanyssidae). *J. med. Entomol.*, 22 : 281-286.
- PAYEN G.C., COSTLOW J.D. - 1977 - Effects of a juvenile hormone mimic on male and female gametogenesis of the mud-crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) (Brachyura : xanthidae). *Biol. Bull.*, 152 : 199-208.
- POUND J.M., OLIVER J.H. Jr. - 1979 - Juvenile Hormone : evidence of its role in the reproduction of Ticks. *Science*, 206 : 355-357.
- RAMENOFISKY M., FAULKNER D.J., IRELAND C. - 1974 - Effect of juvenile hormone on cirriped metamorphosis. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 60 : 172-178.
- SCHNEIDERMAN H.A., GILBERT L.I. - 1958 - Substances with juvenile hormone activity in crustacea and other invertebrates. *Biol. Bull.*, 115 : 530-535.
- SOLOMON K.R., EVANS A.A. - 1977 - Activity of juvenile hormone mimics in egg-laying ticks. *J. Med. Entomol.*, 14 : 433-436.
- SOLOMON K.R., MANGO C.K.A., OBENCHAIN F.D. - 1982 - Endocrine mechanisms in ticks effects of insect hormones and their mimics on development and reproduction. In "*Physiology of Ticks*" (F. OBENCHAIN and R. GALUN, Eds.) pp. 399-438. Pergamon Press, Oxford-New-York-Toronto-Sidney-Paris-Frankfurt.
- SPINDLER K.D., KELLER R., O'CONNOR J.D. - 1980 - The role of ecdysteroids in the Crustacean molting cycle pp. 409-430. In : *Progress in ecdysone research*, HOFFMANN J. (Ed.). Elsevier North-Holland, Amsterdam, New York, Oxford.
- STRAMBI, C., STRAMBI M., DE REGGI M., DELAAGE M. -1984 - Radioimmunoassays of Juvenile Hormones. State of the methods and recent data on validation. pp. 355-362. In : *Biosynthesis, Metabolism and Mode of Action of Invertebrate Hormones* HOFFMANN J. and M. PORCHET (Ed.). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- STRAMBI C., STRAMBI A., DE REGGI M., HIRN M., DELAAGE M. -1981 - Radio-immunoassay of Insect Juvenile hormones and their diol derivatives. *Eur. J. Biochem.*, 118 : 401-406.
- TIGHE-FORD D.J. - 1977 - Effects of juvenile hormone analogues on larval metamorphosis in the Barnacle *Elminius modestus* Darwin (Crustacea : Cirripedia). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 26 : 163-176.
- WRIGHT, J.E. - 1969 - Hormonal termination of larval diapause in *Dermacentor albipictus*. *Science*, 163 : 390-391.