QL
568
.V5
P4

50
15
P4

OBSERVATIONS
SUR
L'HISTOLYSE ET L'HISTOGÉNÈSE

DANS
LA MÉTAMORPHOSE DES VESPIDES

(*Polistes gallica* L.)

PAR

Charles PÉREZ

MAÎTRE DE CONFÉRENCES A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

« Tels des enfants imprudents vont
excitant les guêpes, qui nichent aux
bords des chemins. »

(HOMÈRE, *Iliade*, XVI.)

BRUXELLES

HAYEZ, IMPRIMEUR DES ACADEMIES ROYALES DE BELGIQUE

RUE DE LOUVAIN, 112

—
1911

1000 1011
1760

A la Bibliothèque du
Marine Biological Laboratory
Offert par l'auteur

C. Pérez

OBSERVATIONS

SUR

L'HISTOLYSE ET L'HISTOGÉNÈSE

DANS

LA MÉTAMORPHOSE DES VESPIDES

Polistes gallica L.)

PAR

Charles PÉREZ

MAÎTRE DE CONFÉRENCES A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

« Tels des enfants imprudents vont,
excitant les guêpes, qui nichent aux
bords des chemins. »

(HOMÈRE, *Iliade*, XVI)

Mémoire couronné par la Classe des sciences, dans sa séance du 15 décembre 1910.

Extrait des *Mémoires* publiés par la Classe des sciences de l'Académie royale de Belgique.
Collection in-4°. Deuxième série, tome III. 1911.

INTRODUCTION

HISTOLYSE ET HISTOGÉNÈSE.

Les travaux les plus récents conduisent à reconnaître, dans la métamorphose des Insectes, trois ensembles généraux de processus histologiques :

1° Des *atrophies totales*, amenant la disparition complète et définitive des organes larvaires les plus strictement spécialisés;

2° Des *édifications entièrement nouvelles*, amenant la constitution des organes imaginaux les plus spécialisés, grâce à la prolifération d'*histoblastes* embryonnaires, restés latents pendant la vie larvaire;

3° Des *remaniements sur place*, faisant passer de la larve à l'imago, par une transformation plus ou moins profonde, des organes moins spécialisés et plus plastiques, et susceptibles par là même de pouvoir prendre place successivement dans la coordination larvaire et dans la coordination imaginale.

Il n'est pas sans intérêt de remarquer que ce triple aspect des phénomènes de la nymphose, s'il n'a pu se présenter à son esprit avec la parfaite netteté que lui donne l'histologie moderne, a été cependant bien entrevu par Weismann, dans son mémoire classique sur la métamorphose des Muscides (1864). Il a vu les ailes et les pattes bourgeonner pour ainsi dire à partir des « disques imaginaux », en même temps que les organes larvaires se

disloquent en « sphères de granules ». Et, d'autre part, opposant la métamorphose des Mouches à celle des Échinodermes, où le tube digestif, l'ébauche aquifère, restent fonctionnels pendant la crise, il dit :

« Chez les Muscides, au contraire, tous les organes qui ne tombent pas » *complètement* en débris, subissent l'*histolyse* dont nous allons parler ; » c'est-à-dire qu'ils deviennent incapables de fonctionner, leurs éléments histologiques se résolvent en une sorte de blastème, dans lequel ne prendront naissance que plus tard de nouveaux matériaux histologiques. » (1864, p. 322.)

« Dans tous ces organes se présente le même processus de résolution histologique suivie de reconstruction. Je le désignerai sous le nom d'*histolyse*. Les éléments histologiques de l'organe, simples ou complexes, subissent la dégénérescence graisseuse ; il ne reste qu'un amas de débris, composé en majeure partie de molécules de graisse... Mais la même masse qui constituait l'ancien organe, sert à la construction du nouveau. Les produits de dislocation, au lieu de se disperser, restent au contraire cohérents, et conservent ainsi en gros la forme de l'organe, alors qu'aucun élément histologique n'est plus présent. » (1864, pp. 326-327.)

Les organes qui subissent, d'après Weismann, le processus ainsi défini d'*histolyse*, sont les tubes de Malpighi, l'intestin, le système nerveux et le cœur. Or, les connaissances actuelles montrent que ces divers organes sont loin de répondre à un type unique de transformations. Pour l'intestin moyen, par exemple, l'épithélium larvaire est complètement exuvié, et remplacé par une assise imaginale nouvelle ; la musculature larvaire est entièrement phagocytée, à l'exception des noyaux et d'un peu de sarcoplasme, origine de la musculature imaginale : c'est presque une destruction totale. Les tubes de Malpighi répondraient mieux à la conception de Weismann ; car ils per-

sistent de la larve à l'imago; et, après avoir perdu chez la nymphe, d'une manière transitoire, leur différenciation histologique, ils reviennent ensuite, chez l'imago, à un état presque identique à l'état larvaire. (Ch. Pérez, 1910, pp 413 et suiv.). Le cœur présente aussi des phénomènes analogues : il perd progressivement sa différenciation structurale, passe par une période de plasticité, où il se modèle à nouveau, puis réacquiert une différenciation nouvelle, plus évoluée que la différenciation larvaire. Enfin le système nerveux central présenterait encore, autant qu'on peut dire, un autre type. Cet organe n'a guère, en effet, été étudié par les auteurs récents; je me bornerai à noter ici brièvement que les dégénérescences, si elles existent, doivent être assez limitées, restreintes peut-être à des suppressions de terminaisons périphériques; la masse ganglionnaire de l'Asticot apparaît surtout comme un histoblaste compact, qui prolifère pendant la nymphose, et à partir duquel se différencient les ganglions bien individualisés de l'imago. Il s'agit surtout ici d'une construction nouvelle.

On voit donc que si l'on voulait ici s'astreindre au respect de la priorité, avec le même rigorisme qu'imposent les règles de la nomenclature, et si, conservant au terme d'*histolyse* l'acception générale avec laquelle il a été introduit pour la première fois par Weismann, on voulait en même temps préciser cette acception à la lumière des découvertes modernes, on se heurterait à d'inextricables difficultés.

Au reste, l'usage unanime a prévalu, dans tous les ouvrages récents, d'appeler *histolyse* la désintégration complète et définitive d'un tissu; et c'est ainsi que nous l'entendrons. Dans la métamorphose, elle est le processus atrophique, qui supprime les parties larvaires spécialisées; elle s'oppose ainsi directement à l'*histogénèse*, prolifération des histoblastes, et différenciation des organes nouveaux.

Quant aux processus par lesquels un organe à la fois se conserve et se transforme, en passant de la larve à l'imago, les quelques exemples rappelés

plus haut et, mieux encore, l'examen détaillé des faits observés chez les Mouches (Ch. Pérez, 1910) ou chez la Galéruque de l'Orme (Poyarkoff, 1910), montrent assez que, dans le détail, leur diversité doit être extrême ; et si l'on désire les grouper cependant sous une rubrique commune, il convient d'adopter pour les désigner un terme en lui-même assez vague, tel que celui de *remaniements*, que nous avons employé plus haut.

Un intérêt tout particulier s'attache à l'étude de ces faits. Alors, en effet, que la prolifération des histoblastes ressemble en somme de tous points à une histogénèse embryonnaire, et répond à un processus épigénétique ordinaire ; — alors que l'atrophie histolytique, par son mécanisme phagocytaire habituel, se rattache au processus général de toutes les résorptions cellulaires, normales ou pathologiques ; — les remaniements constituent, au contraire, une catégorie tout à fait spéciale de phénomènes histologiques. Mes recherches sur les Mouches nous montrent déjà, à ce sujet, bien des faits imprévus, dont le plus saillant paraît être la possibilité pour une cellule de perdre sa différenciation histologique, de se rajeunir en éliminant éventuellement une partie de sa substance, puis de réacquérir une différenciation nouvelle. J'ai, d'autre part, exprimé l'opinion que c'étaient là les phénomènes qui devaient prédominer dans la métamorphose moins accusée des types holométaboles inférieurs ; et cette prévision vient d'être confirmée par les recherches toutes récentes de Poyarkoff sur la Galéruque de l'Orme.

Le but du présent mémoire est précisément d'examiner, surtout à ce point de vue, les phénomènes de la métamorphose des Vespides. J'ai étudié les espèces communes de nos pays, les *Vespa crabro* L., *V. germanica* Fabr., et plus particulièrement le *Polistes gallica* (L.). C'est toujours à cette dernière espèce que, sauf indication contraire, se rapporteront mes descriptions et mes figures.

La métamorphose des Guêpes n'est certes pas un champ inexploré. Anglas

(1900 et 1902, *a*) a déjà consacré successivement deux mémoires à ce sujet, sans compter divers articles de vulgarisation (1902, *b*; 1904, *a*); et, s'il n'indique pas toujours à quelle espèce il s'est adressé, le *Polistes gallica* est tout au moins l'une de celles qu'il cite à plusieurs reprises. C'est également cette même espèce que Berlese a eu l'occasion d'examiner, au cours de ses recherches d'ensemble sur la nymphose des Insectes (1899-1901).

Mais il m'a semblé précisément qu'il y avait intérêt à reprendre l'étude de ce type, pour essayer de dissiper les obscurités ou de concilier les résultats contradictoires des recherches antérieures. Pour essayer d'arriver à une conception synthétique des phénomènes de la nymphose, il importe au premier chef d'extirper certaines erreurs, parfois plus préjudiciables que l'ignorance totale. Or, on verra, par les pages qui suivent, combien d'affirmations aventurées ont été formulées à propos des Guêpes, et combien l'évolution de ces Insectes est en réalité plus concordante avec les faits déjà bien établis pour d'autres types.

OBSERVATIONS
SUR
L'HISTOLYSE ET L'HISTOGÉNÈSE
DANS
LA MÉTAMORPHOSE DES VESPIDES
(*Polistes gallica* L.)

RÉNOVATION ÉPITHÉLIALE DE L'INTESTIN MOYEN.

Aperçu historique.

La rénovation épithéliale de l'intestin moyen est précisément l'un des problèmes de la métamorphose des Vespides qu'il y avait lieu d'examiner à nouveau, à raison des opinions assez déconcertantes qui ont été formulées à ce sujet.

S'il y a, dans l'ensemble complexe et controversé des phénomènes métaboliques, un point dont on puisse dès à présent se faire une idée générale assez nette, c'est bien, semble-t-il, la transformation de l'épithélium digestif. Déjà en 1902, j'ai (pp. 223-225) synthétisé les connaissances antérieures; et, les rapprochant de mes propres résultats chez les Fourmis, j'ai formulé des conclusions qui ont été textuellement reproduites par Henneqy, dans son traité classique sur les Insectes (1904, p. 571). L'épithélium larvaire est tout entier rejeté dans la lumière intestinale, par un processus d'exuviation tout à fait comparable à celui d'une mue. Et la

nouvelle assise épithéliale résulte de la prolifération de petites cellules imaginales, qui étaient d'avance encastrées à la base des cellules larvaires fonctionnelles. Ces initiales imaginales doivent être considérées comme des cellules sœurs des cellules larvaires, datant comme elles de la différenciation des ébauches embryonnaires, et restant simplement petites, à l'état de vie latente, en réserve, pendant que les autres grandissent, en devenant les éléments constitutifs de l'épithélium larvaire fonctionnel.

Les recherches postérieures n'ont fait que confirmer cette manière de voir. Je citerai en particulier les travaux récents de Deegener (1900, 1904, 1908, 1909) et de Russ (1908), qui, chez un Coléoptère (*Cybister ræseli*) et chez un Trichoptère (*Anabolia larvis*), ont montré dans la nymphose deux mues épithéliales successives, phénomène qu'ils considèrent comme plus primitif que celui des autres Insectes, où l'on n'a observé qu'une seule mue, et auquel ils attribuent la signification phylétique d'un rappel ancestral du processus explicite qui a dû se passer autrefois chez les premiers Insectes métaboles.

Tout récemment, Poyarkoff (1910, pp. 56-70) vient d'observer, chez la Galéruque de l'Orme (*Galerucella luteola* Müller), un processus un peu aberrant. Il y a bien, chez cet Insecte, à la base de l'épithélium larvaire, de petites cellules en réserve; si bien que l'on s'attendrait à voir, pendant la nymphose, les phénomènes se passer comme dans le cas général. Mais en réalité les cellules larvaires dégénèrent, et il en est de même, après leur croissance, des petites cellules, qui englobent les cellules larvaires et les digèrent, puis sont englobées et digérées à leur tour. L'auteur interprète ces faits comme une phagocytose successive des cellules épithéliales les unes par les autres. Il y aurait peut-être intérêt à chercher les rapports de ce processus singulier avec celui d'une sécrétion holocrine qui aboutirait finalement à une disparition de tous les éléments épithéliaux. Quoi qu'il en soit, c'est à partir de la limite postérieure de la valvule œsophagienne que se produit, d'avant en arrière, une intense prolifération de cellules épithéliales indifférenciées, dont la poussée balaie en quelque sorte devant elle les derniers restes de l'épithélium larvaire et de ses cellules de remplacement. Puis ces cellules indifférenciées s'installent en son lieu et place, en

assise épithéliale continue, à la face interne du manchon musculaire, qui dirige leur distribution ; et cet épithélium nymphal est ensuite le siège de phénomènes de rénovation rentrant dans le schéma général. Il y a là assurément une particularité un peu singulière ; comme le fait remarquer l'auteur, elle n'est pas sans analogie avec le processus embryonnaire de constitution primitive de l'intestin moyen, tel que nous l'ont fait connaître les recherches d'Heymons (1895) et, plus spécialement pour les Chrysomélides, celles de Lécaillon (1898). Mais du moins, ici encore, la rénovation est-elle faite incontestablement par des cellules essentiellement épithéliales, plus ou moins homologues de celles qu'elles remplacent ; aucun élément étranger n'y intervient de l'extérieur.

Or, contrastant avec cet ensemble cohérent de faits, établis par nombre d'auteurs, sur des types appartenant à tous les ordres, on rencontre dans la littérature un petit nombre d'opinions discordantes.

Ainsi Berlese, sans avoir exposé en détail, et sur des exemples précis, la question de l'intestin moyen, y fait cependant allusion à plusieurs reprises au cours de son grand travail sur les phénomènes de la nymphose (1899-1904). Ainsi il affirme incidemment sa conviction (1^{er} mémoire, p. 144, en note) que les éléments imaginaux de l'épithélium intestinal sont des cellules migratrices, venues de la cavité générale s'accoler à la basale, et qui ont ensuite traversé cette membrane, et se sont installées sur sa face interne, en situation épithéliale, à la base des cellules larvaires. S'il n'est guère possible, à leur phase migratrice, de distinguer morphologiquement ces cellules des leucocytes proprement dits, il semble bien que, par leur évolution ultérieure tout au moins, elles se caractérisent comme une catégorie particulière, pour laquelle l'auteur propose l'appellation de *splanchnocytes*. Berlese reprend encore cette manière de voir dans ses conclusions générales (2^e mémoire, pp. 420-421), et se demande si ces éléments, bien que libres, n'appartiendraient pas cependant au feuillet endodermique.

Plus récemment, cette même opinion a été explicitement reprise par Docters van Leeuwen (1908) pour un Hyménoptère Chalcidien, *Isosoma graminicola* Giraud. L'épithélium larvaire serait à l'origine dépourvu de cellules de remplacement, et celles-ci viendraient, au cours de la vie larvaire,

s'installer successivement, après avoir été libres et migratrices dans la cavité générale (pp. 16-21). « Les cellules imaginales de l'intestin moyen pro- » viennent de cellules migratrices, qui s'insinuent à travers les muscles et » viennent s'annexer aux cellules larvaires » (p. 17).

Je ne m'attarderai pas à discuter pour le moment cette opinion, qui n'a été jusqu'ici étayée sur aucun argument convaincant. Berlese rappelle (p. 144) que l'immigration de leucocytes dans l'épithélium intestinal est un fait bien connu chez les Vertébrés et les Mollusques. Il y a loin de là à conclure qu'un pareil processus est possible chez les Arthropodes, où la basale, lorsqu'elle reste intacte, paraît au contraire constituer une barrière infranchissable aux incursions des amœbocytes.

J'arriverai tout de suite à faire mention d'une autre opinion discordante, qui a été formulée précisément à l'occasion des Guêpes et des Abeilles. Anglas, qui s'était tout d'abord (1898, 1900) arrêté à l'idée d'une immigration d'amœbocytes, a repris ensuite la question (1904, *a, b, c, d*), à la suite de l'apparition du travail où R. S. Breed (1903) avait cru trouver chez un Coléoptère, *Thymalus marginicollis* Chevreux, une dislocation des muscles par les cellules trachéennes. Influencé sans doute par cette conception, Anglas a cru retrouver cette poussée de cellules trachéolaires non seulement dans la transformation des muscles, mais aussi à la base de l'épithélium intestinal, où elles viendraient s'insinuer et constituer les futures cellules imaginales.

On peut bien dire que pareille opinion est *a priori* fort invraisemblable, et que l'idée ne fût même venue à personne de la formuler il y a quelques années, à l'époque où la théorie de la spécificité des feuilletts germinatifs s'imposait avec tout son prestige. Seul, aurait-on pensé, l'intestin moyen, endodermique, est capable de se rénover lui-même. Mais les faits sont venus montrer que, dans les processus quelque peu aberrants du bourgeonnement ou de la régénération, il pouvait y avoir des exemples incontestables de dérogation à la règle des feuilletts. Et, même parmi les phénomènes d'embryogénie normale, les Insectes supérieurs ont fourni cet exemple inattendu, d'un endoderme qui disparaît intégralement, digéré comme une simple réserve nutritive, tandis que l'intestin moyen véritable est constitué

par un foisonnement et un cheminement de cellules à partir du fond des invaginations stomodéale et proctodéale. Les travaux de Heymons et de Lécaillon paraissent avoir apporté les preuves irréfragables que l'épithélium intestinal est d'origine ectodermique.

Dira-t-on qu'il y a là un argument qui rendrait *a priori* plus acceptable l'opinion d'une origine trachéolaire des cellules imaginaires de l'intestin? Je ne le crois pas. Dans les cas auxquels je viens de faire allusion, où, par un processus évidemment cœnogénétique, un organe bourgeonne ou se régénère aux dépens d'une ébauche dont la signification morphologique, au regard de la théorie des feuillettes, n'est pas celle qu'on pourrait attendre, et qui correspondrait à un développement embryonnaire normal du même organe, du moins doit-on remarquer que l'ébauche est constituée par des cellules en quelque mesure indifférenciées, capables par là même d'évoluer ensuite vers des spécialisations diverses. Au contraire, lorsqu'il s'agit de trachées, on est en présence de cellules qui n'ont pas le caractère banal et primitif d'un ectoderme quelconque, mais qui constituent, au contraire, les éléments d'un tissu bien déterminé, et manifestent corrélativement des caractères morphologiques bien reconnaissables. Quand des trachées poussent, par prolifération de leurs ramifications dernières, leurs cellules terminales ne doivent pas être considérées comme des cellules embryonnaires quelconques; leur allongement même en longs tractus digités (voir en particulier Ch. Pérez, 1940, pp. 154-155, fig. CX), la précocité avec laquelle des tubules se creusent dans leur cytoplasme, montrent assez qu'il ne s'agit point là d'éléments quelconques, mais, bien au contraire, d'éléments déjà hautement spécialisés, dont la signification prospective est univoque, et qui annoncent déjà, sous leur état le plus jeune, la seule différenciation dernière à laquelle ils sont susceptibles d'aboutir : issus de trachées, ils ne peuvent donner que des trachées.

Il y avait lieu, cependant, de ne pas s'en tenir à cette critique *a priori* de l'opinion d'Anglas, et d'examiner les faits eux-mêmes, auxquels il appartient seuls de trancher le débat.

L'épithélium larvaire.

L'intestin moyen des larves de *Polistes* est un sac ovoïde, formé d'une assise épithéliale de grosses cellules, clissée par un ré-eau musculaire strié, essentiellement constitué par des fibres annulaires, et plus extérieurement par des fibres longitudinales. Les fibres de chaque système présentent d'ailleurs de fréquentes ramifications grêles, qui vont s'anastomoser avec leurs voisines (fig. 5, 102).

Les cellules épithéliales sont volumineuses; à peu près isodiamétriques chez les larves très jeunes, elles deviennent ensuite plus hautes que larges; dans les coupes passant par l'axe de l'organe, leurs sections apparaissent ainsi d'abord comme à peu près carrées, puis rectangulaires, le bord libre étant plus ou moins convexe; leur hauteur varie d'ailleurs suivant le niveau de l'intestin auquel on les considère. Dans les coupes rasantes, où les cellules apparaissent décollées et légèrement écartées les unes des autres par l'action des réactifs, elles dessinent des plages irrégulièrement polygonales, à contours finement sinueux, comme déchiquetés, et s'engrenant comme des pièces de jeu de patience (fig. 3, 4, 106).

Vers l'extérieur, l'épithélium présente une basale de la plus grande netteté; résistante, elle reste toujours parfaitement continue dans les préparations, même dans les régions où les réactifs ont contracté et un peu disjoint les cellules épithéliales. Elle forme donc un sac entièrement clos, cloison étanche entre la base de l'épithélium et la musculature extérieure (fig. 1, 2). Et une seconde membrane anhiste se trouve encore au delà du réseau musculaire, lui constituant, si l'on veut, une sorte de sarcolemme commun, et le séparant de la cavité générale proprement dite. Ces deux membranes, qui paraissent avoir échappé à l'examen des auteurs, sont cependant de la plus grande netteté, aussi faciles à voir que possible; et leur existence a, comme nous le verrons tout à l'heure, une importance capitale au point de vue des origines possibles des cellules de remplacement.

Le cytoplasme des cellules épithéliales larvaires est dense, chromatique, retenant fortement l'hémalum. Un peu plus clair dans sa partie la plus

profonde, où il présente une structure plus ou moins fibrillaire, normale à la surface basale, il apparaît au contraire réticulé dans la plus grande étendue du territoire cellulaire; et, lorsqu'on se rapproche du plateau, on voit s'accumuler dans les mailles des gouttelettes d'une sécrétion acidophile, rosée par l'éosine, dont l'aspect d'ensemble est d'ailleurs assez variable suivant les individus, c'est-à-dire sans doute suivant les phases de l'activité sécrétoire.

La figure 4 montre, par exemple, dans une larve encore très jeune, l'accumulation des gouttelettes, qui peu à peu confluent en une masse commune; c'est bien là, semble-t-il, le début de la mise en charge de la cellule. Plus souvent (fig. 2) le réticulum protoplasmique chromophile s'arrête d'une façon assez nette à quelque distance du plateau, et toute la partie périphérique de la cellule est occupée par une épaisse coupole éosinophile de sécrétion accumulée, sur le point ou en train même d'être évacuée à travers le mince plateau de la cellule. Généralement ce plateau est simplement marqué par une ligne un peu plus chromatique, séparant la sécrétion acidophile homogène, encore incluse dans la cellule, de la sécrétion d'aspect un peu moins rosé, un peu plus grenu, qui a déjà filtré dans la lumière intestinale. Chez une seule larve jeune, fixée juste au moment où une mue allait se produire (la nouvelle cuticule extérieure était déjà formée sous l'ancienne, qui commençait à se soulever et n'avait plus qu'à être exuvée), j'ai observé une bordure en brosse assez bien caractérisée (fig. 2). Peut-être cet aspect répond-il à la remise en train d'une période d'activité après un temps de repos.

La sécrétion éosinophile des cellules épithéliales contribue au renforcement des membranes dites péritrophiques. On sait que l'intestin moyen des larves d'Hyménoptères à aiguillon est physiologiquement clos en arrière par la constriction complète qui le sépare de l'intestin postérieur. Les résidus alimentaires s'accumulent donc dans sa cavité, séparés de l'épithélium par des sacs emboîtés les uns dans les autres et considérés comme formés d'une substance plus ou moins analogue à la chitine. Les larves de *Polistes* me paraissent un matériel de choix pour l'étude de la formation de ces membranes péritrophiques. On voit avec la plus grande netteté chaque membrane constituée du côté interne par une couche feuilletée, plus chromatique, et du

côté externe par une couche épaisse, plus homogène ou grenue. Le sac feuilleté est formé par une sécrétion des cellules du proventricule (fig. 103), c'est-à-dire des premières cellules de l'intestin moyen, faisant immédiatement suite à la valvule œsophagienne; ces cellules ont la forme de gouttes allongées, pendantes vers la cavité du proventricule, et les couches successives se détachent de leur surface bombée. La large couche grenue est constituée par la sécrétion que toutes les cellules de l'intestin moyen déversent à la surface du sac feuilleté.

Le noyau des cellules épithéliales est volumineux, ovoïde dans sa forme générale, et son suc nucléaire, très légèrement éosinophile, tranche en clair sur le fond coloré du cytoplasme. La structure de ce noyau est celle, pourrait-on dire, de tous les noyaux larvaires des *Polistes*. La chromatine y est disséminée en un nombre immense de granules très petits; c'est une sorte de poussière, de nébuleuse chromatique. Et ce qui attire surtout l'attention, ce sont de multiples nucléoles, dont le nombre croît avec l'âge de la larve, souvent irréguliers de forme, souvent aussi sphériques et auréolés, à centre plus clair; dans les préparations à l'hémalum, ils gardent d'une manière intense ce colorant, et sont parfois d'un violet plus franc que la chromatine elle-même; si bien que l'on pourrait être tenté peut-être de les prendre pour des caryosomes. Le procédé de Mann (bleu de méthyle, éosine) donne au contraire l'opposition la plus nette entre les minimes granules chromatiques colorés en bleu et ces corps volumineux que leur rose vif fait bien reconnaître pour de véritables nucléoles.

Souvent ces nucléoles sont accumulés d'une manière plus dense du côté qui regarde vers le plateau de la cellule, et où la membrane nucléaire, plus nettement délimitée, présente aussi un contour plus régulièrement convexe. Du côté basal, au contraire, on observe souvent, dans le contour du noyau, des irrégularités, des saillies délimitant des récessus profonds. C'est en particulier le cas pour la figure 2, empruntée à cette larve signalée plus haut, fixée au moment d'une mue, et dont toutes les cellules de l'intestin moyen présentaient cet aspect. On voit du côté basal des refoulements en impasse de la membrane nucléaire permettre à de longues larmes cytoplasmiques de pénétrer jusque assez profondément dans le noyau.

Ces divers phénomènes, qui ont sans doute trait à l'activité sécrétoire de la cellule, seraient intéressants à scruter davantage dans le détail. Je me borne à les signaler brièvement ici, l'objet principal qui nous occupe étant de discuter l'origine des cellules imaginales de cet intestin.

Les cellules imaginales.

Alors que Docters van Leeuwen pour l'*Isosoma*, Anglas pour les Abeilles et les Gnêpes, nient chez les toutes jeunes larves l'existence de cellules imaginales, j'ai au contraire rencontré ces éléments chez les plus jeunes larves de *Polistes* que j'ai eues à ma disposition, atteignant à peine 2 millimètres de longueur, et n'ayant encore reçu que bien peu de nourriture. Si jeunes que soient ces larves, examinées ainsi peu après leur éclosion de l'œuf, leur tube digestif présente déjà, avec tous ses caractères, la constitution décrite plus haut. En outre, on y rencontre par-ci par-là, à la base même de l'épithélium larvaire, étroitement accolées à la basale, de petites cellules qui sont bien reconnaissables pour être la première annonce de ce qui sera plus tard l'épithélium imaginal. Elles sont rares, assurément; mais elles existent déjà, parfaitement caractérisées; et leur découverte dans les coupes est simple affaire de patience. Elles apparaissent comme de petites enclaves (fig. 4), et peuvent correspondre, par leur situation, soit à la limite de deux cellules larvaires, entre lesquelles elles s'insinuent comme de petits coins triangulaires, soit à la région basale d'une cellule unique, qui semble alors excavée d'une petite crypte. La fixation fait souvent apparaître un petit méat entre la cellule imaginale et les grands territoires cytoplasmiques voisins; mais à l'état frais, il y a bien évidemment contact intime entre tous ces éléments. Le noyau des cellules imaginales ne contient généralement tout d'abord qu'un seul nucléole; et leur cytoplasme, quand un décollement permet de le délimiter, ne forme autour du noyau qu'une enveloppe assez mince. Fortement chromophile, comme dans toutes les cellules jeunes, ce protoplasme ne se distingue parfois guère par son aspect de celui des cellules larvaires, dont nous avons déjà noté l'affinité élective pour les colorants.

On peut donc dire que les initiales imaginales se présentent dès le stade le plus précoce avec tous les caractères de cellules épithéliales, insérées sur la basale, exactement comme les cellules larvaires; elles ne se distinguent que par leur petite taille, qui leur permet d'être complètement enclavées dans la partie basilaire des énormes cellules fonctionnelles.

Les amœbocytes.

Examinons de plus près, en raison des opinions antérieurement émises, les rapports que pourraient avoir ces cellules imaginales avec des éléments extrinsèques, venus de la cavité du corps prendre rang dans l'épithélium.

Trouve-t-on, au voisinage de l'intestin, des éléments libres et migrants dans le sang? Assurément (fig. 4); mais ce sont des leucocytes proprement dits, tout à fait reconnaissables à leur cytoplasme réticulé, à larges mailles, légèrement éosinophile, bien distinct du cytoplasme compact et chromatique des cellules imaginales. Le noyau également, à grains chromatiques plus gros et plus écartés, est bien différent du noyau des cellules imaginales, qui reproduit en petit, avec un seul nucléole, celui des grosses cellules larvaires. Et d'ailleurs, ces globules migrants sont et restent dans le sang; c'est-à-dire qu'ils sont toujours séparés de l'épithélium par la double cloison étanche que nous avons signalée, sarcolemme externe d'abord, puis basale de l'épithélium. On n'observe jamais de diapédèse à travers ces membranes; on ne rencontre jamais de leucocytes immigrés dans l'épithélium.

Si l'on examine des coupes rasantes, intéressant la base des cellules épithéliales, on peut facilement observer la répartition des cellules imaginales, et on les voit alors se présenter avec des aspects irréguliers, des prolongements protoplasmiques, qui ne sont pas sans rappeler, si l'on veut, l'aspect de petites amibes (fig. 3). On pourrait peut-être en conclure que les cellules imaginales sont susceptibles de déformations et même de déplacements éventuels. Il est difficile d'être plus affirmatif d'après le seul aspect de tissus fixés. Peut-être, en effet, après s'être multipliées par division, les imaginales peuvent-elles s'écarter mutuellement; et ainsi s'expliquerait que,

chez des larves un peu plus âgées, sans former encore de nids pluricellulaires, elles sont cependant distribuées avec plus de fréquence. Mais, en tout cas, il s'agirait là d'un cheminement de proche en proche, d'une sorte de reptation, sur la face interne de la basale ininterrompue, et non point d'une addition d'éléments nouveaux arrivés du dehors. Je crois n'avoir pas besoin d'insister davantage pour exclure toute parenté entre les imaginaires et les leucocytes.

Les trachées.

Examinons maintenant la possibilité d'une relation génétique avec les trachées. L'intestin moyen est enveloppé d'un réseau extrêmement riche de trachées; le détail peut en paraître à première vue inextricable; mais un examen plus approfondi permet de reconnaître dans ce dédale un type unique de distribution, qui rappelle d'ailleurs ce que l'on observerait aussi pour d'autres organes de ces mêmes larves. Les gros canaux afférents viennent des régions voisines de la cavité du corps; ils ont la structure classique des trachées : revêtement épithélial pavimenteux, petits noyaux aplatis contre l'intima chitineuse, que renforce un fil spiral. Peu avant d'arriver à la surface extérieure de l'intestin, ces troncs se divisent en dichotomies et en palmures qui n'offrent rien de particulier (fig. 5, 102), et ils abordent enfin l'organe auquel ils vont se distribuer. A ces points d'arrivée se présentent des particularités caractéristiques. Chaque rameau se dilate brusquement en une volumineuse nodosité (fig. 5), à la fois renflement cytoplasmique de la matrice trachéenne, et siège d'un énorme noyau. A ce niveau, le canal trachéen se ramifie d'une manière multiple, et ses branches, contournées à l'intérieur de la nodosité, y décrivent souvent des anses récurrentes avant de diverger dans leur direction définitive (fig. 6, 9). Le gros noyau, polymorphe, se moule dans les intervalles de ces anses, qui le laminent en nappes minces ou le découpent en lobes contournés. Il y a là, semble-t-il, une disposition mécanique qui donne une élasticité particulière à cette région de la canalisation aérienne, et lui permet de céder sans rupture aux contractions péristaltiques de l'intestin.

Au cours de son étude sur les transformations des trachées chez les Guêpes, Anglas a eu l'occasion de rencontrer et de figurer ces nodosités trachéennes (1900, p. 26, pl. XXIII, fig. 77 à 82), qui correspondent d'ailleurs à une disposition déjà signalée chez beaucoup d'Insectes : par exemple par Wielowiejski (1882) dans les organes lumineux des Lampyrides, par Wistinghausen (1890) dans les glandes de la soie des chenilles, etc. Certaines des figures d'Anglas correspondent même précisément à des ramifications périintestinales ; mais il n'a pas noté les rapports précis des nodosités avec l'intestin, non plus d'ailleurs que la forme lobée du noyau géant ; et la véritable signification de ce noyau lui a échappé.

Les nodosités trachéennes sont étroitement accolées à l'intestin, plus spécialement au sarcolemme externe (fig. 4) ; seules les ramifications trachéolaires ultérieures traversent ce sarcolemme, circulent au-dessous de lui en se ramifiant à nouveau, en s'intriquant mutuellement, surtout dans les intervalles des muscles annulaires, et viennent ramper jusque sur la basale. Or toutes ces ramifications trachéolaires ne présentent qu'une intima chitineuse extrêmement mince, à tel point qu'on peut se demander si elle n'arrive pas à faire même complètement défaut, et si les ramifications dernières ne sont pas de simples tubes cytoplasmiques. En tout cas, le fil spiral y fait défaut ; il s'est arrêté au niveau de la nodosité. En outre, on ne trouve jamais de noyaux le long de ces trachéoles ; si longues qu'elles soient, elles ne doivent donc être considérées que comme des dépendances rameuses d'une cellule gigantesque, dont le centre trophique et l'unique noyau correspondent au renflement de la nodosité. Ces derniers éléments trachéens, par l'étendue du territoire où se répandent leurs ramifications multiples, ne sont pas sans analogie avec les exemples déjà bien connus que présentent souvent les éléments nerveux ou beaucoup de cellules pigmentaires.

Ainsi donc les ramifications trachéolaires, après avoir pénétré à travers le sarcolemme, circulent au même niveau que les muscles, ou même un peu plus profondément, mais en restant toujours extérieures à la cloison continue de la basale. Et si, par un accident de préparation, celle-ci s'est détachée de la base des cellules épithéliales, on voit de la manière la plus

nette que ce décollement arrache tout d'une pièce la double paroi de la basale et du sarcolemme, avec tout ce qui est contenu dans l'intervalle, c'est-à-dire le clissage musculaire et les trachées, tandis qu'à quelque distance on retrouve l'épithélium larvaire avec ses enclaves imaginales.

Pour achever de nous convaincre, explorons des coupes rasantes de l'intestin (fig. 3, 7, 8). Nous y trouvons les cellules imaginales, distribuées d'une manière variée par rapport aux champs polygonaux des cellules larvaires; nous y voyons aussi cheminer les trachéoles; et il est bien manifeste que l'orientation de ces dernières, qui utilisent surtout dans leur trajet les intervalles des muscles annulaires, n'a aucun rapport avec la distribution des cellules imaginales; elles passent à côté d'elles ou les croisent d'une façon quelconque. Jamais on ne constate une connexion particulière, qui serait le signe d'une relation génétique. Encore faut-il bien noter que les figures données ici (fig. 3, 7, 8) ne sont que des représentations conventionnelles, où l'on a simultanément projeté sur un même plan des objets qui sont en réalité à des niveaux assez différents, et qu'on ne peut voir que séparément en sondant l'épaisseur de la préparation par le mouvement de la vis micrométrique. Pas plus que les leucocytes, les trachéoles ne peuvent donc avoir aucun rôle dans la formation première des cellules imaginales.

Prolifération des imaginales.

Plus on considère des larves âgées, plus le réseau des trachéoles devient complexe, par formation de ramifications nouvelles; plus les cellules imaginales deviennent nombreuses aussi, formant des groupes par deux ou trois, puis des îlots irréguliers, sortes de petits plasmodes, qui se touchent et confluent de proche en proche par des prolongements déliés de leurs cellules extrêmes (fig. 4, 106). Et il y a bien certainement à ce moment un cheminement progressif de ces éléments, qui de plus en plus s'organisent à la base de l'épithélium larvaire, et annoncent le phénomène final auquel aboutira leur coalescence, la formation du nouvel épithélium imaginal (fig. 99, 104).

C'est seulement chez les larves âgées que j'ai pu rencontrer avec assez de fréquence des divisions caryocinétiques de ces cellules imaginaires. Même dans la larve fixée au moment d'une mue, je n'en ai point observé; il est vrai que la mue était bien près de s'achever, et que c'est peut-être plutôt dans la période préparatoire qu'il faudrait rechercher les divisions cellulaires. J'avoue d'ailleurs n'avoir pas examiné scrupuleusement à ce point de vue toutes mes préparations. Il me paraît cependant très vraisemblable que, dès le jeune âge, c'est aussi par caryocinèse que doivent se multiplier les imaginaires, exactement comme elles le font plus tard, lorsque la plus grande fréquence de ce phénomène permet plus aisément d'en être témoin.

Résumé et discussion.

En résumé, la structure même de l'intestin moyen des larves de *Polistes* me paraît exclure à la fois les deux opinions successivement émises par Anglas au sujet de l'origine des imaginaires. Bien loin que l'on puisse observer une diapédèse de cellules migratrices du sang jusque dans l'épithélium, celui-ci est, au contraire, isolé de la cavité générale par la double enveloppe de la basale et du sarcolemme. Bien loin que les trachéoles puissent donner naissance à des éléments épithéliaux, elles aussi restent toujours extérieures à la basale; et ce ne sont encore là que des ramifications cytoplasmiques, les derniers noyaux étant extérieurs au sarcolemme, et logés dans les nodosités que nous avons décrites.

Contrairement à ce qu'on avait affirmé, il y a déjà, dès le plus jeune âge larvaire, des cellules imaginaires, reconnaissables avec tous leurs caractères, à la base des cellules larvaires. Puisque la continuité toujours ininterrompue de la basale s'oppose à toute intervention d'éléments étrangers, il est bien naturel de concevoir que ces cellules imaginaires, chez les *Polistes* comme chez tous les autres Insectes, sont des cellules essentiellement et primitivement épithéliales, sœurs des cellules larvaires fonctionnelles, et datant comme elles de la première constitution de l'intestin moyen dans l'embryon. Il est bien vraisemblable que, comme on le constate directement sur les larves

âgées, elles se multiplient, non par addition d'éléments étrangers, mais par division des cellules préexistantes, suivant en cela la règle générale de tous les éléments imaginaires.

Connaissant, par la description qui précède, la structure des membranes de l'intestin moyen, nous pouvons maintenant discuter plus utilement les arguments que les auteurs antérieurs ont cru pouvoir apporter à l'appui des opinions que je critique.

Reportons-nous, par exemple, au mémoire de Docters van Leeuwen (1908) sur l'*Isosoma graminicola*. L'auteur nie la présence de cellules imaginaires dans les toutes jeunes larves, et fait provenir ces éléments de remplacement de cellules immigrées à partir de la cavité générale. Or, bien qu'il ne fasse point dans son texte allusion à l'existence d'une basale, toutes ses figures la dessinent d'une façon incontestable; et cette ligne accusée sépare toujours les véritables cellules de remplacement, de situation épithéliale, des éléments extérieurs librement baignés par le sang. Même dans les figures (fig. 22, 23) où l'auteur croit apporter la preuve tangible du processus d'immigration, les « cellules migratrices » sont simplement logées dans un refoulement anfractueux de la basale; elles la refoulent, mais ne la traversent pas. Les figures de Docters van Leeuwen nous montrent donc séparément, d'une part des imaginaires installées dans leur situation caractéristique, d'autre part des « cellules migratrices » extérieures à la basale, et aucun argument ne vient forcer la conviction en faveur d'une relation génétique entre ces deux catégories d'éléments. Il semble même, d'après la figure 23, que chez les larves les plus jeunes, — et ce fait ne serait pas pour nous surprendre, — les noyaux des cellules larvaires ne sont guère plus volumineux que ceux des cellules migratrices. Peut-être la presque égalité de taille a-t-elle empêché de reconnaître pour tels des éléments imaginaires encore clairsemés parmi les cellules épithéliales larvaires. L'auteur a eu, d'autre part, la chance de rencontrer (fig. 24), chez une larve encore jeune, une cellule imaginaire en voie de division caryocinétique; ce fait concorde au mieux avec la conception, que nous avons adoptée, d'une multiplication par eux-mêmes des éléments imaginaires. Quant aux cellules migratrices, dont l'auteur montre surtout la prolifération

active chez une pronympe âgée (fig. 34), on peut se demander s'il ne s'agit point là de myoblastes imaginaires, constructeurs de la musculature définitive de l'intestin moyen.

Passons maintenant aux arguments invoqués par Anglas en faveur de l'origine trachéolaire des imaginaires de l'intestin moyen. Dans ses notes à ce sujet, l'auteur parle d'une manière générale des Hyménoptères, sans spécifier aucunement les types qu'il a examinés; mais on peut penser qu'il s'agit toujours, comme dans ses mémoires antérieurs, des Guêpes et des Aheilles.

Plusieurs faits indiquent clairement, d'après lui, l'origine extérieure des cellules imaginaires (1904, *a*, p. 174) :

- « 1° Leur répartition est irrégulière et pour ainsi dire quelconque;
- » 2° Elles se localisent soit entre deux cellules contiguës, soit à la base externe des cellules larvaires;
- » 3° Dès le début et constamment, elles sont toujours libres par leur face périphérique; la coupe par le rasoir les entraîne facilement hors de la crypte où elles sont exactement logées;
- » 4° Elles apparaissent d'emblée avec la taille qu'elles conservent pendant la vie larvaire;
- » 5° Le gros noyau épithélial reste constamment au repos, loin des cryptes, et ne peut en aucune façon donner naissance aux cellules de remplacement. »

Or tous ces arguments sont loin d'être probants. Les remarques 1°, 2° et 5° vont simplement à l'encontre de l'hypothèse d'après laquelle les cellules imaginaires seraient issues par division des cellules larvaires. Or nous savons, en effet, que dès un âge très précoce, sans doute dès la fin de la période embryonnaire, les divisions s'arrêtent dans l'épithélium intestinal; et nous avons considéré les imaginaires, non comme des filles, mais comme des sœurs des cellules larvaires. La croissance énorme de ces dernières explique suffisamment comment elles englobent et recouvrent d'une manière quelconque (1°, 2°) les imaginaires, qui restent au contraire petites et conservent pendant toute la vie larvaire leur taille embryonnaire initiale (4°).

Quant à la remarque 3°, elle correspond à une observation incomplète,

dont l'erreur est bien soulignée soit par les trois figures qui accompagnent la note, soit par les dessins des mémoires antérieurs. Nulle part, dans les illustrations, il n'est fait état de la membrane basale. Or nous avons vu que cette membrane existe toujours, nette et continue; que les cellules imaginales s'y insèrent, exactement comme les cellules larvaires, et que c'est là précisément un critérium de leur caractère épithélial.

Poursuivons la discussion : « Un examen attentif, dit Anglas (*ibidem*), » montre que de très fines trachéoles, en nombre considérable, s'insinuent » à travers la couche musculaire périintestinale jusqu'à l'épithélium; » qu'elles se mettent étroitement en rapport avec la membrane basale » (c'est ici la seule allusion qui soit faite à cette membrane si importante) » et plus particulièrement avec les cellules de remplacement elles-mêmes. » Il n'est pas rare de rencontrer celles-ci abordées soit directement, soit » tangentiellement par un de ces nombreux tubes chitineux. Les cellules » de remplacement, par leur disposition, leur dimension, leur grande » colorabilité, rappellent donc les cellules trachéales, en des points voisins » des préparations.

» La rapidité d'invasion de ces éléments concorde également avec ce » qu'on sait de la manière dont prolifèrent les ramifications trachéennes à » certaines phases du développement.

» Ce qui est plus démonstratif, ce sont les rapports anatomiques fré- » quemment constatés, que représentent les schémas ci-joints. Ces rapports » sont assez délicats à mettre en évidence pour plusieurs raisons :

» 1° La finesse des tubes trachéens et leur faible colorabilité;

» 2° Leur fragilité et leur trajet sinueux, ce qui rend plus rares les » coupes démonstratives;

» 3° La rapidité avec laquelle les cellules de remplacement perdent » leurs rapports primitifs avec les tubes trachéens. »

J'ai tenu à citer textuellement cette argumentation, afin de montrer ses contradictions intrinsèques (par exemple en ce qui concerne la colorabilité) et sa faiblesse générale. Il semble, par les remarques dernières, qu'Anglas ait eu quelque peine à rencontrer dans ses préparations des aspects très

démonstratifs : et il a dû choisir pour les dessiner ceux qui lui auront paru les plus concluants.

Or ses dessins, où les imaginaires sont, autant qu'on en peut juger, déjà assez fréquentes, où leurs noyaux ont déjà des nucléoles multiples, où ces cellules mêmes ont commencé à proliférer et se trouvent parfois deux par deux, sont, d'après toutes ces indications, relatifs à des larves déjà d'un certain âge, et non point à un stade tout à fait précoce où se produirait la première invasion des imaginaires. Sur les tubules trachéens on ne voit aucun noyau au voisinage immédiat de l'épithélium, et nous avons eu en effet l'occasion d'établir que ces tubules en sont effectivement dépourvus, les derniers noyaux étant ceux des nodosités. Enfin, quant aux rapports énoncés dans le texte, et précisés surtout par l'un des dessins, où une trachéole aborde directement une cellule imaginaire, en direction normale à la surface externe de l'épithélium, je ne puis que leur opposer une dénégation absolue : les trachéoles rampent sur la face externe de la basale ; elles n'ont aucun rapport direct avec les cellules épithéliales.

Les mêmes critiques trouvent leur place pour un autre dessin d'Anglas (1904, *d*, p. 1034, fig. 3), où d'une façon tout analogue, la basale étant omise, des trachéoles semblent venir se terminer brusquement à des nids de remplacement de l'épithélium, déjà constitués chacun par trois cellules.

En résumé, je crois pouvoir dire que rien ne saurait subsister de cette opinion, qui nous avait *a priori* paru si sujette à caution, d'une origine trachéolaire des cellules imaginaires de l'intestin. Une seule manière de voir paraît s'imposer à la conviction, celle de les considérer comme des cellules essentiellement épithéliales, chez les Hyménoptères que nous avons examinés, aussi bien que chez tous les autres Insectes.

TISSU ADIPEUX.

La métamorphose du tissu adipeux est encore un des sujets qui ont donné lieu aux opinions les plus diverses. Je me bornerai à rappeler ici ce qui a trait spécialement aux Vespides et à quelques autres Hyménoptères, pour lesquels on peut penser que les phénomènes doivent être en réalité assez comparables pour permettre une discussion de quelque portée.

Historique.

Karawaiew (1898) a décrit chez une Fourmi, le *Lasius flavus*, une dégénérescence singulière de certaines cellules adipeuses. « Dans la région » abdominale d'une larve ayant filé depuis peu, dit-il (p. 465), on observe » un nombre considérable de grosses cellules amœboïdes éparses, qui peuvent » être désignées sous le nom de *grands phagocytes*. Elles mangent les cellules » grasses. » Elles sont appliquées à la surface de ces cellules, ou même sont encastrées à leur périphérie, continuant par leur contour extérieur celui de la cellule grasse. Bien qu'observant la présence de ces cellules déjà chez les jeunes larves, l'auteur admet cependant qu'une grande quantité s'en forme à nouveau au début de la nymphose, et cela aux dépens de petites cellules mésodermiques indifférenciées qui viendraient s'accoler aux cellules grasses. La nutrition de ces prétendus phagocytes aux dépens des cellules adipeuses se ferait uniquement par osmose; ils n'englobent jamais rien. Plus tard ils se séparent des cellules grasses, et, devenus libres, arrondis, chargés de granules réfringents, ils disparaîtraient ensuite, en se dissolvant dans le liquide cavitaire.

Au dire même de Karawaiew, la destruction ne porterait que sur une bien faible partie du corps gras; elle serait bornée à ce qu'il faut pour « faire de » la place pour les organes en croissance, en particulier les organes génitaux,

» et à fournir des matériaux nutritifs solubles à ces mêmes organes » (p. 469). Aucun renseignement n'est donné sur le reste du corps gras.

Il est bien manifeste, d'après le texte et les figures de Karawaiew, que ses grands phagocytes ne sont pas autre chose que les cellules à urates, qu'il a méconnues, et qui n'ont en réalité aucune action spéciale sur les cellules grasses voisines. Berlese (1901, p. 235) et moi même (1901, 1902, p. 257) avons déjà relevé cette erreur.

Anglas (1900) en a commis une analogue, à propos de ces mêmes éléments chez les Guêpes. « Ce qui frappe particulièrement l'attention, » dit-il (p. 37), c'est qu'autour de chacune de ces cellules excrétrices, les » cellules adipeuses, dans la grande majorité des cas, sont en mauvais état. » Des observations répétées montrent qu'il ne s'agit pas d'une simple » coïncidence. La membrane du noyau de la cellule adipeuse disparaît, et » le fond du noyau se confond avec le cytoplasme avoisinant, quand on » colore à l'hématéine : les grains chromatiques disparaissent peu après. » Les cellules apparaissent ainsi sans noyau; mais leur protoplasme lui-même ne prend bientôt plus les colorants (hématoxyline ou picro-carmin); » il diminue d'étendue et disparaît, évidemment résorbé par la cellule » excrétrice qui vit à ses dépens (pl. XXIII, fig. 71). Ce fait a déjà été » signalé par Karawaiew.

» Mais il y a plus : sur certaines séries de coupes, nous avons trouvé » des cellules adipeuses particulièrement volumineuses par rapport aux » cellules excrétrices, et, dans ce cas, nous avons observé divers degrés de » pénétration des secondes dans les premières qui subissent la régression » décrite plus haut (pl. XXIII, fig. 72). Il semble bien qu'il y ait résorp- » tion, digestion de la cellule adipeuse par la cellule excrétrice; ce n'est » pas de la phagocytose telle qu'elle a été définie par Metchnikoff, puisque » l'élément qui digère n'englobe rien : ou bien il est au contact, et la » digestion est juxta-cellulaire, ou bien même il pénètre dans la cellule » qu'il assimile. Nous avons proposé le nom de *lyocytose* (*Comptes rendus de la Société de biologie*, janvier 1900) pour exprimer d'une manière » générale l'action d'une cellule qui digère des substances situées en dehors » d'elle par le moyen des diastases qu'elle sécrète. »

J'ai contesté (1902, p. 296) cette action admise par Anglas des cellules à urates sur les cellules grasses voisines; et Metchnikoff (1904), qui a eu entre les mains les préparations mêmes d'Anglas, a pu se rendre compte que le phénomène invoqué de la lyocytose ne pouvait y trouver appui que sur des erreurs d'interprétation.

« Dans tout le travail d'Anglas, nous ne trouvons, dit-il (p. 345), pas la » moindre preuve de la justesse de son interprétation. Lorsque cet auteur » voulut nous en convaincre, il nous montra des préparations où quelques » cellules grasses paraissaient dans les coupes dépourvues de noyau. Mais » chacun sait que des cellules aussi volumineuses que celles-là apparaissent » souvent sans noyau dans les coupes, quand la tranche est trop mince » pour laisser voir toute la cellule. C'est cependant de pareils aspects » qu'Anglas concluait que la cellule avait perdu son noyau par « lyocytose », » et il ne fut en état de nous démontrer aucun stade intermédiaire de la » digestion du noyau. »

Terre (1900, c) admet chez l'Abeille une dégénérescence intrinsèque, à laquelle d'autres éléments, tels que des phagocytes, n'auraient aucune part. « Chez une larve ayant filé, le tissu graisseux se dissocie; ses cellules » s'isolent, s'individualisent; la dissociation du tissu s'accompagne d'une » résolution du cytoplasme en un liquide au sein duquel nagent de nom- » breuses gouttelettes graisseuses. Le noyau présente d'abondantes figures » de division directe, puis tous les signes caractéristiques de la chromato- » lyse. A un stade plus avancé, la membrane cellulaire se résorbe par » dissolution, le cytoplasme se désagrège en granulations graisseuses; le » noyau, réduit à un boyau chromatique dense, baigne dans cette bouillie » qui va servir d'aliment aux organes en voie d'édification; chez les » nymphes sur le point d'éclore, ni cette bouillie, ni les résidus nucléaires » ne sont encore complètement résorbés. En résumé, l'histolyse du corps » adipeux chez l'Abeille se présente comme une sorte de digestion, une » dégénérescence chimique. » (P. 461.)

Anglas, dans son premier mémoire (1900, p. 39), paraît admettre aussi, pour une partie du corps gras, une dégénérescence analogue : « A un stade » de nymphe avancé, on voit, dans la région abdominale notamment, des

» plages entières composées de granules juxtaposés, sans qu'on puisse
• discerner aucune structure cellulaire; or la fixation est aussi satisfaisante
» que dans les autres régions, comme on peut le constater sur divers
» organes enclavés dans le corps adipeux : il me semble donc qu'on peut
» affirmer, que *certaines cellules adipeuses*, chez la Guêpe et le Frelon,
» *disparaissent* pendant la nymphose, à la suite de leur transformation en
» organes de réserves. » L'auteur interprète d'ailleurs cette accumulation
de réserves comme une dégénérescence granulo-graisseuse, et il nie caté-
goriquement toute participation de leucocytes à la résorption des cellules
grasses, même déjà disloquées.

Cette destruction ne porte point d'ailleurs sur la totalité du corps gras.
Chez le Frelon, en particulier. Anglas a observé la persistance d'un certain
nombre de cellules larvaires jusque dans l'Insecte parfait, dont elles
constituent le corps gras imaginal, en s'associant en plasmodes, où les
noyaux se fragmentent par une sorte de bourgeonnement (1900, pp. 39-40,
fig. 7).

C'est surtout ce fait de persistance des éléments larvaires jusque chez
l'imago qui a frappé Berlese (1899-1901). Passant en revue de nombreux
types de divers ordres, et en particulier les *Polistes* parmi les Hyméno-
ptères, il affirme (pp. 421-424) que chez tous, à l'exception des Diptères
supérieurs, le corps gras larvaire se maintient intégralement; il n'y a nulle-
ment diminution du nombre des cellules; et seules des préparations mal
réussies ont pu faire croire à une dislocation des cellules grasses, qui
mettrait leurs globules de réserves en suspension libre dans le sang. Il est à
peine besoin d'ajouter que Berlese dénie, par conséquent, aux phagocytes
toute intervention dans l'histolyse du corps gras.

Anglas reprend la question dans son second mémoire (1902, p. 108).
« Il est exact, en effet, que beaucoup de cellules adipeuses conservent
» l'intégrité de leur membrane jusqu'aux derniers stades de la nymphose,
» et même plus tard chez l'adulte; mais il m'a paru tout aussi évident,
» chez la Guêpe, que la membrane cellulaire se rompt très souvent, laissant
» échapper le contenu granuleux.... Cette diffluence, absolument constante
» pour des endroits déterminés (abdomen, intervalles des fibres muscu-

» laires thoraciques), ne me paraît pas imputable au fait de la coupe;
» elle semble plutôt caractériser une dégénérescence de l'élément cellu-
» laire.

» En examinant même les cellules les plus intactes, on acquiert de plus
» la conviction qu'elles sont en régression au point de vue de la vitalité et
» de l'activité cellulaires : le protoplasme, extrêmement réduit, est condensé
» autour du noyau, tout le reste étant rempli de substances inertes de
» réserve. Le noyau a subi, lui aussi, des modifications qui le rendent
» méconnaissable : il s'est aplati, étiré et ramifié suivant des formes com-
» pliquées; dans l'ensemble, il a diminué de volume. Tout en tenant
» compte du résultat que donnent des coupes minces et parallèles dans un
» noyau ramifié, il est facile de s'assurer qu'il existe une réelle fragmen-
» tation du noyau larvaire primitif. L'élément adipeux de la larve est
» donc considérablement transformé; il ne donnera pas naissance à un
» tissu adipeux imaginal; il peut être considéré, par suite, comme
» rentrant dans une phase de dégénérescence cellulaire et d'histolyse. »

Ainsi, dans ses nouvelles observations, Anglas paraît abandonner, au moins en partie, son opinion antérieure, rappelée plus haut, sur la persistance jusque chez l'imago de cellules grasses larvaires; et il parle, au contraire, d'une manière assez vague, d'un corps gras imaginal spécial (pp. 109-110), prenant son origine dans certains produits de dislocation des muscles larvaires, et conservant d'ailleurs jusqu'au bout l'état de tissu conjonctif dissocié (Guêpe, Frelon et Abeille).

Avec Koschewnikow (1900), on a encore une autre interprétation, singulière il est vrai, de la transformation du corps gras chez l'Abeille : « Quand
» la larve a atteint toute sa maturité, le corps gras change considé-able-
» ment. Les cellules prennent la forme sphérique, et on trouve à leur
» intérieur, au lieu d'un plasma vacuolaire, une foule de granules sphé-
» riques..... Par les progrès de l'histolyse, la membrane cellulaire disparaît,
» et on voit les granules du contenu cellulaire, mis en liberté, flotter dans
» le liquide sanguin qui remplit les cavités du corps. Dans la toute jeune
» nymphe blanche, le corps adipeux est en destruction histolytique; dans
» la nymphe à téguments jaune clair, le corps gras imaginal est complète-

» ment formé. Je pense que les granules s'assemblent autour des noyaux
» pour former de nouvelles cellules, et que les granules observés dans les
» nouvelles cellules grasses imaginaires de toutes jeunes Abeilles, non encore
» écloses, sont ceux formés dans les cellules larvaires; ils ont entièrement
» le même aspect, et je ne les ai vus disparaître à aucun stade intermédiaire.
» Je crois de même que les noyaux larvaires passent directement aux
» cellules imaginaires, car je n'ai jamais vu que les anciens noyaux dispa-
» raissent, ou qu'il s'en fasse jamais de nouveaux » (p. 343). C'est
presque en revenir à la théorie ancienne du cytoblastème; les cellules une
fois disloquées et leurs débris mélangés, les noyaux redeviendraient des
centres d'attraction autour desquels se grouperaient les granules, pour
reconstituer à nouveau des cellules complètes.

On voit, par ce rappel historique, quel est le désarroi des notions que
l'on peut chercher à tirer de travaux qui ont cependant presque tous porté
sur les mêmes types. Leur erreur commune paraît avoir été de généraliser
hâtivement des observations incomplètes, et de croire à un seul et même
type d'évolution pour toutes les cellules grasses d'un même Insecte, alors
qu'en réalité les phénomènes varient d'une cellule à l'autre.

Anglas, dans son premier mémoire, avait paru entrevoir cette multiplicité
de processus, que j'ai bien mise en lumière dans mes recherches
sur les Fourmis (1902). Comme Berlese, je crois qu'il faut imputer à des
imperfections de technique les dislocations en apparence spontanées, telles
que celles admises par Koschewnikow. Un grand nombre de cellules grasses
persistent de la larve à l'imago après avoir conservé pendant toute la
nymphe leur individualité morphologique et leur intégrité physiologique.
Mais il est d'autre part incontestable que beaucoup d'entre elles, au con-
traire, disparaissent d'une manière plus ou moins précoce, en quantité
variable suivant les sexes. Les unes sont attaquées et disloquées par les
phagocytes alors qu'elles sont encore volumineuses, bourrées de matières
de réserve. D'autres, au contraire, résorbent elles-mêmes leurs inclusions,
et ne s'atrophient qu'après l'achèvement de ce processus.

Dans mon récent mémoire sur les Muscides (1910), j'arrive à
des résultats tout à fait concordants, à cela près que l'atrophie complète

finit par frapper toutes les cellules larvaires, remplacées qu'elles sont par un nouveau tissu adipeux imaginal.

Les *Polistes* vont nous présenter des phénomènes tout analogues, rappelant en particulier d'une manière frappante ceux des Fourmis.

Le corps gras larvaire.

Dans les larves de *Polistes*, on peut distinguer nettement, par leur différence d'aspect, marque d'une spécialisation physiologique quelque peu différente, un corps gras périphérique et un corps gras profond. Pareille distinction a souvent été faite pour divers Insectes (corps gras distal et proximal de Berlese, *Gli Insetti*, t. I, p. 799); mais pas encore, que je sache, pour les Vespides. Le contraste est cependant des plus nets, dès le plus jeune âge, et il ne fait ensuite que s'accroître durant la vie larvaire.

Le corps gras externe est exclusivement formé de cellules grasses proprement dites, disposées en nappes minces plus ou moins vaguement métamériques, situées immédiatement sous la peau, entre elle et les muscles (fig. 12). Le corps gras profond, intercalé entre les organes, forme des nappes plus volumineuses, plus compactes, où se trouvent agencées, en un complexe commun, trois catégories de cellules bien distinctes : des cellules grasses proprement dites, des cellules à urates et des œnocytes (fig. 10, 11). Enfin, naturellement, à la surface de ces nappes, internes ou externes, viennent se ramifier de multiples trachéoles.

Dans les toutes jeunes larves, les limites des diverses cellules ne sont pas toujours bien nettes; les nappes ont, au moins par places, un aspect syncytial; mais les cellules ne tardent pas à présenter ensuite une individualité mieux accusée. Des faits tout comparables ont déjà été signalés chez l'Abeille par Koschevnikov (1900, p. 341).

Les plus jeunes larves que j'aie pu examiner (ayant à peine 2 millimètres de longueur) présentent déjà dans le corps adipeux une notable quantité de graisse. Les gouttelettes en sont particulièrement volumineuses dans les nappes minces du corps gras externe, qui ne correspondent guère qu'à une seule assise de cellules juxtaposées (fig. 12). Beaucoup de ces gouttelettes

dépassent déjà en diamètre l'épaisseur d'une coupe (6 à 8 μ); aussi apparaissent-elles, dans les préparations où la graisse a été dissoute par les réactifs, comme de grosses vacuoles claires, sortes de trous absolument incolores, qui déjettent parfois le noyau en situation excentrique ou font saillir le contour extérieur de la cellule.

Au contraire, dans les cellules du corps gras profond, les gouttelettes grasses sont notablement plus petites, laissant par suite subsister entre elles de plus nombreuses cloisons d'un cytoplasme chromophile; et, à épaisseur égale, ces cellules apparaissent dans les préparations beaucoup plus sombres (fig. 14) que celles du corps gras externe.

Les noyaux des cellules grasses répondent à ce type, général pour les divers tissus des larves de *Polistes*, que j'ai déjà signalé à propos du tube digestif: chromatine disséminée en fins granules dans tout le champ du noyau; nucléoles volumineux, chromophiles, dont le nombre, d'abord réduit à un ou deux, croît au fur et à mesure que la larve avance en âge et que chaque cellule augmente elle-même de taille.

Intercalées dans le corps gras interne, les cellules à urates tranchent comme des taches claires, à contours arrondis, grâce à leur cytoplasme peu coloré, à réticulum délicat, où se déposent bientôt les concrétions excrémentielles caractéristiques (fig. 14). Les œnocytes, dépourvus à la fois d'inclusions grasses et d'urates, ont au contraire un cytoplasme dense, homogène, et un noyau toujours du même type général, mais notablement plus volumineux. Déformables, ils se moulent sur les cellules voisines, les coiffant comme d'une calotte ou s'insinuant dans leurs intervalles en pointes de rebroussement (fig. 14, 15).

Au fur et à mesure que la larve croît, depuis son éclosion jusqu'à un âge moyen (1 centimètre de longueur environ), le corps gras manifeste une fonction unique, l'élaboration et l'accumulation de réserves grasses proprement dites, qui distendent de plus en plus ses cellules; et le contraste devient plus net encore entre le corps gras externe et le corps gras profond, en raison de ce fait que, dans le premier, ce sont toujours d'énormes gouttes, en nombre relativement restreint, qui s'accumulent, séparées par de minces trabécules protoplasmiques, de sorte que les cellules, souvent aplaties

parallèlement (fig. 13), apparaissent, dans les coupes, de plus en plus claires. Dans le corps gras interne, au contraire, les gouttelettes grasses sont toujours relativement plus petites et plus nombreuses, toujours enveloppées dans un réseau cytoplasmique à mailles plus serrées. Les cellules s'arrondissent progressivement, simplement déprimées par des méplats sur leurs faces de contact mutuel. Sans entrer à leur sujet dans de grands détails, j'indiquerai seulement que les cellules à urates, conservant leur forme arrondie, accumulent de plus en plus de concrétions et que leur noyau prend graduellement un aspect étoilé. Les œnocytes perdent leurs pointes rebroussées et acquièrent un contour convexe : leur cytoplasme se creuse souvent de vacuoles (fig. 16).

Quelques indications sur la constitution du corps gras larvaire des *Polistes* ont été données par Berlese (1899-1901, pp. 260-264 et pl. X, fig. 125-128); mais il m'a paru utile d'en donner ici des représentations plus précises.

La première partie de la vie larvaire est ainsi consacrée exclusivement à une accumulation de graisse. Les cellules grandissent au fur et à mesure; mais il ne m'a point paru que leur nombre augmentât. Même chez la larve fixée au moment d'une mue, je n'ai rencontré aucune figure de division cellulaire dans le corps gras. Il paraît donc y avoir ici, exactement comme chez les Fourmis, simple croissance individuelle des cellules. Assurément on peut rencontrer parfois des cellules binucléées (fig. 14); mais c'est là une anomalie de structure, analogue à celle qu'on rencontre chez d'autres Insectes, les Mouches par exemple; le noyau est fragmenté en deux nappes, mais ce n'est nullement l'annonce d'un processus de division; Koschevnikov (1900, p. 342) a signalé le même fait chez l'Abeille, et je suis tout à fait d'accord avec lui sur ce point. Dans ces cellules exceptionnelles, la dualité nucléaire persiste pendant toute l'évolution ultérieure de la cellule.

Cette évolution ultérieure, qui a lieu pendant la fin de la vie larvaire, consiste dans l'élaboration par les cellules de substances de réserve albuminoïdes, ainsi que cela a déjà été signalé par Berlese (p. 264). Mais il y a encore ici à préciser quelques détails. On continue à remarquer, dans ce nouveau processus, comme dans l'élaboration préalable de la graisse, une

différence entre les deux régions du corps adipeux. Pour le corps gras externe, la formation des réserves albuminoïdes est plus tardive dans son début et plus lente dans ses progrès; le corps gras externe garde ainsi plus longtemps un aspect analogue à celui qu'il présente chez les jeunes larves, les globules albuminoïdes n'apparaissant tout d'abord qu'en petit nombre au voisinage du noyau (fig. 13).

Pour le corps gras interne, au contraire, l'élaboration des nouvelles réserves albuminoïdes est extrêmement rapide et intense; alors que le corps gras externe en est encore complètement dépourvu, elles commencent à apparaître sous forme de petites gouttelettes éosinophiles, semées dans les mailles du réseau cytoplasmique (fig. 13); leur nombre et leur taille s'accroissent surtout rapidement dans les cellules les plus antérieures du corps gras interne; et le processus gagne peu à peu vers l'arrière; de sorte que, dans un même individu, on trouve d'arrière en avant les phases successives de la transformation des cellules (fig. 14, 16, 17, 40).

En même temps que se fait cette élaboration de réserves, le noyau qui avait gardé jusque-là une forme ovoïde commence à s'étirer en prolongements d'aspect épineux, qui s'irradient dans le territoire protoplasmique de la cellule (fig. 16, 17, 40). Les nucléoles, dont le nombre s'était progressivement accru, étaient arrivés, au moment du début de la formation des sphérules albuminoïdes, au maximum de leur volume, et présentaient souvent des formes très irrégulières; ils vont maintenant se réduire progressivement de volume. Sémichon (1906, p. 326), chez les Abeilles solitaires, a signalé que « lorsque la différenciation des globes touche à sa fin, les nucléoles deviennent plus rares ». Ce fait, aussi bien que l'étoilement du noyau, paraît être en rapport avec l'activité élaboratrice de la cellule. Il est bien évident qu'il n'y a nullement à y voir une dégénérescence de la cellule, suivant l'interprétation d'Anglas rappelée plus haut (p. 31), ni une annonce de division directe du noyau.

Dans une larve âgée, sur le point de filer son opercule, les inclusions albuminoïdes sont devenues extrêmement abondantes et volumineuses, surtout dans les cellules les plus antérieures du corps gras interne; elles commencent à apparaître assez notablement dans le corps gras externe.

Ces inclusions sont de taille et d'aspects très divers (fig. 47, 34, 35). Le procédé de Mann les colore uniformément en rose brillant. L'hémalum, suivi d'une coloration du fond à l'éosine et l'aurantia, donne des aspects polychromes très variés. Les inclusions les plus petites sont généralement d'un rose lie-de-vin uni, en teinte fondue; les plus grosses sont, au contraire, généralement semées d'une fine ponctuation violet foncé (moins cependant que la chromatine nucléaire), cette poussière de granulations étant surtout distribuée à la périphérie de la gouttelette albuminoïde, et parfois seulement sur une portion de sa surface. Quant à la substance fondamentale même de ces grosses gouttelettes albuminoïdes, elle est sans doute variable, car dans une même cellule, et côte à côte, certaines inclusions retiennent d'une manière élective l'aurantia et tranchent par leur fond jaune, tandis que d'autres sont d'un rose violacé, et d'autres enfin presque incolores, simplement représentées par une accumulation poussiéreuse de granules violets.

Je n'ai pas élucidé la nature de ces inclusions diverses, c'est une recherche de microchimie qui paraît pour le moment peu accessible. Une chose, en tout cas, est manifeste, c'est la diminution relative de la graisse pendant que les cellules se chargent ainsi progressivement d'inclusions albuminoïdes. Comme chez les Mouches, il paraît y avoir utilisation de la graisse dans la synthèse de ces boules dites albuminoïdes et dont la nature complexe rappelle sans doute plutôt la composition chimique des substances vitellines.

Le corps gras des jeunes nymphes; dissociation des cellules.

Chez une larve qui vient de filer et dont la métamorphose commence, le processus précédent arrive à son apogée. Les cellules sont bourrées d'une manière extrêmement dense d'inclusions albuminoïdes d'aspect varié, et la graisse y est de moins en moins abondante (fig. 40, fond coloré uniquement à l'aurantia). Les cellules postérieures du corps gras interne et celles du corps gras externe arrivent progressivement au même stade. Et, dans le corps gras encore cohérent, gardant sa topographie originelle, toutes les

cellules aboutissent en somme à peu près au même état définitif, bourrées d'inclusions entre lesquelles se laminent les nappes du noyau.

Le principal phénomène à noter ensuite est la dissociation du corps gras, qui, comme les phénomènes précédents, progresse d'avant en arrière. Ce fait se produit au stade désigné quelquefois sous le nom de *pronymphe*, où, sous la peau larvaire qui commence à se détacher, les appendices imaginaires bourgeonnent déjà d'une façon assez nettement perceptible et où commence à se sécréter la future cuticule nymphale. Peu à peu toutes les cellules perdent leurs adhérences mutuelles et s'arrondissent en devenant libres et flottantes dans le sang. D'après ce que nous venons de dire, du stade ultime commun, bourré de globules albuminoïdes, auquel sont arrivées toutes les cellules grasses, il n'y a plus moyen de distinguer maintenant, au milieu de tous ces éléments flottants et semblables, ceux qui représentent l'ancien corps gras externe ou au contraire l'ancien corps gras profond. Aux cellules grasses proprement dites se mélangent naturellement aussi tous les autres éléments libérés en même temps qu'elles; cellules à urates, gros œnocytes larvaires et, enfin, une nouvelle catégorie dont nous aurons plus tard à élucider l'origine, une véritable invasion de petits œnocytes imaginaires. La formation de granules albuminoïdes continue peut-être encore tout d'abord; mais bientôt c'est plutôt leur digestion qui paraît se produire. Pour beaucoup d'inclusions la substance fondamentale semble s'évanouir, se dissoudre après s'être creusée de vacuoles, et ne laisse subsister que les fins granules violacés. On voit d'autre part réapparaître dans les cellules de gros trous sphériques incolores, manifestement occupés par de volumineuses gouttelettes grasses, que les réactifs ont dissoutes (fig. 34) et qui proviennent peut-être de la digestion des albuminoïdes, par un processus inverse de celui qui a donné, chez la larve adulte, naissance à ces réserves. En même temps, le sang, qui était auparavant à peu près incolore dans les préparations, y apparaît au contraire maintenant comme un coagulum assez dense et nettement éosinophile (fig. 34, 35); il est manifestement chargé de substances albuminoïdes, provenant sans doute de la remise en circulation des réserves accumulées dans le corps gras, et qui vont être utilisées dans l'édification des organes imaginaires.

C'est un stade où le corps gras dissocié est particulièrement difficile à pénétrer par les réactifs et à débiter en coupes. Les insuccès fréquents de technique expliquent ici amplement les erreurs diverses d'interprétation qui ont pu être commises ; elles excuseront, je l'espère, les lacunes et les obscurités que j'ai dû me résoudre à laisser subsister encore.

Je ferai tout d'abord remarquer que cette dissociation du corps gras en éléments libres ne doit nullement être considérée en elle-même comme un processus d'histolyse au sens que nous avons convenu de donner à ce terme, c'est-à-dire comme un processus pathologique, annonçant la désagrégation finale du tissu. Chaque élément, séparé de ses voisins, continue à vivre pour son compte ; et les phénomènes que nous venons de rappeler, la digestion des réserves albuminoïdes et leur restitution sous forme soluble au liquide sanguin, semblent même indiquer que nous assistons à une des phases d'activité maxima de ces cellules ; leur libération même correspond peut-être à une meilleure condition de leur fonctionnement, toute leur surface d'échange avec le sang pouvant être simultanément utilisée.

Alors que, jusqu'à présent, toutes les cellules du corps gras ont en somme participé à une évolution commune, il va falloir au contraire distinguer maintenant plusieurs voies différentes sur lesquelles elles peuvent se trouver engagées.

Résorption précoce par phagocytose.

J'affirmerai tout d'abord, contrairement aux opinions de plusieurs auteurs rappelées plus haut, qu'un grand nombre de cellules grasses disparaissent, chez les jeunes nymphes, par un processus typique de phagocytose leucocytaire. Les figures de la planche IV en représentent quelques aspects.

Ainsi les deux figures 34 et 35 représentent deux coupes consécutives d'une même cellule grasse libérée, se trouvant au voisinage de la base d'insertion de la mandibule. Cette cellule, bourrée d'inclusions albuminoïdes diverses, était évidemment arrivée à cette phase de son évolution où, comme il vient d'être dit, la digestion de ces réserves commence et fait apparaître à nouveau de volumineuses gouttelettes grasses. Cette cellule nous présente

en outre le début manifeste d'une résorption phagocitaire. Alors que, d'une manière générale, sa membrane apparaît bien conservée, délimitant nettement sur tout son pourtour le territoire cytoplasmique du coagulum sanguin qui le baigne, on voit, du côté gauche, de nombreux leucocytes qui sont venus s'accoler à la surface de la cellule (fig. 34) et dont quelques-uns commencent même à contenir à leur intérieur des sphérules ponctuées, inclusions qui représentent manifestement des parcelles arrachées par phagocytose à la cellule grasse contiguë. La figure 35 montre même un phagocyte qui a déjà pénétré un peu plus profondément dans le territoire cellulaire et qui contient, lui aussi, une gouttelette albuminoïde. Un autre présente une grosse vacuole claire, que l'on doit, semble-t-il, interpréter sans aucun doute comme la place d'une goutte de graisse, arrachée également, telle quelle, à la cellule grasse. La situation particulière de cette cellule permet d'en repérer sans ambiguïté toutes les tranches successives, et l'on peut se rendre compte ainsi qu'elle est simultanément attaquée par plus d'une quarantaine de phagocytes.

On remarquera tout de suite, sur les figures dont il vient d'être question, l'allure particulière du noyau de la cellule grasse. Il a perdu l'aspect rameux, étoilé, qu'il avait auparavant (fig. 40), et, revenu sur lui-même, il a repris une forme vésiculeuse; mais son aspect est bien loin de celui qu'il avait, sous cette même forme, dans les larves jeunes; sa structure est profondément altérée. Il apparaît rempli d'un suc nucléaire pâle; sa chromatine, au lieu d'être pulvérisée en granules distincts, forme un réticulum lâche, à mailles délicates, où sont suspendus les nucléoles, et qui se condense à la périphérie en une membrane très colorable. Manifestement c'est le début de la dégénérescence chromatolytique.

La figure 37 montre un stade de dislocation notablement plus avancé. Une bonne partie du territoire cellulaire a déjà été morcelée et arrachée par les phagocytes; on voit ces derniers, dans le voisinage immédiat, bourrés d'inclusions albuminoïdes ou de gouttelettes grasses phagocytées, et transformés en « sphères de granules »; un lobe du noyau est déjà à nu, à la périphérie de ce qui reste de la cellule, et un leucocyte à jeun est accolé à sa surface.

La figure 38 représente, à la périphérie d'une cellule grasse, disloquée d'une manière analogue, un phagocyte fixé au moment même de l'ingestion. Deux gouttelettes albuminoïdes sont d'un côté encore extérieures au phagocyte, faisant partie intégrante du territoire restant de la cellule grasse, tandis que de l'autre côté elles sont déjà intérieures au phagocyte et s'avancent jusqu'au voisinage de son noyau. On remarquera l'allongement de ces inclusions, qui paraît indiquer une fluidité particulière et correspond sans doute aux actions mécaniques auxquelles elles sont soumises de la part du phagocyte. Il est assez vraisemblable que l'action des réactifs a pu modifier un peu les aspects du protoplasme vivant, et amener en particulier la rétraction d'avancées pseudopodiques que l'on s'attendrait à trouver dans cette région active du phagocyte. Mais, en tout cas, le processus d'englobement phagocytaire apparaît ici incontestable.

La figure 36 en montre à peu près la dernière étape; il ne reste guère plus de la cellule que son noyau en chromatolyse, au milieu d'un amas de sphères de granules qui vont se disperser en emportant les inclusions de la cellule et vont les digérer à leur intérieur. Enfin le noyau, dont la chromatolyse s'achève (fig. 39), sera lui-même bientôt attaqué par les phagocytes.

Il y a lieu de répéter ici la remarque que j'ai déjà faite à l'occasion de phénomènes analogues présentés par divers tissus des Muscides. Il faut bien prendre garde que, des coupes étant pratiquées à travers l'amas complexe de phagocytes et de débris qui marque l'emplacement d'une cellule grasse en voie d'atrophie, une même tranche a bien des chances pour ne pas contenir les noyaux de tous les phagocytes qu'elle intéresse. Il faut ne pas perdre de vue cette remarque, afin de ne pas être tenté de prendre une sphère de granules dont on ne voit pas le noyau (fig. 37, *ph*) pour un fragment spontanément détaché par une dégénérescence propre de la cellule. Assurément le repérage précis et le contrôle ne sont pas toujours aisément réalisables, et il y a peut-être bien dans certains cas des lambeaux détachés du territoire encore cohérent de la cellule grasse, et flottant dans le sang à quelque distance sans être encore phagocytés (fig. 37). Mais on doit bien comprendre que l'englobement ne peut pas être à la fois total et

simultané; du moment que les phagocytes arrachent une partie de la cellule, ils en laissent par là même forcément une autre partie en dehors d'eux. Et des aspects comme celui de la figure 37 semblent montrer, au contraire, que le territoire, même morcelé, de la cellule grasse conserve encore dans ses parties une certaine cohésion et qu'il n'y a pas, comme on a voulu dire, une diffluence spontanée de cette cellule.

Un autre point mériterait d'être examiné avec soin : Quel est le moment précis où débute la chromatolyse du noyau? Est-ce un phénomène spontané, qui désigne à l'avance les cellules qui vont être phagocytées; ou bien, au contraire, n'est-ce là que la marque d'une altération consécutive à l'attaque périphérique des phagocytes? Chez les Mouches, Mercier (1906) a conclu dans le sens de la première alternative; je me suis (1910) déclaré au contraire pour la seconde, de même que dans mon travail antérieur sur les Fourmis (1902).

Je ne saurais donner ici à cet égard une conclusion ferme. J'ai représenté (fig. 34, 35) les stades les plus précoces que j'aie rencontrés; et le processus de chromatolyse est déjà nettement installé à un moment où la phagocytose est également à ses débuts. C'est donc certainement un phénomène très précoce. Et, lorsqu'une cellule grasse est bien isolée dans le sang, elle ne présente pas, m'a-t-il semblé, un noyau clair et vésiculeux sans être en même temps, en quelque point de sa surface, atteinte par des phagocytes commençant leur œuvre de destruction.

Mais cette situation isolée, permettant des observations précises, est exceptionnelle. Généralement, dans presque toute la cavité du corps de l'Insecte, les cellules, bien que libres, sont agglomérées avec une densité extrême, avec des leucocytes, des sphères de granules, des œnocytes, etc., diversement intercalés. On trouve bien alors, en certains points, de nombreuses cellules qui, côte à côte et comme par épidémies, présentent des noyaux vésiculeux en chromatolyse. Mais ce sont précisément ces régions qui, à ce moment de la nymphose, présentent le plus d'obstacles à la technique. Je n'ai pu réussir jusqu'ici à obtenir des coupes suffisamment réussies et sériees sans lacunes, pour me permettre d'affirmer si, oui ou non, ces nappes en chromatolyse sont indemnes de toute attaque phagocytaire.

Peut-être y a-t-il en certaines régions un début de dégénérescence spontanée; mais, en tout cas, ce sont les phagocytes qui disloquent véritablement les cellules, englobent et digèrent les inclusions qu'ils leur ont arrachées. Et je crois que, seule une technique insuffisante a pu suggérer à certains auteurs une diffluecence complète des cellules grasses, qui mettrait leurs globules directement en suspension dans le sang. Je pense avoir à peine à rappeler ici pour mémoire l'opinion de Koschevnikov, d'après laquelle cette période de diffluecence et de brassage serait suivie d'une nouvelle période d'organisation, où les débris se reconstitueraient en cellules grasses imaginales.

Le corps gras imaginal.

Il est incontestable, en effet, pendant que certaines cellules subissent une dégénérescence chromatolytique et sont désagrégées par les phagocytes, que d'autres, au contraire, mêlées aux premières, ou dans leur voisinage immédiat, conservent leur aspect typique, avec leur noyau étoilé, en nappes laminées entre les granules de réserve. Ces cellules conservent pendant toute la nymphose leur individualité; et ce sont elles qui, sans avoir besoin de se reconstituer (par un processus qui irait à l'encontre de toutes nos idées modernes), reprennent simplement plus de solidité chez les nymphes âgées et s'y observent plus aisément intactes, même dans des préparations faites sans précautions spéciales. C'est à ces cellules persistantes que s'applique avec justesse l'opinion de Berlese; et, conformément à ce qu'il a décrit chez de nombreux Insectes, le corps gras imaginal est ainsi constitué par *une partie* ⁽¹⁾ du corps gras larvaire.

Les cellules qui persistent continuent alors à présenter, pendant la fin de la nymphose, les phénomènes de digestion de leurs réserves, que nous avons déjà signalés chez les jeunes nymphes, à propos des cellules phagocytées (p. 38); c'est-à-dire que, par un processus, semble-t-il, inverse de celui qui, à la fin de la vie larvaire, a accumulé en elles des globules albu-

(1) Berlese dit au contraire la totalité.

minoïdes et fait disparaître la graisse, maintenant, au contraire, les globules albuminoïdes vont progressivement disparaître à leur tour, en faisant place de nouveau à une proportion croissante de graisse.

Quant au noyau des cellules persistantes, il ne prend jamais l'état vésiculeux des cellules qui dégénèrent et sont phagocytées; il reste, au contraire, tout d'abord étoilé comme chez la larve adulte ou la jeune nymphe. Puis, au fur et à mesure que la digestion des réserves albuminoïdes s'accomplit et que de nouveau la graisse s'accumule, il prend un nouvel aspect spécial, analogue à celui que j'ai signalé au même moment chez les Fourmis. Sans perdre son aspect polymorphe, il atténue cependant ses pointes épineuses extrêmes, ses ramifications se terminent par des lobes plus arrondis; il prend plutôt dans son ensemble une allure bourgeonnante; parfois de petits lobes périphériques s'écartent en ne tenant plus au reste du noyau que par un filament très mince, qui peut même s'effiler jusqu'à la rupture; en un mot, le noyau se distribue d'une manière plus dispersée dans tout le corps cellulaire. Si donc, au point de vue des inclusions, on revient, comme au début de la vie larvaire, au stade de cellules grasses proprement dites, le noyau cependant ne retourne pas en arrière à l'aspect simple et globuleux de son état jeune, indifférencié; l'aspect étoilé nymphal n'a été, semble-t-il, que la transition vers la forme bourgeonnante de l'état imaginal définitif.

Il y a d'ailleurs lieu de distinguer entre les diverses régions du corps, au point de vue de la rapidité du processus de réorganisation du tissu adipeux imaginal. Étant données les différences qui peuvent, à cet égard, exister entre les deux sexes d'une même espèce, comme je l'ai montré pour les Fourmis, il n'est pas inutile de spécifier ici que j'ai eu exclusivement à ma disposition des nymphes âgées de mâles et que c'est par suite à ce sexe seul que se rapportent en toute rigueur les indications qui vont suivre. Les phénomènes sont sans doute très analogues pour le sexe femelle; mais leur extension dans le corps ou leur progression dans le temps peuvent peut-être présenter des différences appréciables.

Dans le thorax, où se développent rapidement des organes volumineux, comme les masses énormes des muscles du vol, une grande partie des cellules larvaires a dû disparaître phagocytée d'une façon précoce; et le

tissu imaginal reconstitué se réduit à quelques nappes assez restreintes, dans les régions périphériques, au voisinage immédiat des téguments (fig. 25). Les cellules s'agglomèrent en groupes d'aspect syncytial, où les limites cellulaires ne sont pas toujours bien nettes, où la résorption des albuminoïdes est précoce et arrive à être à peu près complète dès le moment de l'éclosion. Dans ces nappes, on ne rencontre que des cellules grasses proprement dites.

Dans l'abdomen, au contraire, la résorption des inclusions albuminoïdes est moins précoce ou, pour être plus exact, se termine plus tardivement. Dans une nymphe sur le point d'éclore, il reste encore à côté d'une majorité de grosses gouttes grasses, une proportion notable de sphérules albuminoïdes (fig. 29).

Il faut aussi noter, dans l'abdomen des *Polistes*, une autre particularité topographique. Dans les régions les plus profondes de la cavité abdominale, les cellules larvaires persistant entre les viscères, et qui se réagglomèrent mutuellement en tissu adipeux imaginal, s'associent en même temps avec les anciennes cellules à urates qui, elles aussi, ont survécu et se sont souvent réunies en petits groupes de trois ou quatre cellules, à noyaux de plus en plus étoilés et rameux (fig. 29). Quant aux œnocytes larvaires, ils ont disparu à la fin de la nymphose, et ce sont de petits œnocytes imaginaires qui les remplacent. Mais, contrairement à ce qui avait lieu chez la larve, où les gros œnocytes étaient, comme les cellules à urates, intercalés dans le corps gras profond, c'est, chez l'imago, au milieu du corps gras reconstitué le plus externe que se trouvent semés les œnocytes imaginaires (fig. 30).

Ainsi, comme chez la larve, il y a chez l'imago des *Polistes* un corps gras externe et un corps gras profond. En tant qu'éléments fondamentaux, cellules grasses proprement dites, ces tissus sont formés l'un et l'autre d'éléments larvaires persistants, libérés d'abord, puis reconstitués en nappes cohérentes. Entre les corps gras profonds larvaire et imaginal, il y a un autre élément commun, les cellules à urates; mais les œnocytes, caractéristiques du corps gras larvaire profond, ont au contraire disparu. Et c'est maintenant dans le corps gras externe que se trouvent, en opposition avec

ce qui se passe chez la larve, les œnocytes imaginaires qui, s'ils remplacent sans doute physiologiquement les œnocytes larvaires, n'ont, comme nous le verrons, aucun rapport génétique avec eux.

A titre de comparaison, je donne en outre quelques figures relatives à d'autres Vespides. Les figures 26 et 27 sont empruntées à l'abdomen d'une nymphe mâle, déjà assez âgée, de *Vespa crabro* L; les téguments imaginaires sont déjà bien colorés. Dans les régions les plus externes du corps gras (fig. 27), la résorption des albuminoïdes et la formation de la graisse sont déjà assez avancées. Les cellules situées plus profondément sont encore à une phase antérieure (fig. 26); les grosses gouttes de graisse y sont relativement moins nombreuses, et les cellules contiennent encore une grande quantité de granules albuminoïdes, creusés de vacuoles claires, qui indiquent leur résorption prochaine. Les noyaux prennent déjà l'état imaginal, avec membrane chromatique bien distincte et aspect de boyaux bourgeonnants.

La figure 28 est empruntée également à l'abdomen d'une nymphe mâle de *V. crabro*, mais sur le point d'éclore. Les albuminoïdes sont presque totalement résorbés et les cellules ne contiennent plus que de la graisse, tantôt en grosses boules, qui donnent dans les préparations l'impression de grands trous sphériques, tantôt en minimes gouttelettes laissant persister entre elles des mailles d'un protoplasme assez abondant.

Les figures 31 et 32 sont relatives à une *Vespa germanica* Fabr. prise en liberté à l'extérieur. Le corps gras abdominal s'y présente à l'état franchement imaginal. Les cellules ne contiennent que de la graisse uniformément répartie dans un réseau cytoplasmique assez régulier. En certaines régions surtout (fig. 31), les noyaux ont un aspect bourgeonnant tout à fait caractéristique.

Chez les représentants du genre *Vespa*, les œnocytes imaginaires m'ont paru répandus indistinctement dans tout le corps gras imaginal, sans que l'on pût distinguer à cet égard les nappes profondes des nappes périphériques. Il serait intéressant, si ces faits se confirment et se généralisent, de trouver ainsi un caractère histologique distinguant l'un de l'autre les genres *Vespa* et *Polistes*.

Résorption tardive de cellules grasses.

Nous avons vu dans ce qui précède deux évolutions bien différentes qui peuvent affecter des cellules primitivement identiques : ou bien une destruction brutale par phagocytose chez la jeune nymphe, ou bien, au contraire, une persistance définitive jusque chez l'imago. Il peut encore y avoir pour ces cellules une troisième alternative, qui participe en quelque sorte des deux premières.

Il ne faudrait pas croire en effet que les cellules qui, dans la nymphe d'un certain âge, résorbent leurs inclusions et reprennent plus de solidité sont appelées à persister toutes définitivement dans le corps gras imaginal; bien au contraire, un grand nombre d'entre elles disparaîtront à leur tour, à un moment plus ou moins tardif, précédant de peu l'éclosion imaginale et sans doute même au cours de la vie imaginale.

Ce qui caractérise essentiellement ces cellules et permet, dès un certain moment, d'annoncer à coup sûr leur atrophie plus ou moins prochaine, c'est que, au lieu de s'associer avec leurs voisines pour constituer les nappes du corps adipeux imaginal, elles restent, au contraire, d'une manière définitive, libres et flottantes dans le sang.

La figure 23, empruntée au thorax d'une nymphe prête à éclore, a été dessinée à un grossissement relativement faible, de manière à donner l'aspect d'ensemble d'une région assez étendue; on y voit, accolée à une vésicule trachéenne sous-tégumentaire, une nappe reconstituée de tissu imaginal, dont il a déjà été question; et en situation plus profonde, au milieu de fibres musculaires rencontrées par la coupe d'une façon plus ou moins oblique, on voit un grand nombre de cellules grasses libres et paraissant à un stade beaucoup moins avancé de la digestion de leurs réserves albuminoïdes. Ce sont ces cellules qui vont disparaître, et comme leur atrophie n'est pas absolument simultanée pour elles toutes, il est facile, en parcourant les préparations, de rencontrer toutes les phases du phénomène. Les figures 44-48 de la planche IV en détaillent quelques aspects en couleurs.

Si ces cellules restent isolées et trahissent par là une certaine incapacité

vis-à-vis de leurs voisines qui se réassocient en nappes cohérentes, en revanche elles ne présentent dans leur aspect même aucun indice de dégénérescence. Elles continuent au contraire à fonctionner, chacune pour leur compte, d'une façon absolument normale, digérant progressivement leurs réserves albuminoïdes. Mais ici encore se présente, dans cette activité physiologique, une différence avec les cellules qui arriveront jusqu'à l'imago : chez ces dernières, nous avons vu la graisse se substituer progressivement aux albuminoïdes, de sorte que la cellule garde approximativement sa forme générale et son volume primitif. Au contraire, les cellules restées libres dont nous nous occupons en ce moment aboutissent à une digestion plus complète et plus définitive de leurs inclusions ; et si la graisse y apparaît, c'est d'une manière transitoire, toutes les réserves étant progressivement dissoutes et remises en circulation dans le sang. De sorte que progressivement la cellule diminue de volume et ne représente bientôt plus qu'une fraction infime de son volume primitif (fig. 42, 43) : de près de 100 μ son diamètre tombe à 15 ou 20 μ , ou même moins ; on se rend compte de cette énorme réduction en songeant qu'une cellule normale, dessinée au même grossissement que les figures 41-48, aurait un diamètre de plus de 10 centimètres.

C'est seulement lorsque la cellule a achevé, par son activité propre, la résorption de ses réserves, que le noyau commence à se déformer en un boyau irrégulier (fig. 41) qui souvent s'accôle à la membrane cellulaire (fig. 44), puisqu'il présente des aspects de chromatolyse (fig. 45) et que ce qui reste de la cellule grasse se disloque enfin en débris (fig. 46) qui seront englobés par les phagocytes.

Entre les puissantes masses des muscles du vol, des cellules grasses se trouvent prises également, et disparaissent par le même processus, à cela près que, par suite de la compression qu'elles supportent, elles s'aplatissent et s'allongent (fig. 47, 48) au lieu de conserver comme les précédentes des formes globuleuses. J'ai déjà signalé ce fait chez les Fourmis.

Enfin, on retrouve aussi ce même processus dans l'abdomen. La figure 18 montre, par exemple, une cellule abdominale restée libre, qui a presque achevé la digestion et la restitution de ses réserves, mais dont l'aspect est

encore parfaitement sain. La figure 33 montre, au contraire, une cellule semblable frappée de chromatolyse et que deux leucocytes s'apprêtent à englober.

On remarquera l'analogie étroite de ce processus avec celui que j'ai décrit chez les Muscides et qui finit, chez ces Insectes, par amener la disparition totale du corps gras larvaire. La seule différence est ici l'arrivée relativement tardive des phagocytes, tandis que, chez les Mouches, ils s'installent d'avance en follicule à la périphérie de la cellule grasse dès le stade de résorption des réserves.

Résumé.

En résumé, chez les Guêpes comme chez les Mouches ou surtout comme chez les Fourmis, les éléments du corps gras sont susceptibles, après une évolution larvaire commune, de diverger ensuite vers trois évolutions distinctes. Certaines cellules sont d'une manière précoce détruites par les phagocytes, alors qu'elles étaient encore bourrées de réserves diverses; et c'est alors aux phagocytes, transformés en sphères de granules, qu'est dévolue la digestion de ces réserves accumulées. D'autres, plus résistantes, persistent jusqu'aux derniers temps de la nymphose avant de dégénérer, et c'est par leur activité propre qu'elles redissolvent et remettent en circulation les réserves qu'elles avaient d'abord accumulées. D'autres, enfin, se réassocient en tissu cohérent, constituant le corps gras définitif de l'imago, et elles se chargent à nouveau de graisse au fur et à mesure qu'elles digèrent leurs réserves albuminoïdes.

Si l'on cherche à démêler quelles peuvent être les causes qui orientent une cellule donnée vers telle ou telle de ces voies distinctes, on ne distingue guère à pouvoir faire intervenir que la place topographique de la cellule dans l'organe imaginal en voie de constitution. Il est fort remarquable de voir que c'est en des points déterminés, toujours les mêmes, que se reconstituent des nappes imaginaires, tandis que dans d'autres les cellules grasses sont résorbées; et que, par conséquent, la place occupée par une

cellule dans un organisme peut suffire à faire que cette cellule soit traitée par cet organisme comme un élément qui lui est devenu étranger et dont ses phagocytes le débarrassent comme tel. Il ne semble guère que l'on puisse, pour le moment, essayer de pénétrer plus avant dans l'intimité de ce mécanisme. Et si l'on songe à la libération des cellules grasses au début de la nymphose, au brassage qu'elles ont dû subir, à la multiplicité des causes infimes qui ont pu déplacer chaque cellule larvaire jusqu'à la position qu'elle va occuper dans la nymphe, il semble presque que l'on puisse qualifier de hasard le déterminisme inconnu qui fixe leur évolution individuelle.

OENOCYTES.

Mon intention n'est pas de traiter complètement ici la question des œnocytes, mais surtout de donner un aperçu de l'origine et des caractères des œnocytes imaginaires, afin de débayer ainsi par avance le terrain pour l'examen du difficile problème de la métamorphose des muscles. Les œnocytes, en effet, répandus à profusion dans la cavité du corps de la nymphe, migrants et se faufilant dans tous les organes, se rencontrent partout au milieu des tissus dont on suit la transformation. Il importe d'être bien prévenu de leurs caractères pour les reconnaître à coup sûr et ne pas être tenté de les interpréter comme faisant partie intégrante d'un tissu, qu'ils ne font au contraire que traverser, au hasard de leurs pérégrinations. De graves erreurs ont été commises, surtout à propos des muscles, par suite de pareilles confusions. Cette étude préliminaire nous permettra de les éviter.

Les œnocytes larvaires.

J'ai déjà eu occasion de dire un mot des œnocytes larvaires (pp. 33, 34). Alors que, chez beaucoup de larves d'insectes, ces cellules sont groupées, par petits amas métamériques, au voisinage des stigmates, immédiatement sous l'hypoderme des segments abdominaux, chez les larves de *Polistes*, au contraire, on les rencontre disséminées au milieu des éléments du corps gras profond (fig. 10, 11, 15, 16).

Au début de la nymphose, ils se libèrent comme ces derniers et flottent avec eux dans le sang. Plus tard ils disparaissent complètement, ainsi qu'Anglas l'a déjà signalé (1902, p. 110). Ce n'est point là d'ailleurs un fait qui soit exclusivement spécial aux Vespides, car un certain nombre de mémoires récents l'indiquent aussi chez d'autres Insectes. Des renseignements bibliographiques assez détaillés se trouvant dans les travaux de

Rössig (1904) et de Weissenberg (1907), je me bornerai à rappeler que Koschewnikow (1900), chez l'Abeille, a indiqué déjà la disparition des œnocytes larvaires; Rössig (1904, p. 56, fig. 36, 37, 39) l'a étudiée d'une manière plus précise chez divers Cynipides, en particulier *Dryophanta dirisa* Htg. et *Cynips kollarii* Htg., et Weissenberg (1907, pl. XVIII, fig. 4, 5) chez un Chalcidien *Torymus nigricornis* Boh. C'est aussi ce qui paraît se passer chez une Fourmi, le *Lasius flavus* étudié par Karawaïew (1898), où les « cellules glandulaires » de l'auteur sont certainement des œnocytes larvaires.

Ces auteurs sont généralement d'accord pour admettre que cette disparition des œnocytes larvaires a lieu par dégénérescence spontanée, avec chromatolyse du noyau et dissolution progressive dans le liquide sanguin, sans participation des phagocytes. Anglas (1902, p. 444) admet tout au plus un rôle des plus minimes de ces éléments : « A ce moment il n'est » pas rare — sans que ce soit absolument général — que quelques leuco- » cytes se trouvent dans le voisinage de l'œnocyte, ou même qu'ils prennent » contact avec lui. Mais l'altération de l'œnocyte est primitive, et l'inter- » vention leucocytaire est toujours des plus restreintes. La disparition » de l'œnocyte, après ce stade, est extrêmement rapide et ne saurait être » attribuée à la phagocytose. Il est cependant vraisemblable que de minus- » cules débris de l'organite, en voie de dissolution et d'histolyse, sont » utilisés par les leucocytes ».

Il y aurait sans doute à reprendre la question sur ce point, car, pour d'autres tissus, les glandes de la soie par exemple, où le même auteur décrit aussi une simple résorption par dissolution, la dégénérescence spontanée et la chromatolyse ne constituent, en réalité, ainsi que j'ai pu m'en rendre compte, que la première étape de l'atrophie, et elles sont suivies par un englobement phagocytaire; les phénomènes sont analogues à ceux que l'on observe dans l'intestin antérieur et l'intestin postérieur des *Calliphora*; chez les Mouches, d'ailleurs, les œnocytes larvaires disparaissent aussi par phagocytose.

Malheureusement, en ce qui concerne les œnocytes larvaires des *Polistes*, le matériel que j'ai eu à ma disposition ne m'a pas permis de suivre com-

plètement leur résorption. Je laisserai donc ce point de côté, et je retiendrai seulement que, chez les Guêpes, les œnocytes larvaires ne prennent aucune part à la formation d'œnocytes imaginaux, comme cela a lieu chez d'autres Insectes, comme la Fourmi rousse (Ch. Pérez, 1902) ou la Galéruque de l'Orme (Poyarkoff, 1910).

Les œnocytes imaginaux; leur origine hypodermique.

Les œnocytes imaginaux naissent dans la jeune nymphe d'une manière indépendante, par une sorte de foisonnement de l'hypoderme abdominal.

La figure 19 montre, à un faible grossissement, dans une larve adulte prête à filer, la région périphérique dorsale du quatrième segment abdominal; et une disposition tout analogue se reproduit métamériquement aux segments voisins. On voit, vers le milieu du segment, l'hypoderme larvaire s'épaissir en un massif lenticulaire, où les noyaux plus petits se pressent à rangs serrés : c'est là un véritable histoblaste hypodermique; et immédiatement au-dessous de lui, dans la cavité générale, se trouve un petit essaim de cellules mésenchymateuses, que leur histoire ultérieure fait reconnaître pour des myoblastes imaginaux. Plus profondément, entre la peau et les muscles, s'intercale une nappe de tissu adipeux périphérique.

Examinons en détail la limite d'un pareil histoblaste hypodermique (fig. 20, 49). Nous y voyons l'hypoderme foisonner par une sorte de processus de délamination. Les mitoses, qui ne sont pas rares (fig. 49), au lieu d'avoir leur axe disposé tangentiellement, ce qui correspondrait à une augmentation de la surface tégumentaire, l'ont généralement orienté en direction normale, ce qui correspond au contraire à une stratification des cellules. Mais l'hypoderme proprement dit conserve cependant l'aspect d'un épithélium unisérié, et les cellules les plus profondes, qui résultent de ces divisions, se séparent au contraire, et, soulevant la basale qui continue cependant à les recouvrir, elles émigrent vers le massif myoblastique. Leur taille, qui correspond à celle des cellules hypodermiques et ne tarde même pas à s'accroître légèrement, les fait d'ailleurs nettement distinguer des

petits myoblastes. Leur cytoplasme est, au moins au début, assez chromophile comme celui de l'hypoderme et ne fournirait pas de caractères différentiels. Mais aussitôt que ces cellules se sont un peu libérées des pressions du voisinage, elles perdent tout à fait l'allure épithéliale; elles se moulent irrégulièrement les unes sur les autres, devenant dans l'ensemble isodiamétriques, et leur noyau prend la forme sphérique; la chromatine, condensée en granules relativement gros, leur donne, dès à présent, un aspect bien caractéristique.

La figure 50 montre la région correspondante à un stade un peu plus avancé, dans une larve qui vient de filer son opercule. On voit combien le foisonnement de l'hypoderme a progressé, formant tout un massif de nombreuses cellules encore agglomérées, mais soulevant cependant déjà fortement la basale. Ce sont là les œnocytes imaginaires qui ne vont pas tarder à se libérer de cette enveloppe qui les coiffe et à se répandre dans la cavité du corps.

Chez une jeune nymphe toute blanche (fig. 51), cette émigration centripète a déjà commencé; mais la formation de nouveaux œnocytes ne s'est pas arrêtée pour cela; au contraire, elle paraît s'être généralisée, en s'étendant à de plus grands espaces de l'hypoderme abdominal. Des coupes transversales montrent, sur presque toute l'étendue des côtés du corps, des caryocinèses de délamination, des nids de quelques cellules boursoufflant inférieurement la basale, enfin des massifs plus importants, qui ne vont pas tarder à se disperser (fig. 51). Il me paraît que c'est essentiellement au niveau de l'hypoderme même que se localise la prolifération, et que, s'il y a ultérieurement une multiplication secondaire, par division directe, des œnocytes émigrés, ce processus est tout à fait restreint, comme le montre la rareté des cas où l'on peut observer des œnocytes binucléés.

En s'écartant de l'hypoderme vers la profondeur de la cavité du corps, les œnocytes imaginaires restent tout d'abord groupés en massifs assez compacts (fig. 52). Plus tard seulement ils se dispersent, mais restent cependant accumulés, avec une densité particulière, dans les régions périphériques, là où, tout à la fin de la nymphose, ils se fixeront au milieu des nappes reconstituées du corps gras externe. Peu à peu leur cytoplasme

devient plus éosinophile, sans atteindre toutefois au rose franc des œnocytes larvaires, qui n'ont pas encore disparu. Très fréquemment ils présentent des vacuoles périphériques; pour la commodité du dessin, je n'ai point en général représenté ces vacuoles, qui n'avaient pas d'intérêt particulier au point de vue des processus étudiés. La figure 66 suffit à en donner une idée.

Cette formation d'œnocytes imaginaires aux dépens de l'hypoderme correspond très exactement à des faits déjà observés par d'autres auteurs.

Ainsi Karawaiew (1898) signale et figure chez le *Lasius flavus* des « cellules subhypodermiques » (pp. 415-418, pl. IX, fig. 4-5) qui lui paraissent assez énigmatiques et qu'il interprète comme des cellules mésodermiques venues s'accoler à l'hypoderme et grossissant à ses dépens. Il est bien vraisemblable, comme Koschewnikow le fait remarquer, qu'il s'agit, au contraire, d'éléments nés de l'hypoderme et émigrant en dehors de lui, à savoir des œnocytes imaginaires.

Koschewnikow (1900), pour l'Abeille, affirme nettement l'origine hypodermique des œnocytes imaginaires : « Je possède des séries de coupes, » montrant avec une parfaite évidence la formation d'œnocytes imaginaires » dans l'hypoderme. On voit des cellules, cinq fois plus petites que les » œnocytes larvaires, flotter librement dans le liquide sanguin, entre les » sphérules des cellules grasses disloquées. Une comparaison de ces cellules » avec celles que nous voyons dans des nymphes un peu plus âgées (où » du pigment jaune est déjà déposé dans la chitine), et qui ont déjà pris, » dans le corps gras imaginal néoformé, la situation caractéristique des » œnocytes imaginaires, nous permet de les identifier à ces derniers. Ainsi » donc, avant de voir les œnocytes à leur place définitive dans le corps » gras, nous les trouvons libres dans la cavité du corps. Et au stade pré- » cédemment cité (jeunes nymphes blanches), on voit des cellules identiques » en union étroites avec les cellules hypodermiques, certaines d'entre elles » paraissant comme accolées à l'hypoderme... Mon avis est que ces » cellules... n'émigrent point de la cavité générale dans l'hypoderme, » mais, au contraire, de l'hypoderme dans la cavité générale et constituent » les œnocytes imaginaires » (pp. 346-347).

Et plus loin (p. 348) : « Le fait est hors de doute que les œnocytes » imaginaires ne se forment que pendant le stade nymphal et qu'ils n'ont » aucun rapport avec les œnocytes larvaires ».

Rössig (1904), chez les Cynipides, et particulièrement chez *Rhodites rosæ* L., observe aussi la naissance d'œnocytes imaginaires par divisions caryocinétiques de l'hypoderme à la face ventrale des segments abdominaux. « Retenus par une fine membrane, ils sont appendus à l'hypoderme » comme de petits sacs, rappelant tout à fait une portion des ébauches » stigmatiques en voie d'invagination. Plus tard la membrane du petit sac » se rompt, et les œnocytes se répandent dans la cavité du corps, où ils » apparaissent solidement encastrés dans les cellules grasses » (p. 59). N'est-ce pas là une description qui correspond tout à fait à la figure 50 que j'ai donnée pour le *Polistes*?

Enfin Weissenberg (1907) a consacré une étude détaillée aux œnocytes du *Torymus nigricornis* Boh. et a très bien reconnu, en distribution métamérique sur les segments abdominaux, les histoblastes hypodermiques, avec les myoblastes sous-jacents et les nids de prolifération, véritables « disques imaginaires d'œnocytes » (p. 263). Ces nids sont placés dans les histoblastes dorsaux, en arrière des stigmates abdominaux, c'est-à-dire à la place même que les travaux des embryogénistes désignent comme lieu d'élection pour la naissance première des œnocytes.

Cette revue suffit à montrer que les œnocytes imaginaires peuvent naître par un processus identique chez des types de groupes assez différents parmi les Hyménoptères, et cela, que les œnocytes larvaires soient localisés en groupes métamériques (Formicides, Cynipides) ou déjà répartis au contraire au milieu du corps gras (Vespides, Apides, Chalcidiens). Et, d'un autre côté, la comparaison des résultats (interprétés) de Karawaiew sur le *Lasius flavus* avec les miens propres sur la *Formica rufa* paraît indiquer que des processus différents peuvent se rencontrer dans des formes très voisines. Au reste, il ne faut pas s'exagérer l'écart entre les deux modes d'origine des œnocytes imaginaires chez les différents Insectes. Dans un cas (*Formica rufa*, *Galerucella luteola*), il y a, en une seule fois, séparation à partir de l'hypoderme embryonnaire d'un petit nombre d'individualités

cellulaires, qui fonctionnent d'abord comme œnocytes larvaires, puis se fragmentent au moment de la nymphose pour donner les œnocytes imaginaires. Dans l'autre cas (exemples rappelés plus haut) ⁽¹⁾, la poussée se fait en deux fois : une première émission se fait pendant l'embryogénèse et donne naissance aux œnocytes larvaires, qui peuvent rester groupés au voisinage de leurs points d'origine ou émigrer au contraire dans le corps gras ; puis une nouvelle émission nymphale donne les œnocytes imaginaires, aux dépens des mêmes points métamériques où l'ectoderme a, semble-t-il, gardé une spécialisation moins strictement tégumentaire et est encore capable de fournir ces cellules énigmatiques, glandes internes peut-être, dont le rôle est encore à trouver, mais dont l'existence est trop générale pour ne pas correspondre à une fonction de première importance pour les Insectes.

Rapports topographiques des œnocytes imaginaires.

Sans nous attarder davantage à cette question de morphologie, examinons les rapports que, dans leur migration en profondeur, les œnocytes imaginaires peuvent contracter avec les divers éléments du corps de la nymphe.

À partir du moment, en effet, où ces œnocytes ont commencé à se disperser, on peut les rencontrer au voisinage de tous les organes, et, grâce à leur plasticité ou même à leur amœboïsme véritable, ils se moulent sur toutes les cellules, et vis-à-vis de toutes on peut avoir à discuter leur rôle.

(1) Je laisse ici de côté le cas des Mouches, qui serait peut-être intermédiaire ; les œnocytes larvaires, métamériques, disparaissent pendant la nymphose, et les œnocytes imaginaires n'ont aucun rapport génétique avec eux. Ils proviennent de cellules embryonnaires, situées sous l'hypoderme des histoblastes, qui se différencient pendant la nymphose et émigrent dans le corps gras imaginal. Peut-être leur individualisation première est-elle contemporaine de celle des œnocytes larvaires, et restent-ils simplement en réserve pendant la vie larvaire. Ce point est encore à élucider d'une manière précise.

La figure 33 montre, par exemple, un amas d'œnoocytes imaginaires en contact avec un œnoocyte larvaire. Ce n'est là manifestement qu'un voisinage de hasard, et de pareils aspects ne peuvent faire croire à un bourgeonnement des petites cellules chromatiques à partir de la grosse cellule éosinophile.

On peut aussi rencontrer des œnoocytes imaginaires amenés par leurs pérégrinations au milieu des amas de débris et de sphères de granules, tels que ceux représentés figures 36 et 37, et qui marquent l'emplacement d'une cellule grasse en voie d'atrophie. Il m'a même paru que parfois des globules albuminoïdes empruntés à la cellule grasse se trouveraient à l'intérieur des œnoocytes; mais c'est là assurément un fait exceptionnel, et, d'une manière générale, ces éléments ne fonctionnent point comme phagocytes.

C'est surtout avec les muscles qu'il importe de préciser les rapports. La figure 22 montre les œnoocytes imaginaires arrivés, dans leur migration centripète, à la hauteur du corps gras externe, plus qu'à moitié chemin d'un muscle qui a conservé encore sa structure larvaire. Sur la figure 81, on les voit arrivés au voisinage encore plus immédiat d'un pareil muscle. L'interprétation ne donne prise ici à aucune ambiguïté.

Mais beaucoup de muscles subissent à ce moment des transformations variées, que nous examinerons au prochain chapitre, et les aspects peuvent être plus compliqués. La figure 32 montre, par exemple, en coupe transversale par rapport à la direction des muscles, des massifs compacts d'œnoocytes imaginaires au milieu desquels certains muscles en transformation sont presque noyés. Ici encore l'agglomération des œnoocytes, à peine émigrés à partir de leur lieu d'origine, les fait reconnaître sans le moindre doute. A un stade un peu plus avancé, où les œnoocytes sont plus éparpillés, on les rencontre encore, isolés ou par petits groupes, au contact de ces muscles; les figures 23 et 24 en donnent deux aspects, en coupe longitudinale, et il est intéressant de comparer ces deux figures pour ne pas se laisser aller à une interprétation hâtive. La figure 24 est la plus immédiatement compréhensible: un petit massif d'œnoocytes déprime la masse plastique du muscle en métamorphose, et s'y loge dans une sorte de cuvette. Que l'on imagine une coupe, également longitudinale, mais perpendiculaire au plan de la

figure précédente, et passant un peu au-dessous des bords de la dépression : on aura précisément un aspect tel que celui de la figure 23. Un examen superficiel pourrait faire croire que les œnocytes sont vraiment intérieurs au muscle, et qu'ils proviennent là d'une transformation sur place de l'élément contractile, alors qu'en fait ils sont extérieurs, dans un simple diverticule de la cavité du corps, où le sang circule avec ses globules. Et autant le cytoplasme des œnocytes tranche par sa couleur sur le myoplasme voisin, autant leurs noyaux sont différents des noyaux musculaires que l'on peut trouver dans le voisinage (fig. 24). La figure 54, dessinée à un plus fort grossissement, permet encore mieux cette comparaison décisive. Il s'agit donc là encore d'un voisinage tout fortuit, sans signification spéciale; et des aspects analogues peuvent se rencontrer encore dans des muscles arrivés déjà à un stade plus avancé de leur transformation (fig. 77). Jamais on ne rencontre aucun indice permettant de croire que des éléments analogues aux œnocytes pourraient prendre naissance aux dépens d'une partie du muscle.

Enfin il y a des muscles qui perdent complètement, comme nous le verrons, leur différenciation larvaire, dégénèrent et sont totalement détruits. Eux aussi peuvent se trouver en contact intime avec les œnocytes. Ainsi la figure 83 montre la masse plastique, dérivée d'un muscle larvaire, où se trouvent encastrés deux œnocytes. Là encore, si le muscle est singulièrement altéré, ses noyaux persistent cependant reconnaissables, et rien n'autorise à croire que les œnocytes aient pris naissance dans le muscle. La figure 66 montre à un plus fort grossissement et en couleurs un cas de rapports analogues. Il est encore ici bien manifeste que les œnocytes sont venus du dehors immigrer dans une masse déformable, et que rien n'autorise à penser qu'ils soient nés sur place aux dépens du muscle.

De pareils exemples pourraient être multipliés à l'infini. A un examen attentif, on reconnaît toujours des œnocytes bien caractérisés, identiques à ceux que nous avons vu naître de l'hypoderme, et aucune raison ne se présente pour leur dénier cette origine. On devrait d'ailleurs, si leur origine musculaire qui a été invoquée était réelle, trouver des stades de transition entre le tissu disloqué et les œnocytes reconnaissables; or jamais

on ne constate rien de tel. Je crois donc pouvoir conclure avec certitude que, dans tous les cas, on se trouve simplement en présence d'un contact qui, si intime qu'il soit, peut être interprété comme fortuit : d'une part des œnocytes migrants circulent au hasard dans le sang, d'autre part des muscles dégénèrent ou se transforment par des phénomènes complexes dont nous allons essayer de déhrouiller le détail, mais ce sont là deux processus qui, s'ils se superposent parfois dans l'espace, sont en réalité morphologiquement et physiologiquement indépendants.

MUSCLES.

Historique.

Nous arrivons enfin au problème le plus controversé, celui de la métamorphose des muscles.

Les premiers travaux importants que nous ayons à signaler à propos des Hyménoptères, sont ceux de Karawaiew et de Terre.

Karawaiew (1898) signale dans les muscles d'une Fourmi, *Lasius flavus*, deux catégories de noyaux : des grands et des petits; l'aspect de ces derniers pourrait faire croire que ce sont des cellules mésodermiques immigrées dans le muscle; mais comme on les observe déjà chez des larves jeunes (*Formica ruginodis*), on doit conclure que ce sont bien des éléments intégrants du muscle, et l'auteur est ainsi amené à distinguer (p. 455) de gros myoblastes larvaires et de petits myoblastes qui méritent le nom d'imaginaux. Ce sont eux en effet qui, après s'être multipliés pendant la vie larvaire, et surtout au début de la nymphose, reconstitueront les muscles de l'Insecte parfait, tandis que les gros myoblastes, qui ont perdu d'une manière précoce leur faculté de multiplication, se sont bornés à grandir et à élaborer dans leur protoplasme la substance contractile larvaire. Et voici comment Karawaiew décrit (p. 459) le processus de métamorphose des muscles. Sur une coupe transversale, « nous voyons une foule de myo-
» blastes imaginaires qui pénètrent dans la substance contractile détruite
» de l'ancienne fibre et présentent par places un agencement en réseau;
» en général, la substance contractile a pris un caractère gélatineux, et c'est
» seulement dans les plus grands espaces laissés entre les myoblastes que
» ses restes moins détruits montrent un aspect fibreux et grenu (*körnig-
» faserig*). Manifestement les myoblastes imaginaires croissent et se mul-
» tiplient aux dépens de l'ancienne substance contractile, mais celle-ci ne

» paraît point, comme dans la phagocytose typique, être englobée dans les
 » cellules sous forme de particules solides (sarcolytes) puis digérée; les
 » substances nutritives sont absorbées de l'extérieur à l'état dissous. Je ne
 » crois pas non plus que la destruction de l'ancienne substance contractile,
 » ni la mort des myoblastes larvaires, résultent de l'activité vitale des myo-
 » blastes imaginaires; la mort des myoblastes larvaires est naturelle; elle
 » résulte de l'épuisement des forces vitales par un fonctionnement intensif.
 » La mort du vieux myoblaste entraîne la transformation chimique de sa
 » substance contractile, qui est utilisée par les myoblastes imaginaires.....
 » Quoique la vieille substance contractile disparaisse vraisemblablement
 » par suite de la mort des myoblastes larvaires, les myoblastes imaginaires
 » agissent cependant sur elle pour la modifier, car dans les figures données,
 » nous voyons les restes de la substance contractile beaucoup plus modifiés
 » dans le voisinage immédiat qu'à une certaine distance des myoblastes
 » imaginaires; dans le voisinage immédiat, ils ont pris un état gélatineux
 » homogène, tandis qu'un peu plus loin ils forment des boules irrégulières
 » fibro-grenues. D'après ce qui précède, nous pouvons désigner ce mode
 » de nutrition des myoblastes imaginaires comme une nécrophagie, au sens
 » de Podwissozky ».

Karawaiew se range, en somme, à peu près à l'opinion soutenue par
 Korotneff (1892) pour une *Tinea*, et par Rengel (1896) pour le *Tenebrio*
molitor.

C'est aussi l'opinion formulée par Terre (1899, p. 897) pour l'Abeille :
 « Chez des larves non operculées, les coupes montrent que les muscles
 » possèdent deux sortes de noyaux : les uns volumineux, plongés dans le
 » myoplasme, les autres, beaucoup plus petits, occupent une position
 » variable; parfois ils sont au voisinage du noyau, mais le plus souvent ils
 » sont superficiellement placés et allongés parallèlement au faisceau muscu-
 » laire. Il est difficile de décider si ces éléments sont entourés d'une couche
 » protoplasmique propre. Chez les larves en train de filer, les petits noyaux
 » sont bien plus nombreux et la substance contractile présente encore la
 » striation normale. Enfin, chez des larves ayant cessé de filer, la substance
 » contractile est complètement envahie par les petits noyaux qui ont quitté

» la périphérie du muscle, la striation n'est plus reconnaissable. A ce stade
 » on rencontre fréquemment des amibocytes accolés au sarcolemme. Le
 » traversent-ils? Jamais nous n'avons observé cette pénétration.

» Ulérieurement le muscle se disloque, s'émiette, sans toutefois perdre
 » sa forme générale; chacun des petits noyaux s'entoure d'une masse proto-
 » plasmique, et à leur contact la substance contractile semble disparaître
 » comme par digestion et absorption.

» Il y a donc eu multiplication des petits noyaux préexistants à l'état
 » larvaire, puis disparition de la substance contractile sans formation
 » préalable de sarcolytes ni englobement de ceux-ci par des éléments
 » migrants; il n'y a pas eu surtout formation de *Körnchenkugeln*. Pen-
 » dant ces transformations, les gros noyaux du muscle larvaire s'altèrent
 » et subissent la *chromatolyse* pour disparaître finalement.

» Quelle est l'origine des petits noyaux? On les trouve à un stade pré-
 » coce, où il ne saurait être question d'histolyse ni de métamorphose, mais
 » plutôt d'histogénèse. Des coupes pratiquées sur de jeunes larves venant
 » d'éclore montrent que ces petits noyaux existent déjà dans le muscle
 » encore en voie de formation. Ces éléments se divisent activement pendant
 » la période de filage, ainsi qu'en témoigne leur fréquente disposition par
 » paire; malheureusement nous n'avons jamais réussi à observer des
 » figures de division. Quant à leur destinée, après la destruction des tissus
 » larvaires, ils constituent des îlots dont la forme rappelle celle des muscles
 » dont ils dérivent.....; puis, à une époque plus ou moins reculée, ces
 » éléments s'allongent et reforment de la substance contractile..... Ce sont
 » des *myoblastes imaginaires* ».

Les résultats de Berlese (1899-1901) sont beaucoup moins précis, et
 ses interprétations souvent sujettes à caution. C'est ainsi qu'il admet chez
 le *Polistes* (pp. 384-385), dès les stades larvaires, une émigration de *sarco-*
cytes, c'est-à-dire de jeunes cellules musculaires, à partir des muscles
 thoraciques dorsaux; et ces éléments migrants, impossibles à distinguer,
 sous leur forme libre, des amœboocytes proprement dits, iraient s'installer au
 voisinage des histoblastes des pattes, et y deviendraient les myoblastes
 imaginaires de ces appendices. D'autre part, dans les derniers segments de

l'abdomen, et également dès les stades larvaires, des éléments issus des muscles dégénéreraient en tissu adipeux (p. 386). Les figures données (pl. XIII, fig. 227-236) correspondent mieux à la réalité et sont plus aisément compréhensibles; mais l'auteur a certainement commis des erreurs d'interprétation sur lesquelles nous aurons l'occasion de revenir.

Alors que les auteurs précédents décrivent un processus général et ne paraissent guère avoir eu la notion d'une diversité dans l'évolution des différents muscles (¹), Anglas (1900-1902) précise au contraire nettement plusieurs catégories de muscles, auxquelles correspondent des évolutions différentes. Il s'est adressé, comme matériel, aux Abeilles et surtout aux Guêpes. Peu d'Insectes sont, je crois, aussi défavorables que ces dernières, pour élucider le problème en question; les préparations, même les mieux réussies présentent des aspects si compliqués, que les difficultés d'interprétation sont extrêmes. Cette circonstance expliquera, je pense, suffisamment les erreurs que j'aurai à relever dans les travaux d'Anglas. Je m'attacherai surtout aux interprétations complétées ou corrigées de son plus récent mémoire (1902), où se perçoit nettement l'influence des travaux de Berlese.

Anglas distingue d'abord (1902, *a*, pp. 87-92) des muscles qui disparaissent totalement; ce sont les muscles dilatateurs du rectum, qui s'insèrent d'une part sur cet organe, d'autre part sur les téguments. La dégénérescence porte d'abord sur les noyaux qui présentent des aspects variés d'hypertrophie, de condensation de la chromatine, de division directe, puis se séparent de la substance contractile, simulant alors des cellules libres, homologues des *sarcocytes* ou des *caryocytes* de Berlese, mais qui ont seulement une existence transitoire; bientôt ils disparaissent. « Leur proto-
» plasme (ou caryoplasme?) s'est éclairci et a pris un aspect vacuolaire, le
» noyau central s'efface; peu à peu les contours s'estompent et, à un stade
» suivant, on ne trouve plus aucune trace de ces éléments. Leur résorption

¹ Karawaïew fait seulement allusion (p. 463) à un processus phagocytaire, restreint aux muscles de la région du pétiole et qu'il n'a pas étudié en détail; tous les autres muscles présentent, d'après lui, les mêmes phénomènes rappelés plus haut.

» s'est effectuée sans le concours de phagocytes, par une sorte de dissolution
» dans le liquide cavitaire » (p. 90).

« Assez longtemps après les noyaux, les fibres se modifient à leur tour ;
» leur striation devient moins nette, puis disparaît ; elles se découpent en
» tronçons de moindre longueur. En même temps leur diamètre, primiti-
» vement considérable, diminue comme à la suite d'une macération qui
» atteint aussi les noyaux encore accolés à ces fibres.... A un stade
» ultérieur, on ne retrouve rien de l'ancienne substance contractile, dissoute
» dans le liquide du corps » (p. 94).

Les muscles longitudinaux des derniers segments de l'abdomen présentent des faits analogues, mais avec une fragmentation plus accusée des noyaux, donnant naissance à de petits caryocytes qui ne sont pas plus grands que les globules du sang.

Dans les segments moyens de l'abdomen, il y a également des phénomènes analogues, aboutissant aussi à la libération de caryocytes ; mais l'histolyse n'est pas totale ; une partie de la substance contractile persiste, les fibres se morcelant longitudinalement en faisceaux plus étroits, qui formeront les fibres imaginales. « Les noyaux larvaires produisent égale-
» ment, par division directe (fragmentation ou bourgeonnement), des
» éléments nucléaires beaucoup plus petits, qui ne quittent point la fibre et
» constitueront les noyaux imaginiaux » (p. 97).

Les muscles thoraciques présentent une transformation encore plus considérable ; dans une première phase, où l'histolyse domine, on observe une fragmentation du noyau : « Les caryolytes sont ici de petite taille, plus petits que des leucocytes, mais, en revanche, ils sont extrêmement nombreux » (p. 100) ; ils sont pressés les uns contre les autres en trainées denses entre les fibres voisines. Puis dans une seconde période, où l'histogénèse domine, la substance contractile se répartit en bandelettes plus étroites, figurant les fibres imaginales. Et des noyaux larvaires qui ont persisté jusque-là se transforment en amas ovoïdes de corps chromatiques bactériiformes et deviennent des essaims de petits noyaux imaginiaux.

Ces descriptions contiennent une part de vérité, mais sont viciées par plusieurs erreurs fondamentales. Sans entrer ici dans une discussion

détaillée, qui devrait être faite figure par figure, il ressort nettement des illustrations qui accompagnent le mémoire d'Anglas, qu'il a confondu sous l'appellation de caryocytes des éléments de significations très différentes. Peut-être certains, les plus gros, dans les muscles qui disparaissent totalement, sont-ils vraiment des éléments dégénérés issus du muscle. Et encore faut-il faire remarquer que leurs images ne sont guère reconnaissables sans ambigüité. La figure 1 (pl. IV), où Anglas dessine des fibres fragmentées et qu'il dit correspondre à un début d'histolyse totale, représente en réalité des muscles dont la fragmentation résulte de la coupe, qui les a rencontrés obliquement au lieu de les intéresser suivant toute leur longueur. Souvent un noyau arrondi est figuré occupant l'extrémité d'un tronçon, et l'auteur dit dans son texte (p. 88) : « Il arrive aussi que le noyau occupe une » position terminale par rapport à la fibre (fig. 4); ceci s'explique en » supposant que la fibre s'est rompue au voisinage d'un noyau larvaire » hypertrophié, soit spontanément chez la nymphe, soit par l'effet de la » coupe. Mais la première hypothèse est la plus vraisemblable, car il semble » bien que la fibre ait subi une sorte d'étirement par lequel l'ancien noyau » tend à s'écarter de la fibre. Il lui est relié par un pédicule rétréci, » mince et peu coloré, sur lequel se continue la striation; celle-ci est visible » parfois encore jusque sur le noyau ».

Il est bien manifeste qu'il n'y a eu là aucune rupture ni spontanée ni artificielle; il s'agit d'un muscle, fixé en état de contraction, où le noyau fait par suite hernie comme une goutte saillante; et le plan de la coupe, longuement oblique, a abandonné la substance contractile juste au niveau du noyau et est sorti du muscle après ce dernier. Ainsi s'explique tout à la fois la forme sphérique du noyau, sa position apparente terminale, qui n'est qu'un leurre, et ce pédicule encore strié qui le réunit à la fibre; c'est la languette en bec de flûte par laquelle se termine le tronçon contractile contenu dans la coupe.

Quant aux caryocytes de taille moyenne, attribués aux muscles longitudinaux de l'abdomen, leurs dimensions, leur aspect, leur distribution, leurs vacuoles, tout les fait reconnaître pour des œnocytes imaginaires. Les figures 5 et 6 d'Anglas doivent être comparées à mes figures 23, 24,

54, 77, et leur interprétation corrigée d'après celle de mes propres figures.

Enfin les tout petits caryocytes, de la taille des leucocytes ou même plus petits, dont Anglas a noté l'abondance au milieu des muscles en voie d'histogénèse, et particulièrement dans les muscles thoraciques, sont encore une autre catégorie d'éléments, à savoir les myoblastes imaginaires de Karawaiew et de Terre, que l'auteur a méconnus en croyant à leur disparition ultérieure et en attribuant exclusivement aux noyaux larvaires le rôle générateur des petits noyaux imaginaires.

Plus récemment (1904, *b*), à la suite du mémoire où R. S. Breed (1903) avait interprété comme dérivant des trachées les cellules libres que l'on observe au milieu des muscles remaniés du *Thymalus marginicollis*, Anglas a adopté cette même manière de voir : « Des prolongements trachéens, » quelquefois de gros troncs eux-mêmes, se mettent en contact avec les » muscles larvaires; les cellules de leur paroi ou les cellules trachéales de » leurs extrémités s'insinuent dans la couche de sarcoplasme qui entoure » la fibre, souvent au voisinage même d'un noyau larvaire, et elles s'y » multiplient rapidement. Le myoplasme est ainsi fendu longitudinalement » en bandelettes et coupé en fragments à la surface desquels glissent » les éléments envahisseurs.... Les cellules trachéales intramusculaires » deviennent rapidement libres, au moins pour la plupart; beaucoup » d'entre elles disparaissent à leur tour; peut-être certaines subsistent-elles » dans la cavité générale; certaines, enfin, fournissent les trachéoles des » muscles imaginaires ».

En un mot, Anglas interprète maintenant avec Breed comme cellules libres issues des trachées ce qu'il avait précédemment, avec Berlese, interprété comme des caryocytes. L'erreur est encore moins compréhensible, et rien ne saurait la justifier dans les aspects des préparations.

J'ai retrouvé (1902) chez les Fourmis les petits noyaux myoblastiques imaginaires de Karawaiew et de Terre, et donné une interprétation assez différente de la métamorphose des muscles. Le cas le plus simple à comprendre est l'histogénèse telle qu'elle se produit, dans les bourgeons des pattes, exclusivement à partir de massifs embryonnaires de myoblastes imaginaires.

Ces myoblastes, qui se sont d'abord multipliés par caryocinèse (p. 316), ne présentent plus ensuite que des divisions directes pendant la période où ils s'organisent en fibres contractiles.

Pour la majorité des muscles larvaires, la métamorphose consiste essentiellement en ceci, que les petits noyaux imaginaires, annexés au muscle dès la vie larvaire, se comportent exactement comme ceux des myoblastes isolés des pattes. Mais leur évolution se produit au sein de la substance contractile larvaire, qui perd sa structure, se laisse pénétrer par eux dans toute son étendue, puis se divise plus tard de façon à donner les fibres imaginaires. Les gros noyaux larvaires subissent la dégénérescence chromatolytique et sont ensuite phagocytés. Jamais les gros noyaux larvaires ne se fragmentent en petits noyaux imaginaires; ceux-ci s'observent dès le plus jeune âge larvaire, et il est bien vraisemblable que l'augmentation progressive de leur nombre se fait par leur propre multiplication. N'ayant pas observé effectivement de figures de division pendant la vie larvaire, j'avais adopté, bien vraisemblablement à tort, l'opinion de Berlese, que ces petits noyaux se multiplieraient par division directe.

Pour les muscles thoraciques du vol, j'ai décrit un processus spécial; on retrouve bien les phénomènes précédents, avec toutefois une importance plus considérable des myoblastes imaginaires, dont la prolifération par division multiple est d'une intensité toute particulière, mais les plages où se produit cette histogénèse sont disjointes les unes des autres par des amas compacts de petites cellules, amœboïdes ou arrondies, que j'avais interprétées comme des leucocytes. C'était là une grave erreur, amenée en particulier par cette croyance, que seuls étaient myoblastiques les petits noyaux plongés dans la substance contractile, et que leur seul mode de multiplication était la division directe; les cellules intercalées présentaient en effet chacune leur individualité protoplasmique propre et manifestaient souvent des divisions caryocinétiques.

J'ai donné depuis, à l'occasion de mes recherches sur les Muscides (1910), la véritable interprétation de ce processus singulier qui paraît être assez général chez les Insectes et qui avait été jusque-là l'occasion de tant d'erreurs. Les petites cellules intercalées ne sont point des leucocytes, qui

se disperseraient, s'évanouiraient, après avoir joué là un rôle problématique. Ce sont elles, au contraire, les véritables myoblastes en voie de prolifération normale, par le mode général pour tous les éléments imaginaires, la division caryocinétique. Et c'est seulement après leur fusion par addition aux plages remaniées du myoplasme larvaire que ces noyaux myoblastiques, s'organisant en véritables noyaux musculaires, ne présentent plus que des divisions directes. Interprétés avec cette correction, les phénomènes décrits chez la Fourmi rousse deviennent assez concordants avec ceux plus récemment établis chez la Mouche. Et ceux que nous allons rencontrer chez la Poliste vont venir se joindre à eux dans un ensemble de plus en plus cohérent.

J'ai déjà dit que les *Polistes* offrent des difficultés spéciales; je ne me flatte pas d'avoir tout élucidé et je ne parlerai pas de tous les muscles. Mais je pense en dire assez pour donner tout au moins un aperçu des phénomènes les plus importants et, par là même, une vue suffisamment approchée du processus tout entier.

Résorption phagocytaire totale.

Tout d'abord, et en contradiction avec les dires si souvent répétés de tant d'auteurs, que la phagocytose leucocytaire n'a aucun rôle dans la métamorphose des Hyménoptères, j'affirmerai, et pense apporter la preuve, qu'elle existe au contraire et joue un rôle relativement important, bien que ne se présentant pas exactement comme dans le cas classique des Muscides.

Il y a, chez les *Polistes*, des muscles exclusivement larvaires et qui disparaissent totalement pendant la nymphose; il m'a même semblé que ces muscles possédaient uniquement de gros noyaux imaginaires. Tels sont en particulier les muscles latéraux de l'abdomen, dont la direction générale est oblique à l'axe du corps.

Ces muscles perdent pendant les premiers temps toute structure caractéristique, et l'on serait à première vue bien embarrassé pour les reconnaître,

si l'on n'avait suivi leur transformation et s'ils ne conservaient encore des connexions démonstratives, telles que leurs insertions sur des tendons communs, où aboutissent aussi d'autres muscles persistants (fig. 104).

Vers le moment de la mue nymphale, ces muscles sont déjà complètement transformés en tractus irréguliers et déformables, comme le représente par exemple la figure 83. Toute striation transversale a disparu, en même temps que l'affinité spéciale du myoplasme pour l'éosine; la masse conserve davantage l'hémalun et prend une coloration violacée uniforme; la structure est irrégulièrement réticulée, et tout au plus pourrait-on dire que l'allongement général des mailles de ce réseau, l'importance plus considérable des trabécules longitudinales, constituent encore des vestiges de l'ancienne différenciation fibrillaire. Mais les gros noyaux musculaires sont encore persistants, et si leur forme est parfois devenue irrégulière, ils conservent encore leur aspect bien reconnaissable, que nous avons déjà signalé pour d'autres tissus, de nébuleuse chromatique avec nombreux nucléoles chromatophiles. Il est bien manifeste que lorsque ce tractus musculaire, plastique et déformable, se laisse refouler par des éléments voisins, ou même pénétrer par des œnocytes imaginaires, comme on le voit sur la figure, il a conservé cependant une certaine cohésion et ne se désagrège nullement pour donner naissance à ces éléments libres dont nous avons vu déjà l'origine toute autre dans l'hypoderme. La figure 66 représente un de ces aspects en couleurs; on voit nettement l'opposition entre le cytoplasme éosinophile des œnocytes, leur noyau en parfait état, si caractéristique, et la masse réticulée du muscle en dégénérescence, avec ses gros noyaux persistants. Sur cette figure la dégénérescence intrinsèque du myoplasme est assez avancée, et on y voit de grosses vacuoles qui étaient sans doute occupées par de la graisse; je ne possède malheureusement pas de préparations fixées aux liqueurs osmiques pour élucider d'une manière définitive ce point particulier. La masse musculaire commence aussi à se disloquer en plusieurs nappes, et il est difficile de dire, d'après une telle figure, quelle part respective peut revenir dans cette dislocation à l'immigration d'éléments voisins comme les œnocytes, ou à la dégénérescence spontanée de la fibre.

Mais dans d'autres cas il apparaît plus manifestement que les leucocytes

du sang ont un rôle actif dans cette dislocation. Les deux figures 71 et 72 sont empruntées à une même fibre en dégénérescence, dans une pronymphe avant la mue. Pour reconstituer leurs rapports naturels, ces deux figures devraient être mises à peu près bout à bout, la figure 72 représentant une région assez voisine de l'insertion tendineuse, l'autre une région plus distale. Tout en cherchant à donner une impression d'ensemble suffisamment exacte, j'ai cependant schématisé dans le détail la représentation du réticulum cytoplasmique, où persistent encore des vestiges très nets de l'ancienne différenciation fibrillaire. La figure 72, où les noyaux musculaires se font remarquer par leurs digitations irrégulières, montre de la façon la plus concluante une immigration de leucocytes; on est en droit de se demander si le clivage de l'ancienne fibre n'est pas, au moins pour une part, le résultat de leur action. La même remarque s'applique pour la figure 71, où les noyaux ont au contraire gardé une forme plus régulière, mais où abondent les grandes vacuoles occupées sans doute par de la graisse.

Cette immigration de leucocytes marque le prélude d'une dislocation encore plus achevée et d'un englobement phagocytaire dont les figures de la planche VI reproduisent quelques aspects. Au moment où la dégénérescence s'achève ainsi, les aspects des préparations sont d'une complexité presque inexicable, et je n'ai pu songer à en donner des représentations d'ensemble à des grossissements moyens qui ne permettraient pas d'interpréter quoi que ce soit. J'ai choisi, pour les figurer à un grossissement suffisant, des points restreints dont la lecture n'est pas trop malaisée; et le lecteur devra songer que, dans tout le champ du microscope, des aspects analogues se juxtaposent et s'intriquent dans les rapports les plus compliqués.

Ainsi la figure 59 montre un morceau de masse réticulée musculaire envahie et disloquée par des phagocytes qui englobent ses débris et se transforment en sphères de granules; quelques-uns de ces phagocytes n'ont pas leur noyau compris dans l'intérieur de la coupe. Surtout au voisinage des anciennes insertions tendineuses, on rencontre souvent des débris particulièrement éosinophiles, parconrus parfois de tractus chromatiques

filamenteux. Je n'ai pas élucidé la nature précise de ces fragments, qui rappellent des tonofibrilles; mais eux aussi fournissent des exemples bien caractérisés de destruction phagocytaire (fig. 61, 62, 63).

Quant aux noyaux musculaires, ils présentent les phénomènes les plus variés de chromatolyse. La figure 64 en donne un stade de début. Un phagocyte, tout au voisinage de ce noyau, contient une boule de granules chromatiques qui a été bien vraisemblablement arrachée au noyau. À côté de lui, et déprimant aussi la surface du noyau dégénéré, se trouvent deux éléments jeunes, sans doute un leucocyte à jeun et un œnoocyte encore peu éosinophile, émigré depuis peu de temps de l'hypoderme.

Souvent la chromatolyse du noyau musculaire arrive à une étape assez achevée, et l'ancien noyau peut même, par la dislocation de son entourage, se trouver mis en liberté dans le liquide cavitaire (fig. 67) et y flotter un certain temps au milieu des leucocytes, sans être immédiatement phagocyté (fig. 65). Mais toujours, en définitive, ces masses chromatolytiques sont englobées par des leucocytes, et c'est à leur intérieur qu'elles achèvent de disparaître (fig. 68).

La figure 67 montre, dans une masse musculaire dégénérée, deux petits noyaux rappelant ceux des myoblastes imaginaires. C'est là un fait rare, et je ne suis pas en mesure de dire ce que signifient exactement et ce que deviendraient ultérieurement ces éléments. Chez la Galéruque, Poyarkoff a admis que des myoblastes imaginaires pouvaient émigrer à partir de muscles larvaires complètement détruits et aller s'installer à quelque distance. Je n'ai point ici eu l'occasion d'observer un processus analogue.

Ainsi donc, chez les *Polistes*, une partie des muscles disparaît complètement par phagocytose leucocytaire. Assurément, ce processus se présente ici bien différent de ce qu'il est chez les Mouches, où, avec une précocité extrême, les muscles sont disloqués par une intense immigration de leucocytes, alors qu'ils conservent encore l'intégrité de leur structure. Ici, au contraire, le phénomène est plus tardif, reculé jusqu'au moment de la mue nymphale; les phagocytes, moins nombreux, ont une allure moins vorace, et le muscle présente une dégénérescence intrinsèque très avancée avant que ses débris soient englobés par les phagocytes. Il ne semble pas

cependant que la perte progressive de la structure du myoplasme, non plus que la dégénérescence chromatolytique des noyaux, puissent être considérées comme des faits concluants en faveur d'une dissolution humorale par le sang. Les débris se trouvent au contraire flottants et reconnaissables jusqu'au moment où ils sont englobés par les phagocytes.

Transformations des muscles persistants de l'abdomen.

La plupart des muscles larvaires, et tout particulièrement ceux de direction longitudinale, persistent de la larve à l'imago, en subissant simplement, à des époques variées de la nymphose, des remaniements plus ou moins accusés.

Ces muscles, comme on a eu l'occasion de le voir par l'historique placé en tête de ce chapitre, présentent deux sortes de noyaux, les gros noyaux larvaires et les petits noyaux imaginaires, plongés de même au sein du sarcoplasme. La figure 73 en donne l'aspect sur une coupe transversale; la figure 84 peut servir à donner une idée de l'aspect en coupe longitudinale.

Sans entrer tout d'abord dans le détail, et en se bornant aux impressions d'ensemble que peut donner l'examen des coupes à un grossissement faible, le mécanisme général de la transformation de ces muscles apparaît comme étant le suivant : la masse musculaire, primitivement large et compacte, se clive parallèlement à sa longueur; et, en même temps que ses insertions sur l'hypoderme se dissocient, s'écartent et s'épanouissent, la fibre larvaire elle-même se transforme en un faisceau disjoint d'étroites fibres imaginaires. Les figures 51, 52 montrent ce processus de clivage en coupe transversale, la figure 77 en coupe longitudinale. A l'état définitif, les fibres imaginaires sont de longs cylindres grêles, à chapelets de noyaux alignés dans l'axe (fig. 25), qu'elles proviennent du clivage de muscles larvaires ou de la différenciation première de myoblastes imaginaires (fig. 22, *m.*).

Au point de vue de la structure intime, ces muscles perdent progressivement leur striation transversale, mais ils gardent au contraire des vestiges

assez nettement perceptibles de la différenciation fibrillaire; ils ne deviennent pas homogènes, mais montrent au contraire des lignes longitudinales persistantes que je me suis borné à indiquer sur mes dessins d'une manière assez schématique.

Nous devons attacher une attention spéciale aux phénomènes présentés par les noyaux. Nous avons vu, dès l'abord, l'existence chez la larve de petits noyaux imaginaires. Il est tout naturel de penser que ce sont ces petits noyaux qui, plongés d'emblée dans la substance musculaire, donneront en se multipliant les noyaux imaginaires. Et, de fait, il n'est pas rare de rencontrer tous les aspects de leur bipartition directe; nous retrouvons donc ici le processus que j'ai déjà décrit chez les Fourmis. Cette multiplication peut même commencer dans des muscles qui ont encore intégralement conservé leur striation transversale (fig. 81). Il semble parfois que quelques-uns de ces noyaux myoblastiques avortent; du moins peut-on rencontrer dans les muscles de petites boules pycnotiques (fig. 81, *d.*) qui ne semblent pouvoir recevoir d'autre interprétation.

Outre les divisions binaires, les noyaux imaginaires peuvent aussi présenter, comme chez les Fourmis, un processus plus actif de prolifération, la division multiple, donnant directement au chapelet de petits noyaux (fig. 54, 70). Ces faits ne s'observent que plus tardivement lorsque le muscle a perdu sa striation transversale; c'est généralement dans l'axe d'un cylindre de clivage, où la structure protoplasmique est devenue réticulée, presque homogène, la fibrillation vague ne persistant plus que dans l'écorce périphérique. Et souvent alors on observe de multiples vacuoles, déprimant çà et là la surface du noyau allongé qui se prépare à la division (fig. 69). Chez la Galéruque, Poyarkoff (1910, p. 120, fig. 67, et p. 126, fig. 60) a signalé de pareilles vacuoles, qu'il a appelées métaholiques, et leur a attribué un rôle spécial dans la division du noyau. Chez les *Polistes*, je n'ai trouvé à ces vacuoles aucune distribution régulière, semblant indiquer qu'il y ait là une structure protoplasmique ayant un rapport déterminé avec le processus de division nucléaire multiple.

Pour les muscles les moins remaniés, tout se réduit peut être à cette multiplication directe des noyaux imaginaires dans le myoplasme clivé. Mais

un autre phénomène peut également se produire, qui a, suivant les muscles, une importance très variable. Au lieu de rester plongés dans le myoplasme, certains noyaux imaginaires s'isolent de lui d'une façon assez précoce, en s'entourant d'une petite portion de sarcoplasme assez chromatique, et constituent ainsi de petites cellules myoblastiques complètes, immédiatement voisines de la surface du muscle (fig. 23, 24) ou intercalées entre ses colonnes clivées parallèles (fig. 54). Ces myoblastes individualisés se multiplient alors toujours par divisions caryocinétiques. Leur multiplication terminée, ils viennent à nouveau se fusionner avec les masses de l'ancienne substance contractile et ne présentent plus ensuite que les divisions directes étudiées plus haut. Je n'ai pas rencontré, il est vrai, pour ce processus d'addition, des figures aussi clairement démonstratives que celles présentées par les Mouches (Ch. Pérez, 1910, fig. cxxiv, 70, 72), mais le fait ne me semble pas douteux; et la figure 75, bien que relative à d'autres muscles dont nous parlerons tout à l'heure, pourrait servir ici à en montrer quelques étapes : myoblastes accolés, noyaux superficiels faisant même encore saillie à l'extérieur, puis commençant aussitôt à se diviser directement.

Passons enfin aux gros noyaux larvaires. Ils persistent assez longtemps et se retrouvent encore, parfaitement normaux, dans des muscles dont le clivage est déjà bien avancé (fig. 54) ⁽¹⁾. Mais je suis assez embarrassé pour dire d'une manière certaine ce qu'ils deviennent tous. La figure 86 représente en coupe transversale un muscle clivé, où l'individualisation de myoblastes ne joue qu'un rôle très subordonné; et dans l'une des colonnes de myoplasme on voit un ancien noyau larvaire qui prend une forme bourgeonnante. Peut-être ce noyau se divise-t-il ensuite directement en petits noyaux imaginaires. Peut-être aussi n'est-ce là que l'annonce d'une dégénérescence, dont la figure 87 nous montre l'évolution chromatolytique ultérieure. Les figures 89 et 90 montrent d'autres aspects rameux de ces gros noyaux larvaires; c'est un phénomène presque général à un moment donné de la transformation musculaire. Faute d'arguments concluants, je

(1) Cette figure, comme les suivantes, est relative à un muscle métathoracique, mais les aspects sont tout analogues pour les muscles abdominaux.

laisserai ici sans la résoudre cette question du sort des noyaux larvaires. Certains dégénèrent assurément, mais ce n'est peut-être pas le cas pour tous. En tout cas, jamais ni dans la nymphe ni la larve, les noyaux musculaires ne donnent naissance, comme le dit Berlese, à du tissu adipeux.

J'ajouterai enfin qu'il n'est pas rare de rencontrer des trachées venant se ramifier et proliférer au milieu des muscles en transformation. Mais il est aussi aisé que possible de distinguer leurs éléments allongés et tubulaires, à protoplasme réticulé, des myoblastes imaginaires. Ceux-ci, dont l'existence dans le muscle est antérieure à la prolifération des trachées, n'ont avec ces dernières aucun rapport de parenté.

Au reste toutes ces questions vont se présenter à nouveau à l'occasion des muscles thoraciques du vol, dont je ferai une étude plus approfondie.

Muscles thoraciques du vol.

J'examinerai particulièrement les muscles vibrateurs longitudinaux, pour lesquels le cas bien élucidé des *Muscides* sera un bon terme de comparaison.

Comme les muscles abdominaux, les muscles larvaires qui donneront les muscles du vol présentent à la fois des noyaux larvaires et des noyaux imaginaires, mais ceux-ci sont particulièrement abondants et ont une distribution assez spéciale.

Les muscles larvaires, de direction longitudinale, apparaissent ramassés sur eux-mêmes, et les noyaux larvaires sont accolés à leur surface extérieure comme de grosses gouttes saillantes presque contiguës (fig. 55). Déjà chez les plus jeunes larves on voit des myoblastes imaginaires, qui ont chacun leur aire cytoplasmique assez bien délimitée et qui, par petits groupes compacts, coiffent d'une calotte certains des gros noyaux larvaires (fig. 55). Chez des larves qui n'ont pas plus de 5 à 6 millimètres de longueur, ces myoblastes sont devenus beaucoup plus nombreux (fig. 84). Tous les noyaux larvaires sont maintenant reconverts d'une coupole de

myoblastes, et ces petits éléments se rencontrent encore, soulevant le sarcolemme, en une foule d'autres points de la surface musculaire. Étant donnée la saillie de ces masses par rapport au muscle, il peut très bien arriver qu'elles soient rasées par une coupe qui n'intéresse pas le muscle lui-même; on a alors des aspects tels que celui de la figure 57, qui pourraient surprendre au premier abord.

On observe souvent une particularité déjà notée par Berlese (p. 383, pl. xii, fig. 230): les gros noyaux musculaires paraissent plongés dans un cytoplasme ambiant particulièrement pâle (fig. 56, 57, 84), et une sorte de membrane limite cette aire claire, la séparant de l'amas des myoblastes imaginaires. Berlese voit là la preuve que les noyaux musculaires larvaires sont déjà organisés en cellules distinctes du muscle. Je crois que c'est aller un peu loin; et je ne sais même pas jusqu'à quel point il ne faut pas se défier de pareils aspects. Ne seraient-ils pas dus à un artifice de préparation? Les formes irrégulières, épineuses, que présentent souvent les noyaux (fig. 56, 84), avec pointes aiguës se dirigeant vers les disques minces du myoplasme (fig. 56), doivent peut-être éveiller l'idée d'une plasmolyse anormale. De pareils aspects montrent en tout cas combien le gros noyau larvaire est solidaire de l'architecture générale de la fibre striée. On sait d'ailleurs que la subdivision en compartiments transversaux par les disques minces, si nette pour la partie contractile, se poursuit également dans le sarcoplasme jusqu'au sarcolemme; aussi a-t-elle une certaine influence sur la disposition que prennent les myoblastes lorsqu'ils sont appliqués directement sur le muscle, au lieu d'être séparés de lui par les noyaux larvaires. Cette situation est toujours réalisée pour un assez grand nombre d'entre eux chez les larves, à partir d'un âge moyen; les myoblastes sont allongés transversalement au muscle, et leur disposition caractéristique apparaît bien sur des coupes rasant le muscle d'un peu plus près que celle représentée figure 57. C'est certainement une pareille coupe rasante que Berlese a représentée dans sa figure 231 et qu'il a interprétée à tort comme montrant une émigration des myoblastes à partir du muscle larvaire.

Alors que Berlese fait dériver les noyaux imaginaires (ses earyocytes) de la fragmentation des noyaux larvaires, je suis persuadé au contraire que

ces éléments se multiplient pour leur compte. Tout d'abord on n'observe jamais une disparition des noyaux larvaires; Berlese donne bien une figure (sa figure 235) où l'on ne voit que des amas de caryocytes; mais les gros noyaux étaient certainement dans une coupe voisine. Et chez les larves âgées, qui sont au moment de filer, les divisions caryocinétiques des myoblastes sont fréquentes, et rien n'est plus facile que de les rencontrer (fig. 58, 85). Il est bien probable que c'est par le même mode que leur nombre s'est accru peu à peu au cours de la vie larvaire.

En tout cas, au moment du début de la nymphose, cette prolifération acquiert une activité extraordinaire, et les myoblastes forment des massifs de plus en plus importants, qui bientôt se séparent complètement des muscles dont ils étaient solidaires; ceux-ci se trouvent ainsi réduits strictement à leurs éléments que l'on peut appeler larvaires, leurs gros noyaux et leur myoplasme. Comme pour les muscles abdominaux, d'ailleurs, la striation transversale s'oblitére, et la substance contractile acquiert une constitution plus homogène, tout en conservant des vestiges de son ancienne différenciation fibrillaire. Les anciens muscles se trouvent ainsi transformés en ébauches complexes: des bandes compactes à gros noyaux qui représentent les muscles larvaires proprement dits; et, dans leurs intervalles, des amas serrés de petites cellules individualisées, à protoplasme foncé, à noyau dense et chromatique, les myoblastes imaginaires (fig. 100).

Ces myoblastes continuent toujours à se diviser par caryocinèses avec une activité extrême, amenant une croissance rapide des ébauches des muscles du vol. En même temps se produit, comme pour les muscles abdominaux, un clivage progressif des anciennes plages musculaires, les myoblastes s'insinuant toujours dans les nouveaux intervalles offerts à leur prolifération. Les figures 91, 92, 93, 94 montrent en coupes transversales des aspects variés de ce processus. Parfois des myoblastes imaginaires doivent avorter et disparaître. La petite taille des grains chromatolytiques représentés sur la figure 93 ne semble pas permettre une autre hypothèse. Ce fait est d'ailleurs exceptionnel.

Après avoir suivi pas à pas, depuis la jeune larve, la première origine des myoblastes, après les avoir vus se multiplier eux-mêmes par caryoci-

nèses, il est à peine besoin d'écarter à nouveau les autres hypothèses émises sur leur origine. Je me borne à donner deux figures qui montrent les aspects que peuvent présenter les éléments trachéens au milieu des ébauches musculaires (fig. 95, 96). Aucune confusion n'est possible, et l'arrivée des trachées est toujours assez tardive, postérieure à l'insinuation des myoblastes dans les intervalles des plages musculaires clivées.

Les myoblastes ne se bornent pas à se multiplier dans ces intervalles, mais progressivement ils viennent s'accoler à la surface des plages larvaires, se fusionner avec elles (fig. 75) et présenter dès lors à leur intérieur des divisions nouvelles, exclusivement du mode direct. Le début de ce processus est très précoce, de sorte que les plages musculaires dont nous avons parlé possèdent en réalité, au moment de leur clivage, non pas seulement les gros noyaux larvaires, mais aussi de petits noyaux imaginaires, provenant de myoblastes fusionnés, peut-être même aussi de quelques myoblastes qui ne les ont point abandonnées pour proliférer au dehors; et ces noyaux présentent toutes sortes d'aspects de divisions directes du type simple ou multiple. Les figures 74, 78, 79, 80, 96, 97, 98 se comprennent d'elles-mêmes à cet égard sans qu'il soit besoin d'une longue description.

Un seul point doit nous arrêter : Que deviennent les gros noyaux larvaires? Ici encore je n'apporterai point une solution complète et définitive, en raison de la variété extrême de tailles des noyaux en voie de division directe que l'on trouve au sein des plages musculaires, et de l'impossibilité où l'on se trouve par suite de décider sans ambiguïté si l'on est en présence d'un noyau larvaire ou d'un noyau myoblastique démesurément accru.

En effet, une fois que les myoblastes imaginaires se sont fusionnés avec les plages musculaires, ils peuvent présenter un accroissement extraordinaire avant de se diviser; ainsi ils s'étirent en longues trainées (fig. 74, 96) dont il est difficile de fixer le maximum de taille, car on les voit souvent sortir de l'épaisseur de la coupe avant d'avoir atteint leur terminaison naturelle. Au lieu de se développer exclusivement en longueur, un noyau peut s'élargir aussi et donner ensuite naissance par sa division multiple à deux ou plusieurs chapelets parallèles (fig. 69, 75).

Aussi en présence d'un large noyau en voie de division multiple, et qui va donner simultanément tout un essaim de petits noyaux (fig. 75, 97), on est en droit de se demander s'il s'agit vraiment d'un cas extrême du phénomène précédent, ou tout simplement de la division multiple d'un noyau larvaire. Les gros nucléoles, dira-t-on peut-être, ne sont-ils pas susceptibles de fournir un critérium permettant de reconnaître à coup sûr les noyaux larvaires? On y peut songer; et précisément la figure 98 montre dans un noyau volumineux un gros nucléole annulé qui semble bien être larvaire. Mais d'un autre côté, il faut bien se rappeler que les nucléoles, pas plus que la chromatine, ne sont des éléments invariables dans la constitution d'un noyau donné au cours de son évolution; et surtout au moment d'une division directe multiple il peut se faire un remaniement, une distribution nouvelle des substances nucléolaires en un nombre plus grand de masses plus petites, correspondant aux nucléoles imaginaires.

Je considère donc comme vraisemblable, sinon comme définitivement établie, une division possible des gros noyaux larvaires conduisant à la formation de petits noyaux imaginaires.

Mais, même s'il existe réellement, ce phénomène n'est pas général, et un assez grand nombre de noyaux larvaires dégèrent certainement au cours de la transformation des muscles du vol. Il semble que ce soit particulièrement ceux qui, au cours du processus de clivage, se trouvent séparés des nappes musculaires et arrivent ainsi, avec un peu de protoplasme attaché, à tomber libres au milieu des espaces occupés par les myoblastes. Parfois plusieurs noyaux larvaires sont ainsi éliminés d'une manière solidaire, avec une bande de protoplasme qui les réunit (fig. 78, 80).

Une fois séparés du muscle en transformation, ces noyaux subissent une dégénérescence chromatolytique, dont les aspects sont extrêmement variés. Souvent il apparaît dans leur masse des vacuoles claires plus ou moins volumineuses (fig. 78, 79, 80, 82), bien vraisemblablement occupées par de la graisse dissoute par les réactifs. Mais il y a loin de là à parler d'un tissu adipeux imaginal spécial dérivant des muscles, comme Anglas paraît y faire allusion (1902, pp. 109-110).

Quant à la chromatine, elle s'organise parfois en plusieurs petits amas

(fig. 78, 82); et le noyau paraît ainsi, au moment où il va dégénérer, s'engager sur la voie de la division multiple. C'est, il me semble, un argument de plus que l'on peut invoquer pour admettre la possibilité de cette division quand le noyau larvaire reste compris dans une plage musculaire.

Ultérieurement la chromatolyse s'achève, et les noyaux se désagrègent en boules d'aspects très variés. Mais je ne crois pas que l'on puisse admettre ni une dissolution pure et simple de ces débris dans le sang, ni une digestion sous l'influence des myoblastes voisins. Lorsque les noyaux larvaires en dégénérescence sont éliminés tout à fait à la périphérie des masses musculaires, où les myoblastes sont lâchement agglomérés (fig. 78), l'arrivée des phagocytes est particulièrement aisée, et on les voit contenir en inclusions des boules en chromatolyse provenant des noyaux. La figure 76 montre isolément quatre phagocytes englobant ensemble une grosse boule chromatolytique. La figure 60 donne la représentation en couleurs d'un aspect analogue à ceux de la figure 78. Lorsque les noyaux sont éliminés dans les intervalles des plages musculaires parallèles d'une même ébauche (fig. 82), on peut les voir tout d'abord environnés seulement de myoblastes accumulés; mais les leucocytes finissent là aussi par se frayer un passage jusqu'à eux et par englober leur débris (fig. 79).

Ainsi donc, pour les parties caduques de ces muscles persistants, exactement comme pour les muscles totalement détruits après une dégénérescence préalable, c'est aux phagocytes qu'est due, en définitive, la résorption et la destruction véritable. Et je n'ai jamais observé une altération particulière de l'ancienne substance contractile au voisinage immédiat des myoblastes, indice d'une digestion extracellulaire imputable à ces éléments imaginaires.

Quant aux derniers myoblastes qui ont cessé de proliférer, ils viennent à leur tour s'annexer aux plages musculaires, et celles-ci se transforment finalement en muscles imaginaires par réapparition complète de la structure fibrillaire et de la striation transversale. Il ne semble pas qu'il y ait un intérêt particulier à suivre ici dans le détail cette dernière étape d'organisation.

Résumé.

En résumé, deux cas principaux sont à distinguer dans les phénomènes présentés par les muscles.

Les muscles obliques latéraux sont détruits totalement; ils présentent d'abord une dégénérescence intrinsèque, puis leurs débris sont englobés et digérés par les phagocytes du sang.

Les autres muscles persistent au contraire de la larve à l'imago et présentent des phénomènes qui, s'ils sont assez variés dans le détail, peuvent cependant se ramener à un même type général. Dès l'état larvaire, ces muscles présentent une dualité nucléaire caractéristique : de gros noyaux y représentent les éléments fonctionnels correspondant à la différenciation actuelle de la matière contractile : ce sont les *noyaux larvaires*; de petits noyaux, d'aspect embryonnaire, y sont en outre annexés, en réserve, qui seront l'origine principale des éléments nucléaires du muscle définitif : ce sont les *noyaux imaginaires*. La variété réside dans l'importance plus ou moins grande prise par ces myoblastes dans le remaniement nymphal des différents muscles. Pendant la métamorphose, en effet, ces myoblastes s'individualisent en cellules, s'isolent du muscle et se multiplient en dehors de lui par voie caryocinétique. Puis les éléments issus de cette prolifération se fusionnent à nouveau avec l'ancien muscle, et, ne présentant plus alors que des divisions directes, simples ou multiples, ils s'y établissent enfin en noyaux définitifs. On comprend la variété d'aspects que peut présenter ce processus suivant le nombre des myoblastes et suivant l'activité de leur prolifération; le cas extrême est présenté par les muscles du vol.

Quant à la substance musculaire larvaire, elle perd sa striation transversale, et sa structure fibrillaire s'oblitére un peu, sans cependant disparaître totalement, et le muscle se clive dans sa longueur, de façon à transformer les épaisses fibres larvaires en minces fibres imaginaires, où la structure contractile réapparaît après le fusionnement des myoblastes imaginaires. Le sort des gros noyaux larvaires n'est pas complètement élucidé. Dans certains

cas (muscles du vol), il est incontestable que beaucoup d'entre eux sont éliminés, subissent une dégénérescence chromatolytique et sont ensuite phagocytés. Mais il est possible, d'autre part, que certains autres persistent en subissant une division multiple.

Comment ces phénomènes doivent-ils être interprétés? Les auteurs qui se sont arrêtés à la conception la plus analogue à celle qui précède, comme Korotneff, Karawaïew et Terre, ont admis une dissolution dans le sang de la substance contractile larvaire, ou une digestion de cette substance par les myoblastes imaginaires voisins, se nourrissant et s'accroissant à ses dépens. Or nous n'avons vu aucun indice de cette dissolution, de cette digestion par les myoblastes. Elle impliquerait une liquéfaction préalable de la substance contractile larvaire qui, sous forme dissoute et assimilable, pénétrerait dans les myoblastes et serait ensuite à nouveau organisée à l'intérieur de ces jeunes cellules. Je crois, au contraire, que la substance larvaire est tout simplement réemployée d'une façon beaucoup plus simple et plus immédiate; telle quelle, ayant gardé son individualité, elle passe simplement par une période transitoire d'état histologique moins différencié, où elle peut éventuellement se débarrasser de ses gros noyaux larvaires, où elle se clive en fibres multiples et où elle se fusionne avec les myoblastes imaginaires. Il n'y a donc pas lieu de distinguer, comme le fait par exemple Anglas pour les muscles thoraciques, une période d'histolyse suivie d'une période d'histogénèse. Il y aurait histolyse au sens où Weismann entendait ce terme, oblitération de la structure histologique différenciée. Il n'y a pas d'histolyse au sens où tout le monde l'entend aujourd'hui; ou, plus exactement, l'histolyse est strictement limitée à une partie minime, les gros noyaux larvaires frappés de chromatolyse. Tout le reste, au contraire, est une véritable histogénèse qui débute simplement par une perte de la première différenciation structurale, condition nécessaire de la marche progressive vers une autre différenciation distincte.

Ainsi compris, les phénomènes de la transformation musculaire chez les Guêpes concordent au mieux avec ceux que j'ai déjà décrits chez les Muscides. La seule différence consiste en somme dans ce détail que, chez les Mouches, les myoblastes imaginaires sont primitivement extérieurs au

muscle et viennent du dehors s'annexer à lui. Chez les Guêpes, au contraire, et l'on peut dire aussi chez les Fourmis, les myoblastes imaginaires sont dès l'abord annexés au muscle qu'ils remanieront et doivent éventuellement se séparer de lui et répandre une liberté temporaire pour proliférer en dehors de lui.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Le présent mémoire est consacré à l'étude d'un certain nombre de phénomènes histologiques, dans la métamorphose des Guêpes du genre *Polistes*. Les principaux résultats de ces recherches sont les suivants :

INTESTIN MOYEN. — Les cellules de remplacement de l'épithélium ne sont ni des cellules migratrices du sang, ni des cellules trachéolaires libérées; dès le plus jeune âge larvaire, on constate la présence de leurs premières initiales en situation nettement épithéliale. Tout les désigne^{es} comme des cellules sœurs des cellules larvaires fonctionnelles; et, comme chez tous les autres Insectes, le phénomène essentiel de la métamorphose est une mue de rénovation épithéliale.

TISSU ADIPEUX. — L'évolution de ce tissu est suivie pendant toute la vie larvaire et pendant la nymphose. Une⁷ partie seulement du corps gras larvaire dissocié en éléments libres persiste à travers toute la métamorphose et reconstitue le corps gras de l'imago. Les autres cellules sont détruites par phagocytose leucocytaire, soit d'une manière précoce, alors qu'elles sont encore chargées d'inclusions diverses, soit d'une manière tardive, après avoir, par leur activité propre, achevé de digérer leurs réserves. Ainsi, contrairement aux affirmations d'une dégénérescence spontanée, d'une dissolution humorale sans phagocytose, j'ai pu montrer que l'histolyse du corps gras chez les *Polistes* rappelle tout à fait dans ses processus généraux les faits déjà établis chez les Fourmis et chez les Mouches.

OËNOCYTES. — D'une manière concordante avec les résultats de plusieurs auteurs sur divers Hyménoptères, j'ai montré l'origine des œnocytes imaginaires dans une prolifération de l'hypoderme nymphal, et donné de ce processus des figures démonstratives. Suivant ensuite la migration de ces éléments dans la profondeur de la cavité du corps, j'ai montré comment on

les y avait méconnus et interprétés à tort comme dérivant de la dislocation des muscles (*caryocytes* de Berlese et d'Anglas).

MUSCLES. — Contrairement encore aux affirmations les plus répandues, j'ai montré, pour toute une catégorie de muscles, une résorption totale par phagocytose leucocytaire typique, succédant il est vrai à une première dégénérescence spontanée. La majorité des muscles passe au contraire de la larve à l'imago, en subissant des remaniements plus ou moins profonds, du fait de myoblastes imaginaires qui sont, dès l'abord, solidaires du muscle larvaire. On a voulu souvent voir dans ces phénomènes une histolyse, une dissolution humorale, une digestion du muscle larvaire par les myoblastes imaginaires. En réalité, l'histolyse proprement dite est minime, restreinte aux noyaux larvaires qui sont frappés de chromatolyse, puis présentent un nouvel exemple de résorption par phagocytose. Quant au remaniement musculaire, c'est avant tout une histogénèse, où la prolifération des myoblastes se superpose à un réemploi direct, immédiat, sans déchet, de l'ancienne substance contractile, qui perd simplement, d'une manière transitoire, sa différenciation larvaire avant de s'organiser à nouveau en myoplasme imaginal proprement dit. Le tissu perd quelque temps sa différenciation caractéristique, mais on ne peut pas dire qu'il présente à aucun moment une véritable histolyse, une dégénérescence pathologique. Ici encore ces conclusions sont en parfait accord avec les faits établis pour les Mouches, à ce seul détail près que, chez ces derniers Insectes, les myoblastes imaginaires sont, pendant la vie larvaire, extérieurs au muscle et indépendants de lui, tandis que, chez les Hyménoptères, ils sont étroitement accolés à sa surface et, pour ainsi dire, d'avance incorporés à lui.

Certains points restent encore, par exemple à propos des noyaux musculaires larvaires, sans être complètement élucidés. Mais je pense du moins, à côté de l'apport de quelques résultats positifs, avoir aussi fait œuvre utile en extirpant d'anciennes erreurs qui encombraient ce sujet difficile autant que controversé; déblayage nécessaire et condition première pour des investigations ultérieures.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1898. ANGLAS, J., Sur l'histolyse et l'histogénèse du tube digestif des Hyménoptères pendant la métamorphose. (*C. R. Soc. biologie Paris*, t. L, pp. 1167-1170.)
1900. — Observations sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille. (*Bulletin scient. France et Belgique*, t. XXXIV, pp. 1-111, pl. XIX-XXIII.)
- 1902, a. — Nouvelles observations sur les métamorphoses internes. (*Arch. anat. microsc.*, t. V, pp. 78-121, pl. IV.)
- 1902, b. — Les phénomènes des métamorphoses internes. (*Collection Scientia, Biol.* n° 17, 84 pages. Paris, Naud.)
- 1904, a. — De l'origine des cellules de remplacement de l'intestin chez les Hyménoptères. (*C. R. Soc. Biologie Paris*, t. LVI, pp. 173-175.)
- 1904, b. — Du rôle des trachées dans la métamorphose des Insectes. (*Ibid.*, t. LVI, pp. 175-176.)
- 1904, c. — Rapports du développement de l'appareil trachéen et des métamorphoses chez les Insectes. (*C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CXXXVIII, pp. 300-301.)
- 1904, d. — Les tissus de remplacement. (*Revue générale des sciences*, t. XV, pp. 968-981 et 1031-1040.)
- 1899-1901. BERLESE, ANT., Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfosi degli Insetti metabolici. (*Rivista Patologia veget.*, t. VIII et IX, pp. 1-444, pl. I XIV.)
1909. — Gli Insetti. Milan.
1903. BREED, R.-S., The change which occur in the muscle of a Beetle, *Thymalus marginicollis* Chev., during metamorphosis. (*Bulletin of the Museum of comparat. Zool. Harvard College*, t. XL, pp. 317-382, pl. I VII.)
1900. DEGENER, P., Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von *Hydrophilus*. (*Zeit. f. w. Zool.*, t. LXVII, p. 113.)
1904. — Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. Th. I. *Cybister röseli* Curtis. (*Zool. Jahrb. Anat.*, t. XX, pp. 499-676, pl. XXIII XLIII)

1908. DEEGENER, P., Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose, Th. II. *Malaeosoma eastrensis* L. (*Zool. Jahrb. Anat.*, t. XXV, pp. 43-182, pl. III-VII.)
1909. — Die Metamorphose der Insekten. Berlin, Teubner.
1908. DOCTERS VAN LEEUWEN, W., Beiträge zur Kenntniss der Metamorphosen. Die microscopische Anatomie des Darmkanals und dessen Drüsen von *Isosoma graminicola* Giraud. (*Tijdschr. d. Nederl. Dierk. Vereen.*, 2^e série, t. IX, pp. 1-35, pl. I-II.)
1904. HENNEGUY, L.-F., Les Insectes. Paris, Masson.
1895. HEYMONS, R., Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung monographisch bearbeitet. Iena.
1898. KARAWAIEW, W., Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*. (*Zeitschr. f. w. Zool.*, t. LXIV, pp. 385-478, pl. IX-XII.)
1892. KOROTNEFF, A., Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der Insekten. (*Biolog. Centralbl.*, t. XII.)
1900. KOSCHEVNIKOV, G.-A., Ueber den Fettkörper und die Oenocyten der Honigbiene. (*Apis mellifera* L.) (*Zool. Anzeiger*, t. XXIII, pp. 337-353.)
1898. LÉCAILLON, A., Recherches sur l'œuf et le développement de quelques Chrysomélides. (*Arch. anat. micr.*, t. II.)
1906. MERCIER, M.-L., Les processus phagocytaires pendant la métamorphose des Batraciens Anoures et des Insectes. (*Arch. zool. expér. et gén.* [4], t. V, pp. 1-151, pl. I-IV.)
1904. METCHNIKOFF, E., Die Lehre von den Phagocyten, und deren experimentelle Grundlagen. (*Handbuch d. pathogenen Mikroorganismen* de W. KOLLE et A. WASSERMANN. Iena.)
1902. PÉREZ, CH., Contribution à l'étude des Métamorphoses. (*Thèse Paris et Bull. scient. France et Belgique*, t. XXXVII, pp. 195-427, pl. X-XII.)
1910. — Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala* Mg.). (*Arch. zool. expér. et gén.* [5], t. IV, pp. 1-274, pl. I-XVI.)
1894. PODWISSOZKY, Éléments de pathologie générale (en russe).
1910. POYARKOFF, E., Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère. (La Galéruque de l'Orme.) (*Thèse Paris et Arch. anat. microsc.*, t. XII. 1910.)
1896. RENGEL, C., Ueber die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* während der Metamorphose. (*Zeitschr. f. w. Zool.*, t. LXII, pp. 1-60, pl. I.)

1904. RÖSSIG, H., Von welchen Organen der Gallwespenlarven geht der Reiz zur Bildung der Pflanzengalle aus? Untersuchung der Drüsenorgane der Gallwespenlarven, zugleich ein Beitrag zur postembryonalen Entwicklung derselben. (*Zool. Jahrb. Syst.*, t. XX, pp. 19-20, pl. m-vi.)
1908. RUSS, E.-A.-L., Die postembryonale Entwicklung des Darmkanals bei den Trichopteren (*Anabolia lævis* Zett). (*Zool. Jahrb. Anat.*, t. XXV, pp. 675-770, pl. xxix-xxxii.)
1906. SÉMICHON, L., Recherches morphologiques et biologiques sur quelques Mellifères solitaires. (*Bulletin scient. France et Belgique*, t. XL, pp. 281-442, pl. xiii-xv.)
1899. TERRE, L., Contribution à l'étude de l'histolyse et de l'histogénèse du tissu musculaire chez l'Abeille. (*C. R. Soc. biologie Paris*, t. LI, pp. 896-898.)
- 1900, a. — Sur l'histolyse musculaire des Hyménoptères. (*Ibid.*, t. LII, pp. 91-93.)
- 1900, b. — Métamorphose et phagocytose. (*Ibid.*, pp. 158-159.)
- 1900, c. — Sur l'histolyse du corps adipeux chez l'Abeille. (*Ibid.*, pp. 160-162.)
1864. WEISMANN, A., Die nachembryonale Entwicklung der Musciden. (*Zeitschr. f. w. Zool.*, t. XIV, pp. 187-336, pl. xxi-xxvii.)
1907. WEISSENBERG, R., Ueber die Onocyten von *Torymus nigricornis* Boh., mit besonderer Berücksichtigung der Metamorphose. (*Zool. Jahrb. Anat.*, t. XXIII, pp. 231-268, pl. xviii.)
1882. WIELOWIEJSKI (H. v.), Studien über die Lampyriden. (*Zeitschr. f. w. Zool.*, t. XXXVII, pp. 354-428, pl. xxiii-xxiv.)
1886. — Ueber das Blutgewebe der Insekten. (*Ibid.*, t. XLIII, pp. 512-536.)
1890. WISTINGHAUSEN (C. v.), Ueber Tracheenendigungen in den Sericterien der Raupen. (*Ibid.*, t. XLIX, pp. 565-582, pl. xxvii.)

Postérieurement au dépôt de ce Mémoire, les résultats principaux en ont été annoncés par des communications préliminaires dans les *Comptes rendus de la Société de Biologie*.

EXPLICATION DES PLANCHES

Lettres communes à toutes les figures

- B.* Membrane basale.
 - b.* Boules de dégénérescence chromatolytique des noyaux.
 - cs.* Coagulum sanguin éosinophile des nymphes assez avancées.
 - d.* Grains de dégénérescence pycnotique de noyaux imaginaires.
 - E.* Épithélium larvaire de l'intestin moyen.
 - G.* Corps gras larvaire.
 - g.* Corps gras imaginal.
 - h.* Histoblaste hypodermique.
 - i.* Imaginales de l'intestin moyen.
 - l.* Leucocytes; ceux qui ont fonctionné comme phagocytes sont souvent désignés par les lettres *ph.*
 - M.* Muscles larvaires, ou substance myoplasmique qui en dérive par perte de la striation et clivage longitudinal.
 - Md.* Muscle larvaire en dégénérescence.
 - m.* Myoblastes imaginaires.
 - md.* Myoblastes en dégénérescence.
 - N.* Gros noyaux larvaires.
 - Nd.* Noyaux larvaires en dégénérescence.
 - n.* Petits noyaux imaginaires.
 - OE.* OEnocytes larvaires.
 - o.* OEnocytes imaginaires.
 - ph.* Phagocytes leucocytaires.
 - s.* Sarcolemme.
 - Tr.* Nodosités trachéennes.
 - tr.* Trachéoles intestinales, ou trachées intramusculaires.
 - U.* Cellules à urates.
 - vg.* Vacuole occupée par de la graisse.
 - v.tr.* Vésicule trachéenne.
 - ** Figure de division caryocinétique.
-

PLANCHE I.

FIG. 1. — Coupe normale de l'intestin moyen d'une toute jeune larve de *Polistes* montrant deux imaginales *i*, à la base de l'épithélium larvaire. La double paroi de la basale B et du sarcolemme externe *s*, avec la musculature intercalée, sépare complètement l'épithélium de la cavité générale, où circulent les leucocytes du sang, *l*. Une nodosité trachéenne, *Tr*, est accolée à cette paroi; seules les trachéoles *tr*, dépourvues de noyau, traversent le sarcolemme et, cheminant au même niveau que la musculature, viennent ramper à la surface externe de la basale.

Cette figure montre d'une part l'existence des imaginales dès le plus jeune âge larvaire, d'autre part l'inexistence de rapports quelconques entre ces imaginales et les leucocytes ou les trachées, $\times 1,200$.

FIG. 2. — Coupe analogue, dans une larve jeune, de 5 millimètres de longueur, fixée juste au moment d'une mue; on remarque la netteté particulière de la bordure en brosse et les larmes cytoplasmiques qui s'enfoncent à l'intérieur du noyau. La sécrétion acidophile est réunie en une masse homogène sous le plateau de la cellule, phase plus avancée de mise en charge de la cellule que sur la figure 1, $\times 865$.

FIG. 3. — Coupe tangentielle rasant la base des cellules épithéliales de l'intestin moyen, montrant la situation et l'aspect des cellules imaginales, par rapport aux champs polygonaux, irréguliers et engrenés en jeu de patience, des cellules larvaires. On a projeté sur le même plan des ramifications trachéolaires *tr*, qui sont en réalité à un niveau un peu différent de la même coupe, pour montrer leur distribution quelconque par rapport aux imaginales. — Toute jeune larve de 2 millimètres de longueur, $\times 1,200$.

FIG. 4. — Coupe analogue dans une larve d'âge moyen de 1 centimètre de longueur. (Détail grossi de la préparation photographiée, fig. 105, 106.) Les imaginales ont proliféré et leurs groupes, d'aspects plasmodiaux, commencent à former un réseau à la base de l'épithélium larvaire, $\times 600$.

FIG. 5. — Coupe tangentielle, tout à fait superficielle, n'intéressant que la musculature (surtout les fibres longitudinales, dont on voit quelques ramifications anastomotiques) et les trachées situées à peu près au même niveau. Un tronc afférent, d'aspect ordinaire, se ramifie en arrivant à l'intestin, puis chaque rameau se renfle en une nodosité *Tr*, où se trouve le dernier noyau, avant de se résoudre en trachéoles *tr*, cheminant au milieu des muscles. — Jeune larve de 5 millimètres de longueur, $\times 230$.

FIG. 6. — Ramification montrant trois nodosités trachéennes. — Larve d'âge moyen de 1 centimètre de longueur, $\times 600$.

- FIG. 7. — Coupe tangentielle rasante, analogue à celle de la figure 3; les imaginaires ont proliféré et se présentent maintenant par petits groupes; les trachéoles ont toujours un trajet quelconque par rapport à ces imaginaires. — Larve jeune de 5 millimètres de longueur, $\times 1,200$.
- FIG. 8. — Coupe tangentielle rasante dans une toute jeune larve (autre portion de la coupe lig. 3), $\times 1,200$.
- FIG. 9. — Deux nodosités trachéennes, montrant le mode de ramification des tubes aériens, et le noyau géant polymorphe, qui régit toutes les ramifications ultérieures. — Larve jeune de 5 millimètres de longueur, $\times 600$.
- FIG. 10. — Portion du corps gras profond d'une toute jeune larve de 2 millimètres de longueur, montrant les cellules adipeuses proprement dites et un œnocyte larvaire, $\times 1,200$.
- FIG. 11. — Portion du corps gras profond dans une larve un peu plus âgée. Les cellules adipeuses sont bien individualisées; les cellules à urates sont intercalées entre elles comme des taches claires arrondies; un œnocyte se moule sur les cellules voisines, $\times 660$.
- FIG. 12. — Nappe de corps gras externe dans une toute jeune larve de 2 millimètres de longueur. Noter l'opposition avec la figure 10; grosses gouttes grasses et absence d'œnocytes, $\times 1,200$.
- FIG. 13. — Cellules adipeuses du corps gras externe, dans une larve assez âgée; début de la formation des inclusions albuminoïdes, $\times 660$.
- FIG. 14. — Cellule du corps gras profond de la même larve, montrant déjà une phase beaucoup plus avancée de cette formation des réserves albuminoïdes. Cette cellule a, exceptionnellement, son noyau divisé en deux nappes, $\times 660$.

PLANCHE II.

- FIG. 15. — Portion du corps gras profond d'une jeune larve de 5 millimètres de longueur montrant les formes irrégulières que les œnocytes prennent souvent à cet âge, $\times 1,200$.
- FIG. 16. — Une cellule G. du corps gras profond, montrant le début de la formation des albuminoïdes et la forme déjà compliquée du noyau; un œnocyte OE. revenu à une forme plus ovoïde; une cellule à urate Ur, dont le noyau commence à devenir étoilé. — Larve adulte; région postérieure, $\times 660$.
- FIG. 17. — Cellule du corps gras profond antérieur de la même larve, où la formation des réserves albuminoïdes est encore plus avancée. On remarque la diminution corrélatrice de la graisse, et, dans les grosses inclusions albuminoïdes, un semis de granules plus colorés, $\times 660$.

- FIG. 18. — Une cellule adipeuse larvaire, tout à la fin de la résorption de ses réserves, mais dont le noyau est encore en bon état (voir fig. 33, un stade ultérieur). Abdomen d'une nymphe de ♂ sur le point d'éclore, $\times 1,200$.
- FIG. 19. — Coupe longitudinale de la région dorsale du quatrième segment abdominal dans une larve adulte, montrant l'histoblaste hypodermique *h*, au niveau duquel naissent les œnocytes imaginaires; contre lui, dans la cavité générale, un essaim de myoblastes, $\times 103$.
- FIG. 20. — Région limite de l'histoblaste hypodermique de la figure précédente, représenté à un plus fort grossissement pour montrer la naissance des œnocytes imaginaires, par une sorte de foisonnement et de délamination de l'hypoderme; les œnocytes soulevant la basale B, qui continue à les recouvrir, émigrent vers les myoblastes, $\times 600$.
- FIG. 21. — Hypoderme d'une jeune pronympe (avant la mue nymphale) montrant une caryocinèse de direction normale à la surface épithéliale: processus de délamination conduisant à la formation des œnocytes imaginaires, $\times 600$.
- FIG. 22. — Aspect d'ensemble d'un segment abdominal peu avant la mue nymphale (la cuticule larvaire déjà soulevée n'a pas été figurée). Les œnocytes imaginaires émigrés dans la cavité du corps sont maintenant au niveau des cellules du corps gras externe, $\times 230$.
- FIG. 23. — Coupe longitudinale d'un muscle en transformation, déprimé par un massif d'œnocytes imaginaires. De pareils aspects ont été interprétés à tort comme montrant une transformation du muscle en éléments libres « caryocytes », dérivant des gros noyaux musculaires. — Jeune nymphe, $\times 600$.
- FIG. 24. — Coupe analogue montrant bien comment la précédente doit être interprétée. Le massif d'œnocytes refoule le muscle et occupe une dépression en forme de cuvette, où pénètrent en même temps le sang et les leucocytes. Les gros noyaux musculaires n'ont subi aucune altération et ne sont pour rien dans la formation des œnocytes, émigrés au contraire à partir de l'hypoderme, $\times 600$.

PLANCHE III.

- FIG. 25. — Région voisine des téguments, dans la partie postérieure du thorax d'une nymphe ♂ sur le point d'éclore. A droite, des cellules grasses larvaires se sont réassociées en corps gras imaginal; les inclusions albuminoïdes ont en grande partie disparu et sont remplacées par de la graisse. A gauche, au milieu de muscles imaginaires, se trouvent au contraire de nombreuses cellules grasses restées dissociées et présentant toutes les phases de la résorption complète de leurs inclusions, avec diminution progressive de leur taille, *v. tr.* vésicule trachéenne. $\times 110$.

- FIG. 26. — Portion de tissu adipeux abdominal profond dans une nymphe assez âgée de *V. crabro* ♂. Les inclusions albuminoïdes sont en voie de résorption et de remplacement par de la graisse, $\times 600$.
- FIG. 27. — Portion de tissu abdominal périphérique dans la même nymphe de *V. crabro*. La résorption des albuminoïdes y est plus avancée; les œnocytes paraissent répartis avec une densité plus grande dans ce tissu, $\times 600$.
- FIG. 28. — Tissu adipeux abdominal dans une nymphe de *V. crabro* ♂ sur le point d'éclore. La résorption des albuminoïdes est presque achevée, $\times 600$.
- FIG. 29. — Tissu adipeux abdominal profond, dans une nymphe de *Polistes* ♂, sur le point d'éclore. Reconstitution du corps gras imaginal en tissu cohérent formé de cellules grasses larvaires et de cellules à urates persistantes $\times 600$. Cette figure est empruntée à la même nymphe que la figure 23.
- FIG. 30. — Tissu adipeux abdominal périphérique de la même nymphe. La résorption des albuminoïdes y est plus avancée; on notera en outre l'intercalation des œnocytes imaginaires. La cellule *g* fait passage au corps gras profond, $\times 600$.
- FIG. 31. — Tissu adipeux imaginal de *Vespa germanica*. Abdomen d'une imago capturée en liberté. Noyaux bourgeonnants des cellules grasses. — OEnocyte imaginal, $\times 600$.
- FIG. 32. — Une cellule du même tissu adipeux présentant un aspect moins compliqué du noyau, $\times 600$.
- FIG. 33. — Stade ultime de l'atrophie d'une cellule grasse larvaire dans l'abdomen d'une nymphe de *Polistes* ♂ sur le point d'éclore (fait suite au stade de la figure 18). Après résorption complète des réserves, la cellule entre en dégénérescence chromatolytique; deux leucocytes s'accolent à elle et vont la phagocyter, $\times 1,200$.

PLANCHE IV.

Aspects de préparations colorées à l'hémalum-éosine et aurantia.

- FIG. 34. — Cellule grasse larvaire libérée et au stade où la digestion des réserves albuminoïdes commence, avec réapparition de gros globules de graisse dissous par les réactifs et laissant à leur place de grosses vacuoles *vg*. Cette cellule est en outre au début de sa résorption phagocytaire; des leucocytes viennent s'appliquer à sa surface et commencent à englober des inclusions arrachées à la cellule. Le noyau de la cellule grasse présente nettement une altération chromatolytique, en même temps qu'il a repris une forme ovoïde; *cs*, coagulum sanguin. — Jeune nymphe encore blanche. Hémalum-éosine, $\times 1,000$.

- FIG. 35. — Coupe de la même cellule, contiguë à la précédente et montrant un phagocyte pénétré un peu plus profondément; un autre contient une grosse vacuole claire, indiquant sans doute qu'il avait englobé une boule de graisse, $\times 1,000$.
- FIG. 36. — Un stade assez avancé de la résorption phagocytaire d'une cellule grasse. La dislocation est à peu près complète; le noyau en chromatolyse à nu; les anciennes inclusions de la cellule grasse sont passées à l'intérieur des phagocytes, transformés en sphères de granules et qui commencent à se disperser. — Jeune nymphe blanche, $\times 1,000$.
- FIG. 37. — Un stade un peu moins avancé; il reste encore, attenant au noyau, une certaine portion du territoire de la cellule grasse. Ce territoire encore cohérent paraît montrer qu'il n'y a pas d'effluence spontanée de la cellule dans le sang. Parmi les phagocytes qui ont déjà détruit la partie périphérique de la cellule, quelques-uns, en particulier ceux marqués *ph*, n'ont pas leur noyau dans la coupe. Au bas de la figure est un fragment *fg* de la cellule grasse, non encore englobé, mais présentant déjà un leucocyte à sa surface, $\times 1,000$.
- FIG. 38. — Un leucocyte fixé juste au moment où, à la périphérie d'une cellule grasse, il est en train d'englober deux globules albuminoïdes de cette cellule, $\times 1,000$.
- FIG. 39. — Noyau de cellule grasse en chromatolyse, cerné par des leucocytes et qui va être phagocyté, $\times 1,000$.
- FIG. 40. — Cellule du corps gras profond d'une larve adulte (hémalun-aurantia), $\times 660$.
- FIG. 41-48. — Stades divers de la résorption des inclusions et de l'atrophie des cellules grasses larvaires dans le thorax d'une nymphe ♂ sur le point d'éclore. Détails de la figure 25. Pour se rendre compte de la réduction de volume subie par ces cellules, on notera que le point de départ de cette évolution régressive est une cellule ayant un aspect analogue à celui de la figure 34, mais avec noyau tel que celui de la figure 40, et qui, dessinée au même grossissement, aurait un diamètre de 10 à 12 centimètres, $\times 1,200$.
- FIG. 41. — Une cellule où la résorption est assez avancée, mais qui contient encore cependant pas mal de graisse; noyau en boyau contourné, $\times 1,200$.
- FIG. 42-43. — Cellules qui ont presque achevé la résorption, mais contiennent encore un petit nombre d'inclusions albuminoïdes de taille initiale, $\times 1,200$.
- FIG. 44. — Cellules ayant terminé la résorption; le noyau en boyau irrégulier vient s'accoler à la membrane cellulaire, $\times 1,200$.
- FIG. 45. — Début de la dégénérescence chromatolytique du noyau, $\times 1,200$.
- FIG. 46. — Boules chromatolytiques dérivant des noyaux et qui n'ont plus qu'à être englobées par les phagocytes.

FIG. 47, 48. — Deux stades analogues à ceux des figures 42, 43, 44, mais où les cellules sont en outre aplaties par compression entre les masses des muscles du vol, $\times 1,200$.

PLANCHE V.

FIG. 49. — Coupe voisine de celle représentée figure 20. Formation des œnocytes imaginaires par délamination de l'hypoderme. On voit une plaque équatoriale de caryocinèse, dont l'axe est à peu près normal à la surface hypodermique. Les premiers œnocytes formés commencent à émigrer sous la basale vers le massif myoblastique. — Larve adulte se préparant à filer, $\times 600$.

FIG. 50. — Région analogue dans une larve qui vient de filer. Les œnocytes imaginaires forment déjà un massif assez important, soulevant fortement la basale. Les myoblastes commencent à s'allonger en éléments musculaires, $\times 600$.

FIG. 51. — Portion des téguments latéraux d'un segment abdominal. Jeune nymphe avant la mue. Les œnocytes imaginaires continuent à se former par prolifération de l'hypoderme, et émigrent vers la profondeur de la cavité générale. Sous la peau, un muscle larvaire M, en voie de clivage, $\times 600$.

FIG. 52. — Région analogue de la même jeune nymphe, montrant des groupes compacts d'œnocytes imaginaires émigrés en profondeur et se moulant autour des cellules grasses, des muscles en transformation, etc., $\times 600$.

FIG. 53. — Groupe d'œnocytes imaginaires autour d'un œnocyte larvaire; voisinage fortuit et qui n'indique aucun rapport génétique entre ces cellules, $\times 600$.

FIG. 54. — Groupe d'œnocytes imaginaires au voisinage d'un muscle larvaire en transformation, dont le clivage a commencé après oblitération de la striation transversale. Un noyau larvaire est encore conservé en état tout à fait normal; parmi les petits noyaux imaginaires, certains sont déjà engagés dans un processus de division multiple; d'autres se sont entourés d'un peu de sarcoplasme et individualisés en petites cellules myoblastiques. Rien, dans cette transformation du muscle, ne saurait donner naissance aux œnocytes (caryocytes des auteurs). — Jeune nymphe blanche, $\times 1,200$.

FIG. 55. — Muscle thoracique (futur muscle vibreur longitudinal), dans une toute jeune larve, montrant déjà quelques myoblastes imaginaires coiffant les gros noyaux larvaires, $\times 1,200$.

FIG. 56. — Un gros noyau larvaire et un groupe de myoblastes imaginaires de ce même muscle dans une jeune larve de 5 millimètres de longueur, $\times 1,200$.

FIG. 57. — Coupe rasante du même muscle, intéressant seulement deux des saillies globuleuses constituées par les noyaux larvaires et les groupes de myoblastes qui les recouvrent. — Larve adulte, $\times 1,200$.

FIG. 58. — Coupe oblique de la surface du même muscle, montrant une caryocinèse de myoblaste imaginal. — Larve adulte, $\times 1,200$.

PLANCHE VI.

Aspects de préparations colorées à l'hémalun-éosine.

- FIG. 59. — Portion de muscle larvaire en dégénérescence, envahi et morcelé par des phagocytes. — Jeune nymphe avant la mue, $\times 1,200$.
- FIG. 60. — Noyau musculaire larvaire entouré de phagocytes et de quelques myoblastes imaginaires (à la surface du muscle vibreur longitudinal en transformation). — Nymphe au moment de la mue, $\times 1,200$.
- FIG. 61-63. — Débris d'un muscle larvaire en voie de destruction totale, et phagocytes en train d'englober ces débris. Région d'une insertion tendineuse sur les téguments. — Jeune nymphe avant la mue, $\times 1,200$.
- FIG. 64. — Portion de muscle larvaire en voie d'atrophie totale, avec noyau en chromatolyse et phagocytes; un jeune œnocyte imaginal au voisinage de ce noyau, $\times 1,200$.
- FIG. 65. — Masses en chromatolyse, représentant de gros noyaux musculaires larvaires, mis en liberté et flottant quelque temps dans le sang avant d'être englobés par les phagocytes, $\times 1,200$.
- FIG. 66. — Stade peu avancé de la dégénérescence d'un muscle larvaire qui disparaîtra totalement. Disparition complète de la structure contractile et apparition de grosses vacuoles occupées sans doute par de la graisse. Les noyaux musculaires sont encore normaux. Des œnocytes imaginaires se trouvent au contact de ce muscle; bien évidemment ils ne proviennent pas d'une transformation sur place de ce muscle. — Jeune nymphe avant la mue, $\times 1,200$.
- FIG. 67. — Dégénérescence avancée d'un muscle qui contient exceptionnellement deux petits noyaux (imaginaires?); mise en liberté de masses nucléaires chromatolytiques; phagocytes avec inclusions arrachées au muscle, $\times 1,200$.
- FIG. 68. — Un phagocyte qui a englobé une masse chromatolytique dérivant d'un noyau musculaire larvaire, $\times 1,200$.

PLANCHE VII.

- FIG. 69. — Un noyau imaginal en voie de division directe multiple sans l'axe d'une colonne de myoplasme en transformation; répartition irrégulière des vacuoles autour du noyau. Ebauche des muscles vibreurs longitudinaux. — Nymphe au moment de la mue, $\times 1,200$.
- FIG. 70. — Noyau imaginal en voie de division directe multiple dans une colonne de myoplasme. Muscle abdominal ayant perdu sa striation transversale, mais conservant encore des vestiges de structure fibrillaires. — Jeune nymphe avant la mue, $\times 1,200$.

- FIG. 71-72. — Début de la dégénérescence d'un muscle abdominal oblique, qui sera totalement détruit et phagocyté. Début de l'immigration des leucocytes. La figure 72 représente la portion de ce muscle qui avoisine son insertion sur les téguments; la figure 71 représente la région qui lui fait suite à quelque distance. — Jeune nymphe avant la mue, $\times 1,200$.
- FIG. 73. — Coupe transversale d'un muscle larvaire non encore transformé, montrant un gros noyau larvaire et deux petits noyaux de myoblastes imaginaires. — Jeune nymphe, $\times 1,200$.
- FIG. 74. — Portion de l'ébauche du muscle vibreur longitudinal en coupe longitudinale; portions de deux colonnes myoplasmiques en transformation, avec divisions multiples en chapelets des petits noyaux imaginaires. A gauche, limite de l'ébauche musculaire, qui baigne dans le coagulum sanguin, marquée simplement par une ou deux assises de myoblastes. Entre les colonnes de substance musculaire remaniées, des massifs compacts de myoblastes, en prolifération caryométique, entremêlés éventuellement de phagocytes leucocytaires et de ramifications trachéennes. — Nymphe au moment de la mue, $\times 1,200$.
- FIG. 75. — Une colonne de myoplasme remanié de la même ébauche musculaire; à l'extérieur, des myoblastes venant s'accoler à sa surface, début du processus de fusion de ces myoblastes. A gauche, un petit noyau légèrement en saillie provient sans doute d'un myoblaste qui vient juste de se fusionner. Dans la masse myoplasmique, deux noyaux en voie de division multiple. L'un n'est sûrement imaginal; l'autre, d'après sa grande taille, est peut-être un noyau larvaire. — Nymphe au moment de la mue, $\times 1,200$.
- FIG. 76. -- Gros noyau larvaire en dégénérescence chromatolytique, éliminé hors de l'ébauche des muscles vibrateurs et cerné par des phagocytes. — Nymphe au moment de la mue, $\times 1,200$.
- FIG. 77. — Muscle abdominal longitudinal en voie de clivage assez avancé; un massif d'œocytes imaginaires se trouve compris entre les colonnettes myoplasmiques. Ici encore il n'y a qu'un rapport topographique de hasard entre le muscle et les œocytes, $\times 440$.

PLANCHE VIII.

- FIG. 78. — Région périphérique de l'ébauche du muscle vibreur longitudinal, montrant la dernière colonne myoplasmique rencontrée par la coupe et plus à droite (côté dorsal) un amas très lâche de myoblastes et de débris variés représentant des noyaux musculaires larvaires à diverses étapes de leur dégénérescence. Les uns, présentant des vacuoles qui étaient sans doute occupées par de la graisse, manifestent comme une tentative de division multiple, qui

avorte et aboutit simplement à la formation de boules chromatolytiques *b*. De nombreux leucocytes circulent dans cette région et phagocytent les boules de dégénérescence. Prolifération caryocinétique des myoblastes. — Jeune nymphe au moment de la mue, $\times 1,200$.

FIG. 79. — Région plus profonde de la même ébauche musculaire, montrant, dans l'espace compris entre deux colonnes myoplasmiques, un amas beaucoup plus compact de myoblastes, de gros noyaux larvaires en dégénérescence et de phagocytes. Dans la colonne musculaire de droite, on voit des noyaux imaginaux s'allongeant en direction longitudinale, début du processus de division multiple en chapelets. Des myoblastes sont infiltrés dans une fissure de cette colonne myoplasmique, sans doute produite par leur immigration, $\times 1,200$.

FIG. 80. — Autre portion de la même ébauche, montrant une succession de trois noyaux larvaires éliminés solidairement avec un peu de substance musculaire et commençant à dégénérer, $\times 1,200$.

FIG. 81. — Muscle abdominal longitudinal qui a encore conservé sa structure contractile; les petits noyaux imaginaux ont commencé à proliférer par bipartitions directes. Soit en surface, soit en profondeur, on voit de petites boules pycnotiques *d*, provenant sans doute de l'avortement de quelques petits noyaux. OEnocytes imaginaux au voisinage du muscle. — Jeune nymphe avant la mue, $\times 440$.

FIG. 82. — Deux gros noyaux musculaires larvaires éliminés et au début de leur dégénérescence, au milieu de l'amas compact de myoblastes en prolifération; ébauche du muscle vibreur longitudinal. — Jeune nymphe au moment de la mue, $\times 1,200$.

FIG. 83. — Muscle abdominal oblique au début de sa dégénérescence et qui disparaîtra totalement. Des œnocytes imaginaux se trouvent à côté du muscle, et deux d'entre eux dépriment la masse plastique du muscle et sont encastrés à son intérieur. Il n'y a cependant aucune raison d'interpréter de pareils aspects comme indiquant une formation d'œnocytes (caryocytes des auteurs) aux dépens des noyaux musculaires. — Nymphe au moment de la mue, $\times 440$.

PLANCHE IX.

FIG. 84. — Muscle thoracique longitudinal (futur vibreur longitudinal). — Larve d'âge moyen, de 1 centimètre de longueur, $\times 600$.

FIG. 85. — Portion du même muscle chez une larve adulte, montrant un myoblaste imaginal en caryocinèse, $\times 1,200$.

- FIG. 86. — Coupe transversale d'un muscle abdominal en voie de clivage; le processus d'individualisation des myoblastes imaginaires est extrêmement restreint. Forme étoilée du gros noyau larvaire. — Jeune nymphe avant la mue, $\times 1,200$.
- FIG. 87. — Coupe transversale d'un muscle longitudinal dorsal métathoracique, montrant un processus tout analogue de clivage, et en outre la dégénérescence d'un gros noyau larvaire. — Jeune nymphe, $\times 1,200$.
- FIG. 88, 89, 90. — Portions de la même ébauche musculaire; coupes transversales montrant des aspects variés des gros noyaux larvaires, l'individualisation et la prolifération caryocinétique des myoblastes imaginaires, $\times 1,200$.
- FIG. 91, 92, 93, 94. — Coupes transversales de l'ébauche du muscle vibreur longitudinal, montrant aussi les aspects variés des gros noyaux larvaires, certains paraissant annoncer une division multiple. Comparées aux précédentes, ces figures montrent l'importance beaucoup plus considérable de la prolifération myoblastique. La figure 93 montre de petites masses de dégénérescence *md*, provenant sans doute de l'avortement de myoblastes imaginaires, $\times 1,200$.
- FIG. 95. — Une grosse cellule de trachées au milieu du massif myoblastique de l'ébauche du vibreur longitudinal, $\times 1,200$.
- FIG. 96. — Coupe longitudinale de la même ébauche montrant également des éléments trachéens au milieu des myoblastes. Ces deux figures montrent qu'on ne peut faire aucune confusion entre les myoblastes et les trachées, $\times 1,200$.
- FIG. 97. — Un noyau (sans doute d'après sa taille un gros noyau larvaire) en voie de division multiple dans une colonne myoplastique. Ébauche du vibreur longitudinal, $\times 1,200$.
- FIG. 98. — Autre portion de la même ébauche, montrant un noyau qu'un gros nucléole semble bien caractériser comme larvaire, et qui va sans doute évoluer vers une division multiple, $\times 1,200$.

PLANCHE X.

Photographies microscopiques

- FIG. 99. — Coupe rasante de l'intestin moyen dans une larve venant de filer. Musculature et îlots imaginaires.
- FIG. 100. — Ébauche du muscle vibreur longitudinal dans une nymphe au moment de la mue.

- FIG. 101. — Un muscle en transformation par voie de clivage, *M*, et un muscle en voie d'atrophie totale, *Md*, venant s'insérer sur le même point des téguments. Jeune nymphe avant la mue : la cuticule larvaire, *cut.*, déjà soulevée, ne tient plus à l'hypoderme qu'au niveau de l'insertion musculaire.
- FIG. 102. — Coupe rasante de l'intestin dans une larve encore jeune; réseau musculaire et trachées.
- FIG. 103. — Région du proventricule et de la valvule œsophagienne chez une jeune larve, montrant l'origine de la membrane péritrophique.
- FIG. 104. — Portion plus fortement grossie de la figure 99. Musculature et ilots imaginaires.
- FIG. 105. — Corps gras externe *Ge*, et corps gras interne *Gi*, dans une larve d'âge moyen.
- FIG. 106. — Coupe rasante de l'intestin moyen dans une larve d'âge moyen. Distribution des imaginaires (détail planche 1, figure 4).
- FIG. 107. — Muscles thoraciques longitudinaux (futurs vibrateurs) dans une larve adulte.
-

cs

mg

Fig. 40.

Exp

Fig. 41.

Fig. 45.

Fig. 46.

Fig. 43.

ph

Fig. 34.

Fig. 44.

Fig. 48.

ph

Fig. 47.

Fig. 39.

cs

ph

Fig. 38.

Ag

Fig. 37.

cs

Fig. 36.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
INTRODUCTION : <i>Histolyse et histogénèse</i>	3
<i>Réuovation épithéliale de l'intestin moyen</i>	9
Aperçu historique	9
L'épithélium larvaire	14
Les cellules imaginales.	17
Les amœbocytes	18
Les trachées	19
Prolifération des imaginales	21
Résumé et discussion	22
<i>Tissu adipeux</i>	27
Historique.	27
Le corps gras larvaire	33
Le corps gras des jeunes nymphes; dissociation des cellules.	37
Résorption précoce par phagocytose	39
Le corps gras imaginal.	43
Résorption tardive de cellules grasses	47
Résumé	49
<i>OEnocytes</i>	51
Les œnocytes larvaires	51
Les œnocytes imaginaires; leur origine hypodermique.	53
Rapports topographique des œnocytes imaginaires	57
<i>Muscles</i>	61
Historique.	61
Résorption phagocytaire totale	69
Transformation des muscles persistants de l'abdomen	73
Muscles thoraciques du vol	76
Résumé	82
<i>Conclusions générales.</i>	83
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	87
EXPLICATION DES PLANCHES	90

M. B. L. LIBRARY - WOODS HOLE, MASS.

M. B. L. LIBRARY - WOODS HOLE, MASS.