2.7 K.
18.
24 E 90
Linné, Zool.

SUR
L'INTERVENTION DE LA PHAGOCYTOSE

DANS LE
DÉVELOPPEMENT DES INVERTÉBRÉS,

PAR
le Dr C. DE BRUYNE

CHEF DES TRAVAUX HISTOLOGIQUES ET EMBRYOLOGIQUES A L'UNIVERSITÉ
PROFESSEUR A L'ÉCOLE NORMALE DE GAND

Ab ovo usque ad mala.

(Couronné par la Classe des sciences dans la séance du 15 décembre 1896.)

Mémoire en réponse à la question posée par l'Académie royale de Belgique
(concours pour 1896 : sciences naturelles) :

*« On demande des recherches nouvelles au sujet de l'intervention de la phagocytose
dans le développement des Invertébrés. »*

SUR
L'INTERVENTION DE LA PHAGOCYTOSE
DANS LE
DÉVELOPPEMENT DES INVERTÉBRÉS

METCHNIKOFF, dans son travail magistral de 1883 (*Insectes*, 47), a défini le *phagocyte* et créé la théorie de la *phagocytose*. Celle-ci fut d'abord attaquée de toutes parts, mais, après que des naturalistes eussent répété les expériences ingénieuses du jeune savant russe, elle fut admise d'une façon générale : discutée avec une égale conviction par ses adversaires et par ses adeptes, elle fit naître ainsi des travaux nombreux et d'une importance considérable. Chez les Invertébrés, elle a fait l'objet de recherches actives, mais le sujet n'est point épuisé. En réponse à une question posée par la Classe des sciences de l'Académie, nous l'avons étudiée à notre tour chez tous les Métazoaires invertébrés (sauf chez les Coelentérés) et tout particulièrement chez les Insectes et chez les Mollusques. Nous consignerons nos résultats principaux dans les chapitres qui vont suivre.

INSECTES.

MÉTHODES ET MATÉRIAUX DE RECHERCHE.

Nous avons capturé les insectes à différents stades de leur développement et avons procédé à l'examen des tissus vivants et frais, ou bien après fixation.

1. *Examen à l'état vivant.* — Les insectes ou parties d'insectes furent ou disséqués ou dilacérés sous le microscope et les tissus soumis à un examen

immédiat. Dans ces conditions, nous avons pu surprendre le caractère intime des phénomènes sans devoir craindre les altérations auxquelles, dans certains cas, peut donner lieu l'emploi de réactifs.

2. *Fixations.* — Après dilacération, des organes furent exposés pendant un temps variable à des vapeurs d'acide osmique et examinés dans cet état ou bien après coloration subséquente par le vert de méthyle. Les liqueurs de FLEMING et de HERMANN, ainsi que le sublimé corrosif, nous ont rendu de grands services et se sont complétés mutuellement, de même qu'ils ont fourni des résultats concordants et confirmatifs. Avec les matériaux fixés dans leur totalité, nous avons surtout eu recours aux coupes en série après inclusion à la paraffine. Pour éviter les inconvénients auxquels donne lieu la chitine, nous avons souvent dépouillé l'insecte de ses téguments avant de procéder à la fixation ou mieux encore après. Dans ce dernier cas, afin que les fixateurs pussent pénétrer les objets dans leur totalité, des incisions, des déchirures ou des ablations ont été pratiquées dans les téguments. Il a été également fait usage de la méthode de VAN REES (66, p. 10), qui consiste à faire agir des réactifs chauds (à la température de coagulation des substances albuminoïdes); toutefois, craignant l'action peut-être désavantageuse de l'eau ou de l'alcool trop faible (30 %), nous avons employé exclusivement les liqueurs citées plus haut. Les coupes très minces, collées en séries ininterrompues sur porte-objet, ont été colorées à la safranine seule ou à la safranine et au violet de gentiane, ou bien à l'hématoxyline, selon que la fixation s'était faite par les liqueurs osmiques ou par le bichlorure.

I. — INSECTES A MÉTAMORPHOSES COMPLÈTES (HOLOMÉTABOLES).

A. — *Historique.*

Les métamorphoses des Insectes ont fait l'objet d'un grand nombre de recherches scientifiques et la question de la phagocytose a été agitée à ce sujet pour la première fois par le créateur de la théorie (46). WEISMANN, déjà en 1864 (70), étudiant le développement postembryonnaire de *Musca*

vomitoria et de *Sarcophaga carnaria*, avait attiré l'attention sur les phénomènes de dégénérescence qui se passent dans le corps de la chrysalide et introduisit dans le langage scientifique le terme « histolyse », qui a conservé sa signification depuis lors. D'après le professeur de Fribourg-en-Brisgau, les tissus de la larve se dissolvent par dégénérescence graisseuse et le contenu des cellules se transforme en petits fragments. La masse résultant de cette destruction se mêle au sang dont les corpuscules aussi ont dégénéré et il se forme ainsi une bouillie (*Brei*); des fragments de ce « Brei » s'isolent, s'entourent d'une membrane, deviennent granuleux, perdent leurs granulations graisseuses et acquièrent un noyau. Ces sortes de conglomerats de détrit, auxquels WEISMANN attribue la valeur de cellules nées par une espèce de formation cellulaire libre, reçurent le nom de *globes granuleux*, « Körnchenkugeln »; à son avis, ils fournissent, en s'accumulant, les matériaux pour l'édification des tissus et organes nouveaux, c'est-à-dire qu'ils se *transforment* en muscles, trachées, etc.

L'étude du développement embryonnaire des *Muscides*, ainsi introduite par WEISMANN, fut reprise en 1877 par GANIN (20) chez *Anthomyia*, *Formica*, *Myrmica*, *Chrysomela*, *Lithocolletis*, *Tenebrio* et *Musca vomitoria*. Ainsi que le dit VAN REES, les méthodes, considérablement perfectionnées depuis WEISMANN, ont permis à GANIN de rectifier quelques-unes des erreurs commises par son prédécesseur et de compléter partiellement ses recherches. C'est ainsi que son travail a contribué, dans une large mesure, à faire connaître l'existence et la composition des disques imaginaires ainsi que l'origine mésodermique des muscles thoraciques. D'après ce travail, très remarquable, les produits de dégénérescence de la larve n'interviennent dans la formation des organes nouveaux qu'à titre de substance nutritive. Presque à la même époque, KÜNCKEL D'HERCULAI fit ses intéressantes recherches sur l'organisation et le développement des *Volucelles* : ses résultats concernant les organes imaginaires (36, p. 142) sont quasi les mêmes que ceux du précédent.

VIALANNES (67) revient quelque peu, en 1882, vers les idées de WEISMANN, qui fait descendre les muscles thoraciques des globes granuleux. Son opinion au sujet de la destruction du corps adipeux est toute person-

nelle : nous essaierons de résumer ici les conclusions de son travail très étendu. Il attribue cette destruction au fait que dans le protoplasme des cellules adipeuses se forment des granules qui grossissent et sont mis en liberté après la rupture de la membrane d'enveloppe. Les granules apparaissent d'une manière simultanée et sans que le noyau de la cellule adipeuse semble y prendre aucune part. Les granules produits par les cellules adipeuses sont constitués chacun par une sphère colorable au carmin, ressemblant à un noyau environné d'une aire de substance non colorable, limitée en dehors par un contour net et ressemblant à un protoplasme. Il paraît probable que chaque granule est un organite, une cellule, fille de la cellule adipeuse au sein de laquelle elle est née. On ne peut guère, en effet, ajoute l'auteur français, distinguer nettement les granules d'avec les cellules embryonnaires qui constituent les premières ébauches des muscles du vol de l'insecte parfait. Il lui paraît moins probable que ce soient des corps inanimés, simples produits élaborés par le travail nutritif de la cellule adipeuse. Contrairement aux idées de WEISMANN et de GANIX, il admet que les cellules épithéliales des trachées et des glandes salivaires, au lieu de mourir et de disparaître comme telles au moment de la transformation, acquièrent, par contre, un surcroît d'activité et prolifèrent dès le début de la vie nymphale : elles augmentent de volume, leur noyau, qui s'est également accru, est rejeté à la périphérie. En des points du protoplasme éloignés du noyau apparaissent des cellules-filles, nées par formation libre, qui augmentent en nombre et l'envahissent tout entier : celles-ci sont en tous points semblables aux granules des cellules adipeuses et constituent des cellules embryonnaires qui seront mises en liberté dans la cavité générale après la sortie du noyau de la cellule mère. Les « Körnchenkugeln » de WEISMANN sont, d'après VIALLANES, de deux espèces : *a*) les petites, renfermant peu de noyaux, et *b*) les grandes, en possédant beaucoup. Les premières seraient dues à la formation d'une purée grasseuse provenant d'une dissolution des éléments morts et se prenant en boulettes à l'intérieur desquelles des noyaux auraient pris naissance par génération spontanée. Les grandes seraient des cellules adipeuses hypertrophiées renfermant des granules spéciaux (des cellules embryonnaires).

Nous aurons à revenir plus loin sur le travail très important du naturaliste français, car nous ne pouvons en rien partager la manière de voir résumée ci-dessus ; il en sera de même pour ce qui regarde son *évolution régressive* et son *évolution par dégénérescence* du tissu musculaire. Il est vraiment étonnant qu'après avoir produit des dessins comme ceux qui accompagnent son travail, VIALANNES en soit arrivé à des déductions aussi erronées et qui, certes, ne sont pas toujours concordantes entre elles, ainsi qu'il résulte de ce qui précède.

A peu près à la même époque parurent les travaux très importants et très complets de KOWALEWSKY (31 et 32) et de VAN REES (63-66) sur les développements de la mouche ; nous les résumerons rapidement.

Le premier auteur se propose d'étudier :

- 1° Le mode de transformation des organes et des tissus de la chrysalide en globes granuleux ;
- 2° La destinée de ceux-ci ;
- 3° La formation et l'évolution des organes et tissus nouveaux.

Dès les premières heures déjà après le début du stade nouveau, les leucocytes pénètrent dans la substance musculaire, y émettent des pseudopodes, déchirent le muscle en tous sens, frayant ainsi la voie à d'autres : ils incorporent des fragments musculaires de tout volume et de toute forme. Ainsi chargés, ils rentrent dans la circulation et méritent maintenant le nom de « Körnchenkugeln » (WEISMANN). Les noyaux musculaires résistent plus longtemps : on peut les rencontrer isolés dans les amas de fragments musculaires et de globes granuleux, mais ils finissent par être avalés à leur tour par les leucocytes. Les fragments musculaires ainsi enlevés et emportés sont digérés par le protoplasme leucocytaire et subissent la transformation grasseuse. Après deux jours déjà, presque tous les leucocytes sont transformés en globes granuleux, mais n'en continuent pas moins à incorporer des débris musculaires comme quand ils étaient vides. Après les muscles des quatre premiers segments, c'est le tour du corps adipeux d'être entamé par les leucocytes. L'auteur russe a constaté *de visu* ce phénomène sur des chrysalides du troisième ou quatrième jour enlevées de leur cocon : la vésicule céphalique (*Kopfblase*) est transparente et il a vu les « Körn-

chenkugeln » rampant à la surface des cellules adipeuses, d'autres venant encore s'y associer; le tout prit l'aspect d'une *morula*. Pendant l'observation, qui dura vingt-quatre heures dans de bonnes conditions physiologiques (blanc d'œuf), KOWALEWSKY vit diminuer la proéminence des « Körnchenkugeln », fixés à la surface, et il attribue ce fait à leur pénétration dans la cellule adipeuse; celle-ci disparaît alors à la vue et on trouve à sa place des globes granuleux qui se dispersent bientôt après. Nous aurons également à revenir dans le cours de notre travail sur les conclusions de KOWALEWSKY. Ses critiques du travail de VIALANNES au sujet de la dégénérescence des glandes salivaires nous paraissent absolument fondées : il attribue le phénomène à une intervention *active* des phagocytes. Comme nous ne nous sommes guère occupé des transformations dont les trachées, le tube digestif, les tubes de Malpighi, etc., sont le siège, nous ne rapporterons pas les opinions émises à ce sujet par KOWALEWSKY. Quant à la destinée des leucocytes chargés de détritiques musculaires, rappelons que, d'après cet auteur, ils se portent aux points de néoformation; lentement leurs inclusions diminuent de volume et finissent par disparaître complètement : ils passent après digestion et par diffusion dans le plasma sanguin environnant et de là dans les tissus en accroissement. De cette façon, les « Körnchenkugeln » retournent à leur état primitif, ils redeviennent des leucocytes : KOWALEWSKY rejette absolument l'idée de WEISMANN et de VIALANNES d'après laquelle ils donneraient naissance aux éléments musculaires.

Les conclusions de VAN REES sont en grande partie semblables à celles de KOWALEWSKY : ainsi, il attribue un rôle *actif* aux leucocytes dans la destruction des muscles larvaires, mais il n'admet toutefois le début du phénomène qu'à partir du troisième jour. Contrairement à l'opinion émise dans son premier travail, l'auteur considère la pénétration des leucocytes dans les muscles et la destruction subséquente de ceux-ci comme dues au fait qu'il s'agit d'éléments à activité physiologique terminée.

VAN REES est également d'avis que le noyau musculaire finit par tomber victime des leucocytes, mais quoiqu'il ne puisse en fournir la preuve, il persiste à croire que quelques-uns peuvent dégénérer spontanément. Ses opinions concernant la destruction du corps adipeux s'éloignent quelque

peu de celles de KOWALEWSKY. Tout en admettant que des leucocytes y pénètrent, il ne croit pas que tel soit le rôle dévolu à ceux déjà chargés de détritits tissulaires : les leucocytes y pénétrés augmenteraient de volume, se diviseraient et les cellules filles en sortiraient pour entrer dans la circulation générale, c'est-à-dire que, de l'avis du professeur d'Amsterdam, les cellules graisseuses joueraient, en partie du moins, le rôle d'organes lymphoïdes. Les résultats de VAN REES ne concordent pas avec ceux de KOWALEWSKY, en ce qui concerne la destruction des glandes salivaires (66, pp. 74 et 75) : jamais, en effet, il n'a pu voir que des leucocytes y pénètrent. Nous n'insisterons pas plus longuement ici sur ce point, car nous serons obligé d'y revenir à propos de nos propres conclusions.

Dans un travail publié en 1892 (26), KOROTNEFF traite également de la dégénérescence musculaire des Insectes. Ses recherches ont porté sur les stades de développement de la teigne. Il n'admet pas l'intervention des leucocytes : les organes affaiblis disparaîtraient par une sorte de dissolution lente ; il croit, au contraire, à un rôle dévolu aux leucocytes chez *Musca vomitoria*, car ici le phénomène, de beaucoup plus énergique, nécessite un transport très rapide des détritits tissulaires vers les organes qui les utiliseront. Il compare plus ou moins ces deux modes à ce qui se passe dans les processus pathologiques aigus et chroniques : dans le premier cas, les leucocytes empêchent la formation ou le développement ultérieur d'un processus nécrotique ; dans le second, la résorption peut se faire par voie chimique.

B. — *Dégénérescence et destruction musculaires.*

Cette question a été étudiée d'une façon spéciale par un très grand nombre d'anatomistes. VAN REES et KOWALEWSKY l'ont travaillée tout particulièrement chez *Musca vomitoria*. Nous avons vu que WEISMANN avait admis que les muscles comme les autres tissus périssent par dégénérescence graisseuse donnant lieu à des « Körnchenkugeln ». VIALLANES parle d'une *évolution régressive* et d'une *évolution par dégénérescence*. Dans la première, les noyaux musculaires deviennent sphériques et, s'enveloppant de protoplasma, donnent lieu à des cellules musculaires ; celles-ci prolifèrent et produisent des

granules roses qui, à leur tour, se multiplient activement. La masse contractile disparaît comme si elle servait de nourriture aux nouveaux éléments; enfin, quand elle est épuisée, le faisceau consiste en un amas de granules qui se répandent dans la cavité générale. Il combat les conclusions de GANIX (19 et 20) d'après lesquelles ces *granules* seraient des fragments inanimés de substances contractiles. Quant à l'évolution *par dégénérescence*, elle débiterait par la disparition des nucléoles, suivie bientôt de la dissolution de la substance contractile se propageant de la périphérie vers le centre.

VAN REES et KOWALEWSKY reconnaissent un rôle destructeur *actif* aux phagocytes et combattent toute idée qui admet un début de dégénérescence avant l'arrivée de ceux-ci. S. MAVER, de Prague, dans son travail de 1886 (44), a créé le terme *sarcolyte*, qu'il oppose à *sarcoplaste*, nom donné au même objet par MARGO (40, 41 et 42) et PANETH (54 et 55); il désigne par là les fragments des faisceaux musculaires désagrégés indépendamment d'une action phagocytaire : le sarcoplasma, d'après cet auteur, se segmente en tronçons nucléés et en tronçons dépourvus de noyaux; les phagocytes surviennent alors et les incorporent; il les regarde donc, non comme des stades initiaux de néoformation musculaire (MARGO et PANETH), mais comme les produits d'une régression déjà très avancée. Il revient encore longuement sur ces considérations qu'il défend dans un second mémoire publié quelques mois plus tard (45). Quelque temps après parurent les travaux de LOOSS (38 et 39). Ici, même conclusion : le muscle dégénère par lui-même, les leucocytes n'y interviennent pour rien. Ceux-ci sont « *eine Art Reserve-macht die erst dann überwiegend in Thätigkeit tritt, wenn der Organismus, sei es zur Erreichung gewisser aussergewöhnlichen Leistungen, sei es zur Bekämpfung besonders schwieriger Verhältnisse mit seinen gewöhnlichen Hilfsmitteln nicht mehr auskommt* ». Les recherches de BARFURTH (4) ont porté sur la résorption de la queue des têtards de grenouille. Il arrive au même résultat que les deux auteurs précédents quant au rôle *secondaire* des leucocytes (phagocytes) et interprète les sarcolytes comme des produits de coagulation qui se liquéfient plus tard, tout le phénomène constituant une dégénérescence physiologique (niée par BREMER [15]).

Les métamorphoses de la mouche, dit KOWALEWSKY, sont un sujet

très approprié pour la démonstration de l'intervention *active* des phagocytes. Déjà cinq ou six heures après le début de la phase nymphale, les leucocytes entament les muscles du premier segment du corps, alors que ceux-ci ne présentent aucun indice de dégénérescence : noyau, sarcoplasma, striation, tout est encore absolument normal au point de vue morphologique; il en est autrement au point de vue physiologique, car les éléments contractiles sont entrés dans une période d'inactivité, d'affaiblissement par suite, et offrent un terrain propice à l'activité résorbante des leucocytes vigoureux. Le phénomène marche avec une rapidité telle, selon l'auteur, que de la septième à la huitième heure, tous les muscles du premier segment sont déjà détruits. D'après VAN REES, l'intervention des phagocytes ne se produit pas chez *Musca vomitoria* avant le commencement du troisième jour : les deux premiers jours, les muscles restent normaux, possédant deux à quatre noyaux logés dans une mince couche de protoplasma entre le sarcolemme et la substance contractile; le troisième jour, les noyaux, tout en conservant leur situation normale, sont devenus plus ovalaires. Ce jour-là déjà, des leucocytes se trouvent dans la couche musculaire externe et, aux quatrième et cinquième jours, des muscles entiers sont gorgés de leucocytes; leur substance, sillonnée par eux dans tous les sens, est réduite en fragments irréguliers, encore striés, qui se dispersent ensuite dans la cavité du corps; d'autres sont renfermés en partie ou en totalité dans les leucocytes qui peuvent en incorporer plusieurs et qui, à cet effet, émettent des prolongements amiboïdes allant embrasser les sarcolytes. Cette manière de voir est donc conforme aux résultats obtenus en 1883 par METCHNIKOFF (48) chez le *Bombinator* : destruction initiale des muscles par les phagocytes. Elle est néanmoins contraire aux idées reçues : il est admis généralement que les phagocytes ne s'attaquent pas aux cellules saines et vigoureuses et METCHNIKOFF (52) lui-même, pour expliquer le phénomène, a émis l'hypothèse que les cellules saines sécrètent peut-être une substance qui éloigne les phagocytes.

A notre tour, nous nous sommes occupé de la destruction des muscles larvaires de la mouche; des chrysalides fixées de diverses manières ont été

utilisées dans cette intention pendant les mois de juin et de juillet des deux dernières années. Nous sommes d'avis, avec les deux précédents auteurs, que les leucocytes peuvent jouer un rôle *actif* dans l'englobement des fragments musculaires : nous avons observé les stades de ce phénomène dans la partie céphalique de quelques-unes de nos chrysalides et, quant à l'époque d'apparition de la phagocytose, nous partageons la manière de voir de KOWALEWSKY. Dans nos préparations, provenant de nymphes d'un à deux jours, des muscles entiers sont réduits en une purée de fragments anguleux, de dimensions variables et ayant conservé plus ou moins leur striation; presque tous sont renfermés, isolés ou associés, dans des leucocytes, tandis que de nombreux exemples de ces derniers encore à vide se rencontrent entre les débris musculaires. La désorganisation des éléments contractiles se manifeste également par le fait que les muscles, à certains niveaux, ont perdu leur continuité et se trouvent transformés en groupes de faisceaux fibrillaires largement écartés les uns des autres. Les noyaux de bâtonoïdes sont devenus ovalaires (VAN REES), ayant perdu leur structure réticulée caractéristique et ne formant plus qu'un amas informe chromatolytique, le plus souvent entouré d'une membrane. Sous ce rapport, nous sommes donc de l'avis de KOWALEWSKY et les images observées par nous sont absolument conformes à celles reproduites dans la planche 26 (fig. 8 et 9) de cet auteur. Les leucocytes encore à vide se présentent sous la forme de petits protoblastes se mouvant de façon amiboïde, enfonçant leurs fins pseudopodes à travers le sarcolemme jusque dans la substance musculaire. Dans ces mouvements de reptation, ils rencontrent des amas sarcolytiques auxquels ils s'arrêtent, puis finissent par les incorporer dans leur protoplasma et s'éloignent plus tard pour rentrer dans la cavité générale du corps.

Nous doutons fort que l'ensemble de ce phénomène de destruction musculaire soit exclusivement l'œuvre des phagocytes, et les auteurs qui admettent pour les muscles dont il s'agit un arrêt dans l'activité et, par suite, un affaiblissement, reconnaissent implicitement que ce tissu est, par le fait même, le siège d'une altération morphologique préalable à toute intervention de phagocytes. Depuis les travaux de VAN REES et de KOWALEWSKY ont paru deux autres mémoires (6 et 7) sur le même sujet.

E. BATAILLON, dans une des séances de la Société de biologie, a soutenu d'une façon générale le bien fondé de l'opinion de S. MAYER, défendue, ainsi que nous venons de le voir tantôt, par BARFURTH et LOOSS; il admet donc que les muscles destinés à disparaître par phagocytose dans la queue du têtard, présentent des indices indéniables de destruction, avant l'apparition des phagocytes. Ceux-ci semblent attirés vers ce lieu de dégénérescence et, de plus, beaucoup de sarcolytes se détruisant sans être incorporés dans les phagocytes, la phagocytose ne jouerait ici qu'un rôle *accessoire*. LOOSS surtout est catégorique et considère l'intervention des phagocytes comme exceptionnelle : d'après ses calculs, il y aurait 90 à 96 % de sarcolytes libres, 4 à 6 % seraient englobés dans un rebord plasmatique, 3 % enfin pourraient se rencontrer dans un amas plasmatique muni d'un noyau. Dans son deuxième travail, il reconnaît que des leucocytes parfois nombreux peuvent avoir absorbé des fragments musculaires, mais leur nombre serait toujours de beaucoup inférieur à celui des sarcolytes libres. METCHNIKOFF (51) a repris la thèse et, avec toute l'autorité qu'on doit lui reconnaître dans la matière, a soutenu dans la séance suivante, en réponse à BATAILLON, que dans le muscle il ne se produit ni disparition de noyaux, ni désintégration spontanée de faisceaux musculaires, ni infiltration des muscles par les leucocytes. L'atrophie des muscles de la queue du têtard est produite par des phagocytes musculaires dérivés des noyaux musculaires et du sarcoplasma granuleux. Les noyaux musculaires persistent entourés de sarcoplasma qui désagrège et englobe les fibrilles ou leurs débris, les sarcolytes. Le faisceau musculaire est donc dissocié et absorbé par un des éléments qui le constituent, sans un concours quelconque de la part des leucocytes. « Ni la dislocation des fibrilles, ni la formation des » tronçons myoplasmiques ou sarcolytes ne se produisent jamais spontanément sans le concours actif des phagocytes musculaires. » La querelle n'était point vidée et les deux naturalistes ont encore publié plusieurs notes de polémique. On pourrait dire que l'opinion de SCHAFER (58 et 59), dont les recherches ont porté tout particulièrement sur la destruction de fibres musculaires de l'homme, est en quelque sorte moyenne entre celle de LOOSS et celle de BATAILLON. L'auteur viennois admet que les sarcolytes

provenant des fibres musculaires creuses (embryonnaires) sont dissous ou digérés exclusivement par la « Leibesflüssigkeit », sans que les phagocytes y interviennent en quoi que ce soit (Looss). Dans le cas, au contraire, de fragments sarcolytiques provenant de fibres adultes (« fertig entwickelter Fasern »), un rôle important est dévolu aux leucocytes dans l'enlèvement (BATAILLON).

Les recherches de MERCHNIKOFF et de BATAILLON ont porté sur la dégénérescence des muscles de la queue larvaire des Anoures; néanmoins nos résultats recueillis chez *Musca vomitoria* concordent en certains points avec les leurs.

Dans nos coupes de chrysalides fixées le cinquième jour au sublimé, nous avons pu étudier le phénomène de la dégénérescence musculaire dans tous ses détails et nous croyons être arrivé à des résultats nouveaux. Ainsi que le montre la figure n° 1 de la planche I, le muscle d'un segment abdominal se trouve réduit en faisceaux isolés dans lesquels la striation est encore parfaitement reconnaissable. Les trois noyaux sont hypertrophiés : deux d'entre eux ont encore conservé leur situation normale, l'autre se trouve au contraire quelque peu écarté, mais tous sont logés dans un protoplasma finement granuleux, formant ainsi dans son ensemble le *sarcoplasma*. A l'extrémité supérieure, on reconnaît très nettement des fragments colorés en rosé et situés dans les excavations du muscle. Des éléments identiques se rencontrent à la gauche du muscle en nombre assez considérable et parmi eux s'en trouvent de beaucoup plus petits et faiblement colorés en violet pâle. On distingue manifestement une transition des uns et des autres aux sarcolytes encore striés, groupés en haut à gauche et flanqués de quatre noyaux musculaires hypertrophiés; le petit élément nucléé de gauche en impose pour avoir une même origine. Nulle part ici n'apparaît un phagocyte (leucocyte); la destruction musculaire est manifeste; *elle se fait donc sans l'intervention de ceux-ci et avant leur arrivée*, contrairement au texte de KOWALEWSKY : « Spaltung der Muskelsubstanz in solche Stücke, die » man mit Sarkoplasten oder Sarkolyten vergleichen konnte, habe ich ohne » Phagocyteneinwirkung nicht gesehen. »

Dans le but de ne pas trop multiplier les figures, il n'a été reproduit par

le dessin qu'un seul cas, mais le nombre de ceux que nous avons rencontrés est incalculable. Aussi, sans crainte de nous tromper, pouvons-nous avancer que la destruction musculaire chez *Musca vomitoria* n'est point l'œuvre exclusive des phagocytes, mais peut trouver sa *cause initiale* dans le muscle lui-même. Celui-ci, entré dans une phase d'inactivité, se nourrit beaucoup moins et s'affaiblit, il tombe en fragments qui sont le siège d'une altération chimique : celle-ci se manifeste par des modifications dans la coloration par les réactifs et par des changements de structure intime. Ainsi, dans les préparations traitées au sublimé, le muscle sain se colore en bleu par l'hématoxyline, son noyau en bleu foncé, tandis que le nucléole prend la teinte rosée de l'éosine. Dès que le muscle devient en proie à la dégénérescence, la teinte de l'hématoxyline faiblit en même temps que la striation tend à disparaître ; le bleu fait insensiblement place à une coloration rosée sale et, avec les progrès de la dégénérescence, les fragments se colorent de plus en plus en rosé franc. Il suffit de jeter un coup d'œil sur la figure n° 1, planche I, pour se convaincre de la marche du phénomène.

Le début de la dégénérescence musculaire serait caractérisé, d'après S. MAYER (45), par un écartement de colonnettes musculaires : ces colonnettes se rompent après (sarcolytes) et, perdant leur striation, se transforment en éléments homogènes. On dirait que cet anatomiste doit avoir eu sous les yeux des images identiques à celles que nous venons de décrire. SCHAFFER (59) aussi a vu l'écartement des colonnettes musculaires, mais il n'a plus reconnu leur structure striée : elles montraient, au contraire, dans ses préparations, des nœuds de condensation, « Verdichtungsknoten », produits par une contraction physiologique, entre lesquels se faisait la cassure. Il nous paraît probable qu'il s'agit, dans les deux cas rappelés ici et dans le nôtre, d'un même phénomène présentant des degrés différents : écartement de colonnettes musculaires déjà en régression et disparition plus ou moins rapide de la structure normale conduisant à la formation de sarcolytes typiques. On pourrait en dire tout autant des résultats obtenus par LOOSS (39) : cet auteur a d'abord vu les fibrilles se dissocier, par suite probablement, dit-il, de la dissolution du ciment unissant ; plus tard, elles s'accolent et subissent des modifications chimiques qui se manifestent par une augmentation de colorabilité.

Nous disions tantôt que dans le cas représenté par la figure n° 4, planche I, aucun leucocyte ne se rencontre sur le territoire nécrotique; nous répétons qu'il ne peut dès lors être question d'attribuer la cause *primordiale* aux leucocytes et qu'il faut naturellement admettre que celle-ci réside dans le muscle même. Il n'en est cependant pas toujours ainsi; il arrive bien des fois qu'entre les fragments résultant de la désagrégation, on rencontre des leucocytes à vide et d'autres déjà gorgés de débris musculaires. Ceci n'ébranle en rien l'opinion que nous venons d'émettre, car il ne pourrait être question d'arguer de ce fait que les phagocytes déterminent dans le muscle les phénomènes initiaux de sa destruction. Les deux idées étant exclusives l'une de l'autre, nous nous prononçons franchement en faveur de la première.

Il nous paraît donc nécessaire d'admettre que le muscle destiné à dégénérer porte en lui-même la cause de sa destruction, et celle-ci débute par une sorte de désagrégation suivie d'une condensation et d'une fragmentation subséquentes. Les débris ou *sarcolytes* doivent être regardés comme des détritits organiques qui sont naturellement en proie à une altération chimique, laquelle exerce à distance une action chimiotaxique sur les leucocytes dont la sensibilité est extrême. Ceux-ci accourent sur le théâtre de la désorganisation et y exercent leur propriété principale : ils attaquent les fragments sarcolytiques, s'en emparent et les englobent pour les emporter et les digérer, et détruire, par le fait même, leur nocivité. A la place du muscle se retrouve alors une accumulation de conglomerats informes, de leucocytes et de phagocytes, ces derniers constituant les « Körnchen-kugeln » de WEISMANN.

Les idées exposées dans l'alinéa qui précède cadrent donc assez bien avec les conclusions de BATAILLON au sujet de la dégénérescence musculaire. Mais nous ne croyons pas toutefois que dans le cas de *Musca vomitoria* l'intervention de la phagocytose soit toujours secondaire, ainsi que l'admet l'auteur français pour les phénomènes de résorption de la queue des têtards. Comme nous venons de le voir, en effet, les leucocytes peuvent, d'une manière très active et très importante, enlever les détritits musculaires de leur lieu d'origine, les digérer et véhiculer le produit de cette digestion

aux endroits où ils pourront être utilisés à nouveau par l'économie animale. Mais il arrive très souvent aussi que l'enlèvement et la « mise en réserve » des débris musculaires se passent d'une tout autre manière et ici nous nous rencontrons avec l'opinion de METCHNIKOFF exposée ci-dessus. Dans le cas que nous venons d'examiner, nous n'avons pas décrit une dégénérescence du noyau suivie de son incorporation dans un phagocyte avec ou sans autres débris musculaires : nous l'avons vu, au contraire, s'hypertrophier avant même qu'une trace de dégénérescence ne se montre et conserver une structure absolument normale. Le sarcoplasma qu'il forme avec le cytoplasma semble s'isoler du reste de la fibre musculaire et former une cellule complète; nous avons eu l'occasion d'étudier cette cellule et de constater qu'elle se conduit, partiellement du moins, comme un phagocyte musculaire décrit par METCHNIKOFF dans la queue larvaire des grenouilles, c'est-à-dire qu'à l'instar d'une cellule amiboïde, elle englobe et incorpore les débris musculaires et se conduit ainsi en véritable phagocyte ¹. Dans le cours de l'examen d'une coupe, on peut rencontrer tous les stades de cet englobement de détritus par le sarcoplasma jusqu'à l'édification d'une cellule complète, telle que les quatre représentées autour d'une trachée en voie de néoformation (fig. 2, pl. I). Ces éléments sont excessivement nombreux et remplissent l'espace compris entre les organes. Chacun possède donc un noyau musculaire caractéristique et parfaitement reconnaissable; autour de lui se trouve groupé du cytoplasma qui se répand d'une façon radiaire et dans toutes les directions jusqu'à la périphérie : les rayons se ramifient et donnent lieu à un entrecroisement général, d'où résulte un réseau dans les mailles duquel se trouvent logés les débris musculaires. Il est aisé de se convaincre du fait que les plus gros fragments sarcolytiques sont groupés autour du noyau et que leurs dimensions vont en diminuant vers la périphérie. La coloration du contenu de ces grandes cellules mérite aussi qu'on s'y arrête, car elle jette un jour sur les phénomènes qui se passent dans leur intérieur. Les gros éléments situés vers le centre de la cellule ont conservé leur aspect général et la teinte rosée de l'éosine;

¹ Un phagocyte de ce genre mérite le nom de *sarcoclaste* ou de *myoclaste*.

au fur et à mesure qu'on s'éloigne du centre, la coloration rosée diminue et finit par céder la place à la teinte bleu pâle. Ainsi que nous le verrons dans la suite, il se fait une transformation, une sorte de digestion intracellulaire qui conduit à l'achèvement de la destruction des sarcolytes.

L'étude comparative des préparations obtenues après fixation par le sublimé, par la liqueur de FLEMING et par celle de HERMANN, nous a donné confirmation pleine et entière de l'interprétation que nous avions assignée aux figures obtenues après le sublimé seul. Les muscles, en effet, nous ont fourni constamment la preuve d'une destruction ayant sa cause dans l'élément contractile même, c'est-à-dire que, perdant sa structure, il devient homogène et tombe en sarcolytes dont les leucocytes peuvent ou non englober et emporter au loin les produits. De même, nous avons pu nous convaincre de la résistance qu'offrent les noyaux musculaires hypertrophiés à la cause qui amène la destruction générale de leurs tissus, tandis que d'autres fois, se détruisant par chromatolyse, ils finissent par tomber victimes de la voracité des phagocytes. Dans le premier cas, le cytoplasma forme autour du noyau un corps cellulaire qui, d'abord très réduit et très peu reconnaissable, acquiert bientôt une importance plus considérable, soulève et déchire le sarcolemme, et il n'est pas rare de constater plus tard, autour de lui, un groupement de sarcolytes. Quand, par suite de la disparition du sarcolemme qui succède à sa dilacération, l'élément devient libre, il englobe des fragments sarcolytiques encore épars; ceux-ci, l'osmium des liqueurs fixatrices le révèle, sont bientôt le siège d'une dégénérescence partielle ou totale : les plus petits les premiers tombent victimes de cette transformation et l'on peut s'en rendre compte très facilement, car, dans ce cas, ils déterminent un réseau de granulations graisseuses embrassant les plus grands dans ses mailles (fig. 3 et 4, pl. I). Le sarcoplasma groupe les sarcolytes autour de lui, surtout aux niveaux où la dégénérescence graisseuse est le plus accentuée; il émet des prolongements qui vont au-devant des sarcolytes et les entourent pour les incorporer, et il se forme, sous ce rapport, des amas à aspect amiboïde des plus caractéristiques. Ils embrassent, dans les excavations limitées par leurs prolongements, des groupes de sarcolytes et parfois, mais rarement, des phagocytes chargés de détritits mus-

culaires qui, dans leur intérieur, subissent déjà les transformations. Comme nous le disions plus haut à propos de nos préparations au bichlorure, ces éléments se conduisent en véritables phagocytes englobant et, ainsi que nous le verrons tout à l'heure, digérant dans leur intérieur les produits de la destruction musculaire. L'ensemble prend bientôt une forme presque arrondie et nous ne pourrions mieux rendre notre idée qu'en disant qu'une attraction semble s'exercer avec une même intensité et dans tous les sens sur les produits sarcolytiques englobés, de façon à les grouper en masses arrondies autour du noyau. Notre opinion se rapproche donc assez bien de celle de METCHNIKOFF, en ce sens que chez *Musca vomitoria*, comme lui chez les larves d'Anoures, nous attribuons au sarcoplasme et au noyau musculaire une propriété phagocytaire s'exerçant vis-à-vis des produits dégénératifs du muscle ¹.

Les lignes suivantes, extraites du grand travail de VAN REES (66), nous donnent la conviction que l'auteur hollandais a vu débiter le phénomène dont nous venons de donner la description détaillée : « Eigenthümlich » erschien es mir nur, dass man in dem Stadium unmittelbar vor dem » Angriff der Leucocyten auf die nicht mehr functionirenden Muskeln oft » die Kerne sämmtlich mit dem Protoplasma abgehoben sieht, namentlich » auf Längsschnitten manchmal höchst charakteristisch, als wollten diese » Muskelkörperchen, mit Rücksicht auf eine spätere Rolle, von der bedrohten » Muskelmasse wegfliehen, um so der allgemeinen Vernichtung zu entgehen. » Gewiss verlassen in dem Zeitpunkt auch schon viele Kerne die Muskeln, » aber nicht alle, wie wir oben sahen. Eine spätere Verwendung der » frühzeitig frei gewordenen Muskelkörperchen habe ich indessen nicht » nachweisen können. » Nous pourrions même ajouter que VAN REES a eu le pressentiment de la destinée des « corpuscules musculaires » devenus

¹ Dans son deuxième travail, S. MAYER (44) décrit la transformation du contenu du sarcosome en *cellules amiboïdes* : il reconnaît tout au moins ce caractère aux produits de la fragmentation musculaire pour autant qu'ils possèdent un noyau. Ne s'agirait-il pas de *sarcoclastes* (myoclastes) dont les méthodes techniques en usage à cette époque n'ont pas permis à l'auteur de reconnaître la structure et la destinée.

libres, et l'on doit regretter qu'il n'ait pu réussir à poursuivre la solution du problème.

Les sarcolytes, une fois renfermés dans ces grandes cellules, y subissent la continuation de la transformation graisseuse : celle-ci est surtout accentuée vers la périphérie où les éléments sont plus petits. Ici, comme dans le cas décrit plus haut (préparations au sublimé), nous constatons que les inclusions vont en diminuant de dimension du centre vers la périphérie (digestion intracellulaire) et les réactifs révèlent encore une fois une modification dans la composition des sarcolytes.

De même que les coupes obtenues après fixation par le sublimé, celles fournies par les méthodes de FLEMING et de HERMANN ont permis de constater que les phagocytes proprement dits enlèvent un grand nombre de produits de la sarcolyse. Dans leur intérieur se fait subséquemment une digestion qui se manifeste par la disparition des formes anguleuses, une fragmentation plus avancée et l'apparition de granulations graisseuses. En dehors de celles-ci, nous reconnaissons également de petites masses arrondies, le plus souvent d'une teinte jaune bleuâtre homogène et parsemées de granulations variables qui fixent les matières colorantes. On rencontre les mêmes éléments avec le même aspect dans les grands phagocytes sarcoplasmiques ; il en résulte que dans les deux se passent des phénomènes identiques et que les deux sortes de phagocytes jouent le même rôle physiologique.

Nous avons entrepris l'étude du développement embryonnaire chez le Ver à soie (*Bombyx mori*). Sur une larve qui venait d'achever son cocon et qui se remuait encore vivement à l'ouverture de celui-ci, nous avons percé les téguments, sur toute leur étendue, de quatre coups de rasoir et l'animal fut plongé immédiatement dans la liqueur de HERMANN ; il y séjourna pendant cinq jours et, dans le cours des manipulations ultérieures, il était facile de s'assurer que le fixateur avait pénétré partout. Nous croyons cette méthode préférable à celle de KOWALEWSKY et de VAN REES : le premier se servait d'eau chaude et le second de réactifs chauds qui coagulent les tissus et permettent de couper et de fixer ultérieurement. Les coupes obtenues par nous en séries ininterrompues ont réussi à souhait ; la coloration aussi

nous a fourni d'excellents résultats. Dans le cas dont il s'agit, on peut dire que le stade nymphal ne faisait que débiter et déjà un grand nombre de muscles étaient en grande partie détruits. La cavité du corps renfermait un nombre considérable de leucocytes encore normaux : ils avaient presque tous la forme sphérique ou légèrement amiboïde ; d'autres renfermaient une ou plusieurs granulations noirâtres (graisse) et le noyau des deux espèces était arrondi et relativement grand. A ce moment, quasi aucun leucocyte ne renfermait des inclusions qui eussent pu en imposer pour des sarcolytes. Beaucoup de muscles montraient une altération morphologique qui se caractérisait par une dissociation des fibrilles ; presque tous les noyaux étaient hypertrophiés et faisaient saillie sur le reste des constituants musculaires : si on les rencontrait sur le bord d'une fibre musculaire, on constatait qu'ils soulevaient le sarcolemme et se trouvaient chacun dans un protoplasma finement granuleux. A certains niveaux, les noyaux de ce genre étaient très nombreux et donnaient à l'élément contractile un aspect festonné. Il n'y a pas lieu de craindre un seul instant de les confondre avec les noyaux des leucocytes, étant donnés leur structure et leur aspect général : c'étaient bien des noyaux musculaires hypertrophiés formant, avec le protoplasma, les *sarcoplasma* de ROLLETT.

C'était le plus souvent dans le voisinage immédiat de ces sarcoplasma que l'on pouvait se rendre compte du mode de destruction musculaire : la substance contractile, en effet, y subissait une dégénérescence grasseuse et l'ensemble de la partie atteinte par la destruction se groupait autour du noyau, les granulations étant plus ou moins régulièrement répandues dans le sarcoplasma. Chez le Ver à soie donc, de même que chez *Musca vomitoria*, nous constatons que le sarcoplasme acquiert des propriétés phagocytaires et qu'après s'être chargé de résidus sarcolytiques, il se détache et quitte son lieu d'origine pour tomber dans le liquide périviscéral. La seule différence, c'est qu'ici les détritiques musculaires ont subi déjà presque toute la dégénération grasseuse, tandis que chez la Mouche ils sont avalés à l'état de sarcolytes qui ne se transforment en graisse que plus tard. Ajoutons encore que ces cellules sarcoplasmatiques n'atteignent pas les dimensions constatées chez la Mouche.

Cà et là des granulations graisseuses isolées, ou quelques-unes réunies, se trouvent répandues dans le voisinage immédiat du muscle en dégénérescence ou entre les cellules sarcoplasmiques chargées des mêmes produits : des leucocytes pérégrinant et les rencontrant sur leur passage, peuvent les englober.

Ici donc, encore une fois, nous constatons que la destruction musculaire débute avant (et sans) toute atteinte d'un phagocyte; que, par conséquent, elle est d'abord de nature *physiologique*. Nous reconnaissons également que les modifications initiales sont tout à la fois *morphologiques* et *chimiques*.

Sur une chrysalide de sept jours, traitée comme la larve dont il vient d'être question, nous avons pu constater l'existence et vérifier tous les caractères des grandes cellules sarcoplasmiques, mais leur nombre était relativement moins considérable. Par contre, il ne se trouvait plus guère de leucocytes vides; presque tous s'étaient transformés en globes granuleux (Körnchenkugeln); leurs inclusions étaient manifestement des sarcolytes dont quelques-uns déjà transformés en graisse, d'autres se laissant colorer à la safranine. Un objet identique fut fixé au sublimé : l'examen des coupes n'a apporté aucune indication nouvelle, les résultats ont été confirmatifs des précédents. Disposant d'un troisième exemplaire du même âge, nous l'avons ouvert et dissocié sous le microscope pour en soumettre des fragments à l'examen à frais; d'autres furent, au contraire, soumis à l'action des vapeurs d'une solution concentrée d'acide osmique et traités consécutivement au vert de méthyle glycériné. Sur les préparations obtenues à frais, nous avons très bien pu reconnaître les éléments et les modifications décrites jusqu'à présent, c'est-à-dire les leucocytes, peu nombreux, se trouvant répandus entre les muscles en dégénérescence, les « Körnchenkugeln » et les cellules sarcoplasmiques; les éléments des deux dernières espèces renfermaient quelques granulations très réfringentes (de la graisse, probablement) et d'autres, des sarcolytes. Les muscles, en effet, qui n'avaient pas leur aspect normal, se trouvaient être composés de petits fragments en tous points identiques à ceux rencontrés dans les deux espèces de phagocytes. Par la seconde méthode, nous avons pu distinguer, grâce au vert de méthyle, la forme et l'aspect des noyaux; l'acide osmique, de son côté, avait coloré la graisse.

Nous pouvons donc conclure que chez *Bombyx* comme chez *Musca* : 1° la destruction musculaire trouve sa cause initiale (physiologique) dans les éléments contractiles eux-mêmes : elle se fait reconnaître par une modification morphologique et chimique ; 2° l'enlèvement et la « mise en réserve » des produits de cette destruction se font par les deux espèces de phagocytes sarcoplasmatique et sanguin ¹. Ajoutons encore que, contrairement à ce que nous avons vu chez *Musca*, les produits de la destruction musculaire jouent parfois chez *Bombyx* un rôle *actif* dans la néoformation des organes et tissus.

A première vue, les résultats obtenus par nous chez *Tenebrio molitor* semblent discordants avec ceux que nous venons d'exposer chez *Calliphora* et chez *Bombyx* : il est vrai d'ajouter immédiatement que les phénomènes de la dégénérescence musculaire ne sont pas absolument identiques et que la structure normale des éléments contractiles diffère d'avec ce qui se présente chez les deux autres insectes. De même que pour *Musca*, nous avons traité de diverses façons les chrysalides de *Tenebrio* et les résultats obtenus se complètent ou se confirment mutuellement. La destruction des éléments contractiles s'y manifeste par l'apparition, dans leur intérieur, de granulations toutes de même aspect et se composant d'un amas arrondi clair et homogène, servant de substratum à un ou deux corpuscules en demi-lunes qui, après l'emploi des liqueurs osmiques, deviennent chromatophiles, ou de granulations, colorables ou non, de formes diverses. L'apparition de ces éléments peut être précédée d'une condensation du tissu musculaire dans lequel on ne reconnaît plus trace de striation (ceci rappelle les résultats de SCHAEFFER (59) rapportés plus haut au sujet de la destruction musculaire de *Calliphora*). Les noyaux finissent également par perdre leur forme et leur structure normales et disparaissent à l'œil dans cette bouillie qui remplace maintenant les éléments musculaires. Jamais il ne nous est arrivé de voir des noyaux s'hypertrophiant et présentant une résistance aux causes destructives, et quant au sarcoplasme, nous devons avouer n'en avoir jamais pu reconnaître de trace, tant est serrée et dense la structure des fibres muscu-

¹ Myoclaste et phagocyte proprement dit.

lares. Ça et là on peut constater l'existence de sarcoplastes nucléés ou non, qui, grâce à leur structure homogène et à leurs formes dilacérées et irrégulières, rappellent ceux décrits chez *Musca*. Les leucocytes arrivent en nombre considérable et se mettent en devoir d'incorporer ces débris musculaires; on les rencontre exclusivement entre les fibres dissociées, jamais dans leur intérieur, quand elles sont très minces : il en est autrement dans le cas de fibres plus épaisses. Ils occupent bientôt tout l'espace réservé antérieurement aux muscles pour y rester longtemps encore ou rentrer dans la circulation. Le noyau des phagocytes se reconnaît surtout, au milieu de ces innombrables inclusions, dans les préparations fixées au sublimé et colorées à l'hématoxyline; le protoplasma, au contraire, n'est plus guère reconnaissable, si ce n'est à de rares niveaux, tellement il se trouve réduit à de minces fibrilles formant par leur entrecroisement un réticulum qui loge dans ses mailles les inclusions sarcolytiques. Jamais on ne rencontre dans les phagocytes de gros fragments anguleux et irréguliers comme dans le cas des phagocytes de *Musca vomitoria* et de la chrysalide de *Bombyx* âgée de 7 jours. Les sarcolytes, en effet, se transforment complètement en amas granuleux (comme les fibres musculaires elles-mêmes). Aussi les progrès de la digestion intracellulaire de ces débris musculaires à l'intérieur des phagocytes ne se poursuivent pas aisément : il n'y a point de fragmentation ultérieure (*Musca*), mais uniquement une dégénérescence graisseuse, qui s'annonce par une transformation lente, mais progressive, des enclaves sarcolytiques; celles-ci perdent peu à peu leurs caractères et leur colorabilité. Contrairement à ce que nous avons vu chez la Mouche et surtout chez le Ver à soie (1 jour), cette transformation ne débute pas dans l'élément contractile réduit en bouillie, mais bien assez longtemps après l'incorporation des sarcolytes dans les phagocytes. Ces résidus donnent lieu ici à de grosses sphères graisseuses logées dans des vacuoles qui résultent elles-mêmes de l'union de deux ou plusieurs mailles du réseau protoplasmique (voir fig. 2 à 5, pl. II). Les sphères de graisse sont le produit de la transformation des sarcolytes : par pression mutuelle, elles peuvent se toucher, se fusionner et donner lieu à des boules parfois très volumineuses occupant des vacuoles fusionnées. Un coup d'œil sur les figures en question permettra au lecteur

de se rendre compte des phénomènes que nous venons de décrire. Chez *Tenebrio*, nous n'avons pu constater, *dans aucun cas*, que le sarcoplasma de la fibre musculaire s'isole pour englober les produits de la dégénérescence et, comme nous le disions déjà, toutes nos préparations concordent sous ce rapport.

De même que lors des métamorphoses des deux insectes précédemment examinés, la destruction musculaire débute dans l'élément contractile lui-même et ce n'est qu'après coup qu'intervient la phagocytose : la cavité du corps se trouve alors gorgée de leucocytes qui ont véhiculé loin de leur lieu d'origine les éléments sarcolytiques. GANIN, qui, de son côté, a également étudié la dégénérescence musculaire de *Tenebrio*, n'admet pas que les « Körnchenkugeln » (nos phagocytes) interviennent dans la néoformation musculaire. Nous partageons cette manière de voir et nous aurons à revenir dans un chapitre spécial sur le sort réservé aux phagocytes et à leur contenu.

La larve de la *Phrygane* nous a fourni un exemple de destruction musculaire que nous retrouverons encore chez les Insectes hémiimétaboles : les noyaux des muscles intersegmentaires examinés plus spécialement par nous, s'hypertrophient tout en conservant pendant quelque temps encore leur situation en rangées linéaires. Le protoplasme finement granuleux se reconnaît encore parmi les éléments de la substance contractile qui sont le siège d'une transformation morphologique et chimique ; les disques intermédiaires résistent le plus longtemps et déterminent, isolés ou accolés plusieurs ensemble, des séparations entre les territoires sarcoplasmiques. Dans toute l'étendue de ceux-ci apparaissent des boules graisseuses grandes et petites qui finissent par donner à l'ensemble un aspect tout particulier. Ce sont donc aussi des sortes de myoclastes qui, se groupant entre eux de diverses façons, donnent lieu à des complexes adipeux très variables dans leur aspect, mais ayant tous même constitution. Le tissu interstitiel loge ces cellules devenues graisseuses dans les mailles de son réseau et augmente de cette façon l'étendue du corps adipeux déjà existant. Les leucocytes n'interviennent ici en aucune sorte et, comme dans tous les cas précédents,

nous constatons que la destruction musculaire trouve sa cause première dans l'élément contractile lui-même.

Notons qu'il s'agit dans l'espèce d'une larve âgée, non d'une chrysalide, et que l'objet a été traité par les méthodes histologiques les plus délicates. Nous pouvons conclure qu'à l'état larvaire déjà, les muscles de la *Phrygane* subissent des modifications régressives; rapprochant ce fait de celui rencontré chez *Bombyx*, à savoir que chez la chrysalide du premier jour, les muscles se détruisent par myoclastes, tandis que ceux-ci, à des dates plus reculées, cèdent sous ce rapport la place, partiellement tout au moins, aux cellules sanguines, nous pouvons en déduire que c'est surtout vers la fin de l'état larvaire et dans les premiers temps de la phase nymphale que se fait la destruction musculaire par le mode décrit avec quelque détail dans les pages précédentes (myoclastes) et qui se rapproche du genre de phagocytose signalé par METCHNIKOFF chez le têtard de grenouille.

La structure du *myoclaste*, une fois complètement formé, ressemble beaucoup à celle de l'élément correspondant de *Musca* et de *Bombyx*: tout autour du noyau se retrouve le protoplasma sarcoplasmatique s'irradiant jusqu'à la surface et logeant dans ses mailles des boules graisseuses et autres produits sarcolytiques sous la forme de granulations chromatophiles ou non.

Signalons encore une simple particularité: les myoclastes de *Bombyx* et de *Musca* restent isolés ou peuvent se grouper en chaînons sans que le tissu conjonctif interstitiel les loge dans ses mailles, contrairement à ce que nous venons de constater pour la larve de *Phryganea*.

C. — Destruction des glandes salivaires.

GANIN (19, p. 60) a dit à propos des glandes salivaires de la larve, que leurs cellules subissent la dégénérescence graisseuse et font place à des cellules nouvellement formées, sans qu'il ait pu établir le rapport entre les deux phénomènes. VIALLANES (67, p. 167) a étudié avec plus de soin le processus de la destruction des glandes salivaires, mais de même que pour les muscles, malgré les dessins les plus exacts (pl. X, fig. 1 à 4), reproduisant probablement des préparations de premier ordre, il est arrivé à des

conclusions totalement fausses. Ainsi, il croit à une endogenèse cellulaire dans les organes en question ; le nombre des éléments nouveaux augmente sans cesse dans les cellules glandulaires qu'ils quittent ensuite pour se répandre dans la cavité du corps.

KOWALEWSKY (32) a trouvé dans la destruction des glandes salivaires un objet très propice pour l'étude de la digestion intracellulaire. Il a tué, par l'eau chaude, les chrysalides sur lesquelles il a pris ses matériaux et il a employé comme réactif colorant le picrocarmin additionné de carmin boracique. Il dit (p. 580) que c'est un véritable hasard de pouvoir observer ou constater la destruction des glandes salivaires par les leucocytes, parce que ce phénomène se passe en quelques heures de temps, dix à vingt-quatre heures et parfois moins encore. Nous constatons qu'il en est ainsi et ne pouvons nous expliquer autrement comment, sur plusieurs séries de coupes, il nous a été impossible de reconnaître la disparition de ces organes sécrétoires. D'après KOWALEWSKY, dans les glandes salivaires que les phagocytes commencent à attaquer, les noyaux sont encore parfaitement normaux, c'est-à-dire, dit-il, qu'ils sont constitués de granulations normalement situées à la périphérie : dans nos préparations, on peut facilement se convaincre que les soi-disant granulations nucléaires sont uniquement les éléments du boyau nucléinien décrit par BALBIANI (pl. II, fig. 1). L'auteur russe reconnaît encore, plus tard, ces granulations dans les noyaux des cellules attaquées et partiellement détruites par les phagocytes : elles se groupent en un amas central situé dans une zone claire, et c'est à cet état qu'ils sont avalés par le phagocyte. KOWALEWSKY décrit avec beaucoup de détails les quatre figures (49 à 52, pl. IV) sur lesquelles il représente la destruction par phagocytose des glandes salivaires et il admet que les cellules migratrices qui arrivent vers les glandes renferment ou peuvent renfermer des granulations provenant d'incorporations faites à d'autres niveaux. Sa méthode de coloration lui a permis de reconnaître tous les détails du phénomène dont il avait les phases histologiques sous les yeux. L'acide du picrocarmin avait coloré en jaune toutes les inclusions, le protoplasme des phagocytes avait pris une teinte rouge-brun et le carmin boracique avait considérablement accentué la coloration rouge du noyau

et des corpuscules nucléaires. VAN REES n'a jamais vu, dans ses préparations de seize jeunes chrysalides, que les leucocytes interviennent d'une façon *active* dans la destruction des organes en question (66, pp. 74 et 75) et il attribue le fait à ce que ses recherches ont porté exclusivement sur des chrysalides qui ont été capturées pendant les mois de mars, mai et juin, « époque à laquelle les métamorphoses des insectes se passent d'une façon » moins rapide et exclusivement par dégénérescence ». Il estime que s'il avait opéré pendant les mois les plus chauds de l'année, il aurait pu s'attendre à une intervention active de la part des phagocytes. D'après l'auteur, les cellules salivaires des chrysalides sacrifiées dans les conditions précitées, se détruisent et se transforment en grumeaux et fragments vers lesquels se portent ensuite les leucocytes pour les incorporer et les soumettre à une digestion ultérieure; il recommande spécialement pour l'étude de cet objet sa double coloration au picrocarmin et à l'hématoxyline.

Au cours de nos observations, nous avons eu l'occasion de constater que les deux premiers jours de l'état nymphal, les leucocytes n'entament point les cellules glandulaires. Celles-ci, au dernier stade de fonctionnement, produisent encore la matière sécrétée sous forme de boules de diverses grandeurs. Un peu plus tard, leur cytoplasme se creuse de vacuoles, ainsi que VAN REES l'a constaté (p. 75), et des trous et déchirures s'y produisent comme autant de preuves d'un commencement de dégénérescence. Il n'est pas rare non plus de trouver dans le cytoplasme des granules graisseux en plus ou moins grand nombre. A première vue déjà, on constate que l'on a affaire à des éléments affaiblis et épuisés qui ne peuvent plus guère offrir de résistance aux propriétés dissolvantes des phagocytes; mais nous avons toujours pu reconnaître d'autres cellules, encore en place et entières, n'ayant point subi les déformations et destructions signalées par VAN REES et résumées ci-dessus. A partir du troisième jour, on voit des cellules sanguines et des phagocytes déjà chargés de résidus tissulaires (comme l'a décrit KOWALEWSKY) les entamer plusieurs à la fois ou bien isolément, et, selon les endroits, on retrouve des cellules irrégulièrement érodées et déformées de toutes les manières : elles présentent des excavations, des creux, des trous, des déchirures, etc.; autant de symptômes de l'influence

destructive des phagocytes. Le noyau résiste le plus longtemps et conserve ses caractères : il ne nous est pas arrivé d'y constater les progrès dégénératifs signalés par KOWALEWSKY, mais nous sommes néanmoins porté à croire que cet élément cellulaire, tout autant que le cytoplasme, subit déjà un commencement de régression avant d'être entamé par les phagocytes.

Notre figure n° 1, planche II, est très intéressante sous le rapport de la marche du phénomène dont il s'agit : à droite, une cellule glandulaire est entamée de quatre côtés à la fois par des phagocytes tous chargés de débris tissulaires; dans quelques-uns d'entre eux, on reconnaît de gros sarcolytes, de même que d'autres inclusions qui pourraient provenir déjà de l'élément glandulaire lui-même. La cellule de gauche a subi également des atteintes très graves faites par des phagocytes et par un leucocyte vide : il suffit d'un coup d'œil rapide pour reconnaître dans ces éléments destructeurs les « Körnchenkugeln » de WEISMANN et de GANIN, appellation que KOWALEWSKY et VAN REES ont conservée. Le noyau du phagocyte est très distinct çà et là, tandis qu'à d'autres niveaux il semble devoir se retrouver dans les coupes précédente ou suivante.

Nous arrivons donc aux mêmes conclusions que pour les muscles, quant aux phases initiales de la destruction glandulaire : la cellule subit un commencement de dégénérescence avant que les phagocytes ne l'entament, et l'on ne peut attribuer à ceux-ci la cause primordiale de la destruction de ces organes. C'est par chimiotaxie que les leucocytes sont attirés ici vers des organes affaiblis par suite de la cessation de leur rôle physiologique et qui subissent des transformations morphologiques et chimiques de leurs constituants. Nous nous croyons d'autant plus autorisé à admettre cette opinion, que nous trouvons ici une confirmation de nos observations et de nos conclusions sur la dégénérescence musculaire et que, d'un autre côté, VAN REES a vu les glandes salivaires de la chrysalide des mouches dégénérer et disparaître dans leur totalité sans intervention phagocytaire. Il est vrai de répéter ici que VAN REES attribue la différence de ses résultats d'avec ceux de KOWALEWSKY au fait que les deux auteurs ont recueilli et fixé leurs matériaux à des époques diverses de l'année : ce dernier, contrairement au premier, a eu recours à des chrysalides de l'époque la plus chaude

de l'année; or, il se fait que le stade chrysalide dure beaucoup moins longtemps pendant les époques de chaleur, c'est-à-dire que le développement se passe plus rapidement qu'au printemps. L'on ne peut néanmoins pas admettre que l'influence de la température extérieure puisse être importante au point de faire changer totalement le mode et le mécanisme d'un même phénomène se produisant dans le même organe, c'est-à-dire, dans l'espèce, que la destruction des glandes salivaires puisse tantôt être provoquée par les phagocytes et tantôt trouver sa cause initiale dans les cellules mêmes. Il est bien plus probable que la destruction des glandes salivaires débute par un affaiblissement, conséquence de l'inactivité dans laquelle est entré l'organe par suite du stade de repos que traverse l'animal. Le tissu affaibli subit plus ou moins rapidement des altérations nécrotiques et exerce une attraction chimiotaxique sur les leucocytes. En été, ceux-ci (les phagocytes) accourent déjà avant que la dégénérescence soit complète, mais certainement pas avant tout début régressif, c'est-à-dire que depuis ce moment les deux phases des phénomènes se passent simultanément et contribuent à hâter la marche de la métamorphose; à une période moins chaude, au contraire, l'intervention des leucocytes est plus tardive et le phénomène se passe plus lentement. Cette coopération des leucocytes ne peut toutefois pas être considérée comme de valeur secondaire, parce que, ainsi que l'a dit BARFURTH pour la destruction musculaire, sans elle, le phénomène serait incomplet.

Quant aux jeunes cellules nées par voie libre dans les éléments salivaires, ainsi que croit l'avoir vu VIALANNES (qui les a dessinées), il ne peut s'agir que d'une fausse interprétation des diverses phases de la destruction par phagocytose. VAN REES croit qu'il pourrait se faire que VIALANNES eût pris des vacuoles pour des cellules nées par endogenèse; nous ne le pensons pas: les soi-disant jeunes cellules sont uniquement, soit des leucocytes à vide entrés par érosion dans les cellules, soit même des fragments sarcolytiques renfermés et entraînés par les phagocytes. Il est parfaitement exact que ces derniers, une fois suffisamment chargés, quittent les glandes salivaires, partiellement ou totalement détruites, pour rentrer dans la circulation générale: ce seraient là les cellules libres de VIALANNES destinées à aller édifier des organes nouveaux.

De même que les phagocytes chargés des produits de la dégénération musculaire n'interviennent en aucun cas *directement* dans la rénovation du tissu contractile, c'est-à-dire que l'évolution ne les transforme pas en muscles, ceux qui ont contribué à la destruction des glandes salivaires ne sont point appelés, eux ou leur contenu, à fournir les constituants d'une glande digestive nouvelle. Nous aurons l'occasion de revenir dans un autre chapitre sur le sort réservé aux phagocytes et à leurs inclusions.

D. — *Destruction de l'hypoderme larvaire.*

GANIN, le premier (19, p. 32), a signalé dans l'hypoderme larvaire l'existence de tissus imaginaires destinés au remplacement. VIALLANES (67, p. 20) les considère comme des épaississements épithéliaux et ne leur reconnaît pas la nature embryonnaire. Ceci découle principalement du fait qu'il a cru voir des transitions sensibles de ces éléments vers les cellules hypodermiques. Il les a interprétés comme étant destinés à remplacer l'hypoderme larvaire qui disparaît et laisse le corps de l'animal avec une tunique hypodermique nouvelle, mais incomplète. VAN REES (66, pp. 54 à 63) s'étend longuement sur le sujet et démontre d'une façon irréfutable que jamais les téguments ne présentent des lacunes, mais que chez la larve ils cèdent progressivement la place à ceux édifiés aux dépens des éléments imaginaires. Ce dernier auteur a fait voir de plus que ceux-ci ont conservé leur caractère embryonnaire pour se développer quand le moment sera arrivé et que la place et les éléments nutritifs leur seront concédés.

De notre côté, nous avons examiné la destruction hypodermique dans le stade nymphal des trois insectes étudiés sous d'autres rapports dans les pages précédentes. Chez *Musca vomitoria*, l'hypoderme larvaire est composé de grandes cellules dans lesquelles apparaissent, à un moment donné, des indices incontestables de dégénérescence : condensation du noyau, fragmentation du cytoplasme, apparition dans celui-ci de granulations grasses, de lacunes, etc. VAN REES aussi admet que les cellules hypodermiques diminuent d'énergie vitale et en témoignent par des caractères morpholo-

giques. Ce n'est qu'à partir de ce moment que les phagocytes arrivent vers les cellules débilitées et en complète histolyse; ici, comme partout, dit-il, il y a phagocytose. Il y a donc une contradiction en ce qui concerne les idées du professeur d'Amsterdam, relativement aux causes primordiales de la destruction des muscles et des éléments hypodermiques : pour les premiers, en effet, il a admis que les leucocytes déterminent les premières phases de la destruction musculaire, tandis qu'ici il fait valoir des altérations morphologiques *avant* l'intervention des phagocytes. Il est vrai qu'à la page 120, examinant le motif pour lequel les organes larvaires ayant cessé de fonctionner sont détruits par les leucocytes, il exprime l'idée que ceux-ci attaquent tous les tissus, mais ne remportent la victoire que dans leur lutte avec les organes affaiblis, ce qui expliquerait, d'autre part, pourquoi les organes imaginaires échappent à cette destruction. (Ceci est entièrement conforme aux idées émises par METCHNIKOFF et rapportées ci-dessus.) Il nous paraît, ainsi que dans le cas de la destruction musculaire, que les phagocytes sont attirés vers l'hypoderme larvaire en dégénérescence par une force chimiotaxique qui trouve son origine et sa cause dans les altérations chimiques subies par le tissu. Les disques imaginaires forment des épaissements locaux de l'hypoderme, mais sont constitués d'un grand nombre de cellules beaucoup plus petites. Nous partageons absolument la manière de voir de VAN REES, quand il dit que les éléments imaginaires prolifèrent en empiétant successivement et progressivement sur le territoire nécrosé de l'hypoderme larvaire, sans que jamais on puisse constater une solution de continuité dans les téguments de l'animal.

Parmi les phagocytes arrivant à l'hypoderme dans le but d'en enlever les éléments détruits, il n'est pas rare de constater que beaucoup ont encore le caractère de globes granuleux (Körnchenkugeln) et n'ont donc point perdu la propriété d'englober d'autres débris (de même que dans le cas de la destruction des glandes salivaires).

Chez une chrysalide de *Bombyx*, n'ayant qu'un jour d'existence, nous avons eu l'occasion de poursuivre la dégénérescence hypodermique. Tantôt les éléments tombent en histolyse pure et simple : le noyau se prend en une masse compacte, se fragmentant dans tous les sens, et autour de ces frag-

ments nucléaires isolés ou non, se groupent des amas cytoplasmiques leur servant de substratum. Ce genre de destruction tissulaire est connu depuis longtemps déjà et nous n'avons pas besoin de nous étendre sur le sujet.

Un autre mode se caractérise par le fait qu'autour du noyau hypodermique transformé en masse amorphe logée dans un hyalosome nettement limité, le cytoplasme se charge de granulations graisseuses de dimensions variables et s'accumulant surtout, dès l'abord, dans la partie profonde de la cellule, formant par leur ensemble un groupe semi-lunaire qui embrasse le noyau; plus tard, ces granulations augmentent en nombre et finissent par se répandre d'une façon régulière dans toute l'étendue du cytoplasme. Ces éléments dégénérés cèdent la place aux cellules provenant de la prolifération des îlots embryonnaires (disques imaginaires) répandus régulièrement dans l'hypoderme et tombent un à un dans la cavité périviscérale, où ils vont rejoindre les produits de destruction d'autres tissus; nous les rencontrerons plus tard encore.

La destruction de l'hypoderme larvaire de *Tenebrio* s'annonce par une vacuolisation progressive du cytoplasme et une diminution des propriétés chromatophiles du noyau : les phagocytes arrivent à ce moment et l'examen d'une série de coupes prouve surabondamment qu'ici encore ils apparaissent sur le terrain de la destruction après que le phénomène a débuté. Les nids de cellules embryonnaires et les cellules embryonnaires isolées (les disques imaginaires hypodermiques, en un mot) tranchent d'une façon typique sur l'hypoderme larvaire, et dans aucun cas l'on ne peut constater, ainsi que VIALANNES l'a prétendu, qu'il y a pénétration réciproque et, par suite, continuité des cytoplasmes. Ces îlots se distinguent au contraire, d'une façon évidente, par leurs caractères morphologiques et microchimiques, et par leur situation profonde; leurs progrès évolutifs marchent parallèlement avec ceux de l'involution hypodermique larvaire et nous avons pu nous convaincre que, comme chez *Musca* (VAN REES) et chez *Bombyx*, les téguments de la chrysalide de *Tenebrio* ne présentent pas d'interruption.

E. — *Destruction du corps adipeux.*

Le corps adipeux a donné lieu, de la part de tous les auteurs qui se sont occupés des métamorphoses postembryonnaires des Insectes, à des appréciations individuelles et très discordantes. Il a déjà été donné plus haut un résumé des idées originales de VIALLANES (67, pp. 3 et 4) au sujet de la destruction de cet organe et nous nous sommes empressé de déclarer que nous ne pouvons en rien partager cette manière de voir. KOWALEWSKY et VAN REES ont tous les deux étudié la même question, mais aucun des trois auteurs n'a signalé la genèse de ce tissu.

Il a été constaté dans les pages précédentes que, dans certains cas, le sarcoplasme, dans les chrysalides de *Musca vomitoria*, s'emparant des détritits musculaires (sarcolytes), se transforme en un élément arrondi, logeant dans les mailles de son protoplasma ces fragments résiduels qui subissent ensuite lentement, mais progressivement, la digestion intracellulaire. Les réactifs à l'osmium nous ont convaincu que cette transformation est de nature grasseuse et que les grandes cellules sarcoplasmiques se transforment en éléments constitutants du corps adipeux. Ils diffèrent considérablement de ceux qui constituaient le tissu larvaire dont nous n'avons pas cherché à reconnaître l'origine, mais ressemblent complètement à ceux décrits par les auteurs. VIALLANES, avons-nous dit, y voit naître des granules grossissant et mis en liberté après la rupture de la membrane. Ces granules seraient des cellules filles nées dans l'élément adipeux et auraient mission d'aller contribuer à l'édification des organes nouveaux. La relation qu'a faite KOWALEWSKY (31 et 32) au sujet de ses expériences *in vivo* est autrement sérieuse. Étant donnée la grande autorité du savant russe, nous n'essaierons pas de contredire ses résultats. Sur la vésicule céphalique transparente (Kopfblase) d'une chrysalide du troisième au quatrième jour, il a assisté *de visu*, pendant vingt-quatre heures, à la destruction des cellules adipeuses par les phagocytes. « Die am meisten » nach vorn in die Kopfblase hereinragenden Fettkörperzellen liegen » gewöhnlich ziemlich isolirt und man sieht wie an dieselbe sich die

» kleinen Körnchenkugeln ankleben und auf deren Oberfläche zu kriechen
 » beginnen. Zu den erst aufgekrochenen Körnchenkugeln gesellen sich neu
 » zukommende und in zwei Stunden, vom Anfange der Beobachtung an,
 » sah ich die ganze Fettzelle von den Körnchenkugeln umgeben. Die Fett-
 » zelle sieht jetzt wie ein gefurchtes Ei aus im sogenannten « Maulbeerform-
 » Stadium ». Etwas später werden die Hervorragungen der äusseren
 » Oberfläche der Körnchenkugeln schwächer, was ich durch das Eindringen
 » derselben in die Substanz der Fettzelle erkläre. Eine Zeit lang bleibt die
 » Sache in diesem Zustande stehen und nun findet man anstatt der
 » Fettzelle einen Haufen von Körnchenkugeln, welche sich nach allen
 » Seiten zerstreuen. Der centrale Haufen bleibt etwas länger an der Stelle
 » liegen wo die Fettzelle war, aber auch er zerstreut sich bald. Nachdem
 » die Vorderste in die Kopfblase hineinragende Fettzelle so aufgelöst ist,
 » beginnt derselbe Vorgang mit den folgenden und den seitlichen Zellen
 » und geht in derselben Weise vor. »

D'après l'auteur que nous venons de citer textuellement, ce seraient donc des phagocytes déjà chargés de produits d'histolyse qui iraient détruire, à leur tour, les cellules adipeuses. Il est vrai qu'il conclut à leur pénétration dans ces dernières du fait qu'il a vu diminuer la saillie qu'ils font à la surface externe, mais il ne décrit pas les *phases* d'une entrée observée en fait et l'on peut dire qu'il n'a pas *vu* celle-ci. VAN REES admet dans ses deux travaux sur le sujet que des leucocytes (non des phagocytes) pénètrent à l'intérieur des cellules adipeuses, car, dans ses préparations, il les y distingue, dit-il, avec certitude des autres inclusions (66, p. 77) et il croit que les cellules « *nées par formation libre* » de VIALANNES correspondent à ces leucocytes. Il en signale dans le voisinage immédiat du noyau; d'autres, au contraire, sont répandus dans le reste du cytoplasme. Dans quelques-uns de ces leucocytes, il décrit deux à trois noyaux, même six, et quelquefois plus encore (jusqu'à vingt), le cytoplasme pouvant également s'accroître dans de fortes proportions : il ajoute qu'il ne s'agit probablement pas ici de formation de cellules géantes nées par fusion. Le cinquième jour, il a compté jusqu'à cent cellules groupées autour du noyau dont les propriétés chromatophiles diminuent, ce qui indiquerait une diffusion pro-

hable au profit des leucocytes. Dans son second travail, il émet l'idée que les leucocytes se nourrissent, à l'intérieur des cellules adipeuses, de granulations graisseuses et se répandent régulièrement dans le corps de la cellule. Comme leur nombre diminue d'une façon notable, il croit devoir conclure que plusieurs ont quitté successivement, tandis que les restantes se multiplient activement.

Plus haut déjà, nous avons décrit, avec quelques détails, les grandes cellules chargées de débris musculaires et de graisse qui se sont formées aux dépens des sarcoplasmes transformés en phagocytes, et nous avons signalé à cette occasion la disposition radiaire du protoplasme. VIALANNES aussi a vu cette dernière et elle est due, d'après lui, à des « striations rayonnantes autour du noyau comme autour d'un centre » (p. 162). C'est à tort, d'après nous, que VAN REES n'y voit que la séparation des leucocytes massés autour du noyau en une couche centrale. Il nous paraît absolument incontestable que les leucocytes de VAN REES et les cellules endogènes de VIALANNES sont uniquement des inclusions sarcolytiques subissant la digestion intracellulaire.

Il nous faut encore revenir avec plus de détails sur ce point pour établir notre manière de voir et pour combattre celle des auteurs cités. Dans nos préparations obtenues après fixation au sublimé et coloration par l'éosine et l'hématoxyline, nous reconnaissons parfaitement les inclusions des cellules adipeuses : il s'agit de fragments sarcolytiques très grands, irréguliers et rappelant en tous points ceux que nous voyons se former dans un muscle en dégénérescence, qui se sont groupés ici autour du noyau sarcoplasmatique et y ont conservé leurs propriétés microchimiques (coloration par l'éosine); ils sont massés autour du noyau et leur limite tranche nettement sur le protoplasme cellulaire qui, dès lors, affecte la disposition radiaire signalée par VIALANNES. Plus loin, leurs dimensions ont diminué et leurs arêtes se sont arrondies; les caractères chimiques aussi se sont modifiés et l'on reconnaît chez eux des transitions insensibles vers les inclusions les plus éloignées du noyau qui se laissent déjà faiblement colorer par l'hématoxyline. Il n'est pas rare, au cours de l'examen total et comparatif des coupes des diverses régions nymphales, de constater que les inclusions rangées autour du

noyau sont le siège d'une transformation morphologique; nous voulons dire par là qu'il apparaît dans leur intérieur des boules très réfringentes (graisse), tandis que le reste prend une teinte bleu pâle. L'hématoxyline est regardée à juste titre comme un révélateur fidèle du noyau; or, jamais nous n'avons vu apparaître un point quelconque qui, par cette réaction, pût en imposer comme étant de nature nucléaire. S'il s'était trouvé, à l'intérieur des cellules adipeuses, des phagocytes ou des leucocytes (KOWALEWSKY et VAN REES) et surtout des leucocytes en voie de multiplication (VAN REES), il est absolument certain que l'hématoxyline eût décelé l'existence de leur noyau. VIALLANES (p. 167) signale de « très nombreux granules sphériques colorables en rouge par le carmin ». Mais ce dernier colorant n'est point décisif pour la révélation de noyaux ou de débris nucléaires et, avec VAN REES, nous ne pensons pas que ces granules colorables doivent être regardés comme les noyaux de ses leucocytes (sarcolytes). Dans nos préparations fixées à l'Hermann ou au Flemming, il y a également des granulations qui se sont colorées par la safranine, mais elles sont toujours isolées et point du tout entourées d'un territoire protoplasmique limité qui aurait pu les faire prendre pour des noyaux cellulaires. De plus, elles ne présentent aucune disposition réticulaire ou autre, qui est l'apanage des noyaux normaux et sains. Nous les considérons uniquement comme des produits de la digestion intracellulaire que l'on peut comparer aux granulations safranophiles des cellules engraisantes (Mastzellen) et de certaines boules sécrétées par les organes glandulaires, qui sont, les unes comme les autres, des produits de transformations dus à l'activité cellulaire. Un coup d'œil sur notre figure 5 de la planche I permettra de vérifier notre manière de voir au sujet des détails que nous venons d'examiner chez les deux derniers auteurs. Autour du noyau se rencontrent de grands amas sans trace d'éléments nucléaires et séparés entre eux par une mince couche protoplasmique parsemée de fines granulations graisseuses. La plupart d'entre eux renferment de petits éléments arrondis et le reste est constitué d'une substance homogène colorée en brun jaunâtre par les réactifs au même degré que les sarcolytes encore accumulés dans un muscle en dégénérescence. Le réticulum de granulations adipeuses peut se poursuivre à travers toute la cellule et il nous suffira

de le comparer à celui décrit précédemment déjà dans le muscle en dégénérescence (pl. I, fig. 3 et 4) pour faire comprendre quelles en sont l'origine et la signification, à notre sentiment du moins. De même que dans les préparations obtenues après fixation au sublimé, nous constatons que les inclusions diminuent d'importance au fur et à mesure que nous nous éloignons du noyau vers la périphérie. Nous voyons également apparaître des sphères graisseuses dont quelques-unes atteignent des dimensions considérables : certaines d'entre elles existaient déjà avant l'achèvement des cellules adipeuses; d'autres, au contraire, se sont formées à l'intérieur de celles-ci par digestion de sarcolytes. Il a déjà été dit, et nous avons fait connaître nos motifs à ce sujet, que parmi les inclusions nous n'avons jamais réussi à rencontrer à l'intérieur soit des cellules embryonnaires (VIALLANES), soit des leucocytes (VAN REES); il ne sera pas nécessaire d'insister beaucoup pour faire comprendre que, de même, nous n'avons pas constaté la présence de globes granuleux (KOWALEWSKY). A la surface, au contraire, ou dans le voisinage immédiat, il n'est pas rare que des « Körnchen-kugeln » ou des leucocytes se rencontrent plus ou moins nombreux; il nous est même arrivé de voir que la membrane de la cellule adipeuse était quelque peu déprimée par eux. Mais ajoutons immédiatement que dans nos coupes d'une très grande finesse, il ne nous a point semblé que ces éléments fussent sur le point de pénétrer dans les cellules adipeuses ou d'en sortir. Il s'agissait là uniquement d'une rencontre fortuite d'éléments graisseux par des cellules migrantes, phagocytes ou non, qui, étant données leurs propriétés amiboïdes, pouvaient y ramper, et l'on comprend aisément qu'il pouvait en résulter des déformations purement accidentelles.

La manière d'interpréter la destinée des éléments du corps adipeux est intimement liée à l'idée que l'on se fait du travail intracellulaire. Il a été rappelé que VIALLANES voit les cellules adipeuses se résoudre en éléments embryonnaires, sans que le noyau intervienne; l'auteur français ne fait pas connaître la destinée de celui-ci. D'après KOWALEWSKY, une fois que les globes granuleux l'auraient envahi de toutes parts et se seraient emparés de son contenu, il se désagrège et l'on ne retrouve à sa place qu'un amas de « Körnchen-kugeln » qui se dispersent et vont rejoindre les autres produits de la

dégénérescence dans la « Körperflüssigkeit ». VAN REES (66, p. 82) parle d'une disparition progressive de la cellule adipeuse; il l'attribue à l'épuisement par les leucocytes qui se sont multipliés dans son intérieur et à ses dépens. Il signale sur les éléments adipeux des derniers jours du stade nymphal, des cavités qu'il interprète comme ayant servi de siège aux leucocytes émigrés et il considère de plus comme étant des leucocytes dégénérés, des éléments particuliers colorables que l'on peut encore retrouver entre les résidus graisseux.

Il va de soi que nous ne partageons aucune de ces manières de voir, étant donné que nous avons longuement combattu les idées qui reconnaissent un rôle quelconque aux leucocytes ou à leurs dérivés à l'intérieur des cellules adipeuses : celles-ci, après une existence plus ou moins longue, se désagrègent (fig. 11 de la pl. II), et à ce moment encore, on peut reconnaître aisément leurs inclusions : granulations graisseuses, boules chromatophiles et sarcolytes partiellement digérés renfermant parfois, eux aussi, de la graisse. Le noyau a subi la transformation caractéristique de la dégénérescence : il a perdu sa structure réticulée et ne forme plus qu'un amas unique ou un conglomérat caryolytique. Comme nous aurons à revenir encore sur le rôle nutritif des résidus hystolytiques, nous nous contentons à présent de dire que la désagrégation finale des cellules adipeuses se fait le plus souvent dans le voisinage immédiat des organes en néoformation et qu'il n'est pas rare de voir que des leucocytes ou des phagocytes viennent englober partiellement les restes de l'élément adipeux. Seraient-ce là les phagocytes venant détruire les cellules adipeuses d'après la manière de voir de KOWALEWSKY? Dans tous les cas, la chose ne se fait qu'après désagrégation totale des éléments en question. Ici, encore une fois, de même que dans le cas de la destruction musculaire, de l'hypoderme et des glandes salivaires, les phagocytes ne font pas débiter la destruction, mais arrivent après que celle-ci est déjà plus ou moins avancée.

Le mode de destruction musculaire chez la chrysalide de *Bombyx mori* a été exposé plus haut et il est facile de conclure de notre texte que nous y voyons un parallélisme quasi complet avec ce qui se passe chez *Musca vomitoria* : c'est-à-dire que nous considérons l'enlèvement des débris mus-

culaires comme se faisant et par les myoclastes et par les phagocytes. Les premiers, chez *Bombyx* comme chez *Musca*, les ont répandus dans leur intérieur sous forme de granulations le plus souvent graisseuses, quelquefois encore de nature sarcolytique (voir fig. 9 et 10 de la pl. II). Dans le cours de nos observations, nous n'avons pas pu voir une seule fois un leucocyte ou un phagocyte pénétrer à l'intérieur d'un de ces myoclastes (cellules adipeuses) : il ne sera pas nécessaire d'insister encore pour dire que nous ne regardons aucunement les granulations colorables comme ayant la signification de noyaux appartenant à des phagocytes qui y viendraient dans le but d'épuiser l'élément adipeux ou à des leucocytes accourant pour s'y nourrir ou pour s'y multiplier (KOWALEWSKY et VAN REES). Il ne nous a point paru que chez *Bombyx* les inclusions (sarcolytes) prennent cette disposition particulière dans leur distribution autour du noyau, de même que ces éléments ne perdent pas de leurs dimensions au fur et à mesure qu'on se rapproche de la périphérie ; mais ce sont là différences secondaires qui ne peuvent en rien ébranler l'idée que nous nous faisons de leur similitude chez les deux animaux considérés, tant au point de vue de leur origine que de leur signification et de leur destinée. Il peut se faire que les globes granuleux atteignent des dimensions particulièrement grandes, et comme ils renferment les mêmes sarcolytes, plus parfois des granulations graisseuses résultant de la digestion intracellulaire subie par ceux-ci, on pourrait craindre de les confondre : mais le noyau reste toujours suffisamment caractéristique dans les deux espèces. Les grandes cellules du corps adipeux du Ver à soie sont donc des myoclastes, au même titre que les éléments correspondants de la Mouche et l'organisme les utilise probablement d'une façon identique chez les deux insectes.

Il en est tout autrement chez le Ver de farine ; ainsi qu'il a été exposé plus haut, en effet, les muscles, dégénérant pendant le stade nymphal, sont exclusivement enlevés par les cellules sanguines : de myoclastes, il n'est pas question ici. Les fragments musculaires, ainsi englobés par les phagocytes, subissent la digestion intracellulaire qui se traduit par l'apparition de gouttelettes graisseuses logées isolément dans une lacune (vacuole). En parcourant les séries de préparations obtenues par les méthodes à l'osmium, on

peut poursuivre toutes les phases de cette transformation et l'on voit se former par fusion les grosses boules de graisse. Les coupes d'objets fixés au sublimé et colorés à l'hématoxyline fournissent également des données précieuses à ce sujet : dans les inclusions d'origine musculaire, en effet, on voit apparaître dans ces conditions des points et granules réfringents, en tout semblables à ceux que nous avons vus se former dans les sarcoytes englobés par les myoclastes de *Musca* ; l'identité des rôles joués par ceux-ci et par les phagocytes est donc établie à suffisance par ce fait. Pour la destinée des produits de la destruction musculaire de *Tenebrio*, nous renvoyons au chapitre spécialement consacré à ce sujet (pp. 47 et suiv.). Quant au corps adipeux lui-même, nous ne pouvons donner aucun détail sur le mode mis en usage par l'organisme pour l'utiliser : nos préparations ne nous fournissent aucun renseignement à cet égard.

II. — INSECTES A MÉTAMORPHOSES INCOMPLÈTES (HOMOMORPHES).

A. — *Historique.*

Contrairement à ce que nous avons constaté pour les métamorphoses complètes, les phénomènes postembryonnaires des Homomorphes n'ont donné lieu qu'à très peu de travaux. La chose s'explique en ce sens que les premières sont caractérisées par un stade d'immobilité souvent quasi absolue, d'où sort un insecte complètement développé et si différent de la forme larvaire que le phénomène en question ne pouvait manquer d'attirer l'attention du naturaliste. SWAMMERDAM avait déjà reconnu que sous les téguments de la chrysalide s'ébauchent les ailes de l'insecte parfait ; mais ce n'est que depuis les travaux importants publiés par WEISMANN en 1864 et 1866 (70, 71 et 72) que l'on a tenté de scruter les phénomènes intimes de cette métamorphose.

Les Homomorphes ne passent pas généralement par un stade nymphal et, depuis leur sortie des membranes de l'œuf, ils semblent se perfectionner progressivement par des mues successives. Pendant tous les stades qu'ils traversent, ils ne cessent de ressembler de plus en plus à l'insecte

adulte : il leur manque quelques appendices, les ailes, par exemple, que l'on voit naître et grandir successivement. Aussi l'évolution d'un Insecte homomorphe est considérée, en général, comme consistant en un simple accroissement d'organes. Dans leur excellent *Traité d'embryologie comparée des Invertébrés*, KORSCHULT et HEIDER ¹ ont avancé l'idée que le mode intime de développement de ces Insectes ne diffère pas en réalité de celui de la plupart des autres animaux : il faudrait admettre que l'apparition d'organes nouveaux se réduit à un accroissement d'organes larvaires et qu'à cette occasion il se produit dans les tissus des phénomènes de régénération graduelle, comme cela se passe dans les organes en fonctionnement. Quoique les données manquent encore, ces auteurs estiment que les phénomènes essentiels peuvent se ramener, chez les uns comme chez les autres, à une destruction de cellules ou de groupes de cellules épuisées après la cessation de leur fonctionnement vital et à une régénération lente, graduelle et permanente d'organes. Jusqu'à présent, aucun travail, à notre connaissance, ne signale des phénomènes de phagocytose et nous avons entrepris de voir par nous-même si ce processus physiologique, si répandu chez les Holométaboles, fait totalement défaut dans le cas de métamorphoses incomplètes.

B. — *Dégénérescence et destruction musculaires.*

L'hypothèse de KORSCHULT et HEIDER, inspirée probablement par des considérations évolutionnistes, s'est vérifiée dans nos recherches, qui ont particulièrement porté sur la régression musculaire chez un Orthoptère (*Forficula auricularia*) et chez deux Hémiptères (*Nepa cinerea* et *Noto-necta glauca*).

Avant tout, nous pouvons faire remarquer que jamais, ainsi qu'il fallait s'y attendre, nous n'avons vu une dégénérescence musculaire quasi générale, comme c'est le cas chez les chrysalides. Le phénomène ne se reconnaît d'ordinaire au même moment que dans quelques muscles séparés ou parties

¹ *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere*, 1890-1893.

de muscles, et il s'y montre le plus souvent à des phases différentes; il est toujours caractérisé par ce fait qu'il a une *marche très lente*.

Chez une Forficule très jeune, l'évolution régressive d'un muscle de l'exosquelette, situé immédiatement sous l'hypoderme, a été observée par nous dans tous ses détails. L'animal, auquel la tête et le dernier anneau abdominal avaient été amputés pour permettre la pénétration, a été fixé à la liqueur de HERMANN et débité en coupes sérieées très minces. La dégénérescence débute par une fragmentation de l'élément contractile, en même temps que le noyau, s'hypertrophiant considérablement, devient complètement sphérique et que sa structure, tout en restant normale, devient plus claire. Dans le corps du muscle apparaissent des granules graisseux, dès l'origine déjà assez grands; ils restent séparés les uns des autres et se rencontrent par groupes. L'endroit où ils ont pris naissance et où ils se groupent ainsi, renferme encore de très rares et très petits fragments sarcolytiques; il se montre dans une coupe comme une tache claire tranchant sur le reste par son contenu graisseux noirci par l'osmium. Dans un stade plus avancé, les granules graisseux augmentent encore en nombre et s'accumulent autour du noyau. Nous retrouvons ici les *myoclastes* décrits ailleurs déjà.

De même que dans le myoclaste de *Musca*, de *Bombyx* et de *Phryganea*, on reconnaît parfaitement l'existence d'un réseau sarcoplasmatique s'étendant par tout l'élément et logeant les granules graisseux dans ses mailles (voir pl. V, fig. 5). Ceux-ci résultant de la dégénérescence de la substance contractile, sont le plus souvent déjà tout formés, comme chez *Bombyx* et *Phryganea*, tandis que chez *Musca* les sarcolytes ne subissent généralement cette altération qu'après leur englobement par le sarcoplasma.

Ainsi que nous le verrons plus loin encore, cette autophagoeytose n'est qu'un stade de la dégénérescence causée par la cessation du fonctionnement physiologique : le cas de la Forficule est, sous ce rapport, encore plus démonstratif que celui de la Mouche.

Ni dans le muscle en régression, ni dans son voisinage immédiat, on ne voit un phagocyte, et les cellules sanguines vides ou chargées de quelques granulations graisseuses que l'on peut trouver çà et là, diffèrent absolument par tous leurs caractères de ce que l'on rencontre dans le muscle en dégé-

nérescence. Il se fait parfois que *deux* et même plus de deux noyaux accompagnés de leur cytoplasme restent associés et unis, tandis qu'autour d'eux se groupent les résidus musculaires; ils peuvent dans ce cas donner lieu à des *syncytia* quelquefois très compliqués. A la place précédemment occupée par un muscle, on peut ainsi trouver une suite, sorte de chaîne, de *myoclastes* englobés dans le tissu adipeux et faisant corps avec lui. Il y a donc ici une *autodestruction* musculaire sans intervention de cellules migratrices : la désagrégation du muscle trouve sa cause initiale en lui-même et s'achève sans le secours de phagocytes. Nous avons insisté à diverses reprises déjà sur ce détail et nous y revenons encore.

La description de la dégénérescence musculaire dans le cas de *Forficula* a été considérablement écourtée, parce que nous aurions dû nous répéter : le phénomène, en effet, est à la rigueur analogue à celui examiné chez la larve de la *Phryganea*, et ici même les phénomènes initiaux ressemblent fortement à ceux signalés pour les myoclastes de *Musca* et de *Bombyx*; quant à leur signification physiologique, on peut dire qu'il y a identité complète. Nous pourrions à plus forte raison être plus bref encore en décrivant la destruction par autophagocytose observée dans quelques muscles de jeunes *Nepa* et *Notonecta* (à côté de destruction par *simple dégénérescence*) : l'autodestruction musculaire de ces animaux a, de même que chez *Forficula*, une marche lente et débute par une fragmentation et par l'apparition de granulations graisseuses dans la partie contractile, tandis que le noyau s'hypertrophie. Le tissu interstitiel élargit ses mailles et y loge les myoclastes ainsi formés pour aller augmenter le corps adipeux. Il peut arriver qu'un myoclaste ainsi formé se trouve complètement isolé et non entouré d'une maille conjonctive; nous savons par ce qui précède que ce dernier cas existe pour les myoclastes de *Musca* et de *Bombyx* : ils peuvent former des chaînons et d'autres groupes, mais ne se logent pas dans les interstices du tissu connectif.

C. — *Modifications au sein de l'hypoderme.*

L'hypoderme d'un Insecte à métamorphoses incomplètes n'est jamais, comme dans le cas d'une chrysalide, au même moment le théâtre d'une destruction totale, suite de la cessation fonctionnelle de tout l'organe, amenée par un stade d'immobilité complète. Aussi, dans nos coupes de Forficule, on ne rencontre pas dans ce tissu de vastes territoires en voie de destruction, tandis que des éléments embryonnaires se développent à leurs dépens et reprennent leur place et leurs fonctions : de phagocytes il n'est point question ici et il y a sous ce rapport une différence fondamentale d'avec ce que nous avons décrit pour les téguments de la nymphe de *Musca*, par exemple. On a sous les yeux les phénomènes ordinaires d'un épithélium en activité fonctionnelle, c'est-à-dire que des cellules isolées peuvent, par suite d'épuisement vital, montrer des symptômes pathologiques précurseurs d'une mort prochaine, tandis que d'autres, dans le voisinage immédiat, continuent leurs fonctions et se trouvent en état de multiplication indirecte. Ce néanmoins, l'hypoderme trouve de son côté basal des matériaux nutritifs auxquels il puisera : c'est ainsi qu'on y rencontre, entre autres, des myoclastes isolés ou réunis en chaînons qui se désagrègent et répandent leur contenu : peu à peu, leurs éléments graisseux disparaissent au profit des cellules épithéliales. Nos résultats concordent donc ici avec l'idée émise par KORSCHULT et HEIDER.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES AU SUJET DE LA PHAGOCYTOSE.

Chez les trois représentants des Insectes homomorphes étudiés par nous sous ce rapport, nous constatons donc une autophagocytose musculaire typique : il n'est point question de cellules migratrices détruisant par phagocytose des fibres musculaires. Nous en concluons que, outre la régression par simple dégénérescence, l'autophagocytose seule existe normalement chez les Insectes inférieurs, comme elle existe encore au stade *larvaire* d'un Névroptère (la Phrygane), qui appartient au groupe des Insectes hétéromorphes. Chez ceux-ci, les métamorphoses se font par une *phagocytose*

mixte, avec une tendance à la prédominance de la phagocytose proprement dite. Au point de vue phylogénétique donc, on peut dire que l'autophagocytose est un phénomène *primaire* dans les métamorphoses des Insectes, tandis que la phagocytose par cellules migratrices est, au contraire, *acquise*. Cela tient probablement à ce fait que les métamorphoses incomplètes se passent lentement, contrairement à ce qui arrive le plus souvent pour les métamorphoses complètes. Cette idée se trouve en germe, à notre avis, dans les travaux de VAN REES et de KOROTNEFF; parlant de métamorphoses complètes, mais s'effectuant chez *Musca vomitoria* pendant les mois les moins chauds de la belle époque (VAN REES) et chez *Tinea* (KOROTNEFF), ils disent que la destruction de certains tissus, les glandes salivaires (VAN REES), les fibres musculaires (KOROTNEFF), se fait sans l'intervention de phagocytes proprement dits, qui, d'après les termes de KOROTNEFF lui-même, exécutent *ein barbarisches Auffressen*. Les leucocytes n'interviendraient pour la destruction des tissus que d'une façon secondaire, puisque le phénomène peut, dans certaines conditions, se passer sans leur concours.

L'étude entreprise au sujet de la phagocytose chez les Insectes tant homomorphes qu'hétéromorphes, nous confirme dans la conviction puisée dans nos résultats obtenus chez les Insectes à métamorphoses complètes et exposée plus haut, c'est-à-dire que la destruction des tissus musculaires et autres n'est pas l'apanage exclusif des phagocytes (KOWALEWSKY et en partie VAN REES), mais trouve sa cause initiale dans le tissu lui-même qui, par suite d'inactivité physiologique, subit des modifications morphologiques, physiques et chimiques. Si les métamorphoses ont une marche lente, comme chez la plupart des Insectes inférieurs, la destruction aussi progresse lentement et se réduit, à proprement parler, à une dégénérescence suivie d'une histolyse dont les résidus seront assimilés par les organes en évolution progressive. Celle-ci se faisant elle-même *très lentement*, résorbe les produits de cette destruction et n'influe pas, par ses besoins nutritifs, sur la marche du phénomène en question. Cette dégénérescence peut être accompagnée d'une « mise en réserve », en ce sens que pour le tissu musculaire, par exemple, les résidus peuvent être englobés par le sarcoplasma (autophagocytose),

pour aller avec lui faire partie du corps adipeux. S'agit-il, au contraire, d'une période nymphale très courte (comme c'est le cas pour beaucoup de Lépidoptères, par exemple), dans laquelle les organes larvaires cessent brusquement de fonctionner (au moment où débute le stade de nymphe) et sont en un très court laps de temps remplacés par des organes nouveaux (insecte parfait), il semble, à l'examen des tissus de la chrysalide, qu'une autodestruction seule ne peut suffire : la désagrégation des tissus larvaires se déclarant presque au même moment dans tous les organes, produit probablement sur l'ensemble des leucocytes (tissu sanguin) des attractions chimiotaxiques telles que leurs propriétés phagocytaires doivent se manifester au sein de cette histolyse générale ; ils se chargent des débris tissulaires qui achèvent leur dissolution par la digestion intracellulaire. Par leur intermédiaire aussi, les matériaux nutritifs qui résultent de la destruction des organes larvaires sont portés rapidement à destination, et sous ce double rapport s'explique le rôle considérable et prépondérant que ceux-ci peuvent remplir dans le cas de métamorphoses complètes. Cela n'empêche pas, néanmoins, l'autophagocytose de se manifester, mais elle n'intervient plus exclusivement, à côté de la destruction par simple dégénérescence dont elle ne constitue en somme qu'une phase (*Musca*, *Bombyx*, *Phryganea*).

DESTINÉE DES PRODUITS DE DESTRUCTION DES ORGANES LARVAIRES.

Il résulte de nos recherches et de toutes celles de nos devanciers que les organes larvaires épuisés dégénèrent et que leurs débris, enlevés ou non par phagocytose (phagocytes, myoclastes, etc.), ont tous une destinée commune : ils serviront de matériaux nutritifs pour l'édification des organes de l'*Imago*.

1. *Phagocytes proprement dits*. — Quant à la destinée des phagocytes proprement dits, nous pouvons renvoyer au travail de VAN REES (pp. 113 à 118). De même que KOWALEWSKY, il conclut à une digestion intracellulaire des sarcolytes et autres inclusions ; à notre tour, nous avons pu nous

rendre compte de ce phénomène. On rencontre ces phagocytes, pendant les premiers temps du stade nymphal, à l'endroit même où ils ont incorporé des parties d'organes larvaires; plus tard, on peut en trouver en des points très éloignés, ce qui prouve qu'ils ont pérégriné entre les organes, véhiculant avec eux leurs inclusions. VAN REES est d'avis que les phagocytes se détruisent en perdant la membrane et le protoplasme; le noyau seul reste pendant quelque temps encore au milieu des débris organiques totalement ou imparfaitement digérés. Il est incontestable que tel est le sort de beaucoup de phagocytes; ainsi, au niveau de tissus en évolution, on en rencontre en très grand nombre qui périssent de la façon décrite par VAN REES : le but de leur fonction phagocytaire est atteint, puisque les produits de la destruction sont véhiculés jusqu'aux endroits où ils pourront être utilisés. Ainsi que l'a démontré VAN REES, de même que KOWALEWSKY, il n'y a jamais d'interruption dans le tissu hypodermique pendant le double phénomène de la dégénérescence et de la néoformation, c'est-à-dire que pendant que les phagocytes font disparaître l'hypoderme larvaire en dégénérescence, les téguments nouveaux évoluent et puisent leurs matériaux nutritifs dans ce que leur apportent ces phagocytes venus d'ailleurs et chargés, par suite, partiellement tout au moins, d'éléments d'une autre nature : car ainsi qu'il a été dit plus haut, l'hypoderme larvaire est attaqué et détruit par des leucocytes renfermant déjà des sarcolytes, par exemple. VAN REES admet aussi que des phagocytes peuvent déverser leurs inclusions, se « *vider* » et devenir des leucocytes vides. Il est certain que des leucocytes perdent lentement et graduellement leurs inclusions, mais il est le plus souvent difficile de dire de quelle façon se passe le phénomène. Est-ce que les sarcolytes et autres produits de destruction, après avoir subi la digestion intracellulaire, sont transformés en substances liquides qui peuvent diffuser à travers la membrane sans que nos réactifs les fassent apparaître, ou bien, sans avoir été transformés totalement, peuvent-ils être mis en liberté par le leucocyte? Nous croyons que le processus se passe suivant ces deux modes chez *Musca vomitoria* et chez *Bombyx mori*. Chez *Tenebrio molitor*, nous avons déjà l'occasion de le dire, les phagocytes qui se chargent ici, à eux seuls, de l'enlèvement des résidus organiques, les transforment en graisse qu'ils

déversent (pl. II, fig. 2, 3, 4 et 5) dans les organes en formation ou en régénération. Les vacuoles précédemment occupées par les boules graisseuses restent vides et donnent aux cellules un aspect caractéristique (pl. II, fig. 6, 7, 8). Pour beaucoup de phagocytes, l'expulsion des boules de graisse est le signal de la destruction. On les retrouve pendant quelque temps munis encore de leurs vacuoles et de leur réticulum graisseux, mais le noyau dégénère et l'ensemble des phagocytes finit par se transformer en conglomérat informe, vacuolaire, dans lequel on ne distingue plus de cellules à limites nettes. D'autres inclusions se font encore reconnaître comme étant les sarcolytes caractéristiques dont la transformation (par digestion) ne s'est pas opérée ou achevée.

2. *Myoclastes*. — Plus haut déjà, nous nous sommes prononcé au sujet de la destinée reconnue à ces éléments par VIALLANES, KOWALEWSKY et VAN REES : l'écart de notre interprétation d'avec les leurs trouve surtout son explication dans le fait que nous attribuons une origine différente à ces éléments. Rappelons brièvement ce qu'en pensent ces trois auteurs. Le premier les considère comme donnant lieu par *formation libre* à de jeunes cellules embryonnaires destinées à aller édifier de nouveaux organes; KOWALEWSKY admet que les phagocytes les détruisent, tandis que, d'après VAN REES, ils joueraient un rôle d'organes lymphoïdes où les leucocytes viendraient se multiplier après s'être nourris aux dépens du contenu. On trouvera plus haut le détail des observations chez *Musca* et chez *Bombyx* qui nous ont conduit à admettre que ces grandes cellules chargées de granulations graisseuses sont des *myoclastes* gorgés de produits de l'histolyse musculaire; ceux-ci y continuent leurs modifications régressives, au point qu'ils finissent presque tous par se transformer en graisse. Il a été démontré à suffisance, croyons-nous, que les autres inclusions, telles que les points et corpuscules colorables, doivent également être considérées comme des produits d'une digestion intracellulaire plus ou moins avancée.

Ce qui précède s'applique aussi aux *myoclastes* décrits chez la Forficule et chez les Punaises d'eau; il n'y a qu'une différence de degré consistant surtout en ce fait qu'ici la substance contractile se transforme

sur place presque entièrement en graisse, tandis que chez *Bombyx* et tout particulièrement chez *Musca* le phénomène ne se fait reconnaître qu'après l'englobement des sarcolytes.

Ces *myoclastes* se retrouvent plus tard au niveau d'organes ou tissus en voie de développement, mais le plus souvent, s'y désagrégeant, ils perdent leurs formes arrondies et s'étalent ou s'aplatissent de façon que leur contenu, s'échappant ainsi qu'une masse semi-liquide, aille se répandre à la portée des jeunes tissus (trachées, muscles, hypoderme, organes génitaux, etc.) (pl. II, fig. 11). Ceux-ci s'en emparent, car on les trouve gorgés des produits de cette désagrégation qui subissent dans leur intérieur une assimilation reconnaissable aux modifications d'aspect qu'ils présentent. Il s'agit évidemment ici d'une nutrition, c'est-à-dire que les produits de la destruction enlevés et véhiculés par les myoclastes, comme ceux que transportent les phagocytes vrais, servent de nutriment aux organes imaginaires en voie de développement. L'origine et la signification de ces myoclastes n'ont donc rien qui doive étonner. Il s'agit uniquement de débris musculaires groupés et « mis en réserve » : ils constituent en effet des réserves alimentaires qui seront utilisées plus tard par les organes en néoformation, au lieu que, dans le cas d'une intervention exclusive des phagocytes sanguins, ceux-ci les transportent immédiatement vers les points où ils seront utilisés à l'édification des tissus adultes.

Syncytia. — Il a été exposé précédemment que dans certains cas, lors de la dégénérescence musculaire, il se produit chez les Insectes des ordres inférieurs (*Hémiptères*, *Orthoptères*), et quelquefois aussi dans le cas d'Insectes plus élevés dans la série (larve de la *Phrygane*), des associations de cellules chargées de produits de dégénérescence. L'aspect de ces *syncytia* varie parfois considérablement, mais on peut les ramener presque toujours à un aggloméré de cellules provenant d'organes en voie de destruction. Ici encore, ces débris tissulaires ont la destinée de ceux qui, chez les Insectes plus élevés, sont enlevés par phagocytose : c'est-à-dire qu'ils sont destinés à aller fournir les matériaux nutritifs nécessaires à l'édification d'organes nouveaux. C'est ainsi qu'on les retrouve, par exemple, dans l'ovaire d'*Eschna*,

de *Periplaneta*, etc., où les syncytia viennent se vider au point qu'ils s'épuisent complètement. On peut poursuivre par le détail les phases de cette destruction qui débute le plus souvent par un étalement de l'élément syncytial à la surface des tubes ovariques (il s'agit dans l'espèce d'ovaires sans cellules nutritives). Peu à peu, les cellules perdent de leur graisse; l'épithélium folliculaire, au contraire, et après lui l'ovule, en acquièrent: lentement, mais progressivement, la graisse passe totalement dans l'organe génital. Nos figures 12, 13 et 14 de la planche II montrent diverses phases de ce phénomène et, dans le but de ne pas trop nous étendre sur ce sujet, nous renvoyons à l'explication de la planche.

Nous aurons à revenir, dans un chapitre spécial, sur des destructions particulières qui se produisent dans certains constituants de l'organe femelle. Disons un mot de leur destinée.

L'épithélium seul dans le cas des ovaires les plus simples, l'épithélium et les cellules nutritives quand ces glandes sexuelles ont une composition plus parfaite, se détruisent à un moment donné par dégénérescence et seront incorporés (en tout ou en partie) par les ovules en vue de l'accroissement. Ceux-ci (les ovules) forment dans leur ensemble ce que l'on pourrait appeler le *tissu génital femelle adulte* et, à l'instar de tous les organes définitifs, ils se nourrissent en partie, pendant leur accroissement, des débris d'éléments préexistants, *larvaires*. Le sort réservé aux produits nés de la destruction à l'intérieur des organes génitaux femelles, est donc en tous points identique à celui des autres résidus tissulaires.

3. *Leucocytes*. — VAN REES consacre un chapitre à la destinée des leucocytes (66, pp. 113 à 118): il conclut à une dégénérescence de ces éléments dont il voit, d'un autre côté, la multiplication se produire activement dans les cellules adipeuses, ainsi qu'il a été rappelé plus haut. Le fait seul que les cellules adipeuses en renferment un nombre considérable (*hunderttausende*), fait naître l'idée, chez l'auteur hollandais, que beaucoup sont destinés à se détruire et il dit qu'il serait désirable que l'on pût fournir des données certaines quant à leur disparition. Il croit en avoir trouvé l'expli-

eation et l'expose à la page 116 de son travail de 1888. Ayant rencontré entre les cellules des divers épithéliums des granulations fines ou grossières situées à l'intérieur, « eines ziemlich breiten Hofes », de même que des leucocytes, il a conclu que ces granulations étaient les résidus de cellules sanguines en voie de dégénérescence. « Les leucocytes, dit-il, cédant à leur tendance » innée à pénétrer dans les tissus, ne trouvent pas de proie, mais tombent » eux-mêmes victimes de leur activité. Dans ce cas encore, ils interviennent » au bénéfice des jeunes tissus en formation. »

Cette question nous a également occupé : nous avons rencontré dans les épithéliums des phagocytes, des cellules sanguines normales en voie de division indirecte et d'autres en état de dégénérescence marquée. Le sort des premiers a été décrit ci-dessus ; quant aux seconds, ils sont certainement dans un état d'activité vitale telle que l'on ne peut pas un seul instant soutenir l'hypothèse qu'ils soient arrivés à ce niveau pour y trouver la mort. Ainsi qu'il a été démontré par un grand nombre d'auteurs, des leucocytes sains et vigoureux peuvent pénétrer dans tous les tissus et à tous les niveaux, s'y multiplier, englober des substances nocives, des débris cellulaires, de la graisse et autres produits de la digestion, des bactéries mortes ou vivantes, etc., puis retourner dans les voies sanguines. Il nous est avis que dans le cas actuel, contrairement à l'idée émise par VAN REES, les leucocytes dont il s'agit ne trouveront pas la mort dans les épithéliums. A certains niveaux, les leucocytes en division étaient excessivement nombreux, tandis qu'à d'autres, on ne les rencontrait qu'isolés ou réunis par petits groupes. Pour ce qui regarde les leucocytes de la troisième espèce, nous dirons que l'on peut reconnaître une dégénérescence caractéristique par chromatolyse : des boules homogènes et très peu colorables, prenant naissance dans leur intérieur et servant de substratum à des granulations chromatiques compactes, sans structure aucune, provenant du fractionnement du noyau. Il est probable que le large « Hof » vu par VAN REES autour des granulations chromatiques correspond à la boule homogène de nos préparations et que l'on retrouve toujours dans le cas d'une destruction par chromatolyse. Nous renvoyons, au surplus, pour l'historique complet de la question relative à la pénétration des leucocytes dans les épithéliums, à notre travail de 1895

(16, pp. 45 et suivantes). Quant au sort qui les attend, je me range sans réserve à l'opinion de VAN REES : de même que les autres *résidus* tissulaires, ils seront utilisés par les organes en évolution au sein desquels ils ont trouvé la mort. Les boules chromatiques et leur substratum subissent une sorte de dissolution progressive qui se fait surtout reconnaître parce que leurs dimensions diminuent : ils se fragmentent encore davantage et leur colorabilité va s'affaiblissant.

D'une façon générale donc, les produits de la destruction histolytique servent tous indistinctement de matériaux nutritifs aux organes imaginaires qui commencent leur développement, chacun séparément et indépendamment, à des moments divers de l'évolution organique.

DÉVELOPPEMENT DES ORGANES GÉNITAUX.

Le principe du développement postembryonnaire des Insectes peut donc se résumer comme suit : *Des organes nouveaux restés à l'état d'ébauche embryonnaire se développent en utilisant les matériaux nutritifs résultant de la destruction d'organes préexistants dont le fonctionnement a cessé et dont l'activité vitale est épuisée.*

Pendant la première et aussi la plus grande partie de l'existence, le fonctionnement des organes tend surtout à la *conservation de l'individu* ; l'organisme accumule pendant cette période active les matériaux nécessaires et préparatoires à la seconde, qui a pour but la *conservation de l'espèce* : les organes dont la mission spéciale est de réaliser ce dernier, se forment en dernier lieu, et quand ils ont atteint leur développement complet et leur maturité, on peut considérer l'animal comme étant parvenu à la deuxième étape de son existence. Pendant cette dernière période, toute l'activité vitale semble se concentrer en vue de ce but suprême. Nous aurons l'occasion plus tard de revenir sur ce sujet dans nos conclusions ; mais disons dès à présent que, à notre sentiment, les métamorphoses des Insectes, qu'elles soient complètes ou incomplètes, durent toute la vie, et la dernière phase, la formation et l'achèvement des organes génitaux, débute relativement tôt

et dure elle-même une grande partie du temps embryonnaire. L'ovaire, comme tous les autres organes de l'*Imago*, a existé pendant un temps plus ou moins long à l'état d'ébauche embryonnaire et commence son développement à un moment donné, puisant dans les résidus d'organes disparus une grande partie des matériaux nécessaires à son évolution. Nous avons déjà vu autre part que, chez *Tenebrio molitor*, les phagocytes chargés de sarcoytes qu'ils ont digérés et transformés en graisse dans leur intérieur, vont pénétrer dans le testicule pour y déverser leurs houles adipeuses. Celles-ci se fragmentent et sont utilisées par les éléments de la spermatogenèse. De même, chez *Aeschna grandis*, chez *Forficula auricularia* et chez *Periplaneta orientalis*, les syncytia du corps adipeux perdent leur graisse qui finit par disparaître presque complètement au profit des organes génitaux femelles. Ce phénomène est donc, en tous points, identique à celui exposé d'une manière générale dans le chapitre relatif à la destinée des divers produits de la destruction des organes larvaires. Il nous a été donné de nous rendre compte de ce fait plus spécialement chez *Dytiscus*, *Carabus*, *Hydrophilus*, *Telephorus*, *Bombyx*, *Aeschna*, *Forficula*, *Periplaneta*, *Notonecta*, *Nepa* : la graisse passe, à la suite d'une émulsion poussée très loin, dans les cellules épithéliales des follicules ovariens qui la cèdent plus tard aux ovules. Dans nos préparations de *Bombyx* femelle à l'état d'insecte parfait, on peut se convaincre que le corps adipeux est totalement épuisé ; il n'a plus guère de raison d'être : les organes génitaux qui achèvent l'organisation de l'animal étant complètement formés, la ponte ne devait pas tarder à se produire.

Mais là ne se borne pas la nutrition des organes génitaux en général et de l'ovule en particulier : celui-ci, à l'état de complet développement (stade de maturité), constitue une cellule douée de propriétés spéciales et renfermant en dépôt une grande quantité de substances nutritives qui serviront plus tard à la formation et à l'entretien des premières cellules embryonnaires auxquelles il donnera naissance ; il est, de plus, constituant d'un organe de l'insecte parfait et comme tel il s'achève tardivement et aux dépens de tissus primitivement existants qui jouent ainsi un rôle larvaire. On peut, d'une façon générale, distinguer deux espèces d'ovaires chez les

Insectes : ceux qui renferment des *cellules vitellines* et ceux qui n'en ont pas. Parmi les premiers, on peut encore établir une distinction selon que ces cellules se trouvent toutes groupées dans une chambre spéciale ou accompagnent par série les ovules dans leur trajet vers l'oviducte. Dans les ovaires dépourvus de cellules nutritives, les ovules se suivent dans les tubes ovariens et reçoivent les éléments nécessaires à leur accroissement exclusivement de l'épithélium pariétal. Nous aurons l'occasion de revenir, quelques lignes plus bas, sur ces modes de nutrition de l'ovule.

Le phénomène de la nutrition de l'ovule de Dytique a fait, de notre part, l'objet d'une étude approfondie. L'ovariule de cet insecte a atteint le degré le plus compliqué et le plus complet. On y distingue successivement : 1° le ligament suspenseur (Endfaden); 2° le germigène ou chambre terminale (Endkammer); 3° le tube ovigère constitué par la série des follicules où se trouvent les œufs en chapelet, séparés entre eux par les cellules nutritives; puis vient 4° la portion réticulée de l'ovariule qui conduit dans l'oviducte. Nous n'insisterons pas sur la signification anatomique et physiologique du ligament suspenseur : c'est la terminaison proximale du tube ovarien qui débute d'une façon aveugle et se continue par transition lente avec la chambre terminale.

La signification de celle-ci a été examinée dans un très grand nombre de travaux et l'interprétation qu'on a donnée aux phénomènes morphologiques et physiologiques qui s'y passent, varie considérablement. LUBBOCK, en 1859, a dit des éléments qui la remplissent que, à un moment donné de leur développement, on ne peut distinguer quelles sont les cellules destinées à devenir nutritives de celles qui deviendront génitales. STEIN, en 1847, avait déjà admis cette interprétation. Il serait trop long de donner ici l'historique complet de tout ce qui a été dit depuis les premiers travaux publiés sur ce sujet : il suffira, pour se mettre au courant de la matière, de consulter le travail de KORSCHULT (1886). Il nous faut cependant nous arrêter quelque peu aux trois travaux que L. WILL a publiés de 1884 à 1886. Dans la chambre terminale, les cellules indifférentes, que l'auteur appelle *ooblastes*, sont constituées de grands noyaux, les limites cellulaires ne

peuvent se poursuivre dans la substance fondamentale; les noyaux sont composés de chromatine homogène. Ces ooblastes s'entourent de protoplasme et produisent par bourgeonnement des amas de chromatine qui constitueront les noyaux des cellules nutritives et des cellules épithéliales. Ce qui reste de ces ooblastes devient la vésicule germinative, tandis que la chromatine encore disponible se transforme en vitellus. Par continuation, le noyau des cellules nutritives donne aussi des amas de chromatine qui se transforment dans le protoplasma en noyaux de cellules épithéliales. SABATIER (57) a également étudié la morphologie de l'ovaire; il fait naître les cellules épithéliales et les cellules nutritives *par formation libre* au sein de l'ovule. Dans le travail de 1885, WILL (76) revient sur le sujet pour étayer encore les résultats de ses précédentes études. En 1886 paraît son mémoire sur l'œuf de *Colymbetes fuscus* (77); on y trouve quasi la confirmation de ses recherches faites antérieurement chez *Nepa* et *Notonecta*. Le noyau de l'œuf, d'après ce travail, produirait par bourgeonnement les noyaux des cellules nutritives, qu'il nomme des cellules épithéliales géantes (Riesenepithelzellen), et qui, non séparées par des cellules épithéliales, constituent avec l'œuf ce qu'il appelle une « mehrzellige Eianlage »; de plus petits bourgeons nucléaires formeraient les noyaux des cellules épithéliales folliculaires. Les figures 3 à 19 de la planche I du travail de 1886 sont suggestives à cet égard, mais elles ont été exécutées à un trop faible grossissement, qui n'a pas permis à leur auteur de fournir l'interprétation exacte. KORSCHOLT (29) attribue à des phénomènes de dégénérescence les images obtenues par WILL et interprétées par lui comme correspondant à la formation de cellules épithéliales aux dépens des ooblastes; il ne s'est pas attardé davantage à combattre les vues de WILL. STUHLMAX (61) conteste également l'origine attribuée par cet auteur aux cellules épithéliales, et SCHNEIDER (60), à son tour, attaque énergiquement les idées exposées dans le travail de 1885. Il en est de même de BLOCHMAX (10), qui voit bien bourgeonner le noyau des cellules de la chambre terminale et donner lieu à de petits noyaux; mais comme il en a vu encore se produire dans l'ovule après la formation du chorion, il dit que l'on ne peut pas admettre que ce sont là des noyaux de cellules épithéliales, mais des produits destinés à disparaître.

Dans notre examen du germigène de Dytique, entrepris avec tous les soins possibles, nous avons eu l'occasion de rencontrer les figures décrites par WILL chez *Colymbetes*, dont le tube ovarien a une structure identique à celle du même organe du Dytique. Il nous a été facile de vérifier les résultats obtenus par KORSCHULT relativement aux modifications successives subies par les cellules destinées à se transformer en ovules; mais, à côté de ces détails, il s'en est montré d'autres qui nous ont tout particulièrement intéressé. Quelques cellules du germigène subissent la transformation histolytique caractérisée par l'apparition, dans le protoplasme, de sphères à structure compacte, servant de support à des fragments chromatophiles plus ou moins nombreux. Les limites de ces cellules ainsi transformées ont disparu et les produits de la dégénérescence se répandent dans la cavité de la chambre, entre les autres qui ont conservé leur aspect général. Ces produits, serrés entre les cellules qui occupent la chambre terminale, pénètrent ou arrivent jusque dans celles que l'on reconnaît déjà comme étant les futurs éléments ovulaires et vont y contribuer à leur accroissement : il s'agit d'une dégénérescence spontanée, débutant et s'achevant sans l'intervention de cellules sanguines, et d'une disparition subséquente par englobement de la part de la cellule-œuf, qui joue ainsi le rôle de phagocyte. Les boules du protoplasme nées dans les cellules nutritives correspondent donc aux produits des ooblastes (WILL) et leur partie chromatique est le noyau né, d'après cet auteur, par bourgeonnement de ces mêmes ooblastes ¹. Non seulement des cellules nutritives peuvent, en dégénérant, donner lieu à des substances d'accroissement pour l'ovule, mais l'épithélium aussi peut sécréter de ces boules, et la figure 5 de la planche III le prouve surabondamment. Il est de fait qu'il règne dans la chambre terminale une activité physiologique considérable : elle se manifeste, dans des coupes bien

¹ Des sorties de parties chromatiques ont été signalées par ROULE (87) chez les Phallusiadées, par BALBIANI (2) chez les Myriapodes, par FOL (17) chez les Ascidien, par BLOCHMANN (10) chez les Fourmis, par LEYDIG (37) chez divers Arthropodes, par WEISMANN et ISCHIKAWA (82) chez *Daphnia*, par LAMEERE (80) chez *Camponotus ligniperda* et par VAN BAMBEKE (78) chez *Scorpaena scrofa*. Nous avons déjà cité à ce sujet les travaux de STUHLMANN, de SCHNEIDER et de KORSCHULT.

faites, par l'apparition de figures karyokinétiques nombreuses de tous les stades et par les indices certains d'une sécrétion épithéliale énergique qui, de même que la dégénérescence de certaines cellules nutritives, se fait au profit des cellules ovulaires. Dans la partie inférieure de cette chambre, on distingue les cellules destinées à devenir génitales de celles qui garderont leur caractère nutritif; KORSCHULT a fourni à cet égard des détails d'une grande précision et il est vraiment étonnant qu'il n'ait point constaté des figures de division indirecte.

Dans un important travail paru en 1889, KORSCHULT a étudié dans tous les détails la morphologie et la physiologie du noyau cellulaire de l'ovule et des cellules nutritives dans l'ovaire de Dytique. C'est ainsi qu'il a démontré que les cellules nutritives sécrètent au profit de l'ovule assez longtemps durant son trajet dans la gaine ovarique, des granulations qui noircissent par l'acide osmique (l'auteur ne les regarde pas comme de nature grasseuse, car elles se colorent aussi par le bleu de Lyon), et que, d'un côté, le noyau de ces cellules nutritives intervient tout au moins indirectement dans cette sécrétion, tandis que, d'autre part, la vésicule germinative exerce une attraction sur les produits de cette sécrétion. Il est facile de constater qu'il en est ainsi et l'on reconnaît parfaitement des traînées de granulations sécrétées par les cellules nutritives se dirigeant vers la vésicule germinative et s'accumulant autour d'elle. Pendant ce temps, à n'en pas douter, celle-ci émet des prolongements qui lui font reconnaître des propriétés amiboïdes, telles qu'en ont décrites BALBIANI (1), en 1863, et E. VAN BENEDEN (62), en 1880 ¹. L'auteur ne s'occupe pas spécialement de la question de savoir ce que deviennent les cellules nutritives après avoir épuisé leurs fonctions sécrétoires; l'idée généralement admise est qu'elles sont absorbées par l'ovule. Il nous faut encore revenir à ce sujet sur les travaux de WILL; d'après lui, la vésicule germinative qui a déjà fourni, par bourgeonnement, les noyaux

¹ Pendant la correction des épreuves du présent travail paraît la communication faite par le professeur VAN BAMBEKE au Congrès des sciences anatomiques tenu à Gand (79). L'auteur y décrit et figure des « irrégularités du contour nucléaire » qu'il interprète... « comme étant l'expression de mouvements amiboïdes du noyau » (oocyte de *Pholeus phalangioïdes*).

des cellules nutritives et des cellules épithéliales, continue encore à bourgeonner pour produire du vitellus; il décrit ce dernier phénomène comme se passant chez le Dytique. Les cellules nutritives, de leur côté, ne fournissent point à l'œuf : elles sont probablement, dit-il, avec les cellules épithéliales, les homologues de la « zur Bildung der männlichen Geschlechtsstoffe hinführenden Formation » et semblent indiquer que l'œuf primordial a été hermaphrodite. Il nie également pour les cellules épithéliales folliculaires la propriété d'élaborer au profit du vitellus; dans ce travail, il ne revient plus sur la destinée des noyaux des cellules nutritives une fois entrés dans le vitellus : à cette époque, il avait déjà admis ailleurs que ces noyaux en sortent pour aller constituer des cellules épithéliales.

Les cellules nutritives de l'ovaire de Dytique sont destinées à passer dans le vitellus de l'ovule : nos préparations nous ont fourni l'occasion de poursuivre tous les détails de ce phénomène. A ce moment ¹, les cellules ont conservé l'aspect caractéristique qui les fait reconnaître depuis leur lieu d'origine, la chambre terminale; elles ont simplement acquis des dimensions graduellement plus considérables au fur et à mesure qu'elles ont avancé dans l'ovariule. Les cellules épithéliales qui les séparent, subissent bientôt des altérations : les minces membranes qu'elles constituent encore cèdent à la pression qu'elles subissent et il n'est pas rare de voir que des éléments nutritifs voisins se fusionnent. D'autres fois, à l'endroit où la chambre vitelline se continue avec le follicule ovarique, on voit, d'après les cas, une ou plusieurs cellules s'écoulant dans l'œuf. A ce moment, on ne distingue plus de séparation nette entre celui-ci et les éléments qui viennent le grossir; seuls, les noyaux ayant gardé leur aspect, leur forme et leur structure, indiquent encore le nombre de cellules pénétrant ou ayant pénétré, car, pendant longtemps encore, ils conservent leur intégrité parfaite. Il peut se faire parfois que la cellule nutritive, avant d'aller joindre son cytoplasme au vitellus ovulaire, déverse dans ce dernier son noyau qui, s'écoulant comme une masse semi-liquide, passe dans le vitellus sans subir aucune altération (pl. III, fig. 1 et 4). Il nous est arrivé de voir que, dans

¹ La chose est connue et admise depuis longtemps déjà (STEIN, WAGNER, LUBBOCK, etc.).

certain cas, cet écoulement s'accompagnait d'une désagrégation poussée très loin; il en résultait une coulée de nucléine fragmentée, se maintenant entière, parfaitement reconnaissable par les réactifs et ne contractant aucune fusion avec le vitellus ambiant.

Avant leur pénétration dans l'ovule, les noyaux peuvent parfois se fusionner; la figure 2 de la planche III est très démonstrative à cet égard: quatre cellules nutritives voisines, par suite de leur accroissement considérable, ont déchiré la mince membrane épithéliale qui les sépare, et à la hauteur de ces solutions de continuité, on voit nettement que les noyaux ouverts eux-mêmes laissent échapper leur chromatine qui se divise en des granulations très fines, mais sans se mélanger au cytoplasme. Dans cet état de division même, on voit que les constituants du noyau conservent leur identité pleine et entière. C'est probablement aussi sous forme de coulée chromatique que nous aurions pu retrouver ces noyaux, si le hasard des recherches nous avait fait fixer l'ovaire quelque temps plus tard.

Le cytoplasme nutritif, au contraire, ainsi qu'il a déjà été dit, arrivant dans le vitellus, se confond absolument avec celui-ci et il est rare que les réactifs le fassent encore apparaître quand il a quitté la logette nutritive.

KORSCHULT (30) a dit que, pendant que les cellules nutritives déversent vers l'ovule leurs produits de sécrétion, la vésicule germinative se porte à leur rencontre et modifie complètement son aspect. A notre tour, nous constatons de plus qu'elle se porte *vers les noyaux* des cellules nutritives, à leur entrée; dans ce transport, elle modifie sa forme, se creuse et émet des prolongements.

Il a déjà été rappelé plus haut que des mouvements amiboïdes du noyau cellulaire ont été décrits depuis longtemps par les auteurs; l'interprétation qu'on a donnée du phénomène varie considérablement: KORSCHULT, qui a pu les étudier *in vivo*, y voit une augmentation d'activité du noyau, et comme ils se montrent avec une grande évidence lors de l'entrée dans le vitellus de substances sécrétées par les cellules nutritives, il est d'avis qu'il faut les interpréter comme un signe que le noyau prend part à l'assimilation de ces substances ou qu'il exerce une influence considérable sur l'activité absorbatrice de l'œuf. Ce qui nous a particulièrement intéressé,

c'est l'entrée du noyau des cellules vitellines dans l'ovule et le sort qui lui est réservé. Il a été dit qu'il conserve son intégrité complète (s'il se déagrége, sa chromatine reste toujours parfaitement reconnaissable) et qu'il entre dans l'ovule, soit avant, soit après son cytoplasme, quelquefois aussi en même temps que lui. Le vitellus émet des prolongements très épais, — grossiers lobopodes, — qui se portent dans la direction de la chambre nutritive, et englobe les cellules à la façon d'une amibe : il se conduit ici en véritable phagocyte. Le noyau, de son côté, peut parfois aussi se porter à la rencontre des éléments nutritifs et, dans ce cas, affecter un aspect polymorphe (fig. 3, pl. III). Ces mouvements de la vésicule germinative observés dans nos préparations doivent s'interpréter comme étant de nature amiboïde et destinés à englober l'élément nucléaire qui, dans ce cas, est attiré tout entier dans une excavation où se passeront subséquemment les phénomènes caractéristiques de l'absorption.

Il est un fait qui frappe, quand on observe dans sa totalité un tube ovarique de *Dytiscus* : à une certaine distance de la chambre terminale, on constate que la chromatine est quasi absente dans les vésicules germinatives et que cette particularité se maintient inaltérée jusqu'au niveau où les cellules nutritives, ayant atteint leur épuisement fonctionnel, cessent de sécréter et passent dans l'ovule ¹. A ce moment même, tant qu'un noyau ne soit descendu jusque dans l'œuf, on constate cette pauvreté en chromatine dans la vésicule. Plus loin, au contraire, elle augmente et devient même abondante ; entre ces deux niveaux s'est faite une absorption de noyaux dont la chromatine est allée enrichir la vésicule. La figure 3 de la planche III montre d'une façon évidente que le noyau de la cellule vitelline, encore entier dans la plus grande partie de son étendue, a perdu sa membrane en un point de sa surface tournée vers la vésicule et déverse ses granulations dans celle-ci, qui l'embrasse dans une large excavation ; elle-même est très pauvre en nucléine. Notre figure 4 de la planche III est plus démonstrative encore pour l'idée que nous développons en ce moment. La vésicule germi-

¹ La diminution de la chromatine a été longuement étudiée dans le travail de STUELMANN (61).

native, en effet, déjà très riche en matière chromatique, a pris une forme toute spéciale qui indique qu'elle travaille activement à englober un noyau, un autre se trouvant déjà être entouré de toutes parts. Le vitellus est creusé d'une trainée claire qui conduit vers la chambre nutritive, indiquant d'une façon incontestable le trajet parcouru par les noyaux dans leur descente vers la vésicule; à la limite de la chambre nutritive, on voit encore deux noyaux s'écoulant dans l'ovule et il est facile de prévoir qu'eux aussi sont engagés dans la même direction. Il n'y a, au contraire, rien qui puisse faire reconnaître le cytoplasma des cellules nutritives écoulées dans le vitellus : il y a fusion complète.

Il résulte de ces détails que vitellus et vésicule se nourrissent tous les deux et *séparément* du contenu de la chambre nutritive; l'un et l'autre s'emparent d'éléments à fonction physiologique terminée, c'est-à-dire que leur développement et leur accroissement se feront par un même mode physiologique que pour les autres tissus embryonnaires. On pourrait dire, à la rigueur, que les cellules nutritives reprennent, dans cette phase, leur rôle génital, puisqu'elles vont augmenter les constituants de l'ovule qui se développent aux dépens de leurs parties similaires et qu'elles contribuent ainsi à l'édification de la cellule sexuelle.

Il n'est pas fréquent de voir, aussi distinctement que nous venons de le décrire, la vésicule s'enrichir du contenu nucléaire de la chambre nutritive : nous-même, nous ne l'avons observé d'une façon frappante que sept fois chez le Dytique et une fois dans l'ovaire de Carabe; le plus souvent, on constate que les noyaux descendant dans l'ovule en plus ou moins grand nombre, s'y maintiennent longtemps dans leur état normal (fig. 4, pl. III). Dans ce dernier cas, ils s'épuisent lentement, et la chromatine, diffusant dans le vitellus, pénètre probablement à l'état de division extrême dans la vésicule. Tout semble du moins imposer une pareille manière de voir, et particulièrement le fait, déjà signalé pour le noyau des cellules vitellines, que la chromatine peut s'écouler du noyau sous la forme d'un courant finement granuleux, se produisant dans la direction de la vésicule.

KORSCHOLT décrit et figure une zone claire autour de la vésicule dans laquelle celle-ci envoie des prolongements et acquiert cet aspect amiboïde

caractéristique; l'auteur la compare à la « *Mantelschicht* » de LEYDIG. Nous ne l'interprétons pas comme une couche vitelline, mais comme le résultat de l'accumulation de la chromatine venue des noyaux des cellules nutritives : elle se colore, en effet, d'une façon intense par les réactifs ordinaires de la nucléine. Avant que ne débute la descente des cellules vitellines dans la logette ovulaire, on ne constate pas trace de cette couche (fig. 3, pl. III); elle s'ébauche, au contraire, pour s'accroître par la suite, après que les premiers noyaux nutritifs sont descendus de la chambre nutritive (fig. 4 et 4, pl. III). BRASS, dans ses études sur les *Amibes* et les *Infusoires* (14), dit que la chromatine qui, d'après lui, n'est pas une partie vivante et active du noyau, doit être considérée comme un produit de l'assimilation de substances nutritives. Dans le cas de l'ovule de *Dytiscus*, nous sommes d'avis, au contraire, que si une partie de la chromatine de la vésicule germinative est d'origine nutritive, elle possédait déjà le caractère chromatique avant son entrée et qu'elle ne fait qu'en augmenter la quantité préexistante. Chez *Carabus* aussi, il nous est arrivé de revoir cette couche chromatique; de même que chez *Dytiscus*, elle avait une surface externe nette et parfaitement sphérique, et il en était ainsi encore du côté interne, contrairement à celle de *Dytiscus*, qui présentait des boursofflures rappelant absolument les figures 33 et 37 à 39 de KORSCHULT. KRASSILTSCHNIK, qui a fait des observations *in vivo* sur l'ovaire d'*Aspidiotus* (34), décrit un phénomène qui se rapproche de celui que nous venons de signaler : il a vu que les cellules nutritives déversent leur chromatine dans l'ovule où se trouvait irrégulièrement répandue, sous forme de peloton, celle de la vésicule germinative. Dans un second travail, cet auteur signale le fait que chez *Phylloxera* et chez les *Aphides*, le noyau de la cellule nutritive, auquel aboutit le pédicule d'un ovule situé dans une chambre folliculaire, se gonfle considérablement : il y voit le prélude de l'émigration nucléaire. Dans les deux travaux, il nie que le cytoplasme nutritif intervienne en quoi que ce soit dans l'accroissement de l'ovule. Signalons encore en passant l'opinion de WILL, d'après laquelle des noyaux des cellules nutritives, une fois descendus dans le vitellus, s'y accroissent et sortent finalement en partie pour former les noyaux des cellules épithéliales : le vitellus, d'après cet

auteur, naîtrait uniquement de la chromatine de la vésicule et des noyaux nutritifs.

Le phénomène de l'englobement d'un noyau par un autre (vésicule germinative) n'a jamais été signalé, à notre connaissance du moins : c'est un cas de *caryophagie*, et le noyau lui-même mériterait le nom de phagocyte, ou mieux celui de *phagocaryon*. L'ovule est un phagocyte au second degré, attendu que ses deux parties constituantes englobent, chacune pour sa part, un élément à l'état solide ou du moins semi-liquide.

A. BRANDT (12) est d'avis que les cellules nutritives fournissent à l'ovule des particules qui se détachent de leur surface : dans aucun cas, nous n'avons pu réussir à retrouver ce détail et dans toutes nos préparations ces éléments se déversaient dans leur totalité dans l'ovule, à moins d'admettre que les particules signalées par cet auteur ne correspondent aux granulations sécrétées dans la chambre nutritive. Nos résultats diffèrent sous d'autres rapports encore de ceux obtenus par le professeur BRANDT. BALFOUR (3) dit textuellement à la page 44 : « Après avoir atteint un maximum, elles » s'atrophient graduellement et enfin sont absorbées sans se fusionner en » apparence directement avec l'œuf... On ne sait pas encore bien si les » cellules vitellines élaborent les particules du vitellus ou transmettent le » nutriment à l'œuf. » D'après KORSCHULT (30), l'accroissement de la vésicule se fait aux dépens de substances liquides; il fait remarquer que, par cet apport, le noyau ovulaire augmente de volume dans le cours de son évolution et il ajoute avec raison que les dimensions diminuent au contraire vers la période de la maturation. WILL aussi signale ce détail; mais c'est surtout STUHLMANX qui en a fait une étude approfondie (61). Il n'est pas impossible qu'entre les nombreux matériaux apportés, la vésicule ait fait un choix et se soit débarrassée (par une expulsion ultérieure) des moins favorables. Il ne nous est cependant pas arrivé de pouvoir assister à cette expulsion élective et nous n'avancions l'idée que comme simple hypothèse; ajoutons encore qu'en effet, vers l'époque de la maturité, l'ovule montre une affinité plus grande pour les matières colorantes nucléaires, ce qui semblerait indiquer que les substances chromatiques se sont condensées. Il y aurait peut-être lieu de rapprocher de cette hypothèse les résultats obtenus

en 1886 par BLOCHMANN (11) : il a vu la vésicule germinative de la *Fourmi* et de la *Guêpe* émettre des bourgeons qui se détachent et se répandent dans le vitellus pour y disparaître.

L'épithélium, comme il a déjà été dit, forme dans l'ovaire de *Dytique* des chambrettes nutritives et folliculaire qui accompagnent l'œuf et les cellules vitellines dans leur marche vers les canaux excréteurs. Dans le germigène déjà, il peut sécréter des boules aux dépens desquelles l'ovule augmente ses dimensions. En 1885, BRANDT (12), rappelant qu'il a signalé le fait de l'intervention de l'épithélium dans l'accroissement ovulaire par la production de boules, réclame la priorité de cette découverte. Aujourd'hui la chose est généralement admise, malgré les travaux de WILL, qui conduisent à d'autres conclusions.

Il est cependant certains points de détail que l'on n'a pas décrits et au sujet desquels nous communiquerons ici nos résultats. L'ovaire du *Dytique*, et tel est le cas pour la plupart des Insectes, puise dans le corps adipeux, au sein duquel il se trouve plongé, des éléments nutritifs ; ceux-ci sont tout d'abord repris par l'épithélium, qui les passe ensuite à l'ovule : les liqueurs à l'osmium les font apparaître avec évidence. La chose est surtout frappante dans nos préparations de *Periplaneta*, d'*Æschna*, d'*Hydrophilus*, de *Carabus* et de *Dytiscus* : nous avons moins bien réussi sous ce rapport dans nos coupes sériees d'autres Insectes, mais il n'est pas impossible que le phénomène ne soit pas ininterrompu et que, dans ces conditions, il échappe parfois à l'examen. En dehors de cette particularité physiologique, l'épithélium témoigne encore d'une activité sécrétoire qui augmente au fur et à mesure que son ovule se rapproche de l'oviducte. Cette activité se manifeste par l'apparition dans son protoplasma de boules plus ou moins grandes, fixant ou non les matières colorantes, qui passent dans la chambre ovulaire et vont rejoindre l'ovule ; elle atteint son apogée très peu de temps avant la formation de la membrane vitelline : à ce moment, tous les éléments épithéliaux sont gorgés de ces productions sphériques et il n'est pas rare de constater que certains d'entre eux, épuisant leur pouvoir fonctionnel, projettent tout leur protoplasma transformé dans l'ovule et jouent ainsi le rôle de cellules glandulaires *olocrines* (RANVIER). L'épithélium folliculaire termine son rôle

physiologique par la production du chorion, qui formera pour l'ovule une protection temporaire.

L'ovule, prêt à tomber dans l'oviducte, a atteint le terme de son évolution : il fait partie constituante de l'organisme parfait et, à l'instar de tous les organes imaginaires, il a acquis son complet développement, grâce en partie aux matériaux lui fournis par des cellules qui se sont désagrégées et revêtent ainsi un caractère larvaire. Nos recherches sur l'ovaire du *Carabe* et du *Ver à soie* concordent dans leurs résultats généraux avec ceux obtenus chez le *Dytique*. Les préparations que nous ont fournies l'ovaire de l'*Hydrophile* et celui du *Téléphore* ont donné, de leur côté, confirmation pleine et entière en ce qui concerne l'activité épithéliale.

Après la formation du *chorion*, l'épithélium folliculaire se désagrége complètement chez tous les Insectes et fournit des matériaux précieux pour l'étude de l'histolyse typique. Nous ne nous y arrêterons pas davantage et renvoyons le lecteur à notre figure 4, planche V, qui représente un bouchon histolytique en forme de cône suspendu à l'entrée de l'oviducte ; les parois épithéliales montrent une continuité ininterrompue et une transition avec ce conglomerat dans la constitution duquel entrent quelques cellules non encore complètement désagrégées. Nous n'examinerons pas la question de savoir si l'ovule arrivé dans l'oviducte se nourrit encore dans ce milieu essentiellement nutritif formé par la matière histolytique accumulée tout autour de lui ; si cela était, il n'y aurait là qu'une phase de sa nutrition et de son évolution générales.

L'ovule s'est nourri, depuis son origine et pendant tout son trajet à travers la glande femelle, de substances lui fournies par les cellules épithéliales (qui elles-mêmes puisent aux réserves amassées dans le corps adipeux, édifié à son tour en grande partie aux dépens de tissus dégénérés et détruits) et par les cellules nutritives (quand elles existent), c'est-à-dire qu'il a accumulé dans son intérieur et *par phagocytose* des substances de réserve en grandes quantités, destinées aux cellules blastodermiques qui naîtront plus tard de lui. HENKING, en effet, étudiant les premiers stades de développement des Hyménoptères, a constaté que les cellules ectodermiques absorbent des

granulations vitellines, et TICHOMIROFF a pu se convaincre du même phénomène sur les sphères de segmentation de *Calandra granaria*. Dès les premiers stades donc du développement, des phénomènes de phagocytose apparaissent déjà; ils procurent aux jeunes cellules les matériaux nécessaires à leur entretien et à leur multiplication, tandis qu'elles-mêmes édifieront des tissus larvaires destinés à leur tour à disparaître et à nourrir par voie phagocytaire les organes de l'Insecte parfait et entre autres les organes génitaux. *Tout le cycle évolutif de l'Insecte est donc basé sur le principe de la phagocytose qui peut revêtir les diverses formes exposées plus haut.*

CONSIDÉRATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES.

Les disques imaginaux des Insectes sont des groupes de cellules embryonnaires ou des cellules embryonnaires isolées dont la prolifération s'arrête de très bonne heure, tandis que leurs voisines continuent leur évolution et édifient des organes. Ceux-ci, après une existence plus ou moins longue, dégénèrent lorsque leur activité physiologique a cessé. Depuis ce moment, les disques imaginaux reprennent leur multiplication, puisant des éléments nutritifs entre autres dans les restes de l'organe larvaire en voie d'atrophie. Telle est la marche générale, reçue en embryologie, du développement organique chez les Insectes à métamorphoses complètes.

On admet d'ordinaire que les organes génitaux ne passent pas par ce stade temporaire ou larvaire et qu'ils évoluent progressivement.

Dans les ovaires *les plus développés*, on trouve à l'état adulte, vers l'extrémité proximale des tubes, une chambre, le *germigène*, dans laquelle se rencontrent des cellules non différenciées¹; c'est un tissu *embryonnaire* d'origine mésodermique, dont une partie se transformera en éléments épithéliaux entourant complètement les autres et leur servant de gaine

¹ D'après les recherches de HEYMONS (23), les cellules destinées à former l'épithélium se distinguent dès l'origine des autres, qu'il nomme « génitales » et qui, dans son esprit, donneront, selon les Insectes, ou bien simplement des ovules, ou bien des ovules et des cellules nutritives.

protectrice en même temps que de glande nourricière; une seconde partie donne lieu aux cellules *nutritives* (cellules vitellines), sorte d'œufs abortifs, dont la mission *acquise* est de sécréter des matériaux nutritifs et de se détruire plus tard au profit de celles de la troisième catégorie. Quelques-unes de ces cellules vitellines dégénèrent déjà, à peine formées, dans le germigène et passent à cet état dans les ovules; d'autres sécrètent plus loin dans le tube ovarique des substances nutritives et finissent, une fois leur pouvoir sécrétoire épuisé, par se désagréger complètement. Les cellules nutritives, de même que les cellules épithéliales, ont une fonction spéciale à remplir : celle-ci a atteint son but quand l'œuf est complètement développé; mais vers cette époque elles ont cessé leur fonctionnement et, comme toujours dans ce cas, elles dégénèrent, leurs produits de désagrégation étant destinés à l'accroissement de l'ovule. Les unes et les autres contribuent donc pour une part à l'édification de la cellule sexuelle, l'ovule, qui constitue l'élément génital définitif. Enfin, une troisième partie des éléments du tissu indifférent, les futurs ovules eux-mêmes, se développent sans subir ni altération ni perte, et aux dépens des deux autres espèces. Il y a donc ici, comme dans le cas d'organes larvaires (cellules hypodermiques larvaires, par exemple), une destruction *sans phagocytose préalable*, en vue de l'édification d'organes définitifs (organes imaginaires), les cellules génitales femelles (les ovules).

Physiologiquement parlant, toutes les cellules ovariques sont donc, à *des degrés différents*, des cellules génitales; quelques-unes toutefois, à l'instar d'organes larvaires, précèdent les autres dans leur évolution, sans atteindre le but définitif, réservé aux ovules seuls, et préparent à ceux-ci le terrain. La chose est surtout frappante dans le cas d'un ovaire tel que celui du Dytique, du Carabe et du Ver à soie, où les cellules nutritives et l'épithélium qui les enveloppe, accompagnent l'œuf depuis sa sortie du germigène et dans tout son trajet à travers le tube ovarique; mais l'examen de l'Hydrophile fait reconnaître les détails d'une disposition analogue dans son ovaire : il y a simplement cette différence que les cellules vitellines restent ici groupées dans la chambre germigène, où elles forment, en dégénérant et en fusionnant

leurs produits de destruction, un matériel nutritif qui a même signification que dans l'ovaire de Dytique. Les cas énumérés plus haut du Téléphore, etc., sont identiques et n'exigent pas que nous nous y arrêtions. Depuis le germigène déjà, l'épithélium, de son côté, travaille activement à l'accroissement de l'ovule : il puise dans le tissu adipeux des substances nutritives qu'il transmet à l'ovule, et, accompagnant celui-ci dans son trajet, tout autant que les cellules nutritives, lui sécrète une membrane d'enveloppe (chorion) et finit par se désagréger et se transformer complètement à son profit exclusif. Nous en avons décrit des exemples frappants pour le Dytique, l'Hydrophile et le Téléphore. Dans l'ovariule des Homoptères (Phytophthères), les ovules, poursuivant leur route vers les canaux vecteurs, restent en communication avec la chambre terminale par un canal spécial qui leur amène le produit de la dégénérescence des cellules nutritives. L'épithélium folliculaire, de même que dans les cas ci-dessus examinés, après avoir fonctionné quelque temps comme tissu glandulaire, dégénère à son tour au bénéfice de l'ovule chez les Rhynchotes-Hétéroptères (Hémiptères) (*Nepa*, *Notonecta*). Chez les Orthoptères (*Periplaneta*, *Forficula*, *Mecconema*, etc.) et chez les Pseudo-Névroptères (*Æschna*), les cellules nutritives manquent et l'accroissement de l'ovule se fait d'une part, comme toujours pour tous les organes en général, par l'apport venant du tissu adipeux : cet apport lui arrive par l'intermédiaire de la gaine épithéliale qui lui sécrète plus tard le chorion et contribuera par sa propre destruction finale à lui fournir une dernière réserve nutritive (fig. 4, pl. V). Le principe de la nutrition de l'ovule reste toujours le même : des éléments *de même origine blastodermique que l'œuf* (l'épithélium seul ou l'épithélium et les cellules vitellines) sécrètent des matériaux à son profit, pendant qu'ils sont encore en pleine activité physiologique, et quand, plus tard, ils dégénèrent à la suite de l'épuisement fonctionnel, il se développe à leurs dépens : le premier cas est uniquement plus simple, et le phénomène atteint alors un degré phylogénétique moins avancé.

Des cellules nutritives ont été signalées dans les ovaires de certains *Aptérygogènes* : GRASSI (83), il est vrai, ajoute que ces cellules de *Collembola* ne sont pas les homologues de celles des autres Insectes. Nous ne

nous sommes pas occupé spécialement de l'anatomie des Amétaboliens, parce que nous ne devons pas nous attendre à y rencontrer des phénomènes de phagocytose, objet principal de nos recherches; mais, désireux de voir si nos considérations phylogénétiques concernant l'évolution de l'ovaire allaient se vérifier pour ce groupe, nous avons demandé à M. le Dr Willem de pouvoir examiner ses excellentes coupes totales de *Smythurus* (Latr.). Nous avons eu la satisfaction d'y trouver une confirmation pleine et entière de nos idées : en effet, l'épithélium ovarique de cet Insecte sécrète en abondance des granulations vers lesquelles les ovules avancent des prolongements pseudopodiques pour se les incorporer; aucun élément de la glande femelle n'en impose pour une cellule vitelline. Nous ajouterons que, en comparant ces coupes aux figures du travail de SOMMER (84), nous n'hésitons pas à dire que ce que cet auteur a décrit comme *cellules nutritives* correspond aux *ovules* et qu'il a attribué une signification *ovulaire* aux éléments *épithéliaux*. Il nous est avis que les *Collembola*, comme les autres Aptérygotes, ont des ovaires *sans cellules nutritives* et qu'ils occupent sous ce rapport, comme sous tous les autres, un rang phylogénétique inférieur.

Au fur et à mesure que se complique le développement des Insectes dans la série, nous voyons que l'évolution de la glande femelle se complique de son côté : sous ce rapport donc, on peut dire que, phylogénétiquement, les Insectes à métamorphoses complètes sont les plus élevés dans l'échelle; or, chez eux aussi, le double processus de la destruction et de la néoformation des organes atteint un degré plus grand de complication. L'édification des glandes génitales femelles se compliquant dans le même sens, le raisonnement nous conduit à distinguer dans l'évolution de ces organes un *tissu larvaire* (les pseudo-ovules et les éléments épithéliaux, tous deux des cellules nourricières) et un *tissu imaginal* (les ovules). L'un et l'autre sont originaires d'une même ébauche embryonnaire mésodermique dont certaines cellules (les ovules) n'évoluent comme celles des disques imaginaires proprement dits qu'après l'existence précaire d'autres qui leur ont frayé la voie et préparé les conditions favorables de développement.

Dans cet ordre d'idées, par conséquent, les ovaires des Insectes, tout

autant que les autres organes, subissent *dans le temps* une série de transformations qui rentrent dans le mode général et peuvent être ramenées à la dégénérescence et à la néoformation tissulaires. Ces modifications, pour se produire parfois tardivement et ne se bornant pas à un stade postembryonnaire très court, n'en sont pas moins parallèles à celles connues dans les autres organes; c'est assez dire que, s'il n'y a pas lieu de proclamer une identité complète, nous croyons pouvoir établir tout au moins un parallélisme entre l'évolution des organes en général et de l'ovaire en particulier.

La disposition primitive de l'organisation de l'ovaire *avec cellules nutritives* (ovaire méroïstique [BRANDT, II']) se trouve réalisée dans l'organe femelle, où elles sont réunies dans une chambre spéciale, reliée (*Phytophthères*) ou non (quelques *Coléoptères*) aux follicules. Nées de l'ébauche génitale embryonnaire, elles constituent des cellules sexuelles n'arrivant pas au stade parfait : elles se développent aux dépens de matériaux leur apportés par l'épithélium ovarique, qui les puise lui-même au sang et au corps adipeux. Arrêtées dans leur évolution sans qu'elles aient pu atteindre le stade de cellules génitales parfaites, elles dégèrent et préparent la voie et les moyens d'existence à l'ovule qui s'empare de leurs résidus. (Tel est le cas pour l'ovaire des *Rhynchotes-Homoptères* et de quelques *Coléoptères*.) Chez les *Holométaboliens*, il y a, d'une façon générale, un pas en avant dans cette disposition : les cellules nutritives, qui doivent donc être considérées comme des éléments larvaires, d'après tout ce que nous en avons vu, accompagnent dans son trajet à travers le tube ovarique l'ovule qui, de même qu'un disque imaginal, se trouve au sein de tissus à fonctions vitales qui vont s'épuisant et qui sont destinés à dégénérer; il puisera dans ces détritiques larvaires des matériaux nécessaires à son développement. De même encore que les disques imaginaires proprement dits, il les utilisera pour son accroissement et ne les épuisera qu'au moment où s'achèvera son évolution; celle-ci se passant beaucoup plus tard et en dehors de l'organe où il est né (soit dans le corps de l'Insecte, dans les cas très rares de viviparité, soit, comme il arrive le plus souvent, au dehors), il *accumule* ces matériaux et les tient « en réserve » jusqu'au moment opportun. Dans le cas d'une chambre nutritive

unique, le principe est absolument le même et il n'y a qu'une différence de degré. Il y a lieu d'ajouter que, dans l'un comme dans l'autre cas, la sécrétion épithéliale collabore au résultat final : accroissement de l'ovule. Chez les Insectes à métamorphoses incomplètes, l'évolution de la glande femelle, de même que celle des autres organes, est moins compliquée, mais le principe en est le même que dans le cas d'Insectes holométaboles. Ici comme là, les organes primitifs se modifient dans le temps (destruction et néoformation), de façon à acquérir une disposition appropriée. Nous venons de voir que pour la structure de l'ovaire, le cas des Homoptères est identique à celui de quelques Coléoptères (*Hydrophile*, *Téléphore*). Quant aux autres Hémimétaboliens, de même que pour les Aptérygogènes, l'épithélium ovarien, après avoir sécrété des produits divers au profit de l'ovule, se désagrège et fournit ainsi encore une réserve nutritive au sein de laquelle l'œuf séjourne quelque temps. Il n'y a pas de cellules nutritives (ovaire panoïstique [BRANDT, II]).

Nous pouvons résumer ces idées dans le tableau suivant, qui établit d'une façon nette que la complication se dessine pour la glande femelle comme pour les autres organes dans un même ordre phylogénétique.

A. AMÉTABOLIE.

Les *Thysanoures* et *Collembola*, c'est-à-dire les *Aptérygogènes*, qui doivent être considérés comme les Insectes-souches (types ancestraux) : il n'existe ici aucune métamorphose; les glandes génitales, de même que les autres organes, ne passent pas par les stades de transformation progressive et ont conservé une disposition toute primitive : OVAIRE SANS CELLULES NUTRITIVES.

B. HÉMIMÉTABOLIE.

- a) Les *Archiptères*;
- b) Les *Orthoptères*;
- c) Les *Rhynchotes-hémiptères*.

Ces Hexapodes N'ONT POINT DE CELLULES NUTRITIVES dans l'ovaire et occupent un rang phylogénétique inférieur dans la classe des Insectes, et (c'est le cas pour les *Hémiptères*) dans l'ordre auquel ils appartiennent.

d) Les *Homoptères* ont une CHAMBRE SPÉCIALE DE CELLULES NUTRITIVES qui est reliée par un pédicule aux ovules en développement, lesquels sont situés plus bas dans le tube ovarique.

(Les Aphides qui sont *aptères* ne le sont que par *amétabolie acquise* (LANG) et manquent naturellement de métamorphoses en vue du développement des ailes; mais sous tous les autres rapports, ils ont un développement interne semblable à celui des autres Hémimétaboliens.)

C. HOLOMÉTABOLIE.

a) Quelques *Coléoptères* (*Hydrophile*, *Téléphore*) : TOUTES LES CELLULES NUTRITIVES SE TROUVENT ACCUMULÉES DANS LA CHAMBRE TERMINALE et se fusionnent au profit de l'ovule.

b) Les autres *Coléoptères*, les *Névroptères*, les *Hyménoptères*, les *Diptères*, les *Lépidoptères*. LES CELLULES NUTRITIVES OCCUPENT DES CHAMBRETTES SPÉCIALES qui accompagnent l'ovule pendant son développement et son trajet vers les conduits excréteurs.

Ici encore il y a des degrés : Chez les trois premiers ordres, les cellules nutritives sont accumulées dans des logettes séparées des follicules ovulaires par un étranglement de la gaine; leurs produits de sécrétion, ainsi que KORSCHOLT (30) l'a démontré, peuvent s'écouler tantôt vers l'œuf qui les suit, tantôt vers celui qui les précède, c'est-à-dire que le mode de nutrition de l'ovule se rattache ici encore à celui rencontré chez l'*Hydrophile* et le *Téléphore*, où les cellules nutritives, toutes réunies dans une même chambre, ne sont pas destinées plus spécialement à tel œuf plutôt qu'à tel autre. Il en est autrement chez les *Diptères* et les *Lépidoptères* : là les logettes nutritives sont unies plus intimement au follicule, font corps avec lui et destinent exclusivement leurs produits à l'œuf de ce follicule; elles sont, au contraire, séparées du follicule précédent par un pédicule fortement étranglé. Il y a ici, à n'en pas douter, un pas en avant, une spécialisation plus grande, et l'on peut dire que cette dernière disposition est la plus éloignée du stade primitif et que, par conséquent, elle est la plus récente.

N. B. On peut donc conclure de ce tableau que l'évolution progressive de l'organe femelle marche de pair avec la complication organique des métamorphoses, ainsi qu'avec le développement phylogénétique.

La table synoptique ci-dessous met en évidence les points principaux de la thèse que nous venons d'exposer.

I. OVAIRES SANS CELLULES NUTRITIVES.

(Ovaires panoïstiques [BRANDT].)

- a) Les *Aptérigogènes* (formes primitives).
- b) Les *Archiptères*.
- c) Les *Orthoptères*.
- d) Les *Rhynchotes-Hémiptères*.

A. AMÉTABOLIE.

II. OVAIRES A CELLULES NUTRITIVES.

(Ovaires méroïstiques [BRANDT].)

A. LES CELLULES NUTRITIVES NE QUITTENT PAS LE GERMIGÈNE.

- 1. Un pédicule unit l'ovule aux cellules nutritives.

Les *Rhynchotes-Homoptères*.

- 2. Il n'y a point de pédicule unissant.

Certains *Coléoptères*.

B. HÉMINÉTABOLIE

ou

AMÉTABOLIE ACQUISE

(LANG).

B. LES CELLULES NUTRITIVES ACCOMPAGNENT DANS SON TRAJET L'OVULE AUQUEL ELLES SONT DESTINÉES.

- 1. Les logettes nutritives sont séparées de leur follicule ovarique par un étranglement de la gaine.

a) Les autres *Coléoptères*.

b) Les *Névroptères*.

c) Les *Hyménoptères*.

- 2. Cet étranglement de la gaine n'existe pas.

a) Les *Diptères*.

b) Les *Lépidoptères*.

C. HOLOMÉTABOLIE.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

I. La destruction des tissus larvaires débute chez les Insectes par voie physiologique : à la suite de la cessation fonctionnelle, il se produit des modifications chimiques et morphologiques. Cette destruction trouve donc sa cause initiale dans les tissus eux-mêmes.

II. Il arrive qu'une partie de la cellule en destruction conserve pendant quelque temps encore des propriétés vitales se manifestant principalement par l'englobement des autres constituants qui, eux, ont dégénéré : tel est le cas pour le sarcoplasme dans quelques exemples de destruction musculaire (*Myoclastes* de *Musca vomitoria*, *Bombyx mori*, *Phryganea*, *Forficula auricularia* et *Nepa cinerea*) examinés par nous. Ceci est conforme au mode de phagocytose signalé dans les derniers travaux de METCHNIKOFF traitant de la résorption de la queue des têtards. Nous croyons pouvoir employer ici le terme d'*autophagocytose musculaire* pour ce genre d'englobement de résidus par des cellules appartenant au même tissu. Ce phénomène est assez répandu dans la métamorphose des Insectes et peut suffire parfois à lui tout seul (abstraction faite de l'influence dissolvante du sang sur les éléments histologiques nécrosés) à réaliser la phase de la destruction musculaire.

III. L'autophagocytose musculaire n'est, somme toute, qu'une phase de la destruction anatomique après cessation du fonctionnement physiologique. Elle constitue un mode lent de dissolution histologique, et on peut la mettre en parallèle avec l'histolyse d'autres tissus qui débute et s'achève sans l'intervention de cellules migratrices.

IV. L'enlèvement et le transport des résidus tissulaires de la larve se font parfois par les cellules migratrices ; il s'agit ici de phagocytose, telle qu'on l'entend en général. Mais il faut la considérer comme constituant un phénomène acquis, c'est-à-dire comme un progrès évolutif. Elle n'est pas, dans tous les cas, la cause déterminante de la destruction des tissus, car les leucocytes ne pénètrent dans ceux-ci qu'après que le phénomène a com-

mencé. Ils ne jouent donc qu'un rôle *secondaire* dans la résorption des tissus larvaires.

V. Il résulte de la conclusion précédente que l'autophagocytose musculaire (phase de l'hystolyse) doit être considérée comme primitive, la phagocytose vraie n'étant qu'acquise.

VI. En étudiant d'une manière systématique les métamorphoses des Insectes, on peut voir les phases par où passe la phagocytose et se convaincre que ce phénomène gagne en importance avec les progrès phylogénétiques. Laissant de côté les Insectes *amétaboles* où elle fait probablement défaut, on la voit apparaître chez les *Hémimétaboles* sous la phase primitive d'autophagocytose. Ici les métamorphoses sont lentes et progressives, sans interruption : des organes nouveaux apparaissent (les ailes, par exemple) et déterminent nécessairement des modifications plus ou moins profondes de la musculature; ces modifications marchent naturellement de pair avec l'évolution de ces organes. Chez les *Holométaboles*, où les transformations postembryonnaires s'accomplissent parfois très vite, comme c'est le cas pour les formes les plus élevées, elle est *mixte* à divers degrés, avec tendance à la *prédominance de la phagocytose vraie sur l'autophagocytose*. Cette dernière ne suffit plus.

VII. Sous le rapport de la phagocytose, l'*Ontogénie* d'un Insecte à métamorphoses complètes est la répétition de la *Phylogénie*; chez la larve, il y a *autodestruction* de certains tissus (muscles chez la Phrygane, par exemple); chez la Chrysalide se produit la *phagocytose mixte avec* (dans certains cas) *prédominance de phagocytes vrais*.

VIII. Les produits de la dégénérescence sont utilisés pour les phases nouvelles de l'évolution organique; ils sont véhiculés à cet effet, de très diverses façons.

Tantôt ils sont mécaniquement entraînés par le sang, qui lui-même peut en enlever une partie, grâce à ses propriétés dissolvantes; tantôt ce sont les autophagocytes ou les phagocytes proprement dits qui vont les uns (les premiers) dégénérer, les autres déverser leur charge histolytique aux points où règne une activité formative plus ou moins énergique à la hauteur

des organes en évolution (eux-mêmes peuvent dégénérer et servir de nutriment aux tissus en évolution).

IX. Dans tout tissu bien vivant et fonctionnant, il y a physiologiquement destruction et régénération simultanées de cellules : les unes, épuisées par fonctionnement, dégèrent, tandis que d'autres continuent leur existence ou se multiplient. L'élément nécrosé se dissout sur place et se résorbe lentement ; la phagocytose intervient parfois pour accentuer le phénomène (HEIDENHAIN, STÖHR, ZAWARYKIN, DE BRUYNE, etc.). Celui-ci a acquis un développement considérable chez certains Insectes à métamorphoses incomplètes (autophagocytose) et plus encore chez les *Hétéromorphes* (phagocytose mixte), c'est-à-dire que chez ces animaux, les métamorphoses trouvent leur cause et leur explication dans un phénomène très répandu, mais qui a acquis ici une importance extraordinaire.

X. La distinction entre *métamorphoses complètes* et *métamorphoses incomplètes* est artificielle. Les premières se distinguent par un stade de repos caractéristique : la *nymphe*. Mais outre que ce repos est loin d'être toujours absolu et par suite essentiel, ainsi que le montre la classification admise des différentes formes de nymphes (nymphe libre — Coléoptères, nymphe emmaillottée — Lépidoptères, nymphe resserrée — Muscides), il est à remarquer que certains *Coccides* traversent un stade nymphal pendant lequel se produisent des modifications organiques profondes. Au point de vue de la phagocytose aussi, il n'y a pas de différence tranchée entre les développements postembryonnaires des *Homomorphes* et des *Hétéromorphes* ; le phénomène existe chez les deux groupes, mais prend des proportions plus considérables dans le cas de métamorphoses complètes.

XI. Chez certains Insectes (*Bombyx*), il y a réédification musculaire aux dépens de résidus nucléés. Des *myoblastes*, sarcolytes nucléés, peuvent proliférer et produire de la substance musculaire nouvelle [Vertébrés — SCHAFER (59)]. Ainsi que l'ont décrit KOWALEWSKY et VAN REES pour le cas de *Musca vomitoria*, les globes granuleux (Körnchenkugeln) n'interviennent jamais d'une façon *active* dans la génération du tissu contractile, contrairement à l'opinion de WEISMANN et VIALLANES.

XII. Les cellules du corps adipeux de *Musca vomitoria* ne produisent pas, par endogenèse, des cellules embryonnaires (VIALLANES).

Les leucocytes n'y pénètrent pas non plus pour s'y nourrir et proliférer ensuite (VAN REES).

Pas plus que les phagocytes déjà chargés de détritits tissulaires n'y entrent dans un but de destruction (KOWALEWSKY).

Ces éléments constituent des dépôts de réserve et, se désagréant par eux-mêmes, déversent leur contenu dans les tissus imaginaires en voie d'évolution. Ils contribuent ici, comme le corps adipeux de tous les Insectes, à l'édification de tissus nouveaux après avoir servi de dépôt de réserves nutritives.

XIII. La phagocytose exercée par l'ovule dans la glande femelle est un phénomène acquis, de même que toutes les autres formes de phagocytose dans le reste de l'animal. Son importance croît avec les progrès phylogénétiques. Nous renvoyons à ce sujet aux deux tableaux du paragraphe relatif à l'évolution des organes génitaux.

XIV. Toutes les cellules qui entrent dans la constitution de l'ovaire des Insectes sont à divers degrés des *cellules génitales* : les ovules formant par leur ensemble ce que l'on pourrait appeler le *tissu génital femelle*, peuvent être considérés comme constituant une sorte d'*organe imaginal*, se développant aux dépens d'un tissu préexistant (l'épithélium) ou de deux (l'épithélium et les cellules nutritives), de même origine blastodermique, qui, ne parvenant pas au stade parfait, gardent une signification *larvaire* et se désagrègent à leur profit.

XV. L'ovule des Insectes complètement développé a amassé par phagocytose une grande quantité de substances nutritives provenant de la destruction de tissus larvaires et lui transmises par d'autres tissus (épithélium ovarique et cellules nutritives ou épithélium seul) qui se désagrègent à leur tour à son profit et acquièrent par ce fait même une signification larvaire. — Les cellules blastodermiques qui naîtront de l'ovule s'en empareront par un phénomène identique (HENKING et TICHOPIROW). La phagocytose apparaît donc dès les premières phases du développement des Hexapodes et se retrouve dans tous les stades ultérieurs à un degré plus ou moins prononcé.

RÉGÉNÉRATION MUSCULAIRE.

Quoique cette question, d'une importance capitale pour le développement postembryonnaire, n'ait aucun rapport avec le sujet que nous traitons dans ce travail (phagocytose), nous dirons un mot de ce que nous avons eu l'occasion de constater incidemment chez *Bombyx mori*. Parmi les muscles achevant de se détruire après dégénération préalable, dans le sarcoplaste jouant le rôle de phagocyte, et dans les leucocytes remplissant les mêmes fonctions, il en est quelques-uns dont les noyaux s'hypertrophient et conservent autour d'eux une partie du protoplasma (corpuseules musculaires, myoblastes). VIALLANES, dans son grand travail, exprime l'opinion que les noyaux musculaires peuvent proliférer et édifier des muscles nouveaux. Nous aussi nous avons vu de ces multiplications nucléaires se produisant avec une intensité considérable, de façon à déterminer des amas de petits noyaux, tantôt groupés irrégulièrement, tantôt rangés en séries linéaires. Ça et là, nous pouvions constater, parmi ces amas nucléaires, l'existence de figures caryocinétiques. Faut-il voir ici une néoformation musculaire? D'après ZIEGLER, la multiplication directe des noyaux est le prélude certain d'une destruction, d'une mort prochaine; la caryocinèse ne se rencontre que dans les cellules pleines de vigueur et destinées à une vie durable. Nous constatons les deux phénomènes dans les mêmes conditions et nous sommes d'avis que les idées de ZIEGLER pourraient bien ne pas trouver ici leur application dans ce cas. J. SCHAFER, du reste, dans son important travail sur l'*Histolyse des muscles striés* (59, pp. 115 et 137), admet parfaitement que des éléments protoplasmiques musculaires ayant conservé le noyau puissent, par fragmentation de celui-ci et augmentation du protoplasme avec écartement subséquent des jeunes noyaux ainsi formés et striation du protoplasme, contribuer à la rénovation du tissu musculaire. Cet auteur propose le nom de *sarcoplaste*, alors que KLEBS (25) et BARFURTH (5) avaient employé avant lui le terme de *sarcoblaste*. Nous nous rallions à l'appellation plus ancienne encore de *myoblaste*.

Il peut paraître étrange que nous attribuions aux sarcoplasma des pro-

priétés tantôt phagocytaires et destructives, tantôt néoformatrices; mais si l'on songe que chez les Vertébrés, les ostéoblastes, après le développement d'un os long, rongent le tissu osseux pour agrandir la cavité et les espaces médullaires, que dans toute l'épaisseur de l'os, ils peuvent faire des ravages et enlever la substance osseuse sur des étendues relativement grandes qu'ils sont eux-mêmes appelés à combler en produisant du tissu nouveau, on pourra aisément se convaincre que dans notre esprit il s'agit, dans le cas du développement postembryonnaire des muscles de *Bombyx*, d'un phénomène identique : *myoblastes* et *myoclastes*, physiologiquement parlant, jouent un rôle analogue à celui des *ostéoblastes* et *ostéoclastes*. Il s'agirait donc uniquement ici d'un phénomène très compliqué dont nous pouvons découvrir la marche morphologique sans réussir provisoirement à fournir la solution physiologique et causale. — Rapprochons encore de ces considérations les résultats obtenus déjà en 1876 par S. MAYER et confirmés depuis lors par un grand nombre d'auteurs au sujet de la dégénérescence et de la néoformation des nerfs myéliniques. Sur des nerfs lésés par suite de sections ou par des troubles physiologiques, il a vu se former des amas granulés : une prolifération nucléaire conduit à la néoformation.

MOLLUSQUES.

Nous ne connaissons aucun travail attribuant à la phagocytose une intervention quelconque dans le développement des Mollusques, quoiqu'un grand nombre de recherches aient été entreprises depuis longtemps et jusque dans ces derniers temps au sujet de cette partie de l'Embryologie. Nous nous sommes adressé plus spécialement aux *Unionides*, à *Cyclas cornea* et à *Tritonium nodiferum*, en même temps qu'à un très grand nombre d'autres espèces. Nos recherches n'ont abouti que chez les formes énumérées et parmi elles, ce sont plus particulièrement les *Najades* qui nous ont fourni les principaux résultats; aussi, dans les pages suivantes, nous traiterons surtout d'eux, sauf à intercaler, aux endroits opportuns, nos résultats concernant *Cyclas* et *Tritonium*.

Les *Unionides* sont vivipares, la chose est connue depuis bien des années. Pendant longtemps, les jeunes embryons des *Unionides* qui séjournent dans les branchies externes de la mère, et que LEEUWENHOEK avait déjà vus, ont été regardés comme des parasites : c'est ainsi que RATKE (23) les a dénommés *Glochidium parasiticum*. Ce n'est que depuis le travail de F. LEYDIG (18) publié en 1866 que la question a été résolue; ce savant trouva, en effet, sur des poissons d'eau douce, des *Glochidia* enkystés qu'il reconnut pour des larves de *Najades*.

En 1830, von BAER (1) a décrit l'entrée de l'ovule fécondé dans les chambrettes incubatrices de la branchie externe, et depuis lors ont paru un très grand nombre de travaux traitant du développement des *Unionides*.

Tant que le jeune embryon réside dans les branchies maternelles, il est dépourvu de tube digestif, d'organes locomoteurs et d'organes respiratoires. Il ne peut donc être question d'une entrée de substances alimentaires à l'état solide, puisqu'il n'existe pas d'organes pour les digérer; aussi la question du mode de nutrition se présente tout naturellement à l'esprit. Nos recherches nous ont permis de nous rendre compte de ce phénomène depuis les tout premiers stades jusqu'au moment où le *Glochidium* complètement développé se prépare à quitter la mère : la nutrition se fait principalement aux dépens de phagocytes sortis du corps maternel. Nous exposerons ci-dessous nos résultats et diviserons le texte en deux chapitres traitant successivement de la phagocytose dans les chambres incubatrices et du développement embryonnaire et postembryonnaire. Un autre est réservé à nos recherches concernant la nutrition de l'ovule depuis le début de sa genèse jusqu'au moment où il quitte définitivement l'ovaire.

MÉTHODES ET MATÉRIAUX DE RECHERCHES.

A. *Unionides*.

1. *Études sur le vivant*. — Nous avons suivi assez fidèlement les méthodes exposées dans notre travail de 1895. Des branchies renfermant des embryons ont été amputées sur des Anodontes à diverses époques de

l'année et ont été examinées immédiatement à frais, soit entières, soit dissociées : il s'agissait ou d'animaux venant d'être capturés, ou d'autres qui avaient séjourné pendant quelque temps dans des solutions étendues de bleu de méthylène. Les embryons sont suffisamment transparents pour permettre dans ces conditions un examen assez complet de leurs tissus. Des branchies fraîchement ouvertes et délicatement comprimées laissent échapper les embryons qui, tombant ainsi directement sur le porte-objet, se présentent dans les meilleures conditions d'observation.

2. *Objets fixés.* — Des matériaux recueillis et examinés d'après les méthodes rappelées ci-dessus ont été soumis à fixation. Ceux qui avaient séjourné dans le bleu de méthylène ont été plongés dans une solution alcoolique saturée de tanin, pour fixer la matière colorante dans les tissus ; d'autres ont été traités au sublimé ou aux liqueurs osmiques, puis débités en coupes sériées et colorées sur plaque. L'extraction des embryons par compression légère des branchies a donné d'excellents résultats, parce que, de cette manière, les jeunes *Anodontes* tombant directement dans le liquide, ont été rapidement fixés dans leur totalité, et, enrobés par centaines à la fois dans la paraffine, ont été réduits en coupes très minces et sériées. De cette façon, la membrane d'enveloppe était généralement rompue, mais ce défaut de la méthode est largement compensé par ses nombreux avantages ; de plus, pour obvier aux interprétations erronées, il suffit de rétablir les faits par la comparaison avec les coupes totales, fragments de branchies incubatrices, obtenues par les autres procédés.

B. *Cyclas cornea.* — Un grand nombre d'exemplaires recueillis à diverses époques de l'année ont été fixés au sublimé ou aux liqueurs de HERMANN et de FLEMING, avant ou après ablation de la coquille ; il en est de même des branchies ou des fragments de branchies amputées à des animaux absolument sains et renfermant des embryons.

C. *Tritonium nodiferum.* — La station zoologique de Naples nous a fourni de très jeunes stades de développement de ce Mollusque : ils ont été préparés au sublimé ou à la liqueur de HERMANN.

I. — OOGÉNÈSE ET NUTRITION DE L'OVULE.

L'étude de l'oogenèse et de l'accroissement de l'ovule des Lamellibranches a été entreprise par un certain nombre d'auteurs. Citons, parmi les principaux, C.-G. CARUS (4), VON HESSLING (14), LACAZE-DUTHIERS (16), W. FLEMING (10 et 11). Aucun d'eux n'attire l'attention sur le rôle nutritif de l'épithélium folliculaire dans l'ovule des *Najades*. Cet épithélium simple, que le savant professeur de Kiel interprétait à cette époque comme une espèce de syncytium, « un *protoplasme commun à noyaux* » (VAN BENEDEN), se révèle, sous l'action des méthodes *actuelles* de technique, comme étant composé de cellules nettement délimitées; il sécrète en abondance des granulations qui, dans nos préparations (liqueurs osmiques et safranine), se colorent, les unes en noir, les autres en rouge : à l'instar de cellules olocrines (RANVIER), ses constituants finissent par transformer tout leur contenu en produit de sécrétion qui s'écoule dans la lumière du tube ovarique. Les ovules, qui sont des cellules épithéliales à évolution spéciale [VON HESSLING (14, p. 408) et FLEMING (10, p. 263) admettent comme point de départ de l'oogenèse un des *noyaux libres* du syncytium], baignent ainsi dans un milieu granuleux qui les accompagne dans leur trajet à travers les conduits vecteurs. Au fur et à mesure que ces ovules progressent dans leur marche vers la sortie des organes génitaux, on constate, dans les préparations, que leur vitellus se charge de granulations identiques, et nous pouvons, sans hésitation aucune, admettre que celles-ci proviennent du milieu ambiant et, en dernière analyse, des cellules épithéliales folliculaires. Nous ignorons le mode suivant lequel ces granulations arrivent jusque dans le vitellus : il nous semble qu'il doit s'agir ici d'un phénomène d'imbibition ou de diffusion; toujours est-il que la présence d'une membrane homogène semble devoir exclure la possibilité d'une préhension active. Il n'en est pas moins vrai qu'il faut considérer le phénomène en question comme une nutrition de l'ovule qui offre, jusqu'à un certain degré, des ressemblances avec ce que nous avons décrit plus haut chez les Insectes. 1° Les cellules folliculaires contribuent toutes, directement ou indirectement, à l'évolution de la cellule femelle et peuvent donc être

considérées comme étant jusqu'à un certain point des *cellules génitales*. 2° Depuis les premiers stades de sa genèse jusqu'à son entier développement, l'ovule se nourrit et s'accroît aux dépens des produits de sécrétion et de destruction des cellules épithéliales : il vit donc en véritable parasite unicellulaire.

II. — PHAGOCYTOSE DANS LES CHAMBRES INCUBATRICES DES UNIONIDES.

RAY LANKESTER, dans son travail sur les huitres vertes, a dit que « la « phagocytose étant un terrain encore inexploré chez les Mollusques, mérite » une étude minutieuse (17) ». Nous avons publié, l'an dernier, un travail étendu (5) sur la phagocytose observée chez les *Lamellibranches* : nous y concluons à un exode considérable de leucocytes à la surface de tous les épithéliums, tant muqueux que tégumentaires. Ainsi qu'il a été dit plus haut, les mêmes méthodes ont été appliquées dans notre étude de la question chez les *Unionides* femelles au point de vue du développement des embryons.

La sortie des leucocytes est en effet toujours très importante à la surface de l'épithélium branchial, mais elle s'exagère encore aux endroits où les branchies se sont transformées en chambrettes incubatrices. A ce niveau, la paroi branchiale s'est distendue considérablement et cette distension augmente avec l'âge et les dimensions des embryons y logés. A l'instar de corps étrangers, les embryons y déterminent une irritation suivie, comme toujours, d'une arrivée en nombre de leucocytes. METCHNIKOFF (21 et 22), ayant introduit à *Thethys* et à *Phillirhoe* des échardes, a constaté que les amibocytes affluent, et LUBARSCHE (20) a fait des expériences analogues avec des résultats semblables chez les *Ascidies*. Le premier auteur, et certes le plus autorisé en la matière, conclut que les leucocytes des Invertébrés réagissent contre toutes sortes de lésions provoquées ou accidentelles (22, p. 92).

Les phagocytes sortis des tissus maternels, parfaitement reconnaissables à leur noyau et à leurs inclusions, pèrègrinent dans la cavité incubatrice et, se plaçant souvent à la file, déterminent par leur groupement des réseaux parfois assez étendus, logeant les embryons dans leurs mailles. Parmi eux, il y a des leucocytes libres de toute charge, d'autres sont des phagocytes

encore en parfait état de conservation, d'autres enfin subissent une désagrégation marquée; cette disposition rappelle de façon frappante celle qu'ont prise parfois les granulations sécrétées par les cellules de l'épithélium folliculaire de la glande génitale femelle; elles aussi, dans ce cas, se rangent en réticulum enserrant les ovules dans ses mailles et, de même encore que les phagocytes dans les cavités incubatrices, elles subviennent à l'alimentation ovulaire.

L'ensemble des phénomènes que l'on observe sur le vivant ou sur des coupes, montre qu'il s'agit, à proprement parler, d'une sorte de réaction de l'organisme mère contre le parasitisme des embryons. Dans les anfractuosités et les replis de la membrane ovulaire, devenue trop grande par suite du retrait de l'œuf dans les premiers stades, on trouve le plus souvent des phagocytes isolés ou groupés; çà et là, on constate que l'un ou l'autre perfore la membrane et pénètre à l'intérieur: la fixation surprend parfois l'un d'eux pendant son passage à travers la membrane, et les coupes fournissent ainsi des exemples de phagocytes partiellement pénétrés. Mais dans ce cas, il ne se produit pas d'orifice se retrouvant encore béant plus tard; nous croyons que le leucocyte passe par un pore de la membrane, grâce à ses propriétés connues de diapédèse: la membrane est élastique et il est probable qu'après le passage de la cellule sanguine à travers le pore, elle revient sur elle-même et toute trace de solution de continuité disparaît ainsi. Nous aurons à revenir encore sur le sujet dans le chapitre suivant.

Les ovules d'une chambrette incubatrice n'ont pas été fécondés tous indistinctement; c'est pourquoi quelques-uns ne se segmentent pas et dégénèrent: dans ce cas, les leucocytes arrivés par diapédèse les envahissent en nombre plus ou moins considérable et les détruisent complètement. Il en est de même parfois pour certains œufs déjà en segmentation: ils peuvent se désagréger sur place et les cellules amiboïdes se chargent de les enrober pour les écarter ainsi définitivement. Ici encore, ces dernières remplissent le rôle que nous leur avons assigné (5), en ce sens que leur phagocytose a pour but l'épuration de l'organisme auquel elles appartiennent et se réduit donc ainsi à une véritable *excrétion*: c'est un cas d'ADAPTATION FONCTIONNELLE de la phagocytose.

Si, à la suite de conditions physiologiques particulières, certains ovules

ayant déjà atteint des stades évolutifs plus ou moins avancés, dépérissent, leur corps est entamé et écarté de la même façon; mais il peut se faire que l'embryon soit arrivé à un degré de développement trop avancé pour qu'il soit encore possible aux leucocytes de détruire partie par partie tous les constituants. Alors on assiste à cet admirable travail d'ensemble d'un très grand nombre de leucocytes qui, se rangeant à la file, forment autour de l'embryon une membrane cystique l'enveloppant de toutes parts, à l'instar de celle qu'a décrite METCHNIKOFF (22) dans le cas du *Rhabditis* parasitant chez le Lombric (p. 84).

C'est encore un mode détourné de l'excrétion et de l'épuration : l'embryon ainsi renfermé dans cette membrane qui lui supprime toute communication avec le milieu ambiant, voit détruire par le fait même sa nuisance pour les tissus environnants; on peut dire qu'ainsi est atteinte l'élimination du parasite. Notre figure 4, planche V, représente un cas pareil. Il s'agit d'un embryon ayant déjà atteint le stade de *Glochidium*. On y reconnaît, en effet, très aisément la membrane, la coquille quelque peu froissée et déchirée par la compression, le byssus, le muscle adducteur, etc. Il nous paraît qu'il n'existe ici aucun indice de dégénérescence : tous les tissus sont normaux et nous sommes d'avis que nous avons affaire à l'enkystement d'un embryon resté isolé dans les branchies maternelles après la sortie des autres; il s'agit, en effet, d'un embryon *unique*, renfermé dans la branchie d'une Anodonte sacrifiée le 4^{er} juin, époque de l'année à laquelle les *Glochidies* ont normalement quitté les chambres incubatrices. Dans ce cas encore, la réaction de la part de l'organisme mère contre l'embryon parasite apparaît clairement.

Le phénomène acquiert un degré d'importance considérable dans le cas représenté par la figure 5, planche IV. Il y a là non pas un seul, mais un très grand nombre d'embryons avortés formant par l'agglomération de leurs résidus un conglomérat compact dans lequel on peut encore reconnaître les coquilles représentées par quelques fragments imbriqués et fusionnés; par-ci, par-là, un point plus foncé se colorant par les réactifs nucléaires indique qu'il y a eu histolyse. En *a*, *b*, *c* et *d*, on peut se convaincre que la destruction est moins avancée, mais qu'elle est progressive et que les

embryons dont il s'agit étaient destinés à aller rejoindre le conglomérat bientôt après. Quoique dessinée à un faible grossissement, la figure permet aisément de reconnaître les leucocytes qui entrent dans la constitution de la membrane cystique enveloppante.

Nous pouvons conclure que la présence des embryons dans les chambrettes branchiales provoque de la part de la mère une réaction qui se manifeste par une diapédèse considérable de leucocytes. Ce phénomène existe normalement à la surface des épithéliums, mais s'exagère au niveau des chambrettes. Les leucocytes arrivés à la surface épithéliale ont encore conservé, quelques-uns du moins, une grande activité vitale; on peut s'en assurer par l'examen à frais, après dissociation ou mieux encore en parcourant une préparation de mucus recueilli fraîchement : ils émettent des pseudopodes et se meuvent assez énergiquement sur la plaque; arrivés dans le voisinage immédiat d'un embryon, ils s'y accolent en moulant leur corps sur la surface. Les mêmes phénomènes se passent normalement dans la branchie intacte, ce dont on peut se convaincre par l'étude des coupes. Il y a donc, entre les leucocytes de la mère et les embryons parasites, une lutte dont les phases très intéressantes révèlent chez ces derniers une grande résistance : formés d'éléments jeunes et vigoureux, ils peuvent, en général, la soutenir avec succès, mais les faibles succombent au contraire, et il en résulte que seuls les embryons normalement constitués et bien armés résistent : de là, une élimination des faibles et, pour le bien de l'espèce, il n'y a que la génération vigoureuse qui se maintienne (sélection naturelle).

La réaction de l'organisme mère débute avec l'entrée des embryons dans les branchies et dure tout le temps de leur séjour; elle se termine par l'*expulsion totale* de toute la couvée.

FAUSSEK (9) a étudié le développement du *Glochidium* fixé dans la peau du poisson, après son expulsion des branchies maternelles : il a conclu à une nutrition par phagocytose, et nous aurons à revenir sur le sujet; mais nous pouvons, dès maintenant déjà, établir un parallèle entre certains de ses résultats et ceux que nous venons d'exposer. Le *Glochidium*, qui vit en parasite chez le poisson, provoque de la part de celui-ci une *réaction* qui

se manifeste par une hypertrophie épidermique et par une affluence considérable de cellules migratrices : il est des cas où celles-ci pénètrent dans le jeune Lamellibranche qui se résorbe peu à peu. L'auteur russe n'a pas eu de preuves de l'activité destructive des leucocytes, mais il a pu constater que la désagrégation de l'embryon avançait au fur et à mesure que les leucocytes affluent plus nombreux. Chez les deux hôtes si différents où l'embryon d'*Anodonte* parcourt son premier développement, il détermine un même phénomène de réaction dont les phases sont absolument identiques. Nous retrouverons encore cette identité dans le chapitre suivant.

Les chambres incubatrices de *Cyclas cornea* résultent de l'hypertrophie de l'épithélium entre les septa branchiaux. STEPANOFF (27), en 1865, et ZIEGLER (28), en 1885, ont insisté sur le mode de nutrition de l'œuf et des embryons de ce Lamellibranche; les conclusions de ces deux importants travaux sont en faveur d'une nutrition exclusive aux dépens de produits sécrétés par les cellules épithéliales. Étudiant la question à notre tour, nous avons pu nous convaincre qu'il est des cas où la phagocytose intervient d'une façon très active. Ainsi que le montre notre figure 2, planche V, la cavité incubatrice est gorgée de produits de destruction, les uns de provenance épithéliale, les autres en imposant pour des phagocytes gorgés de résidus; on reconnaît également un très grand nombre de leucocytes normaux qui, de même que les phagocytes, se rencontrent dans les tissus environnants avec des caractères identiques. Il y a donc ici une réaction phagocytaire, comme chez les Unionides, contre l'embryon parasite qui continue son développement dans le corps de la mère et, ainsi que nous le verrons, à ses dépens.

III. — NUTRITION DE L'EMBRYON.

Le jeune *Cyclas* passe les premiers temps de son existence dans des chambres incubatrices : ainsi que nous le verrons encore plus loin, un produit de sécrétion lui est fourni par l'épithélium; l'embryon de *Paludina* vit, dans l'utérus maternel, où se trouvent en abondance des matières albu-

minoides : tous deux ont un tube digestif fonctionnant déjà. Il en est tout autrement pour l'embryon d'*Anodonte* séjournant dans les branchies maternelles : il lui manque, en effet, un organe digestif complet et son alimentation doit se faire d'une façon absolument spéciale; telle est l'idée que l'on se fait *a priori* déjà.

Disposant de matériaux recueillis à toutes les époques de l'année sur des *Najades*, nous nous sommes livré, sur des préparations fraîches et sur des coupes, à l'étude de toutes les phases du développement. Il est très difficile de reconnaître les phénomènes intimes des tout premiers stades : les travaux les plus importants qui traitent de cette question le prouvent d'une façon positive. SCHIERHOLZ (25), qui a fourni un travail très complet, ne donne guère de détails à ce sujet, et quant au mémoire de LILLIE (19) qui a paru l'an dernier dans le *Journal of Morphology*, il n'y est question de phases caryocinétiques qu'après la première segmentation. FLEMMING a publié un très beau travail en 1875 (11); mais à cette époque, on ne disposait pas encore des méthodes actuelles; aussi n'est-il pas étonnant que ses résultats ne concordent pas avec les nôtres, obtenus par une technique perfectionnée, due en grande partie au célèbre professeur de Kiel lui-même. Il nous a été donné de poursuivre les principales phases de la maturation, de la fécondation et de la première segmentation; les détails de ces importants phénomènes ne rentrent pas dans le cadre du travail actuel; aussi, n'était que dans notre planche IV nous représentons un stade très jeune dans l'intention de faire voir qu'alors déjà débute la phagocytose, nous aurions passé ce point sous silence. Mais, à ce sujet, nous voulons dire que si, après les deux divisions caryocinétiques successives qui ont produit les globules polaires, la vésicule germinative s'est considérablement appauvrie en chromatine, on peut encore la retrouver parmi le très grand nombre de granulations vitellines; si les préparations ont bien réussi, on peut reconnaître les divers stades de la formation et de la fusion consécutive des deux *pronuclei*, de même que ceux de la première segmentation. Contrairement à ce qu'en dit le professeur FLEMMING (p. 498), l'œuf ne traverse pas un stade *cytodique* ou *monérulaire* et les noyaux des deux premiers blastomères ne naissent point par *voie libre* dans un « espace clair à structure dicentrique »,

mais bien par division indirecte du premier noyau embryonnaire dont on peut étudier les diverses phases sur des coupes sériées de branchies d'*Anodonte* fixées quelque temps après l'entrée des ovules fécondés dans la branchie externe. Ce que nous venons de dire prouve surabondamment que nos préparations ont été faites dans les meilleures conditions de fixation et de conservation.

Nous venons de voir, dans le chapitre précédent, que depuis l'entrée des ovules dans les branchies externes, la sortie des leucocytes à la surface épithéliale des chambrettes incubatrices augmente dans de fortes proportions et que, dès l'abord, on peut se convaincre qu'il s'agit ici d'une réaction de la part de l'organisme maternel. Ainsi que le montre la figure 1 de la planche IV, les leucocytes ont une grande tendance à pénétrer dans les anfractuosités de la membrane ovulaire; la chose est encore plus frappante dans les cas représentés figures 2, 3 et 4. Ils rampent à la surface, entraînant avec eux leurs inclusions et, à certains endroits, on peut reconnaître qu'ils ont réussi à passer au travers de la membrane (fig. 4), ou bien se trouvent déjà à l'intérieur (fig. 3 et 2). Dans ces cas, on pourrait croire que l'on a affaire, non à des leucocytes pénétrant ou déjà entrés, mais bien à des micromères aberrants, c'est-à-dire éloignés de leur position normale; mais il est facile de se convaincre que cela n'est pas, car les éléments en question sont totalement différents des sphères de segmentation et ressemblent en tous points aux leucocytes ou phagocytes en dehors de la membrane. Le leucocyte ou le phagocyte pénétrant à travers une enveloppe ovulaire, se rencontre à l'intérieur avec des éléments vigoureux doués de toutes les ressources de la jeunesse et le plus souvent il y trouve la mort; alors on le voit dégénérer: la membrane disparaît et le contenu se désagrège.

Le cas de la figure 2, planche IV, n'est pas très heureusement reproduit, en ce sens que le dessin ne rend pas d'une façon suffisamment claire les mouvements qui se produisent dans les sphères de segmentation. Nous aurions voulu montrer, en effet, que les macromères sont le siège de mouvements amiboïdes très énergiques, ayant pour but d'englober les cellules intruses ou leurs résidus. La sphère *a* possède un lobopode très grand, qui, de même que les prolongements amiboïdes ordinaires, débute par un courant

d'hyaloplasma, le plasma granuleux suivant par entraînement mécanique; une autre *b* montre deux lobopodes dont un partiellement hyalin, l'autre, au contraire, plus granuleux et plus foncé. A l'objection que l'on pourrait nous faire, qu'il s'agirait, dans ce cas, d'un stade de division mal interprété, nous répondrons que le noyau est complètement au repos et que dans le cas de la sphère *b* on ne pourrait également pas admettre une explication de ce genre, puisque le corps cellulaire porte deux prolongements qui certes ne peuvent rien avoir de commun avec une future cellule fille. Remarquons encore la sphère *c*, qui manifeste une tendance à englober, entre deux pseudopodes fins, un élément nucléé, lequel ne peut assurément point en imposer pour une autre sphère de segmentation, mais qui est bien un leucocyte en chromatolyse caractéristique. Il y a phagocytose de la part des blastomères qui se nourrissent, en partie du moins, de détritits leucocytaires. Le cas décrit ici est certes le plus démonstratif de tous ceux que nous avons vus, mais bien d'autres auraient pu nous fournir l'occasion de produire des dessins confirmatifs.

Nos coupes du stade gastrula de *Tritonium nodiferum* nous montrent, à diverses reprises, que les cellules ectodermiques et endodermiques, sans quitter leur emplacement, émettent des pseudopodes s'étendant vers des granules vitellins, fort nombreux dans l'ovule de cet animal : ils les englobent, les attirent dans leur intérieur et leur font subir la fragmentation et la digestion. Ce dernier détail est nettement révélé par l'action des matières colorantes, sur laquelle nous n'avons pas besoin d'insister plus longuement. Les préparations des stades ultérieurs fournissent de belles images de cellules mésodermiques qui, à l'instar d'amibes, se déplacent activement et s'emparent des granules vitellins. Dans l'œuf de ce Gastéropode, le vitellus est très riche en matière nutritive et les blastomères y trouvent les ressources nécessaires à leur entretien et à leur évolution ultérieure : ils s'en emparent par phagocytose. Cela n'est point le cas chez l'Anodonte dont les ovules sont alécithes et il faut probablement chercher dans ce fait l'explication de la différence dans le mode de nutrition des sphères de segmentation chez les deux animaux : l'ingestion de la nourriture se fait d'après le même

principe (phagocytose), mais dans une espèce la substance existe dans l'ovule, tandis qu'elle est apportée, en partie du moins, dans l'autre par des cellules migratrices maternelles émigrées.

On peut rapprocher de ces faits ceux relatés par HENKING (13) et par TICHOMIROV. Le premier, en effet, étudiant le développement des Hyménoptères, a constaté que les cellules ectodermiques absorbent des granulations vitellines au moyen de pseudopodes, et le second a vu de même, chez *Calandra granaria*, que les sphères de segmentation se nourrissent par préhension de granulations vitellines. Ces divers cas sont donc identiques en principe, c'est-à-dire que les blastomères de plusieurs groupes d'animaux peuvent se conduire en véritables phagocytes.

Loin de nous l'idée que tel est le mode exclusif de nutrition des embryons d'Anodonte; nous croyons, au contraire, que ceux-ci, passant leur premier développement au sein des branchies, bénéficient, dans ce milieu, des conditions extraordinairement favorables de nutrition, par voie de diffusion. Ainsi que nous l'avons exposé ailleurs (5), *les leucocytes* (des Najades) *sortant à la surface des muqueuses et entre autres des branchies, sont tous ou presque tous porteurs d'inclusions que nous avons reconnues provenir d'éléments dégénérés, d'organes en activité physiologique ou de substances étrangères venues du dehors.* Arrivés à la surface, ils se trouvent dans des conditions nouvelles, auxquelles beaucoup ne résistent plus guère, et tombent bientôt en dégénérescence; dans les chambres incubatrices, on l'a vu plus haut, il sort également beaucoup de leucocytes encore normaux, et c'est parmi eux qu'on rencontre les plus vaillants et les plus propres à la lutte dont il a été question dans le chapitre précédent : c'est grâce à eux que se forment ces kystes autour d'embryons affaiblis, dégénérés ou restés sur place au moment où toute la couvée a été mise en liberté. Mais les autres, très nombreux et agglutinés par le produit des cellules épithéliales mucipares, forment un milieu essentiellement nutritif. La figure I de la planche V représente une de ces bourres histolytiques au sein desquelles se trouve parfois logé un embryon. Il est probable que de ces matériaux passent *par diffusion* dans l'embryon et contribuent ainsi à son entretien : c'est donc

aux dépens de substances alimentaires provenant des tissus de la mère et apportées *par la voie phagocytaire* que se nourrit l'organisme, en même temps que les cellules sanguines qui arrivent par réaction et engagent la lutte avec lui, peuvent encore, dans une certaine mesure, lui servir de nourriture.

C'est là une phase nouvelle de la phagocytose : le terme de ce phénomène est généralement considéré comme atteint quand la cellule ayant englobé une substance solide, nuisible ou pouvant le devenir pour l'économie, l'a digérée pour recommencer ou non aussitôt après le même fonctionnement, ou qu'elle l'a « remise » dans son intérieur, tandis qu'elle-même se fixe et ne prend plus aucune part à l'activité physiologique du corps ou qu'elle quitte celui-ci définitivement. Mais dans le cas d'une Anodonte portant des embryons dans ses branchies, les phagocytes, chargés des produits d'usure physiologique et d'autres inclusions, émigrent à la surface des chambrettes branchiales et vont y servir à l'entretien des tissus des jeunes. Quant aux leucocytes encore absolument vides et accourus dans un but de réaction et de protection de l'organisme mère contre le parasite, ils tombent fréquemment victimes eux-mêmes et contribuent pour leur part à l'évolution des embryons ; ce n'est, le plus souvent, que dans le cas où ceux-ci sont affaiblis qu'ils parviennent à remplir leur mission : réaction se manifestant sous forme de destruction et d'enlèvement de l'embryon parasite par englobement ou par formation d'un kyste.

C'est donc en grande partie aux dépens de la *phagocytose* (*suivie de diapédèse*) se passant dans le corps maternel que le jeune embryon d'Anodonte se développe pendant tout le temps qu'il passe dans les branchies, même quand il a déjà formé son manteau et sa coquille provisoires.

Les préparations obtenues à frais sont parfois très instructives à cet égard. C'est ainsi qu'on peut rencontrer un leucocyte ou un phagocyte en tous points semblables à ceux de la mère, se mouvant énergiquement encore entre la valve et la membrane du glochidium, et si l'animal sur lequel on a recueilli l'embryon a séjourné quelque temps dans une solution étendue de bleu de méthylène (5), on se trouve dans des conditions des plus favorables pour interpréter le phénomène. La liqueur de HERMANN révèle

dans leur intérieur l'existence de granulations graisseuses en plus ou moins grand nombre : tel est aussi le cas pour les cellules mésodermiques glochidiennes, qui en sont parfois gorgées, de même que les grandes cellules palléales et les cellules sensorielles. Nous sommes convaincu que cette graisse est d'origine externe, provenant en partie des cellules épithéliales folliculaires de l'ovaire, remontant d'autre part aux phagocytes sortis du corps maternel et apportée soit *directement*, soit *par diffusion* (avec décomposition et synthèse). Ne l'oublions pas, le tube digestif ébauché ne fonctionne pas encore chez l'embryon, et les aliments devant servir à son entretien et à son accroissement doivent lui être apportés dans un état assimilable.

A un moment donné, les Glochidies quittent les branchies maternelles et vont se fixer sur le corps d'un poisson osseux par un phénomène des plus curieux, étudié et décrit par FOREL (12), BRAUN (2 et 3), SCHMIDT (26) et SCHERNHOLZ (24 et 25). Plusieurs de ces savants se sont occupés de l'évolution ultérieure de la jeune Anodonte, mais il n'y a guère que BRAUN et FAUSSEK (9) qui aient fourni des données concernant sa nutrition pendant cette nouvelle existence parasitaire; celle-ci peut durer des semaines ou des mois, selon la température régnante; sa durée normale est de 72 à 73 jours (SCHERNHOLZ). En se fixant sur la peau du poisson, l'embryon déchire l'épiderme et saisit avec les crochets de ses valves des fibres dermiques et des parties osseuses (nageoires). L'épiderme aussitôt commence à proliférer et entoure bientôt le parasite de toutes parts.

Le tube digestif ne possède toujours pas encore de stomodaeum et ne fonctionne par conséquent pas. BRAUN (2 et 3) attribue à une prolifération fungiforme des grandes cellules cylindriques du manteau, le rôle de résorber les tissus de l'hôte emprisonnés entre les deux valves; elle aurait encore pour fonction de dissoudre au profit de l'embryon les sels calcaires du tissu osseux. Les résultats de FAUSSEK (9) ne concordent pas en tous points avec ceux que nous venons de résumer : les débris tissulaires provenant des désordres causés par l'entrée du *Glochidium* dans la peau du poisson constituent la première nourriture dont s'emparent les grosses cellules palléales pour la

soumettre à la digestion intra-cellulaire. Le derme aussi subit des altérations profondes dans le voisinage immédiat de l'embryon : dégénérescence des tissus au profit de l'évolution de ce dernier. Les leucocytes arrivent en grand nombre, indubitablement dans un but de défense (réaction) : l'auteur croit que l'embryon se nourrit aussi en partie de ces éléments, s'il l'emporte contre eux dans la lutte.

Il arrive que le parasite s'arrête dans son développement; alors se fait dans la peau du poisson une migration de leucocytes plus considérable que d'habitude vers le kyste qu'ils envahissent de toutes parts et dont ils détruisent le contenu englobé partie par partie jusqu'à disparition complète (résorption); il n'est pas rare toutefois que, dans ce cas, le kyste se rompe du côté de la surface du corps et que son contenu de même que les leucocytes se perdent par l'orifice ainsi formé.

Les larves des Unionides de l'Amérique du Sud ne possèdent pas de crochets aux bords libres de leur coquille : ils constitueraient pour elles des organes inutiles, car elles ne vont pas vivre sur la peau des poissons [von ILLERING (15)]. Sorties des branchies maternelles, elles sont suffisamment développées pour mener une vie libre : leur tube digestif, entre autres, est complètement formé. Il n'en est pas de même de nos Anodontes, qui doivent à ce moment-là encore achever leur développement embryonnaire : les crochets de leurs coquilles sont des *organes acquis* qui leur permettent de continuer une vie parasitaire chez un hôte nouveau : leur existence s'y passe dans des conditions quasi analogues et leur nutrition y est essentiellement *phagocytaire*.

On peut faire un parallèle entre les conditions d'existence de la larve chez ses deux hôtes. Son entrée provoque une *réaction* : chez la mère, distension des parois branchiales (formation de la chambre incubatrice) et grande émigration de leucocytes chargés d'un rôle de protection; dans la peau du poisson, formation de kyste (chambre incubatrice) par prolifération épidermique et afflux de leucocytes dans le même but que ci-dessus. Au point de vue de la *nutrition*, l'embryon utilise les leucocytes et les éléments

phagocytaires (et leur contenu, tel que des résidus histolytiques) fournis par le corps de la mère d'un côté, et de l'autre, des débris tissulaires et les leucocytes et les phagocytes du poisson. Dans les branchies maternelles, un embryon chétif ou affaibli est envahi par les phagocytes : ou bien ils le détruisent, ou bien ils déterminent autour de lui une membrane cystique qui le rend inoffensif et dans lequel il finit par se détruire; dans le même cas, les cellules migratrices du poisson envahissent la logette dermique et en détruisent le contenu (résorption); le résultat est le même dans les deux cas, c'est-à-dire que la nuisance du parasite est arrêtée. Nous pouvons donc conclure qu'entre hôte et embryon il existe dans les deux cas une lutte incessante qui se termine au profit du plus fort, et dans les branchies de la mère comme dans la peau du poisson, la jeune *Anodonte* vit en *parasite*.

Nous n'avons pas observé les premiers stades du développement de *Cyclas cornea* : il nous est donc impossible de fournir des détails au sujet du *mode* de nutrition des très jeunes embryons. Il a été rappelé plus haut que STEPANOFF (27) et ZIEGLER (28) attribuent exclusivement l'entretien de ceux-ci à une sécrétion de l'épithélium de la chambre incubatrice. Cette sécrétion est très intéressante à observer dans les préparations histologiques; nous n'en donnerons pas une description, puisque le sujet s'écarte trop de la question que nous traitons.

Il a déjà été dit que des phagocytes et des leucocytes se rencontrent en grand nombre dans la chambre incubatrice de *Cyclas*. De même que chez les *Najades* l'exode à ce niveau de ces cellules migratrices normales ou transformées s'exagère considérablement, par réaction de l'organisme mère contre l'embryon parasite. Les préparations qui nous ont servi à cette étude ont été obtenues après fixation d'objets absolument frais et ont parfaitement réussi. Il suffit de jeter un coup d'œil sur la figure 2 de la planche V pour se rendre compte de nos résultats. Le tissu conjonctif, entourant de toutes parts le tissu épithélial de la chambre incubatrice, renferme un grand nombre de leucocytes et de phagocytes en tous points semblables à leurs correspondants arrivés jusque dans la cavité incubatrice après perforation de l'épithélium : la figure en représente encore un grand nombre entamant ce tissu

ou le franchissant. Cet exode d'éléments migrants constitue, avec le produit de la sécrétion épithéliale, un apport nutritif des plus riches pour l'embryon.

La phagocytose intervient donc dans la nutrition de l'embryon de *Cyclas*, mais encore une fois, comme chez les Najades, il s'agit ici d'une adaptation fonctionnelle : les phagocytes destinés primitivement à l'épuration des tissus de la mère arrivent par diapédèse, en compagnie des leucocytes appelés par réaction, jusqu'à la surface épithéliale et vont y servir finalement à l'entretien d'un nouvel organisme ¹.

Les substances nutritives accumulées dans la chambre incubatrice passent dans le tube digestif de l'embryon qui fonctionne longtemps avant la mise en liberté. Les préparations font souvent reconnaître, dans la lumière du tube digestif, les produits de sécrétion, de même que les phagocytes ou leucocytes avalés.

Nos recherches chez *Cyclas* n'ont donc conduit qu'à faire voir l'avantage résultant, pour l'embryon, de la phagocytose qui se fait dans le corps de la mère : elle constitue, à côté de la sécrétion épithéliale, un apport de substances nutritives. Les résultats auraient été plus importants si nous avions pu réussir à retrouver les stades de *phagocytose active* décrite chez l'*Anodonte* : il est probable qu'ils existent, car pendant les premières phases, l'embryon de *Cyclas* se trouve dans des conditions assez semblables à celles de l'*Anodonte*, et, à moins d'admettre que les aliments y passent *exclusivement* par diffusion, on peut s'attendre à voir les sphères de segmentation s'en emparer activement. Pendant les stades ultérieurs, les substances nutritives, si abondamment représentées dans les logettes, diffusent jusque dans le corps de l'embryon ; mais cet état ne dure probablement que fort peu, attendu que de bonne heure déjà le tube digestif commence à fonctionner.

¹ Aucune de nos nombreuses préparations de *Cyclas* ne nous a fourni un exemple d'un enkystement (par leucocytes) d'embryons faibles, atrophies ou détruits, comme cela avait été le cas dans nos recherches sur les *Anodontes*. Nous n'en concluons pas néanmoins que ce phénomène ne se produit pas ; nous dirons même qu'*a priori* déjà nous croyons qu'il doit se rencontrer parfois, étant donné que les conditions générales d'existence sont les mêmes pour les embryons de ces deux espèces de Lamellibranches.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

NAJADES.

I. Toutes les cellules épithéliales des follicules ovariens contribuent, à des degrés différents, à l'édification des ovules et sont jusqu'à un certain point des *cellules génitales* : certaines d'entre elles deviendront des ovules, tandis que les autres leur fourniront par sécrétion les éléments nutritifs. Dès le début de sa genèse, la cellule-œuf vit en parasite aux dépens des autres constituants des follicules.

II. L'exode de leucocytes et de phagocytes qui se produit normalement chez l'Anodonte à la surface des muqueuses (voir notre travail de 1895), s'exagère dans les logettes incubatrices depuis le moment de l'entrée des ovules fécondés ou non.

III. L'augmentation du nombre de leucocytes est l'expression de la réaction de l'organisme mère contre l'embryon parasite.

IV. La lutte entamée contre l'embryon parasite par les leucocytes maternels donne lieu à une sélection : seuls les embryons vigoureux sont conservés.

V. Cette lutte contre l'embryon dans les branchies maternelles (avec destruction ou enkystement) constitue une adaptation fonctionnelle du phagocytisme, en ce sens que, chargées primitivement de l'épuration de l'organisme mère, les cellules sanguines concourent encore à ce but en débarrassant les chambrettes des jeunes avortés ou affaiblis qui par leur accumulation pourraient, à un moment donné, amener des causes de troubles physiologiques. Si, au contraire, la lutte se termine à l'avantage de l'embryon, ils servent à son entretien, ce qui constitue une autre phase d'adaptation.

VI. Il y a deux phases dans la nutrition par phagocytose de l'embryon :

1° *Phase active* (ou directe) : les cellules embryonnaires dévorent les phagocytes et leucocytes arrivés par diapédèse jusqu'à la surface de l'épithélium;

2° *Phase passive* (ou indirecte) : histolyse des phagocytes et des leucocytes, et nutrition par diffusion (le tube digestif n'existe pas encore).

VII. La nutrition par phagocytose directe ou indirecte continue durant tout le séjour de l'embryon dans les branchies de la mère.

VIII. L'embryon continue sa vie parasitaire dans les tissus tégumentaires du poisson.

IX. Il y a un parallélisme complet entre les conditions d'existence et les phénomènes nutritifs intra-branchiaux (Anodonte mère) et intratégumentaires (Poisson).

CYCLAS CORNEA.

N. B. (Nous n'avons pas étudié l'oogenèse ni observé les jeunes stades de développement ¹.)

X et XI. Voir II et III.

XII. L'embryon se nourrit du produit de la sécrétion de l'épithélium de la chambrette incubatrice et (adaptation fonctionnelle de la phagocytose) des leucocytes et phagocytes maternels y arrivés par diapédèse. (Pour le motif signalé plus haut ¹, les détails nous manquent concernant la *phase active* de la phagocytose.)

XIII. Le tube digestif fonctionne avant que l'embryon ne quitte le corps de la mère.

TRITONIUM NODIFERUM.

XIV. Les cellules des trois feuillets blastodermiques se nourrissent activement de granules vitellins par *phagocytose*.

¹ Page 96.

BIBLIOGRAPHIE.

A. INSECTES.

1. BALBIANI, Article publié par la *Gazette médicale de Paris*, 1865.
2. IDEM, Sur l'origine du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles. (*Zool. Anz.*, VI, 1885.)
3. BALFOUR, Embryologie et organogénie comparées.
4. BARFURTH, Die Rückbildung des Froschlarvenschwanzes und die sogenannten Sarkoplasten. (*Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. XXIX, 1887.)
5. IDEM, Zur Regeneration der Gewebe. (*Ibidem*, Bd. XXXVII, 1891.)
6. BATAILLON, La dégénérescence musculaire dans la queue des larves d'Anoures et la phagocytose. (*C. r. de la Soc. de Biol.*, II, 1890.)
7. IDEM, Recherches anatomiques et expérimentales sur les métamorphoses des Amphibiens anoures. (*Annales de l'Université de Lyon*, t. II, 1891.)
8. IDEM, A propos du dernier travail de M. Metchnikoff : Sur l'atrophie des muscles pendant la transformation des Batraciens. (*C. r. de la Soc. de Biol.*, IV, 1892, n° 9.)
9. IDEM, Quelques mots sur la phagocytose musculaire, à propos de la réponse de M. Metchnikoff à ma critique. (*Ibidem*, n° 15.)
10. BLOCHMANN, Ueber eine Metamorphose der Kerne in den Ovarialeiern und über den Beginn der Blastodermbildung bei den Ameisen. (*Verhandl. der Nat. Med. Ver.*, Heidelberg, Bd. III.)
11. IDEM, Ueber die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. (*Festschrift des Nat. Med. Vereins*, Heidelberg, 1886.)

- 11'. A. BRANDT, Ueber die Eiröhren der Blatta (Periplaneta) orientalis. (*Mémoires de l'Acad. de Saint-Petersbourg*, t. XXI, n° 12, 1874.)
12. IDEM, Ueber das Ei und seine Bildungsstätte. Ein vergleichend-morphologischer Versuch mit Zugrundelegung des Insekten-Eies, 1878.
13. IDEM, Die Ernährung und das Wachstum des Dotters im Insekteneie. (*Zool. Anz.*, 1885.)
14. BRASS, Die chromatische Substanz in der thierischen Zelle. (*Zool. Anz.*, 1885.)
15. BREMER, Ueber die Muskelspindeln nebst Bemerkungen über Structur, Neubildung und Innervation der quergestreiften Muskeln. (*Archiv. f. mikrosk. Anat.*, Bd. XXII.)
16. C. DE BRUYNE, Contribution à l'étude de la phagocytose. (*Mém. cour. et mém. des savants étrang. publiés par l'Acad. roy. de Belg.*, t. LIV, et *Arch. de Biol.*, t. XIV, 1895.)
17. FOL, Sur l'origine des cellules du follicle et de l'ovule chez les Ascidieus. (*C. r. de l'Acad. des sciences de Paris*, 1885.)
18. IDEM, Sur l'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. (*Rec. zool. suisse*, t. I, 1885.)
19. GANIN, Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Insekten. (*Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*, Vol. XIX, 1869.)
20. IDEM, Matériaux pour la connaissance du développement post-embryonnaire des Insectes (travail russe). (Même travail dans le *Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*, Bd. XXVIII, 1878.)
21. B. HATSCHK, Beiträge zur Entwicklung der Lepidopteren. (*Jenaische Zeitschr.*, XI.)
22. HENKING, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. (*Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*, Bd. LIV, 1892.)
23. R. HEYMANS, Die Entstehung der Geschlechtsdrüsen von Phyllodromia (Blatta) germanica. Inaug. Diss., Berlin, 1891.
24. KLEBS, Die allgemeine Pathologie oder die Lehre von den Ursachen und dem Wesen der Krankheitsprocesse, 1889.
25. KOROTNEFF, Die Embryologie der Gryllotalpa. (*Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*, Bd. XLI, 1885.)
26. IDEM, Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der Insekten. (*Biol. Centralbl.*, 1892.)

27. KORSCHOLT, Zur Frage nach dem Ursprung der verschiedenen Zellenelemente der Insektenovarien. (*Zool. Anz.*, 8. Jahrg., 1885.)
28. IDEM, Ueber die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellenelemente der Insektenovarien. (*Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*, Bd. XLIII, 1886.)
29. IDEM, Ueber einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier. (*Ibidem*, Bd. XLV, 1887.)
30. IDEM, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. (*Zool. Jahrb.*, Abth. f. Anat. u. Ontogenie der Thiere, Bd. IV, 1. Heft, 1889.)
31. A. KOWALEWSKY, Beiträge zur nachembryonalen Entwicklung der Musciden. (*Zool. Anz.*, 1885, pp. 98 à 105, 125 à 128 et 155 à 157.)
32. IDEM, Beiträge zur Kenntniss der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. (*Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*, Bd. XLV, 1887.)
33. IDEM, Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres. (Extrait des *Travaux du Congrès international de zoologie à Moscou*, 1892.)
34. J. KRASSILSTCHIK, Zur Entwicklungsgeschichte der Phyllopteren. (*Zool. Anz.*, 16. Jahrg., 1895.)
35. IDEM, Zur vergleichenden Anatomie und Systematik der Phyllopteren. (*Ibidem*, 1895.)
36. KÜNCKEL D'HERCULAIS, Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles. Paris, 1875.
37. LEYDIG, Beiträge zur Kenntniss des thierischen Eies in unbefruchteten Zustände. (*Zool. Jahrb.*, Morph. Abth., Bd. III, pp. 287-452, T. 11-17.)
38. LOOSS, Ueber die Betheiligung der Leucocyten an dem Zerfall der Gewebe im Froschlaryenschwanz während der Reduction desselben. Ein Beitrag zur Phagocytenlehre. Leipzig, 1889.
39. IDEM, Ueber Degenerationserscheinungen, besonders über die Reduction des Froschlaryenschwanzes und die im Verlaufe derselben auftretenden histologischen Processe. (*Mémoire couronné par la Fürstlich Joblowskischen Gesellschaft de Leipzig*, X, 1889.)
40. MARGO, Neue Untersuchungen über die Entwicklung, das Wachsthum, die Neubildung und den feineren Bau der Muskelfasern. (*Sitzungsb. der kais. Akad. der Wissensch. in Wien*, Bd. XXXVI, 1859.)

41. MARGO, *Moleschott's Untersuchungen*, Bd. VI, 1860.
42. IDEM, *Denkschr. der kais. Akad.*, Bd. XX, 1861.
43. S. MAYER, Zur Histologie des quergestreiften Muskels. (*Biol. Centr.*, Bd. IV, 1885.)
44. IDEM, Die sogenannten Sarkoplasten. (*Anat. Anz.*, I, 1886.)
45. IDEM, Einige Bemerkungen zur Lehre von der Rückbildung quergestreifter Muskelfasern. (*Zeitschr. f. Heilkunde*, Bd. VIII, 1887.)
46. E. METCHNIKOFF, Embryologische Studien an Insekten. (*Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*, Bd. XVI, 1866.)
47. IDEM, Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Thieren. (*Arbeiten aus dem zool. Institute zu Wien*, Bd. V, 1885.)
48. IDEM, Untersuchungen über die mesodermalen Phagocyten einiger Wirbelthiere. (*Biol. Centralbl.*, Bd. III, 1885.)
49. IDEM, Sur l'atrophie des muscles pendant la transformation des Batraciens. (*Ann. de l'Institut Pasteur*, 1892.)
50. IDEM, *Comptes rendus de la Soc. de Biol.*, n° 9, 1892.
51. IDEM, Réponse à la critique de M. Bataillon au sujet de l'atrophie musculaire chez les Têtards. (*Ibidem*, n° 11, 1892.)
52. IDEM, La lutte pour l'existence entre les diverses parties de l'organisme. (*Revue scientifique*, 10 septembre 1892.)
53. IDEM, Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation. Paris, G. Masson, 1892.
54. PANETH, Die Entwicklung von quergestreiften Muskelfasern aus Sarkoplasten. (*Sitzungsb. der kais. Acad. der Wissensch in Wien*, Bd. XCH, 1885.)
55. IDEM, Zur Frage nach der Natur der Sarkoplasten. (*Anat. Anz.*, Bd. II, 1887.)
56. PATTON, The development of Phryganids with a preliminary note on the development of *Blatta germanica*. (*Quarterly Journal of microscopical Science*, n. s., vol. XXIV, 1884.)
57. A. SABATIER, Sur la morphologie de l'ovaire chez les Insectes. (*C. r. de l'Acad. des sciences de Paris*, 1866, t. CH.)

58. J. SCHAEFFER, Ueber Sarkolyse beim Menschen. (Vorläufige Mittheilung.) (*Sitzungsb. der kais. Acad. der Wissensch. in Wien*, Bd. CI, 1892.)
59. IDEM, Beiträge zur Histologie und Histogenese der quergestreiften Muskelfasern des Menschen und einiger Wirbelthiere. (*Sitzungsb. der kais. Acad. der Wissensch. in Wien*, Bd. CII, 1895.)
60. ANT. SCHNEIDER, Die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insekten. (*Zool. Beiträge*, Bd. I, Breslau, 1885.)
61. F. STUHLMAN, Die Reifung des Arthropodeneies nach Beobachtungen an Insekten, Spinnen, Myriapoden und Peripatus. (*Berichte der Naturf. Gesellsch. zu Freiburg*, Bd. I, Breslau, 1886.)
62. ED. VAN BENEDEN, Embryologie des Mammifères. (*Arch. de Biol.*, t. I, 1880.)
63. J. VAN REES, Over intra-cellulaire spijsverteeringen en over de beteekenis der witte bloedlichaampjes. (*Maandblad voor Natuurwetenschappen*, 1884, Jaarg. II, Aug., Okt. en Nov.)
64. IDEM, Over de post-embryonale ontwikkeling van *Musca vomitoria*. (*Maandblad voor Natuurwetenschappen*, Juli 1885.)
65. IDEM, De beteekenis van chorocyten voor den graad der voeding van snelgroeiende weefsels. (*Donders' Feestbundel van het Nederlandsch Tijdschrift voor Geneeskunde*.)
66. IDEM, Beiträge zur Kenntniss der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*. (*Zool. Jahrb.*, Abth. f. Anat. und Ontog., Bd. III, 1888.)
67. VIALLANES, Recherches sur l'histologie des insectes et sur les phénomènes qui accompagnent le développement postembryonnaire de ces animaux. (*Ann. des sc. natur.*, Zool., 6^e, t. XIV, 1882.)
68. ALF. VOELTZKOW, Entwicklung im Ei von *Musca vomitoria* und *Melolontha vulgaris*. Ein Beitrag zur Entwicklung im Ei bei Insekten. (*Arb. aus dem Zool.-Zoot. Institute zu Würzburg*, Bd. IX, 1. Heft, 1889.)
69. WEISMANN, Ueber die Entstehung der vollendeten Insekten in Larve und Puppe. Frankfurt, 1865.
70. IDEM, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden. (*Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*, Bd. XIV, 1864.)
71. IDEM, Zur Embryologie der Insekten. (*Arch. f. Anat. und Phys.*, 1864.)
72. IDEM, Die Metamorphose der *Corethra plumicornis*. (*Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*, Bd. XVI, 1866.)

73. H. WIELOWIEJSKI, Zur Kenntniss der Eibildung bei der Fenerwanze. (*Zool. Anz.*, 1883.)
74. IDEM, Zur Morphologie des Insektenovariums. (*Zool. Anz.*, 1886.)
75. L. WILL, Ueber die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insekten. (*Zool. Anz.*, 1884.)
76. IDEM, Bildungsgeschichte und morphologischer Werth des Eies von *Nepa cinerea* und *Notonecta glauca*. (*Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*, 1885.)
77. IDEM, Oogenetische Studien : Die Entstehung des Eies von *Colymbetes fuscus*. (*Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*, 1886.)
78. VAN BAMBEKE, Contributions à l'histoire de la constitution de l'œuf : II. Élimination d'éléments nucléaires dans l'œuf ovarien de *Scorpaena scrofa* L. (*Bull. de l'Acad. roy. des sciences de Belgique*, 5^e série, t. XXV, n^o 4.)
79. IDEM, L'oocyte de *Pholcus phalangioides* Fuessl. (*Anat. Anz.*, Ergänzungsheft zum XIII. Band, 1897.)
80. LAMEERE, Études sur la reproduction : II. Recherches sur la réduction caryogamique. Bruxelles, H. Lamertin, 1890.
81. ROULE, La structure de l'ovaire et la formation des œufs chez les Phallusiadées. (*C. R. de l'Acad. des sciences de Paris*, 9 avril 1885.)
82. WEISMANN und ISCHIKAWA, Ueber die Paracopulation im Daphnidenei sowie über Reifung und Befruchtung desselben. (*Zool. Jahrb.*, Abth. f. Anat. und Ontog., Bd. IV, 1889.)
83. BATT. GRASSI, I progenitori dei Myriapodi e degli Insetti. Memoria VII. Anatomia comparata dei Tisanuri e considerazioni generali sull'organizzazione degli Insetti. (*Atti Accad. Lincei mem.*, vol. IV.)
84. ALB. SOMMER, Ueber *Macrotoma plumbea*. Beiträge zur Anatomie der Poduriden. (*Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*, Bd. XLI, 1885.)

B. MOLLUSQUES.

1. VON BAER, Meckel's-Archiv, 1850.
2. M. BRAUN, Postembryonale Entwicklung von Anodonta. (*Zool. Anz.*, I, 1878.)
3. IDEM, Die postembryonale Entwicklung der Najaden. (*Nachrichtsbl. der deutsch. malak. Gesellsch. Frankfurt a. M.*, XIX, 1887.)

4. C.-G. CARUS, Neue Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte unserer Flussmuschel. (*Nor. act. phys. med. Leop.*, Bd. XVI, 1852.)
5. C. DE BRUYNE, Contribution à l'étude de la phagocytose. (*Mémoires couronnés, in 4°, publiés par l'Académie royale de Belgique*, t. LIV, avril 1894.)
6. IDEM, Phagocytose. (*Handelingen van het III^e Nederl. Natuur- en Geneeskundig Congres*, Utrecht, 1891.)
7. IDEM, De la phagocytose et de l'absorption de la graisse dans l'intestin. 1^{re}, 2^e et 5^e communications préliminaires. (*Bull. de la Soc. de méd. de Gand*, 1891.)
8. IDEM, De la phagocytose observée, sur le vivant, dans les branchies des mollusques lamelibranches. (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences de Paris*, décembre 1892.)
9. V. FASSEK, Ueber den Parasitismus der Anodonta-Larven in der Fischhaut. (*Biologisches Centralblatt*, 1895.)
10. FLEMMING, Ueber die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. (*Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. X, 1875.)
11. IDEM, Studien zu der Entwicklungsgeschichte der Najaden. (*Math. Classe Ak. Wien*, Bd. LXXI, 1875.)
12. F.-A. FOREL, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Najaden. (*Sitzungsb. der kais. Acad. der Wissensch. zu Wien, Math.-Nat. Cl.*, Bd. LI, 1875.)
13. HENKING, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. (*Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*, Bd. LIV, 1892.)
14. VON HESSLING, Einige Bemerkungen zu Dr. Keher's Abhandlung : « De spermatozoorum introitu in ovulo », 1855. (*Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*, Bd. V.)
15. H. VON JHERING, Anodonta und Glabaris. (*Zool. Anz.*, 14. Jahrg., 1891.)
16. DE LACAZE-DUTHIERS, Organes génitaux des Acéphales lamelibranches. (*Ann. des sc. natur.*, t. II, 1854.)
17. RAY LANKESTER, On green oysters. (*Quarterly Journal of microscopical Science*, vol. XXVI, 1886.)
18. F. LEYDIG, Mittheilungen über den Parasitismus junger Unioniden an Fischen. 1866.

19. FRANK-R. LILLIE, The Embryology of the Unionidae. A study of cell-lineage. (*Journal of Morphology*, vol. X, n° 1, 1895.)
 20. LUBARSCH, Untersuchungen über die Ursachen der angeborenen und erworbenen Immunität. Berlin, 1891.
 21. METCHNIKOFF, Articles dans les *Arbeiten des Zoologischen Instituts zu Wien*.
 22. IDEM, Pathologie comparée de l'inflammation. Paris, 1892.
 23. RATHKE, Naturh. Selskabhets Skrifter. Kjöbenhavn, 1797.
 24. C. SCHIERHOLZ, Zur Entwicklungsgeschichte der Teich- und Flussmuschel. (*Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*, Bd. XXXI, 1878.)
 25. IDEM, Ueber Entwicklung der Unioniden. (LV. Band der *Math.-Naturw. Classe der K. Akad. der Wissensch. in Wien*, 1888.)
 26. F. SCHMIDT, Beitrag zur Kenntniss der postembryonalen Entwicklung der Najaden. (*Arch. f. Naturg.*, LI, 1885.)
 27. C. STEPANOFF, Ueber die Geschlechtsorgane und die Entwicklung von *Cyclas cornea*. (*Arch. f. Naturg.*, 51. Jahrg., 1865.)
 28. E. ZIEGLER, Die Entwicklung von *Cyclas cornea* Lam. (*Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*, Bd. XLI, 1885.)
-

APPENDICE.

Nous avons omis de dire, au chapitre *Oogenèse et nutrition de l'ovule* (p. 83), que dans son travail publié en 1875, W. FLEMMING¹, revenant sur le sujet, a parfaitement reconnu à cette époque chez l'*Anodonte* la nature épithéliale de la paroi du follicule ovarique qu'il avait désignée antérieurement (1873) sous le nom de *synectium*. Nous n'avons pas cité davantage l'opinion de VON JHERING² et de STAUFFACHER³, parce que nous ne connaissions pas leurs travaux à l'époque où le présent mémoire a été déposé; nous avons été plus heureux depuis. Le premier de ces auteurs décrit dans le pédicule qui suspend l'œuf des *Najades* à la paroi folliculaire, une trainée d'éléments deutoplasmiques tout préparés. STAUFFACHER, faisant une étude complète de l'oogenèse chez *Cyclas*, insiste longuement sur le rôle sécrétoire dévolu à l'épithélium folliculaire : il fournit des éléments nutritifs à l'ovule qui, de plus, englobe la partie libre des cellules, le restant, y compris le noyau, allant reconstituer une cellule normale.

Il y aurait donc là une destruction *partielle* des éléments épithéliaux au profit de la cellule-œuf, ce qui rappellerait, *dans une certaine mesure*, le phénomène décrit par nous pour l'ovaire d'*Anodonte*.

Gand, le 15 novembre 1897.

¹ W. FLEMMING, *Studien zu der Entwicklungsgeschichte der Najaden* (SITZ. D. K. K. AKADEM. WIEN, 3. ABTH., Bd. LXXI, 1875).

² VON JHERING, *Zur Kenntniss der Eibildung bei den Muscheln* (ZEITSCHR. F. W. ZOOL., Bd. XXIX, 1877).

³ H. STAUFFACHER, *Eibildung und Furchung bei Cyclas cornea* L. JENASISCHE ZEITSCHR., Bd. XXVIII, 1894. — Communication préliminaire dans le *Vierteljahrsschrift der Nat. Ges. Zurich*, Bd. XXXVIII, 1893, pp. 361-370.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE I.

FIG. 1. — *Musca vomitoria*. — Muscles en dégénérescence. On reconnaît aisément une marche progressive de l'hypertrophie nucléaire : le noyau n_1 est quasi normal encore, n_2 est déjà plus grand, n_3 est très développé et le nucléole semble également avoir gagné en dimensions. La substance contractile est colorée par l'hématoxyline, possède encore sa striation et est réduite en faisceaux fibrillaires. A sa partie supérieure, elle s'est transformée en sarcolytes vivement colorés par l'éosine; il en est de même des sarcolytes déjà libres à la gauche du muscle. Il est facile de voir qu'il y a une transition marquée entre les sarcolytes : elle est suffisamment indiquée par l'action des matières colorantes. Le fragment musculaire *B* montre une dégénérescence assez avancée : les sarcolytes, tout en étant encore quelque peu striés, prennent déjà légèrement la teinte rosée de l'éosine (Zeiss, obj. D, oc. 2).

FIG. 2. — *Idem*. — Quatre myoclastes entourant une trachée en voie d'évolution; les limites des cellules hypodermiques ne sont guère nettement indiquées. La figure montre clairement que dans chaque myoclaste, les sarcolytes subissent des transformations : ceux qui sont groupés autour du noyau sont les plus grands et ont fortement pris la teinte de l'éosine; les autres se colorent faiblement à l'hématoxyline, au fur et à mesure qu'ils s'éloignent du centre. Il n'y a d'exception que pour deux grands sarcolytes situés à la périphérie de l'un des myoclastes. — *ph.*, phagocyte contenant un très grand sarcolyte qui en est encore à son premier stade de dégénérescence (Zeiss, obj. D, oc. 2).

FIG. 3 et 4. — *Idem*. — Deux stades de formation d'un myoclaste. La préparation dont ceux-ci ont été copiés, a été obtenue après fixation par la liqueur de Hermann : son acide osmique fait apparaître la graisse, et la safranine a coloré tout ce qui est chromatophile. Nous renvoyons au texte pour l'explication du groupement des sarcolytes, *sl.*, et de leurs divers aspects (Zeiss, obj. homog., immers. apochromat., oc. compens. 8).

FIG. 5. — *Idem*. — Myoclaste complètement formé. Autour du noyau se distinguent les grands sarcolytes groupés assez régulièrement et de façon radiaire; au fur et à mesure qu'on s'éloigne du centre, on constate que leurs dimensions diminuent, que la graisse y apparaît, de même que plus loin encore des parties chromatophiles (Zeiss, obj. homog., immers. apochromat., oc. compens. 8; Hermann, safranine). Voir le texte pour de plus amples détails.

FIG. 6. — *Idem*. — Cinq globes granuleux (Körnchenkugeln). Les sarcolytes y renfermés ont perdu l'acuité de leurs arêtes (Zeiss, obj. homog., immers. apochromat., oc. compens. 8; Hermann, safranine).

PLANCHE II.

FIG. 1. — Destruction de glandes salivaires de *Musca vomitoria*. — La cellule *A* est entamée par quatre phagocytes renfermant tous des fragments sarcolytiques; ils sont logés dans une cavité creusée dans le corps cellulaire et qui a] même entamé la membrane nucléaire. A la partie inférieure, la substance cellulaire a disparu presque dans sa totalité. La cellule *B* présente inférieurement une encoche dans laquelle se trouve logé un phagocyte non chargé de débris tissulaires. Le ravage de la cellule est très nettement indiqué à droite et en haut (Zeiss, obj. homog., immers. apochromat., oc. compens. 8; Hermann, safranine).

FIG. 2, 3, 4 et 5. — Quatre phagocytes de *Tenebrio molitor* renfermant de grosses boules grasses dont quelques-unes sont fusionnées deux à deux et sur le point d'être expulsées; les parois des vacuoles sont très nettes. Dans ces figures, comme dans les numéros 6, 7 et 8, on reconnaît très bien les éléments chromatiques des sarcolytes caractéristiques pour l'animal dont il s'agit (Zeiss, obj. homog., immers. apochromat., oc. compens. 8; Hermann, safranine).

FIG. 9 et 10. — Deux myoclastes de *Bombyx mori* dans lesquels la digestion intracellulaire est déjà assez avancée. Le noyau hypertrophié ne ressemble plus à l'élément nucléaire bâtonnoïde de la fibre musculaire normale (Leitz, obj. 7, oc. 3; Hermann, safranine).

FIG. 11. — Myoclaste de *Musca vomitoria* au moment où il se désagrège à la base d'un épithélium en prolifération; les cellules de celui-ci renferment un grand nombre de produits de la destruction du myoclaste en question (Zeiss, obj. D, oc. 4; Hermann, safranine).

FIG. 12. — Ovule d'*Eschna grandis* entouré de toutes parts par un épithélium folliculaire dont les cellules sécrètent de la graisse (Zeiss, obj. homog., immers. apochromat., oc. 4; Hermann, safranine).

FIG. 13. — Chambre terminale d'un tube ovarique de *Telephora*, dans laquelle on reconnaît nettement l'histolyse de cellules nutritives; à certains niveaux, l'on peut suivre les diverses phases du phénomène (Hermann, safranine).

FIG. 14. — *Periplaneta orientalis*. — Paroi d'un tube ovarique sur laquelle se trouvent accolés deux syncytia. L'un, *a*, est presque complètement épuisé: il ne reste plus guère qu'une cellule à bactéroïdes; l'autre, *b*, est moins résorbé: il possède encore de la graisse dans deux cellules pariétales et deux cellules à bactéroïdes.

FIG. 15. — Autre tube ovarique de *Periplaneta orientalis* sur lequel se trouve accolé un syncytium quasi épuisé.

Cette figure, de même que la précédente, a été dessinée avec Zeiss, obj. homog., immers. apochromat., oc. compens. 8. — Hermann, safranine.

PLANCHE III.

FIG. 1. — Section longitudinale de l'ovaire de Dytique. La chambre nutritive surmontant l'unique follicule de la figure renferme six cellules, dont l'une, *a*, déverse son noyau dans la direction de l'ovule; une autre, *b*, ne renferme pas de noyau, mais une trainée claire se trouvant tout à fait en dessous d'elle et se continuant avec un espace *d*, renfermant un noyau, indique que probablement ce dernier lui a appartenu, mais s'est déjà transporté dans l'ovule. La vésicule germinative, *v*, très riche en chromatine, renferme un noyau *c*, y noyé complètement et montre une amiboïdité très grande; dans ses pseudopodes *ps*, elle renferme un autre noyau *e*, déjà presque englobé. Une trainée claire, oblique, venant de la chambre nutritive, s'étend jusqu'à l'intérieur de la vésicule, et sur les coupes sériées on peut la voir se mettre en continuité avec l'espace *d* (Zeiss, obj. D, oc. 2; Hermann, vinaigre de bois, safranine).

FIG. 2. — Chambre nutritive d'ovaire de Dytique. Quatre noyaux de cellules nutritives se fusionnent entre eux et restent absolument distincts de leur cytoplasme (Zeiss, obj. homog., immers. apochromat., oc. compens. 8; Hermann, vinaigre de bois, safranine).

FIG. 3. — Ovule de Dytique dont la vésicule germinative embrasse dans une excavation *amiboïde* un noyau de cellule nutritive. En un point de sa surface, ce dernier a perdu sa membrane nucléaire et laisse sortir par là des granulations chromatiques qui passent dans la vésicule (Zeiss, obj. homog., immers. apochromat., oc. compens. 8; Hermann, safranine).

FIG. 4. — Partie d'ovule de Dytique renfermant trois noyaux de cellule nutritive très rapprochés; on ne voit plus trace de leur cytoplasme, qui est complètement fusionné avec le vitellus. Les parties chromatiques, *chr*, correspondent probablement par leur ensemble à la zone claire décrite par Korschelt autour de la vésicule et les trainées claires au pseudopode du même élément (Zeiss, obj. homog., immers. apochromat., oc. compens. 8; Hermann, safranine).

FIG. 5. — Section transversale faite dans le voisinage immédiat du germigène d'un tube ovarique de Dytique. L'ovule, à ce niveau, est directement entouré par l'épithélium folliculaire sectionné transversalement: celui-ci est en pleine activité sécrétoire et fournit à l'ovule, qui s'en nourrit activement, des boules chromatiques logées dans un substratum non colorable et de dimensions diverses. Un de ces produits de sécrétion se trouve logé dans la vésicule germinative, tandis qu'un autre est situé sur le bord: correspondraient-ils aux bourgeons nucléaires qui, d'après Will, seraient destinés à aller former les noyaux des cellules épithéliales?

PLANCHE IV.

FIG. 1. — Ovule d'Anodonte dans la branchie de la mère. La membrane présente un très grand nombre d'anfractuosités dans l'une desquelles se trouve un leucocyte. Il y a deux superbes sphères attractives; l'une d'elles, située dans le voisinage immédiat d'un pronucleus, lui appartient probablement (Zeiss, obj. homog., immers. apochromat., oc. compens. 8; Hermann [un mois], safranine).

FIG. 2. — Ovule d'Anodonte en segmentation. Les macromères *a* et *b* possèdent respectivement un et deux lobopodes; la sphère *c* englobe un leucocyte *l* en dégénérescence; *d*, micromère en division; *ph*, phagocyte dans la lumière branchiale; *ph'*, phagocyte à l'intérieur de la membrane ovulaire (Zeiss, obj. homog., immers. apochromat., oc. compens. 8; Hermann, safranine).

Le dessin laisse malheureusement beaucoup à désirer.

FIG. 3. — Stade de la première segmentation. *gp*, globule polaire; *x*, élément que nous n'avons pu reconnaître, mais qui pourrait bien représenter une inclusion nutritive; la coupe suivante montre que ce n'est point non plus un globule polaire, et il en est de même pour *ph'*, que nous reconnaissons pour un phagocyte, comme ci-dessus, *ph* (Zeiss, obj. homog., immers. apochromat., oc. compens. 8; Hermann, safranine).

FIG. 4. — Blastocèle d'Anodonte. Un phagocyte *ph* pénètre à travers la membrane, tandis que d'autres rampent à la surface. Nous n'avons reproduit que la partie la plus intéressante de la coupe (Zeiss, obj. homog., immers. apochromat., oc. compens. 8; Hermann, safranine).

FIG. 5. — Kyste comprenant une partie centrale compacte dans laquelle se reconnaissent des débris de nombreuses coquilles et des points chromatiques; *a*, *b*, *c*, *d*, quatre embryons encore plus ou moins bien conservés; *C*, membrane cystique; *ep*, épithélium branchial; *l*, leucocyte non encore compris dans la membrane (Zeiss, obj. A, oc. 2; Hermann, safranine et violet de gentiane).

PLANCHE V.

FIG. 1. — Un embryon d'Anodonte enfermé dans un kyste, *C*; *b*, byssus. Dans le voisinage immédiat se trouve une accumulation de leucocytes et de phagocytes formant une bourre nutritive. L'épithélium branchial est représenté par la bordure irrégulière grise (Zeiss, obj. D, oc. 2; Hermann, safranine).

FIG. 2. — Section transversale d'une chambre incubatrice de *Cyclas cornea*, dont la lumière est remplie de produits de sécrétion (*s*) des cellules épithéliales, de phagocytes, *ph*, et de leucocytes, *l*. L'épithélium est surbaissé et, çà et là, un leucocyte ou un phagocyte tente de le percer (Zeiss, obj. D, oc. 2; Hermann, safranine).

FIG. 3. — Section longitudinale de tube ovarique de Dytique à la hauteur de la dernière chambre nutritive complètement dépourvue de ses cellules ordinaires, mais remplie de débris histolytiques de l'épithélium (Zeiss, obj. D, oc. 2; Hermann, safranine).

FIG. 4. — Grand amas histolytique provenant de l'épithélium du dernier follicule ovarique descendant dans l'oviducte de *Periplaneta orientalis* (Zeiss, obj. D, oc. 2; Hermann, safranine).

FIG. 5. — Myoclastes en voie de formation dans un muscle intersegmentaire de *Forficula auricularia*: on peut y poursuivre les phases du phénomène (Zeiss, obj. D, oc. 2; Hermann, safranine).

TABLE DES MATIÈRES.

INSECTES.

MÉTHODES ET MATÉRIAUX DE RECHERCHE.

I. INSECTES A MÉTAMORPHOSES COMPLÈTES :

A. <i>Historique</i>	4
B. <i>Dégénérescence et destruction musculaires</i>	9
Historique. Résultats personnels obtenus chez <i>Musca vomitoria</i> , <i>Bombyx mori</i> , <i>Tenebrio molitor</i> et <i>Phryganea</i> .	
C. <i>Dégénérescence et destruction des glandes salivaires</i>	26
(Musca vomitoria.)	
Discussion des opinions.	
Résultats personnels.	
D. <i>Destruction de l'hypoderme larvaire</i>	31
(Musca vomitoria, Bombyx mori et Tenebrio molitor.)	
Discussion des opinions.	
Résultats personnels.	
E. <i>Destruction du corps adipeux</i>	34
(Musca vomitoria, Bombyx mori et Tenebrio molitor.)	
Discussion des opinions.	
Résultats personnels.	

II. INSECTES A MÉTAMORPHOSES INCOMPLÈTES (HÉMINÉTABOLIENS) :

A. <i>Historique</i>	41
B. <i>Dégénérescence et destruction musculaire</i> (Forficula, Nepa et Notonecta)	42
C. <i>Modifications au sein de l'hypoderme</i>	45
Discussion et résultats personnels.	

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES AU SUJET DE LA PHAGOCYTOSE	45
---	----

DESTINÉE DES PRODUITS DE DESTRUCTION DES ORGANES LARVAIRES	47
1° Phagocytes proprement dits	47
2° Myoclastes et syncytia	49
3° Leucocytes	51
Discussion et résultats personnels.	
DÉVELOPPEMENT DES ORGANES GÉNITAUX	53
Formation et nutrition de l'ovule.	
Nutrition de la vésicule germinative.	
Discussion et résultats personnels.	
CONSIDÉRATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES	67
Compilation de la structure de l'ovaire dans la série.	
Tableau comparatif et table synoptique du développement phylogénétique de l'ovaire.	
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	75
RÉGÉNÉRATION MUSCULAIRE (Annexe).	79

MOLLUSQUES.

Historique	80
METHODES ET MATÉRIAUX DE RECHERCHE :	
I. OOGÈNESE ET NUTRITION DE L'OVULE.	83
II. PHAGOCYTOSE DANS LES CHAMBRES INCUBATRICES	84
III. NUTRITION DE L'EMBRYON	88
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	98
BIBLIOGRAPHIE :	
A. <i>Insectes</i>	100
B. <i>Mollusques</i>	105
APPENDICE	108
EXPLICATION DES PLANCHES.	109

Fig. 1

Fig. 2

Fig. 4

Fig. 3

Fig. 5

Fig. 6

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

3 9088 00217124 7

nhinvz qQR187 P48914

Sur l'intervention de la phagocytose dan