2910.

495.708
J33

JANET, Charles

SUR L'ONTOGÉNÈSE DE L'INSECTE

1909

QL
495.5
J36
1909
ENT

Smithsonian Institution
214068
National Museum

LIMOGES
DUCOURTIEUX ET GOUT
Imprimeurs

F. 28

GROUPES TERNAIRES de triades de métamères	TRIADES DE MÉTAMÈRES		NUMÉROTAGE des MÉTAMÈRES		CHAINE DES CENTRES NERVEUX
	Dénominations	Adaptations	Ordre onto-génique	Ordre ana-tomique	
Groupe stomentéro-céphalique	1 Triade acronienne ou stomentérique	Ingestion et Emmagasinement des aliments	1	1	Centre proto-stomentérique
			3	2	Centre deuto-stomentérique ou œsophagien
			2	3	Centre trito-stomentérique ou ganglion frontal
	3 Triade cérébrale	Fonctions sensitives et psychiques	7	4	Protocérébrum
			9	5	Deutocérébrum
			8	6	Tritocérébrum
	4 Triade gnathale	Préhension et Préparation des aliments	10	7	Centre protognathal
			12	8	— deutognathal
			11	9	— tritognathal
Groupe thoraco-gastrique	5 Triade thoracique	Mouvements de déplacement	13	10	— prothoracique
			15	11	— mésothoracique
			14	12	— métathoracique
	6 1re triade abdominale, contractée chez les Myrmicinae	Mouvements relatifs	16	13	1er Centre abdominal
			18	14	2e — —
			17	15	3e — —
	7 2e triade abdominale, dilatée chez les Myrmicinae	Logement de l'air inspiré, des aliments, et des gonades	19	16	4e — —
			21	17	5e — —
			20	18	6e — —
Groupe génito-proctentérique	8 Triade génitale de la femelle	Reproduction	22	19	7e — —
			24	20	8e — —
			23	21	9e — —
	9 Triade génitale du mâle	Fécondation	25	22	10e — —
			27	23	11e — —
			26	24	12e — —
	2 Triade poctentérique ou telsonienne	Rejet des résidus alimentaires et Excrétion	4	25	Centre proto-proctentérique
			6	26	— deuto-proctentérique
			5	27	— trito-proctentérique

JANET, Charles. 1909

PARTIES INNERVÉES PAR CHACUN DES CENTRES DE LA CHAINE NERVEUSE		SPIRACLES TRACHÉENS	GRANDES DIVISIONS anatomiques du corps
Proto-stomentéron	Proventricule et Gésier		
Deuto-stomentéron	Jabot et Œsophage		Stomentéron.
Acron	Suprapharynx, Clypéus	—	
Métamère protocérébral	Métamère labral		
Métamère deutocérébral	— antennaire		
Métamère tritocérébral	— hypopharyngien		Tête.
Protognathon	— mandibulaire		
Deutognathon	— maxillaire		
Tritognathon	— labial		
Prothorax	— prothoracique (1re patte)	(Spir. prothor. des Diptera)	
Mésothorax	— mésothoracique (2e patte)	Spiracle mésothoracique	Thorax.
Métathorax	— métathoracique (3e patte)	— métathoracique	
1er métamère abdominal	— médiaire des Hymenoptera	1er Spiracle abdominal	
2e — —	— pétiolaire des Formicidae	2e — —	
3e — —	— post-pétiolaire des Myrmicinae	3e — —	
4e — —	1er — du gaster des Myrmicinae	4e — —	
5e — —	2e — du gaster —	5e — —	
6e — —	3e — du gaster —	6e — —	Abdomen.
7e — —	— de l'orif. génit. de la femelle	7e — —	
8e — —	— des gonapophyses antér.	8e — —	
9e — —	— — postér.	(9e Spir. abdom. du Lepisma)	
10e — —	— de l'orifice génital du mâle		
11e — —	— pré-cercal		
12e — —	— cercal		
Telson	Mamelon anal, Sphincter anal	—	
Deuto-proctentéron	Gros intestin		Proctentéron.
Trito-proctentéron	Intestin grêle		

QL
495.5
J36
1909
ENT

JANET, CHARLES

SUR

L'ONTOGÉNÈSE DE L'INSECTE

LIMOGES
IMPRIMERIE-LIBRAIRIE DUCOURTIEUX ET GOUT
7, RUE DES ARÈNES, 7

1909

SUR L'ONTOGÉNÈSE DE L'INSECTE

L'ontogénèse est le développement de l'individu depuis l'apparition de la cellule formatrice de l'œuf jusqu'à l'état adulte, où, même, à cause des changements normaux, qui peuvent survenir au cours de cet état, jusqu'à la mort normale.

L'ontogénèse consiste en une première multiplication de la cellule initiale, puis en groupements, différenciations et nouvelles multiplications cellulaires. Tout cela constitue une série d'épigénèses positives. Ces épigénèses positives peuvent être accompagnées, comme c'est le cas chez les Insectes supérieurs, d'épigénèses négatives, c'est-à-dire de destructions, partielles ou totales, précoces ou tardives, de certains groupes de cellules, groupes dont la présence est, ainsi, transitoire au cours de l'ontogénèse. Ces épigénèses négatives réagissent sur les épigénèses positives, soit en les contrariant et en les retardant, au moins momentanément, soit en les favorisant et en les activant.

La marche d'une ontogénèse, depuis l'état d'ovule jusqu'à l'état adulte, n'est pas le résultat d'une attraction inexplicable, produisant une sorte de gravitation finaliste vers cet état adulte. Au contraire, à tout instant du cours d'une ontogénèse, non seulement l'état histologique et anatomique des organes, mais aussi leur état fonctionnel, y compris l'état des centres nerveux et les actes que ces centres déterminent, sont une résultante inéluctablement déterminée par le milieu et par l'enchaînement de tout ce qui vient de se passer dans la partie écoulée de l'ontogénèse en cours et de tout ce qui s'est passé dans l'ensemble des ontogénèses précédentes, c'est-à-dire dans la phylogénèse.

Retard de l'ontogénèse des derniers métamères

Dans les chaînes formées d'individus trimétamérisés, chaînes qui sont devenues, par perte de l'individualité de leurs éléments, la forme annélidienne ancestrale des Myriapodes et des Insectes, les deux premiers individus formés étaient l'individu antérieur (individu acronien) et l'individu postérieur (individu telsonien). Quant aux individus intermédiaires, ils se formaient les uns à la suite des autres, de telle sorte que les plus jeunes étaient ceux situés le plus en arrière.

Il en est de même dans l'ontogénèse des Myriapodes et des Insectes actuels, et l'âge ontogénique des métamères d'un individu décroît de la même façon. Cela explique pourquoi le développement d'un métamère est, en général, à quelques exceptions près, d'autant plus en retard, qu'il est plus rapproché de l'individu telsonien.

Degré d'avancement de la métamérisation au moment de l'éclosion postembryonnaire. — Chez les Vers, chez les Diplopodes (Glomeridae, Julidae) et chez certains Chilopodes (Lithobiidae, Scutigeridae), les premiers métamères se forment, seuls, pendant la période embryonnaire, et l'éclosion, hors des enveloppes de l'œuf, a lieu bien avant l'apparition du nombre définitif des métamères de l'individu adulte.

C'est que, grâce à la grande indépendance que les métamères présentent les uns par rapport aux autres, les métamères antérieurs ont pu prendre une telle avance, dans leur ontogénèse, que leurs organes ont pu devenir fonctionnels et aptes à permettre une vie libre, à un moment où les métamères postérieurs ne sont pas encore formés. Cela rejette l'apparition de ces derniers à la période postembryonnaire.

Au contraire, chez les autres Chilopodes (Geophilidae, Scolopendridae) et chez les Insectes, l'éclosion n'a lieu qu'à une époque où l'apparition du nombre définitif des métamères est terminée.

Mais les derniers de ces métamères n'ont, cependant, pas toujours eu le temps de compléter leur organisation, et ils peuvent être à un état ontogénétique d'autant plus en retard que leur rang est plus éloigné.

MODES DIVERS DE L'ONTOGÉNÈSE DE L'INSECTE

La partie de l'évolution ontogénétique qui fait passer l'Insecte de la forme embryonnaire à la forme adulte s'est notablement compliquée au cours de la phylogénèse. Elle présente des modes de développement, remarquables et variés, qui ont, depuis longtemps, attiré l'attention, et que l'on a cherché à classifier.

Toute classification rationnelle devant tendre à être un tableau de l'évolution phylogénétique, et les processus ontogénétiques n'étant qu'une des manifestations de cette évolution, il est évident que la classification de ces processus devrait se superposer, purement et simplement, à la systématique de la Classe. Une telle classification conduirait, il est vrai, à séparer, dans des groupes différents, des processus présentant des ressemblances de convergence plus ou moins accentuées, mais cela ne l'empêcherait pas d'être la seule classification réellement naturelle.

Mais, nous ne connaissons pas encore très exactement la phylogénèse des Insectes, en sorte que la classification et les rapports des groupes systématiques entre eux, ne sont établis que d'une façon approximative. Il y a donc lieu de se contenter, aussi, pour les processus ontogénétiques, d'une classification un peu artificielle, qui n'est superposable que dans une certaine mesure à la classification systématique actuellement adoptée.

Remettant à un travail ultérieur un examen plus détaillé de cette question, nous nous contenterons, ici, d'une classification réduite à sa plus simple expression et ne comprenant que trois catégories : l'amétabolie, l'hémimétabolie, l'holométabolie.

AMÉTABOLIE

Comme celle du Proinsecte, l'ontogénèse des Insectes inférieurs actuels, c'est-à-dire des Thysanoures et des Orthoptères, présente cette continuité qui caractérise la croissance, par degrés presque insensibles, par différenciations lentement progressives, sans

arrêts notables ni transformations brusques, que l'on observe dans l'ontogénèse de la plupart des Animaux. C'est un mode de développement, par épigénèses positives successives, relativement simples, qui constitue ce que l'on appelle une épimorphose.

Par opposition à ce qui existe pour les Insectes supérieurs actuels, les ontogénèses, purement épimorphiques, des Insectes inférieurs en question, constituent la catégorie de l'Amétabolie.

Le véritable caractère de ces ontogénèses réside dans ce fait que les formes jeunes représentent, déjà assez nettement, la forme adulte, et que, s'il leur reste à accroître leurs dimensions, à compléter quelques organes tels que les antennes et les cerques, à en acquérir d'autres tels que les ailes ou les gonapophyses, à achever, en un mot, par une série d'épigénèses positives, leur organisation déjà assez bien dessinée, du moins n'y a-t-il pas, dans leur ontogénèse, ces importantes épigénèses négatives, caractéristiques des ontogénèses des Insectes supérieurs.

L'amétabolie comprend l'épimorphose, ou amétabolie proprement dite, des Aptérygotes, et l'épimorphose, plus complexe parce qu'elle est accompagnée de la formation d'ailes (paurométabolie), des Dermaptères et des Orthoptères.

Dans les ontogénèses amétaboliques, les formes jeunes appartiennent à cette catégorie (hèbes) où, contrairement à ce qui a lieu chez les formes jeunes que l'on appelle larves, l'organisation de l'adulte est déjà assez fidèlement représentée, et où, surtout, il n'y a aucune de ces parties provisoires dont la présence est une des causes les plus importantes de la complication de l'ontogénèse.

MÉTABOLIE

Etat larvaire

Chez les Insectes plus élevés, il y a un état larvaire. Chez eux, en effet, les jeunes appartiennent à la catégorie des larves, ou formes qui, par suite d'adaptations plus ou moins accentuées, permettant d'utiliser des conditions de nutrition spéciales, ont non seulement une organisation plus ou moins différente de celle de leur forme adulte, mais possèdent, de plus, des organes fonctionnels, hautement spécialisés mais provisoires, qui disparaîtront et ne se retrouveront plus chez l'adulte.

Etat imaginal

Dès qu'il y a eu, dans l'ontogénèse des Insectes, introduction phylogénétique d'un état larvaire vrai, c'est-à-dire d'un état caractérisé par la présence d'organes adaptatifs transitoires, la forme définitive de l'individu, forme qui apparaît après la formation des organes spécialement adaptés à l'état adulte, et après la disparition des organes provisoires larvaires, mérite la dénomination spéciale d'imago.

L'état imaginal est, ainsi, l'état adulte de tout Insecte qui possède un état larvaire vrai.

Métamorphose

La métamorphose de l'Insecte est le changement qui survient lors du passage de la forme larvaire à la forme imaginale.

D'une façon générale, on peut appeler métamorphose toute transformation ontogénétique où, sans qu'il y ait fragmentation de l'individu en plusieurs individus nouveaux, il y a un changement, plus ou moins considérable, de la forme et de l'organisation, et où ce changement est accompagné d'histolyse d'organes larvaires provisoires et d'histogénèse d'organes imaginaux nouveaux.

Giard a déjà insisté sur le rôle caractéristique que les histolyses jouent dans les métamorphoses. Mais j'ajouterai qu'il faut bien spécifier que, pour caractériser une métamorphose, les histolyses doivent porter sur des tissus propres à un état jeune. Une histolyse, même très considérable, telle que celle de l'énorme musculature vibratrice des ailes des Fourmis, ne peut pas caractériser une métamorphose parce qu'elle porte sur des tissus appartenant à un organisme adulte.

Dans l'ontogénie de l'Insecte, le mot métamorphose ne doit pas être confondu avec le mot nymphose dont il sera question ci-après. La métamorphose est un changement qui peut se présenter même en l'absence de nymphose, mais, s'il y a nymphose, la métamorphose en est accrue dans la mesure de l'amplitude des phénomènes nymphaux.

Apparition phylogénétique de l'état larvaire

Le déterminisme phytogénétique de l'apparition des formes larvaires a été une spécialisation, de plus en plus accentuée, des formes jeunes à des conditions d'existence spéciales.

Parmi ces conditions, la plus importante de toutes a été la rencontre, par l'Insecte primitivement chasseur et modérément alimenté, d'une nourriture, nouvelle et très abondante, qu'il s'est trouvé en mesure d'utiliser.

Toutefois il n'utilisait cette nourriture que pendant son jeune âge et il reprenait, dès qu'il arrivait à l'état adulte, une nourriture analogue à sa nourriture ancienne. Les adaptations consécutives à cette modification momentanée de l'éthologie des jeunes, ont respecté, dans une large mesure, les adaptations précédemment acquises de l'état adulte.

Par suite de l'indépendance de la phylogénèse des diverses parties du corps, l'apparition ontogénétique des parties résultant de ces adaptations des jeunes a pu devenir de plus en plus précoce. Ces adaptations sont ainsi arrivées à se manifester de si bonne heure, au cours de l'ontogénèse, qu'elles se sont trouvées être prépondérantes dans l'organisme. Elles ont, par suite, créé une forme nouvelle, simplifiée, dont l'édification rapide a arrêté, à peu près complètement, mais seulement d'une façon momentanée dans chaque ontogénèse, le développement des parties en rapport avec l'éthologie et la structure anatomique acquises par l'individu adulte.

Le processus phylogénétique de l'apparition des formes larvaires me paraît avoir consisté en un dédoublement en deux portions du rudiment embryonnaire de certains des organes, dédoublement qui, d'ailleurs, n'a pas altéré le plan morphologique fondamental de la Classe.

L'une des deux portions, probablement celle qui comprenait les cellules les plus jeunes du rudiment, a acquis, sous l'influence des circonstances favorables qui ont été rencontrées, la faculté de se développer d'une façon précoce, pour ainsi dire prématurée, et de contribuer, ainsi, à donner à l'individu une forme provisoire, simplifiée, dite larvaire, spécialement adaptée à ces conditions

Dans les ontogénèses où est apparu ce dédoublement de certains des rudiments embryonnaires en une portion imaginale, conservatrice des caractères ancestraux, et une portion larvaire, entraînée à des adaptations nouvelles, le développement brusque et rapide des portions larvaires a provoqué, pour les portions imaginales, une inhibition, plus ou moins complète, du développement, et ces portions imaginales ne retrouvaient qu'à un moment plus tardif de l'ontogénèse les conditions voulues pour se développer à leur tour, et donner la forme adulte, définitive, qui correspondait au stade d'évolution phylogénétique alors acquis par l'Insecte.

Il est évident que les adaptations dont il est ici question ont porté sur des individus menant une vie libre et ayant, par conséquent, déjà atteint un stade assez avancé de leur ontogénèse. Mais, par suite d'une accélération embryogénique, les dédoublements connexes de ces adaptations se sont manifestés à des stades de plus en plus précoces des ontogénèses et les rudiments des organes intéressés ont fini par se dédoubler nettement dès le début de leur formation.

C'est grâce à l'indépendance relative que présente la phylogénèse d'une partie par rapport à celle des autres parties d'un même organisme qu'une telle accélération peut être réalisée.

Il est probable que l'apparition d'organes provisoires et, par conséquent, de formes larvaires encore peu différenciées et d'une métamorphose encore peu accentuée, a été antérieure à la séparation des ordres qui ont actuellement une ontogénèse métabolique. L'origine de la métabolie serait, ainsi, monophylétique. En tout cas, c'est séparément, dans les divers ordres, que les formes larvaires se sont de plus en plus spécialisées et de plus en plus différenciées, cela, au point de donner les formes, si variées, que nous montrent les Insectes actuels.

Définition et division de la métabolie

La métabolie est le mode ontogénétique qui comprend une métamorphose, c'est-à-dire les changements qui accompagnent le passage d'une forme larvaire vraie à une forme imaginale.

Suivant l'ampleur de la métamorphose, et suivant l'importance des phénomènes qui l'accompagnent, la métabolie peut être

divisée en un certain nombre de modes ontogénétiques qui se groupent en deux grandes catégories, à savoir : l'hémimétabolie et l'holométabolie.

Hémimétabolie

L'hémimétabolie comprend les ontogénèses, en fait, assez variées qui présentent une forme larvaire vraie, et par conséquent, une métamorphose, mais qui ne présentent pas de nymphose.

Les modes de développement qui composent cette catégorie intermédiaire ne diffèrent donc de l'amétabolie que par ce qu'ils possèdent des formes jeunes méritant d'être considérées comme de véritables larves.

On peut placer dans l'hémimétabolie les ontogénèses des Libellulides, des Perlides et des Ephémérides.

Holométabolie

L'holométabolie comprend les ontogénèses dans lesquelles la métamorphose, c'est-à-dire le changement qui accompagne le passage de la forme larvaire à la forme imaginale, est effectuée par une nymphose.

Apparition phylogénétique de la nymphose

Dans les cas d'hémimétabolie, les caractères adaptatifs n'ont pas éloigné l'organisation de la larve de celle de l'imago au point que le changement de forme, appelé métamorphose, ait rendu impossible la continuité du développement ontogénétique et de l'activité physiologique.

Mais, la différence des adaptations divergentes de la forme larvaire et de la forme imaginale s'accroissant de plus en plus, ces deux formes sont devenues extrêmement différentes, sinon au point de vue morphologique, du moins aux points de vue éthologique, anatomique et physiologique. Dans ces conditions, la destruction des organes transitoires larvaires et la construction des organes imaginaux ont fini par représenter, pour l'organisme, un travail énorme.

De plus, l'importance des histolyses et des histogénèses dont

certaines parties, telles, par exemple, que de grandes portions du tube digestif, de la glande labiale et de la musculature, sont devenues le siège, ont mis temporairement ces organes dans un état où ils ne pouvaient plus être fonctionnels. La métamorphose est ainsi devenue trop considérable pour pouvoir être réalisée par les processus qui avaient suffi jusqu'alors.

La presque continuité de l'ontogénèse hémimétabolique n'a donc pu se maintenir, et il en est résulté qu'une période spéciale, dite nymphale, caractérisée par une grande réduction de l'activité physiologique et par des histolyses et des histogénèses importantes, est venue s'intercaler entre la période de vie active de la larve et la période de vie active de l'imago.

D'abord courte et relativement peu accentuée, la période nymphale est devenue de plus en plus longue, de plus en plus caractérisée par l'arrêt de certaines fonctions, et de plus en plus importante par l'ampleur des phénomènes qu'elle voyait s'accomplir.

Cette période de suspension momentanée de l'état fonctionnel de plusieurs parties très importantes a pu apparaître, au cours de la phylogénèse, et, malgré l'accroissement de sa durée et de son importance, continuer à être franchie victorieusement par l'organisme, parce que les conditions de nutrition, si favorables, qui sont la cause principale de l'apparition des formes larvaires, avaient entraîné une suralimentation productrice d'abondantes réserves.

Définition de la nymphose

La nymphose est la portion de l'ontogénèse qui correspond à la période intercalaire dont il vient d'être question.

Cette période, si compliquée par les épigénèses positives et par les épigénèses négatives qu'elle comporte, comprend l'ensemble des phénomènes qui réalisent la métamorphose, à savoir : les histolyses, parfois si considérables, des parties exclusivement larvaires ; la transformation et la coordination des parties larvaires aptes à passer à l'organisation imaginale ; l'achèvement des parties, à fonctions exclusivement imaginales, dont l'histogénèse a commencé chez la larve ; enfin, la construction, de toutes pièces,

des parties dont les rudiments sont demeurés embryonnaires et inhibés pendant toute la durée de la période larvaire.

La nymphose se trouve, ainsi, formée d'un ensemble de processus si complexes et si brusques que la continuité de l'ontogénèse en est, pour ainsi dire, rompue.

Disparition exceptionnelle de la période d'état larvaire libre. — Le Termitoxenia étudié par Wasmann (1900,1901) est un Diptère hermaphrodite, protérandrique, dépourvu d'ailes, qui est voisin des Pupipares et vit dans les colonies de Termites. Son développement embryonnaire dure presque jusqu'à l'achèvement de l'imago, en sorte que l'éclosion, hors des enveloppes de l'œuf qui est relativement énorme, se confond avec l'éclosion imaginale.

En réalité, il est certain qu'il y a, au cours de cette embryogénèse extraordinairement prolongée, des stades représentatifs des états larvaires et pupal des ancêtres du Termitoxenia. Il est donc naturel d'admettre qu'il y a, dans l'ontogénèse du Termitoxenia une dissimulation d'une ontogénèse précédemment holométabolique et, par conséquent, de la classer dans la catégorie de l'holométabolie

C'est ce que fait Heymons (1907 p. 150) qui, toutefois, la distingue par la dénomination de cryptométabolie.

DÉFINITION DES TROIS CATÉGORIES DANS LESQUELLES SE CLASSENT LES DIVERS MODES DE L'ONTOGÉNÈSE DE L'INSECTE.

On peut, en résumé, caractériser comme suit les trois grandes catégories dans lesquelles se classent les modes, très variés, présentés par l'ontogénèse des Insectes.

L'amétabolie est caractérisée par un développement progressif de la forme jeune vers la forme adulte, définitive, parfois notablement différente de la première, sans qu'il y ait ni état larvaire ni état nymphal vrais.

L'hémimétabolie est caractérisée, d'une part, par la présence d'un état pouvant être considéré comme étant un état larvaire, et, d'autre part, par l'absence d'un état nymphal. L'état adulte, résultant, reçoit, ici et dans la catégorie suivante, le nom d'imago.

L'holométabolie est caractérisée par la présence d'états larvaires, parfois multiples et assez variés chez une même espèce, suivis d'un état nymphal consacré à l'élimination des parties larvaires et à l'achèvement des parties imaginales.

MUES

NÉCESSITÉ DES MUES

La présence d'une cuticule chitineuse inerte, peu susceptible de s'étendre, constitue un obstacle considérable à l'accroissement du corps, en surface et en volume.

En effet, si la cuticule peut, dans certains cas, comme on le voit chez les larves des Muscides qui grossissent très rapidement, et chez les Fourmis melligères dont l'abdomen peut se dilater considérablement, se prêter à un certain allongement, cela n'est possible que dans des limites relativement restreintes.

De plus, la cuticule fixe, dans une certaine mesure, la forme de l'épiderme qu'elle recouvre. Ce dernier ne peut donc subir les déformations qui accompagnent l'ontogénèse qu'après s'être décollé de sa cuticule. La forme de l'épiderme se trouve, de nouveau, fixée, dès qu'une nouvelle cuticule s'est formée.

Il en résulte que cette cuticule est nécessairement rejetée, à plusieurs reprises, au cours de l'ontogénèse, et remplacée, chaque fois, par une cuticule nouvelle dont la forme et les dimensions sont différentes de celle de la cuticule ancienne.

Les accroissements de volume et les changements de la forme extérieure se font, ainsi, surtout par des sauts successifs, jusqu'à ce que, par l'acquisition de la cuticule définitive, qui est en général épaisse et presque inextensible, la forme imaginale se trouve définitivement fixée.

PHASES CONSTITUTIVES D'UNE MUE

Chaque mue comprend, quatre phases successives.

La première consiste dans le décollement de la cuticule ancienne,

décollement qui commence généralement dans la région supérieure de la capsule céphalique, et se propage vers l'arrière. La cuticule ancienne, décollée, demeure autour du corps sous forme d'une exuvie libre, intacte, et constitue une enveloppe protectrice, momentanément indispensable à cause de la délicatesse de l'épiderme mis à nu.

Pendant la seconde phase, il y a accroissement en surface ou transformation du modelé de l'épiderme libéré de sa cuticule

La troisième phase est consacrée à la formation des premières strates de la cuticule nouvelle, cuticule dont l'apparition rend inutile la protection que fournissait l'ancienne cuticule exuviée.

Enfin, le déchirage et le rejet de l'ancienne cuticule constituent la quatrième et dernière phase de la mue.

STADES ONTOGÉNÉTIQUES DÉLIMITÉS PAR LES MUES

On peut appeler stade toute portion de l'ontogénèse comprise entre deux status ontogénétiques déterminés et modérément différents.

Chaque mue fournit deux faits qui permettent de diviser l'ontogénèse en une série de stades bien déterminés.

Le premier de ces faits est le début du décollement d'une cuticule ancienne qui va être exuviée.

Le second est le début de la formation de la première strate de la cuticule nouvelle.

Nous appellerons *stade exuvial* un stade qui commence avec le début du décollement d'une cuticule ancienne, et se termine avec le début de la formation de la cuticule nouvelle.

Nous appellerons *stade cuticulaire* un stade qui commence avec le début de la formation de la première strate d'une cuticule chitineuse, et se termine avec le début du décollement de cette cuticule.

L'ontogénèse d'un Insecte, depuis l'éclosion larvaire jusqu'à l'éclosion imaginale, se décompose en une série de stades cuticulaires séparés par des stades exuviaux.

Stades exuviaux

Un stade exuvial correspond à une période pendant laquelle l'épiderme, dépourvu de cuticule adhérente, est libre de se déformer.

Un tel stade voit s'accomplir : 1° le décollement progressif de la cuticule à remplacer; 2° une transformation plus ou moins considérable du modelé de l'épiderme; 3° la préparation plasmique des productions superficielles de la cuticule nouvelle.

Les stades exuviaux peuvent être très courts, surtout ceux de la période larvaire. Ceux de la période nymphale sont plus longs.

Décollement progressif de la cuticule ancienne. — Le décollement de la cuticule ancienne commence, en général, sur la tête et marche, progressivement, de l'avant vers l'arrière.

Il est déterminé par la formation d'une petite quantité d'un liquide exuvial qui s'insinue entre l'épiderme vivant et la cuticule inerte. Cette dernière finit par se détacher complètement de l'épiderme qui l'a produite, mais elle demeure intacte, sans la moindre déchirure. L'individu se trouve, ainsi, entouré d'une enveloppe indépendante, qui est encore capable de protéger son épiderme dénudé mais qui est, en réalité, désormais étrangère à l'organisme.

Transformation du modelé de l'épiderme. — Le décollement de la cuticule chitineuse délivre l'épiderme de la contrainte où il se trouvait de ne pouvoir modifier sa forme et, cela, aussi bien pour les surfaces tégumentaires externes et les lumens des formations endosquelettiques, que pour les surfaces internes de tous les organes provenant d'invaginations ectodermiques, à savoir : le stomentéron, le proctentéron, les trachées, les canaux glandulaires.

Dès qu'une surface élémentaire de l'épiderme se trouve mise à nu, elle peut, aussitôt, agrandir sa superficie. Si ce changement se fait dans la même proportion aux divers points d'une même région, cette région s'accroît tout en restant sensiblement semblable à elle même.

Si, au contraire, le changement de grandeur de superficie est différent en divers point d'une même région, cette région change plus ou moins considérablement la forme de son modelé. Il y aura une contraction absolue aux points où le changement de grandeur sera négatif, et une contraction relative aux points où il sera positif mais plus faible qu'aux points voisins.

Ce changement de la grandeur des surfaces élémentaires peut résulter soit de l'accroissement de dimensions de cellules anciennes, soit de leur multiplication. C'est ce qui se passe, par exemple, lors des mues larvaires.

Lorsque le changement du modelé est très considérable, comme dans le cas de la transformation nymphale d'une larve en un imago de forme si différente, le changement se fait, surtout, par addition ou substitution, à l'épiderme ancien, d'aires épidermiques néoformées.

Productions superficielles de la culicule nouvelle. — En outre de ces changements dans la grandeur de sa superficie et dans sa forme générale, l'épiderme dénudé produit une transformation des détails de sa surface. La couche protoplasmique superficielle de chacune de ses cellules anciennes ou nouvelles prend une forme déterminée. Elle émet, par exemple, un prolongement qui deviendra un poil (poils sensitifs, poils d'accrochage des jeunes larves des Fourmis), ou un relief ayant la forme des aspérités que présentera la nouvelle cuticule (mamelons des surfaces membraneuses chagrinées, stries de l'organe stridulateur, chez la Myrmica).

En même temps qu'elle prend sa forme spéciale, la couche protoplasmique superficielle de la cellule épidermique se remplit de fins chitinosomes et, aussitôt que la forme définitive est atteinte, cette forme se fixe, brusquement, par soudure des chitinosomes, en une strate continue, dure et désormais indéformable, qui constituera la surface externe de la nouvelle cuticule fonctionnelle. Le stade exuvial est alors terminé.

Stades cuticulaires

Un stade cuticulaire correspond à la durée d'état fonctionnel d'une cuticule chitineuse.

Les premiers temps d'un tel stade sont consacrés à l'épaisissement de la cuticule, par formation et apposition continues, sous la première strate, de strates nouvelles, intimement soudées les unes aux autres.

Au contraire d'un stade exuvial, un stade cuticulaire se trouve caractérisé par l'indéformabilité de la surface externe de l'épiderme.

Rejet de l'ancienne cuticule. — Lorsqu'un stade exuvial est terminé, l'individu reste, cependant, encore logé dans l'intérieur de sa cuticule ancienne. C'est au cours du stade cuticulaire suivant, après que la cuticule nouvelle a acquis une épaisseur suffisante, que la cuticule ancienne, maintenant devenue tout à fait inutile, est déchirée suivant une ligne généralement bien déterminée, et est rejetée par des mouvements appropriés de l'individu.

Chez la larve du Dytiscus marginalis, par exemple, la sortie de la cuticule, lors d'une mue, s'effectue par une fente qui s'ouvre sur le dessus de la capsule céphalique et qui se prolonge sur les trois tergites thoraciques. Sur la capsule céphalique cette fente a la forme d'un Y. Les deux branches supérieures partent de la base des mandibules. La branche inférieure est sagittale, et c'est sur son prolongement que se trouve la fente, également médiane, qui s'étend d'un bout à l'autre des tergites thoraciques.

Le rejet de la cuticule, qui constitue l'acte le plus apparent de la mue, se place, ainsi, non pas immédiatement à la fin, mais un certain temps après l'achèvement du stade exuvial auquel il correspond.

C'est surtout pendant les stades cuticulaires que se transforment tous les systèmes qui possèdent une certaine indépendance par rapport au tégument, tels que les systèmes nerveux, musculaire et adipeux.

Proliférations de cellules épidermiques pendant les stades cuticulaires. —Au premier abord, il semble que l'épiderme ne peut se transformer que pendant les stades exuviaux et qu'il est, à cause de l'adhérence de la cuticule chitineuse, condamné à une immobilité ontogénétique presque complète pendant toute la durée des stades cuticulaires.

En réalité, il n'en est rien, et les transformations de l'épiderme, qui apparaissent rapidement pendant les stades exuviaux, sont, le plus souvent, des modifications qui ont été préparées au cours du stade cuticulaire précédent.

En effet, si les parties de l'épiderme qui restent adhérentes à la cuticule chitineuse demeurent, forcément, immobilisées, il peut y avoir des proliférations épidermiques locales qui, en s'invaginant, s'affranchissent, momentanément, de toute entrave.

C'est ainsi que l'épiderme peut préparer, pour le prochain stade exuvial, un allongement tégumentaire en rapport avec l'apparition d'une membrane articulaire (Fasc. 16, 1897[8], p. 4, fig 3, *lam. nym.*)

L'épiderme peut aussi former des parties endosquelettiques, tendineuses, apodématiques ou autres, par le moyen d'invaginations auxquelles ne prennent part que les strates internes de la cuticule fonctionnelle. (Fasc. 26, 1907[4], p. 20 et 58, fig. 2 et 23).

L'épiderme fixé par sa cuticule peut, enfin, par la prolifération d'un ilôt rudimentaire vers l'intérieur du corps, former ces sacs histoblastiques remarquables auxquels, à cause de l'apparence qu'ils présentent lorsqu'ils sont vus de l'extérieur, Weismann a donné la dénomination, devenue classique, d'Imaginalscheiben (disques imaginaux).

Ces sacs histoblastiques, qui font apparaître, déjà dans les jeunes larves apodes, chez les Diptères et chez les Hyménoptères, les appendices de l'imago, peuvent, tant qu'ils ne sont pas évaginés, rester pendant un certain temps dépourvus de cuticule chitineuse mais, généralement, leur surface interne se chitinise vers la fin de chaque stade cuticulaire. Il en résulte que le développement se fait aussi par saccades, dans la plupart des disques imaginaux.

DIVISION DE LA DURÉE DE L'EXISTENCE DE L'INDIVIDU D'APRÈS LA DURÉE DE L'ETAT EMBRYONNAIRE

La durée de l'existence normale de l'individu peut, d'après la durée de l'état embryonnaire, être divisée en trois périodes : préembryonnaire, embryonnaire, postembryonnaire.

La première s'étend depuis l'apparition de l'ovule jusqu'à la fin de la segmentation.

La seconde comprend la différenciation des feuillets dermiques et la formation des organes. Elle se termine au moment où l'individu, se libérant de ses enveloppes ovaires et embryonnaires, éclôt, apte à mener une vie libre.

La troisième comprend tout le reste de l'existence.

Ce mode de division est, en réalité, basé sur l'apparition d'un phénomène qui se produit à un instant assez variable de l'ontogénèse. L'éclosion peut, en effet, se produire soit à un moment où le volume du corps et la complexité de l'organisme sont extrêmement éloignés de ce qu'ils seront à l'état adulte (la plupart des Insectes holométaboles), soit à un moment notablement plus tardif, soit, même, dans le cas exceptionnel du Diptère Termitoxenia, à un moment où l'individu est presque complètement parvenu au terme de son développement.

DIVISION DE LA DURÉE DE L'EXISTENCE DE L'INDIVIDU D'APRÈS LA DURÉE DE L'ONTOGÉNÈSE PROPREMENT DITE

La durée de l'évolution ontogénétique totale de l'individu, y compris son état adulte, peut, d'après la durée de la période qui constitue l'ontogénèse proprement dite, se diviser en trois parties :

La première (période préontogénique) commence avec le début de la formation de l'ovule dans un germigène de l'ovaire maternel, et dure jusqu'au moment où l'œuf prélude à sa segmentation.

La deuxième (période ontogénique proprement dite) commence avec le début de la segmentation de l'œuf et se termine avec l'achèvement de la formation de tous les organes.

La troisième (période postontogénique) commence dès que les organes sont arrivés à la structure définitive qui leur permet de devenir fonctionnels, c'est-à-dire dès qu'ils n'ont plus à subir

d'autres changements que ceux qui résulteront du fonctionnement des organes, de leur entretien, ou de leur usure, ou de leur disparition.

DIVISION DE LA DURÉE DE L'EXISTENCE DE L'INDIVIDU D'APRÈS LA DURÉE DES STADES CORRESPONDANT AUX MUES CHEZ LES INSECTES HOLOMÉTABOLES

Par suite de spécialisations considérables, résultant d'adaptations à des circonstances particulièrement favorables, la période ontogénique proprement dite, qui est relativement simple chez les Insectes inférieurs, s'est compliquée, chez les Insectes hémimétaboles, d'un état larvaire qui est caractérisé par la présence de parties transitoires. Cette période s'est encore compliquée davantage, chez les Insectes holométaboles, par l'apparition d'un état nymphal consacré à la destruction des parties larvaires transitoires et à l'achèvement rapide des parties imaginales définitives.

Chez les Insectes holométaboles, l'éclosion larvaire a toujours lieu, à de rares exceptions près, à une époque assez éloignée de celle où l'individu parviendra à son état définitif. Chez eux, la durée de l'évolution ontogénétique se divise, nettement, en trois périodes qui ont respectivement pour termes : l'état d'œuf, l'état de larve et l'état d'imago. On peut les dénommer : période ovulo-ovaire, période embryo-larvaire et période nympho-imaginale.

Chacune de ces trois périodes se divise, à son tour, en une période de formation et en une période d'état.

Ce mode de division est résumé dans le tableau suivant :

Tableau de la division, en périodes, de la durée de l'existence de l'individu chez les Insectes holométaboles

PÉRIODE OVULO-OVAIRE	ÉTAT D'OVULE (Période de formation de l'œuf)	Formation de l'ovule dans le germigène. Formation de l'œuf dans le tube ovarien.
	ÉTAT D'ŒUF NON EMBRYONNÉ	Etat d'œuf mature au repos. Etat d'œuf vierge ou fécondé préludant à la segmentation.
PÉRIODE EMBRYO-LARVAIRE	ÉTAT D'EMBRYON (Période de formation de la larve)	Segmentation de l'œuf et formation du blastoderme. Formation des feuillets primitifs. Formation des rudiments embryonnaires des organes larvaires et des organes imaginaux. Développement de tout ou partie des organes larvaires.
	ÉTAT DE LARVE	Succession de stades larvaires cuticulaires, séparés par des stades exuviaux.
PÉRIODE NYMPHO-IMAGINALE	ÉTAT DE NYMPHE (Période de formation de l'imago)	1er stade nymphal (stade exuvial protonymphal). Nymphe en première contraction (Pronymphe). 2e — — (— cuticulaire nymphal). — de — — 3e — — (— exuvial nymphal). — en deuxième — 4e — — (— cuticulaire préimaginal). — de — —
	ÉTAT D'IMAGO	Période imaginale préreproductrice (dure environ dix mois chez la Vespa crabro). — — reproductrice (dure environ dix années chez les Fourmis). — — postreproductrice (généralement très courte).

PÉRIODE OVULO-OVAIRE

PÉRIODE OVULAIRE OU DE FORMATION DE L'ŒUF

La période *ovulaire* commence au moment où, par suite d'une division, la cellule reproductrice vient de s'individualiser dans l'un des germigènes. Cette cellule formatrice de l'ovule s'associe à des éléments par l'intermédiaire desquels l'ovule tirera de l'organisme maternel les éléments nécessaires à sa croissance.

Pendant que l'ovule s'approche des voies génitales qui lui fourniront une issue, il y a accroissement de sa masse protoplasmique et emmagasinement, au sein même de cette masse, d'une quantité, variable avec l'espèce, parfois presque nulle, parfois très abondante, de substances nutritives de réserve qui constituent ce que l'on appelle le vitellus nutritif.

PÉRIODE D'ÉTAT D'ŒUF

La période d'état d'œuf commence au moment où l'ovule est parvenu au terme de sa croissance.

La durée du temps pendant lequel l'œuf reste à l'état de repos est très variable.

Chez les Guêpes, les Abeilles et les Fourmis, où les reines ont une longue existence et, abondamment nourries par les ouvrières, se trouvent affranchies de toute occupation autre que la ponte, les ovules arrivent successivement à maturité. La ponte est alors effectuée d'une façon assez régulièrement continue.

Dans des conditions favorables, chez certaines Fourmis, telles que le Solenopsis fugax, la reine, qui est très grosse par rapport aux ouvrières, et dont les œufs sont petits, peut, pendant les heures chaudes des belles journées d'été, pondre un œuf par minute. La reine, dans ces circonstances, est constamment entourée de nombreuses ouvrières. Les unes la lèchent et la

nettoient, d'autres la gorgent de nourriture, d'autres enfin guettent la sortie des œufs. Dès qu'il en apparaît un, il est immédiatement saisi et emporté dans une chambre voisine où il est accolé aux derniers œufs pondus et soigneusement surveillé.

Chez les Guêpes, les Abeilles et les Fourmis, la ponte n'est arrêtée définitivement (Guêpes), ou temporairement (Fourmis), que par l'arrivée de la saison froide. La ponte dure, ainsi, de cinq à six mois chez le Frelon, et, les arrêts hivernaux non déduits, de trois à cinq années chez l'Abeille et de dix à quinze années chez certaines Fourmis. Une reine de Lasius que j'ai mise en observation, dans un nid artificiel, dans mon laboratoire, a pondu pendant neuf années consécutives et, jusqu'à la fin de son existence, sa progéniture a été exclusivement ouvrière.

Chez d'autres Insectes, la durée de la période de ponte est bien plus courte. Les œufs peuvent, dans ce cas, rester un certain temps, à l'état mature, dans le corps de la mère, pour être ensuite pondus, en un temps très court, soit sporadiquement, soit par petits groupes, soit même en une seule masse volumineuse, accompagnée, parfois, de formations protectrices.

Dès qu'il est pondu, l'œuf peut se développer immédiatement. C'est ce qui a lieu pour les Guêpes sociales. Leur œuf trouve, normalement, dans le nid, la température voulue pour son développement; mais il ne tarde pas à mourir si, pour une raison quelconque, cette température n'est plus réalisée.

L'œuf peut aussi rester longtemps sans se développer. C'est ce qui a lieu pour ceux des Lépidoptères qui pondent tardivement. Leur œuf reste en repos jusqu'à ce que le retour de la belle saison ait ramené, avec les conditions atmosphériques voulues, l'apparition de la sorte de feuillage qui constitue la nourriture normale de l'espèce.

PÉRIODE EMBRYO-LARVAIRE

PÉRIODE EMBRYONNAIRE OU DE FORMATION DE LA LARVE

Sauf dans les cas, tout à fait exceptionnels, où elle a secondairement acquis une durée anormale, la période embryonnaire est consacrée, chez les Insectes holométaboles : d'une part, à la différenciation de parties larvaires et à la mise en route immédiate et rapide de leur ontogénèse; d'autre part, à la mise en réserve, dans un état de développement complètement arrêté, ou tout au moins considérablement ralenti, des rudiments imaginaux.

Pendant cette période, les réserves nutritives que l'organisme maternel a emmagasinées dans l'œuf sont consommées, tantôt à peu près intégralement, tantôt en partie seulement.

La segmentation, assez lente dans certains cas, marche assez rapidement chez beaucoup d'Insectes, en particulier chez les Hyménoptères sociaux.

Chez les Collembola et chez les Campodeidae, l'embryon n'est pas pouvru d'une serosa libre et d'un amnios, mais ces deux enveloppes existent chez tous les autres Insectes.

Rudiments embryonnaires des organes

Aussitôt après que le blastoderme s'est constitué, les feuillets dermiques se différencient, et ces derniers ne tardent pas à former les rudiments des organes.

Rudiments de réserve

Lorsque le rudiment d'un organe subit son développement ontogénétique, ses cellules ne sont pas toujours, toutes, également entraînées dans ce développement. Un petit nombre d'entre elles peuvent demeurer, chacune en son entier ou dans une partie seulement de son protoplasme, à un état embryonnaire qui leur permet de rester aptes à proliférer.

De tels rudiments existent, certainement, chez les Arthropodes qui restent capables de réparer une mutilation défensive ou accidentelle. La possibilité de ces régénérations est assez rare chez les Insectes holométaboles, mais on en connaît de nombreux exemples chez les Orthoptères, chez les Myriapodes et chez les Crustacés.

Rudiments des organes larvaires et rudiments des organes imaginaux

Dans la phylogénèse de l'Insecte métabole, c'est aussi à l'évolution de portions des rudiments embryonnaires et non pas à une transformation de la totalité de certains rudiments qu'est due l'apparition de l'état larvaire. Une portion, morphologiquement principale, de chacun des rudiments d'organes demeure, en effet, à l'abri des adaptations larvaires. Cette portion reste en mesure de faire réapparaître, dans l'ontogénèse, à l'état où, au moment considéré, les a amenés leur phylogénèse propre, les organes ancestraux de l'Insecte amétabole.

Dans le rudiment total d'un organe qui possède des parties larvaires et des parties imaginales, ce sont, probablement, les cellules les plus jeunes qui évoluent brusquement vers la forme larvaire, tandis que les premières formées, déjà quelque peu engagées dans la différenciation qui les conduira vers la forme imaginale qui dérive directement de la forme ancestrale, subissent une suspension momentanée de leur ontogénèse.

Classement des rudiments larvaires et imaginaux en quatre catégories

Les rudiments embryonnaires des organes des Insectes holométaboles peuvent être classés ,au point de vue de l'ontogénèse, c'est-à-dire d'après la part que chacun d'eux prend à l'édification successive de la forme larvaire et de la forme imaginale, en quatre catégories.

Les rudiments des organes imaginaux apparaissent, dès le début de l'ontogénèse, exactement comme si cette ontogénèse devait être continue et non disloquée par un état larvaire et un état nymphal; mais c'est seulement plus tard, soit pendant la période larvaire, soit pendant la période nymphale, que chacun

de ces rudiments imaginaux se développe suivant une ontogénèse propre, spéciale, en rapport avec la façon suivant laquelle l'organe imaginal correspondant a été influencé par les acquisitions phylogénétiques.

Première catégorie. — La première des quatre catégories en question comprend les rudiments des organes exclusivement larvaires.

Ces rudiments se développent immédiatement, dans leur entier, et deviennent fonctionnels pour toute la durée de la période larvaire.

Les organes qu'ils forment sont complètement histolysés pendant la période nymphale et par conséquent, ne se retrouvent pas chez l'imago.

On peut en donner comme exemple les Pedes spurii des larves de Lépidoptères et de Tenthredinides, et chez tous les Insectes holométaboles, des aires épidermiques larvaires importantes.

Deuxième catégorie. — Les rudiments de la deuxième catégorie sont ceux des organes qui fonctionnent chez la larve, et qui, sans se détruire dans aucune de leurs parties, se complèteront pendant la nymphose et persisteront chez l'imago.

La chaîne des centres nerveux principaux et certains muscles abdominaux sont des exemples de tels organes.

Chacun des rudiments de cette catégorie se dédouble dès l'origine, en deux portions qui, à cause de leur évolution ultérieure, peuvent être appelées, l'une, le rudiment larvaire, l'autre, le rudiment imaginal.

La première de ces deux portions se développe immédiatement pour donner l'organe qui doit être fonctionnel dès le début de la période larvaire et qui doit rester fonctionnel pendant toute la durée de cette période. Les tissus constitutifs de l'organe larvaire ainsi formé ne subissent aucune histolyse appréciable pendant la nymphose. Ils se transforment plus ou moins et persistent chez l'imago où ils ne forment, toutefois, qu'une portion de l'organe définitif.

La seconde portion du rudiment, portion qui peut se réduire à un très petit nombre de cellules embryonnaires, groupées ou disséminées, qui restent intimement unies à l'organe larvaire,

est immédiatement frappée d'une sorte d'inhibition qui suspend complètement son développement.

Cet arrêt complet de développement des cellules embryonnaires imaginales persiste ensuite pendant toute la durée des stades larvaires et ne cesse qu'au début de la nymphose. Le rudiment, jusqu'alors inhibé, se développe alors rapidement, et l'organe se trouve complètement formé au moment de l'éclosion imaginale.

Troisième catégorie. — Les rudiments de la troisième catégorie sont ceux des organes dont les parties fonctionnelles larvaires sont détruites, en partie ou en totalité, pendant la nymphose et sont complétées ou remplacées, pendant cette période, par des parties fonctionnelles imaginales.

Ces rudiments se divisent, eux aussi, chacun en deux portions : l'une larvaire, l'autre imaginale.

Le rudiment larvaire se développe rapidement, devient fonctionnel dès le début de l'état larvaire, et reste fonctionnel pendant toute la durée de cet état. Mais, à la différence de ce qui se passe dans la deuxième catégorie, la partie larvaire est complètement histolysée pendant la période nymphale.

La portion imaginale du rudiment reste au voisinage de l'organe fonctionnel de la larve. Elle demeure à l'état embryonnaire pendant toute la période larvaire, et, se développant pendant la nymphose, constitue une portion imaginale entièrement nouvelle.

C'est ce qui se passe pour la glande labiale, pour les tubes de Malpighi.

Quatrième catégorie. — Les rudiments de la quatrième catégorie sont ceux des parties qui ne sont fonctionnelles que chez imago.

Les pattes, les ailes, les gonapophyses, ainsi que les musculatures correspondantes, chez les Muscides et chez les Hyménoptères porte-aiguillon, en sont des exemples.

Les rudiments imaginaux de cette catégorie ne sont pas frappés d'une inhibition larvaire aussi prononcée que les rudiments imaginaux des catégories précédentes. Ils subissent seulement un ralentissement de leur ontogénèse. Ils commencent à se développer à un moment précoce de la période larvaire et l'orga-

ne, déjà largement ébauché au moment où débute la période nymphale, n'a plus, pour arriver à son développement complet, qu'à parachever une ontogénèse déjà bien avancée,

Homodermie des organes larvaires et des organes imaginaux homologues

Puisque l'origine des rudiments des parties exclusivement larvaires, celle des rudiments des parties qui fonctionnent à la fois chez la larve et chez l'imago et, enfin, celle des rudiments des parties exclusivement imaginales, remontent au début de la période embryonnaire, il faut admettre, pour toutes ces parties, la spécificité des feuillets embryonnaires, c'est-à-dire l'origine homodermique des organes larvaires et imaginaux homologues.

Nous n'admettrons donc pas que les rudiments de muscles imaginaux puissent dériver de cellules d'origine ectodermique, mais bien, qu'ils dérivent, exactement comme les muscles larvaires, de cellules d'origine mésodermique. Les cellules ectodermiques qui accompagnent le rudiment d'un muscle imaginal ne sont autre chose que les cellules formatrices des trachéoles de ce muscle.

Nous considèrerons, en conséquence, aussi bien chez la larve que chez l'imago, comme dérivant uniquement du feuillet ectodermique de l'embryon : l'épiderme du tégument, l'épiderme (épithélium) du stomentéron, du proctentéron, des trachées et des canaux glandulaires; les cellules trachéales; les glandes; les œnocytes; le système nerveux; et, comme dérivant uniquement du feuillet mésodermique : les membranes basales et les diaphragmes; tous les muscles y compris le vaisseau dorsal; les leucocytes; les adipocytes et les cellules péricardiales.

Durée de la période embryonnaire

La durée de la période embryonnaire est très variable, chez une même espèce, suivant les circonstances, surtout suivant la température. Une durée, normalement courte, peut-être considérablement allongée par le défaut de chaleur.

Chez le Frelon, qui fonde sa colonie au mois de mai, j'ai constaté, pour cette durée :

pour le	1er	œuf	21 jours
—	2e	—	20 —
—	3e	—	19 —
—	4e	—	18 —
—	6e	—	15 —

et, plus tard, pour les œufs pondus en août, 6, 5 ou 4 jours.

La durée normale de 5 ou 4 jours, se maintient, ensuite, jusqu'au mois d'octobre, parce que la température optima, de 32° environ, qui ne pouvait pas être établie et maintenue, au printemps, par la reine seule, ou par des ouvrières peu nombreuses, l'est, au contraire, facilement, en automne, même par des journées très froides, à cause du nombre des individus (larves et imagos), et à cause de l'épaisseur des enveloppes protectrices que les ouvrières ont su construire en temps voulu.

Chez l'Abeille, cette durée de la période embryonnaire peut atteindre 7 jours, dans des conditions peu favorables; mais elle tombe à 3 jours lorsque la température de la ruche est d'environ 33 degrés.

La période embryonnaire se termine au moment de l'éclosion larvaire. Ce moment est un peu variable au point de vue du degré d'avancement de l'ontogénèse des divers organes. C'est l'une des raisons pour lesquelles la période embryonnaire, qui n'est d'ailleurs que la période de formation de la larve, doit être réunie à la période larvaire pour former la période, de degré supérieur et beaucoup mieux définie, que nous avons appelée période embryo-larvaire.

PÉRIODE LARVAIRE

DÉDOUBLEMENT DES RUDIMENTS EMBRYONNAIRES

Rudiments larvaires

Comme il a été dit ci-dessus, l'adaptation des jeunes aux conditions nouvelles d'alimentation s'est réalisée, au cours de la phylogénèse, non pas par la totalité de chacun des rudiments embryonnaires des organes intéressés, mais seulement par une

portion de chacun de ces rudiments, portion qui s'est montrée apte à se différencier considérablement, tandis que l'autre portion de ces rudiments, portion principale, sinon par sa masse, du moins par sa valeur phylogénique, se montrait inapte à subir d'aussi brusques et d'aussi profondes différenciations.

Cela revient à dire que, dans une mesure plus ou moins importante, un certain nombre d'organes se sont dédoublés en une portion imaginale, à ontogénèse lente ou tardive, qui a conservé, pour ne les modifier que plus lentement et moins profondément, ses adaptations ancestrales, et en une portion larvaire, à ontogénèse rapide et précoce, qui s'est différenciée considérablement par adaptation à des conditions favorables.

Inhibition momentanée des rudiments imaginaux

Par suite de l'accélération de l'ontogénèse des rudiments larvaires, rudiments qui deviennent momentanément prépondérants dans la coordination de l'organisme, il y a un ralentissement de plus en plus considérable, et même un arrêt momentané, de l'ontogénèse des parties qui se sont montrées réfractaires à l'adaptation aux circonstances nouvelles.

Dans ces conditions d'inhibition, les rudiments qui formeront les organes imaginaux demeurent momentanément dans un état rudimentaire, ou, tout au moins, dans un état de développement non-fonctionnel et très incomplet. Cela dure jusqu'à ce que les organes larvaires, dont le développement ontogénique a été si précoce, mais qui se sont usés dans un véritable surmenage alimentaire, arrivent à une sorte d'état de sénescence qui leur fait perdre l'action inhibitrice qu'ils exerçaient précédemment.

Les rudiments imaginaux, qui, au contraire, ont conservé toute leur vitalité, ont alors beau jeu pour reprendre le dessus dans l'organisme.

LARVES

Le résultat, d'une part, de cette mise en route précoce de l'ontogénèse de certaines portions d'organes qui viennent de s'adapter à des conditions favorables nouvelles et, d'autre part,

de l'inhibition momentanée du reste de l'organisme, est l'édification de formes transitoires, nouvelles, pourvues d'organes adaptatifs provisoires que l'on appelle *larves*.

Des caractères transitoires peu importants, tels, par exemple, que des colorations provisoires différentes des colorations finales, ou d'autres détails d'ornementation n'ont pas une valeur morphologique suffisante pour constituer, à elles seules, un état larvaire. Il n'y a réellement un état larvaire que lorsqu'il y a un état possédant, par suite d'adaptations spéciales, des organes ou portions d'organes fonctionnels, importants et hautement spécialisés, dont l'individu se débarrassera, par histolyse, avant d'arriver à l'état adulte. La présence de tels organes fonctionnels, temporaires, destinés à être histolysés, est ainsi le caractère fondamental de l'état larvaire.

Au point de vue *anatomique*, l'état larvaire présente, en général, une organisation relativement peu compliquée. Les organes fonctionnels de la larve, toujours relativement assez simples, le sont, tout particulièrement, dans les cas où la vie libre est très peu active, soit par suite du parasitisme (larves cyclopoïdes des Hyménoptères entomophages de la famille des Platygaster qui n'ont pas encore le nombre complet de leurs métamères, ce qui est exceptionnel chez les Insectes), soit par suite d'autre motif d'affranchissement de la recherche de la nourriture (larves des Hyménoptères sociaux).

Au point de vue *physiologique*, l'état larvaire est spécialement consacré à une fonction prépondérante, qui est l'alimentation et la reconstitution de réserves nutritives.

Au point de vue *morphologique*, la larve, malgré ses adaptations spéciales et sa simplification anatomique, continue à représenter fidèlement, par sa métamérisation et par l'ensemble de ses organes fonctionnels et de ses rudiments imaginaux tenus en réserve, le plan fondamental, complet, de la Classe.

Au point de vue *ontogénique*, la larve de l'Insecte holométabole est, par rapport à l'imago, pour ainsi dire un simple embryon à développement momentanément arrêté ou ralenti. En effet, tous les organes imaginaux se trouvent représentés chez la larve; mais ils ne le sont que par des rudiments embryonnaires ou peu

développés, et ces rudiments n'entreront dans la voie d'un développement rapide qu'au bout d'un temps assez long. De plus, cet embryon imaginal présente cette particularité d'avoir déjà consacré une portion de ses rudiments et la totalité de ses réserves maternelles à l'édification d'organes provisoires.

Au point de vue *phylogénique*, la larve est une forme coenogénétique, qui est venue s'ajouter au début d'une ontogénèse qui était, jusque là, plus simple. Son apparition a été provoquée par la rencontre de circonstances nouvelles auxquelles l'Insecte n'a adapté qu'une portion de certains de ses organes tandis que le reste de ces organes se conservait rebelle à cette adaptation.

La larve de l'Insecte holométabole est donc, pour ainsi dire, la somme de l'embryon de l'imago et d'un ensemble d'organes fonctionnels, provisoires, qui permettent à cet embryon de mener une existence libre.

Cette existence libre est adaptée à la reconstitution de réserves nutritives, réserves qui, cette fois, seront suffisamment abondantes pour permettre à l'ensemble embryonnaire imaginal de parfaire rapidement son développement, sans avoir besoin de recevoir aucune nourriture du dehors.

Situation des rudiments imaginaux chez la larve

Les rudiments imaginaux, qui se sont formés chez l'embryon, consistent en cellules isolées ou en petits amas cellulaires, condensés ou diffus, qui persistent, chez la larve, à l'emplacement où ils se sont formés et y restent, plus ou moins longtemps, en repos.

Les rudiments imaginaux des centres nerveux, organes qui n'auront qu'à être complétés, restent intimement associés aux centres nerveux larvaires.

Ceux des muscles à remplacer ou à compléter restent accolés à ces derniers.

Ceux de l'épithélium du mésentéron se répartissent, sur la surface basale de l'épithelium mésentérique larvaire, en maigres groupes sporadiques. Le développement de ces petits groupes transforme chacun d'eux en une petite aire qui finit par se souder,

bord à bord, avec ses voisines et forme ainsi, par une véritable mosaïque, l'épithélium imaginal. Quant à l'épithélium larvaire usé, il est rejeté dans le lumen du tube digestif, c'est-à-dire hors de l'organisme proprement dit.

Le rudiment imaginal de chacun des tubes de Malpighi forme une petite masse sur l'épithélium du proctentéron, au voisinage immédiat des tubes de Malpighi larvaires.

Le rudiment imaginal de la glande labiale se trouve au voisinage du contact de son canal excréteur avec la masse des cellules glandulaires.

Les rudiments des disques imaginaux formateurs de l'épiderme tégumentaire et des muscles exclusivement imaginaux, tels que ceux des pattes des Hyménoptères à larves apodes, se trouvent, sur l'épiderme larvaire, en des points où aboutissent des nerfs et des trachées accompagnés, les uns et les autres, d'éléments embryonnaires.

Rudiments imaginaux dont l'ontogénèse est complètement arrêtée

Certains rudiments imaginaux traversent tous les stades de l'état larvaire en restant embryonnaires.

On en a un exemple dans les rudiments des centres nerveux, rudiments qui, tout en représentant des parties spécialement imaginales, n'ont pas à former la totalité d'un organe nouveau, mais seulement à compléter un organe qui est déjà fonctionnel chez la larve, et qui reste fonctionnel chez l'imago.

Dans ce cas, les rudiments demeurent, pendant toute la durée de la période larvaire, complètement inhibés par suite du fonctionnement de l'organe larvaire dont ils sont une dépendance.

Rudiments imaginaux dont l'ontogénèse est seulement ralentie

D'autres rudiments, au contraire, commencent à s'accroître dès un stade plus ou moins précoce de la période larvaire. C'est le cas des rudiments des organes qui sont exclusivement imaginaux, tels que les ailes. Ces organes commencent, en effet, à se développer d'une façon précoce, chez la larve, et, déjà

largement ébauchés à la fin de la période larvaire, ils se trouvent en mesure de se développer, rapidement, dès le début de la période nymphale. Dans ce cas, l'ontogénèse du rudiment n'est pas complètement suspendue, mais seulement ralentie, pendant la période larvaire.

D'après Vaney (1902, p. 80); la prolifération des rudiments musculaires des disques imaginaux des Diptères peut avoir lieu dès la période larvaire, par exemple chez le Chironomus et la Simulia, mais, souvent, chez le Gastrophilus par exemple, elle n'est mise en route que pendant la période nymphale.

Accélération anormale de l'ontogénèse d'un rudiment imaginal

Une ébauche qui, tout en ayant toujours une ontogénèse assez précoce, n'apparaît, cependant, normalement, à l'extérieur du corps, chez une espèce, que pendant la période nymphale, peut, quelquefois, apparaître chez cette même espèce pendant la période larvaire. C'est le cas, par exemple, des ébauches des ailes.

Heymons (1896 et 1897, p. 172) a vu, à plusieurs reprises, dans un élevage de Tenebrio molitor, des larves, encore aptes à se mouvoir et à se nourrir, qui présentaient, ainsi, des ébauches d'ailes, parfois petites, parfois presque aussi grandes que celles des nymphes normales.

Kolbe (1903) a donné à ce développement précoce le nom de prothétélie, et il a passé en revue les exemples qui en sont connus.

Il s'agit, là, d'une accélération tératologique de l'ontogénèse des ébauches imaginales, accélération qui est peut-être provoquée par une atténuation précoce de l'inhibition qui, normalement, empêche ces ébauches de se développer aussi rapidement.

Stades larvaires

L'ontogénèse larvaire de l'Insecte holométabole peut être divisée en stades successifs en rapport avec les mues, c'est-à-dire en un nombre variable de stades cuticulaires séparés par de courts stades exuviaux. Le premier stade larvaire, celui qui fait immédiatement suite à l'éclosion post-embryonnaire, est un stade cuticulaire. Le dernier stade larvaire est également un stade

cuticulaire, et le stade exuvial qui lui fait suite, ou premier stade nymphal, correspond à l'état auquel on donne généralement le nom de pronymphe.

A la fin de la période larvaire, l'ensemble des organes et des substances de réserve accumulées dans le corps adipeux constitue une masse supérieure à la masse que présentera l'imago au moment de son éclosion. Mais une partie seulement du protoplasme larvaire passera, vivante, à l'imago. Le reste de ce protoplasme sera histolysé et simplement utilisé, avec les réserves proprement dites, comme substance nutritive. Cette utilisation est sans doute réalisée avec le minimum possible de déchets car, l'évaporation aqueuse mise à part, la perte de poids, au moment de l'éclosion imaginale, n'est pas très grande.

Polymorphisme ontogénique larvaire

Les stades successifs de l'état larvaire d'une espèce peuvent ne présenter que des formes subsemblables, ne différant guère, entre elles, que par des accroissements de grandeur non accompagnés de changements anatomiques notables. Les mues, dans ce cas, n'ont d'autre résultat que de permettre l'accroissement de volume.

Mais, quelquefois, par suite de l'adaptation de certains stades larvaires à des conditions différentes de celles auxquelles les autres stades sont adaptés, il y a, chez une espèce, un polymorphisme ontogénétique larvaire accentué. Les stades successifs, au lieu de présenter des formes semblables, montrent alors des différences très importantes.

C'est le cas des Mantispa, étudiées par Brauer (1852, 1869). La jeune larve, qui pénètre dans le cocon dont certaines Araignées entourent leur ponte, est élancée et agile. La larve âgée, au contraire, largement approvisionnée de nourriture, est massive et turgescente. Sa forme rappelle alors celle des larves des Hyménoptères sociaux, larves qui étant, ab ovo, soignées par les ouvrières et affranchies, par elles, de tout travail de recherche et de récolte de nourriture, ne présentent pas une forme initiale agile.

Le Bruchus pisi présente aussi un dimorphisme larvaire.

La larve, qui possède d'abord des pattes, devient apode après avoir pénétré dans la graine dont elle va se nourrir.

Les larves de certains Hyménoptères parasites présentent aussi des exemples d'un polymorphisme des plus prononcés.

Hypnodie larvaire

Il peut même y avoir, au cours de la période larvaire, une succession de plusieurs formes, très différentes entre elles, comprenant, entre deux mues successives, une forme remarquable par son immobilité. Künckel d'Herculais a donné le nom d'hypnodie à cet état d'immobilité qui rappelle celui des nymphes.

Un tel stade hypnodique larvaire se rencontre chez les Meloidae. Dans ce groupe, par suite d'adaptations à des modes différents de nourriture (forme larvaire carnassière, forme larvaire mellivore) et de l'apparition de l'état d'immobilité en question, la période larvaire présente des stades caractérisés par des formes beaucoup plus différenciées entre elles que ne le sont celles des périodes larvaires ordinaires. Cette succession de formes si remarquablement différentes entre elles, a été étudiée par Fabre (1857-1858). qui lui a donné le nom d'hypermétamorphose.

Réduction des sclérites chez les larves

Un assez grand nombre d'espèces ont des larves à tégument presque complètement dépourvu de parties fortement chitinisées. C'est le cas, par exemple, des larves de Muscides.

De telles larves sont, cependant, capables d'obtenir la consistance qui peut leur être momentanément nécessaire par une turgescence résultant de la contraction des muscles, en particulier de la contraction des muscles longitudinaux qui, disposés en files, trouvent, les uns sur les autres, des points de résistance.

Efforts considérables développés par les larves de Muscides réunies en groupe

La turgescence résultant des contractions musculaires localisées permet aux larves de Muscides de produire des efforts assez considérables, ainsi qu'on peut le constater en les prenant entre les doigts. Ces larves ont aussi une sorte d'instinct social

qui les conduit à se grouper pour réunir leurs efforts. Cela résulte des observations suivantes.

Dans un élevage, en plein air, des larves de Lucilia étaient alimentées au moyen d'une mince tranche de viande de boucherie. Cette tranche de viande, pour être mise à l'abri de la visite des rats, avait été placée entre deux morceaux de plaques de marbre. Je constatai que, malgré son poids assez considérable, la plaque supérieure avait été soulevée et déplacée.

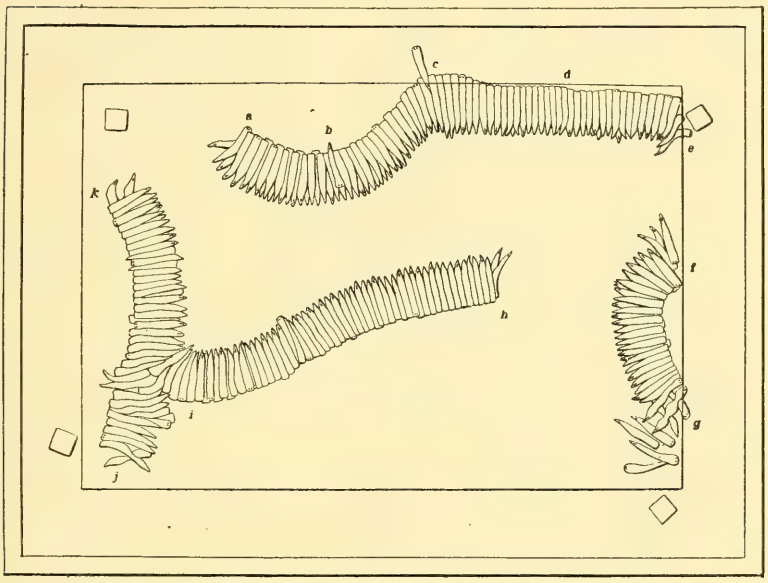

Fig. I. — Larves de Lucilia cesar soulevant une glace assez lourde.

Afin de pouvoir observer comment les larves arrivent à exercer un tel effort, j'ai répété l'expérience en remplaçant les deux plaques de marbre par deux glaces dont la supérieure était assez lourde. Je n'ai pas tardé à constater que, même en l'absence de toute nourriture, les larves de Lucilia ont l'instinct de se loger dans des espaces restreints, de les agrandir par écartement des parois si elles peuvent y parvenir et, lorsque cela est impossible de s'introduire de force, par individus isolés ou par groupes,

dans des espaces si étroits (tubes, glaces formant entre elles un angle très-aigu et fixées par une ligature) que, parfois, elles ne peuvent plus parvenir à se dégager.

Les trois expériences suivantes montrent comment les larves de Lucilia cesar se comportent dans ces circonstances.

La première expérience (figure 1), est réalisée, comme les deux suivantes, au moyen d'une cuve dont le fond consiste en une plaque de plâtre très uni, entretenue bien humide, et dont les rebords sont formés par quatre bandes de verre.

Fig. 2. — Larves de Lucilia cesar s'entassant, en une masse compacte, entre une plaque de plâtre humide et une glace solidement fixée.

Sur le fond en plâtre, je pose quatre petites cales en verre de 4 millimètres d'épaisseur puis, sur ces cales, un rectangle de glace assez lourd, rendu opaque par la superposition d'un morceau de carton.

Cela fait, je verse sur le carton environ trois cents larves bien propres, c'est-à-dire lavées dans une passoire et séchées par un séjour de quelques instants sur un morceau de linge.

Les larves se sauvent immédiatement dans toutes les directions, tombent sur le plâtre humide, et se faufilent dans l'espace ménagé sous le verre.

Elles commencent par former, en une ou deux ou trois épaisseurs, un rang régulier *(cd)*, puis, totalisant leurs efforts, elles foncent en avant *(ac, fg, jk)*. Les larves placées sur les flancs du rang se croisent et se compriment mutuellement *(g, j, k)*. Elles sont ainsi en mesure de fournir la résistance voulue pour équilibrer la composante tangentielle résultant des poussées qui

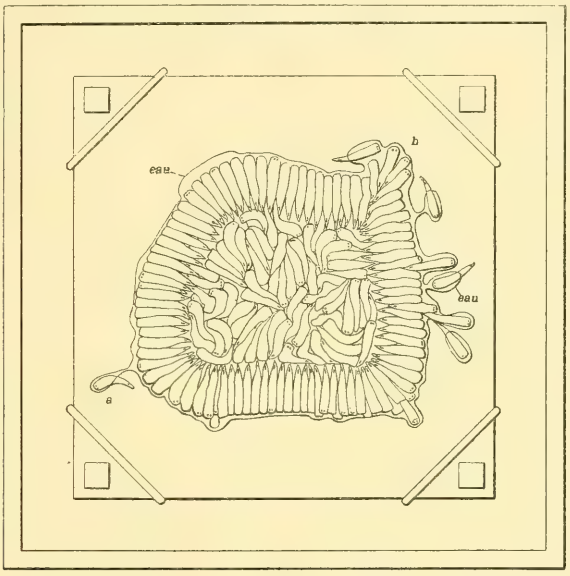

Fig. 3. — Disposition des larves dans le cas où un groupe, tel que celui représenté par la figure 2, se trouve entouré d'eau.

produisent une telle marche en avant. Les retardataires font tous leurs efforts pour entrer dans le rang *(c)*; celles qui ont glissé vers l'avant, rentrent aussi dans le rang, mais en sens inverse de leurs voisines *(b)*.

Finalement, les cales en verre sont rejetées vers le dehors et la glace est soulevée. Si elle n'est pas suffisamment chargée, les rangs s'épaississent verticalement d'une façon trop considérable,

puis s'effondrent et se disloquent, tandis que la glace, plus soulevée d'un côté que de l'autre, prend une position inclinée.

Les préparatifs de la seconde expérience (fig. 2) sont les mêmes que ceux de la première, avec cette différence, toutefois, que la plaque de plâtre est percée de huit petits trous qui permettent de ligaturer solidement les quatre angles de la glace. Dans ces conditions, les larves, qui ne peuvent plus écarter les parois de l'espace libre, s'entassent en une masse extraordinairement compacte.

Lorsque, par suite des pressions qu'il subit de tous côtés, un individu se trouve expulsé de la masse, il fait tous ses efforts pour s'y insinuer à nouveau et il y parvient presque toujours. Ceux qui sont sur le point de former leur puparium *(p)* restent, en général, sur le pourtour de la masse. Si des pupariums se forment dans l'intérieur du groupe ils en sont expulsés peu à peu.

Dans la troisième expérience, un groupe de larves, semblable à celui qui vient d'être décrit, est gorgé d'eau au delà du pouvoir d'absorption du plâtre (fig. 3).

Il en résulte que le groupe se trouve baigné d'eau de tous côtés. Les individus occupant des situations périphériques se placent alors, assez rapidement, en un rang régulier, les orifices stigmatiques tournés vers l'extérieur; mais, loin de chercher à quitter le liquide, ils continuent à exercer des poussées centripètes, si énergiques qu'il se produit, par glissement, non seulement des expulsions d'individus isolés *(a)* mais aussi de véritables ruptures dans la continuité du rang *(b)*. Les individus non disposés en rang continuent à former une masse centrale irrégulière très comprimée.

Préparatifs préliminaires de la nymphose

Lorsque les parties exclusivement larvaires ont épuisé, ou sont sur le point d'avoir épuisé leur activité fonctionnelle, et que les organes imaginaux se trouvent en mesure de mettre en route, ou, s'il est déjà commencé, d'activer leur développement, la larve modifie son genre de vie et fait quelques préparatifs, préliminaires des transformations imminentes qu'elle va subir.

Après s'être largement alimentée et avoir constitué d'importantes réserves, la larve cesse brusquement de prendre de la nourriture et reste dans un état d'asitose, de durée très variable, précurseur des importants phénomènes de nymphose qui commencent ou vont commencer à se manifester.

Cette période d'asitose terminale de la période larvaire est consacrée à certains phénomènes internes, parmi lesquels il y a une dernière élimination de produits uriques effectuée par les tubes de Malpighi qui vont être bientôt bionécrosés.

Cette période d'asitose est très courte chez certains Insectes (Lépidoptères) et semble se réduire, chez eux, à peu près au temps nécessaire pour la digestion du dernier repas.

Elle peut être notablement plus longue chez d'autres animaux (Muscides). Elle s'est montrée, à la fois, très longue et très irrégulière dans un élevage de Lucilia cesar qui a été, il est vrai, fréquemment dérangé pour des observations et des récoltes de matériaux, mais qui a cependant fourni, avec un déchet modéré, de très beaux imagos. Pour cet élevage, plusieurs milliers d'œufs, pondus sur les parties graisseuses d'une tranche de viande de bœuf, le 18 juin, entre 11 heures et midi, sont placés, avec la viande qui les porte, sur de la terre fine un peu humide, déposée au fond d'un grand cristallisoir en verre que je recouvre d'une gaze, et de plusieurs épaisseurs d'une toile solidement ficelée, assez épaisse pour maintenir, dans l'appareil, une obscurité complète.

Toutes les éclosions ont lieu, le lendemain 19, vers midi.

Les jeunes larves ont environ 1,3 millimètres de longueur au moment de leur éclosion. Elles circulent activement en traçant un léger sillon sur l'enduit qui recouvre les parties charnues de la tranche de viande, enduit qui forme, sur la surface de la viande, une culture microbienne visqueuse.

A l'âge de 1 jour les larves ont 5 millimètres de longueur.

A l'âge de 2 jours elles ont 9 millimètres.

A l'âge de 3 jours elles ont 13 millimètres.

Elles ont ainsi, atteint, en 3 jours, à peu de chose près, leur taille définitive. Leur longueur est dix fois, et leur volume mille fois, ceux de la larve venant d'éclore.

A 3 jours et quelques heures, elles cessent de manger. Leur

estomac transparaît, sous forme d'une grosse masse brunâtre, presque noire.

A 4 jours, le contenu de leur estomac n'est plus visible, et la couleur générale de leur corps est devenue beaucoup plus blanche.

Les larves se trouvent alors au début de la période d'asitose qui, dans l'élevage dont il est ici question et où les larves ont été souvent dérangées par un tamisage de la terre, a été d'une longueur extrêmement irrégulière.

Les durées observées pour les divers états ont été les suivantes

Etat d'œuf pondu :	1 jour environ.
Etat de larve en croissance :	3 jours et quelques heures.
Etat de larve en asitose :	4 à 32 jours.
Etat puparial :	7 à 9 jours.

Cet élevage, cependant formé uniquement d'individus ayant, à 1 heure près, le même âge à partir de la ponte, m'a ainsi fourni des éclosions imaginales échelonnées pendant une durée de 30 jours. Ces éclosions qui, au moment du maximum, ont été de 500 par jour, ont donné de très beaux imagos, parmi lesquels la proportion des mâles et des femelles est restée constamment à peu près égale.

Bien qu'elle ait été faite dans des conditions un peu anormales, puisque les larves, sur le point de se mettre en puparium, ont été fréquemment dérangées, cette expérience montre, cependant, que, chez la Lucilia cesar, les irrégularités dans la durée de l'ontogénèse ne portent ni sur la durée de l'état d'embryon, ni sur la durée de l'état de larve en voie de croissance, ni sur la durée de la nymphose, mais uniquement sur la durée de l'état de larve arrivée au terme de sa croissance, en état d'asitie, et occupée à créer le réseau des galeries souterraines qui permettront aux imagos d'arriver au jour.

Les expériences suivantes prouvent que, même dans des élevages mis, autant que possible, à l'abri de toute cause de trouble et de toute circonstance défavorable, il y a encore, au moins pour un petit nombre d'individus, une certaine variabilité dans la durée de la période d'asitose larvaire.

Des tranches de viande de bœuf bien fraîche sont enduites d'une petite quantité de poussière de l'air, puis placées, pendant

deux jours, dans l'atmosphère humide d'une boîte en verre hermétiquement fermée. Au bout de ce temps la surface de la viande constitue une riche culture microbienne, favorable au développement des jeunes larves venant d'éclore.

Ces tranches de viande sont placées sur la terre dont sont remplis des cristallisoirs en verre. La terre employée est de la terre végétale provenant de taupinières et conservée, pendant plusieurs mois, dans des bocaux, de manière à éviter, d'une façon certaine, la présence de tout puparium étranger à l'expérience.

Enfin, des œufs de Lucilia cesar, pondus le 22 mai entre 15 et 17 heures, sont déposés, au moyen d'un pinceau, à la surface de ces tranches de viande.

Un premier élevage (A) est formé d'une seule grosse ponte.

Un deuxième élevage (B) est formé par la réunion de plusieurs pontes.

Un troisième élevage (C) est formé d'une petite ponte déposée dans le pelage d'une taupe, par une Lucilia cesar de petite taille.

De plus, un quatrième élevage (D) est formé, dans les mêmes conditions que les élevages précédents, d'une seule ponte de Calliphora vomitoria.

Pendant toute la durée de l'expérience, la terre a été entretenue un peu humide et les récipients sont restés couverts de toiles tendues et solidement ficelées, pour éviter l'apport de pontes étrangères.

Dans l'élevage A les éclosions imaginales ont commencé le 23^{e} jour après la ponte, sont passées par un maximum le 28^{e} jour et se sont terminées le 44^{e} jour. Elles ont ainsi eu lieu pendant une période de 22 jours. Il est donc probable que la durée de la période de larve en asitose a varié de 11 à 32 jours environ.

Dans l'élevage B les éclosions imaginales ont commencé le 20^{e} jour, sont passées par un maximum très considérable les 21^{e} et 22^{e} jours et se sont terminées le 36^{e} jour. Elles se sont échelonnées pendant une période de 17 jours. La durée de la période de larve en asitose semble ainsi avoir varié, mais, cela seulement pour un nombre très faible d'individus, de 8 à 24 jours environ. Pour le plus grand nombre des individus elle a dû être de 9 à 10 jours.

Dans le petit élevage C les éclosions ne se sont réparties que

sur deux jours et dans l'élevage de Calliphora sur trois jours avec maximum le deuxième jour.

On peut représenter graphiquement par les tracés ci-dessous (fig. 4) les durées minima et maxima de l'ontogénèse pour les individus issus de la ponte, provenant d'une seule femelle, qui a servi à former l'élevage A.

Tous les élevages ci-dessus ayant été faits simultanément se sont trouvés exactement dans les mêmes conditions de température extérieure. Ils ont tous reçu, en grand excès, la même nourri-

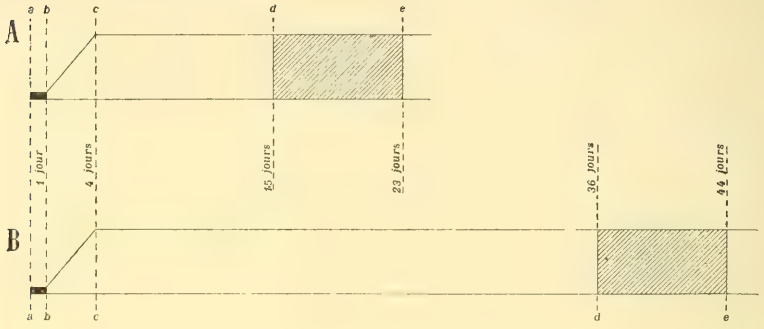

Fig. 4. — Graphique représentant les durées, sensiblement constantes, des états d'œuf (*a b*), de larve en croissance (*b c*) et de puparium (*d e*), et les durées extrêmes, très différentes, de l'état de larve en asitose (*c d*) chez des Lucilia cesar issues d'une seule et même ponte abondamment nourries et élevées sur de la terre maintenue constamment humide.

A — Période d'asitose larvaire de durée modérée (11 jours).

B — Période d'asitose larvaire très longue (32 jours).

Les individus à période d'asitose prolongée ont pu demeurer à l'état de larve pendant une durée de 13 jours après l'éclosion imaginale des individus à période d'asitose de durée modérée.

ture qui a consisté uniquement en viande de bœuf couverte d'une culture microbienne et, enfin, la formation des pupariums s'est effectuée dans de la terre de même nature.

Mais, l'élevage A a été fait dans un récipient plus petit et sur une terre maintenue notablement plus humide que ne l'a été l'élevage B, et il en est résulté que les larves en asitose ont eu plus de difficulté, dans le premier élevage que dans le second, pour créer le réseau des galeries de mise en puparium. Il est très probable qu'il y a eu, là, une cause ayant notablement influé sur la durée de la période d'asitose larvaire.

Quoi qu'il en soit, les résultats fournis par ces élevages montrent que, même dans des conditions assez voisines de celles qui peuvent se présenter normalement, et qui, en tous cas, ont conduit à la formation d'imagos uniformément très beaux, il semble bien y avoir fréquemment, au moins pour quelques individus, une certaine variabilité dans la durée de la période d'asitose, période qui est consacrée à l'établissement, assez laborieux, du réseau des galeries destinées au logement des pupariums et au passage des imagos venant d'éclore.

L'examen ultérieur de la terre des récipients d'élevage m'a montré que cette terre est parcourue, en tous sens, par un vaste réseau de galeries à parois lisses, anastomosées entre elles et, parfois, dilatées en chambres ou en carrefours irréguliers. Les pupariums sont logés, séparément les uns des autres, dans des diverticules de ces galeries, leur extrémité antérieure étant généralement dirigée vers le haut.

Les imagos franchissent les galeries à l'état microgastre. L'élevage A a montré que toutes les galeries doivent communiquer entre elles, car les 87 individus qu'il a fournis sont, tous, sortis par un seul petit orifice qui est resté constamment béant, à la surface de la terre, pendant toute la durée des éclosions. Dans l'élevage B les imagos m'ont paru sortir du sol en un nombre de points assez restreint, mais, la terre superficielle étant restée fine et meuble, ils avaient, le plus souvent, à s'y frayer un passage. C'est surtout par un gonflement énergique de leur capsule céphalique, gonflement qui résulte du refoulement du liquide cavitaire par la contraction des muscles abdominaux, que les imagos arrivent à soulever les grains de terre qui peuvent obstruer l'orifice par lequel ils vont sortir.

Arrivés au jour, les imagos mettent généralement plus d'une heure pour gonfler leur abdomen, durcir leur tégument et acquérir leur brillante couleur métallique verte.

Ils ont alors acquis leur état définitif et s'envolent.

Cocons des Lépidoptères et des Hyménoptères. — Un certain nombre de Lépidoptères et d'Hyménoptères s'entourent d'un cocon, dans l'intérieur duquel s'accomplissent les transformations nymphales.

Le cocon est tissé par la larve, au moyen d'un fil soyeux qui est produit par l'émission, au travers d'un étroit ajutage, et par le durcissement à l'air, du liquide visqueux secrété par la glande labiale, dont la fonction est ainsi, momentanément, sériciġène.

Puparium des Muscides. — Les dernières transformations externes qui se manifestent chez les larves des Muscides sont :

1° Un changement de la teinte blanche jaunâtre vitreuse du tégument en une teinte mate d'un blanc plus opaque.

2° Une contraction des muscles tégumentaires qui amène la forme de la surface du corps de celle d'un cône effilé à celle d'un tonnelet ovoïde.

3° La fixation de cette forme par un durcissement de la cuticule.

Immédiatement après cette transformation, la cuticule larvaire commence à se décoller. C'est le début du stade exuvial, qui constitue le premier stade de la nymphose.

PÉRIODE NYMPHO-IMAGINALE

PÉRIODE NYMPHALE

La période nymphale est consacrée à la formation de l'imago. Pendant cette période, les organes larvaires sont bionécrosés et histolysés, tandis que les histogénèses imaginales s'achèvent rapidement ou, si elles n'ont pas débuté au cours de la période larvaire, sont immédiatement mises en route.

Pour former ou achever les organes imaginaux, la nymphe utilise nons eulement la majeure partie des abondantes substances nutritives mises en réserve pendant la période larvaire, mais aussi les produits des histolyses.

La *métamorphose* est l'ensemble des changements que la larve subit pour se transformer en imago.

La *nymphose* est la portion de l'ontogénèse qui, chez les Insectes holométaboles, réalise cette métamorphose.

L'état, très particulier, que présente l'individu pendant cette période, est l'état de *nymphe*.

Enveloppes à l'abri desquelles s'effectue la nymphose

Chez les Hyménoptères et chez les Lépidoptères, qui tissent un cocon protecteur, ce dernier persiste pendant toute la durée de la nymphose. Il n'est perforé, par l'imago, qu'au moment de l'éclosion imaginale.

Les Lépidoptères, qu'ils soient ou ne soient pas abrités dans un cocon, accomplissent le premier et le commencement du deuxième de leurs quatre stades nymphaux sous la protection de la dernière cuticule de la chenille, cuticule qui, tout en étant décollée de l'épiderme, reste cependant intacte et forme une enveloppe protectrice continue. Au moment où cette cuticule, déchirée et refoulée, laisse apparaître la chrysalide, le deuxième stade de la nymphose est déjà bien avancé.

Pendant le deuxième stade nymphal, après le rejet de la dernière cuticule larvaire, la nymphe est recouverte par sa cuticule nymphale proprement dite, appelée chrysalide, adhérente à l'épiderme qui vient de la former.

Pendant les troisième et quatrième stades, la nymphe reste encore abritée dans cette même cuticule nymphale ou chrysalide, mais cette cuticule est décollée de l'épiderme. Elle reste ainsi décollée, mais intacte, jusqu'au moment de l'éclosion imaginale. C'est pendant le quatrième stade nymphal que se forme la cuticule imaginale définitive qui n'est plus susceptible d'être exuviée.

Chez les Muscides, les choses se passent de la même façon, sauf que la cuticule larvaire est transformée en un puparium protecteur, et n'est pas rejetée, comme chez les Hyménoptères et chez les Lépidoptères, peu après le début du deuxième stade nymphal. La cuticule larvaire continue à jouer son rôle protecteur pendant toute la nymphose jusqu'au moment de l'éclosion imaginale. Pendant le quatrième stade nymphal le Muscide se trouve ainsi protégé par trois cuticules à savoir : deux cuticules décollées, l'une, larvaire, épaisse ; l'autre, nymphale, mince ; et par une cuticule adhérente, qui est la cuticule imaginale en cours de formation.

Ainsi, chez les Muscides, c'est la dernière cuticule chitineuse

larvaire décollée qui, après un durcissement final, forme le puparium protecteur, à l'abri duquel s'effectue la totalité de la nymphose; tandis que la chrysalide du Lépidoptère est l'enveloppe nymphale proprement dite, c'est-à-dire l'enveloppe qui est adhérente à l'épiderme pendant la durée du deuxième stade nymphal et qui, décollée, joue un rôle, uniquement protecteur, pendant les troisième et quatrième stades de la nymphose.

Le tableau suivant résume, pour les Lépidoptères à cocon et pour les Diptères à puparium, le rôle que les trois cuticules, larvaire, nymphale et imaginale jouent dans la protection de la nymphe.

Enveloppes à l'abri desquelles s'effectuent les quatre stades de la nymphose

STADES NYMPHAUX	LÉPIDOPTÈRES A COCON	DIPTÈRES A PUPARIUM
PREMIER STADE	Cocon. Cuticule larvaire, décollée, intacte.	Cuticule larvaire, décollée, intacte, (Puparium).
DEUXIÈME STADE	Cocon. (Rejet de la cuticule larvaire). Cuticule nymphale, ou chrysalide, adhérente.	Cuticule larvaire, décollée, intacte. Cuticule nymphale, adhérente.
TROISIÈME STADE	Cocon. Cuticule nymphale, décollée, intacte.	Cuticule larvaire, décollée, intacte. Cuticule nymphale, décollée, intacte.
QUATRIÈME STADE	Cocon. Cuticule nymphale, décollée, intacte. Cuticule imaginale, en formation, adhérente.	Cuticule larvaire, décollée, intacte. Cuticule nymphale, décollée, intacte. Cuticule imaginale, en formation, adhérente.
ÉCLOSION IMAGINALE	La cuticule imaginale est achevée. L'imago fait éclater sa chrysalide. Il écarte les fils de son cocon et en sort.	La cuticule imaginale est achevée. L'imago rejette sa mince cuticule nymphale. Il fait éclater les volets du puparium et en sort.

Mise en route ou accélération de l'histogénèse des parties imaginales

Le ralentissement ou la suspension du développement des rudiments imaginaux cesse lorsque, à la suite de la sénescence et de la bionécrose des tissus larvaires, toute action inhibitrice, de la part de ces derniers, a disparu.

Les rudiments imaginaux peuvent, dès lors, donner libre carrière à leur énergie ontogénétique qui a été, jusqu'ici, équilibrée par des énergies contraires. Ceux de ces rudiments qui ont déjà plus ou moins avancé leur ontogénèse au cours des stades larvaires l'achèvent activement (épiderme, membres, gonapophyses, ailes). Ceux qui ne l'ont pas encore mise en route le font, en général, immédiatement dès le début de la nymphose (tube digestif, système nerveux).

En même temps que les histogénèses prennent une allure rapide, les tissus exclusivement larvaires entrent en histolyse.

Status initial du premier stade de l'état nymphal

Le commencement du décollement de la dernière cuticule larvaire marque la fin de l'état de larve et le début de l'état nymphal.

A ce moment, l'organisme de l'Insecte holométabole comprend les parties suivantes :

1° Des gonades assez développées, surtout chez les mâles, pour que leur sexe soit déjà reconnaissable. Elles compléteront leur développement pendant la nymphose, surtout à la fin de cette période. Au moment de l'éclosion imaginale, les cellules reproductrices seront, sinon complètement matures, du moins aptes à le devenir rapidement dès que le moment favorable sera venu.

2° Des organes qui ont été fonctionnels chez la larve et qui, sans subir des changements très considérables, resteront fonctionnels pendant toute la période nymphale et feront partie de la l'organisation imaginale. C'est le cas des muscles abdominaux, chez

les Coléoptères et chez les Lépidoptères, et du vaisseau dorsal, chez tous les Insectes.

3° Le liquide cavitaire larvaire, qui ne pourra être renouvelé, pendant la nymphose, puisque la nymphe ne prend aucune nourriture, ni liquide, ni solide. Il sera, momentanément, enrichi par les produits histolytiques, et ceux-ci seront utilisés soit par les histogénèses, soit pour la constitution de réserves. Le liquide cavitaire passera, ainsi, de la larve à l'imago, un peu modifié dans sa composition.

4° Le système nerveux fonctionnel larvaire, qui, pendant la nymphose, restera à un état fonctionnel ralenti. Il se transformera, sans histolyse mais seulement par histogénèse additionnelle, de manière à acquérir sa constitution fonctionnelle imaginale plus complexe.

5° Des organes dont le développement a commencé à un moment plus ou moins précoce de la période larvaire, qui achèveront de se développer pendant la nymphose, mais ne seront fonctionnels que chez l'imago. Ce sont, en général, tous les appendices importants tels que les pattes, les ailes et les gonapophyses.

6° Des rudiments de parties, à fonctions exclusivement imaginales, qui, après être demeurées à peu près complètement inhibées pendant la période larvaire, subiront la totalité de leur développement pendant la nymphose et ne deviendront fonctionnelles que chez l'imago. Ce sont les histoblastes de l'épiderme et des tubes de Malpighi imaginaux, les histoblastes des portions imaginales des centres nerveux, de la glande labiale et du tube digestif.

7° Eventuellement, des rudiments qui demeurés embryonnaires pendant la période larvaire, resteront également embryonnaires pendant toute la période nymphale, et n'évolueront qu'au cours de la période imaginale. Les adipocytes de remplacement des muscles vibrateurs des Fourmis en sont un exemple.

8° D'un corps adipeux larvaire, qui restera fonctionnel pendant la nymphose et ne disparaîtra qu'immédiatement avant le début de la période imaginale, ou persistera pendant une partie ou pendant la totalité de cette période.

9° Des substances de réserve abondantes, surtout albuminoïdes, contenues dans les adipocytes larvaires. Ces substances, qui ont

été emmagasinées pendant la vie larvaire, seront utilisées par les histogénèses nymphales; mais, chez certaines espèces, il en restera une certaine quantité qui ne sera consommée que pendant le commencement de la période imaginale.

10° Des parties à fonctions exclusivement larvaires, dont les cellules sont sur le point d'être histolysées. Les produits de leur dissolution seront utilisés, surtout sous forme de substances albuminoïdes, par les organes imaginaux en voie de formation.

Amplitude de la nymphose

Variabilité de l'amplitude de la nymphose. — L'amplitude de la métamorphose résulte de la divergence des adaptations qui se sont produites, avec une certaine indépendance, d'une part, au cours de l'établissement de l'état larvaire, d'autre part, au cours de l'évolution phylogénétique de la forme imaginale. Elle se traduit par l'importance des histogénèses et des histolyses, phénomènes dont résulte l'amplitude, plus ou moins grande, de la nymphose.

L'amplitude de la nymphose varie : avec les groupes systématiques; dans chaque groupe, avec les espèces; dans chaque espèce, avec les systèmes d'organes; dans chaque système, avec le rang métamérique de l'élément considéré.

Diminution de l'amplitude de la nymphose avec l'accroissement du rang métamérique. — Chez les ancêtres très anciens de l'Insecte, les divers métamères constitutifs du corps avaient, chez l'individu adulte, une structure sensiblement uniforme.

Au cours de la phylogénèse, les métamères n'ont pas évolué, tous, avec la même amplitude et, par conséquent, ils ne sont pas, tous, également éloignés de la structure du métamère ancestral.

C'est, d'abord, dans la triade *cérébrale*, par suite du développement prépondérant de ses trois neuromérides puis, dans la triade *gnathale*, par suite de l'importance acquise par ses trois membres, que l'évolution phylogénétique a produit les plus grandes transformations.

Les métamères de la triade *thoracique* se sont aussi modifiés considérablement, par suite de la spécialisation locomotrice de

leurs membres et par suite de l'acquisition, plus récente, des ailes.

Quant aux métamères *abdominaux*, ce sont eux qui ont le mieux conservé les caractères ancestraux.

Ces degrés divers de l'amplitude de l'évolution phylogénétique des métamères successifs d'un même individu sont moins prononcés chez la larve que chez l'imago.

Les phénomènes de la nymphose sont d'autant plus tardifs et d'autant plus réduits que le métamère considéré occupe un rang plus éloigné. Ils peuvent, même, être réduits au point que,tandis que les métamères céphaliques et thoraciques subissent une métamorphose intense, les métamères abdominaux passent, sans grands changements, de la larve à l'imago, en conservant une musculature fonctionnelle.

On pourrait presque dire, parfois, à cause de la faible amplitude de la nymphose abdominale, que les anneaux cérébraux, gnathaux et thoraciques ont une ontogénèse holométabolique, tandis que celle des anneaux abdominaux serait à peine hémimétabolique.

Diminution de la précocité des histogénèses avec l'accroissement du rang métamérique. — Comme l'amplitude de la nymphose, la précocité de la mise en train et de l'achèvement des histogénèses diminue, à quelques cas exceptionnels près, avec l'accroissement du rang métamérique.

Cette diminution de l'amplitude de la nymphose et de la précocité des histogénèses avec l'accroissement du rang métamérique, n'est, d'ailleurs, que la répétition de l'ordre d'apparition des métamères chez l'embryon, ordre qui n'est, lui-même, que la répétition de l'ordre de l'apparition des métamères de l'ancêtre annélidien et des individus de la chaîne ancestrale. C'est dans ce même ordre métamérique que les organes larvaires sont frappés par la bionécrose qui est le point de départ de leur histolyse, et c'est, enfin, encore dans ce même ordre que les organes imaginaux seront frappés par la mort lors de leur agonie définitive normale.

Physiologie de la nymphe

Atténuation des fonctions physiologiques pendant la nymphose

L'importance des histogénèses et des histolyses et l'état incomplet de la plupart des organes principaux font que, pendant la durée de la période nymphale, les fonctions physiologiques sont plus ou moins ralenties, ou même complètement suspendues.

Immobilité nymphale

L'état nymphal, à l'origine, simple état de repos momentané, est devenu, en général, chez les Insectes holométaboles, un état d'immobilité à peu près complète.

La suppression de la mobilité, dans un anneau, pendant la nymphose, est due à ce que les muscles larvaires qui le faisaient mouvoir ne sont plus fonctionnels, et que les imaginaux ne le sont pas encore.

Chez les Coléoptères et chez les Lépidoptères, la musculature pré-abdominale subit des changements notables, tandis que la musculature abdominale est beaucoup moins transformée. Il en résulte que la région pré-abdominale est incapable de tout mouvement et ne présente, par conséquent, aucune membrane articulaire fonctionnelle, tandis, qu'au contraire, il y a des membranes articulaires à la partie inférieure des anneaux abdominaux, et que ceux-ci restent mobiles pendant toute la nymphose. Ces mouvements abdominaux peuvent être assez importants au point de vue éthologique. C'est, par exemple, grâce à eux que la nymphe de certains Lépidoptères peut se déplacer dans la galerie qu'elle occupe dans le bois ou dans la terre.

Il est certain que les muscles abdominaux des Coléoptères et des Lépidoptères, qui conservent ainsi leur mobilité, n'ont jamais eu à subir une histolyse et une histogénèse plus accentuées que celles que nous constatons aujourd'hui. Il en résulte que l'on peut dire que les faibles transformations que ces muscles subissent à l'époque actuelle, et que la persistance de leur état fonctionnel pendant toute l'ontogénèse pré-imaginale, représentent un état

ancestral qui s'est conservé à l'abri des transformations adaptatives auxquelles se sont pliés les métamères préabdominaux.

Sommeil nymphal

Si, par le mot sommeil, nous entendons le repos relatif des centres nerveux et la cessation de faits qui dépendent du fonctionnement de ces centres, les faits relatifs à l'ontogénèse et à la vie végétative de certains organes étant exclus, on peut dire que la nymphose est accompagnée d'un état de sommeil bien caractérisé.

Chez la larve, le système nerveux dirige un organisme où dominent les fonctions de nutrition. Chez l'imago, il a, surtout au point de vue psychique, des fonctions bien plus importantes. Il en résulte que, bien qu'il ne soit frappé, pendant la période nymphale, d'aucune histolyse notable, il lui reste à subir, pendant cette période, des modifications histogéniques importantes.

Les mouvements des anneaux abdominaux d'une nymphe de Coléoptère ou d'une nymphe de Lépidoptère que l'on excite en la touchant, montrent qu'il y a encore fonctionnement de centres sensitifs et de centres moteurs persistants. Mais il est certain que les centres psychiques, en voie de profonde transformation, sont dans un état de sommeil d'autant plus profond que les différences entre l'activité éthologique de la larve et celle de l'imago sont plus considérables.

Asitose nymphale

L'état de nymphe est un état d'asitie. L'immobilité nymphale, les phénomènes histolytiques et histogéniques dont le tube digestif est le siège, suspendent complètement l'ingestion d'aliments. Par contre, il y a un accroissement des phénomènes internes de nutrition, aux dépens des réserves accumulées au cours de la la vie larvaire et aux dépens des substances histolytiques assimilables.

Réduction de la respiration pendant la nymphose

La respiration n'est pas suspendue pendant la nymphose, mais, à cause de l'absence ou, tout au moins, de la très grande réduction des mouvements respiratoires, et en présence d'actifs phénomènes d'histolyse et d'histogénèse, l'équilibre des échanges

gazeux ne s'établit, au moins à certains moments, qu'au niveau d'une teneur assez élevée du liquide cavitaire en acide carbonique.

Accumulation des produits uriques dans les urocytes pendant la nymphose

L'excrétion ne cesse pas, mais les tubes de Malpighi larvaires n'étant plus fonctionnels, et ceux de l'imago n'étant pas encore formés, les produits uriques s'accumulent dans les urocytes, cellules annexes du corps adipeux. Ces urocytes jouent, momentanément, le rôle de reins d'accumulation.

Persistance de la circulation pendant la nymphose

Le cœur, n'ayant pas subi d'adaptations larvaires proprement dites, n'a pas à se transformer notablement pour entrer dans l'organisation imaginale. C'est aussi l'organe dont le fonctionnement physiologique est le moins influencé par la nymphose. Il est en effet facile, chez beaucoup de nymphes transparentes, de constater les pulsations des chambres cardiaques et la propulsion du sang.

Moyens de défense pendant la nymphose

La période nymphale est une période d'autant plus dangereuse que l'abondance des réserves nutritives accumulées dans l'organisme de la nymphe peut en faire une proie de choix.

Malgré des dispositifs protecteurs, qui sembleraient devoir être très efficaces, un certain nombre de nymphes sont fréquemment dévorées. C'est ainsi que, d'après Girard (1885 p. 107), la rareté du Lépidoptère Harpya milhauseri peut être attribuée à ce que sa nymphe, bien que protégée et dissimulée par une coque très dure, formée de raclures d'écorces agglutinées et solidement fixées sur le tronc du Hêtre, est mangée par les Pics.

Cependant, les nymphes se trouvent, en général, assez efficacement protégées par leur immobilité, par le choix d'emplacements favorables, plus ou moins cachés ou plus ou moins inaccessibles, par des enveloppes protectrices. Elles peuvent aussi être protégées par une homochromie, parfois très remarquable,

telle que l'homochromie des chrysalides de Vanessa et de Pieris, qui est variable, entre d'assez larges limites, d'après la couleur du support. Il peut y avoir aussi protection, par une répulsion due au goût du liquide cavitaire de certaines espèces (Vanessa io), protection dont profiteraient toutes les nymphes de même aspect.

Chez les Formicinae, la larve tisse un cocon qui protége la nymphe contre les parasites ou contre les aspérités des matériaux du nid, et qui permet aux ouvrières de la saisir entre leurs mandibules et de la transporter sans danger de blessure.

Chez les Myrmicinae, au contraire, bien que la cuticule nymphale soit mince et délicate, il n'y a pas de cocon. Cette enveloppe protectrice est rendue inutile par les soins plus assidus que les nymphes reçoivent de la part des ouvrières, et par les précautions, toutes particulières, que prennent ces dernières pour ne pas blesser les nymphes qu'elles transportent.

Stades de la nymphose

En général, par exemple chez les Hyménoptères, la nymphose comprend les quatre stades suivants :

1° le stade exuvial protonymphal (Nymphe en premiére contraction, Pronymphe). Il commence avec le début du décollement de la dernière cuticule larvaire.

2° le stade cuticulaire nymphal (Nymphe de première contraction). Il commence avec le début de la formation de la cuticule nymphale.

3° le stade exuvial nymphal (Nymphe en deuxième contraction). Il commence avec le début du décollement de la cuticule nymphale.

4° le stade cuticulaire préimaginal (Nymphe de deuxième contraction). Il commence avec le début de la formation de la cuticule imaginale et se termine avec l'achèvement de l'organisation de l'imago.

On peut reconnaître facilement ces quatre stades chez des nymphes de Fourmis dépourvues de cocon, telles que celles du Tetramorium cespitum que nous prendrons ici pour type, et chez qui, d'ailleurs, les choses se passent exactement comme chez les autres Hyménoptères.

A cet effet, on trie, en éliminant toutes les larves, la progéniture de reine recueillie dans un certain nombre de colonies où le développement est inégalement avancé, par suite de la situation plus ou moins ensoleillée des nids. Les larves qui sont parvenues au dernier stade larvaire, et se trouvent sur le point de passer à l'état de nymphe, sont bien reconnaissables. Elles sont caractérisées par leur turgescence, par leur contour piriforme renflé, et par leur transparence vitreuse, transparence qui, dans les espaces interadipeux, laisse apercevoir le sac stomacal brun noirâtre, rempli des résidus de toute la nourriture absorbée pendant la période larvaire. On peut facilement s'assurer que, chez elles, la cuticule chitineuse larvaire est encore adhérente à l'épiderme.

Le triage des nymphes donne :

Un lot de 1er stade, comprenant les nymphes en première contraction (pronymphes) qui présentent encore, extérieurement, à peu près la même forme que la larve, mais sont plus blanches moins turgescentes et plus sveltes. Elles sont encore entourées de la cuticule larvaire intacte, mais cette cuticule est détachée de l'épiderme.

Un lot de 2e stade, comprenant les nymphes blanches, ayant achevé leur première contraction, pourvues de leur cuticule nymphale adhérente à l'épiderme, et débarrassées de la cuticule larvaire.

Un lot de 3e stade, comprenant les nymphes blanches, en deuxième contraction sous la cuticule nymphale décollée.

Un lot de 4e stade, comprenant les nymphes ayant achevé leur deuxième contraction et ayant déjà plus ou moins avancé la formation de la cuticule imaginale. Dans ce lot, la cuticule imaginale est visible, par transparence, sous la cuticule nymphale qui est décollée et plus ou moins plissée. Cette cuticule imaginale présente une série continue de colorations, série qui commence par une teinte blanche initiale et se continue par l'apparition de lisérés et de taches.

Avec une certaine attention, les mâles et les reines peuvent déjà être distingués dans le lot de 1er stade nymphal (pronymphe).

Dès le 2e stade (nymphe de première contraction), la distinction devient facile. Les mâles se reconnaissent à leur forme plus élancée, à leurs antennes plus longues, à leur tête plus petite,

à leur armure génitale plus développée et à la moindre opacité de leur abdomen qui est moins riche en tissu adipeux.

Examen des quatre stades de la nymphose des Hyménoptères

Premier stade nymphal. — Le premier stade nymphal ou stade exuvial protonymphal, est celui qui correspond à la forme généralement appelée pronymphe. C'est le stade de nymphe, à l'épiderme nu, en première contraction sous la dernière cuticule larvaire décollée mais intacte.

L'achèvement du dernier stade larvaire et le début du premier stade nymphal correspondent à l'instant où la dernière cuticule larvaire commence à se décoller de l'épiderme, dans la région supérieure de la tête. Ce phénomène est à peu près concommittant de la formation d'une ouverture entre le mésentéron et le proctentéron et, par conséquent, de l'expulsion consécutive du sac stomacal qui renferme les résidus excrémentitiels.

Immédiatement à la suite de cette expulsion, et après le décollement de la cuticule larvaire, le corps devient plus élancé et prend un aspect blanc, opaque, caractéristique.

Dès que la cuticule larvaire s'est décollée de l'épiderme, ce dernier subit, dans son modelé, des transformations considérables résultant de la prolifération des histoblastes épidermiques.

Les antennes, les membres gnathaux, les pattes et les gonapophyses, se trouvent brusquement libérées à la surface du corps. Ils atteignent rapidement leur longueur définitive, mais ils ont, alors, un diamètre notablement supérieur à celui qu'ils auront chez l'imago.

Le corps acquiert une forme plus élancée et subit, dans les régions de jonction de plusieurs de ses anneaux, de notables contractions. Ces contractions ont pour résultat de produire une esquisse, incomplète mais cependant déjà très nette, des formes imaginales de la tête, du corselet, du pétiole et du gaster.

Malgré tous ces phénomènes, si importants, de nymphose, l'individu, si on ne l'examine pas de très près, conserve pendant toute la durée de ce stade exuvial, cet aspect larviforme, si caractéristique, que l'on désigne généralement par le nom de pronymphe. C'est que tous les changements se produisent dans l'intérieur de l'enveloppe flottante, invariable, constituée par

la dernière cuticule larvaire qui s'est décollée, et qu'ils sont dérobés à la vue par cette cuticule qui est plus ou moins plissée.

Mais, si tous ces changements sont trop peu apparents pour modifier notablement l'aspect extérieur de la pronymphe, on peut, cependant, les reconnaître en examinant à la loupe une série d'individus coagulés par la chaleur et lentement imbibés de liquides éclaircissants. On voit, chez ces individus que la cuticule larvaire est nettement décollée, que le corps dépourvu de cuticule adhérente, se contracte de plus en plus et, enfin, que les appendices libérés s'allongent en conservant une forme massive.

Deuxième stade nymphal. — Le deuxième stade est un stade cuticulaire. C'est celui de l'état de nymphe de première contraction, revêtue de sa cuticule nymphale adhérente.

Dès que les grandes transformations survenues pendant le premier stade sont achevées, l'épiderme fixe la forme qu'il vient d'atteindre, en produisant, à sa surface, une première strate chitineuse. C'est le début du deuxième stade nymphal.

Maintenant protégée par les premiers strates de sa cuticule propre, la nymphe ne tarde pas à déchirer et à rejeter la cuticule larvaire qui la voilait.

Les phénomènes d'histogénèse et d'histolyse nymphales, déjà commencés pendant le stade exuvial précédent, marchent rapidement pendant le stade cuticulaire auquel nous sommes arrivés.

Le tube digestif subit les transformations et les allongements qui vont l'amener à sa forme imaginale.

Les nouveaux muscles imaginaux commencent à prendre leur forme définitive et constituent leurs tendons. Le pigment oculaire devient de plus en plus abondant, et l'œil apparaît, sous sa cuticule incolore . Il forme une tache, d'un brun violacé, d'abord très claire, qui se fonce de plus en plus. Il se détache nettement sur le corps qui est blanc et restera blanc jusqu'au début du troisième stade nymphal.

Comme dans tout stade cuticulaire, où il reste à peu près immuablement fixé par l'adhérence de la cuticule chitineuse, le modelé externe que l'épiderme présentait au début du deuxième

stade se retrouve, inchangé, à sa fin. Mais, sans se manifester à l'extérieur, des apodèmes d'expansion, tels que ceux qui préparent, la formation de membranes articulaires (Fasc. 16. 1897. p. 4, fig. 3), ou la formation d'un sillon (Fasc. 18, 1898[1], fig. p. 7, *nerv.*) ont, au cours de ce stade, mis l'épiderme en mesure d'acquérir rapidement, pendant le stade suivant, le modelé définitif de l'imago. A ce point de vue, ce stade cuticulaire, qui a fait suite à un stade de contraction transverse, est un stade d'amplification longitudinale de certaines surfaces.

Troisième stade nymphal. — Le troisième stade est un stade exuvial. C'est celui de l'état de nymphe, à épiderme nu, en deuxième contraction sous la cuticule nymphale décollée mais intacte.

Pendant ce troisième stade, l'épiderme se libère, par le décollement de la cuticule nymphale. Il se trouve, à la suite de cette libération, en mesure de modifier à nouveau le modelé de sa surface externe.

On remarque, chez les Hyménoptères sociaux, que la cuticule nymphale est molle et incolore même sur la tête et sur les mandibules non fonctionnelles, tandis que la cuticule larvaire, tout en étant molle et incolore sur le reste du corps, était un peu plus dure et colorée sur la tête et sur les mandibules fonctionnelles.

La cuticule nymphale se décolle à la façon habituelle, en commençant par la tête, et l'épiderme libéré étale immédiatement toutes les surfaces qui ont été créées pendant le stade précédent, celles, par exemple, qui ont été formées par les apodèmes d'expansion des membranes articulaires.

Puis, et c'est là une des caractéristiques de ce stade, les appendices, sans modifier leur longueur, se contractent transversalement, parfois très considérablement, (Fasc. 18, 1898[1], fig. p. 7) et il y a aussi des contractions transversales importantes en d'autres points du corps. (Col céphalique et première triade abdominale des Myrmicinae).

Quatrième stade nymphal. — Le quatrième stade, ou stade préimaginal est un stade cuticulaire. C'est celui de l'état de nymphe, de deuxième contraction, revêtue de la cuticule imaginale en cours de formation.

Les transformations survenues pendant le stade exuvial précédent ont amené l'épiderme au modelé externe, définitif, de l'imago, y compris le modelé des lumens des diverses invaginations. Dès qu'une région du corps a, ainsi, acquis un modelé imaginal définitif, elle le fixe, aussitôt, par la production de la première des strates chitineuses de l'imago.

Le début du quatrième stade est marqué par l'apparition de cette première strate, laquelle constitue la surface, désormais indéformable, du squelette chitineux imaginal. Il ne reste donc plus rien à faire du côté du modelé externe, définitivement fixé, de l'imago.

Le quatrième stade est ensuite consacré à la formation des autres nombreuses strates chitineuses dont l'ensemble constituera le squelette de l'imago, y compris ses nervures de raidissage, ses furcas, ses apodèmes, ses tendons. Les poils et les autres formations chitineuses des organes sensitifs achèvent aussi de se former.

La production de la coloration tégumentaire marche de pair avec la formation du squelette. Elle apparaît, sous forme d'un liseré, sur les parties où la chitine sera particulièrement dure, comme, par exemple, sur la bordure des mandibules; et, sur la plupart des sclérites, sous forme de taches d'abord petites et assez claires, qui s'étendent peu à peu et deviennent de plus en plus foncées. Quant à la coloration des yeux, son apparition a été bien plus précoce que la coloration tégumentaire dont il vient d'être question. Elle a, même, été antérieure à l'apparition du premier indice du squelette chitineux imaginal. Cela vient de ce qu'il ne s'agit pas, ici, d'une coloration du squelette cornéen, mais bien d'une coloration des cellules annexes des cellules sensitives visuelles.

C'est pendant ce stade qu'a lieu l'achèvement de la formation des organes les plus importants, tels que la chaîne des centres nerveux et le tube digestif, l'emmagasinement de la partie disponible des produits utilisables de l'histolyse, et, enfin, l'élimination, soit par accumulation dans les urocytes, soit par rejet dans le proctentéron, des résidus usés.

Le quatrième stade de l'état nymphal se termine au moment où, tous les organes imaginaux étant parvenus à leur complet

développement histologique, sont devenus (centres nerveux, muscles des membres) ou, tout au moins, sont sur le point de devenir (gonades, muscles vibrateurs du vol des Fourmis) aptes à être fonctionnels.

La fin de l'état de nymphe est ainsi marquée par l'achèvement de l'histogénèses des parties qui sont indispensable à l'existence libre et active de l'individu adulte. Quant aux histolyses des parties exclusivement larvaires, elles semblent, en général, s'effectuer, toutes, intégralement, au cours de la durée de l'état de nymphe, car on ne les voit pas commencer chez la larve et elles paraissent être complètement terminées au moment de l'éclosion imaginale .

Mues en rapport avec la nymphose

Ainsi que nous venons de le voir, deux mues sont en rapport avec la nymphose. L'une est relative à la dernière cuticule larvaire qui est rejetée au début du deuxième stade nymphal, l'autre est relative à l'unique cuticule nymphale, cuticule dont le rejet constitue le premier acte effectué par l'imago.

Chez les Hyménoptères qui tissent un cocon, la cuticule larvaire exuviée se retrouve, chiffonnée et refoulée, contre le sac stomacal excrémentitiel larvaire qui occupe le fond du cocon.

Si l'on déplisse ce paquet exuvial, on voit, à son extrémité antérieure, le squelette chitineux des mandibules larvaires et, à son extrémité postérieure, qui est blanchie par les produits uriques issus des tubes de Malpighi larvaires, deux longs filaments représentant la cuticule des troncs trachéens longitudinaux, cuticule qui est restée reliée à celle du dernier spiracle. (Fasc. 23, 1903[1], p. 34, fig. 10).

Quant à la cuticule nymphale, elle forme pendant le quatrième stade nymphal, un voile libre, mince et transparent, autour de la nymphe qui, pendant ce stade, est en train d'épaissir le squelette imaginal.

La figure 1 du fascicule 22 montre, chez la Myrmica rubra ouvrière, l'ensemble de la cuticule nymphale, décollée mais intacte, autour de la nymphe arrivée près du terme du quatrième et dernier stade de la nymphose. La préparation représentée

par cette figure ayant été faite avec les précautions voulues pour éviter toute compression et toute déformation, la cuticule nymphale se trouve représentée avec sa forme exacte. Elle montre ainsi l'amplitude de la deuxième contraction qui s'est accomplie au cours du troisième stade nymphal (Voir aussi Fasc. 16, 1897, p. 4, fig. 3,).

Exemple de division en stades des périodes larvaire et nymphale

Comme exemple de stades nettement marqués on peut citer ceux des Platygaster dont l'évolution a été étudiée d'une façon si intéressante par Paul Marchal (1906).

L'ontogénèse larvaire et nymphale de ces Hyménoptères me semble comprendre les 7 stades suivants :

1er stade larvaire : larve primaire ou cyclopoïde;
2e stade larvaire : larve intermédiaire ou ulriculaire;
3e stade larvaire : larve de deuxième forme;
1er stade nymphal : nymphe en première contraction (pronymphe);
2e stade nymphal : nymphe de première contraction;
3e stade nymphal : nymphe en deuxième contraction;
4e stade nymphal : nymphe de deuxième contraction (subimago).

FORMATION DES ORGANES IMAGINAUX PENDANT LA NYMPHOSE

Epiderme

Aires constitutives de l'épiderme d'un anneau

Au point de vue morphologique, l'épiderme de chaque anneau, aussi bien chez la larve que chez l'imago, peut être considéré comme formé d'un petit nombre d'aires élémentaires, déterminées, juxtaposées et soudées par leur pourtour.

Chacune de ces aires dérive d'un rudiment embryonnaire dédoublé en un rudiment larvaire et en un rudiment imaginal. Le rudiment larvaire évolue immédiatement et donne une aire constitutive de l'épiderme de la larve. Le rudiment imaginal, après être demeuré un certain temps à l'état embryonnaire,

donne un disque ou histoblaste qui produira, à son tour, pendant la nymphose, une aire constitutive de l'épiderme imaginal.

Parties annexes de chacune des aires épidermiques larvaires

Toute aire épidermique larvaire comprend normalement, c'est-à-dire dans les cas où il n'y a pas atrophie de quelques unes d'entre elles, les parties suivantes, parties qui lui appartiennent en propre et la caractérisent morphologiquement.

1° L'aire épidermique larvaire proprement dite portant un rudiment épidermique imaginal qui s'est transformé, à un moment assez précoce de l'ontogénèse, en un disque imaginal plus ou moins développé.

2° Une trachée larvaire, avec une ramification qui aboutit au disque imaginal et porte des cellules trachéales imaginales.

3° Des cellules glandulaires larvaires, qui disparaîtront tandis que des cellules glandulaires nouvelles seront formées par des cellules faisant partie du disque imaginal.

4° Des organes sensitifs larvaires qui disparaîtront tandis que des organes sensitifs nouveaux seront formés par des cellules faisant partie du disque imaginal.

5° Une musculature larvaire, et des myoblastes imaginaux embryonnaires.

6° Un nerf sensitif larvaire, avec une ramification qui aboutit au disque et porte des cellules nerveuses embryonnaires imaginales.

7° Probablement, un nerf sympathique larvaire, avec une ramification aboutissant au disque et portant des cellules nerveuses sympathiques imaginales.

8° Un nerf moteur larvaire, avec une ramification qui aboutit au disque et porte des cellules nerveuses motrices embryonnaires imaginales.

Les ramifications nerveuses et les trachées qui aboutissent aux disques imaginaux thoraciques et aux abdominaux ont été vus et figurés, par Wahl (1901), chez l'Eristalis.

Disques imaginaux

Formation des disques imaginaux

Les rudiments épidermiques imaginaux sont, à l'origine, formés d'un très petit nombre de cellules embryonnaires.

La mise en train, plus ou moins précoce, du développement de ces rudiments se traduit par une première prolifération qui conduit à la formation d'une petite masse cellulaire appelée disque imaginal (Weismann, 1864) ou histoblate (Künckel d'Herculais, 1875).

Comme tous les autres phénomènes de l'ontogénèse, cette prolifération a lieu d'abord sur les métamères antérieurs, et s'étend ensuite, de proche en proche, sur les métamères suivants.

Chez la Guêpe (Anglas 1900[b] , p. 18), la prolifération des épaississements histoblastiques débute par un allongement des cellules qui deviennent cylindriques. Les noyaux se divisent ensuite par caryocinèse. L'histoblaste est alors formé de files de 3 ou 4 noyaux disposés perpendiculairement à la surface tégumentaire et serrés les uns contre les autres. L'activité de la prolifération, ralentie pendant la vie larvaire, reprend vigoureusement au début de la nymphose.

Un histoblaste épidermique imaginal est, d'abord, un simple amas, aplati ou lenticulaire, ou plus ou moins invaginé, de cellules ectodermiques embryonnaires très petites, serrées les unes contre les autres, et reconnaissables seulement à leurs noyaux.

Ces amas paraissent être en continuité avec l'épiderme larvaire.

Les rudiments embryonnaires imaginaux de l'épiderme se voient déjà chez l'embryon (Viallanes 1881). On les retrouve sous forme d'histoblastes ou disques imaginaux, superficiels ou invaginés, chez les larves très jeunes (Volucelles, Künckel d'Herculais, 1875; Musca, Kowalewsky, 1885, 1887, Van Rees, 1888; Melophagus, Pratt, 1893; Eristalis, Wahl, 1899).

Disposition métamérique et nombre des disques imaginaux

Les rudiments épidermiques imaginaux, et, par conséquent, les histoblastes et l'épiderme qui en dérivent, répètent la métamérie de l'embryon et de la larve.

De plus, ils reproduisent, sur chaque métamère larvaire, les divisions fondamentales, à savoir : la division en une moitié droite et une moitié gauche, et la division de chacune de ces deux moitiés en un demi-métamère sternal et un demi-métamère tergal.

Il résulte de cette conformité des rudiments épidermiques

imaginaux au plan morphologique fondamental, qu'il y a un, ou un groupe, de ces rudiments pour chacun des quatre demi-arceaux constitutifs de l'anneau larvaire. Cela est surtout reconnaissable sur les anneaux abdominaux.

Les quatre demi-arceaux imaginaux qui résultent du développement de ces quatre rudiments, ou groupes de rudiments, se trouvent chacun, par leurs parties épidermiques, par leurs organes sensitifs et par leur musculature, sous la dépendance de l'un des quatre nerfs (végétatifs et sensorio-moteurs) issus de la paire des centres nerveux du métamère.

Van Rees (1888 p. 55) a constaté qu'il y a, chez la Calliphora, sur chaque demi-arceau tergal abdominal, à la suite de la plaque principale, du côté anal, une petite plaque histoblastique accessoire.

Cela est confirmé par Wahl (1901 p. 195) qui a reconnu, sur chaque demi-anneau abdominal de la larve de l'Eristalis, la présence de trois disques imaginaux, à savoir :

Un « untere Abdominalscheibe »,
Un « vordere obere Abdominalscheibe »,
Un « hintere obere Abdominalscheibe »;

pour lesquels je préférerais les dénominations morphologiques de

Disque sternal,
Disque tergal antérieur,
Disque tergal postérieur.

Je ne vois pas la raison pour laquelle il y a, ainsi, un disque antérieur et un disque postérieur sur le tergite, tandis qu'il n'y a qu'un seul disque sur le sternite.

Il est très probable que le disque imaginal sternal se trouve situé à l'emplacement morphologique du membre abdominal disparu.

Prolifération des disques imaginaux

Dès le début de la nymphose, les disques formateurs de l'épiderme de l'imago se mettent à proliférer et à s'étendre sur leur pourtour,

Chez la Guêpe, Anglas (1900[b] p. 17) constate, au début de la nymphose, la formation, sur chaque anneau, d'un repli producteur d'un épaississement qui s'étend, sur les côtés, pour former

une ceinture complète, et, d'avant en arrière, pour rejoindre les anneaux voisins. La périphérie des stigmates constitue aussi un lieu de prolifération.

Métamorphose du modelé larvaire en modelé imaginal

La larve de l'Insecte holométabole, arrivée au terme de son développement, possède un volume et un poids supérieurs à ceux que l'imago présentera au moment de son éclosion. D'autre part, la forme de l'imago est toujours bien différente de la forme de la larve.

Il en résulte que l'épiderme doit subir, pendant la nymphose, un changement considérable de son modelé.

Les Myrmicides, à cause, d'une part, de la turgescence de leurs larves vermiformes et, d'autre part, de la sveltesse de leurs imagos et de l'extrême contraction de leur première triade abdominale, constituent certainement l'un des meilleurs exemples que l'on puisse choisir de l'amplitude de la métamorphose du modelé du corps.

Lorsqu'un disque imaginal se développe, pour fournir l'aire épidermique imaginale qui remplacera l'aire épidermique larvaire homologue, il empiète sur l'aire larvaire qui le porte et qui l'entoure. La portion de l'épiderme larvaire ainsi envahie par le nouvel épiderme imaginal est immédiatement bionécrosée, sans doute sous l'action de ce dernier, et elle entre aussitôt en histolyse. Il en résulte que l'aire larvaire ne tarde pas à disparaître complètement.

Lorsque les aires imaginales de l'anneau arrivent au contact les unes des autres, elles se soudent par leurs bords et, de même que la forme générale de l'anneau larvaire était la résultante des formes propres de chacunes de ses aires constituantes, la forme générale de l'anneau imaginal se trouve être, à son tour, la résultante des formes propres des aires homologues nouvelles qui viennent d'être créées par les disques imaginaux.

La métamorphose de l'anneau considéré, c'est-à-dire le changement, parfois si considérable, survenu entre la forme de l'anneau larvaire et celle de l'anneau imaginal qui en provient est la somme des différences survenues entre la forme de chaque aire larvaire et celle de l'aire imaginale qui a pris sa place.

Au cours de la phylogénèse, les deux portions, larvaire et imaginale, de chaque rudiment épidermique ont acquis, chacune de son côté, la faculté de produire une surface caractérisée par un modelé et un contour bien déterminés. Ce sont, ainsi, ces rudiments qui conservent, en puissance, et cela d'une façon tout à fait indépendante, d'une part, le modelé imaginal qui dérive directement du modelé ancien, et, d'autre part, le modèle larvaire qui est d'origine relativement récente.

Forme des histoblastes épidermiques imaginaux qui ne portent pas d'appendice

Les histoblastes épidermiques imaginaux qui ne portent pas d'appendice peuvent être soit plats ou lenticulaires (Calliphora), soit invaginés (Eristalis).

C'est parce qu'ils grandissent considérablement et rapidement, tout en restant sertis par l'épiderme larvaire, lequel ne se prête pas à une déformation suffisante, que les disques imaginaux abdominaux, exclusivement tégumentaires et non formateurs d'un appendice, s'invaginent ainsi, en forme de sac, chez l'Eristalis, tandis qu'ils restent aplatis chez d'autres formes.

Diminution de surface. — Sur certains anneaux la métamorphose du modelé se traduit par une contraction nymphale, parfois très considérable, surtout dans le sens transversal, de la superficie de l'un ou des deux arceaux de l'anneau.

Ce qui a lieu pour les deux arceaux du deuxième anneau abdominal ou anneau pétiolaire des Myrmicinae est un des exemples les plus frappants de l'importance de la diminution de superficie et, par conséquent, de la contraction qui peut survenir au cours de la nymphose.

Chez la larve (J. 1899[1] fig. 455) cet anneau forme une vaste surface, à peu près cylindrique, qui a pour diamètre le diamètre maximum du corps. Au cours de la nymphose, cet anneau se métamorphose au point de devenir, au contraire, le plus étroit de tous (Fasc. 22, 1902[2] , fig. 1 et 2). La partie antérieure de l'anneau, qui est celle où cette contraction atteint son degré maximum, se trouve réduite à un diamètre environ douze fois plus petit que celui de la partie correspondante de la larve.

Cette contraction énorme est réalisée par ce fait que les histo-

blastes imaginaux du métamère considéré ne produisent que des aires de petites dimensions et que les bords de ces aires imaginales empiètent rapidement sur les bords de l'épiderme larvaire et se hissent, pour ainsi dire, par une traction exercée sur ces bords, avant qu'ils ne disparaissent par histolyse.

Accroissement de surface. — Dans certaines régions, au contraire, la métamorphose de l'épiderme se traduit par un accroissement de surface dont voici deux exemples. Dans les triades cérébrale et gnathale les aires épidermiques larvaires sont remplacées par des aires imaginales beaucoup plus grandes. Dans les métamères abdominaux, il y a des allongements nécessités par la formation des membranes articulaires et des parties recouvrantes qui protègent ces membranes et qui permettent les mouvements de télescopage en rapport avec la respiration ou avec le gonflement de l'abdomen.

La contraction transversale du deuxième anneau abdominal de la Myrmica est, elle même, accompagnée d'un allongement longitudinal de la partie inférieure de l'anneau, partie qui correspond à sa membrane articulaire.

Invaginations endosquelettiques. — Il y a aussi, pendant la nymphose, apparition de vastes surfaces endosquelettiques qui, absentes ou peu importantes chez la larve, se développent surtout dans la tête et dans le corselet.

Ces surfaces endosquelettiques fournissent aux muscles imaginaux des insertions en rapport avec leur mode de fonctionnement, lequel est généralement bien différent du mode de fonctionnement des muscles larvaires. Une situation très spéciale peut être fournie, à une insertion musculaire imaginale, par la formation d'un apodème. (Fasc. 26, 1907, schema, p. 58) ou d'une furca, telle que la furca méta-médiothoracique qui ramène, presque au contact de la région tergale, l'insertion, morphologiquement sternale, du muscle sternal médian du premier anneau abdominal (Fasc. 16, 1897, p. 24, *m.v.m.*).

Déformation des lignes de la surface du tégument. — En même temps qu'ils produisent des modifications de la grandeur et du modelé de la surface du tégument, les changements dont il vient d'être question produisent forcément des déforma-

tions des lignes, réelles ou virtuelles, de la surface du tégument, telles, par exemple, que les limites interannulaires ou sterno-tergales.

De toutes ces déformations, celles des lignes interannulaires céphaliques sont les plus considérables. (Fasc. 21, 1899, pl. 3, fig. 2 et pl. 5, fig. 3).

C'est à une déformation de ce genre que j'attribue le sinus antennaire qui entame l'œil de la Guêpe (Fasc. 21, 1899, pl. 6, fig. 1 et suivantes), et celui qui produit une division presque complète ou même complète des yeux composés chez certains Coléoptères (Acanthoderes jaspida, Tetraopes, Dineutes proximus, Tetraophtalmus).

Dans le prothorax de la Fourmi, c'est, probablement, à la production de deux sinus des lignes sterno-tergales, droite et gauche, qu'il faut attribuer le déplacement vers le dos et le croisement des insertions des deux muscles croisés (Myrmica, Fasc. 19, 1898, p. 422, fig. C, *m.*40). Ce déplacement amène à gauche du corps l'insertion d'un muscle de droite et fait l'inverse pour le muscle correspondant de gauche. En acquérant, ainsi, les directions qui sont en rapport avec leur mode de fonctionnement, ces deux muscles sont obligés de passer l'un au-dessus de l'autre et perdent ainsi leur symétrie géométrique primitive.

Stades de la prolifération épidermique. — Les Hyménoptères fournissent un bon exemple de la façon, d'ailleurs un peu variable, dont se comporte, au cours de la nymphose, la prolifération des histoblastes épidermiques des anneaux abdominaux.

Pendant le premier stade nymphal (stade exuvial) les cellules épidermiques imaginales prolifèrent et donnent, sur l'anneau, une zone annulaire.

Pendant le second stade nymphal (stade cuticulaire) l'épiderme est fixé extérieurement par la cuticule nymphale, mais cette fixation n'empêche pas la prolifération cellulaire de continuer et de former un repli chitinogène, invaginé, dont le lumen virtuel est occupé par une lame chitineuse (Fasc. 16, 1897, p. 4, fig. 3, *lam.nym.*) Le résultat de cette prolifération est la formation d'un sillon qui crée, à la fois, un étranglement transversal et un

allongement longitudinal. Cet allongement fournit à chacun des deux anneaux, le long de leur ligne de contact, une zone annulaire néoformée qui produit, sur l'un des anneaux, une membrane articulaire.

Au début du troisième stade (stade exuvial) l'épiderme, libéré par le décollement de la lame annulaire (l. c. *lam.nym*), a une surface unie. Le modelé et les aspérités superficielles de l'imago se forment pendant ce stade, et, dès qu'ils sont formés, ils se fixent définitivement par production d'une strate chitineuse qui est la strate superficielle du squelette imaginal.

Enfin, pendant le quatrième et dernier stade nymphal, stade dont le début est marqué par la production de la première strate de chitine dont il vient d'être question, l'épiderme épuise son pouvoir de prolifération cellulaire en formant un apodème et des tendons annexes (l. c. *a.b.*), cela, en suivant une marche qui à été schématisée dans un précédent travail (Fasc. 26, 1907, p. 58). L'épiderme épuise aussi son pouvoir chitinogène, en amenant le squelette chitineux à l'épaisseur imaginale définitive. Finalement, après avoir créé de nombreuses strates par des chitinisations successives, répétées, de sa portion distale, l'épiderme, qui était relativement épais au début du quatrième stade n'est plus représenté, chez l'imago, que par des cellules résiduelles très amincies.

Disques formateurs d'un appendice

Le développement des histoblastes épidermiques d'un arceau tégumentaire peut non seulement produire un arceau imaginal, ayant une forme notablement différente de celle de l'arceau larvaire correspondant, mais il peut aussi former un appendice, tel qu'un membre ou une aile, qui s'ébauche pendant les stades larvaires.

Dans ce cas, le disque prend la forme, si souvent décrite, d'une poche située à l'extrémité d'un pédoncule long, ou court, ou nul. La paroi mince de cette poche (membrane péripodale) porte un épaississement sur lequel le membre se forme, par évagination vers le lumen de la cavité dite péripodale.

Ainsi que cela a été vu par Van Rees (1888, p. 25, Calliphora) et par Wahl (1901, p. 187, Eristalis) les disques imaginaux invaginés

sont chitinogènes. Même dans le pédoncule, si long et si ténu, des disques des Muscides, il y a, soit un tube chitineux, soit une fine tigelle, et la paroi de l'invagination est tapissée, elle aussi, d'une cuticule extraordinairement mince.

Il est donc probable que les disques imaginaux subissent les mues larvaires et que leur accroissement se fait, comme celui du reste du tégument, surtout pendant les stades exuviaux, avec repos relatif, momentané, pendant les stades cuticulaires ou, tout au moins, pendant la fin de ces stades.

Grâce à leur invagination, les disques formateurs des appendices permettent à ces derniers de commencer à proliférer à un moment précoce de la période larvaire.

Pendant le premier stade de la période nymphale (stade exuvial), l'évagination du disque amène au jour l'appendice juqu'alors ensaché. Cet appendice, qui était plus ou moins chiffonné dans son étroit logement, s'étend, par injection du liquide cavitaire, et atteint, mais avec un diamètre notablement dilaté, sa longueur définitive.

Pendant le deuxième stade, l'appendice fixe momentanément sa forme par la production de la cuticule nymphale.

Pendant le troisième, il se libère de la cuticule nymphale et se contracte au diamètre réduit qu'il aura chez l'imago.

Enfin, pendant le quatrième et dernier stade de la nymphose, il forme, et amène à son épaisseur définitive, son squelette chitineux imaginal. (Voir fasc. 22, fig. 1).

Chez les Insectes qui ont des pattes thoraciques larvaires (Phryganes, Lépidoptères, etc.) les choses se passent de la façon suivante : Le rudiment initial qui représente morphologiquement le membre primitif se dédouble en deux rudiments qui restent juxtaposés. C'est l'ensemble de ces deux rudiments qui occupe l'aire représentative du membre primitif unique.

Le membre larvaire se développe rapidement jusqu'à l'état fonctionnel, tandis que le rudiment du membre imaginal se développe, plus tardivement et plus lentement, à la base du premier.

La patte imaginale en voie de formation ne se loge pas dans la patte larvaire, mais vers l'intérieur du corps. (Phryganes, Pictet, 1834). Lorsqu'on coupe, sans attaquer le tégument voisin, une

patte thoracique à une jeune chenille, on constate (Newport) que la patte correspondante de l'imago ne manque pas. La raison en est que, grâce à sa situation, le rudiment imaginal n'est pas touché par l'ablation de la patte larvaire.

Formation de la capsule céphalique imaginale

Le volume de la tête dépend surtout :

1° du volume des centres nerveux cérébraux et gnathaux ;

2° du volume de la musculature motrice des membres gnathaux et, en particulier de la musculature de la mandibule ;

3° de la grandeur de l'œil composé.

Ce volume est, en général, par exemple chez les Hyménoptères et chez les Muscides, bien plus considérable chez l'imago que chez la larve.

Hyménoptères

Chez les Hyménoptères, l'accroissement du volume de la tête se fait déjà pendant le premier stade nymphal. Cet accroissement étant considérable, la tête arrive à s'étendre jusque sous la cuticule prothoracique larvaire décollée. Cela a conduit plusieurs auteurs à supposer que le prothorax larvaire prendrait part à la formation de la tête imaginale. Mais cette dernière est, en réalité, formée exclusivement par la tête larvaire et ses dépendances morphologiques (rudiments et histoblastes imaginaux), sans aucune intervention du métamère prothoracique (Fasc. 16, 1897[3] , p. 12; Seurat 1899, p. 126).

Chez les Hyménoptères, la limite inférieure de la tête, c'est-à-dire la limite des anneaux labial et prothoracique, est nettement précisée par les insertions des muscles prothoraciques moteurs de la capsule céphalique. Le col chitineux rigide de cette capsule appartient morphologiquement, tout entier, à l'anneau labial, mais la membrane articulaire qui lui fait suite et permet les mouvements de la tête, appartient, entièrement et exclusivement, au prothorax.

Muscides

Chez les Muscides, les choses sont plus compliquées. Les anneaux céphaliques, ainsi que les parties fonctionnelles larvaires,

et rudimentaires imaginales, qui dépendent de ces anneaux, sont invaginés dans l'intérieur du corps. Ils sont logés au niveau des anneaux thoraciques et s'étendent jusqu'auprès du premier anneau abdominal; (Weismann 1864; van Rees 1888, pl. 1, fig. 1, 3, 5 à 10).

Korschelt et Heider (1890, p. 866) ont donné un schéma de cette invagination céphalique.

Il n'y a, à l'extérieur, en avant de l'anneau prothoracique, qu'une portion céphalique minuscule, en forme de bourrelet, qui est constituée par la partie inférieure de l'anneau labial.

Au centre du bourrelet, le reste de l'anneau labial et les deux autres anneaux gnathaux, le maxillaire et le mandibulaire, se sont invaginés en une poche gnathale qui constitue une sorte de pharynx larvaire.

Sur la paroi de cette poche se trouvent une armure chitineuse buccale, qui représente la mandibule larvaire et, sous forme d'épaississements histoblastiques proliférants, le groupe des rudiments des trois membres gnathaux imaginaux qui prendront part à la constitution de la trompe.

Vers le fond de cette poche gnathale, se trouve une aire qui est formée par les trois anneaux cérébraux. C'est au centre de cette aire que se trouve l'orifice du stomentéron. A la surface de ces anneaux cérébraux, les rudiments embryonnaires imaginaux de l'œil, du labre et de l'antenne se sont développés en histoblastes, mais, la surface des anneaux cérébraux larvaires étant très petite, le développement de ces histoblastes a entraîné, de chaque côté, la formation d'un sac qui représente l'ensemble fusionné de trois invaginations péripodales, Il en est résulté une paire de sacs histoblastiques cérébraux formant deux vastes expansions latérales de la partie inférieure de la poche gnathale.

Chez la jeune larve, le col du sac cérébral est plein (Van Rees 1888, p. 43) ou, tout au moins, n'a qu'un lumen virtuel. Mais, plus tard, il s'ouvre largement, et, en même temps, la poche pharyngienne s'étend aux dépens des sacs cérébraux.

Puis, par suite des progrès du développement, l'ensemble de la poche gnathale et des deux sacs cérébraux perd sa disposition trilobée pour se transformer en une vaste cavité, de forme plus ovoïde, que l'on appelle la vésicule céphalique.

Enfin, au terme de la période nymphale, lorsque les membres gnathaux et les yeux ont achevé leur croissance, une poussée, produite par une contraction musculaire abdominale et transmise par le liquide cavitaire, dévagine, brusquement, la vésicule céphalique c'est-à-dire la tête de l'imago.

Cette apparition subite de la tête, par évagination, a été reconnue déjà par de Réaumur. Elle est expliquée par les schémas que Korschelt et Heider (l. c. p. 868) ont établi d'après les observations de Kowalewsky et de Van Rees.

Histolyse de l'épiderme larvaire

Il résulte de ce qui a été dit ci-dessus que les histoblastes imaginaux épidermiques ne viennent généralement pas ajouter un épiderme imaginal nouveau à un épiderme larvaire persistant, mais viennent le remplacer complètement.

D'après Anglas (1900[b], p. 21), chez la nymphe de la Guêpe, le remplacement résulte d'une sorte d'invasion de l'épiderme larvaire par l'histoblaste imaginal.

Chez les Muscides, l'histoblaste s'étend, peu à peu, par ses bords, au-dessus de l'épiderme larvaire, et les parties recouvertes de ce dernier ne tardent pas à disparaître (Kowalewsky, 1887, pl. 30, fig. 57; Van Rees 1888, pl. 2, fig. 12).

Au moment où il va être recouvert par la bordure de l'histoblaste imaginal, l'épiderme larvaire est probablement encore vivant. Il meurt, sans doute assez brusquement, dans les parties que l'histoblaste vient de recouvrir. C'est vraisemblablement la prolifération de cet histoblaste qui est, directement ou indirectement, la cause de cette bionécrose. Dès qu'elles sont bionécrosées, les cellules épidermiques larvaires sont histolysées.

L'histoblaste imaginal est nourri par les substances assimilables, à ce moment très abondantes dans le liquide cavitaire, et l'histolyse de l'épiderme larvaire contribue, vraisemblablement, bien que dans une mesure plus faible que l'histolyse musculaire, à la production de ces substances assimilables; mais il n'y a pas absorption directe de l'épiderme larvaire par l'épiderme imaginal.

D'après Kowalewsky (1887, pl. 30, fig. 56, 57 et 61), Van Rees (1888, pl. 2, fig. 12), de Bruyne (1898), l'histolyse de l'épi-

derme larvaire serait accompagnée, chez les Muscides, de pha gocytose leucocytaire.

Il n'y a pas de phagocytose de l'épiderme larvaire chez le Bombyx mori, d'après de Bruyne (1898), ni chez le Lasius niger, d'après Karawaiew (1898).

Chez la Guêpe, Anglas (1900[b], p. 19) voit bien, surtout dans la région dorsale, près du cœur, de nombreux leucocytes, mais ils ne pénètrent pas dans l'épiderme larvaire en histolyse et n'englobent pas ses fragments.

Que l'histolyse de l'épiderme larvaire soit réalisée uniquement par digestion cavitaire, ou qu'elle soit accompagnée de phagocytose, son résultat paraît être une liquéfaction totale du tissu.

Cependant, plusieurs auteurs admettent que les noyaux épidermiques larvaires peuvent ne pas disparaître. Ganin pense que les noyaux épidermiques larvaires se transforment en noyaux imaginaux. Anglas (1900[b], p. 21), ne constatant chez la Guêpe aucun signe de dégénérescence dans les noyaux larvaires, noyaux qui sont notablement plus gros que les imaginaux, suppose qu'ils peuvent se diviser et prendre part à la prolifération génératrice de l'épiderme imaginal.

Squelette chitineux

Les cuticules chitineuses des stades larvaires successifs et la cuticule chitineuse nymphale sont, en général, bien différentes du squelette chitineux de l'imago.

Chez quelques larves, par exemple chez les Coléoptères, l'épiderme larvaire est capable de former de véritables sclérites durs et de véritables membranes articulaires analogues à celles de l'imago.

Chez les Fourmis et les Abeilles, les cuticules larvaires successivement exuviées sont, toutes, d'épaisseur régulière, minces, souples, incolores et de nature homogène dans toute l'étendue du corps. Il n'y a que la capsule céphalique et la mandibule qui se durcissent notablement.

Il y a, au cours de l'ontogénèse, formation de plusieurs cuticules larvaires successives, mais il n'y a qu'une seule cuticule méritant la dénomination de cuticule nymphale. Cette cuticule nymphale

n'est adhérente à l'épiderme que pendant le deuxième des quatre stades de la nymphose. De forme plus compliquée que les cuticules larvaires, la cuticule nymphale des Hymenoptera aculeata est de nature analogue à celle de ces dernières. Elle ne présente pas de parties scléritiques. Ses mandibules, non fonctionnelles, sont, elles-mêmes, incolores et molles. Quant à la cuticule imaginale, qui se forme pendant le quatrième stade nymphal, elle comprend des membranes articulaires et des sclérites capables d'atteindre, en certains points, une épaisseur considérable (Fasc. 26, 1907, p. 20, fig. 2).

Trachées

Le système trachéen reste partiellement fonctionnel pendant la nymphose, mais, comme il est notablement plus complexe chez l'imago que chez la larve, il est, en certains points, le siège d'une histogénèse importante.

Les histoblastes trachéens imaginaux dérivent de rudiments embryonnaires très précoces. Il y en a sur chaque tronc stigmatique, et ceux de ces histoblastes qui sont échelonnés sur les troncs longitudinaux sont disposés métamériquement.

Les histoblastes prennent une forme annulaire et prolifèrent, surtout, pendant les deux stades exuviaux de la nymphose. Künckel d'Herculais (1875) a observé, chez les Muscides et chez les Syrphides des histoblastes trachéens piriformes et, par conséquent, invaginés.

Les capillaires trachéens se forment aux dépens des cellules trachéales dans lesquelles ils apparaissent sous forme de fines ramifications qui s'étendent peu à peu.

D'après plusieurs auteurs, l'histolyse des parties non persistantes des trachées larvaires serait, quelquefois, accompagnée de phagocytose.

Henneguy, chez les Muscides (1904, p. 615), n'a pas vu de trachées attaquées par des leucocytes. Les parties de l'appareil trachéen larvaire qui disparaissent lui semblent subir, simplement, une dégénérescence et une résorption sur place.

Glandes

Le plan morphologique de l'arceau sternal d'un métamère comprend, en outre de ses glandules unicellulaires sporadiques, une aire de concentration de ces glandules en une véritable glande. Cette glande est située auprès, ou à peu de distance, du côté supéro-interne du membre ou de l'aire qui le représente morphologiquement.

Chez les Fourmis, j'ai décrit les glandes antennaire, mandibulaire, maxillaire, labiale, prothoracique et celle du premier anneau abdominal. Ces glandes sont disposées métamériquement. (Fasc. 17, 19, 21, 25, 26).

Glandes labiales

La plus importante de ces glandes est la glande labiale qui existe chez tous les Insectes. C'est, comme les autres glandes, une glande paire, mais les deux canaux excréteurs et leurs orifices, subissant en cela, le sort des membres qu'ils accompagnent, sont devenus impairs.

Chez les larves qui filent un cocon, la glande labiale est appelée glande séricigène. Elle se retrouve chez l'imago, mais histologiquement et fonctionnellement plus ou moins modifiée.

D'après Kowalewsky, chez les Muscides (1887, pl. 27, fig 14', *imrd*), les deux histoblastes formateurs des parties imaginales de cette glande se trouvent situés à la jonction des portions sécrétrices avec leur canal collecteur.

Histolyse de la glande labiale larvaire

D'après Kowalewsky (1887) les parties larvaires de la glande labiale de la Calliphora sont histolysées par phagocytose

Van Rees (1888) confirme cette manière de voir.

D'après Notzel (1898, Sarcophaga carnaria), Karavaiev (1898, Lasius flavus), l'histolyse a lieu sans intervention de phagocytose.

D'après Kellog et d'après Vaney, la phagocytose peut intervenir, chez certains Diptères, et ne pas intervenir, chez d'autres

D'après Kellog (1901) il y a phagocytose, pour cette glande chez le Blepharocera, tandis qu'il n'y en a pas chez l'Holorusia

D'après Vaney (1902, p. 116) il n'y a pas intervention de phagocytose chez le Chironomus et la Simulia dont la nymphose est cependant assez rapide (2 à 5 jours), tandis que chez le Gastrophilus, dont la nymphose dure un mois, les phagocytes interviennent activement.

D'après Ch. Pérez (1902, p. 247), chez la Formica rufa, il y a, pour la glande séricigène, exactement comme pour les tubes de Malpighi, une attaque des cellules glandulaires par des phagocytes leucocytaires, et une dégénérescence consécutive à cette intervention. Les leucocytes morcellent d'abord le protoplasme, et le dernier terme du processus est la destruction phagocytaire des noyaux.

D'après Henneguy (1904, p. 578), chez les Muscides, la phagocytose n'intervient que tardivement dans l'histolyse de la glande labiale. Chez les jeunes nymphes, les cellules sont déjà considérablement altérées. Le protoplasme se creuse de nombreuses vacuoles et le cordon chromatique du noyau perd sa striation caractéristique. Ensuite, il se produit une désagrégation des cellules, et leur protoplasme se détache sous forme de petites masses arrondies ou irrégulières. C'est alors que les leucocytes viennent s'insinuer au milieu des fragments et s'en emparent.

Œnocytes

Les régions de formation des œnocytes larvaires sont des dépendances ectodermiques des arceaux tergaux de l'abdomen. Chez les Fourmis ces régions se trouvent sur les six métamères des deux premières triades abdominales.

Les œnocytes imaginaux dérivent, par des divisions directes, des œnocytes larvaires. Ils se répandent dans tout le corps et se mettent en rapport fonctionnel avec les adipocytes.

Au point de vue cytologique, les œnocytes me paraissent devoir être considérés comme des glandes unicellulaires qui ne sont pas demeurées en liaison avec des cellules épidermiques chitinogènes. (J. 1899[1], p. 285).

Mes observations me font supposer que, à la façon de véritables glandes, elles puisent dans le liquide cavitaire les éléments d'un produit de sécrétion. Mais, tandis que les véritables glandes

exosmosent leur sécrétion au travers de la cuticule chitineuse des cellules épidermiques auxquelles elles sont associées, les œnocytes exosmosent la leur dans les adipocytes (1899[4] p. 285; Fasc. 26. 1907[4], p. 42).

Chez la Formica rufa, d'après Ch. Pérez (1902, p. 285), les œnocytes forment, chez la larve, des groupes de 15 à 20 grosses cellules, de 100 μ, sur les côtés des anneaux abdominaux. Ils ne semblent pas se multiplier au cours de la période larvaire. Au début de la nymphose, les œnocytes larvaires donnent naissance, par une division directe, inégale, qui n'est pas sans analogie avec un bourgeonnement, à un très grand nombre d'éléments libres plus petits (25 μ), très amiboïdes, qui se répandent dans la cavité du corps et se divisent encore, mais par division directe égale. A leurs dimensions près, ils ressemblent beaucoup aux œnocytes larvaires. Les petits œnocytes deviennent, dès les premiers stades de la nymphose, extrêmement abondants, et se répandent dans toute la cavité du corps, jusque dans la tête et dans les appendices. Leur déplacement paraît avoir lieu surtout grâce à des mouvements amiboïdes. Une partie notable de la substance des gros œnocytes larvaires est utilisée à la formation des des œnocytes libres. Le reste est détruit par phagocytose leucocytaire.

Tube digestif

Stomentéron

Quelques courts tronçons du stomentéron larvaire de l'Insecte holométabole peuvent passer, sans subir de très grands changements, de la larve à l'imago, mais la plus grande partie de l'organe imaginal provient de rudiments embryonnaires imaginaux.

Ces rudiments embryonnaires donnent des histoblastes qui restent au repos pendant la période larvaire, et qui prolifèrent, généralement à plusieurs reprises, surtout pendant les premier et troisième stades de la nymphose.

La constitution morphologique, tripartie, du stomentéron se traduit par l'existence de trois rudiments ou groupes de rudiments imaginaux. Ce sont :

1° Un histoblaste proventriculaire annulaire très important, situé au voisinage du mésentéron, en avant des tubes proventriculaires larvaires, lorsqu'il en existe ;

2° Un histoblaste œsophagien, plus ou moins diffus ;

3° Un histoblaste pharyngien.

Chacun de ces histoblastes comprend une portion d'origine ectodermique, pour la formation de l'épiderme (épithélium), une portion mésodermique annexe, pour la formation de la musculature et un groupe des cellules nerveuses.

Au point de vue ontogénique, ces histoblastes, purement imaginaux, ne doivent pas être confondus avec les histoblastes, de même valeur morphologique mais larvaires, tels que ceux, vus par Verson (1898), chez le Ver à soie. Ces derniers sont des histoblastes de réserve larvaires, n'ayant à pourvoir qu'aux accroissements du tube digestif de la larve. Les histoblastes imaginaux demeurent en repos, auprès de ces rudiments larvaires, jusqu'au début de la nymphose.

Proctentéron

La métamorphose du proctentéron s'effectue tout à fait de la même manière que celle du stomentéron.

La constitution tripartie du proctentéron se traduit par l'existence de trois rudiments ou groupes de rudiments imaginaux qui fournissent les histoblastes suivants :

1° Un histoblaste telsonien, qui prend part à la formation du tégument externe et à la formation de la région anale du tube digestif. Sa portion mésodermique forme les muscles occluseurs de l'anus ;

2° Un histoblaste, plus ou moins diffus, pour le rectum et les glandes rectales.

3° Un histoblaste, très important, pour l'intestin grêle, avec histoblastes connexes pour les tubes de Malpighi imaginaux. L'ensemble de ces derniers est situé au-dessous des tubes de Malpighi larvaires. L'histoblaste intestinal occupe, ainsi, une situation longitudinalement symétrique de l'histoblaste proventriculaire.

Tubes de Malpighi

Le rudiment embryonnaire des tubes de Malpighi imaginaux est, comme il vient d'être dit, une simple dépendance du rudiment embryonnaire de l'intestin.

Le rudiment malpighien se fragmente, chez l'embryon, en un groupe de rudiments qui forment immédiatement les tubes larvaires, et en un groupe de rudiments qui demeurent au repos auprès des précédents et forment, pendant la nymphose, les tubes imaginaux. Souvent, chez une espèce, le nombre des tubes de Malpighi larvaires est peu élevé (oligonéphrie), tandis que celui des tubes imaginaux est notablement plus considérable (polynéphrie).

D'après Vaney, chez les Simulia, Chironomus et Psychoda, les tubes de Malpighi passent, non remplacés, de la larve à l'imago.

Histolyse du stomentéron et du proctentéron larvaires

D'après Kowalewsky (1887), chez les Muscides, il y a destruction phagocytaire de l'épithélium et de la tunique musculeuse larvaire de tout l'intestin antérieur et de tout l'intestin postérieur.

L'histolyse des tubes de Malpighi larvaires se fait sans phagocytose chez l'Eristalis, d'après Vaney (1902) et chez le Lasius flavus, d'après Karawaiew (1898). D'après Anglas (1900[b]) il y a une phagocytose tardive et limitée chez la Guêpe. Pour Ch. Pérez (1902, p. 242), la destruction des tubes de Malpighi larvaires de la Formica rufa est le fait d'une phagocytose leucocytaire active, des mieux caractérisées.

Mésentéron

Les rudiments embryonnaires de l'épithélium mésentérique (rudiments endodermiques apicaux du stomodaeum et du proctodaeum) se divisent en un rudiment larvaire, qui se développe rapidement, et un rudiment imaginal, très fragmenté, qui demeure disséminé, sporadiquement, sur la face basale de l'épithélium mésentérique larvaire où il forme de minuscules histoblastes uni ou paucicellulaires.

La prolifération nymphale de ces histoblastes produit des

îlots de plus en plus grands. Ceux-ci finissent par se rejoindre, et constituent, ainsi, le nouvel épithélium imaginal. L'ancien épithélium larvaire est rejeté dans la cavité du mésentéron.

Des cellules embryonnaires musculaires et trachéales, dépendant des muscles et des trachéoles histolysés, forment, en même temps, la musculature et le réseau de trachéoles du nouvel organe.

Système nerveux

Le système nerveux larvaire de l'Insecte holométabole est relativement peu compliqué.

Il continue à fonctionner végétativement chez la nymphe.

Les centres nerveux acquièrent, par l'accroissement de volume des cellules larvaires, et par le développement de cellules histoblastiques imaginales additionnelles, leur structure définitive.

On ne constate pas d'histolyses dans les centres nerveux. Il n'y en a que pour les ramifications nerveuses larvaires, motrices ou sensitives.

L'amplitude de la métamorphose du système nerveux dépend surtout, des différences qui surviennent entre les facultés psychiques de la larve et celles de l'imago.

Il y a, très fréquemment, rapprochement et coalescence de quelques-uns des centres nerveux successifs. C'est tantôt chez la larve, par exemple chez les Muscides, tantôt chez l'imago, par exemple chez les Hyménoptères, que ces groupements sont relativement plus accentués.

Il y a tout d'abord, et cela chez tous les Insectes, coalescence en un cerveau, des trois centres de la triade cérébrale. Il y a aussi coalescence, en une masse dite sous-œsophagienne, des trois centres de la triade gnathale. Ce sont, là, des rapports ancestraux.

Quant aux autres centres de la chaîne des métamères proprement dits, ils peuvent rester anatomiquement distincts, ce qui est la disposition ancestrale primitive, ou se grouper de façons variées.

Chez la Myrmica, les ganglions prothoraciques et mésothora-

ciques restent bien séparés; les ganglions métathoracique, médiaire et deuxième abdominal se groupent en une masse logée au niveau de la partie inférieure du corselet, et les ganglions suivants restent distincts, jusqu'à la masse terminale qui comprend les centres des huitième et neuvième métamères abdominaux et probablement aussi le centre telsonien.

Malgré leur réunion anatomique, les centres nerveux ainsi groupés conservent, intégralement, leur domaine morphologique, métamérique, d'innervation, ainsi que leur indépendance physiologique.

Chez les larves de Stratiomys, et chez celles de divers Coléoptères, Henneguy et Binet (1892) ont constaté la présence de mitoses très nettes dans les ganglions cérébroïdes.

D'après Ch. Pérez (1902, p. 338), chez la Formica rufa, les cellules corticales des centres nerveux sont toutes sensiblement égales entre elles, et atteignent à peine 10 μ, au début de la nymphose. Elles s'accroissent ensuite rapidement, atteignent jusqu'à 18 μ, et paraissent géantes à côté de quelques autres qui, en une ou deux assises avoisinant immédiatement le noyau fibrillaire, ont conservé leur taille primitive. On n'observe ni dégénérescence des neurones larvaires, ni immigration d'éléments venus du dehors. Il semble donc que, dans chaque ganglion larvaire, préexistent les cellules qui atteindront, chez l'imago, leur complète différenciation.

Musculature

Chez les Insectes, il n'y a pas de muscles lisses; tous sont striés. Ils sont de deux sortes, à savoir : les muscles ordinaires, producteurs de mouvements relativement lents, et les muscles que j'ai proposé d'appeler muscles vibrateurs, à cause de la nature vibratoire des mouvements qu'ils produisent et qu'ils transmettent, indirectement, aux ailes.

Muscles des anneaux

Les rudiments des muscles moteurs des anneaux se dédoublent, chez l'embryon, en un rudiment imaginal, qui reste en

réserve, et un rudiment larvaire, qui se développe immédiatement.

Les rudiments imaginaux demeurent en repos au contact du muscle larvaire, et se développent, pendant la nymphose, en même temps que le muscle larvaire s'histolyse.

Karawaiew (1898) a reconnu chez les Fourmis, que les muscles larvaires sont accompagnés de petites cellules embryonnaires qui constituent l'histoblaste du muscle imaginal.

Terre (1899), chez l'Abeille, a fait une observation semblable sur les très jeunes larves.

Ch. Pérez (1902, p. 318) a vu ces myoblastes imaginaux chez les plus jeunes larves de la Formica rufa.

Muscles des pattes

Chez les Diptères et chez les Hyménoptères à larves apodes, les rudiments des muscles des pattes sont, dès leur formation embryonnaire, accolés à l'aire épidermique qui produira le disque imaginal. Chez la larve, ces rudiments se retrouvent dans l'appendice en voie de développement. Au début de la nymphose ils entrent en active prolifération pour donner la musculature du membre.

La formation des muscles des pattes, par un rudiment mésodermique accompagnant les disques imaginaux, a déjà été reconnue par Künckel d'Herculais (1875). Ganin (1876) attribue aussi la formation de ces muscles aux cellules, qu'il appelle mésenchymateuses, qui sont accolées à l'épiderme des disques imaginaux.

Corps adipeux

Les rudiments embryonnaires du corps adipeux sont des groupes métamériques de cellules mésodermiques qui s'individualisent dans la lame mésodermique embryonnaire accolée au tégument. La région où ces rudiments apparaissent est voisine du stigmate.

C'est au contact des rudiments adipeux que se forment les œnocytes. Le rapport de voisinage de ces deux formations est le premier indice des rapports fonctionnels ultérieurs que je leur attribue.

Les adipocytes formés au début de la période larvaire fonctionnent pendant cette période, puis pendant la période nymphale.

Ils peuvent être détruits, en totalité ou en partie, pendant la nymphose. Ceux qui ne sont pas détruits persistent chez l'imago.

Souvent il y a dédoublement des rudiments embryonnaires du corps adipeux. Dans ce cas, tout ou partie des adipocytes qui se sont formés au début de la période larvaire disparaissent à la fin de la période nymphale; tandis que les rudiments imaginaux se développent pendant la nymphose et donnent un corps adipeux imaginal néoformé.

Il y a même, comme je l'ai montré chez les Fourmis, des adipocytes embryonnaires qui ne se développent que longtemps après l'éclosion imaginale (Fasc. 26, 1907[4] , adipocytes remplaçant les muscles vibrateurs du vol).

Il n'est guère possible d'admettre, comme le voudraient plusieurs auteurs, que les adipocytes imaginaux puissent dériver de cellules trachéales, ou de noyaux de muscles larvaires dégénérés, ou de noyaux d'anciens adipocytes autour desquels se reconstituerait une nouvelle cellule. Aucune de mes observations ne confirme cette manière de voir.

D'après Vaney (1902, p. 55), chez la Simulia et chez le Chironomus, le tissu adipeux imaginal dérive directement du tissu adipeux larvaire.

D'après Ch. Pérez (1902, p. 281), chez la Formica rufa, il n'y a pas, pendant la nymphose, une destruction totale des adipocytes larvaires. Une partie d'entre eux persiste chez l'imago. Cette conservation de cellules larvaires, qui est étendue à la majorité des cellules chez les reines, est restreinte à une infime minorité chez les mâles.

Fonction du corps adipeux chez la larve

Pendant la période larvaire, qui est une période de suralimentation, il y a élaboration surabondante de substances nutritives de réserve.

La fonction des adipocytes consiste, alors, surtout, à ingérer par endosmose, et à transformer et emmagasiner, sous forme de

vésicules de graisse et de globules albuminoïdes, l'excédent de ces substances.

Pendant cette période, les adipocytes sont fréquemment plus ou moins polyédriques, serrés les uns contre les autres, et adhérents entre eux.

Fonction du corps adipeux chez la nymphe

On constate souvent, dès le début de la période nymphale, que les adipocytes larvaires, qui étaient accolés les uns aux autres, deviennent libres et prennent une forme arrondie.

Ce phénomène est en rapport avec le changement du processus fonctionnel dont les adipocytes sont le siège.

Tandis que, pendant la période larvaire, ils endosmosaient et emmagasinaient des réserves, pendant la période nymphale ils les digèrent et les exosmosent dans le liquide cavitaire où les organes en histogénèse puisent les aliments nécessaires à leur rapide développement.

Souvent, les réserves emmagasinées ne sont pas utilisées en totalité pendant la période nymphale, et il en reste encore une certaine quantité au moment de l'éclosion imaginale.

Fonction du corps adipeux chez l'imago

Chez les Insectes qui n'épuisent pas complétement, pendant leur nymphose, les réserves emmagasinées dans les adipocytes larvaires, le reliquat est utilisé, par l'imago, soit pour un entretien momentané de son organisme, soit pour la prolifération des gonades, surtout si ce phénomène se manifeste d'une façon trop précoce pour pouvoir être le résultat de l'alimentation par le tube digestif de l'imago.

Le corps adipeux imaginal, de formation nymphale, peut, dès le moment de l'éclosion de l'imago, commencer à constituer quelques réserves, graisseuses et plastiques, indispensables, par exemple pour le prochain hivernage, et utiliser, pour cela, d'abord le reliquat déversé dans le liquide cavitaire par les adipocytes de formation larvaire, puis les produits de la nutrition par le tube digestif.

Quant au corps adipeux de formation imaginale, qui vient,

chez les Fourmis, remplacer, en en utilisant les produits, les muscles vibrateurs histolysés, il constitue un organe de réserve supplémentaire, un peu exceptionnel, auquel il faut peut-être, au moins dans une certaine mesure, attribuer la grande longévité des reines de Fourmis.

Digestion de la graisse et des albuminoïdes contenus dans les adipocytes

La graisse et les albuminoïdes solides qui sont formés et mis en réserve dans l'intérieur des adipocytes, et qui jouent un si grand rôle pendant la nymphose, ne sont pas, au moment de leur emploi, libérés dans la cavité du corps par rupture de la membrane de l'adipocyte.

La graisse ne sort pas sous forme d'émulsion. Elle subit une hydrolyse préalable qui lui permet de sortir par exosmose. Les globules albuminoïdes sont, eux aussi, dissous par une digestion intracellulaire.

A cause de leur nature glandulaire et des rapports, si intimes, qu'ils contractent avec les adipocytes, et qui sont, à n'en pas douter, l'indice d'une association fonctionnelle, j'ai été amené à admettre que les œnocytes sont producteurs de diastases digestives. L'intimité de l'association est telle que la protéodiastase, et, surtout, la lipodiastase produites par les œnocytes agissent, pour ainsi dire, directement sur le contenu des adipocytes, sans que ces agents aient à passer par une voie intermédiaire.

Histolyse des adipocytes de formation larvaire

L'histolyse du corps adipeux de formation larvaire, ou, tout au moins, l'histolyse de la partie qui ne persiste pas jusque chez l'imago, a lieu au cours de la nymphose.

Suivant la règle, qui est générale pour les histogénèses et les histolyses, et comme cela a été signalé par Weismann (1864), le processus histolytique se manifeste, progressivement, de l'avant vers l'arrière du corps.

Pour Van Rees (1884), chez les Muscides, les leucocytes pénétrent dans les adipocytes et les détruisent. Ils s'accumulent en nombre autour du noyau qui perd peu à peu sa chromatine.

Quelques jours plus tard, l'adipocyte est, lui-même, détruit et, bientôt, on retrouve, dans la cavité générale, les phagocytes redevenus libres. Cette phagocytose commence un jour après le début de la nymphose, et devient très active vers la fin de cette période; mais elle laisse, cependant, subsister un certain nombre d'adipocytes que l'on retrouve quelques jours après l'éclosion imaginale.

Kowalewsky (1885) a observé, également chez les Muscides, la dégénérescence des adipocytes larvaires, en examinant, par transparence, la vésicule céphalique de nymphes vivantes, de 3 à 4 jours, plongées dans du blanc d'œuf. Il a constaté que des Körnchenkugeln, c'est-à-dire des leucocytes contenant déjà des inclusions phagocytées, rampent à la surface des adipocytes larvaires, en assez grand nombre pour les recouvrir complètement et leur donner l'apparence d'une morula.

Il admet que ces Körnchenkugeln pénètrent dans l'adipocyte, le détruisent complètement par phagocytose, puis se dispersent dans la cavité générale.

Van Rees (1888) dit que si les leucocytes pénètrent et se nourrissent dans les adipocytes, il ne les voit, cependant, englober aucune particule.

Pour Henneguy (1900), qui a étudié les adipocytes chez les larves et chez les nymphes de la Calliphora vomitoria et de la Lucilia cesar, les adipocytes ne renferment jamais d'autres noyaux que le grand noyau, à cordon chromatique pelotonné, qui occupe le centre du corps cytoplasmique. Les prétendus éléments nucléés signalés dans les adipocytes sont des globules albuminoïdes pouvant renfermer des granulations qui ont été prises pour des noyaux. Les leucocytes ne pénètrent pas dans l'intérieur des adipocytes. Ce n'est que tout à fait à la fin de la nymphose qu'un certain nombre de cellules adipeuses se détruisent en éclatant et en laissant échapper leur contenu qui peut, alors, devenir la proie des phagocytes.

Supino (1900), chez la Calliphora, considère les phagocytes de Van Rees comme n'étant que des globules albuminoïdes contenant des inclusions.

Chez la Formica rufa, d'après Ch. Pérez (1902, p. 281), les adipocytes larvaires sont détruits, pendant la nymphose, en

très petit nombre, chez les reines, et, en presque totalité, chez les mâles. Cette destruction est le résultat d'une phagocytose leucocytaire.

Cellules à urates

Les adipocytes semblent avoir la faculté de concentrer, dans leurs globules albuminoïdes, et cela en plus ou moins grande quantité, une partie de l'acide urique et des urates produits dans l'organisme.

Les cellules à urates ou urocytes paraissent être des adipocytes qui, spécialisés d'une façon précoce, accumulent les produits uriques, surtout pendant la période nymphale. Ces produits uriques s'accumulent en quantité si considérable qu'ils arrivent à remplir complètement les globules qui, eux-mêmes, remplissent complètement la cellule.

Le cellules à urates sont bien visibles chez certaines larves et chez certaines nymphes. Chez les Fourmis, les larves qui hivernent en montrent un certain nombre, et les nymphes sur le point d'éclore les laissent encore apercevoir par transparence (Fasc. 22, 1902[2], fig. 1).

Les cellules à urates sont très souvent, par exemple chez les Hyménoptères, intimement accolées à un adipocyte normal ou même y sont plus ou moins profondément incrustées. Cela ne me paraît pas être le résultat d'une pression mécanique, mais plutôt celui d'une association fonctionnelle.

Paul Marchal (1889, p. 69) a étudié la sécrétion de l'acide urique chez les Insectes. Il a constaté, chez un Sphégien du genre Pelopée, que les cellules à urates sont disséminées dans l'épaisseur du corps adipeux et qu'elles sont remplies de globules réfringents d'environ 15 μ. Ces globules sont de petites vésicules remplies d'urate d'ammoniaque ayant une structure rayonnante autour d'un point central. Chez les larves, déjà grosses, de la Calliphora, le tissu adipeux ne contient pas encore d'urates. Au début de la nymphose il n'en est plus de même. Si l'on éclaircit un lambeau de tissu adipeux opaque, en dissolvant ses matières grasses par un courant d'éther, on constate qu'il reste, dans les cellules adipeuses, de nombreux globules réfringents de 5 à 6 μ.

L'examen microchimique, à la suite de l'instillation d'une goutte d'acide acétique, montre que les cellules adipeuses renferment des urates et que les globules réfringents sont les éléments où ils se déposent. L'addition d'acide acétique décèle souvent l'existence d'acide urique, même lorsqu'il n'y a aucune granulation, visible au préalable, dans les globules. Les urates sont alors probablement à l'état liquide et imprègnent le contenu des cellules adipeuses dont la réaction est d'ailleurs franchement alcaline. Les globules réfringents en question sont des parties différenciées de la cellule adipeuse qui emmagasinent l'acide urique provenant de la désassimilation des tissus au moment du travail si actif de la nymphose.

Chez la Formica rufa, Ch. Pérez (1902, p. 293) constate que les éléments qui seront les cellules à urates existent dès l'éclosion et qu'on les trouve chez les jeunes larves, intercalés, çà et là, sans régularité, entre les cellules adipeuses. Il est impossible de les assimiler aux œnocytes, dont ils diffèrent considérablement. Il est vraisemblable d'admettre que les cellules à urates sont liées aux cellules adipeuses par une communauté d'origine, mais que, dès le début, elles se différencient, par une fonction spéciale, des cellules adipeuses proprement dites. Chez d'autres Insectes, au contraire, toutes les cellules du corps gras remplissent simultanément les deux fonctions d'organes de réserve et de rein d'accumulation. Les cellules à urates de la Fourmi persistent jusque chez l'imago, mais perdent, peu à peu, leurs concrétions uriques,sans doute parce que les tubes de Malpighi imaginaux excrétent ces substances dans l'intestin terminal.

Vaisseau dorsal

Un bon nombre de nymphes permettent d'observer, par transparence, les pulsations des portions abdominales du vaisseau dorsal. Cet organe reste donc fonctionnel pendant toute la durée de la nymphose. Il passe à l'imago sans avoir subi d'histolyse.

Gonades

Les gonades dérivent d'éléments extrêmement précoces qui apparaissent dès le début de la segmentation de l'œuf.

Les gonades et leurs annexes somatiques ont, pendant la période larvaire, un développement précoce qui leur permet d'arriver rapidement, pendant la période nymphale, à leur structure préfonctionnelle définitive.

Chez les Hyménoptères sociaux, les très jeunes larves femelles sont, indifféremment, aptes à devenir des ouvrières ou des reines. C'est par une nourriture et des soins spéciaux que les ouvrières déterminent la forme reine dans une partie de la progéniture qu'elles ont à élever.

HISTOLYSE NYMPHALE DES PARTIES LARVAIRES

Chez les Insectes holométaboles, il y a toujours, au cours de la nymphose, élimination de celles des parties larvaires qui, ne faisant pas partie de la coordination imaginale naissante, se trouvent être parvenues au terme de leur état fonctionnel.

Phénomènes principaux et accessoires des histolyses nymphales

L'histolyse nymphale des parties larvaires parvenues au terme de leur état fonctionnel, et la série des faits connexes de cette histolyse comprennent, pour chacune des parties histolysées :

1° La cessation normale et définitive du fonctionnement;

2° Une sorte d'état de sénescence résultant de l'usure des tissus ou de la diminution de leur innervation végétative;

3° La bionécrose des cellules, qui est consécutive à la cessation de l'innervation du tissu, et qui se propage, de proche en proche, de métamère à métamère, de l'avant vers l'arrière ;

4° L'accroissement de la quantité des diastases contenues dans le liquide cavitaire;

5° L'attaque des cellules bionécrosées par le liquide cavitaire;

6° L'intervention, qui peut être ou nulle, ou faible et tardive, ou précoce et énergique, de la phagocytose leucocytaire;

7° Le transport, par les phagocytes, des particules ingérées, transport qui les amène aux points où les produits de leur digestion intracellulaire sont le plus utile aux processus histogéniques ;

8° L'enrichissement du sang en substances nutritives, fournies par l'histolyse ;

9° L'utilisation immédiate, par les histogénèses en cours, de la plus grande partie de ces substances nutritives ;

10° La mise en réserve, dans le tissu adipeux imaginal, d'une certaine quantité de ces substances ;

11° La concentration provisoire, dans les organites globulaires des urocytes, des résidus uriques provenant des produits histolytiques ;

12° La dissolution de ces résidus, leur reprise et leur rejet par les tubes de Malpighi imaginaux.

Cessation du fonctionnement

Les parties exclusivement larvaires cessent de fonctionner dès le début de la nymphose.

C'est le cas de la glande labiale larvaire, chez les Insectes qui tissent un coton.

Chez les larves des Muscides, le dernier acte fonctionnel de la musculature motrice tégumentaire est la contraction qui ramène les anneaux les uns vers les autres, de manière à transmuter la forme conique, assez allongée, de la larve en cette forme de tonnelet ovoïde, plus courte, qui caractérise le puparium. Cette contraction persiste tant que le tégument est mou, mais, dès que ce dernier s'est suffisamment durci pour fixer la nouvelle forme ovoïde, la contraction musculaire, devenue inutile, cesse définitivement.

Sénescence

Immédiatement à la suite de la cessation définitive de leur fonctionnement, les parties larvaires, usées par l'accomplissement intégral de la fonction à laquelle elles sont adaptées, subissent une diminution phylogénétiquement établie, de l'innervation végétative, coordinatrice de l'activité propre de chacune de leurs cellules. Ces dernières, même dans un milieu riche en

substances nutritives variées et suffisamment pourvu d'oxygène, se trouvent désemparées. Désormais abandonnées à leurs propres forces, elles ne sont plus dans les conditions voulues pour continuer à fonctionner comme elles l'ont fait jusqu'alors.

Le tissu, ainsi frappé, est encore vivant, mais il se trouve dans un état de débilitation, de plus en plus accentué, comparable à une sorte d'état de sénescence.

Bionécrose

Cet état de débilitation n'est probablement jamais d'une bien longue durée, et il arrive un instant où l'innervation du tissu cesse complètement. La vitalité individuelle des cellules constitutives du tissu considéré ne pouvant pas persister bien longtemps après la cessation définitive de l'innervation, ces cellules ne tardent pas à être bionécrosées.

Par bionécrose il faut entendre la mort normale, au sein d'un organisme qui reste, par ailleurs, plein de vitalité, de cellules ayant fait partie de cet organisme.

La bionécrose consécutive à la cessation de l'innervation s'est établie, phylogénétiquement, d'une façon primitive, c'est-à-dire dès l'époque même de l'apparition des formes larvaires.

Dans une ontogénèse, la bionécrose survient au moment où l'activité vitale de l'organisme est détournée au profit des histoblastes imaginaux qui, après être restés au repos complet, ou avoir lentement végété pendant quelque temps dans un milieu larvaire provisoire, finissent par prendre le dessus vis à vis d'organes qui se sont usés dans un fonctionnement très spécialisé et très intensif, et qui sont parvenus au terme normal de leur existence.

Conservation momentanée de la structure apparente du tissu bionécrosé. — La bionécrose d'une cellule, d'une fibre musculaire par exemple, est évidemment accompagnée d'un profond changement de la structure moléculaire de son protoplasme.

Mais ce changement ne se traduit pas, forcément, par des modifications de structure histologique très apparentes. Si, dans l'organisme vivant, le tissu qui vient d'être bionécrosé peut ne plus présenter sa transparence habituelle et s'il peut, à l'encontre

des parties demeurées vivantes, être devenu apte à fixer certaines substances colorantes, ce sont là des caractères qui sont moins appréciables dans les préparations ordinaires où tout devient colorable et transparent. Un tissu qui vient de mourir par bionécrose peut, ainsi, comme un tissu que l'on vient de tuer par la chaleur, conserver, intacte, au moins pendant un temps assez court sa structure apparente. Mais il est devenu inapte à résister aux actions destructives qu'il va rencontrer, et, dès que ces actions ont commencé à se faire sentir, on ne tarde pas à voir apparaître des modifications perceptibles.

Marche progressive d'avant en arrière de la bionécrose. — La bionécrose, et, par conséquent, les phénomènes histolytiques qui la suivent, se propagent de proche en proche, dans chaque métamère, sans doute par plages correspondant aux plages d'innervation. Ces phénomènes marchent d'avant en arrière, de métamère à métamère, exactement comme le fait la cessation des mouvements lors de l'agonie définitive de l'individu. (Fasc. 9, 1894[8], p. 119).

Liquéfaction des cellules bionécrosées

Résistance des cellules normales de l'organisme aux actions destructives. — Toute cellule normale d'un organisme animal, qu'elle soit libre ou engagée dans la texture d'un tissu, est caractérisée par un pouvoir d'assimilation, de sécrétion et de désassimilation, plus ou moins complexe. Elle extrait du milieu où elles se trouve et incorpore en elle des substances qu'elle transforme en protoplasmes identiques à ceux qu'elle renferme déjà ou, tout au moins, qui sont aptes à se coordonner avec eux. Elle conserve en elle-même, ou déverse autour d'elle les produits de son activité.

Les bactériologistes et, en particulier Metchnikoff, ont montré que, grâce à quelques-uns de ces produits, toute cellule vivante faisant partie de la coordination d'un organisme, se trouve armée, dans les circonstances normales, de moyens de défense qui lui permettent de résister à l'action des substances destructives qui peuvent exister normalement autour d'elle, et à toute attaque phagocytaire de la part des leucocytes.

Résistance éventuelle de cellules vivantes étrangères à l'organisme. — Cette puissance de résistance, que montrent toutes les cellules d'un organisme, contre les liquides actifs normaux et les leucocytes, peut se retrouver, au moins dans une certaine mesure, dans des cellules vivantes étrangères introduites accidentellement.

C'est le cas de certains microbes qui parviennent à envahir un organisme non immunisé contre eux. Ils y déversent des toxines qui peuvent affaiblir ou même tuer telle ou telle catégorie des cellules constitutives de cet organisme.

C'est également le cas des œufs des parasites entomophages qui, adaptés à résister aux moyens de défense interne de l'organisme dans lequel ils ont été déposés, s'y développent, au point d'arriver à le détruire à leur profit.

Non-résistance de certaines cellules introduites dans l'organisme. — Mais les choses ne se passent pas toujours comme il vient d'être dit. Des microbes introduits dans un organisme qui possède à leur égard une immunité, naturelle ou acquise, peuvent être tués rapidement.

Ils le sont probablement par le simple pouvoir bactéricide, naturel ou acquis, que des sécrétions réactionnelles des cellules de l'organisme fournissent aux humeurs. Quant à leurs cadavres, ils ne tardent pas à être dissous, tantôt par une simple digestion humorale, tantôt par la phagocytose leucocytaire de Metchnikoff.

Non-résistance des cellules bionécrosées. — La bionécrose met les cellules qu'elle frappe dans des conditions telles qu'elles sont fatalement condamnées à être histolysées. Ces cellules ont, en effet, perdu les chimiotactismes négatifs qui étaient les conséquences de leur fonctionnement, et qui constituaient leurs moyens de défense contre l'action des diastases dissolvantes normales de l'organisme et contre la phagocytose leucocytaire.

L'ensemble des observations, si nombreuses mais non parfaitement concordantes, faites sur les histolyses nymphales des tissus larvaires des Insectes holométaboles, paraît montrer, que souvent, ces histolyses débutent par une digestion cavitaire et sont ensuite, plus ou moins précocement, activées et achevées par une phagocytose leucocytaire.

Les premières de ces observations (Kowalewsky, 1887, et Van Rees, 1888) ont porté sur l'histolyse des muscles larvaires de la Calliphora vomitoria. Elles ont confirmé les vues de Metchnikoff, et montré que la phagocytose peut apparaître d'une façon si précoce et si intense qu'elle semble bien exclure toute intervention de digestion cavitaire et suffire, à elle seule, pour parfaire une histolyse complète.

La très grande fréquence, chez les Insectes, d'une intervention certaine de la phagocytose, dans les histolyses nymphales, fait qu'il est difficile de trouver, chez les nymphes, des exemples bien indiscutables d'histolyse par simple dissolution cavitaire.

Mais je crois avoir démontré la possibilité de telles histolyses par ce qui se passe pour les muscles du vol chez l'imago de la reine de la Fourmi. On y voit, en effet, que l'une des plus importantes des histolyses connues chez les Insectes s'effectue uniquement par dissolution cavitaire (Fasc. 26, 1907[1]).

La liquéfaction des cellules bionécrosées, qu'elle ait lieu par simple digestion cavitaire, ou par digestion cavitaire accompagnée ou suivie de phagocytose, ou exclusivement par phagocytose, commence immédiatement ou très peu de temps après la bionécrose.

Pouvoir dissolvant du liquide cavitaire des Insectes

Comme bon nombre des liquides physiologiques, le liquide qui remplit la cavité générale du corps de l'Insecte peut posséder, sinon d'une façon permanente, du moins dans certaines circonstances, un pouvoir dissolvant plus ou moins considérable.

Ce pouvoir dissolvant est normalement faible. Mais, par suite d'un état de choses qui s'est établi au cours de la phylogénèse, il est susceptible de s'accroître au moment où surviennent des bionécroses. Cet accroissement résulte d'une excitation momentanée de cellules de l'organisme qui sont capables de produire des diastases. Les œnocytes jouent peut-être un rôle important dans cette production.

Phagocytose

Définition de la phagocytose. — La phagocytose de Metchnikoff est la capture et l'englobement, par certaines cellules, de particules rencontrées dans l'organisme.

Si ces particules ne sont pas susceptibles d'être digérées, elles se trouvent, du moins, ainsi, isolées et, généralement, transportées dans certaines parties de l'organisme aptes à les recevoir et à les retenir.

Si ces particules sont susceptibles d'être digérées, elles ne tardent pas à se dissoudre, et le produit de leur dissolution est déversé dans le liquide cavitaire.

Quelle que soit la nature de la cellule qui englobe ainsi des particules contenues dans l'organisme, on lui donne, tant qu'elle est apte à remplir, ou lorsqu'elle a rempli cette fonction, la qualification de phagocyte. Le phagocyte agit à la façon d'un Amibe qui capture une proie, en utilise les parties qu'il est capable de dissoudre, et en rejette les parties insolubles.

La phagocytose peut porter sur des corps introduits accidentellement dans l'organisme.

Ces corps seront, par exemple, des particules inertes, non digestibles, telles que des grains extrêmement fins de charbon ou de carmin.

Ce peuvent être, aussi, des cellules vivantes étrangères, telles que des spermatozoïdes ou des microbes, mais il est probable que, le plus souvent, la cellule ainsi introduite est tuée avant d'être englobée. Il est certain que, parfois, lorsque les microbes conservent toute leur viatilté, ce ne sont pas les leucocytes qui les englobent, mais que ce sont, au contraire, les microbes qui pénètrent dans les leucocytes et les tuent.

Les phagocytes peuvent aussi englober des particules provenant de l'organisme lui-même. Ce sont alors, presque toujours, des cellules bionécrosées, car, ainsi qu'il a été dit plus haut, l'action destructive des phagocytes ne peut pas s'exercer sur les cellules vivantes, normales, de l'organisme, parce que ces dernières possèdent, en elles-mêmes, des moyens efficaces de résistance.

Phagocytose leucocytaire nymphale chez les Insectes holométaboles

Chez les Insectes, la fonction phagocytaire paraît être le propre des cellules amiboïdes, d'origine mésodermique, qui circulent dans la cavité générale, c'est-à-dire qui flottent librement dans le sang ou rampent à la surface des organes, et que l'on appelle leucocytes.

Apparition phylogénétique de la phagocytose. — On peut supposer que les histolyses larvaires, peu importantes avant l'apparition d'un véritable état nymphal, n'étaient pas encore très considérables au début de l'apparition de cet état. Le processus de la liquéfaction des tissus larvaires consistait probablement, alors, en une simple dissolution sous l'action du pouvoir dissolvant du liquide cavitaire.

Ce pouvoir dissolvant était, sans doute, originairement très faible, mais le fonctionnement des cellules productrices des diastases a dû suivre les besoins de l'histolyse. L'importance et la rapidité de l'histolyse des muscles vibrateurs du vol, chez les Fourmis, montrent la grande puissance que ce pouvoir dissolvant est capable d'atteindre.

Mais, les Insectes chez lesquels s'effectuaient ces histolyses possédaient probablement déjà des cellules mésodermiques libres qui, par suite de leur état peu différencié, pouvaient manifester les propriétés des amibes, c'est-à-dire se déplacer au moyen de pseudopodes et englober, pour les isoler ou les dissoudre, les corps étrangers à l'organisme.

C'est à cette faculté, se manifestant peut être d'abord uniquement sur les dernières particules, plus résistantes que les autres à la simple action dissolvante du liquide cavitaire, qu'il faut attribuer la première intervention de la phagocytose. Le processus phagocytaire a pu, ainsi, d'abord simplement achever, ensuite largement aider, puis, enfin, dans certains cas, remplacer complètement la simple digestion cavitaire.

Si les choses se sont réellement passées ainsi, il y a eu simplement, à la suite de l'apparition phylogénétique de la nymphose, utilisation d'une propriété ancestrale, indestructible, de toute cellule amiboïde libre.

Giard (1900) admet que la phagocytose peut être considérée comme un processus secondairement acquis, comme un perfectionnement cænogénétique de la digestion cavitaire extracellulaire, perfectionnement qui atteindrait son maximum dans les cas de métabolisme intense.

Variabilité de l'importance du rôle de la phagocytose dans l'histolyse. — Les nombreux travaux relatifs à la phagocytose mon-

trent que l'importance du rôle qu'elle joue, dans la nymphose des Insectes, est variable.

Il semble bien que, si la phagocytose a, chez certaines espèces, un rôle prépondérant au point d'être exclusif de la simple dissolution cavitaire, elle n'a, chez d'autres espèces, qu'un rôle plus réduit. Sous ce rapport, en effet, des différences considérables ont été signalées chez des formes assez voisines.

Il est même possible qu'il y ait, chez quelques espèces, de légères différences saisonnières.

Il ne faut pas admettre qu'il y a, chez un Insecte, intervention d'une phagocytose leucocytaire, dans l'ontogénèse nymphale d'un organe en histolyse, simplement parce qu'il y a un afflux de leucocytes au contact de cet organe. Les leucocytes, en effet, se groupent presque toujours, en assez grand nombre, auprès des tissus en dégénérescence, et il importe de s'assurer qu'il y a, bien réellement, comme le veut la définition de la phagocytose, ingestion de particules cytoplasmiques ou nucléaires, non encore liquéfiées.

Rôle de la phagocytose dans la nymphose. — L'intervention de la phagocytose dans la nymphose de l'Insecte peut avoir pour conséquence de remplacer complètement la digestion cavitaire, dans les cas où l'organisme n'est pas ou n'est plus apte à produire, assez rapidement, la quantité nécessaire de diastases dissolvantes.

L'exemple classique d'une histolyse nymphale dans laquelle la phagocytose joue un rôle si prépondérant qu'il semble être à peu près exclusif de la digestion cavitaire, est celui de l'histolyse des muscles larvaires de la Calliphora vomitoria. Kowalewsky et Van Rees, qui ont étudié cette histolyse, ont montré que les sphères nucléées pour lesquelles Weismann (1864) a créé le nom de Körnchenkugeln (boules de granules) sont des amibocytes qui ont englobé, pour les digérer, les débris des muscles larvaires et qui, par conséquent, doivent être considérés comme des phagocytes.

Dans le cas où la phagocytose ne se substitue pas, à peu près complètement, à la digestion cavitaire, elle peut contribuer, très efficacement, à l'activer et à l'achever.

Les phagocytes, en même temps qu'ils digèrent les particules qu'ils ont ingérées, servent aussi à les transporter, des points où elles ont été capturées sur les organes bionécrosés, jusqu'aux régions où les phagocytes sont attirés par un chimiotactisme en rapport avec l'importance des histogénèses. Ce transport a pour résultat d'amener les liquides histolytiques, nutritifs, au voisinage immédiat des organes qui les utilisent et de ne pas les laisser se diluer inutilement.

Berlese admet que la fonction des phagocytes peut se réduire à ce rôle de véhicule des particules ingérées, sans qu'il y ait une digestion intracellulaire. Mais cela est très contestable.

Utilisation histogénétique et mise en réserve des produits histolytiques

Les tissus histolysés, et en particulier les muscles larvaires, que leur histolyse ait été effectuée par une simple digestion cavitaire ou qu'elle ait été réalisée par une digestion phagocytaire, passent, finalement, en totalité, dans le sang. Ils l'enrichissent considérablement en substances nutritives, surtout plastiques.

Une partie de ces substances nutritives est utilisée par les histogénèses imaginales. Le reste est mis en réserve, dans des adipocytes où l'imago trouvera, au moment de son éclôsion et pendant les premiers instants de sa vie imaginale, une précieuse réserve alimentaire.

Accumulation provisoire des urates dans les urocytes. — Les produits uriques, qui se forment pendant l'histolyse des tissus larvaires et pendant l'utilisation histogénétique, ou pendant la mise en réserve adipocytaire, des produits histolytiques, ne peuvent être rejetés ni par les tubes de Malpighi larvaires, qui ne sont plus fonctionnels, ni par les imaginaux qui ne le sont pas encore. Ils s'accumulent, sous forme concentrée, dans les cellules à urates, et n'en seront éliminés qu'au début de la période imaginale.

PÉRIODE IMAGINALE

Définition de l'imago

Chez les Insectes amétaboles, la forme finale, à laquelle aboutit la période ontogénétique proprement dite, est simplement une forme adulte qui ne mérite pas de dénomination particulière.

Chez les Insectes métaboles (hémi- et holométaboles), une discontinuité, plus ou moins accentuée, s'est introduite dans l'ontogénèse, par suite de l'existence, pendant le jeune âge, d'organes provisoires. C'est cette discontinuité qui justifie l'emploi des dénominations de larve, pour la forme jeune, et d'imago pour la forme adulte.

Chez les Insectes hémimétaboles, c'est-à-dire chez les Insectes dont l'ontogénèse ne comprend pas une nymphose, l'état imaginal est atteint au moment de la mue qui suit l'achèvement de tous les organes définitifs, mue qui n'est pas toujours la dernière.

Chez les Insectes holométaboles, c'est-à-dire chez les Insectes dont l'ontogénèse comprend une nymphose, l'état imaginal est atteint au moment du rejet de la cuticule nymphale. A de rares exceptions près, cette mue est la dernière.

Eclosion imaginale

La cuticule nymphale commence à se décoller de l'épiderme au début du troisième stade de la nymphose.

Pendant la durée de ce troisième stade, qui est consacré à la deuxième contraction nymphale, ainsi que pendant la durée du quatrième stade, qui est consacré à la formation du squelette chitineux définitif de l'imago et à l'achèvement des organes internes, la cuticule nymphale, décollée mais intacte, constitue une enveloppe continue autour du corps.

L'individu est encore voilé par cette enveloppe au moment où il atteint son état imaginal définitif. Le premier acte de l'imago est de déchirer et de rejeter cette enveloppe. Cette opération constitue l'éclosion imaginale.

Chez les Myrmicinae, la cuticule nymphale est extrêmement min-

ce et, comme il n'y a pas de cocon, l'imago est libre aussitôt que, aidé par les ouvrières, il a rejeté cette cuticule.

Chez les Lépidoptères, la chrysalide, ou cuticule chitineuse qui recouvre la nymphe, est également la cuticule nymphale. Ici, encore, dans les cas où il n'y a pas de cocon, l'imago est libre dès qu'il a fait éclater cette cuticule et qu'il en est sorti.

Chez les Hyménoptères et chez les Lépidoptères qui ont tissé un cocon, l'imago a, de plus, à perforer ce dernier.

Les Fourmis, les Guêpes et les Abeillles pratiquent une ouverture dans leur cocon au moyen de leurs puissantes mandibules dont le bord est tranchant ou dentelé. Elles sont, en général, aidées dans cette opération, par la reine fondatrice du nid, pour les premières éclosions, chez les Fourmis et les Guêpes, et par les ouvrières dans tous les autres cas.

Les Lépidoptères se frayent un passage en écartant les fils de leurs cocons, préalablement décollés par un liquide émis en temps voulu.

Tandis que la cuticule larvaire est rejetée, pendant la nymphose, chez les Hyménoptères et les Lépidoptères, elle ne l'est pas chez les Muscides. Transformée et durcie en un puparium, elle est conservée, comme enveloppe protectrice, jusqu'au moment de l'éclosion imaginale. A cet instant, l'imago se trouve avoir à sortir à la fois de sa cuticule larvaire et de sa cuticule nymphale. Il se dépouille facilement de cette dernière qui est très mince. Quant au puparium il l'ouvre en en faisant éclater deux volets limités par des lignes de moindre résistance.

Dans les élevages de Muscides (Lucilia cesar), on rencontre assez fréquemment des nymphes qui, probablement pendant le premier stade nymphal, se sont complètement retournées dans leur puparium. J'en ai observé plusieurs centaines. Ces individus parviennent encore à faire éclater leur coque suivant les mêmes lignes de rupture que les individus normaux; mais on les voit agiter, sans succès, les extrémités de leurs pattes qui sortent par l'orifice du puparium et ils n'arrivent pas à se libérer.

La Lucilia cesar qui apparaît au jour, après s'être dépouillée de sa cuticule nymphale et avoir fait éclater son puparium, mérite, certainement, déjà, d'être considérée comme un imago.

Mais elle fournit, à ce moment, un exemple remarquable des grandes différences d'aspect qu'il peut y avoir entre l'imago venant d'éclore et l'imago un peu plus âgé.

La Lucilia cesar est, en effet, à sa sortie du puparium, absolument méconnaissable, et ce n'est guère qu'une heure ou une heure et demie plus tard que la brillante coloration de ce joli Muscide est, à peu près, complètement réalisée.

Voici ce que j'ai vu sur un individu femelle dont j'ai observé l'éclosion.

0 *heure.* — L'imago ouvre son puparium par le procédé suivant. Une contraction énergique de la musculature abdominale produit un refoulement du liquide cavitaire vers l'avant. La partie antérieure de la tête se gonfle démesurément, et la calotte céphalique du puparium éclate, en deux morceaux, suivant un contour, déterminé, de moindre résistance.

0 *h.* 1'. — Sortie, hors de la coque désoperculée, de la tête, du corselet et des pattes antérieures.

0 *h.* 2'. — Sortie des pattes postérieures, puis de tout le corps. L'abdomen est, à ce moment, très peu volumineux.

Si le Diptère est sur une surface unie, il reste, souvent, pendant un certain temps, posé sur le dos, faisant, à la façon d'un acrobate, tourner agilement et en tous sens, sans la laisser tomber, sa coque vide. Dès qu'il a pu se mettre sur ses pattes, il circule jusqu'à ce qu'il ait trouvé un emplacement propice où il reste à peu près immobile. Il nettoie la partie antérieure de son corps avec ses pattes prothoraciques et produit quelques faibles mouvements respiratoires abdominaux.

0 *h.* 15'. — Début de l'ingurgitation de bulles d'air aspirées par le pharynx.

Faibles contractions, momentanées mais répétées, de l'abdomen. Nettoyage du corps, surtout au moyen des pattes postérieures. Apparition de l'irisation sur le dos du corselet.

0 *h.* 17'. — L'ingurgitation d'air devient active et l'abdomen grossit rapidement.

0 *h.* 20'. — L'abdomen a grossi considérablement. Il a une teinte claire et est assez transparent.

0 *h.* 22'. — Les ailes commencent à s'étaler.

0 *h.* 25'. — L'ingurgitation d'air est très active.

L'abdomen a beaucoup grossi. Il est transparent et commence à s'iriser sur toute sa surface, mais surtout autour des stigmates.

Les ailes sont presque complètement étalées. Elles sont lissées au moyen des pattes postérieures.

0 *h.* 30'. — L'ingurgitation d'air vient de cesser.

Le corps, qui a notablement dépassé la grosseur normale de l'imago, présente une belle irisation, légèrement verdâtre, dominée par des reflets violacés.

Les ailes sont tout à fait étalées.

0 *h.* 35'. — L'irisation s'accentue avec prédominance des reflets verts et des reflets violacés.

Nettoyage très actif des ailes et de la surface ventrale du corps au moyen des pattes postérieures.

0 *h.* 40'. — Le corps a une teinte claire. Il est bien irisé.

La coloration verte s'accentue autour des stigmates.

L'abdomen commence à diminuer un peu de volume.

0 *h.* 45'. — La région comprise entre les yeux et le promuscis présente un reflet argenté.

La coloration verte se généralise et les reflets violacés s'atténuent.

L'abdomen diminue un peu de volume.

0 *h.* 50'. — La coloration verte s'accentue partout, mais il y a encore des reflets violacés sur le dos du thorax.

0 *h.* 55'. — L'imago se met à circuler.

1 *h.* 00'. — La coloration est d'un vert bien prononcé, mais encore un peu violacée.

1 *h.* 15'. — La brillante coloration verte métallique, définitive, est à peu près atteinte.

1 *h.* 30'. — L'imago est arrivé à son état définitif. Il circule pendant quelques instants, puis s'envole.

Il y a des espèces chez lesquelles les imagos mènent une vie active et manifestent des instincts remarquables, immédiatement après leur éclosion. Si nous observons, par exemple, une ouvrière de Guêpe, nous constatons qu'après s'être dépouillée de sa cuticule nymphale, et après avoir perforé et quitté son cocon, son premier acte est le rejet, avec les précautions voulues pour ne pas souiller le nid, des produits d'excrétion qui, pendant la nymphose, se sont accumulés dans l'intestin posté-

rieur. Ensuite, elle procède à un nettoyage général de son corps, fait un premier repas consistant en un liquide qu'elle sait faire sourdre de la bouche des grosses larves, demande, à ses sœurs plus âgées, de la nourriture qui lui est immédiatement dégorgée, parcourt le nid en tous sens, pour en connaître la topographie et, enfin, ne tarde pas à prendre part aux travaux de la colonie (Fasc. 9, 1894 [8], p. 88 et 114. Fasc. 10, 1895[1], fig. 6).

Absence de mues imaginales chez les Insectes holométaboles

Chez la Scolopendre et chez certains Aptérygotes, tels que le Machilis et les Collembola, il peut y avoir encore des mues à l'état adulte, après la copulation et la ponte (Heymons, 1907 p. 161).

Chez les Ptérygotes, on ne cite guère que les Ephémérides comme ayant une mue imaginale, mue qui intéresse les ailes déjà fonctionnelles.

Chez les Insectes holométaboles, il n'y a plus aucune mue après l'éclosion imaginale, en sorte que, pour eux, la cessation définitive des mues est un des caractères de l'imago.

Comparaison des cellules larvaires avec les cellules imaginales

Différence de grosseur. — Ch. Perez (1902, p. 342) a appelé l'attention sur l'énorme différence de grosseur qui existe entre les cellules larvaires et les cellules imaginales similaires. Par exemple, d'après les figures qu'il donne pour la Formica rufa, le rapport du volume des cellules larvaires au volume des cellules imaginales paraît être d'environ 125 pour les cellules épithéliales de l'estomac et celles des tubes de Malpighi et de plus de 200 pour les œnocytes.

Ces différences s'expliquent, peut-être, par ce fait que le volume de l'imago est, en général, à peu près égal à celui de la larve arrivée au terme de sa croissance, mais que, malgré cela, l'organisation de l'imago est beaucoup plus compliquée et plus perfectionnée. C'est la plus grande simplicité de l'organisme larvaire qui lui permet de n'avoir sous le même volume qu'un

nombre moindre de cellules, et, par conséquent, d'avoir des cellules considérablement plus grosses.

Différence de structure. — En outre des différences de grandeur, il peut y avoir aussi des différences de structure assez notables entre les cellules larvaires et les cellules imaginales.

C'est ainsi que, chez les Hyménoptères, la cellule musculaire, qui est représentée par une fibre à caryagmes, c'est-à-dire à noyau primitif fragmenté en un assez grand nombre de petits noyaux, a, chez la larve, ces fragments de noyaux logés dans un sarcoplasme périphérique, tandis que, chez l'imago, ils sont disposés en chapelet dans un cordon protoplasmique axial.

Histolyse imaginale des muscles vibrateurs du vol chez les Fourmis

Les histolyses nymphales, destructives des organes larvaires, ne sont pas les seules histolyses qui se présentent chez les Insectes. J'ai, en effet, montré (Fasc. 19, 1898[10], p. 444; Fasc. 26, 1907[1]) qu'il y a ,chez les reines adultes des Fourmis, élimination d'un organe pour lequel la cessation définitive du fonctionnement s'est phylogénétiquement établie à un moment relativement précoce de la période imaginale. Chez ces Hyménoptères, en effet, après le vol nuptial, pendant que l'individu mène une vie active, pond, soigne et nourrit sa progéniture, les énormes muscles vibrateurs du vol sont bionécrosés et histolysés par une digestion cavitaire non accompagnée de phagocytose.

Comme toutes les histolyses normales, cette histolyse imaginale paraît comprendre la succession des faits énumérés, précédemment, pour les histolyses nymphales.

La bionécrose des muscles vibrateurs se manifeste d'abord dans les noyaux où la chromatine se ramasse en petites masses, quant au protoplasme, il conserve, pendant un certain temps, sans altération bien manifeste, sa striation caractéristique.

Le pouvoir dissolvant du liquide cavitaire s'exerce, moins par pénétration que par action superficielle, sur les fragments musculaires. C'est pour cela que les fibrilles longitudinales du myoplasme et leurs cloisons transverses, ainsi que les grains de chromatine enfermés dans les enveloppes nucléaires, résistent,

souvent, à cette action dissolvante, jusqu'à ce que le progrès de la dissolution, par la surface du fragment musculaire, ait amené cette surface à leur voisinage immédiat. Cela est surtout bien net pour la chromatine des noyaux, qui n'est généralement dissoute que juste au moment où, mise à nu par la dissolution du myoplasme, elle est directement baignée par le liquide cavitaire.

Marche non simultanée de l'histolyse dans les divers faisceaux dun muscle. — Nous avons vu, en parlant des histolyses nymphales des muscles larvaires, que, chez un individu, l'apparition du processus histolytique se manifeste, en général, successivement de métamère à métamère, d'avant en arrière. Mais il peut y avoir aussi, dans un métamère donné, une différence plus ou moins prononcée dans la rapidité de l'achèvement de l'histolyse des divers muscles et dans l'achèvement de l'histolyse des diverses fibres d'un même muscle.

Chez les imagos des reines de Fourmis, où l'énorme musculature du vol appartient, tout entière, uniquement au métamère mésothoracique, la non-simultanéité dans les progrès de l'histolyse des divers faisceaux d'un même muscle est poussée très loin.

Cette grande inégalité de la durée de l'histolyse des divers faisceaux, doit être attribuée, d'abord, à ce que l'arrêt d'innervation et, par conséquent la bionécrose et l'histolyse ne surviennent pas d'une façon simultanée pour tous les faisceaux, et, ensuite, à ce que les différences ainsi créées se trouvent considérablement accrues par la diminution progressive que le liquide cavitaire subit, au cours du processus histolytique, dans sa teneur en diastases dissolvantes. La durée de l'histolyse d'une fibre où le processus a débuté tardivement se trouve être plus considérable que celle des fibres où il a débuté d'une façon précoce, parce que cette histolyse a lieu dans un milieu où le pouvoir dissolvant diastasique s'est déjà atténué et continue à s'atténuer de plus en plus.

Résultat de l'hystolyse des muscles vibrateurs. — L'histolyse des muscles vibrateurs produit un enrichissement extraordinaire du sang en substances assimilables, et permet à la reine, occupée à fonder une nouvelle colonie, de se passer, com-

plètement ou presque complètement, de nourriture, jusqu'à l'éclosion des premières ouvrières. Cette histolyse est accompagnée de la formation de nombreux adipocytes qui se groupent en colonnettes dans les enveloppes vidées des faisceaux vibrateurs.

L'ensemble de ces adipocytes constitue un important organe trophique qui, pour les besoins du premier hivernage et pour ceux de la reprise de la ponte printanière, met en réserve, sous forme de vésicules de graisse et de globules albuminoïdes, le reliquat des substances histolytiques assimilables qui n'ont pas été consommées pendant la première période de ponte.

Ce même organe emmagasinera encore, les années suivantes, pendant la période de grande alimentation, des réserves qui faciliteront toute une série d'hivernages successifs.

Déterminisme de l'histolyse des muscles vibrateurs. — Le déterminisme phylogénétique de l'histolyse imaginale des muscles vibrateurs du vol, chez la reine de la Fourmi, à un certain moment de son ontogénèse, a été la longue persistance éthologique du non-fonctionnement de ces muscles après la fécondation.

Dans l'ontogénèse actuelle, c'est la fécondation et la cessation consécutive du fonctionnement des ailes qui déterminent l'apparition de l'enchaînement de phénomènes, devenus héréditaires et normaux, qui constitue le processus histolytique.

Comme les histolyses nymphales, cette histolyse comprend : la cessation de l'innervation végétative des muscles, la bionécrose qui en résulte et la production, provoquée par les faits précédents, d'une quantité considérable de diastases dissolvantes.

La seule différence est que, dans cette histolyse imaginale, malgré la présence de nombreux leucocytes, il n'y a aucun fait, ni précoce ni tardif, de phagocytose leucocytaire. Cela montre bien la possibilité d'histolyses, même très importantes, non accompagnées de phagocytose.

L'histolyse des muscles vibrateurs est, ainsi, une acquisition héréditaire qui se manifeste dans l'ontogénèse immédiatement après la fécondation et qui paraît être sinon supprimée, du moins retardée, dans le cas de non-fécondation. Son déterminisme ontogénétique me paraît devoir être attribué à la cessation héréditaire de l'innervation végétative, cessation dont la fécon-

dation est le signal normal, plutôt qu'à l'usure du tissu, ou à l'élimination des ailes ou au manque de nourriture ou à l'asphixie ou à la prolifération ovarienne.

Un non-fonctionnement prolongé, accidentel, d'un organe, peut produire, chez un individu, une atrophie plus ou moins accentuée de cet organe; mais il est incapable de pousser cette atrophie jusqu'à une bionécrose suivie d'une disparition par histolyse.

Si un non-fonctionnement prolongé avait un tel pouvoir, il suffirait d'empêcher artificiellement un organe de fonctionner pour le voir mourir et disparaître.

Comme exemple d'organe demeurant sans emploi, et restant cependant apte à fonctionner éventuellement, on peut citer cette même musculature vibratrice du vol, chez l'Abeille.

Chez cette espèce, à un certain moment favorable de l'année, la colonie, devenue trop nombreuse, se divise en deux groupes. Le premier essaime, avec la reine ancienne, pour aller construire un nouveau nid où l'ancienne colonie continuera à se développer. Le second groupe, simple auxiliaire provisoire d'une jeune reine qui va éclore, et avec laquelle il restera dans l'ancien nid, disparaîtra bientôt par la mort successive de tous les individus qui le composent, et une colonie nouvelle, de sang nouveau, se trouvera créée, dans le nid ancien, par la jeune reine.

Normalement, cette reine quittera, à son tour, et à une époque plus ou moins précoce, son nid natal; mais il peut lui arriver aussi, parfois, de rester une année entière ou, même, exceptionnellement, toute la durée de son existence, dans le même nid. Pendant un tel séjour dans son nid natal, la reine n'a plus à utiliser ses ailes et, malgré la grande durée que peut atteindre leur non-fonctionnement, les muscles vibrateurs ne sont pas détruits.

Il ne peut pas être question de l'usure et de l'épuisement des muscles vibrateurs par le vol nuptial, car la durée de ce vol est toujours courte.

L'arrachage des ailes n'est pas, non plus, la cause de l'histolyse des muscles vibrateurs. Malgré la relation physiologique qui existe entre ces organes, il y a une indépendance anatomique complète entre eux. En effet, les muscles vibrateurs des Hymé-

noptères n'agissent pas directement sur les ailes. Ils font vibrer le scutum et le scutellum, et les vibrations musculaires ne se transmettent qu'indirectement aux ailes.

Les reines d'Abeilles, comme nous venons de le dire, conservent leurs ailes et leur musculature vibratrice pour effectuer plusieurs essaimages successifs. Si l'on poussait, jusqu'à sa dernière limite, l'ablation partielle des ailes, ablation que les apiculteurs font parfois subir aux reines de leurs colonies pour les mettre dans l'impossibilité d'essaimer, il n'en résulterait vraisemblablement pas une histolyse des muscles vibrateurs.

Le déterminisme ne réside pas non plus dans l'inanition de l'organisme Il est vrai que la Fourmi, après le vol nuptial, ne prend, en général, aucune nourriture; mais ses réserves trophiques sont suffisantes pour satisfaire aux besoins de la nutrition. S'il n'en était pas ainsi, la reine ne serait apte ni à fournir une ponte abondante, ni a remplir la tâche qui lui incombe à ce moment et qui est, précisément alors, plus lourde qu'elle ne l'a été jusque là, et qu'elle ne le sera jamais au cours de sa très longue existence.

Le vol nuptial est déterminé par l'arrivée à maturité des premiers œufs, car la ponte commence aussitôt que la reine a trouvé un gîte. La digestion cavitaire des muscles vibrateurs histolysés se manifeste chez le Lasius niger, une dizaine de jours plus tard, et elle est presque complètement terminée lorsqu'elle a duré une vingtaine de jours.

L'histolyse des muscles vibrateurs est ainsi un épisode intercalé au cours d'une première période de ponte. Cette période de ponte commence quelques jours avant le début de l'histolyse, pour durer encore quelques semaines après son achèvement. Elle continuera, ensuite, avec de simples interruptions hivernales, pendant de nombreuses années. L'histolyse débute et s'effectue, ainsi, pendant une période où la reine est arrivée à son complet développement, et où elle est en pleine activité fonctionnelle. Pendant cette période, elle pond d'une façon continue. Sans l'aide d'aucune ouvrière, elle soigne et nourrit sa progéniture jusqu'au terme de son développement et elle entretient, en parfait état, la petite chambre qui lui sert de logement. Elle ne serait pas en état de réaliser tout cela si elle se trouvait, au point de vue de la nutrition, dans un état physiologique défectueux.

Pour ces mêmes raisons, tirées de la grande activité fonctionnelle de l'imago au moment de l'histolyse de ses muscles vibrateurs, on ne peut évidemment pas invoquer ici, comme Bataillon a pu le faire pour le Ver à soie, des troubles respiratoires qui seraient assez graves pour produire une véritable asphyxie de certains tissus, et pour être le point de départ de leur histolyse.

Enfin, la prolifération des cellules germinatives et la maturation des ovules, phénomènes qui se manifestent avant, pendant et après l'histolyse des muscles vibrateurs, ne paraissent pas être, non plus, une cause déterminante de cette histolyse. C'est, au contraire, l'histolyse qui influe sur l'activité ovarienne, car, en ajoutant aux réserves déjà considérables, emmagasinées dans les adipocytes, un supplément important de substances albuminoïdes immédiatement assimilables, elle contribue, sinon à déterminer, du moins à entretenir la prolifération ovarienne jusqu'au moment où la reine sera nourrie par ses premières ouvrières.

Comparaison de l'histolyse imaginale des muscles vibrateurs avec les histolyses nymphales. — Au point de vue des processus, l'histolyse des muscles vibrateurs est comparable à une histolyse nymphale non accompagnée de phagocytose.

Au point de vue phylogénétique, les histolyses nymphales sont primitives, c'est-à-dire existent depuis l'apparition même des organes larvaires sur lesquels elles portent. Les histolyses imaginales, au contraire, sont d'apparition secondaire, très récente. Elles portent, en effet, sur des organes qui, en dehors de la famille des Fourmis, sont toujours permanents.

Au point de vue histologique, les histolyses nymphales diffèrent de l'histolyse des muscles vibrateurs en ce sens que les premières trouvent, en général, à respecter une portion embryonnaire constructive d'un organe qui présente une structure nouvelle, mais qui est homohiste de l'organe histolysé, qui possède la même valeur morphologique que lui, et qui remplit, souvent, une fonction tout à fait analogue.

Il n'en est pas de même pour l'histolyse des muscles vibrateurs. Le tissu adipeux qui prend la place du tissu musculaire disparu, tout en étant, lui aussi, d'origine mésodermique, est cepen-

dant d'une nature histologique différente de celle du tissu musculaire dont il prend la place. Au lieu d'un remplacement de caractère homologique, dû au développement d'un rudiment de réserve issu du même rudiment primitif que celui qui a fourni l'organe larvaire histolysé, il n'y a, ici, qu'une simple prise de possession, par un autre tissu jeune et plein de vitalité, d'un territoire qui n'est plus défendu et qui se trouve sur le point d'être complètement abandonné. De plus, le nouvel organe remplit, au point de vue physiologique, un rôle bien différent de celui qui incombait à l'organe disparu.

Les produits de l'histolyse nymphale des organes larvaires, en particulier ceux de l'histolyse des muscles, alimentent, surtout, l'histogénèse du soma imaginal. Les produits de l'histolyse imaginale des muscles vibrateurs alimentent, surtout, la prolifération ovarienne, pendant une période où la nutrition de l'individu se fait principalement aux dépens de ses réserves.

Division de la période imaginale

Si l'on met à part les cas de multiplication très précoce, tels que la polyembryonie spécifique de l'œuf, étudiée par Paul Marchal chez certains Hyménoptères parasites (Encyrtus fuscicollis, Polygnotus minutus) et que la paedogénèse de la larve de quelques espèces de Cécidomyies et de Chironomus, la reproduction de l'individu a lieu, chez l'Insecte, pendant une phase de ponte, parthénogénétique ou gamogénétique, qui appartient à la période imaginale

Cette phase de reproduction par les gonocytes femelles, fécondés on non, peut servir à diviser la période imaginale en trois périodes secondaires, à savoir : une période préreproductrice, une période reproductrice et une période postreproductrice. La durée de chacune de ces trois périodes est très variable.

Période préreproductrice

Durée de la période préreproductrice

La période préreproductrice, pendant laquelle les premiers œufs arrivent à maturité ou restent à l'état de repos, dure depuis l'éclosion de l'imago jusqu'au début de la ponte.

Cette période est extrêmement courte chez bon nombre d'Insectes.

Elle dure un certain temps chez l'Abeille.

Elle est plus longue chez la Fourmi où elle dure depuis l'éclosion imaginale jusqu'au vol nuptial, c'est-à-dire un petit nombre de semaines.

Elle est plus longue encore chez le Frelon où je l'ai vue durer du 15 août au 15 mai, c'est-à-dire 9 mois. Chez cette espèce, c'est l'arrivée à maturation des œufs, maturation qui, dans le nord de la France, ne survient qu'au mois de mai, qui détermine la reine à commencer la construction de son nid.

Epoque de la fécondation

La fécondation peut avoir lieu presque immédiatement après l'éclosion imaginale.

Chez les Fourmis, elle n'a lieu que quelques semaines plus tard. A ce moment, les premiers œufs viennent d'arriver à l'état mature, et c'est, là, sans doute, la cause déterminante du vol nuptial. Je constate, en effet, dans mes nids artificiels, que la ponte commence le jour même ou le lendemain de la fécondation (Lasius niger).

Chez les Guêpes, l'accouplement n'a lieu, de même, que quelques semaines après l'éclosion; mais, au lieu d'arriver à maturité le jour même ou le lendemain de la fécondation ils n'y parviennent que six ou sept mois plus tard.

Reconstitution de réserves alimentaires

Sauf chez les Insectes qui pondent immédiatement après leur éclosion, le jeune imago femelle a, en général, besoin de reconstituer des réserves. Celles qui ont été si copieusement accumulées par la larve s'épuisent ordinairement, au moins en grande partie, pendant la nymphose.

Cette reconstitution de réserves est importante, surtout, pour les espèces chez lesquelles la période préreproductrice comprend un hivernage, comme on en a des exemples chez les Lépidoptères, chez les Diptères et chez les Hyménoptères.

Chez les Guêpes, les mâles arrivent très rapidement à être aptes à féconder les jeunes reines et meurent immédiatement ou peu

après. Quant aux jeunes reines, elles hivernent avant que leurs ovules n'arrivent à maturité. Elles consacrent la fin de la belle saison à constituer des réserves qui s'accumulent dans leurs adipocytes sous forme de vésicules de graisse et de globules albuminoïdes. Ces réserves sont en quantité suffisante pour satisfaire aux besoins, assez réduits, de l'hivernage et à ceux, plus considérables, des premiers jours qui suivent le réveil printanier.

Période reproductrice

Période reproductrice. — La période reproductrice comprend toute la partie de l'existence pendant laquelle l'individu est apte à pondre. Lorsque cette période est longue, les pontes peuvent se trouver momentanément réduites par suite de la pénurie de nourriture. Elles peuvent aussi être complètement ou à peu près complètement suspendues par l'hivernage.

Chez un grand nombre d'Insectes, la période reproductrice ne dure que quelques instants.

Chez le Frelon elle dure environ 5 mois.

Chez l'Abeille elle peut durer au maximum 5 années.

Chez certaines Fourmis elle paraît durer de 10 à 15 années.

Période post-reproductrice

La période post-reproductrice commence avec la cessation définitive de la ponte. C'est une période de sénescence qui se termine par la mort de l'individu.

Sa durée, parfois presque nulle, est généralement très courte. J'ai cependant observé quelquefois, dans des colonies d'Abeilles, de vieilles reines qui vivaient encore assez longtemps après avoir complètement cessé de pondre.

Durée de la période imaginale

La durée totale de la période imaginale est très variable.

Extrêmement courte chez certaines espèces, elle est très longue, par exemple, chez la forme reine des Hyménoptères sociaux.

Chez la Guêpe, cette période peut durer depuis le milieu d'août

jusqu'au milieu d'octobre de l'année suivante, soit environ 15 mois.

Chez la Fourmi (Lasius) elle paraît pouvoir atteindre près de 15 années.

Si l'on fait le rapport de la durée de la période imaginale à la durée de la période ontogénétique proprement dite, on arrive, pour beaucoup d'Insectes, à une valeur qui est, quelquefois de beaucoup, inférieure à l'unité.

Chez la reine de la Fourmi et chez celle de l'Abeille, ce rapport atteint, au contraire, une valeur élevée. Chez une reine de Fourmi dont l'ontogénèse proprement dite (ensemble des périodes embryonnaire, larvaire et nymphale) s'effectuerait en trois mois, et qui vivrait une quinzaine d'années, ce rapport serait représenté par le nombre soixante. Chez une reine d'Abeille dont l'ontogénèse proprement dite dure de quinze à dix-sept jours, et qui peut vivre cinq années, ce rapport peut arriver à dépasser le nombre cent vingt.

Conditions diverses influant sur la durée de la vie de l'Insecte

Influence de la ponte. — Chez un bon nombre d'espèces, la période imaginale est une période d'épuisement reproducteur, presque immédiatement suivie de la mort normale.

Mais il n'en est pas toujours ainsi, et, chez certaines espèces, les femelles peuvent avoir une organisation et une éthologie qui leur permettent de supporter, sans aucune apparence d'épuisement, des périodes, longues et répétées, de ponte abondante. C'est le cas des Hyménoptères sociaux, chez qui les reines, même les plus fécondes, vivent longtemps. La durée de leur vie est toujours plus longue que celle des ouvrières qui, elles, ne pondent pas ou pondent peu. Les reines de Lasius, par exemple, vivent, normalement, de cinq à dix fois plus longtemps que les ouvrières.

Pour un individu donné, la non-fécondation, et la stérilité qui peut en résulter pour lui, déterminent parfois une longévité qui est exceptionnelle pour l'espèce. La simple réduction de l'intensité de la ponte, par suite de circonstances spéciales,

peut même suffire pour accroître la durée de la vie. C'est ainsi que, d'après les observations des apiculteurs, les reines d'Abeilles paraissent vivre plus longtemps dans une ruche de dimensions restreintes que dans une ruche très vaste. Cela serait dû à ce que, par suite du manque de place, le nombre des œufs pondus pendant un temps donné est moins élevé dans la première que dans la seconde.

Dans un de mes élevages de Lasius flavus, élevage qui était formé uniquement d'ouvrières ayant, toutes, à un jour près, exactement le même âge, et dont un grand nombre sont devenues fécondes, la durée de la vie a été bien différente pour les divers individus. Il m'a paru que la mortalité a frappé, surtout, les ouvrières pondeuses.

Influence de la quantité de nourriture. — Dans mes nids artificiels, je constate que les Fourmis peuvent, en général, rester assez longtemps privées de nourriture. Dans ce cas, si elles ont de la progéniture à leur disposition, elles s'en nourrissent. Elles dévorent les cadavres des premières d'entre elles qui sont mortes de faim. Elles poussent même le cannibalisme jusqu'à tuer les plus faibles d'entre elles.

Si les Fourmis peuvent, en général, résister assez longtemps à la privation de nourriture, elles ne peuvent résister, un peu longuement, au manque de boisson, que si l'atmosphère de leur nid est suffisamment humide. En dehors de la mortalité naturelle et de celle due à un épuisement reproducteur précoce, les ouvrières meurent, le plus souvent, dans les nids artificiels insuffisamment soignés, par suite du manque d'eau.

Chez les Hyménoptères sociaux, lorsqu'il y a une très grande abondance de nourriture à la portée des ouvrières, la durée de l'existence de ces dernières n'en est pas augmentée; mais, comme elles sont en mesure de faire de larges et fréquentes distributions aux reines et à leur progéniture, la prospérité de la colonie peut devenir très grande.

Si la nourriture arrive à être abondante au point de dépasser la puissance d'absorption normale de la colonie, ou si, par suite de la disparition des reines, la progéniture devient moins nombreuse, la suralimentation produit, chez les jeunes ouvrières,

le réveil de l'aptitude fonctionnelle non éteinte des germigènes ovariens demeurés à l'état de repos. Cela a été bien mis en évidence, pour les Guêpes, par Paul Marchal (1896).

Emmagasinement de réserves. — Lorsque, chez un Hyménoptère social, la forme reine possède une grande longévité, ce caractère me paraît être en rapport avec l'importance du corps adipeux.

S'il en est bien ainsi, la longue durée de la vie des reines, chez les Fourmis, serait particulièrement favorisée par la présence de cette masse énorme d'adipocytes qui se forme, chez l'imago pendant l'histolyse des muscles vibrateurs, et qui remplit la capsule thoracique que la fonction du vol a rendue si vaste.

Dans les nids artificiels, j'ai souvent observé que, dans une colonie privée de nourriture et d'eau, les reines montrent une résistance plus grande que les ouvrières, et vivent encore un certain temps après la mort de la totalité de ces derniers. Cette résistance me parait devoir être attribuée au grand volume du corps adipeux thoracique des reines.

Des expériences, faites sur des Papillons à jeun, ont montré que la mort survient quand l'individu a perdu, dans une période de 10 à 17 jours environ les deux tiers de son poids initial (Von Linden, 1907). Cette diminution considérable du poids se fait, probablement, surtout aux dépens du liquide cavitaire et des réserves emmagasinées dans les adipocytes.

Résistance aux mauvaises conditions physiologiques et aux mutilations

Certains Insectes résistent longuement à l'asphyxie. Dix ouvrières de Myrmica rubra, enfermées, avec une petite provision de miel, dans un ballon en verre de 400 centimètres cubes, rempli d'air humide et scellé à la lampe, sont mortes, la première au bout de vingt jours, la dernière au bout de trente deux jours.

Les Fourmis, peuvent, dans une atmosphère humide et à l'abri des poussières, survivre, plusieurs semaines, à des mutilations extrêmement importantes, telles que l'ablation de la tête (Fasc. 17, 1898[1], p. 23).

Agonie normale

Chez les Guêpes la mort normale, ne survient qu'après une agonie remarquable par sa durée et par sa lente progression, de l'avant vers l'arrière, de métamère à métamère.

Voici comment les choses se pasent chez le Frelon (Fasc. 9, 1894[8], p. 119).

Ce sont d'abord les antennes qui perdent la faculté de se mouvoir, puis, successivement, les mandibules, les maxilles et le labium.

La tête, alors privée de tout mouvement propre, paraît être complètement morte, mais quelques mouvements d'ensemble peuvent lui être imprimés par les muscles moteurs logés dans le prothorax.

On constate aussi que l'ensemble de la tête et du prosternum exécutent encore d'assez grands mouvements lorsqu'on réchauffe l'animal.

Après que ces mouvements de l'ensemble de la tête et du prothorax ont complètement cessé, il est parfois encore possible d'obtenir, par l'action d'une chaleur modérée, un mouvement vibratoire des ailes, mouvement qui témoigne de la persistance de la vitalité dans le centre nerveux mésothoracique.

A partir de l'instant où la vitalité a commencé à disparaître dans les métamères céphaliques, les tarses sont fréquemment agités de mouvements convulsifs. Tant que les trois centres nerveux thoraciques ne sont pas morts, les trois paires de pattes sont encore capables de produire d'assez grands mouvements. Elles ne peuvent plus guère effectuer les mouvements de la marche parce que la coordination nécessaire pour ces mouvements est empêchée par l'inégalité de la vitalité qui subsiste encore dans chacun des trois métamères de la triade locomotrice; mais elles sont encore capables de produire certains des mouvements qui sont indépendants de ceux des autres paires. C'est ainsi qu'à un moment où les pattes prothoraciques ne manifestent plus qu'une faible agitation convulsive des tarses, les pattes métathoraciques effectuent encore des mouvements remarquables, tels que la friction de nettoyage des flancs du gaster et que l'amenage des ailes sous la face ventrale de l'abdomen, dans la position normale du sommeil hivernal.

Lorsque l'immobilité complète de toutes les pattes annonce la mort définitive du thorax, la musculature de l'anneau médiaire est encore capable sous l'action de la chaleur, de produire de faibles mouvements d'ensemble du gaster. Même lorsque ces

mouvements d'ensemble ont cessé, le gaster manifeste encore une grande vitalité propre. De temps à autre, il semble lutter contre l'asphyxie, par de grands mouvements respiratoires qui l'allongent de cinq à six millimètres, et il semble se défendre contre un ennemi en dardant son aiguillon.

Les anneaux antérieurs du gaster deviennent, les premiers, absolument immobiles, tandis que ses anneaux postérieurs sont encore capables de s'incurver fortement.

Enfin, j'ai vu des individus, absolument incapables de tout autre mouvement, darder encore leur aiguillon et faire sourdre à son extrémité, une gouttelette de venin, lorsque je les touchai légèrement, au moyen d'un pinceau, sur la région pygidiale.

Chez un individu où l'agonie a été particulièrement longue, et qui avait cessé de pouvoir imprimer à son aiguillon, resté en extension, des mouvements de va et vient, la dernière manifestation vitale a été un léger tremblement de cet organe qui s'est atténué et éteint peu à peu.

Une telle agonie peut durer de 30 à 40 heures.

La disparition des manifestations vitales survient, dans un métamère, aussitôt après que son centre nerveux a cessé de remplir ses fonctions d'innervation. A partir de cet instant, la coordination fonctionnelle des plastides constitutifs des tissus n'existant plus, ces plastides se trouvent dans un milieu inapte à l'entretien de leur activité vitale et les substances albuminoïdes constitutives de leur protoplasme ne tardent pas à mourir, c'est-à-dire à perdre la complexité de structure, éminemment instable et dépendante du milieu, qui caractérise les substances vivantes.

La marche progressive, de métamère à métamère, de la mort des tissus, résulte de ce fait que les centres nerveux ne cessent de fonctionner que successivement. La liaison qui, tout en leur laissant une indépendance relativement grande, unit entre eux les centres métamériques de la chaîne nerveuse est telle que tout centre dépend bien moins de celui qui le suit que de celui qui le précède; et il semble que ce soit la mort d'un centre qui entraîne, à bref délai, la mort du centre suivant.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUES

Liste des travaux de l'auteur sur les Insectes

F. 1. (1893[1]) *Sur la production des Sons chez les Fourmis et sur les Organes qui les produisent;* Ann. Soc. Ent. de Fr., T. 62, p. 159, 10 p.

F. 2. (1893[2]) *Appareil pour l'Elevage et l'Observation des Fourmis;* Ann. Soc. Ent. de Fr., T. 62, p. 467, 16 p., 3 fig.

F. 3. (1893[3]) *Nids artificiels en plâtre. Fondation d'une colonie par une femelle isolée;* Bull. Soc. Zool. de Fr., T. 18, p. 168, 4 p.

F. 4. (1894[1]) *Pelodera des glandes pharyngiennes de Formica rufa;* Mém. Soc. Zool. de Fr., T. 7, p. 45, 18 p., 11 fig.

F. 5. (1894[2]) *Sur la morphologie du squelette des segments post-thoraciques chez les Myrmicides (Myrmica rubra femelle);* Mém. Soc. Acad. de l'Oise, T. 15, p. 591, 21 p., 5 fig.

F. 6. (1894[3]) *Sur l'appareil de stridulation de Myrmica rubra;* Ann. Soc. Ent. de Fr., T. 63, p. 109, 9 p., 2 fig.

F. 7. (1894[5]) *Sur l'Anatomie du pétiole de Myrmica rubra;* Mém. Soc. Zool. de Fr. T. 7, p. 185, 18 p., 6 fig.

F. 8. (1894[7]) *Sur l'organe de nettoyage tibio-tarsien de Myrmica rubra;* Ann. Soc. Ent. de Fr., T. 63, p. 691, 14 p., 7 fig.

F. 9. (1894[8]) *Sur Vespa crabro; Histoire d'un nid depuis son origine;* Mém. Soc. Zool. de Fr., T. 8, p. 1, 140 p., 41 fig.

F.10. (1895[1]) *Sur Vespa media, V. silvestris et V. saxonica;* Mém. Soc. Acad. de l'Oise, T. 16, p. 28, 31 p., 9 fig.

F.11. (1895[3]) *Sur Vespa germanica et V. vulgaris;* 26 p., 5 fig.

F.12. (1895[6]) *Structure des membranes articulaires des Tendons et des Muscles (Myrmica, Camponotus, Vespa, Apis);* 26 p., 11 fig.

F.13. (1897[3]) *Sur le Lasius mixtus, l'Antennophorus uhlmanni, etc.;* 62 p., 16 fig.

F.14. (1897[4]) *Rapports des Animaux myrmécophiles avec les Fourmis;* 99 p.

F.15. (1897[7]) *Appareils pour l'observation des Fourmis et des Animaux myrmécophiles;* Mém. Soc. Zool. de Fr., T. 10, p. 302, 22 p., 3 fig., 1 pl.

F.16. (1897[8]) *Limites morphologiques des Anneaux post-céphaliques et Musculature des Anneaux post-thoraciques chez la Myrmica rubra;* 36 p., 10 fig.

F.17. (1898[1]) *Système glandulaire tégumentaire de la Myrmica rubra; Observations diverses sur les Fourmis;* 30 p., 9 fig.

F.18. (1898[4]) *Aiguillon de la Myrmica rubra. Appareil de fermeture de la glande à venin;* 27 p., 5 fig., 3 pl.

F.19. (1898[10]) *Anatomie du corselet de la Myrmica rubra reine;* Mém. Soc. Zool. de Fr., T. 11, p. 393; 58 p., 25 fig., 1 pl.

F.20. (1899[6]) *Sur les Nerfs céphaliques, les Corpora allata et le Tentorium de la Fourmi (Myrmica rubra L.);* Mém. Soc. Zool. de Fr., T. 12, p. 295; 40 p., 3 fig., 4 pl.

F.21. (1899[7]) *Essai sur la constitution morphologique de la tête de l'Insecte;* 74 p., 2 fig., 7 pl.

F.22. (1902[2]) *Anatomie du Gaster de la Myrmica rubra;* 68 p., 19 fig., 8 pl.

F.23. (1903[1]) *Observations sur les Guêpes;* 85 p., 30 fig.

F.24. (1904[2]) *Observations sur les Fourmis;* 68 p., 11 fig., 7 pl.

F.25. (1905[1]) *Anatomie de la Tête du Lasius niger;* 32 p., 2 fig., 4 pl.

F.26. (1907[4]) *Anatomie du Corselet et Histolyse des muscles vibrateurs, après le vol nuptial, chez la reine de la Fourmi (Lasius niger);* 149 p., 41 fig., 13 pl.

F.27. (1909[1]) *Sur la morphologie de l'Insecte;* 75 p., 3 fig.

Liste des Auteurs cités

1834. Pictet, F.-J., *Recherches pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Phryganides.*

1852. Brauer, F., *Verwandlungsgeschichte der Mantispa pagana.* Arch. für Naturg. Jahrg. 18, T. 1.

1857. Fabre, M., *Mémoire sur l'hypermétamorphose et les mœurs des Méloïdés.* Ann. Sc. Nat., S. 4, T. 7.

1858. Fabre, M., *Nouvelles observations sur l'hypermétamorphose et les mœurs des Méloïdés.* Ann. Sc. nat. Zool. S. 4, T. 7.

1864. Weissmann, A., *Die nachembryonale Entwicklung der Musciden.* Zeitschr. f. wiss. Zool., T. 14.

1869. Brauer, F., *Beschreibung der Verwandlungsgeschichte der Mantispa Styriaca und Betrachtung ueber die sogenannte Hypermetamorphose Fabre's.* Verhandl. d. zool. bot. Ges. Wien., T. 19.

1875. Kunckel d'Herculais, J., *Recherches sur l'Organisation et le Développement des Volucelles.*

1876. Ganin, M., *Matériaux pour l'histoire du développement postembryonnaire des Insectes.* (En russe. Résumé in Zeitschr. für wiss. Zool., T. 28.)

1884. Van Rees, J., *Over intra-cellulaire spijsverteering en over de beteekenis der witte bloedlichampjes.* (Résumé in Zoologischer Jahresbericht für 1885, Abtheil, 2, p. 159.)

1885. Girard, Maurice, *Les Insectes, Traité élémentaire d'Entomologie,* T. 3.

1885. Kowalewsky, *Beitraege zur nachembryonalen Entwicklung der Musciden.* Zool. Anz., T. 8, p. 98.

1887. Kowalewsky, *Beitraege zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden.* Zeitschr. f. wiss. Zool., T. 41, p. 542.

1888. Van Rees, J., *Beitraege zur Kenntnis der inneren Metamorphose von Musca vomitoria.* Zool. Jahrb., T. 3, Abth. f. Morphol.

1889. Marchal, Paul, *L'acide urique et la fonction rénale chez les Invertébrés.* Mém. Soc. zool. Fr., T. 3, 1890.

1890. Korschelt und Heider. *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere.*

1892. Henneguy, L.-F., et Binet, A., *Structure du système nerveux larvaire du Stratiomys strigosa.* C. R. Acad. d. Sc., T. 114; Ann. Soc. Ent. Fr., T. 61.

1893. Pratt, H.-S., *Beitraege zur Kenntnis der Pupiparen (Die Larve von Melophagus ovinus).* Arch. Naturg , An. 59, p. 151.

1896. Heymons, Richard, *Ueber Flügelbildung bei der Larve von Tenebrio molitor.* Sitzungsb. Ges. naturf. Freunde, Berlin.

1897. Heymons, Richard, *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina L.* Zeitschr. f. wiss. Zool. T. 62, p. 583.

1898. De Bruyne, *Recherches au sujet de l'intervention de la phagocytose dans le développement des Invertébrés.* Arch. de Biol., T. 15.

1898. Karawaiew, W., *Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus.* Zeitschr. f. wiss. Zool., T. 64.

1898. Noetzel, W., *Zur Kenntnis der Histolyse.* Arch. Path. Anat., T. 151, p. 7.
1898. Verson, Enrico, *La evoluzione del tubo intestinale nel filugello.* Parte seconda. R. Staz. baccol. sperim.
1899. Seurat, *Contribution à l'Etude des Hyménoptères entomophages.*
1899. Terre, L., *Contribution à l'Etude de l'histolyse et de l'histogénèse du tissu musculaire chez l'Abeille.* C. R. Soc. Biol. Paris (11), T. 1, p. 896.
1899. Wahl, Bruno, *Ueber das Tracheensystem und die Imaginalscheiben der Larve von Eristalis tenax.* Arb. a. d. Zool. Inst. Wien., T. 12, p. 45.
1900. Giard, A., *Sur le déterminisme de la métamorphose.* C. R. Soc. Biol., T. 52, p. 131.
1900. Henneguy, Félix, *Le corps adipeux des Muscides pendant la métamorphose.* C. R. Acad. Sc. Paris, T. 131.
1900. Supino, Fel., *Osservazioni sopra fenomeni che avvengono durante lo sviluppo postembryonale della Calliphora erythrocephala.* Bull. Soc. Ent. Ital., T. 32, p. 192.
1900. Wassmann, E. *Termitoxenia, Ein neues flügelloses physogastres Dipterengenus aus Termitennestern, I. Theil.* Aeussere Morphologie und Biologie. Zeitschr. f. wiss. Zool. T. 67.
1900b. Anglas, Jules, *Observations sur les Métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille.* Bull. Scient. Fr. et Belg , T. 34.
1901. Kellog, Vernon-L., *Phagocytosis in the postembryonic development of the Diptera.* American Naturalist., T. 35.
1901. Wahl, Bruno, *Ueber die Entwicklung der hypodermalen Imaginalscheiben im Thorax und Abdomen der Larve von Eristalis,* Zeitschr. f. wiss. Zool., T. 70, p. 181.
1901. Wasmann, E., *Termitoxenia, Ein neues flügelloses physogastres Dipterengenus aus Termitennestern. II Theil.* Nachtrag zum systematischen und biologischen Theil. Zeitschr. f. wiss. Zool , T. 70.
1902. Pérez, Charles, *Contribution à l'Etude des Métamorphoses.* Bull. Scient. Fr. et Belg., T. 37, p. 195.
1902. Vaney, C., *Contribution à l'Etude des larves et des métamorphoses des Diptères.* Ann. de l'Univ. de Lyon, nouv. série 1, Sc. méd., fasc. 9.
1903. Kolbe, *Ueber vorschnelle Entwicklung (Prothetelie) von Puppen-und Imago-organen bei Lepidopteren-und Coleopterenlarven.* Allgem. Zeitsch. Ent., T, 8.
1904. Henneguy, Félix, *Les Insectes, Morphologie, Reproduction, Embryogénie.*
1906. Marchal, Paul, *Les Platygaster* (Rech. sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites). Arch. de Zool. exp. et gén. S. 4, T. 4, p. 485.
1907. Heymons, Richard, *Die verschiedenen Formen der Insectenmetamorphose und ihre Bedeutung im Vergleich zur Metamorphose anderer Arthropoden.* Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie, T. 1, p. 137.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

Sur l'Ontogénèse de l'Insecte 3
Retard de l'ontogénèse des dernières métamères 4
Degré d'avancement de la métamérisation au moment de l'éclosion postembryonnaire 4
Modes divers de l'Ontogénèse de l'Insecte 5
Amétabolie 5
Métabolie 6
Etat larvaire 6
Etat imaginal 7
Métamorphose 7
Apparition phylogénétique de l'état larvaire 8
Définition et division de la métabolie 9
Hémimétabolie 10
Holométabolie 10
Apparition phylogénétique de la nymphose 10
Définition de la nymphose 11
Disparition exceptionnelle de la période d'état larvaire libre 12
Définition des trois catégories dans lesquelles se classent les divers modes de l'ontogénèse de l'Insecte 12
Mues 13
Nécessité des mues 13
Phases constitutives d'une mue 13
Stades ontogénétiques délimités par les mues 14
Stades exuviaux 15
Décollement progressif de la cuticule ancienne 15
Transformation du modelé de l'épiderme 15
Productions superficielles de la cuticule nouvelle 16
Stades cuticulaires 16
Rejet de l'ancienne cuticule 17
Prolifération de cellules épidermiques pendant les stades cuticulaires 17
Division de la durée de l'existence de l'individu d'après la durée de l'état embryonnaire 18
Division de la durée de l'existence de l'individu d'après la durée de l'ontogénèse proprement dite 19
Division de la durée de l'existence de l'individu d'après la durée des stades correspondant aux mues, chez les Insectes holométaboles .. 20
Période ovulo-ovaire 22

Pages

Période ovulaire ou de formation de l'œuf 22
Période d'état d'œuf 22
Période embryo-larvaire 24
Période embryonnaire ou de formation de la larve 24
Rudiments embryonnaires des organes 24
Rudiments de réserve 24
Rudiments des organes larvaires et rudiments des organes imaginaux 25
Classement des rudiments larvaires et imaginaux en quatre catégories 25
Première catégorie 26
Deuxième catégorie 26
Troisième catégorie 27
Quatrième catégorie 27
Homodermie des organes larvaires et des organes imaginaux homologues 28
Durée de la période embryonnaire 28
Période larvaire 29
Dédoublement des rudiments embryonnaires 29
Rudiments larvaires 29
Inhibition momentanée des rudiments imaginaux 30
Larves 30
Situation des rudiments imaginaux chez la larve 32
Rudiments imaginaux dont l'ontogénèse est complètement arrêtée 33
Rudiments imaginaux dont l'ontogénèse est seulement ralentie 33
Accélération anormale de l'ontogénèse d'un rudiment imaginal 34
Stades larvaires 34
Polymorphisme ontogénique larvaire 35
Hypnodie larvaire 36
Réduction des sclérites chez les larves 36
Efforts considérables développés par les larves de Muscides réunies en groupes 36
Préparatifs préliminaires de la nymphose 40
Cocons des Lépidoptères et des Hyménoptères 45
Puparium des Muscides 46
Période nympho-imaginale 46
Période nymphale 46
Enveloppes à l'abri desquelles s'effectue la nymphose 47
Mise en route ou accélération de l'histogénèse des parties imaginales 49
Status initial du premier stade de l'état nymphal 49
Amplitude de la nymphose 51
Variabilité de l'amplitude de la nymphose 51
Diminution de l'amplitude de la nymphose avec l'accroissement du rang métamérique 51
Diminution de la précocité des histogénèses avec l'accroissement du rang métamérique 52
Physiologie de la nymphe 53

Pages

Atténuation des fonctions physiologiques pendant la nymphose 53
Immobilité nymphale 53
Sommeil nymphal 54
Asitose nymphale 54
Réduction de la respiration pendant la nymphose 54
Accumulation des produits uriques dans les urocytes pendant la nymphose 55
Persistance de la circulation pendant la nymphose 55
Moyens de défenses pendant la nymphose 55
Stades de la nymphose 56
Examen des quatre stades de la nymphose des Hyménoptères 58
Premier stade nymphal 58
Deuxième stade nymphal 59
Troisième stade nymphal 60
Quatrième stade nymphal 60
Mues en rapport avec la nymphose 62
Exemple de division en stades des périodes larvaire et nymphale 63
Formation des organes imaginaux pendant la nymphose 63
Epiderme 63
Aires constitutives de l'épiderme d'un anneau 63
Parties annexes de chacune des aires épidermiques larvaires 64
Disques imaginaux 64
Formation des disques imaginaux 64
Disposition métamérique et nombre des disques imaginaux 65
Prolifération des disques imaginaux 66
Métamorphose du modelé larvaire en modelé imaginal 67
Forme des histoblastes épidermiques imaginaux qui ne portent pas d'appendices 68
Diminution de surface 68
Accroissement de surface 69
Invaginations endosquelettiques 69
Déformations des lignes de la surface du tégument 69
Stades de la prolifération épidermique 70
Disques formateurs d'un appendice 71
Formation de la capsule céphalique imaginale 73
Hyménoptères 73
Muscides 73
Histolyse de l'épiderme larvaire 75
Squelette chitineux 76
Trachées 77
Glandes 78
Glande labiale 78
Histolyse de la glande labiale larvaire 78
Œnocytes 79
Tube digestif 80
Stomentéron 80
Proctentéron 81

Pages

Tubes de Malpighi 82
Histolyse du stomentéron et du proctentéron larvaires... 82
Mésentéron 82
Système nerveux 83
Musculature 84
Muscles des anneaux 84
Muscles des pattes 85
Corps adipeux 85
Fonction du corps adipeux chez la larve 86
Fonction du corps adipeux chez la nymphe 87
Fonction du corps adipeux chez l'imago 87
Digestion de la graisse et des albuminoïdes contenus dans les adipocytes 88
Histolyse des adipocytes de formation larvaire 88
Cellules à urates 90
Vaisseau dorsal 91
Gonades 92
Histolyse nymphale des parties larvaires 92
Phénomènes principaux et accessoires des histolyses nymphales 92
Cessation du fonctionnement 93
Sénescence 93
Bionécrose 94
Conservation momentanée de la structure apparente du tissu bionécrosé 94
Marche progressive, d'avant en arrière, de la bionécrosé 95
Liquéfaction des cellules bionécrosées 95
Résistance des cellules normales de l'organisme aux actions destructives 95
Résistance éventuelle de cellules vivantes étrangères à l'organisme 96
Non-résistance de certaines cellules introduites dans l'organisme 96
Non-résistance des cellules bionécrosées 96
Pouvoir dissolvant du liquide cavitaire des Insectes 97
Phagocytose 97
Définition de la phagocytose 79
Phagocytose lencocytaire nymphale chez les Insectes holométaboles 98
Apparition phylogénétique de la phagocytose 99
Variabilité de l'importance du rôle de la phagocytose dans l'histolyse 99
Rôle de la phagocytose dans la nymphose 100
Utilisation histogénétique et mise en réserve des produits histolytiques 101
Accumulation provisoire des urates dans les urocytes. 101
Période imaginale 102
Définition de l'imago 102
Eclosion imaginale 102
Absence de mues imaginales chez les Insectes holométaboles 106

Pages

Comparaison des cellules larvaires avec les cellules imaginales 106
Différences de grosseur 106
Différences de structure 107
Histolyse imaginale des muscles vibrateurs du vol chez les Fourmis' 107
Marche non simultanée de l'histolyse dans les divers faisceaux d'un muscle 108
Résultats de l'histolyse des muscles vibrateurs 108
Déterminisme de l'histolyse des muscles vibrateurs ... 109
Comparaison de l'histolyse imaginale des muscles vibrateurs avec les histolyses nymphales 112
Division de la période imaginale 113
Période préreproductrice 113
Durée de la période préreproductrice 113
Epoque de la fécondation 114
Reconstitution de réserves alimentaires 114
Période reproductrice 115
Période post-reproductrice 115
Durée de la période imaginale 115
Conditions diverses influant sur la durée de la vie de l'Insecte 116
Influence de la Ponte 116
Influence de la quantité de nourriture 117
Emmagasinement de réserves 118
Résistance aux mauvaises conditions physiologiques et aux mutilations 118
Agonie normale 118
Index bibliographiques 121
Liste des travaux de l'auteur sur les Insectes 121
Liste des auteurs cités 123
Table des matières 125

Limoges. — Imprimerie Ducourtieux et Gout, 7, rue des Arènes.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00724 9105