

Zeitschrift:	Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber:	Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band:	30 (1894)
Heft:	115
Artikel:	Recherches sur la métamorphose des lépidoptères : de la formation des appendices imaginaux dans le chenille du <i>Pieris brassicæ</i>
Autor:	Gonin, J.
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-263973

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 10.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

RECHERCHES

SUR

LA MÉTAMORPHOSE DES LÉPIDOPTÈRES

(De la formation des appendices imaginaux dans la chenille
du *Pieris brassicæ*)

par J. GONIN, cand. med.

*Travail fait au laboratoire d'embryologie de la Faculté de Médecine
sous la direction de M. le professeur E. Bugnion et couronné
par la Faculté des Sciences de l'Université de Lausanne.*

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- I. *Malpighi*. *Dissertatio epistolica de Bombyce. Opera omnia.* Lugd Bat., 1687.
- II. *Swammerdam*. *Biblia naturae*, Leyde, 1738.
- III. *Réaumur*. *Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes.* Paris, 1734.
- IV. *Ch. Bonnet*. *Considérations sur les êtres organisés.* Paris, 1762.
- V. *Lyonet*. *Traité anatomique de la chenille qui ronge le bois de saule.* La Haye, 1760.
- VI. *Hérold*. *Entwickelungsgeschichte der Schmetterlinge.* Cassel u. Marburg, 1815.
- VII. *Lacordaire*. *Introduction à l'entomologie.* Paris, 1834.
- VIII. A. *Weissmann*. *Die nachembryonale Entwicklung der Musciden.* Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XIV.
- IX. A. *Weissmann*. *Metamorphose der Corethra plumicornis.* Leipzig, 1866.
- X. *E. Blanchard*. *Métamorphoses des Insectes.* Paris, 1868.
- XI. H. *Landois*. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schmetterlingsflügel, etc.* Z. f. w. Zool. Bd. XXI.
- XII. *Félix Plateau*. *Qu'est-ce que l'aile d'un insecte ?* Stettin, 1871.
- XIII. M. *Girard*. *Métamorphoses des Insectes.* Paris, 1874.
- XIV. J. *Künckel d'Herculais*. *Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles.* Paris, 1875.

XV. *Ganin*. Matériaux pour l'histoire du développement post-embryonnaire des Insectes. Varsovie 1876. (Résumé dans *Jahresber. f. Anat. u. Phys.*, 1878.)

XVI. *H. Dewitz*. Beiträge zur postembryonalen Gliedmassenbildg bei Insecten 1878. *Z. f. w. Zool. Bd. XXX, Supplément*.

XVII. *V. Graber*. Die Insecten. II Theil. München, 1879.

XVIII. *H. Dewitz*. Ueber Flügelbildung. bei Phryganiden und Lepidopteren. Berlin, 1881.

XIX. *A.-E. Brehm*. Les Insectes. Traduction française de J. Künckel d'Herculais. Paris, 1882.

XX. *H. Viallanes*. Histologie et développement des Insectes. Paris, 1882.

XXI. *P. Pancritius*. Beiträge zur Kenntniss der Flügelentwickelung bei Insecten. Königsberg, 1884.

XXII. *J. van Rees*. Beiträge zur Kenntniss der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*. Iena, 1888.

XXIII. *E. Verson*. La Formazione delle ali nella Larva del *Bombyx mori*. Padova, 1890.

XXIV. *E. Bugnion*. Recherches sur le développement postembryonnaire de *l'Encyrtus fuscicollis*. Recueil zoologique suisse, Genève, 1891.

I. LA MÉTAMORPHOSE

Ce n'est pas un sujet nouveau que nous abordons ici; il en est peu qui soient si bien faits pour exciter la curiosité et l'admiration par l'apparence du surnaturel, peu qui aient au même degré donné libre carrière à l'imagination du vulgaire et des savants.

Ce ver, qui en quelques minutes, se change en une masse informe et sans vie, laquelle à son tour s'entr'ouvre tout à coup pour livrer passage à l'être le plus brillant et le plus léger de la création, voilà un thème merveilleux et en apparence inconciliable avec l'axiome scientifique : *Natura non facit saltus*. Rien d'étonnant par conséquent que ce phénomène ait donné lieu à d'étranges interprétations; de là le sens attaché au terme de métamorphose; de là aussi l'antique symbole de la résurrection, l'âme comparée à l'insecte qui se dépouille comme elle d'une enveloppe terrestre et périssable.

Cette conception ne fut pas seulement celle de quelques philosophes et de quelques poètes, elle a persisté pendant des siècles.

On admettait sans restrictions un changement dans la substance même de la larve et les alchimistes du Moyen-Age invoquaient, paraît-il, cette métamorphose comme argument en faveur de la transmutation des métaux.

L'emploi des verres grossissants et un esprit plus scientifique amenèrent au XVII^e siècle **Malpighi** et **Swammerdam** à des observations plus exactes, mais à une théorie tout aussi merveilleuse : le papillon ne se forme plus de toutes pièces dans la chenille ou dans la chrysalide, mais il a existé de tout temps, dans l'œuf et dans l'ovaire qui a porté cet œuf. La larve et l'insecte parfait sont deux êtres distincts dont l'un donne l'hospitalité à l'autre : « *Animal in animali, seu papilio intra erucam reconditus* » (II, page 603).

Cette théorie, dite de « l'emboîtement » et que Swammerdam étendit à tout le règne animal, était fondée sur le fait qu'en enlevant avec précaution la cuticule chitineuse de la chenille on peut découvrir au-dessous le papillon possédant déjà toutes ses parties et comme emmailloté dans un vêtement trop étroit. Malpighi, étudiant à Bologne les vers à soie, avait reconnu qu'avant la chrysalidation les antennes sont cachées dans la tête de la larve où elles occupent la place qui était auparavant celle des muscles masticateurs; de plus que les pattes proviennent de la région des anciennes pattes et les ailes des parties latérales du thorax. Ses observations furent publiées à Londres quelques mois avant celles de Swammerdam.

Ce dernier employait pour ses travaux *Pieris brassicæ* et *Vanessa urticæ*. Il reçut en 1668 dans son laboratoire la visite du duc de Toscane, Ferdinand II, en présence duquel il exécuta quelques-unes de ses préparations; sa méthode était fort simple : il se contentait de plonger à deux ou trois reprises la larve dans de l'eau bouillante. Pour démontrer la présence du papillon sous les téguments, dit Swammerdam, « il faut choisir une chenille qui soit proche de sa transformation » (loc. cit.). Pourquoi cela ? Parce que la dissection est alors plus facile ? Swammerdam n'a pas l'air de penser qu'il y ait une autre raison; si la démonstration ne peut se faire sur des sujets plus jeunes, l'unique cause en est à ses yeux dans l'imperfection des instruments et l'inhabileté de l'opérateur.

Telle était l'autorité de Swammerdam que ses conclusions, quelque extraordinaires qu'elles paraissent aujourd'hui, furent admises sans conteste par les auteurs du XVII^e et du XVIII^e

siècle. C'est ainsi que le philosophe Bonnet se dit persuadé « qu'on découvrirait sans doute dans la chenille naissante toutes les parties du papillon, si l'art humain pouvait aller jusque-là » (IV, p. 130).

Réaumur exprime la même idée : « Les parties du papillon cachées sous le fourreau de chenille sont d'autant plus faciles à trouver que la transformation est plus proche. Elles y sont néanmoins de tout temps. » Cette affirmation est développée de la façon suivante :

« Une plante, un animal nouvellement formés ne sont nouvellement formés que pour nous ; ils existaient depuis que tous les êtres créés existent » (III, 8^e mémoire, p. 360).

Réaumur croit aussi à l'existence simultanée de deux êtres distincts dans l'insecte : « Il serait très curieux de connaître toutes les communications intimes qui sont entre la chenille et le papillon. » ... « La chenille hache, broie, digère les aliments qu'elle distribue au papillon ; en un mot elle est destinée à nourrir et à défendre le papillon qu'elle renferme » (III, 8^e mémoire, p. 363).

C'est à peu près comme si l'on voulait expliquer que l'enfant est destiné à nourrir et à défendre l'homme adulte qu'il renferme.

Avec la théorie de l'emboîtement, la métamorphose a disparu ; il n'y a plus qu'un dépouillement successif d'enveloppes superposées et seule la forme extérieure de l'insecte subit un changement. Hérold, en 1815, fut à notre connaissance le premier à la battre en brèche. Il objecta très justement que les ailes ne deviennent visibles qu'au dernier âge de la chenille ; qu'en outre bien des organes larvaires disparaissent, se transforment ou sont remplacés par des organes tout nouveaux, ce qui n'est pas conciliable avec un simple dépouillement de l'enveloppe extérieure. Tout le secret de la métamorphose, aux yeux de Hérold, consiste en ce que le papillon à l'état de chenille s'accroît et accumule une provision de graisse jusqu'à ce qu'il ait atteint le volume de l'état parfait ; alors commence le séjour dans la chrysalide pendant lequel les organes se développent et prennent leur forme définitive. Cette conception est très juste et les recherches postérieures n'ont fait que la confirmer comme nous allons le voir.

L'excellent ouvrage de Hérold (VI) parut malheureusement dans des circonstances défavorables. Les guerres du premier

empire avait porté un grave préjudice aux progrès de la science et les événements politiques absorbaient toute l'attention des classes cultivées; aussi les recherches de notre auteur restèrent-elles à peu près ignorées en dehors de l'Allemagne. Il n'en est pas moins fort surprenant de voir encore en 1834 un homme tel que Lacordaire, professeur de zoologie à l'université de Liège, partager sans restrictions les idées de Swammerdam. « Une chenille n'est pas un animal simple, mais composé, » déclare-t-il dans son *Introduction à l'entomologie*, et plus loin: « Il y a de quoi confondre notre raison dans cette pensée qu'une chenille, d'abord à peine de la grosseur d'un fil, renferme ses propres téguments en nombre triple et même octuple, de plus le fourreau d'une chrysalide et un papillon complet, le tout replié l'un dans l'autre. »

Les progrès de l'embryologie vinrent bientôt démontrer la vanité d'une pareille théorie étendue à l'homme et aux autres vertébrés; mais Weissmann, en 1863, fut le premier à reconnaître le véritable caractère des transformations des insectes. Ses travaux font époque: sa théorie de l'*histolyse* ou de la destruction complète des organes larvaires était l'antipode de celle de l'emboîtement et rétablissait presque la métamorphose antique en l'expliquant toutefois par un processus lent et progressif. Mais cet auteur s'était trop hâté de généraliser; il reconnut bientôt lui-même que sa description ne pouvait s'étendre à tous les insectes. De nouvelles observations le conduisirent à distinguer deux types de métamorphose bien distincts: d'un côté, les insectes chez lesquels l'*histolyse* et la rénovation sont complètes; de l'autre, ceux qui ne présentent qu'une transformation partielle de leurs tissus, l'hypoderme larvaire persistant dans la période nymphale et donnant directement naissance aux téguments de l'insecte parfait.

Les travaux postérieurs, tels que ceux de Ganin, Künckel d'Herculais, Dewitz, van Rees, etc., tout en apportant des documents nouveaux, n'ont rien changé aux principes fondamentaux énoncés par Weissmann. Il reste aujourd'hui acquis que la forme larvaire et la forme adulte ne sont que deux stades d'une même évolution, que les parties de l'insecte parfait proviennent de celles de la larve, soit directement avec quelques modifications de volume, de forme ou de structure, soit indirectement par l'intermédiaire de l'*histolyse*. En somme la métamorphose est le

complément du développement embryonnaire. Les mues et la chrysalidation ne sont que les signes extérieurs d'un perfectionnement intime, graduel et progressif.

II. DÉVELOPPEMENT DE L'AILE

Nous avons vu plus haut que Malpighi et Swammerdam, puis Réaumur, ont fort bien reconnu les ailes disposées sur les côtés du thorax dans la chenille voisine de sa chrysalidation ; il leur a suffi d'enlever le tégument chitineux pour que les quatre ailes prissent l'aspect de véritables appendices extérieurs, attachés par la base au corps de l'insecte, mais libres sur le reste de leur étendue.

Lyonet n'a rien vu de tout cela dans le cours de ses admirables dissections. C'est qu'il se gardait bien d'opérer sur des larves trop avancées dont les anneaux raccourcis et presque confondus auraient considérablement compliqué son travail.

En revanche, dans les chenilles du saule qu'il ouvrait par une incision le long de la ligne dorsale, il a remarqué au niveau du second et du troisième segment quatre organes blancs contenus dans la cavité du corps et qui l'intriguent beaucoup. Chacune de ces masses est d'après lui « placée dans la graisse sans y tenir et attachée à la peau dans un profond pli qu'elle y fait » (V, p. 449).

« Je n'ai, dit Lyonet, aucune lumière sur ce que peuvent être ces quatre masses. Leur nombre et la place qu'elles occupent donne lieu de soupçonner que ce pourrait bien être les principes des ailes de la phalène ! » (V, p. 450).

Cette incertitude, qui étonne un peu, doit être probablement attribuée au fait que Lyonet, influencé par les idées de Swammerdam, se serait attendu à trouver les ailes à l'*extérieur* et non pas à l'*intérieur* de la chenille.

Hérold, lui, n'a pas de ces hésitations ; d'ailleurs c'est la métamorphose qu'il veut étudier, bien plutôt que l'anatomie ; aussi prend-il la chenille du chou dans toutes ses phases ; il reconnaît sans peine la nature des quatre masses entrevues par Lyonet dont il connaît les travaux : « Les germes des ailes se forment avant la dernière mue. Leur substance paraît très analogue à la masse graisseuse, mais ils s'en distinguent par leur adhérence (au tégument) et leur forme régulière et symétrique. »

Hérold et Lyonet avaient vu tout ce qu'il était possible de voir

avec les moyens dont ils disposaient. L'étude du développement fut alors un peu délaissée et les entomologistes se livrèrent à des discussions théoriques basées sur les enseignements de l'anatomie comparée.

Latreille, en 1820, remarque que chez les larves comme chez l'insecte adulte les deux segments du mésothorax et du métathorax sont privés de stigmates. Il en conclut que « les trachées ont été employées à la confection des ailes »¹ et compare celles-ci aux « pattes trachéales » de certains crustacés.

Déjà Oken² en 1811, et de Blainville³, frappés du riche réseau trachéen que possèdent les ailes de certains insectes, avaient considéré ces organes comme des « branchies desséchées » ou des « branchies aériennes ».

Ces opinions, adoptées encore par Newport et par Owen en 1843, ne reposaient que sur des analogies sans pouvoir être prouvées par des faits précis. Reprises avec quelques modifications par Plateau en 1871, puis combattues par Künckel, elles ont fait l'objet d'un récent travail de Verson sur lequel nous aurons à revenir. L'origine des ailes ne fut mieux connue que lorsque les progrès de l'anatomie microscopique eurent permis à **Weismann** de déterminer la nature des germes découverts dans la larve.

C'est alors que cet auteur décrivit chez les Muscides (VIII) certaines masses d'un aspect particulier, naissant dans l'intérieur du corps en rapports intimes avec un nerf ou une trachée et aux-quelles il donna le nom de *disques imaginaires*.

Ces disques consistaient d'après lui en un noyau représentant le bourgeon d'une aile, d'une patte ou d'une antenne, et en une mince membrane enveloppante; au nombre de 12 pour le thorax, 6 d'un côté et 6 de l'autre, ils s'agrandissaient jusqu'à se confondre par leurs bords, et perdant alors leur enveloppe ils constituaient sous la coque chitineuse de la nymphe une couche nouvelle, l'hypoderme de l'insecte parfait avec tous ses appendices.

Cette description se trouva ne pas convenir à tous les insectes; l'origine des membres chez les Tipulides apparut à Weissmann sous un jour tout différent (IX):

Là, les disques imaginaires n'étaient plus libres dans la cavité

¹ *Mémoires du muséum*, VII.

² *Lehrbuch der Naturphilosophie*, Jena, 1811.

³ *Note sur les animaux articulés*, Paris, 1819.

du corps ; situés entre la cuticule chitineuse et l'hypoderme, ils dépendaient de cette dernière membrane. Dès lors, plus question d'une formation indépendante ; l'enveloppe n'était plus qu'un repli, le noyau central qu'un épaississement hypodermique. C'est ce qu'il est facile de comprendre à l'aide du schéma suivant :



Weissmann crut alors pouvoir répartir tous les insectes en deux classes, *discota* et *adiscota*, selon que le développement de leurs organes répondait au type *musca* ou au type *corethra*. Ayant remarqué que chez les Tipulides les germes des ailes ne deviennent visibles qu'après la dernière mue larvaire, il en conclut qu'il doit en être de même pour tous les insectes à métamorphose complète, car, dit-il, si ces appendices naissaient plus tôt, ils deviendraient extérieurs avant la transformation, ils se couvriraient de chitine comme les autres parties, subiraient des mues et « la larve ne serait plus une larve, la métamorphose ne serait plus complète. » (IX., p. 71.) « Cependant, ajoute-t-il, la chose serait possible, si les germes au lieu de naître par évagination directe prenaient l'aspect de replis invaginés comme cela semble être le cas pour les ailes des papillons. »

Weissmann n'avait donc pas étudié la question de près chez les lépidoptères ; ce fut Landois qui s'en chargea (XI).

Il retrouva dans la chenille les germes déjà remarqués par Hérold et réussit même à les distinguer quelques jours après la sortie de l'œuf. C'étaient de petites masses pentagonales et un peu aplatis, situées de chaque côté du 3^e et du 4^e segment (la tête étant comptée comme le 1^{er} segment ?) et mesurant 0,038^{mm} de largeur sur 0,069 de longueur. Mais la description de Landois basée uniquement sur l'observation directe renferme de graves erreurs ; le germe y est représenté comme un amas de petites cellules rondes entourées d'une membrane anhiste, ce qui est tout à fait inexact ainsi que nous le verrons plus tard ; se basant sur une ressemblance apparente entre ces cellules de l'aile et celles du péritoine trachéen, Landois émit l'opinion

que le bourgeon entier provient d'une prolifération de la trachée voisine, « conclusion, déclare-t-il, contre laquelle on ne pourra rien alléguer. »

Ganin (XV) soutient la même théorie et comme Weissmann dans son premier ouvrage il voit dans la prolifération de la gaïne d'un nerf ou d'une trachée la première origine du disque imaginal ; dans cette masse cellulaire se forme une fente en croissant ou *cavité provisoire*, séparant ainsi deux couches bien distinctes, l'une externe, très mince, qui sera l'*enveloppe ou feuillet provisoire*; l'autre interne, limitant la partie concave de la cavité et de laquelle dériveront l'ectoderme et le mésoderme du bourgeon proprement dit.

Tandis que Weissmann avait maintenu pour la famille des Muscides seulement l'existence de disques imaginaux vrais, c'est-à-dire indépendants de l'hypoderme larvaire, Landois et Ganin en faisaient la règle générale; d'autres auteurs, en revanche, ne voulurent l'admettre en aucun cas, ainsi Künckel d'Herculais (XIV), van Rees (XXII), et Dewitz (XVI, p. 195), qui affirment avoir toujours vu le bourgeon relié à l'hypoderme par un pédicule plus ou moins long, dernier vestige du repli qui lui a donné naissance. Dewitz (XVI et XVIII) reprit spécialement les recherches de Landois sur les papillons, mais en s'appliquant à montrer les étroits rapports des germes avec la paroi thoracique hypodermique. Une observation attentive des chenilles de sphinx, qui grâce à leur peau nue et transparente constituent un excellent matériel, lui fit découvrir de chaque côté du 2^e et du 3^e segment une petite poche de l'hypoderme située dans la cavité du corps, mais s'ouvrant à l'extérieur par une étroite ouverture. Dans cette poche est caché le bourgeon proprement dit; des rameaux trachéens viennent s'y distribuer, mais leur rôle n'est que secondaire.

Tout cela fut confirmé par Pancritius (XXI) dans sa thèse inaugurale; enfin de récentes recherches ont été publiées sur les vers-à-soie par Verson en 1890. Cet auteur, ignorant, semble-t-il, les travaux de Dewitz, combat lui aussi les idées de Ganin sur la nature du disque et de la cavité provisoire et annonce à son tour que la poche n'est qu'une invagination. Grâce à l'abondant matériel dont il dispose, il peut étudier le développement de l'aile déjà pendant la période embryonnaire, c'est-à-dire dans l'œuf. Reprenant alors une opinion précédemment émise par Félix Plateau sous la forme un peu étrange que « l'aile est un stigmate hypertrophié » (XII, p. 9), Verson sou-

tient qu'aucune différence essentielle ne distingue à l'origine les segments du thorax de ceux de l'abdomen et que les organes du vol doivent être considérés comme une modification des stigmates du 2^e et du 3^e anneau.

Notre sujet a donc été traité déjà de plusieurs manières, mais il n'est pas épuisé. Quoique sur plusieurs points nos observations concordent absolument avec celles que nous avons rapportées, nous croyons devoir, pour ne pas nuire à la clarté de l'exposition, donner un aperçu un peu complet de nos recherches, sans nous arrêter toutefois sur les chapitres qui nous semblent aujourd'hui suffisamment élucidés.

Vie et mœurs de la chenille du *Pieris brassicæ*. — La chenille du *Pieris brassicæ* a déjà été décrite par plusieurs auteurs qui l'ont choisie pour matériel d'études ; il n'est cependant pas inutile de rappeler ici qu'elle subit trois mues¹ avant d'atteindre son développement complet et qu'au moment de la chrysalidation elle se dépouille pour la quatrième fois de son fourreau de chitine. Voici sa longueur moyenne pendant les différentes phases larvaires :

A la sortie de l'œuf	2 mm
A la fin du 1 ^{er} âge (c.-à-d. 1 jour avant la 1 ^{re} mue).	4 mm
Vers la fin du 2 ^{me} âge.	9 mm
Au début du 3 ^{me} âge.	15 mm
A la fin du 3 ^{me} âge.	25 mm
» 4 ^{me} âge.	36-40 mm

La durée de ces périodes varie beaucoup suivant les conditions de la nourriture et de la température. On peut compter normalement 25 à 30 jours de l'œuf à la dernière mue larvaire (3^{me}), puis 10 à 14 jusqu'à la chrysalidation ; c'est d'ailleurs un fait bien connu que le manque de nourriture hâte le moment où les chenilles se mettent à filer ; nous en avons vu d'autre part qui, par suite d'un froid précoce, n'étaient qu'imparfaitement développées un mois après la dernière mue.

Lorsque sa croissance est achevée, la chenille cesse de manger ; ses excréments deviennent durs, secs, et sont colorés en rouge carmin par la sécrétion des glandes de Malpighi qui s'ouvrent à la partie postérieure du tube digestif ; au microscope on découvre qu'ils sont presque exclusivement composés de fragments de l'épithélium intestinal ; ce détail, observé par Réaumur

¹ On a observé parfois quatre mues larvaires.

et nié plus tard par Hérold, est d'une parfaite exactitude; si nous le mentionnons ici c'est qu'il constitue un signe certain de l'approche des transformations.

A ce moment la chenille commence à montrer une grande agitation; elle se met à rechercher un emplacement favorable pour s'y établir et marche en balançant la tête de droite à gauche pour étendre le fil de soie qui s'échappe déjà de sa filière d'une façon presque ininterrompue.

Les chrysalides des Piérides appartiennent au type des *succinctae*, c'est-à-dire qu'elles sont fixées à la fois par l'extrémité de l'abdomen et par une ceinture embrassant le thorax. La chenille commence par fixer un petit bourrelet de soie auquel elle se cramponne par sa dernière paire de pattes, puis elle entreprend la construction de la ceinture¹. Il faut environ deux jours pour l'achèvement de tous ces préparatifs, puis un jour encore jusqu'à la chrysalidation. Pendant les premières heures, si l'on détache la chenille, elle est encore capable de reconstruire bourrelet et ceinture de soie, mais bientôt la marche devient pénible, la filière ne fonctionne plus et l'insecte ne peut plus exécuter que des contractions du thorax, ou les brusques mouvements de l'abdomen que l'on observe chez la chrysalide. Cet état, qui précède immédiatement la transformation, sera décrit plus loin d'une façon moins rapide.

Nous donnons le nom de *période prépupaire* aux 3 derniers jours de la vie larvaire, à partir du moment où la chenille a cessé de se nourrir.

Disposition des organes internes. — Il est utile de donner en commençant un coup d'œil d'ensemble sur la disposition des organes à l'intérieur du thorax de la chenille adulte.

Avec de fins ciseaux nous fendons les téguments le long de la ligne dorsale, puis nous les rabattons de chaque côté en les fixant par de petites épingle². La cavité du corps apparaît ainsi grande ouverte (fig. 1): au milieu, le tube digestif sur lequel se

¹ Voir les intéressants détails que donne Réaumur à ce sujet. (*Hist. des Insectes.*)

² L'opération doit se faire dans l'eau salée à 7 %₀₀. On se sert pour de ce genre de dissections de vases garnis d'une couche de cire, sur laquelle on fixe l'animal. M. le prof. E. Bugnion a fait fabriquer à cet effet de petits bassins de verre dont le fond est élargi sur les côtés, de sorte que la couche de cire coulée à l'intérieur ne peut plus se déplacer. On peut se les procurer chez la maison Desaga, à Heidelberg.

ramifient à l'infini de petites trachées remplies d'air formant un élégant plexus argenté; à gauche et à droite, les glan des séricigènes d'un gris perle uniforme. Pour étudier les grosses trachées, il faut enlever avec soin les paquets de graisse qui les recouvrent: on voit alors que le tronc latéral, unique dans toute la longueur de l'abdomen, se divise au niveau du 3^e segment thoracique en deux branches de volume à peu près égal, qui se réunissent un peu plus loin pour s'écartier de nouveau dans le second segment. Cette disposition est si spéciale que l'analogie est difficile à établir avec les autres anneaux: le point de jonction des deux branches, au lieu de correspondre au stigmate absent de l'un des segments du thorax, est situé sur la limite de ces deux segments, limite que l'on a du reste peine à reconnaître sur la face interne des téguments.

La branche externe du tronc trachéen dédoublé est assez variable (fig. 1 et 2); le plus souvent elle est brisée en son milieu et se compose en réalité de deux parties sans continuité directe, marchant l'une à la rencontre de l'autre et s'épuisant par de nombreuses ramifications. Ces rameaux ont aussi une disposition particulière: au lieu de se diviser dichotomiquement à l'infini, ils forment une série de rubans parallèles que l'on voit par transparence à l'intérieur d'une petite lamelle pentagonale: c'est le germe de l'aile. On peut rester longtemps sans le remarquer au milieu de la graisse, mais une fois qu'on l'a découvert, il ne peut plus échapper. Il est caractéristique par sa forme, ses nervures, sa surface unie et soyeuse.

La situation du germe est la même dans les deux anneaux, sa longueur de 2^{mm} environ pour l'aile supérieure, de 1 à 1 1/2^{mm} pour l'aile inférieure.

Les quatre germes sont dirigés de dehors en dedans, ou plutôt de haut en bas dans la position normale des parois thoraciques; ils sont en quelque sorte bridés par le tronc trachéen interne dont ils sont d'ailleurs tout à fait indépendants (fig. 2); mobiles autour d'un point d'insertion qui paraît être sur la trachée interne, ils ont bien l'aspect de « fruits attachés à un rameau » selon l'expression de Weissmann, et l'on comprend que Landois l'ait ainsi interprété. Mais si l'on saisit avec une pince la trachée et qu'on l'arrache, l'aile reste en place ou se déchire légèrement; jamais on ne l'enlèvera comme la grappe avec le sarment. Cette expérience prouve déjà que l'adhérence principale n'est pas avec la trachée, mais avec la paroi hypodermique.

Germe alaire. — Détachons le germe à l'aide de ciseaux, et examinons-le dans de la glycérine gélatinée afin d'empêcher la pénétration du liquide dans les canalicules remplis d'air. Ainsi isolée et bien étendue sur le porte-objet (fig. 3), l'aile est nettement cordiforme; à la base, le pédicule sectionné est en rapport avec des lambeaux cellulaires pigmentés de nature évidemment hypodermique.

Quant aux trachées, elles ont sous le microscope un aspect tout particulier: avant d'atteindre l'aile, elles se résolvent en un très grand nombre de tubes capillaires, réunis en paquets et souvent enchevêtrés. Cet amas trachéen ne pénètre pas dans le germe par une de ses extrémités, mais il se présente comme la tige d'une feuille de capucines, c'est-à-dire qu'abordant la surface au tiers de son diamètre environ, il se sépare en une dizaine de faisceaux qui se répandent en éventail à l'intérieur de l'aile. Ces ramifications vues au microscope sont très irrégulières; elles forment çà et là des nœuds et des anastomoses. Leur terminaison se fait brusquement par des anses ou par un pinceau à quelque distance du rebord de l'aile.

Il est à remarquer que ces trachées n'ont aucune membrane à traverser en pénétrant dans le germe. Un grossissement de 200 diamètres suffit pour démontrer la présence d'une sorte de bourrelet semi-circulaire embrassant le paquet trachéen à son arrivée (fig. 3); en deçà, les tubes capillaires sont à nu; au-delà, on les voit recouverts par une couche cellulaire qui se présente la première au foyer quand on abaisse la vis micrométrique. Le bourrelet délimite donc l'entrée d'une sorte de gousset donnant libre accès aux trachées et aux liquides de la cavité du corps.

Landois n'ayant remarqué ni le pédicule d'insertion de l'aile, ni le bourrelet, une description complète du germe alaire n'a pas encore été donnée d'après l'observation directe. Hérold se contente de dire que les trachées s'enfoncent comme des racines dans l'aile; Landois croit qu'elles en font partie intégrante; Dewitz et Pancritius ont recouru à des coupes pour déterminer leur situation.

Tel qu'il nous est apparu jusqu'ici, le germe de l'aile n'est pas facile à ramener au type de formation, le disque imaginal. A première vue il semble n'être qu'une simple invagination des téguments, un repli à double feuillet: ses rapports avec les trachées nous ont déjà montré que la structure est en réalité plus compliquée. Mais y a-t-il un feuillet d'enveloppe? Landois l'a

vu sous l'aspect d'une membrane amorphe (fig. 3, e); d'autre part, après avoir coloré l'aile au carmin, on peut reconnaître que sa surface est tapissée par de gros noyaux granuleux, bien différents de ceux que l'on voit à l'intérieur; si l'on dissocie, on voit que ces noyaux appartiennent à de grandes cellules aplatis et polygonales, rangées en une couche unique; mais ce n'est que par une étude suivie des transformations successives du germe alaire que nous pourrons préciser la signification et l'importance de chacune de ses parties.

a) Période embryonnaire.

Origine de l'aile. — Chez les embryons de vers à soie tirés de l'œuf quelques jours avant l'époque de l'éclosion, Verson (XXIII p. 6.) dit avoir reconnu que chaque segment possède une paire de stigmates, mais sur le second et le troisième anneau les cellules hypodermiques disposées en rosette autour de l'orifice sont si allongées qu'elles ménagent à peine au centre une étroite ouverture; l'ensemble de ces cellules constitue une petite plaque que Verson appelle *l'écu du stigmate*; dans le voisinage se trouve, non pas le tronc trachéen principal, mais une branche latérale entourée de petits amas cellulaires.

Ces quelques différences ne font que s'accentuer; déjà à la naissance de la larve, les quatre stigmates du méso et du métathorax, par suite d'une multiplication rapide de leurs éléments, se sont enfoncés dans la paroi du corps et représentent chacun une petite fossette hypodermique; sur les autres anneaux ils ont au contraire gardé le niveau des téguments en se couvrant d'une épaisse couche de chitine qui sert de cadre à l'orifice respiratoire.

Nous n'avons pas eu l'occasion d'étudier des chenilles avant la sortie de l'œuf, mais les détails qui précèdent nous paraissent assez plausibles. Il serait en effet naturel que l'absence des stigmates sur le second et le troisième segment fût en étroite relation avec l'apparition des germes alaires à cette même place. Cependant pour que l'analogie fût complète il faudrait prouver que le centre de la fossette hypodermique est vraiment perforé et qu'une communication a lieu avec le système trachéen. Or Verson avoue lui-même qu'il n'est pas très au clair sur ce point (XXIII, page 7).

D'ailleurs que cette fossette corresponde au stigmate ou qu'elle le remplace, la formation est la même: il y a *invagination de l'hypoderme*.

Pancritius a étudié lui aussi la première apparition du germe de l'aile, cependant comme sa description diffère parfois de ce que nous avons observé, nous préférons reprendre ce sujet dès le commencement.

b) Premier âge larvaire.

Première invagination. — Les plus jeunes chenilles qui servirent à nos recherches étaient âgées de quelques jours et mesuraient 3 à 4^{mm} de long.

L'une d'elles, durcie dans du sublimé à 7 % chauffé à 70° et colorée par le picrocarmin, nous a donné une centaine de coupes transversales.

La première de ces coupes qui d'arrière en avant a rencontré le germe de l'aile (fig. 4 A) montre un épaississement de la paroi hypodermique avec une légère dépression du bord externe, dépression qui représente la fossette décrite par Verson. A quelque distance en dedans, se voit un rameau trachéen dont la paroi est également renflée. Plus on abaisse le foyer, plus l'hypoderme va s'épaississant, jusqu'à ce qu'enfin sa limite interne ait rejoint la trachée voisine (fig. 4 B). Ainsi apparaît un véritable bourgeon, formé d'une couche unique de longues cellules, à disposition régulière, et se continuant de chaque côté avec l'hypoderme pariétal. La courbure étant plus forte en bas qu'à la partie supérieure, la forme de ce bourgeon n'est pas symétrique. A l'intérieur on peut avec quelque attention déterminer les contours de la cavité d'invagination (fig. 4 B o). Enfin sur le bord convexe sont accolés le rameau trachéen et de petits îlots de cellules que Verson appelle *cellules embryonnaires*. Ces éléments, d'après Pancritius, se trouveraient toujours en grande quantité dans le voisinage, mais je crois qu'il les a souvent confondus avec ceux des masses adipeuses. (Voyez XXI, p. 9.)

c) Second âge larvaire.

Différenciation des deux feuillets. — Après la première mue, le repli hypodermique n'est plus perpendiculaire ou à peu près à la paroi du thorax; une cause quelconque, le simple effet de la pesanteur probablement, tend à l'incliner de haut en bas de manière à augmenter l'inégalité des deux courbures (fig. 5 A). La description que Pancritius donne du bourgeon dans une chenille de Smerinthe âgée de quelques jours seulement correspond assez bien à ce que l'on voit maintenant chez

le *Pieris* (fig. 5 A). Les deux feuillets du repli sont d'épaisseur différente. Les cellules de l'hypoderme dorsal s'allongent au niveau du feuillet supérieur ou interne, puis elles diminuent graduellement pour constituer le feuillet externe ou inférieur, lequel à son tour se continue à angle aigu avec l'hypoderme ventral. Au reste la disposition est la même qu'au premier âge, mais toutes les parties du bourgeon ont augmenté de volume et se sont enfoncées plus profondément dans le thorax. La cavité d'invagination s'est allongée en conséquence et a pris l'aspect d'une fissure. L'entrée en est rendue un peu indistincte par des cellules qui, situées sur un plan un peu plus profond, réunissent les deux courbures et constituent ainsi la paroi postérieure de la fossette.

Si maintenant, en continuant la même série, nous examinons la coupe suivante (fig. 5 B), le bourgeon s'y voit encore, mais il ne paraît plus avoir aucun rapport avec la paroi hypodermique ; c'est que le rasoir a passé en arrière du point d'insertion, en arrière de la fossette invaginée ; mais nous avons encore les deux feuillets, l'un interne, assez épais, et l'autre externe, beaucoup plus mince. — Il n'y a qu'un seul changement : la réunion des deux courbures, réunion qui n'était qu'ébauchée sur la coupe précédente, est maintenant complète ; le pourtour du germe est ici continu, indépendant de la paroi thoracique. L'invagination peut donc être comparée à une poche s'ouvrant à l'extérieur par une étroite ouverture, mais dont le cul-de-sac postérieur se prolonge en arrière, à la face interne des téguments et dans un plan parallèle à ces derniers. Le rameau trachéen a de même beaucoup grossi ; la paroi en est fort épaissie dans sa moitié inférieure : on y distingue des cellules en prolifération. Au-dessus de la trachée, le paquet des cellules dites « embryonnaires » qui se sont aussi multipliées. L'ensemble de ces éléments se moule en quelque sorte sur la face interne du germe et y détermine une légère dépression ; à cette dépression correspond une voussure de la face externe limitée par la cavité ; cette dernière apparaît ainsi sur la coupe comme une ligne un peu sinuuse et dont la convexité principale regarde en dedans.

La rapidité du développement augmente de plus en plus. Près de la seconde mue (fig. 6 A), l'ouverture extérieure de l'invagination est visible sur une suite de 3 à 4 coupes verticales transversales, mais elle reste très étroite ; elle a donc la forme d'une fente s'étendant horizontalement sur la paroi du thorax. Le

changement le plus important s'opère à la partie inférieure du bourgeon : le feuillet interne tend à se replier en dedans, de manière à exagérer la courbure par lequel il se continue avec le feuillet externe.

Ce mouvement est encore plus accentué sur les coupes suivantes pratiquées dans la portion libre du germe (fig. 6. B.) ; nous avons là le disque imaginal type et l'analogie est facile à rétablir : le feuillet interne de l'invagination correspond au bourgeon proprement dit de Weissmann ; le feuillet externe qui l'entoure n'est autre que la membrane d'enveloppe, ce que Ganin appelait le *feuillet provisoire*.

Quelle est maintenant l'importance de chacune de ces parties dans la formation de l'aile ? Il suffit pour s'en rendre compte de jeter un coup d'œil sur une nouvelle série de coupes provenant d'une chenille qui vient de subir sa 2^e mue (fig. 7 A) ; le feuillet interne est maintenant si bien recourbé que sa moitié inférieure représente deux parois accolées où l'on reconnaît sans peine la première ébauche de l'aile : le tissu en est très épais ; on croit y remarquer plusieurs étages de noyaux allongés. Le point de réflexion, c'est-à-dire de contact avec le feuillet externe, est fortement rejeté en dedans ; le nombre des cellules y diminue brusquement : elles se rangent bientôt en une couche unique rendue plus mince encore par la position oblique que l'on voit prendre aux noyaux. Le rôle du feuillet externe devient ainsi tout à fait secondaire et nous pouvons dès maintenant le désigner sous le nom d'*enveloppe* ou de *feuillet du sac alaire*, tandis que nous appellerons *paroi externe* et *paroi interne* de l'aile les deux parties du repli nouveau que circonscrit la *cavité du sac* (fig. 7. A). C'est le bord inférieur de l'aile qui vient de se dessiner ; le bord supérieur n'est pas distinct au niveau de l'insertion, parce qu'il se continue directement avec l'hypoderme dorsal, mais un peu plus en arrière, dans la partie libre du germe (fig. 7 B), il se détache à son tour. Le processus est le même, si ce n'est que la courbure reste moins accentuée.

Prolifération des trachées. — Maintenant que nous voilà fixés sur la provenance du tissu de l'aile proprement dit, reprendons le développement des parties accessoires où nous l'avons laissé, c'est-à-dire au second âge larvaire (fig. 6 A et B).

Comme le bourgeon hypodermique, la trachée voisine a subi une importante prolifération cellulaire ; sa forme est devenue

celle d'un triangle dont la base s'applique largement sur la surface du germe et contient une rangée de noyaux bien distincts. Ces éléments ne se trouvent toutefois pas en rapport avec ceux de l'aile ; ils en sont séparés par une mince membrane anhiste et réfringente qui après s'être réfléchie de l'hypoderme dorsal sur l'invagination en tapisse la face interne et, arrivée à la trachée, se divise en deux feuillets dont l'un suit immédiatement le contour de l'aile, tandis que l'autre embrasse la trachée pour venir rejoindre ensuite le premier feuillet. Cette membrane de nature chitineuse selon toute apparence n'est probablement autre que la membrane basale de l'hypoderme décrite par Viallanes (XX, page 12) et à laquelle s'est soudée une membrane analogue limitant la couche cellulaire du péritoine trachéal. Les cellules nucléées « embryonnaires » avoisinantes se trouvent en dehors de cette enveloppe. Leur nombre a beaucoup augmenté, mais comme elles sont moins serrées on peut mieux comprendre leur vraie disposition. Ça et là on en voit qui sont réunies en un petit cercle perforé en son centre et offrant une certaine ressemblance avec un acinus glandulaire (fig. 6 et 7 A. ce.).

C'est ce que Verson a bien remarqué et il émet à ce propos une opinion « subjective » qui, dit-il, lui est venue de l'étude d'innombrables préparations : c'est que ces petits amas de cellules ne sont pas implantés isolément sur le péritoine de la trachée, mais qu'ils forment un ou plusieurs systèmes de cavités communiquant entre elles et présentant en quelque sorte l'aspect d'une grappe de raisin. « D'ailleurs, ajoute Verson, je ne dois pas dissimuler les incertitudes qui me restent sur la façon dont ces cellules embryonnaires après s'être multipliées dans une si riche mesure finissent par se grouper autour de la trachée en donnant naissance à de nombreux paquets munis d'une enveloppe membraneuse et bien distincts les uns des autres. »

Nous avons observé sur ce point spécial quelques centaines de préparations et nous croyons pouvoir affirmer que chacun des petits cercles dont il s'agit n'est autre que la coupe d'un rameau trachéen dont la lumière est visible au centre et qui ayant subi comme la trachée principale une prolifération de ses éléments apparaît entouré d'un épais manchon de cellules. Il suffit en effet de suivre la série des coupes pour se convaincre que les amas cellulaires en question sont remplacés en avant du germe par de petits canaux qui bientôt s'abouchent dans le gros tronc trachéen. Si l'on revient en arrière vers l'aile, la paroi

de chacune de ces ramifications ne tarde pas à s'épaissir; les noyaux redeviennent visibles, les cellules d'aplaties qu'elles étaient, se disposent en pavé et nous avons à nouveau la figure d'un acinus; enfin là où la prolifération est la plus avancée, les contours ne sont plus bien définis et les différents rameaux trachéens se confondent en une seule masse cellulaire.

Quelques-unes de ces ramifications prennent une autre direction et viennent isolément s'accrocher à l'aile; elles y sont alors rattachées comme la grosse branche par un dédoublement forme de la membrane anhiste. A côté des petits cercles en d'acinus, il y a encore des cellules isolées ou réunies par groupes de deux ou trois (fig. 7 B. ce.); elles sont identiques aux cellules des trachées, mais n'ont avec celles-ci aucune relation apparente; il faut donc admettre qu'elles s'en sont détachées pendant la prolifération. Nous les retrouverons en étudiant les pattes; elles ont dans ces organes une plus grande importance que dans l'aile.

d) Troisième âge larvaire.

Trachéoles capillaires. — La courbure qui peu avant la 2^{me} mue s'est produite à la partie inférieure, puis à la partie supérieure du feuillet hypodermique interne, dépasse bientôt en dedans la grosse trachée et celle-ci se trouve dès lors encastrée dans le germe (fig. 7 B.). En même temps la membrane limitante qui l'en séparent s'amincit pour disparaître même sur certains points. Le péritoine trachéen ne cesse de s'épaissir et présente à la coupe une large surface finement granuleuse où l'on reconnaît parfois les limites de quelques grandes cellules (fig. 7 A.). De gros noyaux ovalaires occupent la périphérie; un mouvement continu les repousse loin du centre: ils proéminent de plus en plus sur les bords de la trachée. La paroi prend ainsi un aspect déchiqueté et se prolonge par une série de languettes dans la direction de l'aile.

On voit alors apparaître autour des noyaux de petites spirales brillantes et irrégulièrement contournées (fig. 7 A. tc); un examen attentif prouve que ce sont des tubes très fins dont la lumière se présente parfois à la coupe. Ils se montrent tout d'abord à la périphérie de la grosse trachée, puis dans tous les amas de prolifération, si bien qu'au bout de quelques jours les limites cellulaires ont disparu et que les noyaux séparés les uns

des autres paraissent perdus dans une masse confuse de canalicules sinueux (fig. 8 A et B).

La paroi de la trachée principale semble se résoudre en filaments et tous les rameaux secondaires ont pris le même aspect de paquets de ficelles. Leur lumière est souvent oblitérée ; quelquefois au contraire elle reste bien nette au milieu du peloton qui l'entoure.

Il est très intéressant de suivre l'apparition progressive de ces canalicules, mais ce n'est pas chose facile que d'expliquer le processus intime qui leur donne naissance. Ils se comportent comme de la chitine avec tous les réactifs. Landois les considère comme le produit d'une transformation des noyaux ; à notre avis, c'est plutôt dans le corps cellulaire que se fait la différenciation. De chaque cellule résulte un peloton composé d'un nombre variable de petits tubes contournés en forme d'anses (fig. 10 et 11) ; le noyau reste visible au centre, quoique masqué en partie par la chitine des tubes ; quand ces derniers sont déroulés (fig. 9), il apparaît comme une masse granuleuse, ovalaire et de contour indécis. Sur une section transversale du peloton (fig. 12), la lumière des canalicules se présente sous l'aspect de petites vacuoles disposées autour du noyau si celui-ci a été rencontré par la coupe.

Cette description n'explique pas le mécanisme ni la raison première du phénomène, mais il y a ici une formation analogue à celle du tube excréteur de certaines glandes unicellulaires (glandes anales des fourmis) ¹.

Dans le cours de ce processus les tubes capillaires se mettent en rapport avec le lumen de la trachée qui les a produits ; les deux tuniques de celle-ci se sont déjà séparées en vue de la prochaine mue, car la membrane chitineuse n'a pu suivre le péritoine dans son accroissement.

En se différenciant, la nouvelle tunique interne respecte l'orifice des canalicules qui dès lors débouchent dans son intérieur comme autant de trachéoles et se remplissent d'air lorsque la vieille chitine a été entraînée dans la mue du tégument extérieur.

Système trachéen secondaire. — A l'époque de la 3^e mue, un nouveau travail s'accomplit dans la paroi de la trachée prin-

¹ Dr A. Forel. *Der Giftapparat und die Analdrüsen der Ameisen.*
« Z. f. w. Zool » XXX. Supp^t.

cipale : elle émet un bourgeon conique qui se creuse bientôt et s'allonge au milieu du paquet des capillaires vers le prolongement inférieur de l'aile (fig. 8 *At*).

Cette ramification, entourée comme la trachée mère d'un manchon de cellules, ne tarde pas à être suivie d'une autre branche analogue, si bien qu'après quelques jours on en compte une dizaine qui, partant du hile, rayonnent dans tout l'organe (fig. 14 et 15). Quelques-unes se divisent une ou deux fois, mais c'est le petit nombre. On remarquera que cette description résultant de l'examen de nombreuses séries de coupes correspond à celle que nous avons donnée de la disposition des capillaires soumis à l'observation directe (voy. page 101) ; en effet la concordance est parfaite entre les deux systèmes trachéens.

A mesure que les grosses branches pénètrent dans l'aile, les pelotons tendent à se dérouler, et chacune des ramifications nouvelles est accompagnée dans son trajet par un faisceau de tubes capillaires. Verson a bien observé ce détail sur des coupes, mais il ne donne aucune description d'ensemble. Landois déclare que le système secondaire ne se forme que dans la chrysalide et que les capillaires existent seuls jusqu'à la transformation. Cela ne doit pas trop nous surprendre, car dans une préparation semblable à celle de la fig. 3, les gros troncs privés d'air sont peu visibles et leurs parois se confondent avec le tissu cellulaire environnant ; il faut pour les faire apparaître employer l'acide osmique. Pancritius affirme en revanche que les trachéoles ne pénètrent dans l'aile qu'en petite partie, qu'elles ne se déroulent pas complètement et n'atteignent jamais l'extrémité de l'organe. D'après cet auteur elles constituent une sorte de bouchon que le sang doit traverser avec force pour arriver à l'aile et ainsi aurait lieu un échange de gaz (comme dans une sorte de poumon). Cette opinion repose sur une base erronée, puisque nous avons vu que, loin de persister, l'amas des capillaires diminue de jour en jour et se dissémine. Il est vrai toutefois que l'allongement des grosses trachées précède celui des capillaires ; ceux-ci trouveront la voie toute frayée ; ils longent la face interne de chaque tronc ; nous admettons aussi que l'air facilite leur extension ; s'ils n'atteignent pas aux dernières limites de l'organe, c'est que la marge est occupée par une épaisse couche de cellules.

Signalons encore un point essentiel : le système secondaire de l'aile a pris naissance de la trachée mère à la fin du 3^e âge,

alors que se trouvait déjà formée la tunique chitineuse qui persistera durant tout le 4^{me} âge jusqu'à la chrysalidation. A l'opposé des trachéoles il ne communique donc pas avec le canal aérien (fig. 15 et 8 A) ; il ne possède pas de membrane spirale à l'origine et ne joue aucun rôle dans la respiration.

En résumé nous avons dans l'aile rudimentaire deux systèmes trachéens que nous appellerons par anticipation systèmes *provisoire* et *permanent*. Le premier apparaissant dès le 2^{me} âge de la chenille comprend tous les tubes capillaires et provient surtout des nombreux rameaux que le tronc latéral du thorax abandonne avant d'arriver à l'aile ; le second se forme un peu plus tard par ramification directe de la branche principale.

Ces deux systèmes sont absolument indépendants l'un de l'autre dans l'intérieur de l'aile. Leur existence est simultanée, mais non solidaire. L'un s'est mis à fonctionner à partir de la 3^{me} mue ; l'autre doit attendre une dernière transformation pour entrer en activité. Nous croyons que ce sont ici des détails tout à fait nouveaux.

e) *Quatrième âge larvaire.*

Evagination de l'aile. — Nous avons montré comment l'aile se différencie peu à peu des autres parties du germe à mesure que s'affirment les courbures qui en haut et en bas marquent son point de réflexion avec le feuillet d'enveloppe. On voit se produire ici de plus en plus nettement une *évagination* secondaire du tégument primitivement *invaginé*.

Verson l'entend bien ainsi, mais préoccupé qu'il est de maintenir l'identité de l'hypoderme stigmatique avec celui du germe alaire, il refuse à ce dernier tout rôle actif ; c'est pour lui le centre de l'écu du stigmate qui s'est soulevé « comme par une impulsion agissant de derrière » (XXIII, p. 10). La cause en serait dans la prolifération trachéenne, les capillaires repoussant peu à peu le tissus hypodermique. Verson donne à l'appui de son idée un dessin analogue à celui de la fig. 5 B et d'après lequel il place au sommet de la convexité du feuillet interne le point de départ du prolongement alaire ; c'est une papille cônique faisant directement saillie dans une vaste cavité où l'on a peine à reconnaître l'étroite fissure que nous ont montrée nos propres préparations ; nous ignorons d'où provient cette différence puisque Dewitz et Pancritius s'accordent à déclarer avec nous que le bourgeon est dès l'origine asymétrique, qu'il progresse plutôt en dedans qu'en

dehors et qu'ainsi son relief est le résultat, non pas d'un refoulement direct par *vis a tergo*, mais d'un enfoncement progressif de la cavité qui l'environne. Il ne restera plus un doute à ce sujet si l'on considère que le plissement hypodermique devance les modifications de la trachée et que le prolongement inférieur de l'aile est déjà bien développé avant que l'influence des capillaires ait pu se faire sentir ; au reste cette influence aurait eu un effet tout opposé, car en repoussant l'hypoderme, les trachéoles auraient pénétré dès l'abord dans le repli, empêchant ainsi le rapprochement des deux parois. Nous avons insisté sur ce détail parce qu'il concerne l'argument principal émis en faveur de la théorie qui fait de l'aile une dépendance de l'appareil respiratoire (Oken, Latreille, Plateau, Verson).

Pendant le 4^{me} et dernier âge larvaire la croissance de l'aile est extrêmement rapide ; sa forme subit aussi de notables changements ; jusqu'ici le hile, c'est-à-dire le point de pénétration des trachées, en était la partie principale ; dès maintenant le fort du développement va se porter sur les autres régions. Nous avons suivi les progrès du repli qui a mis en regard les deux parois de l'aile pour en constituer le bord inférieur ; l'extrémité postérieure se forme par un processus identique en arrière du hile ; là aussi il y a inflexion et duplication de la couche des cellules hypodermiques, de sorte que des coupes horizontales sont analogues à celles que nous avons obtenues par section transversale.

Comparaison entre l'examen des coupes et l'observation directe. — Nous pensons faire mieux comprendre les modifications ultérieures à l'aide d'une figure schématique (fig. 13) où le germe alaire est supposé vu par transparence à travers les téguments ; la forme n'est pas imaginaire ; elle est donnée ici d'après une coupe pratiquée parallèlement à la paroi latérale du thorax chez une chenille qui vient d'accomplir sa 3^{me} mue. Nous n'en donnons pas un dessin détaillé parce que les éléments sectionnés dans cette direction n'offrent qu'un ensemble confus et sans grand intérêt. Le bourgeon était précédemment semi-circulaire ; il se prolonge maintenant en arrière et au-dessous du hile ; ce premier vestige du limbe, libre dans la cavité du sac, va s'accroître sans cesse et devenir en peu de jours la partie de beaucoup la plus importante de l'organe.

Notre schéma explique la grande diversité des coupes. Les

dimensions varient selon que le rasoir a rencontré la partie antérieure, médiane ou postérieure du germe. C'est le cas en particulier pour les fig. 8 A et B, empruntées toutes deux à une même série. Une section transversale dirigée suivant la ligne AA' démontre l'ouverture extérieure de la cavité du sac. Au niveau de BB' le germe est détaché de l'hypoderme pariétal et les trachées font leur entrée. CC' marque le point où le bord supérieur de l'aile apparaît au-dessus du hile. En DD' les deux courbures se sont réunies et le limbe est indépendant de son enveloppe. Entre ces 4 types tous les degrés de transition sont possibles. Une coupe horizontale EE' correspond à BB' comme FF' à DD', si ce n'est que le sens des trachées a changé. Cette direction n'est pas très favorable à cause de la longueur de l'organe. Par suite de l'allongement du limbe le nombre des coupes du type DD' augmente très rapidement: chez la chenille adulte on en compte plus de 30 pour 25 environ des trois autres types réunis.

En comparant ces diverses séries on parvient à se faire une idée exacte de la disposition d'ensemble de l'organe et l'on peut interpréter en la complétant la description que nous en avons donnée d'après l'observation directe dans le corps de la chenille. Le gousset où s'enfoncent les trachées résulte de l'inflexion dans la partie inférieure et surtout postérieure; le bourrelet du hile correspondant à l'épaissement du feuillet d'enveloppe au point où celui-ci se continue avec le tissu propre de l'aile.

Le germe est en rapport avec deux systèmes de poches dont l'une circonscrit sa surface convexe et l'autre est contenue dans sa concavité; la première, qui est la cavité d'invagination, le sépare de son enveloppe et s'ouvre à l'extérieur par un orifice assez étroit; la seconde, que nous avons nommée le « gousset », communique avec la cavité du corps, reçoit les paquets trachéens et constitue le lumen de l'organe.

Quand on dissèque une chenille, les petites ailes frappent surtout par leur mobilité; elles se balancent à la manière des nageoires de poissons, retenues seulement à leur extrémité par les trachées du hile et par l'étroit pédicule inséré sur le pourtour de l'orifice d'invagination. Cette indépendance paraît au premier abord peu conciliable avec la structure compliquée que révèle une coupe transversale; il semble que le rudiment devrait être fixé par son feuillet d'enveloppe et dissimulé dans la cavité qui le protège; mais toutes ces parties sont si bien moulées sur le limbe qu'elles l'accompagnent dans tous ses mouvements et font

en quelque sorte corps avec lui. La petite lamelle cordiforme est donc composée de plusieurs couches qui sont de dedans en dehors : le feuillet d'enveloppe et la cavité d'invagination dans leur portion recourbée, la paroi interne de l'aile, la couche des capillaires et celle des trachées permanentes, la paroi externe de l'aile, enfin pour la 2^{me} fois, la cavité et le feuillet du sac. (Comparez avec fig. 16, 17, 18 et 19.)

Des diverses parties du germe. — L'enveloppe n'est plus maintenant qu'une membrane très amincie. Landois la croyait amorphe ; sur des préparations fraîches elle dessine un mince rebord transparent tout autour de l'aile. Colorés par le carmin ou l'hématoxyline ses éléments deviennent analogues à ceux d'un revêtement endothérial ; on peut très bien les étudier sur les premières coupes qui dans une série ont rencontré le sac.

L'épaisseur de l'enveloppe augmente graduellement au niveau des courbures pour préparer la transition avec le tissu de l'aile ; les cellules s'allongent et deviennent bientôt si étroites que le noyau produit dans chacune d'elles un gros renflement ; ces noyaux étant situés à des hauteurs différentes paraissent disposés en plusieurs étages ; nous estimons cependant avec Pancritius qu'il n'y a là qu'une seule rangée de longues cellules dont les prolongements effilés atteignent à la membrane basale de l'hypoderme. Elles forment là un réseau que le même auteur appelle connectif (Bindegewebe) parce qu'il maintient la cohésion des deux parois de l'aile. Le lumen n'existe plus à proprement parler ; les deux membranes basales se sont soudées tout en ménageant une large boutonnière au niveau de chacun des faisceaux trachéens interposés.

Les fig. 17 et 19 donnent en coupe quelques-uns de ces espaces. Sur la première, les capillaires n'ont pas encore pénétré ; sur la seconde, on les voit occuper l'angle interne de l'espace, tandis que la trachée permanente reste plus en dehors.

La cavité d'invagination est presque virtuelle, prenant toujours la forme du germe qu'elle entoure partout, sauf au niveau du hile ; elle ne s'ouvre au dehors que dans sa partie antérieure et supérieure par une sorte de soupirail. Au-dessous et en arrière l'aile est séparée de l'extérieur par une double cloison constituée par le feuillet d'enveloppe et la paroi du thorax.

C'est ici le lieu de rechercher comment se comporte le tégument chitineux au niveau de l'ouverture du sac. Dewitz croit

qu'il pénètre jusqu'au fond de la cavité sous la forme d'une lamelle unique, dont il n'a pu reconnaître la formation mais qu'il suppose résulter de la soudure de deux cuticules. Ce détail aurait l'importance d'atténuer théoriquement l'un des caractères distinctifs des insectes à métamorphose complète en prouvant que même chez ceux-ci les rudiments des membres participent aux mues larvaires. C'est bien l'opinion de Dewitz et de Pancritius qui dans tous ses dessins représente autour de l'aile une épaisse couche de chitine.

Nos observations sur le *P. brassicae* nous ont donné un autre résultat et rien n'a fait voir une différenciation régulière à l'intérieur du sac avant la dernière période larvaire; le tégument n'offre toutefois pas de solution de continuité au niveau de l'invagination: il s'y moule en un bouchon conique dont l'extrémité arrive à peine en contact avec l'hypoderme propre de l'aile. Ce bouchon se dégage facilement aux approches de la mue, tandis qu'on ne voit guère comment une lamelle, pénétrant profondément dans la cavité et assez élargie pour en occuper toute l'étendue, pourrait être en un instant détachée et tirée au dehors par l'étroit orifice. J'ignore si Pancritius a vu cette lamelle aussi clairement qu'il l'a dessinée; je ne pense pas qu'une pareille divergence provienne uniquement du matériel employé, car la description de Verson chez le ver-à-soie concorde avec la mienne. Cet auteur dit très pittoresquement que la cuticule de l'hypoderme externe « pêche dans l'orifice par un éperon très court. »

Six ou sept jours après la dernière mue larvaire seulement apparaissent les traces d'une formation chitineuse autour du rudiment; encore ne sont-elles bien évidentes qu'à l'aisselle de l'aile; partout ailleurs il n'y a qu'un mince contour plus réfringent; la surface des cellules aplatis de l'enveloppe en est dépourvue.

f) Période prépupaire.

Les différentes parties de l'aile nous étant maintenant continues, abordons le chapitre des changements qui s'opèrent à l'approche de la chrysalidation; comme jusqu'ici, il nous faudra souvent alterner entre l'observation directe et l'étude des coupes. Cette manière de procéder complique un peu la description, mais elle nous préservera de certaines erreurs où sont tombés les auteurs qui n'avaient recours qu'à l'une des deux méthodes.

Comment l'aile devient extérieure. Débris tégumentaires.

— La jeune aile reste longtemps transparente dans le corps, reconnaissable seulement à la disposition de ses trachées.

Huit jours environ après la 3^{me} mue elle prend une teinte grisperle, puis devient tout à fait opaque. A la même époque les contours deviennent sinueux et le limbe tend à se recoquiller par ses bords à la manière d'une feuille sèche. Bientôt il se produit un véritable enroulement par lequel la partie postérieure se rejette en avant vers l'insertion (fig. 2). Ce mouvement semble réglé par les troncs trachéens tendus comme des brides sur la face interne du germe. Il s'achève pendant que la chenille recherche un lieu favorable pour s'y fixer. Après la construction du bourrelet de soie, les ailes sont réduites à l'aspect de petits moignons cylindriques ; si l'on ouvre la chenille quelques heures plus tard, elles ont disparu : on ne voit plus à leur place qu'un léger soulèvement du plancher hypodermique ; il faut pour les découvrir ou déchirer ce tissu, ou, ce qui vaut mieux, reprendre l'expérience de Swammerdam en le dépouillant de sa cuticule extérieure. Le papillon n'est plus caché dans la chenille : il s'est fait jour au dehors. La vraie métamorphose vient de s'accomplir.

Comment cela s'est-il passé et quelle est la théorie de ce changement si rapide ? Hérold l'explique sans grand effort :

« Les germes des ailes, dit-il, quoique cachés sous la peau, ont une grande tendance à devenir extérieurs. » Landois enseigne que ces mêmes germes se frayent une voie avec leur pointe, à travers la couche musculaire et qu'alors l'hypoderme se retire pour les laisser paraître sous la forme d'évaginations des téguments.

Avant de nous faire une idée un peu nette du processus en question, nous avons flotté entre bien des hypothèses. Il y avait d'abord celle de Weissmann et de Ganin, reprise par Viallanes comme par Künckel d'Herculais : l'hypoderme larvaire se dessèche et tombe ; les disques imaginaires s'ouvrent à l'extérieur et constituent par leur réunion le nouveau revêtement thoracique. Mais cette description ne s'appliquait qu'aux Muscides et Weissmann en a donné lui-même une autre pour la *corethra* ; chez ce diptère le rudiment n'étant pas contenu dans une cavité fermée ou à peu près, déborde au devant de l'hypoderme au fur et à mesure de la croissance. Une explication également fort simple, mais que l'examen des coupes faisait aussitôt repousser, aurait montré dans le passage d'une invagination à l'évagination l'ef-

fet d'un refoulement direct en doigt de gant ou à la manière d'une poche d'habit que l'on retourne.

Enfin Dewitz s'est spécialement occupé de la question (XVI, p. 91): il nie même pour les Muscides toute destruction de l'hypoderme pariétal. L'ouverture de la cavité ne s'agrandit que juste assez pour livrer passage à l'aile qui reste quelque temps circonscrite « comme un tableau dans son cadre ». Bientôt ce cadre hypodermique se retire et s'aplanit. L'aile devient libre et son feuillet d'enveloppe fait dès ce moment partie de la paroi du corps. Cette théorie soulève deux objections principales: il est difficile que l'orifice du sac alaire puisse en quelques heures s'élargir pareillement sans aucune déchirure; en second lieu, pour que toute l'enveloppe trouvât place sur le thorax il faudrait que la circonférence de celui-ci eût beaucoup augmenté; or ce n'est pas le cas. Le 2^{me} et le 3^{me} anneau ne sont renflés que tant qu'ils renferment les germes des ailes; après la sortie de ces organes, le diamètre ne dépasse pas celui des segments voisins.

Voyons ce que nous montrera le microscope.

Pendant tout le 4^{me} âge larvaire, l'aile n'a cessé de croître très rapidement et son bord inférieur se rapproche de la région des pattes. Bientôt le pourtour devient sinueux sur la coupe. On y voit se dessiner de nombreux sillons (fig. 18): ce plissement doit permettre à l'organe de s'agrandir encore sans dépasser les limites du segment auquel il appartient. Quand le recoquillage général a commencé la structure intime de l'aile devient confuse (fig. 19): les deux parois se rapprochent ou s'éloignent suivant la façon dont elles ont été rencontrées par le rasoir; les longues cellules et les trachées se présentent tantôt transversalement, tantôt de biais, tantôt dans le sens de leur longueur. Soit par suite d'une certaine rétraction, soit à cause de l'irrégularité de sa surface, l'organe se sépare peu à peu de son enveloppe et la cavité d'invagination prend le caractère d'un espace bien réel. Cependant le feuillet du sac suit de loin les contours de l'aile; il s'en rapproche au niveau des sillons les plus profonds, qui intéressent les deux parois et que nous appellerons *scissures* (fig. 18 *sc.*), pour les distinguer des replis moins importants. L'orifice extérieur du sac alaire s'élargit aussi légèrement, sans toutefois s'étendre jusqu'au niveau du limbe de l'aile.

Ce stade ne permet pas encore de prévoir comment va s'opé-

rer la sortie de l'aile ; comparons-le avec une nouvelle série de coupes pratiquées 48 heures plus tard, sur une chenille qui vient d'achever la construction de sa ceinture de soie (fig. 21) ; il est quelquefois utile d'anticiper un peu : un coup d'œil jeté sur les résultats d'une transformation suffit souvent pour en donner la clef. Ici rien de pareil ; l'aile est devenue tout entière extérieure, mais on ne voit ni pourquoi, ni comment. La cloison du sac a disparu : il n'y a plus ni cavité, ni feuillet d'enveloppe. Faut-il admettre que le repli de l'hypoderme s'est simplement égalisé ? Encore une fois, où aurait-il trouvé place ? De la racine de l'aile à la patte correspondante la distance n'a pas notablement augmenté. Y a-t-il eu destruction de la cloison ? Cela paraît plus probable, car l'espace compris entre les deux téguments est parsemé de nombreux débris. Beaucoup de ces débris adhèrent au tégument chitineux ; les autres sont rangés sur les bords de l'aile, dans les scissures, ou entre l'organe et la paroi du thorax,

Leur forme et leur structure sont très variables ; ils ont tantôt l'aspect d'un tissu à mailles lâches et irrégulières, tantôt celui de lanières ou de filaments, ou encore de lambeaux finement granuleux ; quelquefois ils contiennent de petits grains irréguliers que les réactifs colorent très vivement. Bref, la nature de ces débris est très incertaine ; ils ne ressemblent à aucun tissu normal. Pour expliquer leur provenance il a trois possibilités :

- a) Désagrégation du tégument chitineux ;
- b) Rénovation de l'hypoderme thoracique ;
- c) Destruction de la cloison du sac alaire.

Nous insistons sur ce sujet parce qu'il touche de près à une question encore aujourd'hui très débattue. Les idées émises par Weissmann sur le renouvellement intégral de l'hypoderme dans la nymphe des Muscides ont été récemment contestées par van Rees. Cet auteur affirme que « l'ancien hypoderme ne se détache ni en entier ni par écailles » (XXII, p. 40), mais qu'il est peu à peu recouvert par l'épithèle imaginal des disques et que ses éléments disparaissent par résorption. Van Rees suppose que les « grandes écailles » décrites par Viallanes provenaient d'un bris accidentel après fixation insuffisante de la nymphe (p. 33).

Nous avons eu la bonne chance de choisir pour une nouvelle série de coupes une chenille de *Pieris* chez laquelle la sortie des ailes, bien qu'achevée dans le 2^{me} segment thoracique, était encore en voie de s'opérer pour les ailes postérieures. Commençons

donc par l'examen de ces dernières, en procédant d'arrière en avant. Les premières coupes montrent le cul-de-sac de la cavité ; le feuillet d'enveloppe a pris l'aspect des débris granuleux ; ça et là des lambeaux s'en détachent et sur plusieurs points la transition est évidente des beaux noyaux ronds de l'hypoderme aux corpuscules colorés des débris. Un peu plus loin (fig. 20) le rasoir a rencontré l'organe lui-même, contourné en S et dans les replis duquel sont retenus de nouveaux fragments de tissus : c'est la cuticule récente qui vient de se séparer. Au niveau des scissures on retrouve les vestiges du prolongement de l'enveloppe. La cloison du sac existe encore avec ses deux feuillets, mais on y surprend bien des signes de dégénérescence : déformation des noyaux, limites cellulaires indistinctes, pigmentation, leucocytes granuleux (Körnchenzellen) et globules graisseux. Bientôt le feuillet interne se soude avec celui de la paroi thoracique et la rupture se produit (fig. 20). La cavité n'est plus dès lors circonscrite que par deux tronçons qui, sur chaque nouvelle coupe deviennent un peu plus courts. Ce stade correspond à celui où le germe est encore visible dans l'intérieur du corps sous la forme d'un moignon, ce qui s'explique fort bien par la manière dont il est replié.

Reconstitution de la paroi thoracique. — Après la chute de la cloison (fig. 21), ce qui reste du feuillet d'enveloppe est destiné à faire partie de la paroi thoracique et subit à cet effet une desquamation superficielle. La couche des cellules aplatis se soulève et se trouve remplacée par un épithèle plus fort, semblable à celui qui revêt les autres régions. C'est cet hypoderme renouvelé qui voile l'aile en dedans, achève de la séparer de la cavité du corps et donne l'illusion d'un changement complet dans sa situation.

L'ancien feuillet du sac n'est pas seul à s'épaissir. Sur toute la paroi thoracique les cellules se sont allongées ; auprès de la ligne dorsale elles ont atteint les dimensions de celles de l'aile ; les amas pigmentaires bruns ou noirâtres qui les rendaient indistinctes dans tous les âges larvaires diminuent peu à peu et disparaissent ; la membrane basale interne après s'être froissée et brisée reparaît plus unie et plus régulière. C'est une régénération complète, mais qui ne concorde pas avec la description de van Rees pour les muscides. Elle n'est pas subordonnée à l'extension de l'épithèle imaginal, car elle débute plusieurs jours

avant que la cavité alaire se soit ouverte à l'extérieure. Il n'y a pas ici de desquamation à la surface externe.

Les détails qui précèdent ne laissent aucun doute sur la signification des débris répandus autour de l'aile. Ils proviennent : *a)* des deux feuillets de la cloison du sac ; *b)* de l'hypoderme aplati de l'enveloppe renouvelée ; *c)* de la cuticule de chitine de l'aile ; *d)* de la surface interne du tégument chitineux. Cette désagrégation multiple n'a rien qui doive surprendre ; ce n'est qu'une manifestation locale d'un phénomène plus général encore, l'histolyse des tissus larvaires dans les détails de laquelle nous ne voulons pas entrer.

Nous concluons, contrairement à Dewitz, que chez le *P. brassicae* il y a chute partielle de l'hypoderme larvaire et de l'enveloppe imaginaire. Sans vouloir soutenir, malgré van Rees, la formation de débris semblables chez les muscides, nous inclinons à croire qu'elle se produit aussi chez ces diptères. Quoi qu'il en soit, et puisque van Rees admet lui aussi un remplacement intégral du tégument larvaire par celui de l'imago, nous aurions dans le *Pieris* un degré intermédiaire entre les deux types de métamorphose *musca* et *corethra* établis par Weissmann :

Corethra. L'aile se forme dans une simple dépression de la paroi hypodermique. Aucune destruction.

Pieris. Le rudiment est caché dans un sac relié à l'hypoderme par un court pédicule. Chute de la cloison et remplacement d'une partie de la paroi thoracique par l'épithèle imaginal.

Musca. Le pédicule est représenté par un cordon de longueur variable, dont le lumen peut être oblitéré (van Rees). L'hypoderme imaginal se substitue à l'hypoderme larvaire qui disparaît complètement, soit par desquamation (Viallanes), soit par résorption histolytique (van Rees).

Extension de l'aile. — Arrachement des trachéoles. — Quand elle s'est dégagée de la cavité, l'aile s'allonge beaucoup en effaçant les sillons de sa surface ; le sang pénètre entre les deux parois et les fibres cellulaires auparavant relâchées et sinuées sont fortement tendues. On voit ainsi que leur longueur est plus grande à la paroi interne, quoique les noyaux soient trois ou quatre fois plus nombreux dans la paroi opposée.

Pancritius considère le sang comme l'un des agents de l'extension de l'aile : les violentes contractions de la chenille aug-

mentent la pression à l'intérieur; l'organe distendu par l'afflux du liquide repousse la cloison. Ce qui prouve son rôle actif, c'est que, sur les dernières coupes de la série, il apparaît en dehors de la poche alaire, bien que celle-ci ne soit pas encore ouverte à ce niveau. Il a donc été soulevé hors du cul-de-sac postérieur avant de déborder à la surface du thorax. Partout ailleurs la cloison est rompue et ses débris se voient rangés le long du bord externe de l'aile.

Il y a encore quelques traces de la cavité, mais ses limites sont difficilement reconnaissables quand elles ne sont pas marquées par une tache jaunâtre, dernier vestige de la dégénérescence à la base de la cloison détruite. Quelques muscles prennent insertion dans le voisinage (fig. 19 *m*); nous pensons avec van Rees que leur action doit effacer les bords de la cavité.

L'aile devenue libre s'accroît en quelques heures d'une manière prodigieuse (fig. 22); elle atteint par son extrémité à la région des pattes et lorsque l'espace lui manque pour s'étendre encore, elle recommence à se plisser en présentant à la coupe une succession de profondes découpures. En même temps une cuticule dense et très réfringente se différencie à la surface en suivant tous les replis (fig. 23); l'épaisseur de cette cuticule dépend de l'importance de la couche cellulaire sous-jacente; elle est très forte dans la région dorsale du thorax et à la face externe de l'aile antérieure, en un mot sur toutes les parties qui, dans la chrysalide, seront en contact avec l'air extérieur.

Examinée directement au microscope, la surface de l'aile, parcourue par de nombreux sillons, rappelle un peu l'aspect de l'écorce cérébrale. On aperçoit au-dessous les deux systèmes trachéens : les grosses branches sont sinuées; c'est la présence d'une membrane spirale qui les rend maintenant plus distinctes; mais les deux tuniques ne sont pas séparées comme dans les autres trachées du thorax; d'ailleurs la lumière, encombrée de débris, ne communique pas encore avec celle du tronc principal (fig. 22 *tr.*). Les faisceaux de trachéoles, en revanche, vont en ligne droite comme si le plissement de l'organe n'avait eu aucune influence sur eux. Comme ils sont restés solidaires de la membrane chitineuse du tronc trachéen, ils se trouvent arrachés avec cette membrane au moment de la mue, c'est-à-dire de la chrysalidation, et entraînés hors du stigmate voisin.

C'est là un phénomène très curieux qui peut être vérifié expérimentalement : si l'on excise l'aile en ménageant le tégument

larvaire autour des stigmates du thorax, on conserve les deux systèmes trachéens; la même opération, faite après le dépouillement complet, ne donne plus que le système secondaire.

L'aile dans la chrysalide. — Dans la chrysalide fraîche (fig. 25), l'aile est gonflée par le liquide sanguin; sillons et découpures ont disparu. L'extension de la surface ayant beaucoup diminué la densité de la couche cellulaire, tous les éléments apparaissent mieux séparés et plus distincts. Il devient ainsi manifeste que dans chaque paroi de l'aile les cellules hypodermiques sont disposées en une rangée unique (fig. 24); par leur base élargie elles se confondent en un plateau commun qui sert de matrice à la cuticule. L'épaisseur est de $6\ \mu$ au niveau du noyau, de $1\frac{1}{2}$ à $2\ \mu$ dans la partie effilée. La longueur varie de 100 à 300 μ à la paroi externe de l'aile antérieure.

Dans la paroi interne les cellules sont plus rares mais si allongées qu'elles deviennent de véritables fibres (fig. 25). Cette paroi interne occupe à elle seule près des 5/6 de l'épaisseur totale de l'aile. Les espaces péritrachéens se forment à ses dépens. Ils sont généralement ovoïdes à la coupe, et bien délimités par la membrane hypodermique basale. Après l'arrachement des capillaires on ne voit plus dans chaque espace que la grosse trachée, mais la paroi de celle-ci présente çà et là de petits bourgeons: ce sont des pelotons de trachéoles, semblables à ceux que nous avons déjà décrits, mais qui, au lieu de naître en grande masse d'un même point, comme au niveau du hile, sont répartis sur toute la longueur de la trachée. Deux jours auparavant ils ont apparu sur le péritoine sous forme de languettes puis les canalicules sont devenus visibles déjà quelques heures avant la chrysalidation. Nous n'en avons pas parlé plus haut pour éviter toute confusion avec le système provisoire.

Trompés par l'apparence de ces trachéoles encore peu développées, Landois et Pancritius, qui n'ont pas remarqué l'arrachement des capillaires de la larve, affirment qu'ils sont détruits par résorption dans la chrysalide. Peut-être faut-il attribuer à une erreur semblable l'assertion de Viallanes d'après laquelle les trachées des muscides subissent dans la pupe une évolution régressive et ne peuvent dans ce stade être distinguées de trachées en formation.

Sans vouloir suivre les modifications de l'aile pendant l'état de nymphe, nous ajouterons ici que le système des trachéoles

secondaires, bien loin d'être l'objet d'une transformation régressive, se développe très richement. Une chrysalide de *Pieris* (génération hivernante), ouverte au mois de décembre, m'a montré une série de pelotons reliés à la trachée mère par un court pédicule. En février, c'est-à-dire quelques semaines avant l'éclosion, les canalicules s'étaient déroulés et chaque grosse branche était le centre d'un bouquet de fines arborisations.

L'étude des trachées se rattache étroitement à celle des nervures ; il faut toutefois se garder de l'erreur de Verson qui prit pour ces dernières les grosses branches trachéennes de l'aile (XXIII, p. 13). Cette confusion s'explique aisément : elle prouve que Verson avait reconnu comme nous que le système secondaire est exempt dans la larve de toute fonction respiratoire. Landois place dans la chrysalide l'époque de la formation des nervures. Il me semble probable qu'elles dérivent de la gaine des espaces péritrachéens.

De tous les appendices de la tête et du thorax, c'est l'aile qui se prête le mieux à une description détaillée ; de l'œuf à la chrysalidation on peut suivre pas à pas ses modifications de forme, de grandeur et de structure. Pendant toute cette période elle reste pour la chenille un organe indifférent. Elle est sans utilité directe, mais par sa présence à l'intérieur du corps elle n'entrave aucune des fonctions larvaires.

Les conditions du développement sont bien différentes pour les autres appendices. Les pattes et la trompe de l'imago dérivent d'organes nécessaires à la vie de la chenille et appropriés à ses besoins. Elles ne pourraient, sans compromettre la marche et la mastication, subir un accroissement prématûr et parvenir à la forme définitive par une longue suite de transformations. Le processus est forcément plus tardif, plus rapide et plus sommaire ; il n'est encore aujourd'hui qu'imparfaitement connu. Nous nous contenterons de l'exposer dans ses traits principaux, en renvoyant pour les détails de la croissance à ce que nous avons dit de l'aile.

III. DÉVELOPPEMENT DES PATTES ET DES APPENDICES CÉPHALIQUES

Expériences de Réaumur. — Dans les larves apodes le rudiment de la patte se développe comme l'aile à l'intérieur d'un sac hypodermique ; tantôt il y reste enfermé jusqu'à la fin de la

période larvaire, tantôt il apparaît de bonne heure à la surface. Cette origine des pattes est bien connue chez les diptères, grâce aux travaux de Weissmann, Künckel, van Rees; chez les hyménoptères, elle a fait l'objet des recherches de Dewitz sur les fourmis et de M. le prof. E. Bugnion sur l'*Encyrtus fuscicollis*. Pour les papillons, on ne sait encore aujourd'hui que ce que savaient déjà Malpighi et Swammerdam, c'est-à-dire que les jambes de l'insecte adulte proviennent des 6 pattes écailleuses de la chenille. Réaumur en a du reste fourni la preuve et de ses expériences il crut pouvoir conclure que « si les jambes de la chrysalide paraissent plus longues et plus grosses que celles de la chenille où elles étaient renfermées, c'est qu'elles y étaient pliées et comprimées » (8^e mém., p. 365).

Cette explication admise aussitôt par la généralité des auteurs est encore aujourd'hui regardée comme un axiome. Graber (XXII, p. 506) la reprend textuellement après avoir examiné quelques coupes, et Künckel tient pour avéré que « Réaumur ayant, à quelques chenilles, coupé complètement une des pattes écailleuses, avait constaté que le papillon qui en naissait manquait du membre correspondant » (XIV, p. 160).

Newport, il est vrai, nie cet disparition des pattes, mais ne voulant pas se mettre en contradiction avec les idées reçues, il suppose que le membre coupé s'est partiellement reconstitué.

M. Künckel croit avoir trouvé une meilleure solution dans sa théorie des histoblastes ou disques imaginaires : à ses yeux, « Réaumur et Newport ont tous deux raison... » ; mais « lorsque Réaumur coupait une patte écailleuse, il enlevait en même temps l'histoblaste, rudiment de la patte du papillon. Quand Newport repétait cette expérience, il mutilait l'histoblaste sans le détruire complètement : dans le premier cas l'insecte adulte naissait avec une patte de moins; dans le second cas il apparaissait avec une patte atrophiée » (XIV, p. 165).

Une explication si ingénieuse n'était pas nécessaire... Pour prouver que les expériences des deux savants ne sont nullement contradictoires, il eût suffi de citer plus exactement que ne l'a fait M. Künckel les propres paroles de Réaumur, car celui-ci ayant coupé à une chenille « plus de la moitié de trois des jambes écailleuses d'un même côté » dit avoir trouvé que la chrysalide avait « les trois jambes d'un côté *plus courtes* que les jambes correspondantes de l'autre côté¹ ». La même opération

¹ 8^e mémoire, p. 365, ainsi que l'indique fort bien M. Künckel.

répétée sur une chenille un peu plus jeune montra de nouveau dans la chrysalide trois jambes « estropiées », ce qui ne veut pas dire totalement absentes¹. Ces résultats sont semblables à ceux de Newport ; l'interprétation seule en était fautive, comme nous allons le prouver.

Rapports réels de la patte adulte avec la patte larvaire. — Si l'on dépouille avec beaucoup de soins une chenille voisine de la chrysalidation (fig. 35, 36 et 37), on voit que l'extrémité seulement des jambes de l'imago se tire des pattes écailleuses ; les autres parties sont appliquées de chaque côté sur le thorax : près de la ligne ventrale un petit bourrelet représente la hanche et le trochanter ; le fémur et le tibia sont bien reconnaissables, mais soudés l'un à l'autre et séparés seulement par un léger sillon ; ils forment par leur réunion un genou très aigu. Le fémur est mobile sur le bourrelet de la hanche, le tibia se continue sans limite précise avec l'extrémité cachée dans la patte larvaire. Les trois divisions de celle-ci ne paraissent avoir aucun rapport avec les cinq articles de l'état parfait. Au microscope le rudiment apparaît très fortement plissé au niveau du tarse, beaucoup moins dans les autres régions. Une grosse trachée pénètre dans le fémur avec quelques capillaires ; arrivée au genou elle s'infléchit dans le tibia par une brusque courbure, mais ne devient vraiment sinuuse qu'en approchant de l'extrémité. C'est donc surtout le tarse qui est susceptible d'allongement ; il peut en s'étirant donner l'illusion que l'organe tout entier se dégage de la patte écailleuse.

Cette disposition n'est, croyons-nous, pas connue. Elle donne la clef des expériences de Réaumur et de Newport.

Lors même que l'on coupe le membre à sa base chez la chenille, on n'enlève que le tarse de l'imago : le fémur et le tibia restent intacts. D'une homologie évidente, Réaumur eut tort de conclure à l'identité. Son opinion, classique encore aujourd'hui, que la jambe du papillon est tout entière contenue dans la patte de la chenille, se trouve inexacte et doit être abandonnée.

Cellules embryonnaires. — Jusqu'au dernier âge larvaire, les pattes n'offrent aucun vestige de germe imaginal, mais elles

¹ Il n'est pas non plus indifférent d'affirmer que « les membres de l'insecte sont mutilés », ou bien que « l'insecte est mutilé de ses membres » comme le dit M. Girard (XIII, page 29).

contiennent en grand nombre des cellules embryonnaires. Ces cellules rondes ou fusiformes, sont presques toujours rangées autour d'un nerf ou d'une trachée (fig. 26); tantôt elles sont indépendantes, et tantôt retenues à la gaine péritonéale. Il nous semble hors de doute qu'elles se forment par prolifération de cette gaine. Les unes contribueraient ainsi à l'allongement du rameau trachéen ou nerveux et les autres, en se détachant, iraient constituer les leucocytes du sang. Nous ignorons si ces cellules ont encore une autre provenance et une autre destination, et si les variations de forme indiquent une nature différente. On en voit qui se prolongent en un filament; peuvent-elles, après être devenues libres, se réunir à nouveau et donner directement naissance à un nouvel organe?

C'est ici un sujet très spécial et qui touche aux problèmes les plus complexes de l'histogénèse. Nous ne pouvons nous y arrêter plus longuement. — Il nous suffira de savoir que la présence de ces cellules révèle une activité particulière et qu'elles se retrouvent partout où vont avoir lieu de grands changements. Elles sont très nombreuses dans les pattes, au commencement du 4^{me} âge, puis se disséminent quelques jours plus tard dans toute la cavité du corps. A l'époque de l'histolyse elle s'attaquent aux tissus larvaires et augmentent de volume à leurs dépens; en revanche elles servent à la nutrition des parties imaginaires et n'ont sur celles-ci aucune action destructive. Van Rees est d'accord avec Kowalewski pour comparer ces attaques des cellules embryonnaires, tantôt victorieuses et tantôt impuissantes, à la lutte que soutiennent les leucocytes contre des bactéries atténées et des bactéries virulentes » (XXII, p. 120).

Formation du fémur et du tibia. Transformation du tarse.

— Des trachéoles capillaires se montrent dans la patte à la même époque qu'auprès de l'aile. Elles naissent de la terminaison d'un tronc trachéen, près de la base du membre, du côté dorsal et convexe. Ce point d'origine des capillaires est l'analogie du hile de l'aile.

Après la 3^{me} mue l'hypoderme s'épaissit dans le voisinage; il se forme en peu de jours un bourrelet, puis un gros bourgeon (fig. 27 b et 29 b) avec invagination circulaire. Ce bourgeon s'allonge d'avant en arrière en repoussant le feuillet d'enveloppe; il franchit bientôt les limites de la patte mais reste logé dans une dépression de la face inférieure du thorax. Il fait alors sail-

lie comme l'aile dans la cavité du corps et en ouvrant la chenille on le voit émerger de l'intérieur de chacune des pattes écailleuses. Lyonet a bien remarqué ces six petites masses « d'un blanc nacré très vif » (V. p. 450) et il présume que ce pourrait être là « les principes des jambes de la phalène ».

Les nerfs et une branche trachéenne, avant de se distribuer dans le reste du membre, pénètrent dans le bourgeon et y forment une anse (fig. 29, f. t.); nous avons déjà mentionné cette anse; elle marque le point de jonction du fémur avec le tibia; le bourgeon (que nous nommons *bourgeon fémoro-tibial*) n'est autre chose que l'ensemble de ces deux parties qu'un processus récent vient d'intercaler pour ainsi dire entre la patte larvaire et sa racine. Il n'y a point encore de cloison séparatrice et la cavité du corps reste en communication directe avec l'extrémité du membre. Cela est indispensable au bon fonctionnement des muscles qui n'ont point encore achevé leur tâche chez la chenille. Les trachéoles suivent aussi ce plus court chemin sans passer par le bourgeon.

Le tarse subit lui-même une série de transformations (fig. 27 et 28); la surface se plisse d'une façon très compliquée; au niveau de chacune des jointures écailleuses, mais seulement dans la région interne et concave de la patte, se développe un profond repli (fig. 28, r. r. r.); d'une part il y a épaississement hypodermique, de l'autre simple feuillet d'enveloppe. Pourquoi cette nouvelle duplication? Nous pensons qu'elle a pour but de permettre une rénovation complète à l'intérieur du repli tout en maintenant pendant quelques jours encore les insertions musculaires et les rapports de la surface avec les poils sensoriels. Ces organes supportés par la face centrale doivent être utiles à la chenille pendant les préparatifs de la chrysalidation. L'enveloppe s'accoste plus tard par sa base à l'hypoderme pariétal (fig. 29 e) et ces deux feuillets sont détruits avec les grosses cellules des poils. La partie interne et l'extrémité du tarse se reconstitue donc avec élimination de débris, tandis que la région externe et convexe subit la régénération directe.

De la racine de la patte écailleuse dérivent la hanche et le trochanter, qui ne sont bien différenciés de la base du thorax qu'à la première paire.

Un ou deux jours avant la chrysalidation, le bourgeon fémoro-tibial, après avoir gardé jusqu'ici sa direction antéro-postérieure, se place transversalement par rapport à la chenille, puis

devient oblique en avant. Ce mouvement de bascule autour de la hanche peut être attribué à l'énorme extension de l'aile antérieure qui repousse devant elle les deux premières paires de pattes (fig. 35). La dernière paire en revanche se trouve simplement recouverte par l'aile postérieure et ne subit qu'un faible déplacement. Cette nouvelle disposition des jambes est déjà celle de l'état parfait : le genou de la première paire s'est porté en avant du tarse, celui de la seconde regarde un peu plus en dehors ; celui de la troisième paire est dirigé en arrière.

ANTENNES

L'antenne du papillon a les mêmes rapports avec celle de la chenille que la jambe adulte avec la patte écaillouse.

L'organe larvaire n'est que le point de départ de l'accroissement imaginal.

Weissmann a vu chez la corethra comment, aux approches de chaque mue, une invagination en doigt de gant permet à l'antenne de s'allonger par sa base (IX, p. 28).

Le processus est identique pour la chenille de Pieris. A la dernière mue l'invagination est si prononcée qu'elle ne s'efface pas avec le renouvellement du squelette chitineux. Quelques jours plus tard elle recommence à grandir (fig. 30 et 31). A mesure que le bourgeon s'enfonce dans la cavité de la tête, il refoule la paroi hypodermique et s'en fait une enveloppe. Sa base, largement ouverte, donne entrée aux nerfs, à des capillaires et bientôt à une grosse trachée.

Dès qu'elle atteint à la région postérieure de la tête, l'antenne, pour s'allonger encore, doit se plisser fortement et décrire les grandes courbures qui l'ont fait comparer par Réaumur à une corne de bétail (fig. 40). Le feuillet d'enveloppe s'épaissit en dedans et tout autour de la base de l'organe. Son rôle ultérieur est lié à celui de deux autres formations hypodermiques. C'est tout d'abord la couche de cellules qui chez la larve supporte les *ocelles* (fig. 31 A. o.) ; cette couche, cachée de chaque côté sous l'écaille pariétale, s'épaissit et se régénère : un bourrelet circulaire lui donne le relief et la forme de l'œil de l'imago.

Il s'agit enfin d'un prolongement conique, surmontant la tête (fig. 40 et 31 c), et qui laisse paraître à l'éclosion une houppette de longs poils : Nous lui avons donné le nom de *cimier* ; il est caractéristique pour les chrysalides des Pierides. Il ne se diffé-

rence que vers la fin du 4^{me} âge larvaire dans une dépression médiane du crâne. C'est un disque imaginal dans le sens le plus général de ce terme.

De chaque côté la base de l'antenne arrive en contact avec le germe du cimier (fig. 31). Les enveloppes se rapprochent et leur partie épaisse constitue avec les disques oculaires une nouvelle paroi céphalique. La tête du papillon ainsi délimitée est triangulaire (fig. 31 C et B) ; toutes les parties larvaires restées hors de ce cadre doivent disparaître. Les muscles, les nerfs sont résorbés par histolyse, puis la partie externe des enveloppes imaginaires et l'ancien hypoderme pariétal, aminci et dégénéré, se détachent par lambeaux. L'antenne devient ainsi extérieure sur toute son étendue.

La transformation est donc ici presque aussi complète que pour le thorax des diptères ou des hyménoptères. Elle est nécessaire par le changement de forme et de volume de la tête. La région des ocelles persiste à peu près seule de la larve à l'imago. Au reste la limite est peu précise entre ce qui est remplacement ou rénovation directe de l'épithèle.

TROMPE ET PALPES

Le développement de la trompe est si semblable à celui des antennes qu'il est à peine nécessaire d'en donner une description spéciale. A partir de la dernière mue le contenu hypodermique des mâchoires recule dans la cavité céphalique sous forme d'un bourgeon creux dont la base est tournée en dedans (fig. 32 et 33). L'invagination reste moins accentuée qu'autour de l'antenne ; elle n'atteint pas même à la partie antérieure de l'œsophage. Les deux moitiés symétriques de la trompe se rapprochent et se plissent. Quand la chenille a cessé de se nourrir, chacune d'elles s'incurve en forme de S tout en restant logée sous le plancher de la bouche. (Comp. fig. 33 et fig. 40 t.) On découvre au-dessous deux autres bourgeons qui, par un processus identique, se sont formés des palpes labiaux. (p. fig. 32, 33 et 35.)

A la partie antérieure de la tête, où les organes sont très rapprochés, les enveloppes forment plusieurs replis sans utilité ultérieure (fig. 33 r). Les deux feuillets se soudent alors et tombent comme à la surface du tarse.

Enfin dans les mandibules et le labre il n'y a qu'un épaissement cellulaire sans aucune invagination.

L'accroissement des divers organes imaginaux, malgré certaines différences de durée ou de rapidité, obéit à une loi générale. C'est une même activité qui dans l'aile, la patte ou l'antenne, se manifeste par des phénomènes uniformes et simultanés. Nous avons déjà mentionné les cellules embryonnaires ; nous ne reviendrons pas non plus sur les changements de structure et de surface qui marquent l'évolution de chaque bourgeon hypodermique. L'apparition des trachéoles ayant lieu dans le cours du 3^{me} âge, elle précède l'invagination des antennes ou de la trompe. 4 ou 5 jours après la dernière mue, une grosse branche pénètre dans le rudiment. Le rôle de ces deux systèmes trachéens est soumis aux mêmes règles que dans l'aile.

Les articulations des membres, les organes olfactifs et tactiles, les nervures de l'aile, les poils et les écailles, ne se forment que dans la chrysalide. L'étude de leur développement dépasserait le cadre de ce travail.

IV. LA CHRYSALIDATION

Nous voudrions en terminant ajouter ici quelques détails sur le mécanisme de la chrysalidation. Chacun sait que l'on peut reconnaître sur la nymphe le relief des différentes parties de l'insecte adulte. — Mais pourquoi les antennes, dépendances de la tête, sont-elles visibles dans la région ventrale, et comment se fait-il que la trompe, qui, dit-on, est l'homologue des mâchoires de la chenille, soit étendue entre les pattes jusqu'au 3^{me} anneau de l'abdomen ? Telle est la question que doit se poser tout observateur attentif.

Pour résoudre ce problème, nous avions entrepris une série d'expériences. Choisissant des chenilles dans les quelques heures qui précèdent la chrysalidation ; nous les soumettions à une métamorphose artificielle en détachant nous-même par petits lambeaux le tégument chitineux. Mis au jour de cette manière, tous les appendices ont conservé la position que nous leur avons vu prendre pendant l'accroissement.

Chaque aile apparaît dans les limites du segment qui lui a donné naissance (fig. 35 et 38) ; c'est donc à tort que Réaumur dit que « les ailes sont ici ramassées de chaque côté en une espèce de cordon, qui a assez de place pour se loger dans la cavité qui est entre le premier et le second anneau » (8^e mém., p. 359).

Les pattes ont fait plus haut (page 124) l'objet d'une description spéciale.

Les pièces chitineuses du crâne sont disjointes (fig. 39); en soulevant l'écailler pariétale on découvre l'antenne de la chenille (fig. 40).

La trompe est trois fois repliée sur le devant de la tête (fig. 40); avant d'enlever la cuticule on distingue déjà le sillon qui sépare ses deux moitiés (fig. 39). Par sa masse elle empêche le rapprochement des deux mandibules, tandis que les mâchoires et la filière restent fortement abaissés. Citons enfin le cimier, qui avant de se redresser comme dans la chrysalide coiffe la tête à la façon d'un bonnet phrygien (fig. 35 et 40).

Toutes ces parties sont enduites d'un liquide visqueux sécrété par des glandes spéciales. Elles ne se durcissent qu'après la chrysalidation sous l'influence de l'air. Tant qu'elles sont encore molles, on peut les déplacer à volonté; elles s'agglutinent dans n'importe quelle position: nous avons disposé l'une des antennes comme une colerette autour de la tête ou bien l'une des moitiés de la trompe sur la face externe de l'aile.

Quand la chrysalidation se fait d'une façon normale, le tégument se fend sur le dos du thorax, puis se retire d'avant en arrière. Grâce à la faible adhérence que lui donne la sécrétion chitineuse, il entraîne avec lui les organes sous-jacents.

Les pattes, les antennes, les deux moitiés de la trompe, retenues par leur extrémité chacune dans un petit étui de chitine, ne peuvent s'en dégager, que lorsque en s'allongeant elles ont acquis une tension suffisante. Les courbures se redressent et les replis s'égalisent. Le masque chitineux de la tête suit la ligne ventrale en se retirant; de sa partie médiane se dégagent la trompe et les palpes; des deux écailles latérales, les antennes. Entre ces divers appendices un espace se trouve ménagé pour les yeux au niveau de la tête, pour les pattes au niveau du thorax. Ces dernières ne s'étendent pas complètement à cause du peu de liberté de l'articulation fémoro-tibiale: le fémur garde sa direction d'arrière en avant et le genou reste à la même hauteur dans les deux premières paires de pattes. Les ailes se superposent et recouvrent la région ventrale des deux anneaux de l'abdomen; leur surface s'agrandit beaucoup en devenant unie.

A mesure que se détache le cadre chitineux de chaque stigmate, on voit sortir de l'orifice un ruban de trachées. C'est à ce

moment que se produit l'élimination du système provisoire ; on comprend sans peine qu'elle doit être facilitée par l'allongement simultané de tous les appendices. Les trachées permanentes peuvent suivre cet allongement, parce qu'elles sont sinuées et n'ont qu'à redresser leurs courbures ; il n'en est pas de même des trachéoles, comme nous l'avons vu à propos de l'aile (page 120) et leur arrachement s'explique ainsi par un mécanisme très simple.

La position que prennent les organes sur la chrysalide n'est pas l'effet d'un pur hasard ; tout est fixé à l'avance et le microscope nous a montré que la structure de l'hypoderme est spéciale sur toutes les parties qui doivent rester extérieures. C'est d'ailleurs un fait bien connu des éleveurs que, si une cause quelconque a dérangé cet arrangement normal, il y a bien peu de chances pour que l'insecte parfait arrive à bien. Une patte soulevée ou une antenne déplacée découvre une surface mal défendue contre les influences du dehors. Presque toujours cet accident amène la dessication de la chrysalide.

Plusieurs jolies expériences peuvent être citées à l'appui de ce qui précède. Si pendant la transformation on sépare du reste du tégument le masque chitineux de la tête, il s'arrête à mi-chemin et les antennes et la trompe n'achèvent pas leur extension.

Lorsque l'on tire le fourreau de la chenille, non pas d'avant en arrière mais en sens inverse, tous les appendices du thorax se dressent perpendiculairement au corps.

Les ouvrages tels que ceux de Blanchard, Girard, Graber, qui ont pour but de présenter sous une forme populaire les métamorphoses des insectes, ne donnent aucun renseignement sur l'acte même de la chrysalidation ; bien plus, Dewitz et Künckel d'Herculais, en affirmant que la peau de la chenille se fend dans toute sa longueur, prouvent également qu'ils en ignorent le mécanisme, car c'est précisément parce que le fourreau de chitine ne s'entrouvre qu'à la partie antérieure qu'il conserve assez d'adhérence avec les organes sous-jacents pour les entraîner à sa suite dans la direction de l'abdomen.

A ne lire que les auteurs modernes on pourrait croire que le mécanisme de la chrysalidation est resté ignoré jusqu'ici ; en réalité il n'a échappé ni à Swammerdam, ni à Réaumur qui tous deux l'ont décrit avec soin ; le premier attache toutefois trop

d'importance à l'afflux du sang dont l'action serait bien plutôt de repousser les organes en dehors que de les étendre à la surface du thorax ; le second insiste en revanche sur les mouvements de l'insecte. Ce facteur, fort admissible pour les chenilles « dont le ventre est posé sur un plan horizontal » (III, 9^e mém., p. 395), ne peut être invoqué pour celles qui se suspendent par la queue comme dans le genre *Vanessa*.

Swammerdam déclare avec raison que « ce thème seul pourrait donner matière à un traité complet ». Le champ reste ouvert à bien des observations nouvelles.

Pourquoi la trompe est-elle séparée du thorax dans la chrysalide du sphinx du liseron ? Pourquoi ne se déroule-t-elle pas dans celle du sphinx du troène ? Comment expliquer enfin l'étrange enroulement des antennes sur la nymphe d'un longicorne (*Astynomus ædilis*) ? Il serait à souhaiter qu'un nouveau Réaumur vînt résoudre toutes ces questions.

CONCLUSIONS¹

Il ne nous reste plus qu'à résumer les principales conclusions de ce travail en soulignant ce que nous croyons nouveau ou ce qui n'était pas généralement admis jusqu'ici.

Chez le *Pieris brassicae* :

I. Chacun des appendices de la tête ou du thorax de l'imago prend naissance par évagination de l'hypoderme préalablement invaginé (Künckel, Dewitz, van Rees). Dans cette formation, le rôle des trachées et des nerfs est secondaire. *Les trachées ne sont la cause ni de la duplication, ni de l'extension des parois de l'aile* (opp. Landois et Verson).

II. Le bourgeon de l'aile se développe dès le premier âge larvaire ; *celui des autres organes à partir de la dernière mue*.

Les antennes, les mâchoires, les palpes labiaux, les pattes de la chenille, correspondent seulement à l'extrémité des organes homologues de l'adulte. *Le bourgeon de la patte donne naissance au fémur et au tibia de la patte adulte*.

¹ Ces conclusions ont été exposées par M. le prof. Bugnion à la Société entomologique suisse, le 4 septembre 1892. (Voy. son Bulletin, vol. 8, p. 403.)

III. Auprès de chaque rudiment une partie de l'enveloppe du germe imaginal doit persister, *tandis qu'une autre partie devient inutile* (opp. Dewitz). La première se régénère, *la seconde se détache sous forme de débris* (Weissmann et Viallanes, opp. van Rees). La paroi hypodermique du thorax est partiellement, *celle de la tête est presque entièrement*, remplacée par l'épithelium imaginal.

IV. Le nombre de 12 disques imaginaux, considéré par Weissmann comme normal pour le thorax des muscides, ne se retrouve pas chez les Lépidoptères. Les disques dorsaux du 1^{er} segment font défaut (Dr E. Bugnion pour *Encyrtus*); *les disques ventraux des 3 segments thoraciques sont représentés chacun par plusieurs replis distincts se rattachant au bourgeon fémoro-tibial et aux articles du tarse.*

V. Le nom de « disque imaginal » serait avantageusement remplacé par le terme plus général de *repli imaginal*, expression qui conserve un sens plus précis que celle d' « histoblaste » proposée par Künckel d'Herculais.

Les replis imaginaux ont plusieurs destinations :

a) Formation d'organes nouveaux (repli alaire; disque des pattes chez les larves apodes, etc.).

b) Accroissement d'organes déjà existants (*bourgeon fémoro-tibial*, replis des antennes, de la trompe, *des palpes* chez le *Pieris*, etc.).

c) Changement de volume ou de forme du thorax ou de la tête (disque thoracique supérieur des Muscides; replis de l'antenne et du *cimier* chez *Pieris*).

d) *Maintien momentané de l'hypoderme larvaire à la surface du bourgeon imaginal* (replis du tarse et cloison du sac alaire).

VI. *Les rudiments des ailes ne participent pas aux mues larvaires* (opp. Dewitz et Pancritius); *leur surface ne produit une cuticule que vers la fin du dernier âge.*

VII. Les trachéoles capillaires se forment *pour tous les appendices* au cours du 3^{me} âge larvaire; *elles sont arrachées au moment de la chrysalidation* (opp. Landois et Pancritius). Les trachées permanentes apparaissent à partir de la dernière mue, *mais elles ne fonctionnent que dans la chrysalide et donnent alors naissance à un second système de trachéoles.*

VIII. Les appendices thoraciques et céphaliques prennent pendant l'acte de la chrysalidation la position qu'ils doivent avoir dans la nymphe (opp. Swammerdam et Réaumur). *C'est le fourreau de chitine qui en se retirant les allonge et les étend sur le corps de l'insecte.*

Lausanne, mai 1892.

EXPLICATION DES PLANCHES
XI à XV

Figure 1.

Chenille adulte de *Pieris brassicæ*, ouverte le long de la ligne dorsale.

d. tube digestif. — s. glande séricigène. — g. ganglion sus-œso-phagien. — st. I. stigmate du 1^{er} anneau. — st. IV. stigmate du 4^e anneau. — a. à. germes alaires. — p. bourgeon d'une patte de la 1^{re} paire (les bourgeons de la 3^e paire sont cachés sous les glandes séricigènes).

Figure 2.

Aile antérieure gauche directement observée dans une chenille 3 jours avant chrysalidation. La partie postérieure du limbe s'est enroulée.

st. stigmate du 1^{er} anneau. — tr. i. tronc trachéen interne. — tr. e, tr. é. tronc trachéen externe.

On voit à côté la cavité d'une patte écailleuse (p.) avec le bourgeon imaginal (b.).

Figure 3. Grossissement : 45 diamètres.

Germe d'une aile postérieure détaché de son insertion et examiné dans la glycérine. Même stade que fig. 1.

i. pédicule d'insertion à l'hypoderme. — tr. trachée. — b. bourrelet semi-circulaire du hile. — e. membrane d'enveloppe. — c. faisceau de trachéoles capillaires.

Les grosses trachées de l'aile ne sont pas visibles : elles suivent le trajet des faisceaux de trachéoles.

Figure 4. Grossis. 300 D.

Deux coupes du bourgeon de l'aile dans la paroi thoracique d'une chenille au 1^{er} âge.

A. Coupe pratiquée en avant de la fossette d'invagination.

B. » » au niveau » »

c. cavité du corps. — **ch.** tégument chitineux. — **h.** couche hypodermique. — **o.** ouverture d'invagination. — **tr.** trachée. — **ce.** cellules embryonnaires.

Figure 5. G. 300 D.

Bourgeon de l'aile au 2^d âge larvaire.

A. Coupe au niveau de l'invagination.

B. » en arrière » faisant paraître le bourgeon indépendant de la paroi thoracique.

fi. feillet interne. — **fe.** feillet externe. — **s.** cellule d'un poil sensoriel.

Figure 6. G. 225 D.

Bourgeon alaire à la fin du 2^d âge. A et B. comme dans fig. 5.

fi. courbure du feillet interne. — **fe.** feillet externe ou enveloppe. — **l.** membrane limitante. — **b.** bouchon chitineux de l'invagination.

Figure 7. G. 225 D.

Bourgeon au début du 3^e âge larvaire.

A. Coupe passant tout près de l'insertion hypodermique dont on voit le vestige (**i.**).

B. Coupe dans la partie libre du germe.

tr. tronc trachéen avec membrane péritonéale épaisse. — **pi.** paroi interne de l'aile. — **pe.** paroi externe. — **fe.** feillet externe ou enveloppe. — **c.** cavité d'invagination. — **m.** muscle. — **b** **s.** bord supérieur de l'aile. — **b i.** bord inférieur de l'aile. — **t c.** tubes capillaires.

Figure 8. G. 225 D.

Germe alaire à la fin du 3^e âge.

A. Coupe de l'extrémité antérieure.

B. Coupe au niveau du hile.

pi. paroi interne de l'aile. — **pe.** paroi externe. — **ti.** tunique chitineuse interne du tronc trachéen, détachée en vue de la mue prochaine. — **nti.** nouvelle tunique interne. — **c.** trachéoles capillaires.

Au-dessous du tégument chitineux qui va être dépouillé (**ch.**) on voit se former le nouveau tégument (**n. ch.**).

Figures 9, 10, 11 et 12. G. 450 D.

n. noyau de la cellule formatrice de chaque peloton.

Fig. 9. Trois pelotons déroulés et traités par picro-carmin. Les tubes sont indistincts.

Fig. 10. Pelotons traités par carmin boracique.

Fig. 11. Prolifération d'un rameau trachéen.

Fig. 12. Pelotons en coupe transversale.

n. noyau. — **cc.** vacuoles correspondant au lumen de chaque tube capillaire.

Figure 13.

Figure schématique pour expliquer la diversité des coupes que l'on peut obtenir.

o. orifice d'invagination. — **h.** fragment de la paroi hypodermique. — **tr.** tronc trachéen.

Fig. 8 A. est un exemple d'une coupe suivant la ligne AA'

Fig. 8 B. » » » BB'

Fig. 14. » » » CC'

Fig. 16. » » » DD'

Figure 14. G. 84 D.

Germe alaire 4 jours après la 3^e mue.

tr. tronc trachéen avec ses ramifications. — **t.** trachée permanente de l'aile. — **c.** trachéoles. — **e.** membrane d'enveloppe

Figure 15. G. 225 D.

Tronc trachéen avec ses ramifications pour montrer que celles-ci ne communiquent pas avec le lumen du tronc.

p. péritoine trachéen. — **ti.** tunique chitineuse interne du tronc. — **c.** trachéoles.

Figure 16. G. 84 D.

Coupe de l'aile en arrière du hile, 8 jours après la 3^e mue.

tr. tronc trachéen. — **t, t.** trachées de l'aile. — **ce.** cellules embryonnaires.

Figure 17. G. 225 D.

Figure destinée à montrer la situation des trachées dans l'aile. Les trachéoles n'ont pas encore pénétré dans les espaces péri-trachéens.

pi. paroi interne. — **pe.** paroi externe. — **t.** trachée permanente. — **ce.** cellule embryonnaire.

Figure 18. G. 42 D.

Coupe du germe alaire au début de la période prépupaire (9 à 10 jours après la 3^e mue).

h. hypoderme pariétal. — **e.** feuillet d'enveloppe. — **sc.** scissure. — **m.** muscle.

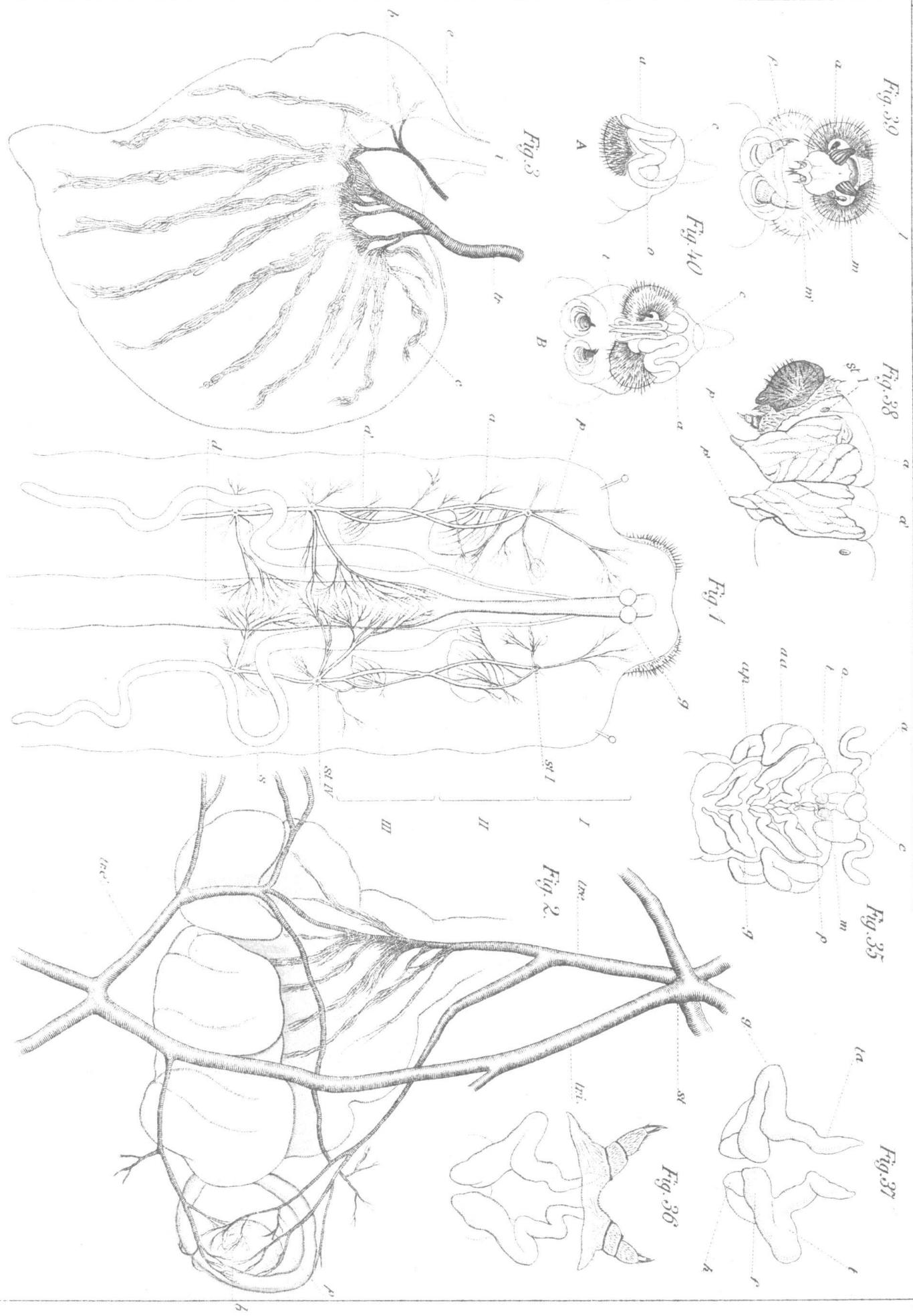
Figure 19. G. 225 D.

Fragment d'une aile au stade de la figure précédente.

t. trachée permanente. — **c.** trachéoles.

Figure 20. G. 42 D.

Coupe passant par l'extrémité postérieure de l'aile, 2 jours avant la chrysalidation. La cloison du sac vient de se rompre.



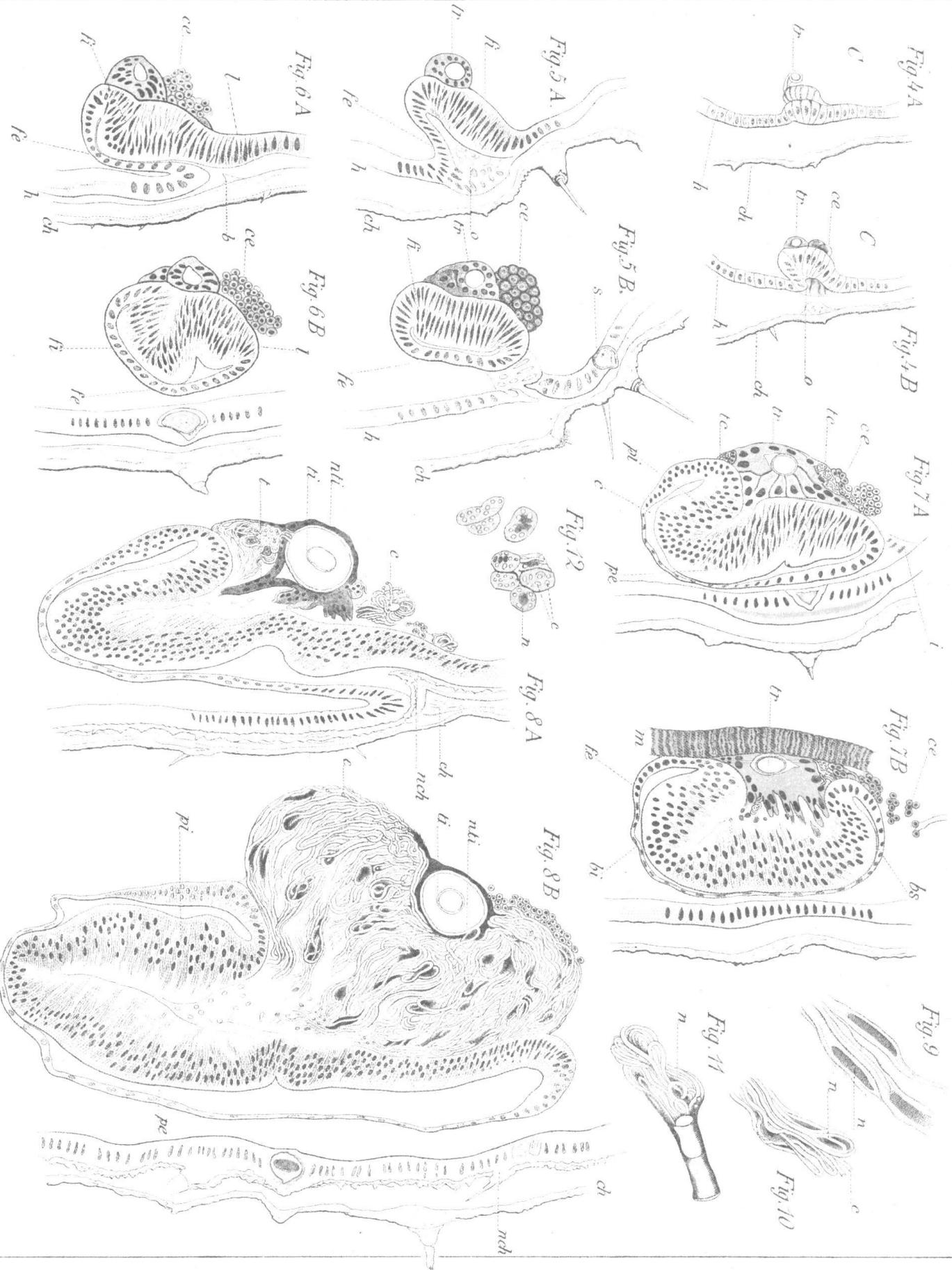


Fig. 15

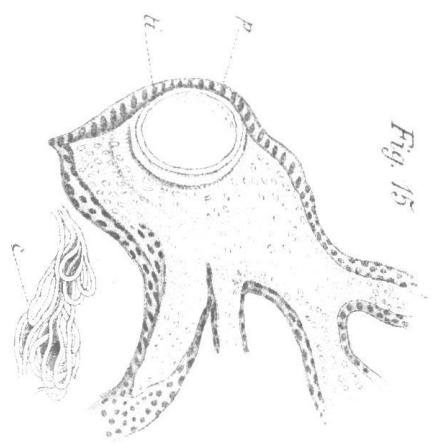


Fig. 14

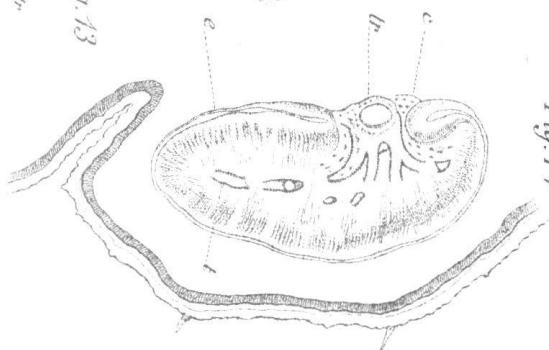


Fig. 16

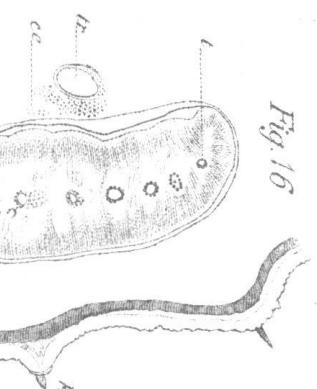


Fig. 17 α

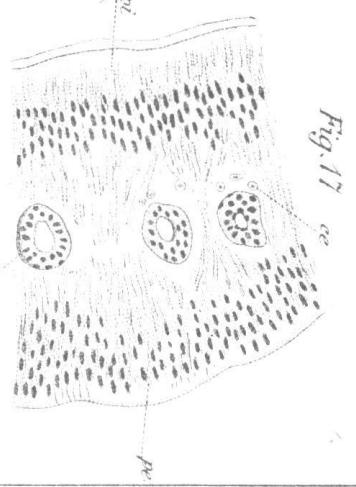


Fig. 20

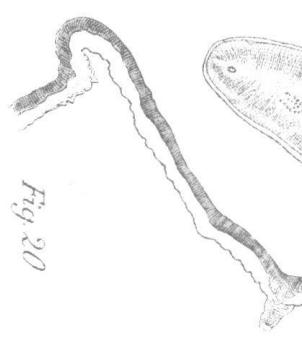


Fig. 21

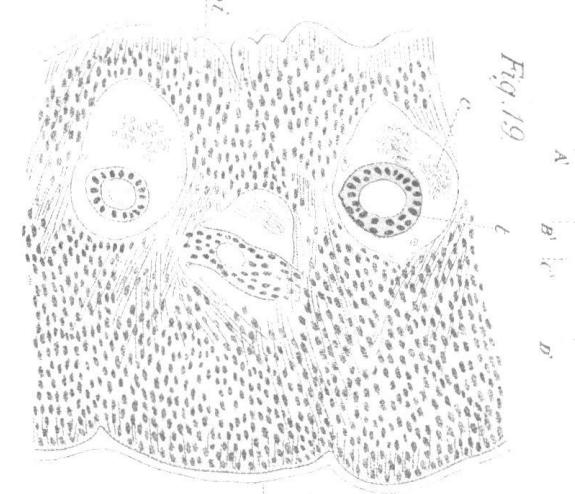


Fig. 19

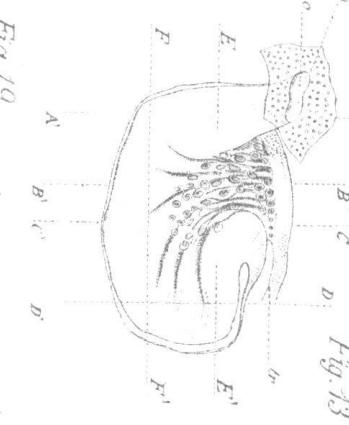
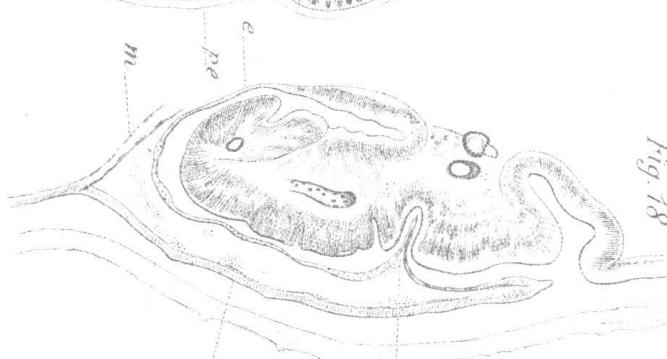
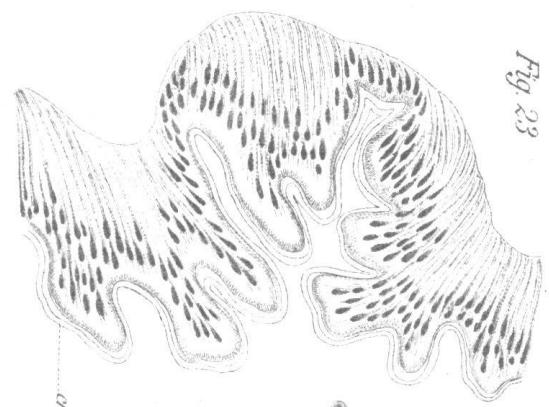


Fig. 23



A

B

Fig. 24

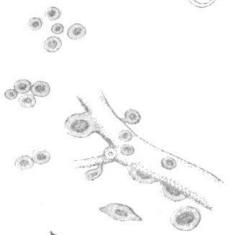


Fig. 25

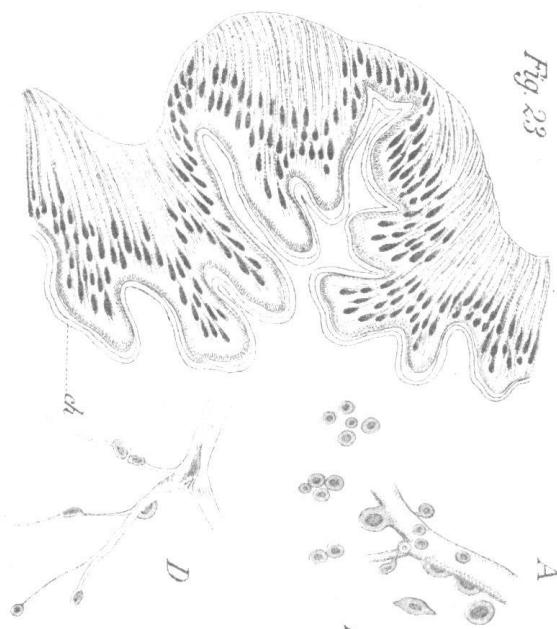


Fig. 25

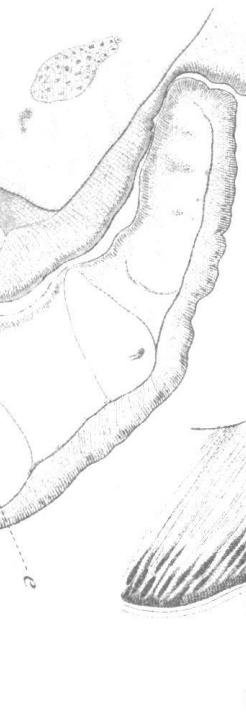
e

ch

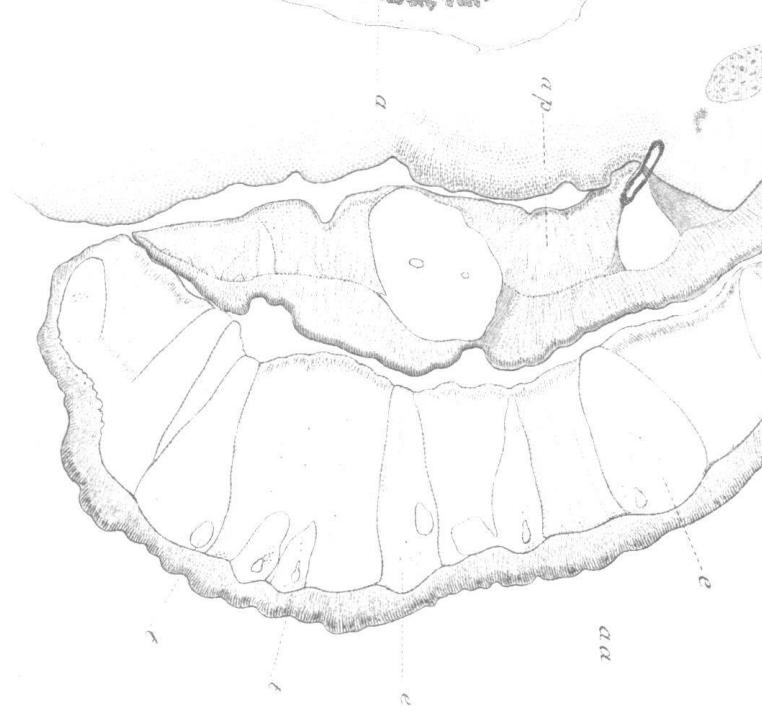
Fig. 26



D



ch



B

Fig. 32



Fig. 31

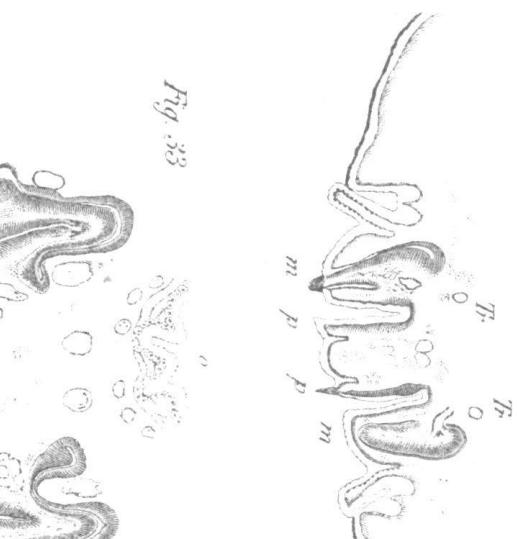


Fig. 30



Fig. 31 A

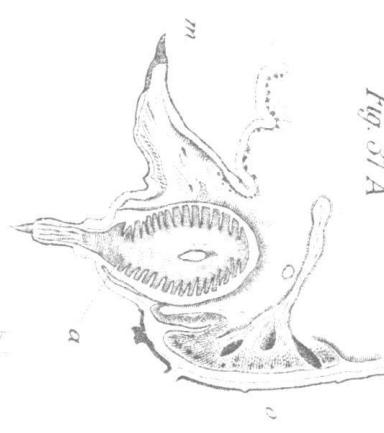


Fig. 28

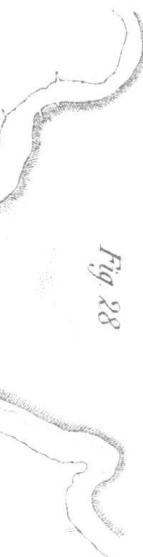


Fig. 34

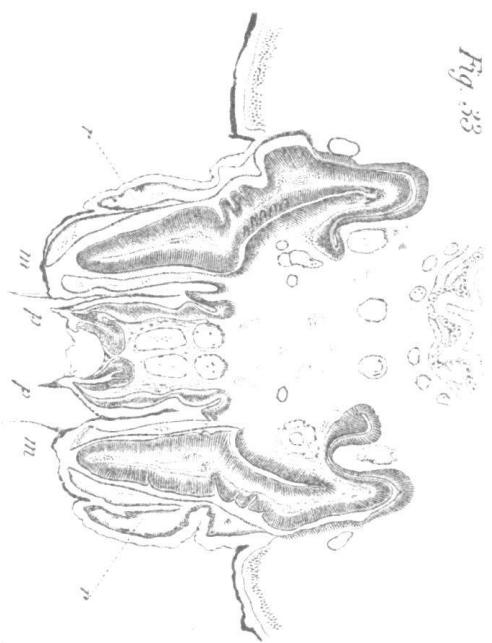


Fig. 27

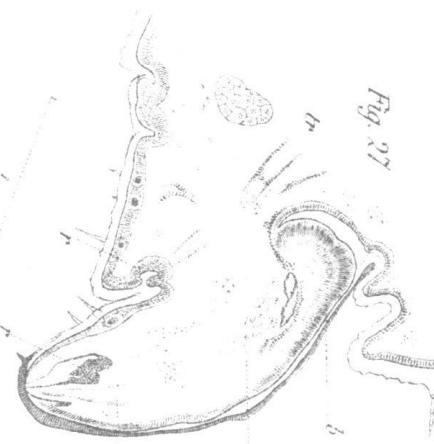


Fig. 33



Fig. 32



Fig. 29

cl, **cl.** fragments de la cloison en dégénérescence. — **d.** débris tégumentaires.

Figure 21. G. 42 D.

Coupe de l'aile devenue extérieure.

c. vestige de la cavité du sac. — **d.** débris. — **sc.** scissure avec débris de l'enveloppe. — En **e**, l'enveloppe est régénérée; en **é**, la couche superficielle ne s'est pas encore détachée. Le point **b.** correspond à la base de la cloison détruite.

Figure 22. G. 18 D.

Coupe transversale d'une chenille immédiatement avant la chrysalidation. L'hypoderme est très fortement plissé.

Dans le tube digestif (**d.**) et les troncs trachéens (**tr.**) l'intime chitineuse s'est détachée. — **c.** canal dorsal. — **ss.** glandes séricigènes. — **a, a.** ailes ant. — **p.** patte écailleuse renfermant le tarse imaginal. — **b, b.** bourgeons fémoro-tibiaux coupés obliquement.

La hanche n'est pas visible sur cette coupe.

Figure 23. G. 225 D.

Fragment de la paroi externe de l'aile pour montrer le plissement de la surface et les longues cellules hypodermiques.

ch. cuticule chitineuse.

Figure 24. G. 225 D.

Même fragment, après la chrysalidation.

e. espace péritrachéen (voir fig. 25). — **l.** membrane limitante.

Figure 25. G. 30 D.

Coupe de chrysalide fraîche.

aa, aile antérieure. — **ap.** aile postérieure. — **e.** espace péritrachéen. — **t, t.** trachées.

Figure 26. G. 300 D.

Cellules embryonnaires.

A. et B. autour d'une trachée. — C. et D. autour d'un nerf.

Figure 27. G. 66 D.

Patte d'une chenille 7 jours après la 3^e mue. La coupe étant oblique ne montre pas le 3^e article du tarse.

b. bourgeon fémoro-tibial. — **r, r.** replis du tarse. — **tr.** tronc trachéen. — **c.** trachéoles. — **m.** muscle.

Figure 28. G. 42 D.

Coupe longitudinale d'une patte écailleuse 10 jours après la 3^e mue, passant en avant du bourgeon fémoro-tibial et montrant les replis du tarse **rrr.** — **m.** muscle.

Figure 29. G. 42 D.

Coupe analogue à fig. 27, ayant rencontré le bourgeon transversalement et le tarse obliquement.

L'enveloppe du 2^d article va se détacher (e). — b. bourgeon fémoro-tibial dans sa cavité. — f. trachée du fémur. — t. trachée du tibia.

Figure 30. G. 30 D.

Coupe transversale de la tête d'une chenille 4 jours après la 3^e mue.

a. bourgeon de l'antenne. — o. région oculaire avec 3 ocelles. — m. mandibule.

Figure 31. G. 30 D.

Coupes transversales de la tête 10 jours après la 3^e mue.

A. même point que fig. 40.

La coupe B., pratiquée en avant de la précédente, montre la base de l'antenne. — m, m. muscles en histolyse. — np. nouvelle paroi céphalique. — c. germe du *cimier*.

La coupe C. passe plus en avant encore. On y voit la surface antérieure de l'antenne. — ee. enveloppe extérieure de l'antenne en voie de se détacher avec l'ancienne paroi céphalique.

Figure 32. G. 42 D.

Coupe de la région antérieure de la tête 4 jours après la 3^e mue. — m, m. mâchoires renfermant les deux bourgeons de la trompe. — p, p. palpes labiaux. — o. œsophage. — tr, tr. trachées.

Figure 33.

Même coupe, 10 jours après la 3^e mue.

r, r. replis caducs de l'ancien hypoderme et des enveloppes.

Figure 34. G. 225 D.

Replis de la surface des antennes et de la trompe.

Figure 35. (Pl. XI.)

Chenille de P. br. dépouillée de sa cuticule chitineuse quelques minutes avant la chrysalidation (dessiné à la loupe). Les antennes ont été déplacées et la trompe excisée pour laisser voir les palpes.

a. antenne. — c. cimier. — o. œil. — m. rudiment d'une mandibule. — t. insertion de la trompe (voyez fig. 40). — p. palpes. — aa. et ap. ailes ant. et post. — g. genou d'une patte de la 3^e paire.

Figure 36. (Pl. XI.)

Patte du papillon se tirant hors de la patte écailleuse.

Figure 37.

Patte imaginaire découverte avec grand soin pour conserver la position qu'elle avait dans la chenille.

ta. tarse. — **t.** tibia. — **g.** genou. — **f.** fémur. — **h.** hanche.

Figure 38.

Même stade que fig. 35. Région latérale du thorax.

a, à. ailes. On voit les plis de la surface (scissures) et le trajet sinueux des faisceaux trachéens. — **p, p.** extrémité des pattes.

Figure 39.

Tête de la chenille immédiatement avant la chrysalidation. Entre les deux mandibules (**m.**) on voit le relief de la trompe.

l. labre. — **m.** mandibule. — **a.** antenne. — **m'.** mâchoire. — **f.** filière.

Figure 40.

Même stade que le précédent, mais après ablation de la cuticule et abaissement d'une écaille pariétale.

A. Tête vue de côté. — B. Tête vue de face.

c. cimier (la ligne pointillée indique la position qu'il prend dans la chrysalide). — **a.** antenne. — **o.** œil. — **t** trompe.

