

LATVIJAS ŪNIVERSITĀTES SALĪDZINĀMĀS ANATOMIJAS UN
EKSPERIMENTĀLĀS ZOOLOĢIJAS INSTITŪTA DARBI
TRAVAUX DE L'INSTITUT D'ANATOMIE COMPARÉE ET DE
ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE DE L'UNIVERSITÉ DE LETTONIE

№ 64

A. Grotans

*Anatomie microscopique de l'involution des
troncs branchiaux des Amphibiens*

(Arch. d'Anat., d'Histol. et d'Embryol., XXV.)

R I G A

1938.

ANATOMIE MICROSCOPIQUE DE L'INVOLUTION DES TRONCS BRANCHIAUX DES AMPHIBIENS

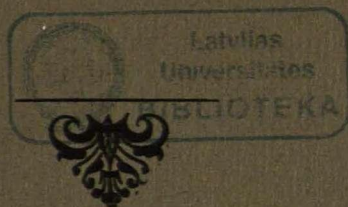
PAR

A. GROTANS

CHARGÉ DE COURS

(INSTITUT D'ANATOMIE COMPARÉE ET DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE
DE L'UNIVERSITÉ DE LETTONIE)

AVEC 15 FIGURES DANS LE TEXTE
ET 5 PLANCHES HORS TEXTE (PL. I-V)



STRASBOURG
LES ÉDITIONS DE LA LIBRAIRIE «UNION»
31, PLACE DE LA CATHÉDRALE
1938

ANATOMIE MICROSCOPIQUE DE L'INVOLUTION DES TRONCS BRANCHIAUX DES AMPHIBIENS

PAR

A. GROTANS

CHARGÉ DE COURS

(INSTITUT D'ANATOMIE COMPARÉE ET DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE
DE L'UNIVERSITÉ DE LETTONIE)

AVEC 15 FIGURES DANS LE TEXTE
ET 5 PLANCHES HORS TEXTE (PL. I-V)



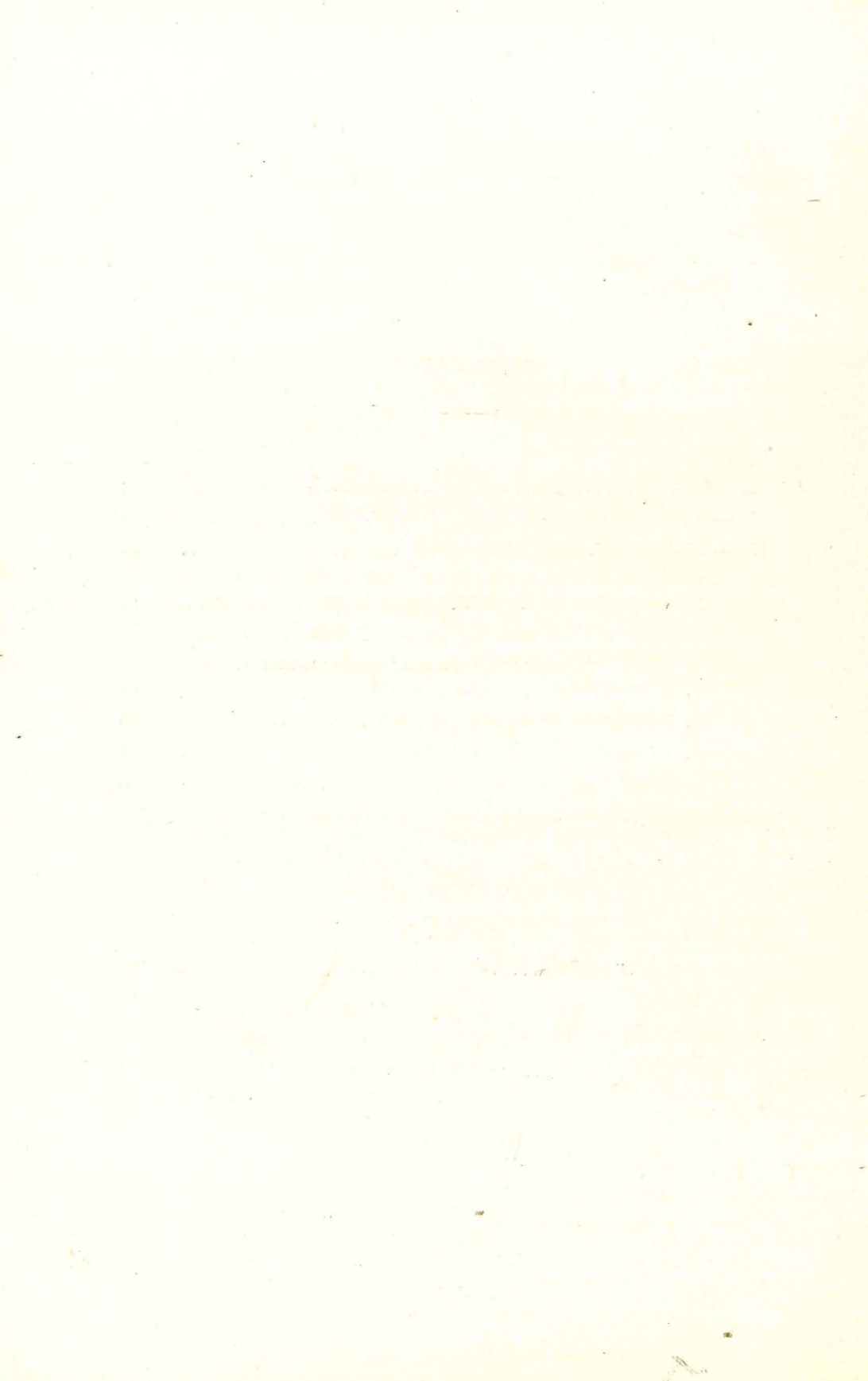
STRASBOURG
LES ÉDITIONS DE LA LIBRAIRIE « UNION »
31, PLACE DE LA CATHÉDRALE
1938

IMPRIMERIE ALSACIENNE

STRASBOURG

SOMMAIRE

INTRODUCTION	5
I. — REVUE DES TRAVAUX CONSULTÉS	6
II. — MATÉRIEL ET TECHNIQUE	12
III. — HISTOLOGIE DES TRONCS BRANCHIAUX NORMAUX DES AXOLOTLS (<i>AMBLYSTOMA MEXICANUM</i> COPE)	14
IV. — HISTOLOGIE DES TRONCS BRANCHIAUX RÉDUITS DES AXOLOTLS	19
1. Réduction de la peau (épiderme et derme)	21
2. Réduction de la musculature	26
3. Réduction des vaisseaux sanguins	27
4. Réduction des tissus ligamenteux	28
V. — HISTOLOGIE DES BRANCHIES NORMALES ET RÉ- DUITES DU PROTÉE (<i>PROTEUS ANGUINEUS</i> LAUR.)	31
VI. — HISTOLOGIE DES BRANCHIES RÉDUITES DES LARVES DU TRITON (<i>TRITON CRISTATUS</i> LAUR.)	34
VII. — HISTOLOGIE DES BRANCHIES RÉDUITES DES LARVES DE LA SALAMANDRE (<i>SALAMANDRA MA- CULOSA</i> LAUR.)	37
VIII. — RÉSUMÉ.....	39
IX. — CONCLUSIONS	44
X. — BIBLIOGRAPHIE	45
XI. — EXPLICATION DES PLANCHES (Pl. I à V)	49



INTRODUCTION

La dégénération, durcissement des organes et des tissus, est connue depuis longtemps dans l'histologie pathologique. Les pathologistes estiment que la dégénération des tissus du corps humain est causée par certaines maladies et le vieillissement de l'organisme. La réduction physiologique porte un tout autre caractère. Au cours de cette dernière disparaissent non seulement certains éléments microscopiques des tissus et certains organes, mais même des parties entières du corps. La métamorphose des Animaux, par exemple, est accompagnée de processus histologiques, physiologiques, chimiques et physiques compliqués, qui amènent la dissolution des organes particuliers de l'animal ou des parties du corps, lesquels servent alors d'alimentation ou de matériel à la formation de nouveaux organes. La réduction physiologique est très répandue dans le règne animal. Elle est surtout constatée chez les Articulés, Echinodermes, Amphibiens et autres.

Cette œuvre a également pour but de dépeindre ce qui se produit au cours de la réduction des branchies de certains Amphibiens. Le développement important des tissus cellulaires des Amphibiens à appendice caudal doit être considéré comme un facteur favorable aux observations. Malheureusement les résultats de mes recherches ont été limités d'une manière notable par le manque de matériaux appropriés. Il m'a été surtout difficile de trouver ceux concernant les Axolotls et les Protées.

J'exprime ici ma reconnaissance la plus cordiale à Monsieur le Professeur Dr N. G. L e b e d i n s k y, Directeur de l'Institut d'Anatomie comparative et de Zoologie expérimentale de l'Université de Lettonie, qui m'a si aimablement permis de travailler dans les locaux de l'Institut et d'en utiliser les instruments, la bibliothèque et l'aquarium. Je remercie de même sincèrement Monsieur le Professeur-adjoint L. A b o l i n s, Chef de la section zoophysiological, qui a mis à ma disposition les accessoires microphotographiques indispensables à mes recherches.

I. — REVUE DES TRAVAUX CONSULTÉS

La patrie des Amphibiens est l'Amérique centrale et en partie le sud de l'Amérique septentrionale. Les Axolotls ont été importés en Europe du Mexique. Le premier ouvrage imprimé sur les Axolotls appartient à la plume de G. C u v i e r, qui y décrit les deux premiers Axolotls apportés du Mexique par M. A. v o n H u m b o l d t. Les Axolotls n'ont été classés dans le règne animal que vers la mi-septembre de 1865, le jour où l'un des Axolotls de la collection des Amphibiens du Jardin Botanique de Paris, âgé de 7 mois et demi, s'est transformé en Amblystome, ce qui a incontestablement démontré l'appartenance des Axolotls à la famille des Amblystomes. J'estime que ce fait a en outre une autre importance : c'est la première constatation de l'involution des parties du corps en général et des branchies des Axolotls en particulier. Cela a encore été confirmé par les travaux de V e l a s c o s, affirmant que la transformation des Axolotls en Amblystomes est un fait ordinaire.

M. M. v o n C h a u v i n a constaté, en 1879, ainsi que dans ses recherches ultérieures que la métamorphose des descendants des Amblystomes est assez facile à obtenir, tandis que, dans des conditions semblables, les descendants des Axolotls ne se transforment pas en Amblystomes. M. P. K a m m e r e r émet l'opinion que la reproduction néoténique prolongée des Axolotls empêche leur métamorphose en Amblystomes. Cependant, il est possible que M. M. v o n C h a u v i n ait eu affaire à un genre d'Axolotls plus susceptible de transformation.

Les premières mentions sur la structure des branchies normales des Axolotls ont paru dans les œuvres de J. C a r r i e r et de P a u l i c k. C'est surtout dans celles de P a u l i c k que se trouvent de nombreux matériaux sur la structure microscopique de la peau des Axolotls en général, ainsi que sur l'histologie de la peau des branchies. P a u l i c k a déjà observé l'enfoncement, dans la membrane basale, des ramifications des cellules épidermiques basales de l'arc branchial normal, ainsi que l'enfoncement, dans la couche branchiale du stratum cylindricum, de l'excroissance cunéiforme de la membrane basale. Il suppose que les chromatophores se déplacent du chorion dans l'épiderme. Il n'a pu constater l'ouverture réelle des méats intercellulaires sur la surface de la peau. Dans son œuvre « Die äusseren Kiemen der Wirbeltiere », M. P. C l e m e n s (1894) décrit entre autres l'anatomie et l'histologie des branchies des Axolotls. Dans ce livre, on trouve des données concernant le système circulatoire, musculaire et nerveux des branchies, tandis que P a u l i c k, dans son ouvrage, n'en parle point. M. C l e m e n s constate que la musculature des troncs branchiaux des Axolotls s'étend jusque dans le quart de l'arc, mais les observations sur l'anatomie du système circulatoire, dans les parties distales des troncs branchiaux, font défaut. L'année suivante (1895), M. F. M a u r e r donne une étude sur la structure de l'épiderme des branchies des Axolotls de différents âges, tout en s'étendant surtout sur les cellules glandulaires.

V. P a u s s e k (1902) et H. W u r m b a c h (1926) complètent les recherches histologiques faites jusqu'alors concernant les branchies des Axolotls. P a u s s e k écrit que les deux principaux vaisseaux sanguins des lamelles branchiales des Axolotls sont reliés par un épiploon. M. H. W u r m b a c h traite, pour la première fois, de la structure microscopique des lamelles branchiales régénérées. Il a observé, chez les jeunes Axolotls blancs, l'absence des cellules de Leydig dans les parties ventrales des troncs, tandis qu'on en trouve, dans ces parties, chez les Animaux mélaniques, quoique plus rarement que dans celles du dos.

Dans les recherches histologiques, une attention spéciale est consacrée à la structure intercellulaire de la peau des têtards des Amphibiens. M. H. S c h u b o t z (1906) écrit : « P f u e t z n e r sah Tröpfchen von einer stärker als Wasser lichtbrechenden Flüssigkeit in das umgehende Medium aus den Intercellularräumen heraustreten und schloss daraus, die Räume seien nach aussen offen. Demgegenüber betonten F. E. S c h u l z e und F l e m m i n g den Abschluss der sich nach der Oberfläche allmählich verjüngenden Spalten, und C o h n gelang es mittelst Eisenhaematoxylin feine Leisten, s. g.

Kittstreifen, an der Oberfläche der Epidermis darzustellen. Trotzdem möchte ich die Richtigkeit der bisher noch nicht bestätigten Pfuertner'schen Beobachtungen betonen.»

M. Ph. Nicoglu (1893) a observé des cavités intercellulaires entre la cuticule et les autres couches cellulaires de l'épiderme. En analysant les signes distinctifs des types des Axolotls, M. F. Pernitsch (1913) dépeint les chromatophores de ceux-ci. Il écrit entre autres: «kommen bei jeder Rasse Pigmentzellentypen vor, die der anderen fehlen», ainsi que..... «so finde ich am konservierten Material unter der Corium-Anlage Zellen, die sich von den Melanophoren dadurch unterscheiden, dass sie stets nur eine ganz geringe Zahl von Melaninkörnchen enthalten».

A. Grotrans (1934) fait part de quelques-unes de ses observations sur la structure microscopique des lamelles branchiales normales des Axolotls, tout en constatant dans la partie distale de la lamelle, l'abouchement direct des vaisseaux sanguins principaux l'un dans l'autre.

Bien qu'on trouve, comme nous venons de le voir, dans beaucoup d'ouvrages, des descriptions de la structure branchiale normale des Axolotls, je n'ai pu ni constater, d'une manière précise, ce qui advient des deux principaux vaisseaux sanguins des troncs dans la partie distale de ces derniers, ni distinguer la variation de l'épaisseur de l'épiderme en direction transversale et longitudinale. De même, il m'a été impossible de définir l'apparence extérieure et intérieure de la surface du chorion ou de la membrane basale et des autres bases histologiques des branchies normales, ce qui est indispensable pour mieux comprendre l'anatomie microscopique de l'involution des troncs branchiaux.

Les recherches ultérieures se rapportent aux processus d'involution dans les branchies.

Déjà en 1887, M. D. Barfurth décrit la transformation régressive de la queue des têtards de la Grenouille. Dans le processus de réduction, Barfurth, de même que Metschnikoff, attribue une importance particulière à l'activité des leucocytes.

En 1889, a paru un livre de A. Loos qu'on peut considérer comme l'un des travaux les plus complets publiés jusqu'à ce jour sur le processus de la transformation régressive des Amphibiens. Loos signale aussi l'importance des leucocytes pour la transformation régressive de la queue des têtards. Par contre, ces derniers temps, Dennert n'a pas pu constater l'activité des leucocytes dans l'involution du pli caudal des têtards.

La transformation régressive des tissus caudaux des têtards de Grenouilles est également décrite par W. Noetzel (1906).

Loos, Noetzel et Dennert voient les premiers signes de l'involution de la queue des têtards des Amphibiens dans les couches cellulaires basales de l'épiderme, où les cellules sont plus relâchées, du fait que la cohérence des cellules est faible. Dennert et Loos ont constaté qu'ensuite du processus de la réduction cutanée, la forme des cellules épidermiques se transforme aussi. Loos décrit la migration à l'extérieur des cellules épidermiques du pli caudal des têtards et constate que les globules rouges se trouvent le plus souvent en dehors des parois des vaisseaux sanguins. Noetzel écrit sur la réduction de l'épiderme caudal : « Die Epidermis verdickt sich mit fortschreitender Verkürzung des Schwanzes von der Spitze nach der Basis durch Zusammenrücken ihrer Elemente und kann alsdann bis zu 14—16 Epithellagen zählen. Die obersten Schichten derselben verhornen und werden in Form von Schüppchen und Plättchen abgeworfen. Die Zellen der unteren Schichten zerfallen unter blasiger Auftreibung des Zellkörpers..... »

Dans l'ouvrage de W. Kornfeld (1914), on trouve de courtes données sur les processus histologiques dans les branchies réduites de la Salamandre. Ce savant écrit : « Blutgefässe lassen sich fast ebenso zahlreich wie in normalen Kiemen nachweisen, nur scheinen sie nicht so glatt und regelmässig zu verlaufen wie dort. Auch trifft man, besonders in den Fiederresten, neben normal aussehenden gefüllten Gefässen, leere, die einen degenerierten Eindruck machen. In den Fiedern scheinen die neuen Gefässe noch nicht so dicht an das Epithel angeschmiegt zu liegen, wie normale Kiemenfiedergefässe. »

Après la publication des ouvrages de Barfurth, Loos et Noetzel, on n'a, pendant longtemps, rien écrit sur les processus de réduction des larves d'Amphibiens. Ce n'est qu'en 1924 que la littérature sur les processus de l'involution des larves d'Amphibiens s'enrichit à nouveau par une œuvre de longue haleine de W. Dennert. Il y décrit surtout la réduction épidermique du pli de la peau caudale des Amphibiens à queue. Dennert écrit sur l'origine de la surface rugueuse du pli de la peau caudale de la Salamandre : « Ist aber die Flossensaumrückbildung noch weiter vorgeschritten so dass der Saum bloss noch eine abgerundete Kante darstellt, dann wirkt der Druck nicht mehr in vertikaler Richtung, sondern das Bild der ganzen Basalschicht lässt auf einen tangentialen Druck schliessen..... und lässt ausserdem noch erkennen, wie der Tangentialdruck nicht nur die Basalschichtzellen zusammendrängt, sondern

auch stellenweise auf die darüberliegenden Zellen bezw. auf deren Kerne einwirkt.»

De n e r t rapporte à la résorption la réduction du pli de la peau caudale des larves d'Amphibiens. En même temps, il n'a pas constaté l'activité intense des leucocytes au cours des processus.

Presque en même temps, K. E s c h e r décrivait la transformation régressive des organes latéraux des Amphibiens. L'auteur explique comme suit les processus de la réduction des organes latéraux de la Salamandre noire des Alpes: «Bei Beginn der Metamorphose degenerieren diese Zellen. Das äussert sich in der ausserordentlich gesteigerten Färbbarkeit ihrer Kerne. Das auffallende Seitenorgan haftet nur noch mit seiner schmalen Basis an der Basalmembran. Es hat sich von der Umgebung gelöst. Das Organ fällt also ganz aus, es löst sich nicht etwa in seine einzelnen Zellen auf. Die Epidermis schliesst die dadurch entstehende Lücke», tandis qu'il écrit sur les Crapaux des champs: «.....wird nur die distale, die Sinneszellen enthaltende der Seitenorgane abgeworfen, der proximale Teil dagegen von der Umgebung zerstört und aufgelöst und ausserdem das Corium vorgebuchtet», et sur la *Alytes obstetricans* Laur.: «...wird das ganze Organ nach Art des Stützzellenabschnittes bei *Bufo* vernichtet.»

Les observations d'E s c h e r montrent que la réduction des organes latéraux des têtards d'Amphibiens est liée à la migration vers l'extérieur des produits de la réduction ou à la liquéfaction de ceux-ci.

A. G r o t a n s a décrit (en 1934) les processus microscopiques de la réduction et l'involution des lamelles branchiales. Il a constaté que le processus d'involution commence par la diminution des lamelles se trouvant dans la partie distale du tronc, suivie de la réduction de celle-ci. Dans la période ultérieure, toutes les lamelles se réduisent: celles qui se trouvent plus près de la partie distale du tronc se réduisent plus rapidement, tandis que celles qui sont disposées en direction basale diminuent plus lentement. Simultanément à la réduction des lamelles, la transformation régressive des parties distales du tronc continue.

Avec l'involution des lamelles, leur épiderme est relâchée et la surface extérieure et intérieure de l'épiderme devient rugueuse. Les cellules réduites se déplacent basalement, c'est-à-dire dans les tissus colloïdaux. De cette manière, la partie distale de la lamelle se remplit peu à peu de cellules épithéliales réduites. Les vaisseaux sanguins et capillaires des parties distales des lamelles disparaissent. Les deux vaisseaux sanguins des lamelles ne s'abouchent plus directement

et aboutissent chacun à son extrémité sans avoir atteint la partie distale de la lamelle. Grotans a de même observé la migration vers l'extérieur des cellules épithéliales. Vers la fin du processus de l'involution, on observe le passage de l'épithélium et des tissus ligamenteux dans un état non-différencié. La transformation régressive de la lamelle doit être assimilée à la résorption.

W. Kazancev écrit (en 1935) sur la régénération de l'épithélium de *Salmo salar* L. comme suit :

« L'épithélium, recouvrant la surface de la lésion, enveloppe les parties proéminentes de la coupe et peut, parfois, pénétrer assez profondément entre les tissus, dans les cavités et les interstices. Aux places où l'épithélium adhère à la surface de la coupe du tissu musculaire, on peut distinguer des fibres musculaires distinctes, pénétrant, par leurs bouts, assez loin dans l'épithélium..... »

Cette description nous montre que les cellules épidermiques sont susceptibles de se déplacer à une grande distance et surtout en direction centrale de l'organe, ce qui a été constaté au cours du processus de la réduction des branchies.

Dans son œuvre intitulée « Bedingungen für die Metamorphose der Axolotl », M. Lore assure que la quantité d'aliments consommés par l'Axolotl dépend des saisons, de la température et de la lumière. On y trouve en outre des dessins représentant les différents degrés de la métamorphose de l'Axolotl observée par E. G. Boulanger. Ce dernier a constaté que la transformation des Axolotls peut se classer en huit degrés. Au premier, se rapportent les jeunes Amphibiens de 10,5 à 13,8 cm. de longueur, tandis qu'au huitième degré appartiennent ceux, qui, déjà au cours des deux premières semaines, ont quitté l'eau et ont passé à la vie terrestre. Les troncs et les lamelles branchiaux des Axolotls appartenant au premier degré de la métamorphose sont longs ; dans la seconde période de la transformation, les branchies se réduisent un peu ; dans la troisième, les lamelles s'atrophient fortement ; dans la quatrième, ce sont les troncs qui s'écourtent considérablement, tandis que les branchies disparaissent entièrement ; dans la cinquième, les troncs prennent la forme de petits cônes, et, enfin, dans les sixième et septième périodes, la réduction des branchies est complète.

Jusqu'à la quatrième période de la métamorphose, l'involution des branchies est assez lente, mais au cours de la réduction ultérieure elle augmente en rapidité.

Quoiqu'il y ait encore plusieurs ouvrages sur la réduction de la queue et des organes latéraux des Amphibiens, il m'a été impossible des recueillir d'autres matériaux sur l'involution des branchies à

l'exception de quelques courtes données publiées dans l'œuvre de W. Kornfeld sur les branchies des Salamandres, et des observations de E. G. Boulanger et de A. Grotrans sur les branchies des Axolotls.

II. — MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Douze Axolotls blancs et cinq Axolotls foncés ont été observés microscopiquement pendant deux ans et demi. Pendant cette période, les Amphibiens endormis étaient placés dans une dissolution d'eau éthéro-sulfurique à 1 %. Des recherches histologiques ont été faites sur 22 Axolotls (*Amblystoma mexicanum* Cope), dont 17 blancs et 5 Animaux mélaniques.

Les matériaux sur les Tritons (*Triton cristatus* Laur.) ont été recueillis en 1924 et en 1926, du 15 au 20 août, et en 1931, du 27 au 30 juillet. Les matériaux des années 1924 et 1926 déjà préparés ont été mis à ma disposition par l'Institut, tandis qu'en 1931, les Amphibiens ont été acquis vivants. Pour les études histologiques, j'ai employé les branchies de 25 Batraciens.

Les matériaux concernant les larves de Tritons et d'Axolotls sont préparés dans une dissolution de Bodin Zenker et de formaline.

Deux Protées (*Proteus anguineus* Laur.) et neuf larves de Salamandre (*Salamandra maculosa* Laur.), déjà préparés, m'ont été donnés par l'Institut. Les deux Protées sont préparés dans de la formaline, tandis que les larves de Salamandre sont conservées les unes, dans la formaline, les autres, dans la solution de Zenker.

Les observations histologiques ont été faites sur toutes les branchies des Amphibiens mentionnés plus haut.

Les séries des coupes paraffinées sont colorées à l'éosine, à l'hématoxyline et d'après la méthode Mallory. J'ai préparé des coupes dorso-ventrales et transversales des troncs. L'épaisseur de la coupe est de 3 à 6 μ .

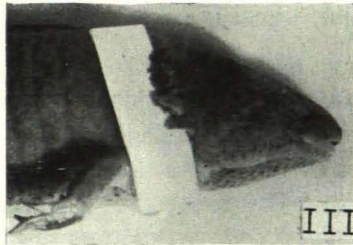
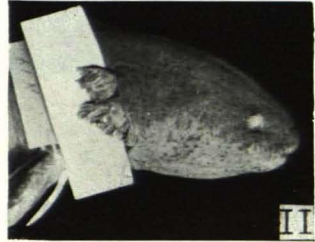
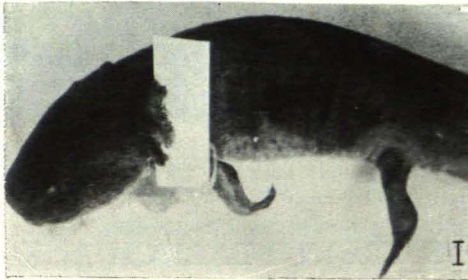


Fig. I. — *Axolotl M 1.*

Le tronc de la troisième branchie et les lamelles branchiales sont fortement réduits.

Longueur de l'Axolotl : 21,5 cm. ; relativement à leur grandeur, la longueur des branchies sur la figure est naturelle. Rapport : 2/3. Figure de la préparation microscopique 9.

Fig. II. — *Axolotl M 14.*

La première branchie est amputée. Les troncs et les lamelles branchiaux sont légèrement réduits.

Longueur : 23 cm. ; rapport : 5/7.

Fig. III. — *Axolotl M 13.*

Les troncs et les lamelles branchiaux sont fortement réduits.

Longueur : 20 cm. ; rapport : 1/1. Fig. 6.

Pour les reproductions microscopiques, je me suis servi de verres à objectifs suivants : Zeiss A apochromate 20, et des oculaires : 4 Z Jéna 10 x et Zeiss K 10 x. Les photographies ont été exécutées sur plaques lettones « Balta ».

III. — HISTOLOGIE DES TRONCS BRANCHIAUX NORMAUX DES AXOLOTLS (AMBLYSTOMA MEXICANUM COPE)

Déjà en 1885, C a r r i e r et P a u l i c k ont fait des études histologiques générales sur la peau de l'Axolotl et spécialement de la structure microscopique des branchies. Les œuvres de ces deux savants ont été plusieurs fois, et même ces derniers temps, complétées par de nouvelles observations. On trouve encore des données sur les branchies des Axolotls dans les ouvrages des auteurs suivants : C l e m e n s (1894), G e g e n b a u r (1901), P a u s s e k (1902), O p p e l (1905), W u r m b a c h (1926) et G r o t a n s (1933 et 1934).

Les photographies des coupes transversales des troncs montrent la proportion entre la largeur de ces derniers et leur épaisseur ; on voit également que la forme des coupes transversales n'est pas la même chez tous les Axolotls et que ses variations sont assez importantes. La différence considérable des formes des branchies des Axolotls, même plus ou moins réduites, est visible sur les figures I-XII. Quoique W u r m b a c h ait écrit : « Die Kieme ist im Querschnitt von rundlicher Form, dorsal und ventral etwas abgeplattet, besonders stark in der Nähe der Basis », les exceptions à la description générale de W u r m b a c h se rencontrent trop souvent pour qu'on puisse se passer de les mentionner. Souvent, par exemple, la forme des coupes transversales des parties basales ou centrales des troncs est triangulaire (fig. 1), quadrangulaire (fig. 2, 5, 8), ovale (fig. 3 et 4), circulaire ou irrégulière ; par contre, les coupes transversales des parties distales des branchies ont le plus souvent une forme arrondie (fig. 7), et il n'est pas rare que latéralement elles soient aplaties (fig. 2).

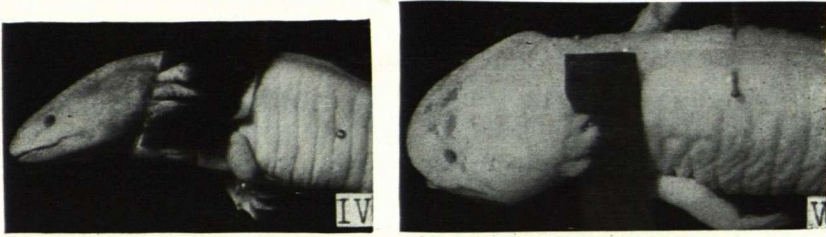


Fig. IV. — *Axolotl B 6.*

Le tronc de la troisième branchie et les lamelles des trois branchies sont considérablement réduits, tandis que les troncs de la première et de la seconde branchies sont légèrement raccourcis.

Longueur : 15,5 cm. ; rapport : 2/3.

Fig. V. — *Axolotl B 10.*

Les troncs (surtout celui de la troisième branchie) et les lamelles branchiaux sont fortement réduits.

Longueur : 21 cm. ; rapport : 5/7. Fig. 11.

De même, l'épaisseur de l'épiderme dans la coupe transversale ou longitudinale du tronc entier n'est pas égale. Ordinairement, l'épiderme des parties dorsales ou latérales du tronc est plus épais que dans ses parties ventrales. L'épaisseur de l'épiderme se voit le plus distinctement dans la coupe transversale du tronc (voir fig. 1). Comme l'a déjà indiqué P a u l i c k, dans la coupe transversale du tronc normal, l'épiderme ne montre aucun changement important ; il est simplement fortement développé sur les parties dorsale, latérale et ventrale du tronc entier. L'épiderme qui se trouve entre les lamelles est parfois très développé et quelquefois assez bien formé (fig. 2).

La variation de l'épaisseur de l'épiderme provient de ce que les cellules des couches sous-cutanées de la partie distale sont cylindriques, tandis que celles de la partie dorsale ont une forme cubique et que le nombre des couches cellulaires de la partie dorsale est plus élevé que celui de la partie ventrale. Cependant, on rencontre aussi d'autres dimensions d'épaisseur de l'épiderme. Par exemple, un épiderme n'est bien formé que dans la partie dorsale du tronc, tandis qu'ailleurs il se compose de 2 à 4 couches (fig. 5).

De même, la forme des cellules des couches cellulaires superposées de l'épiderme n'est pas toujours égale. Les cellules de la plus récente couche basale ou Matrix (Stratum cylindricum) sont plus ou moins allongées dans la direction longitudinale et ont une forme cylindrique ou prismatique. Leurs noyaux sont longs et les parois irrégulières et

arquées. Les noyaux des cellules mentionnées sont placés de manière à ce que leur axe allongé soit perpendiculaire à la surface de l'épiderme. Les cellules sont liées entre elles et à la membrane par le plasmodesmos. Les cellules du Stratum cylindricum de la partie ventrale du tronc (fig. 2) ont une forme cubique ou ronde, et renferment des noyaux allongés ou, parfois, ronds. En étudiant les matériaux histologiques dont je disposais, j'ai rarement pu constater des cellules cylindriques dans les parties ventrales des troncs. Souvent aussi les cellules de la couche Matrix, qui se trouve dans la partie dorsale des troncs, étaient cubiques ou rondes.

Dans la couche cellulaire suivante polygonale — Stratum germinativum — (Stratum Malpighii), qui est une couche lamelleuse, les cellules glandulaires de Leydig occupent une place importante. La forme des cellules de Leydig, qui se trouvent plus près de la couche cellulaire Matrix, est allongée, tandis que le long de la cuticule elle est ovale ou ronde. Les cellules basales allongées de Leydig s'unissent souvent à la membrane basale par des excroissances amiboïdes. Dans les parties dorsales ainsi que dans les parties latérales, les cellules de Leydig sont disposées en plusieurs couches (de 2 à 6); par contre, dans la partie ventrale des Amphibiens blancs adultes, on en trouve relativement peu. Cependant, dans mes préparations, j'ai pu constater que le nombre des cellules chez quelques Amphibiens était égal dans tout l'épiderme. Wurmbach a constaté chez les jeunes Axolotls blancs le manque complet de ces cellules.

Dans la coupe transversale des troncs, on remarque la métamorphose graduelle des cellules cubiques ou cylindriques en cellules plates supérieures, et l'on observe la formation de la cuticule. Les éléments cellulaires (protoplasma et noyau) sont difficiles à distinguer. L'épaisseur de la cuticule est très différente, et on ne peut constater aucune différence bien distincte entre les parties dorsale et ventrale ainsi qu'entre les parties proximale et distale du tronc.

Dans plusieurs préparations, on pouvait observer des espaces intercellulaires bien formés et la liaison entre eux par le plasmodesmos. Pfuetzner a observé, chez la Salamandre flammée, l'ouverture de voies intercellulaires à la surface de la peau, tandis que, chez les Axolotls, Paulick n'a pu constater, avec certitude, la communication directe des espaces intercellulaires avec l'extérieur. De même, dans mes préparations de branchies normales, je n'ai pu observer d'issues des voies intercellulaires, tandis que, dans les préparations de branchies réduites, j'en ai constaté assez souvent.

La structure microscopique du chorion du tronc branchial est décrite par Paulick et par d'autres savants. Dans les coupes

longitudinales des troncs, la limite entre l'épiderme et la membrane basale est, de distance en distance, légèrement courbée et ensuite se rapproche même de la ligne droite, mais, dans les coupes transversales, elle est circulaire (fig. 4). De même, dans l'épiderme, les excroissances cunéiformes de la membrane basale manquent souvent ou sont peu proéminentes. Le reste du tronc est occupé par les tissus colloïdaux contenant des fibres des tissus conjonctifs meubles. Outre les directions mentionnées par W u r m b a c h des fibres cartilagineuses et élastiques, on rencontre souvent l'effilage de la direction normale.

En se rapprochant de la partie distale du tronc, l'artère principale de ce dernier et sa veine principale se ramifient en plusieurs artères et veines, souvent de grandeur égale. Cette division se voit sur la figure 2. La structure similaire des parois de ces artères et veines et leur diamètre rendent impossible la ramification dans les vaisseaux principaux et dans les vaisseaux latéraux afférents et efférents. Sur la fig. 3 (la coupe se trouve à environ 200 μ de la partie distale du tronc), on voit l'emplacement des vaisseaux sanguins dans la partie distale du tronc. Les vaisseaux sanguins principaux se trouvent dans les parties gauche et droite de la coupe, mais, entre eux, on remarque des vaisseaux capillaires. Il m'a été impossible de constater, au cours de mes travaux, la continuité directe, jusqu'à la partie distale du tronc, de l'artère et de la veine principale, mais les deux vaisseaux sanguins principaux se divisent en plusieurs vaisseaux de grandeur égale que lie ensemble, au bout du tronc, un réseau capillaire.

Par suite du nombre restreint des Amphibiens que j'ai étudiés, je n'ai pu constater avec certitude que, dans les parties distales des troncs, les vaisseaux sanguins des autres Amphibiens aient un emplacement similaire. Sous ce rapport, dans la coupe transversale de la partie distale des troncs branchiaux des Axolotls, on remarque une certaine analogie avec les branchies des Protées: tous deux ont plusieurs vaisseaux sanguins d'égale grandeur. Les voies sanguines latérales des lamelles, en pénétrant dans l'artère ou la veine du tronc, relient soit directement, soit par l'intermédiaire d'autres embranchements, les vaisseaux sanguins des lamelles et des troncs (fig. 5). Le diamètre des artères et des veines principales diffère beaucoup. Le diamètre des deux vaisseaux sanguins principaux des Amphibiens ayant des troncs et des lamelles branchiaux bien formés est bien plus grand que celui des Amphibiens à branchies peu développées. De même, les dimensions de la coupe transversale musculaire varient (fig. 5, 1 et 4): dans quelques-uns des troncs branchiaux, la musculature est faiblement développée et se termine déjà dans la partie distale



du tronc ; par contre, dans d'autres, elle est bien formée et s'étend jusqu'au milieu de la partie distale, c'est-à-dire jusque dans le dernier quart du tronc.

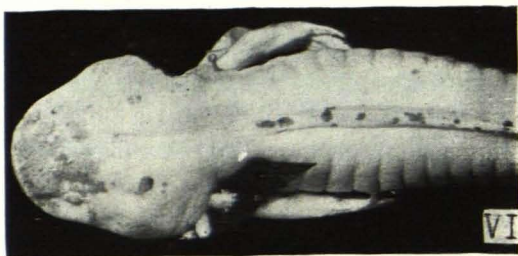


Fig. VI. — *Axolotl B 5.*

Les troncs (surtout celui de la troisième branchie) et les lamelles branchiales sont fortement réduits.

Longueur : 21 cm. ; rapport : 2/3. Fig. 7.

Fig. VII. — *Axolotl C 7.*

Les lamelles sont presque complètement réduites, les troncs le sont médiocrement.

Longueur : 17 cm. ; rapport : 4/5. Fig. 8.

Les branchies des Axolotls mélaniques se distinguent de celles des Amphibiens blancs par le fait qu'elles contiennent du pigment. Le pigment se trouve pour la plupart des cas dans les tissus colloïdaux du tronc, mais on en trouve aussi dans l'épiderme. Dans ce dernier, les granulations se trouvent dans les cellules et dans les espaces intercellulaires. Les quelques cas, où les granules pigmentaires se trouvent dans l'épiderme et même dans la cuticule, tandis que dans la couche sous-cutanée ils manquent complètement, prouvent que le pigment provient de l'épiderme et exclut ainsi la possibilité de tirer son origine de la couche sous-cutanée. En général, je n'ai pu constater le déplacement du pigment de la couche sous-cutanée dans l'épiderme. Les différents types des cellules pigmentaires constatés par F. P e r n i t z

(1913) ainsi que leur structure chimique sont importants à noter parce qu'au cours de mes études sur la réduction des branchies, j'ai pu observer la résistance différente des cellules pigmentaires à la régénération : les unes gardent très longtemps leur ramification magnifique pendant le processus de la réduction branchiale, tandis que les autres la perdent très vite et prennent l'apparence d'une masse irrégulière.

En général, l'épiderme des Axolotls blancs est plat, les vaisseaux sanguins et le réseau capillaire sanguin du tronc et des lamelles sont plus développés et les lamelles sont colorées en rose par suite de la congestion sanguine.

Le diamètre des vaisseaux sanguins des Amphibiens mélaniques est plus petit et les lamelles ne sont ordinairement pas colorées en rose. De même, les dimensions des branchies et surtout celles des lamelles des Animaux mélaniques sont plus petites que celles des Amphibiens blancs.

IV. — HISTOLOGIE DES TRONCS BRANCHIAUX RÉDUITS DES AXOLOTLS

La réduction branchiale chez les Axolotls est connue déjà depuis 1865, quand un des Axolotls ou des têtards Amphibiens du Jardin Botanique de Paris se transforma en Amblystome. En 1879, M. v. Chauvin a aussi obtenu une métamorphose d'Axolotl. De pareilles constatations ont, également, été faites plus tard. La métamorphose est suivie de près de la perte complète des branchies, c'est-à-dire les Amphibiens passent de la respiration branchiale à la respiration pulmonaire.

Les dimensions des branchies des Axolotls et surtout celles des lamelles branchiales, dépendent des conditions vitales. En été, la réduction branchiale est rare, tandis qu'en automne et en hiver, elle se produit très souvent. Il est possible que la variabilité des dimensions des branchies dépende du changement de la température, car l'intensité de la respiration en subit l'influence. Il se peut encore que cette variabilité augmente en général par suite de l'affaiblissement de l'impulsion vitale observée en hiver chez les Axolotls. Les expériences de Winterstein (1921) le prouvent clairement : les branchies

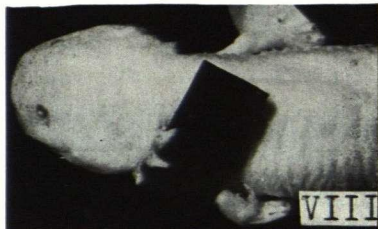


Fig. VIII. — *Axolotl B 8.*

Les lamelles sont presque complètement réduites, les troncs le sont fortement.

Longueur : 16,5 cm. ; rapport : 3/4.

Fig. IX. — *Axolotl B 9.*

Les lamelles sont complètement réduites, les troncs le sont fortement. La première branchie est amputée.

Longueur : 23,5 cm. ; rapport : 1/1. Fig. 13.

plongées dans de l'eau fortement oxygénée se rétrécissent. De même, B a r f u r t h (en 1906) a constaté que la régénérescence ne se produit même point dans l'eau à 10° C, tandis qu'elle s'accélère à une température allant jusqu'à 28° C. Les études d'hypertrophie compensatrice prouvent aussi que les dimensions des organes varient. La réduction des troncs branchiaux s'effectue de deux manières : chez quelques-uns des Amphibiens, elle est lente avec de longs intervalles, pendant lesquels le processus de la réduction s'arrête complètement. Dans ces cas, les branchies ne diminuent pas de plus de la moitié, par contre, dans d'autres cas, la réduction est rapide : déjà au cours de 2 à 4 semaines, des branchies bien développées, il ne reste que des vestiges rudimentaires.

De même, sous le rapport histologique, les deux processus de métamorphose diffèrent en partie : la réduction lente est suivie de processus intérieurs des tissus, tandis qu'au cours d'une réduction rapide,

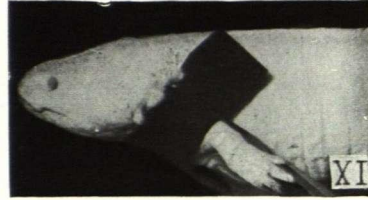


Fig. X. — *Axolotl B 3.*

Les lamelles sont complètement réduites, les troncs le sont fortement, surtout celui de la seconde branchie.

Longueur : 18 cm. ; rapport : 2/3.

Fig. XI. — *Axolotl B 12.*

Les lamelles sont complètement réduites, les troncs le sont fortement.

Longueur : 17,5 cm. ; rapport : 3/4.

la séparation des éléments cellulaires et la migration vers l'extérieur occupent une place importante. Sur les figures I-XIII, on voit en détail différentes branchies déprimées d'Axolotls.

La plupart des recherches histologiques antérieures sur l'involution des Amphibiens se rapportent à la queue des têtards. Parmi ces travaux, mentionnons ceux de Barfurth (1877), de Loos (1889), de Noetzel (1895), de Saguschi (1915), de Denner (1924) et d'autres auteurs. Ce n'est que dans un des ouvrages de Kornfeld qu'on trouve entre autres une brève description sur la réduction des lamelles branchiales de la Salamandre. L'involution des lamelles branchiales chez les Axolotls est dépeinte par A. Grotans (1934). Au cours de la réduction, j'ai observé dans la peau (épiderme et derme) la transformation régressive de la musculature, des vaisseaux sanguins et des tissus conjonctifs.

1. — Réduction de la peau (épiderme et derme)

De même que la réduction de l'épiderme et de la cuticule des lamelles branchiales, celle qu'on observe sur les troncs commence, le plus souvent, dans la partie distale et s'achève dans la partie basale, mais aussi, bien que plus rarement, dans toute la partie ventrale du tronc et en partie sur les côtés, tandis que la transformation régressive dans la partie dorsale est ralentie. En outre, la rapidité de l'involution de la peau du tronc est parfois augmentée dans certaines places des

parties ventrales ou latérales des troncs, tandis que, dans le reste du tronc branchial, elle est plus faible.

Les premiers indices de la réduction ont été constatés dans les tissus basaux de l'épiderme (*Str. cylindricum* et *Str. germinativum*) et dans la couche sous-cutanée. J'ai observé des processus pareils au cours de la réduction des lamelles branchiales des Axolotls. L o o s, N o e t z e l et D e n n e r t ont constaté la même chose, bien que dans une mesure plus faible, au cours de la transformation régressive du pli caudal des têtards d'Amphibiens. La membrane basale nettement homogène, mince, à surfaces lisses, ne garde point sa structure antérieure : elle devient lâche et sa structure fibrillaire est facile à voir.

En même temps, surtout la partie basale de l'épiderme se relâche également davantage et les espaces intercellulaires s'agrandissent. Les tissus réduits s'amoindrissent et s'entrelieut à l'aide de ramifications du protoplasme. Avec la réduction ultérieure des cellules, la communication des ramifications du protoplasme avec les cellules voisines cesse et les tissus s'orientent basalement, c'est-à-dire vers les tissus colloïdaux. Au début, les noyaux qui y ont pénétré renferment le protoplasme et les restes réduits des manteaux cellulaires. Les voies intercellulaires ne servent plus qu'à la sortie des produits involués de l'épiderme dissous. Durant tout le temps que la cuticule forme la membrane compacte qui la délimite de l'épiderme, le déplacement des produits de la réduction épidermique dans les tissus colloïdaux est entravé. Ceux-là pénètrent dans les tissus colloïdaux en petites quantités entre les tissus fibrillaires lâches (fig. 7 et 9). Dans les coupes isolées, on a pu constater l'accolement des espaces intercellulaires avec les chambres et les interstices qui se trouvent dans les tissus colloïdaux. En outre, les ramifications de plusieurs cellules épidermiques basales s'enfoncent dans la membrane basale, et leur liaison avec les fibres des tissus conjonctifs est très probable. Ceci démontre que l'épiderme et les tissus conjonctifs ne sont plus délimités d'une manière distincte et que le déplacement des produits de l'involution épithéliale dans les tissus colloïdaux est possible. L o o s et D e n n e r t ont observé, dans le pli caudal des Amphibiens, le même accolement de l'épiderme avec les tissus conjonctifs.

D'autre part, la membrane basale projette des excroissances cunéiformes dans la couche cellulaire basale de l'épiderme (*Stratum cylindricum*). Dans les branchies normales, des excroissances de ce genre se trouvent plus rarement et leurs dimensions sont plus petites. Leur importance pour les branchies réduites n'a pu être établie.

Au cours de la transformation régressive, la membrane basale devient encore plus lâche (fig. 10), et en plusieurs endroits elle est

complètement répartie en fibres placées l'une à côté de l'autre. Pendant le processus suivant, la couche dermique disparaît complètement par-ci par-là ; quelques fragments de cette dernière se rencontrent entre les restes des cellules épidermiques migratrices (fig. 7) ou dans les tissus conjonctifs. Ceci se rapporte surtout aux parties ventrales des troncs.

La réduction de la couche sous-cutanée de la partie dorsale des troncs branchiaux est fort ralentie (fig. 8), et il arrive assez souvent, que la transformation régressive se termine de manière à ce que cette couche devienne lâche.

A la place des surfaces lisses de la couche dermique du tronc, par suite de processus mentionnés de la réduction, un pannicule rugueux se forme entre l'épiderme et le chorion du tronc. Ce pannicule se transforme peu à peu en une membrane basale fortement ondulée. La rugosité de cette dernière se voit non seulement dans les coupes transversales, mais aussi dans les coupes longitudinales des troncs. Le nombre des plis augmente plus on se rapproche de la partie distale du tronc.

Au lieu des tissus colloïdaux ou des cellules migratrices déprimées, des espaces intercellulaires arrondis libres se forment. Ils se remplissent peu à peu par les cellules avoisinantes qui augmentent en dimensions. De cette manière, la partie distale du tronc se remplit avec le temps de cellules épidermiques réduites (fig. 7). Au cours de la réduction ultérieure, l'épiderme du tronc s'épaissit notablement (fig. 10).

Dans les endroits de la coupe transversale du tronc où la membrane basale a disparu, les produits de la réduction épidermique se déplacent librement dans les tissus conjonctifs. Ils y restent longtemps, empêchant de définir la limite entre l'épiderme et les tissus conjonctifs. Les noyaux sont ordinairement complètement dénudés, ou entourés d'une mince couche de protoplasme. Plus tard, ce contraste se réduit, et on ne peut plus distinguer les noyaux des tissus conjonctifs environnants.

Les parties distales des troncs de plusieurs Amphibiens étaient complètement occupées par des éléments de l'involution épidermique. Un épiderme épais a été constaté le plus souvent dans ces préparations.

Les processus de la réduction épidermique changent aussi les formes des cellules. J'ai observé la présence de cellules prismatiques à noyaux longs et étroits, décrites par D e n n e r t et L o o s. L'axe de ces cellules est perpendiculaire à la membrane basale. Mais autant que me l'ont permis mes préparations, je n'ai pu constater comme indice général de la réduction branchiale, que, sous l'influence de l'involu-

tion, des cellules de diverse forme prennent une forme plus ou moins cylindrique ou prismatique. Très souvent la forme des cellules reste la même, — cubique ou ronde (fig. 10, 11 et autres).

Souvent même à l'origine du processus, la transformation régressive des branchies des Axolotls a été constatée sur tout l'épiderme et conséquemment cette influence se montre dans les couches cellulaires épithéliales extérieures. Par contre, les observations de L o o s et de D e n n e r t faites sur la réduction du pli caudal des Amphibiens prouvent que les couches cellulaires extérieures de l'épiderme peuvent rester sans être influencées par la réduction, au moins pendant quelque temps. De cette manière, dans les deux cas, notamment dans la réduction des branchies des Axolotls et du pli caudal des têtards des Amphibiens, il y a une certaine différence.

Chez plusieurs Amphibiens dont la réduction branchiale s'effectue très rapidement, un rôle important appartient à la migration vers l'extérieur des couches cellulaires extérieures de l'épiderme, par cellules individuelles ou par groupes. De même, L o o s met en évidence, dans la transformation régressive du pli caudal des têtards des Amphibiens, la migration à l'extérieur des cellules épidermiques, mais ne lui attribue aucune importance intrinsèque dans le processus de la réduction. La réduction complète de l'épiderme est possible, et dans ce cas, les troncs branchiaux ne sont revêtus que de la membrane basale. Au-dessus de la membrane basale se trouvent encore quelques cellules épidermiques (fig. 12). Afin de me convaincre que la réduction mentionnée du tronc n'est pas seulement la desquamation générale de la peau, j'ai préparé des coupes de la peau de la tête et je n'y ai observé aucun indice de réduction.

Simultanément à la réduction cellulaire, le protoplasme se teint plus vivement et contient de plus en plus d'éosine. Quelquefois les restes de cellules réduites se teintent en rouge comme les érythrocytes. Les cellules cornées subissent la même influence, tandis que la coloration du protoplasme des autres cellules normales est légèrement rougeâtre. De même, la coloration du noyau des cellules déprimées est différente. Par suite de l'emplacement de la chromatine à la surface du noyau, la coloration de la partie centrale de ce dernier est plus claire que celle de la périphérie. Une dépendance pareille des couleurs des cellules déprimées a été indiquée dans les études précédentes au sujet de la réduction des têtards d'Amphibiens.

La réduction des troncs est surtout observée dans leurs parties distales où la musculature fait défaut. La transformation régressive des troncs au cours d'une réduction branchiale incomplète se termine



Fig. XII. — *Axolotl B II.*

Les lamelles sont complètement réduites, les troncs fortement réduits.

Longueur : 24 cm. ; rapport : 5/7. Fig. 12, 14.

Fig. XIII. — *Deux branchies d'Axolotl.*

Branchie supérieure avec lamelles considérablement réduites et tronc, dont la réduction a commencé. L'extrémité distale du tronc courbé indique clairement le début de la transformation régressive du tronc. Rapport 9/5.

Au cours du processus de réduction, la branchie inférieure a perdu la partie distale de son tronc. Au début de la réduction, le tronc branchial a été aussi long que celui de la branchie supérieure. Les lamelles sont fortement réduites. Rapport : 9/5.

En comparant les deux branchies, on remarque la formation souvent observée d'un tronc court, ce qui peut servir à démontrer la réduction incomplète des branchies. Figures des préparations de plusieurs branchies similaires en réduction : 1-4.

ordinairement par la réduction de la partie du tronc dépourvue de musculature.

La transformation régressive des branchies se poursuit sans interruption jusqu'au moment où le processus de la réduction cesse. Je n'ai pu observer aucun changement de rapidité de la réduction au cours de ce processus.

2. — Réduction de la musculature

Au début de la réduction, on n'observe point de modifications dans la musculature, vu que la réduction des branchies prend son origine dans la partie distale du tronc, tandis que les fibres musculaires ne s'étendent que jusqu'au dernier tiers ou aux trois quarts du tronc. Chez la plupart des Animaux, la réduction dans les parties du tronc dépourvues de fibres musculaires est accélérée. Par contre, dans les autres parties contenant des fibres musculaires, elle est ralentie. Je ne voudrais point attribuer exclusivement le ralentissement de la réduction à la musculature, car il pourrait y avoir d'autres raisons, comme par exemple, diminution de la surface respiratoire. Il arrive souvent que la partie du tronc dépourvue de muscles est celle qui se réduit en automne et en hiver. Chez plusieurs Animaux, les troncs branchiaux réduits pendant les froids d'hiver reprennent au printemps ou en été leur longueur précédente, tandis que ceux des autres Amphibiens ne la recouvrent qu'en partie. La quantité d'aliments consommés par les Axolotls diminue considérablement vers la fin de l'automne et en hiver et, en même temps, on observe, le plus souvent, l'affaiblissement de leur vitalité.

La réduction de la musculature commence par le relâchement de ses fibres et les filaments musculaires ne sont plus si étroitement liés entre eux. L o o s dit que leurs fibres se divisent en « filaments primitifs ». J'ai pu observer que les sarcoplasme, sarcolemme, endomysium et périnomyium intérieurs, qui lient les fibres et les filaments musculaires, ont partiellement ou complètement disparu, tandis que les filaments n'ont pas changé leur emplacement réciproque. A partir de ce moment, les fibres isolées sont divisées par des espaces libres.

Au cours de la réduction ultérieure, le contraste entre les fibrilles musculaires diminue. Elles se rapprochent réciproquement et paraissent adhérer l'une à l'autre. Simultanément, de temps en temps, il s'y produit des métamorphoses chimiques, car la connexion des couleurs augmente et une réfraction s'effectue. La délimitation des parties

fibrillaires anisotropiques et isotropiques n'est plus si marquée (fig. 14). C'est dans la partie distale du tronc, que les indices mentionnés plus haut sont le plus visibles, tandis que, dans la partie basale, ils sont moins nets ; c'est pourquoi il faut admettre que la réduction de la musculature commence aussi dans ses parties distales libres et continue dans les parties proximales. De même, la réduction des fibres musculaires dans la coupe transversale du même tronc s'est faite différemment pendant plusieurs expériences : au cours des unes, le processus n'a fait que commencer, tandis que les autres fibres se trouvaient depuis quelque temps déjà sous l'influence de la transformation régressive.

Au cours de la métamorphose ultérieure des filaments musculaires, il se forme une masse homogène, dans laquelle on voit beaucoup de substances nucléaires, peut-être les vestiges de noyaux musculaires (corpuscules musculaires). Pendant cette période et dans les stades postérieurs, les espaces libres, formés par suite de la réduction musculaire, se remplissent peu à peu de tissus conjonctifs.

Mes observations correspondent à celles de L o o s, ce qui prouve que la réduction musculaire, dans les branchies et dans la queue des têtards amphibiens, est, généralement, analogue. M e t s c h n i k o f f écrit sur la réduction de la musculature caudale des têtards amphibiens : «Im Beginn der Metamorphose neben einigen Schwanzmuskeln amoeboiden Zellen sich anhäufen, welche allmählich ganze Stücke von Primitivbündeln umwickeln, um sie dann vollständig aufzufressen. » Dans mes préparations, au cours de la réduction, je n'ai pas pu constater une activité intense des leucocytes. De même, B a r f u r t h ne dit rien au sujet de la participation des leucocytes au processus de la réduction.

3. — Réduction des vaisseaux sanguins

La musculature et la membrane basale du tronc branchial se trouvent parmi les parties constitutives les plus stables, car elles conservent le plus longtemps leur structure et ne se laissent pas influencer par les processus de la résorption. Par contre, le système sanguin est le premier qui subit l'influence des moindres processus de la réduction branchiale. L o o s classe les sinus sanguins caudaux des têtards amphibiens parmi celles des formations qui se réduisent le plus rapidement.

La réduction du système circulatoire branchial se marque avant tout par une forte diminution de la quantité des éléments morpho-

logiques sanguins, et, même dans les vaisseaux sanguins de la partie distale du tronc, ces éléments peuvent faire complètement défaut (fig. 1 et 5). Les éléments morphologiques sanguins se trouvent en grande quantité dans les sinus sanguins des branchies normales; toutefois, les parois des vaisseaux sanguins ne sont pas liées, mais gardent leur ancienne forme. De même, dans les branchies, comme le dit également L o o s en ce qui concerne la queue des têtards amphibiens, on constate des globules rouges en dehors des parois des sinus sanguins. Ce dernier fait a déjà été observé par M e t s c h n i k o f f qui l'a dénommé « diapédèse passive ». Il est même possible d'observer, de l'extérieur, l'absence, dans les lamelles et le tronc branchiaux, d'éléments morphologiques sanguins. Les lamelles qui, jusqu'à ce moment, étaient roses par suite des érythrocytes, dès l'origine du processus deviennent plus claires, de la couleur du corps. On ne voit plus de vaisseaux sanguins roses à travers l'épiderme du tronc. Pendant ce temps, il se forme, dans les tissus colloïdaux du tronc, beaucoup d'interstices et de grandes cavités; la plupart d'entre eux s'accolent avec les sinus sanguins. Dans les troncs branchiaux normaux, il m'a été impossible de constater de pareilles cavités dans les tissus colloïdaux.

Bientôt aussi commence la réduction des parois des vaisseaux sanguins: les cellules épithéliales de la couche intérieure des parois se séparent et pénètrent dans les sinus sanguins; la couche oblongue de la musculature intérieure, ainsi que l'extérieure, qui est circulaire, se relâchent; entre les fibres musculaires se forment des vacuoles.

Les cellules épidermiques réduites se déplacent dans les parois lâches des vaisseaux sanguins et aussi dans l'intérieur de ces vaisseaux. Cela concerne surtout les parties distales des troncs et a été observé chez plusieurs Animaux. La réduction des parois des vaisseaux sanguins continue: les parois deviennent de plus en plus lâches, jusqu'à ce qu'elles s'abouchent avec les éléments de la réduction et les tissus conjonctifs environnants de l'épiderme.

De même, dans la partie basale du tronc, les vaisseaux et leurs parois se réduisent considérablement. Dans plusieurs préparations, le diamètre des veines et des artères du tronc et l'épaisseur de la paroi ne diffèrent point des dimensions des vaisseaux latéraux des lamelles (fig. 5).

4. — Réduction des tissus ligamenteux

Au début de la transformation régressive des tissus conjonctifs on observe la diminution du contraste entre les fibres des tissus

conjunctifs lâches (fig. 10). Ces fibres, ainsi qu'on le voyait dans les préparations, semblaient pour la plupart des cas s'emboucher avec les tissus colloïdaux. Ordinairement, la partie centrale du noyau des cellules spiciformes se colore d'une teinte plus claire, tandis que les contours extérieurs du noyau sont foncés. Les dimensions des cellules elles-mêmes diminuent. Tandis que les troncs branchiaux se rétrécissent, les noyaux ainsi que les fibres relâchées des tissus conjunctifs se rapprochent et les tissus colloïdaux, pauvres en éléments cellulaires, et qui, jusqu'à la réduction des troncs, étaient transparents, se remplissent de noyaux cellulaires et de fibres tout en perdant leur transparence. Les fibres ne sont plus placées dans un certain ordre, mais prennent les directions les plus diverses. Au cours de la réduction postérieure, les fibres des tissus conjunctifs, en se liquéfiant, s'englobent entièrement avec les tissus colloïdaux, tandis que les restes des noyaux des cellules déprimées se voient encore pendant quelque temps. Simultanément à la réduction des tissus conjunctifs, il s'y forme beaucoup d'interstices remplis de liquide des tissus (fig. 13) et contenant les éléments de la réduction des tissus conjunctifs, des vaisseaux sanguins, de la musculature et même de la peau. On pourrait les comparer aux fentes du système lymphatique. Cela démontre que les processus réductifs des tissus conjunctifs cellulaires des composants coïncident, en général, avec la transformation régressive des autres tissus.

La réduction des cellules pigmentaires se manifeste par le fait que leur pigment perd ses ramifications et prend la forme d'une boule. La partie centrale du noyau cellulaire perd de sa coloration. Je n'ai pas constaté le déplacement du pigment vers l'extrémité du tronc : il reste à son ancienne place, c'est-à-dire près de la membrane basale. Après la réduction du tronc, la quantité de pigment dans l'extrémité du tronc augmente autour de ce dernier et partiellement de ses parties environnantes (fig. 15) ; le pigment, qui peut-être antérieurement était dispersé sur un tronc deux fois plus long, se rassemble surtout dans la partie distale du tronc et dans la partie contiguë. Il en résulte la coloration augmentée des branchies réduites des animaux mélaniques. L o o s décrit un changement semblable de coloration au cours de la réduction caudale des larves amphibiennes. La queue des Amphibiens, surtout son extrémité distale, devient plus foncée. Ainsi que je l'ai déjà mentionné, la rapidité de la réduction de toutes les cellules pigmentaires n'a pas été la même : la plupart des Amphibiens perdent promptement leurs ramifications bien développées et se transforment en une masse irrégulière. Je n'ai pu observer une transformation

ultérieure de ce pigment. C'est un des produits les plus tenaces parmi les tissus réduits.

J'ai déjà dit que E. G. B o u l a n g e r a observé la métamorphose des Axolotls et a constaté que leur transformation est classée en huit degrés. B o u l a n g e r n'a pas effectué de recherches histologiques. Mes observations se rapportent aux animaux adultes. Dans la réduction des branchies de ces Animaux, je n'ai pas constaté une graduation pareille à celle que dépeint B o u l a n g e r. De même, le développement de la réduction branchiale a été tout autre. Au cours de la première période, qui, en général, correspond aux trois premiers stades de transformation régressive constatés par B o u l a n g e r, la réduction des lamelles et des troncs a été accélérée, tandis que plus tard elle s'est considérablement ralentie. La première période de la réduction a duré de 2 à 4 semaines, tandis que la réduction ultérieure des branchies a duré, le plus souvent, quelques mois. Ainsi, par exemple, les branchies des deux Axolotls se réduisent et deviennent, au bout de 4 à 7 semaines, telles qu'on peut les voir sur les figures. Pendant la réduction des branchies des Animaux observés, je n'ai pas constaté de rapport respectif entre la transformation régressive du tronc et celle des lamelles, pareille à l'involution décrite par B o u l a n g e r. Plusieurs fois, je me suis efforcé de suivre la réduction branchiale quand la partie distale du tronc était réduite, mais les lamelles se trouvant dans les parties distales du tronc ne manifestaient aucun indice de réduction.

En examinant une fois de plus les processus communs de réduction des troncs branchiaux des Axolotls, autant que me l'ont permis mes études, j'ai constaté ce qui suit :

Indépendamment de l'entourage, c'est-à-dire des conditions vitales extérieures, ou bien de la métamorphose ontogénétique des animaux qui sont la cause de la réduction branchiale des Axolotls, le processus de la réduction est, en premier lieu, lié à la transformation régressive des vaisseaux sanguins, puis continue à se développer ensuite dans les tissus colloïdaux et dans la musculature.

La réduction de la peau, de la musculature, des vaisseaux sanguins et des tissus cellulaires a cela de commun, que ce sont leurs matières conjonctives qui se désagrègent les premières, c'est-à-dire les matières qui réunissent en un tout les éléments isolés de ces tissus. Après la disparition de ces matières, les tissus sont lâches. Simultanément on constate un changement dans la structure des éléments mêmes des tissus ; le noyau résiste le plus au processus de la réduction, tandis que celui de la dissociation s'effectue plus rapidement dans le reste de la cellule. De cette manière, les cellules isolées des tissus, apparte-

nant aux différents feuillets embryonnaires, reviennent de nouveau à leur état indifférent. La réduction branchiale n'est pas une simple dégénérescence des organes mais plutôt, si nous ne comptons pas quelques cellules rejetées à l'extérieur, une résorption dans le sens propre du mot. L'importance des leucocytes dans le processus de la réduction des branchies est complètement insignifiante ; les produits liquéfians de la réduction sont les humeurs et le sang du corps.

V. — HISTOLOGIE DES BRANCHIES NORMALES ET RÉDUITES DU PROTÉE (PROTEUS ANGUINEUS LAUR.)

Les troncs branchiaux des deux Protées (fig. XIV) se ramifient déjà non loin de leur base. Les dimensions des ramifications sont égales, c'est pourquoi je n'ai pu les diviser en primaires et secondaires. Les lamelles se trouvent sur le tronc et les ramifications. Ordinairement, le nombre des couches cellulaires de l'épiderme branchial (fig. 17 et 18) est de 3 ou 4 ; dans quelques endroits des coupes transversales de plusieurs préparations, dans la partie basale du tronc, j'ai constaté 7 couches, tandis que dans les parties distales des ramifications il n'y en avait que deux. En général, la variation de l'épaisseur épidermique dans les parties isolées des branchies est insignifiante. Les cellules de la couche basale sont ordinairement cubiques ou rondes, celles des couches supérieures sont plates. La forme des noyaux est souvent ronde, elliptique ou bien irrégulière. L'axe des noyaux de la couche cellulaire supérieure est parallèle à la superficie de la coupe transversale du tronc, tandis que ceux des noyaux de la couche profonde sont placés diversement. Je n'ai pas constaté, dans l'épiderme, la présence de cellules glandulaires de *Le y d i g* ou d'autres. Cette description prouve que l'épiderme branchial des Protées est plus mince et que la différenciation anatomique se trouve à un degré inférieur que chez les Axolotls.

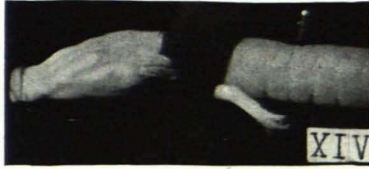


Fig. XIV. — *Protée N 2.*

Les troncs et les lamelles branchiaux sont considérablement réduits.

Longueur du *Protée*: 22,5 cm.; la longueur des branchies sur la figure est, relativement à leur grandeur naturelle, comme 2 : 3. Fig. de la préparation 18.

A la base de l'épiderme, se trouve un produit du chorion, la membrane basale, qui délimite l'épiderme du reste du chorion. La membrane basale contient beaucoup de fibres des tissus conjonctifs lâches. Le reste des branchies est occupé par les vaisseaux sanguins. Dans la coupe transversale de la partie proximale d'un tronc, j'ai compté 15 grands et 10 petits vaisseaux sanguins. Entre les vaisseaux sanguins, se trouvaient les tissus colloïdaux, où l'on voyait les fibres des tissus conjonctifs lâches. Les vaisseaux sanguins sont de même revêtus de ces fibres. La musculature ne se trouve que dans la partie basale du tronc et en occupe environ $1/5$ ou $1/4$. Elle est placée en direction dorsale et ventrale des vaisseaux sanguins centraux du tronc. Par suite de l'accroissement du diamètre des vaisseaux sanguins des lamelles, dans les ramifications branchiales, à environ 5 à 10 μ de l'extrémité distale, se forment des vaisseaux sanguins à 1 ou 2 ramifications (fig. 15). De même, les lamelles basales donnent de nouveaux vaisseaux sanguins ramifiés, dont deux vaisseaux ventraux sont liés aux lamelles au moyen de deux petits vaisseaux. Ces derniers, qui se trouvent dans la partie distale de la lamelle, sont divisés incomplètement, et entre eux on peut distinguer la circulation du sang.

La jonction des rameaux s'effectue encore plus proximale. L'abouchement des vaisseaux ne s'effectue plus après la jonction des ramifications, c'est pourquoi le nombre des vaisseaux sanguins s'accroît en direction proximale de la branchie. L'abouchement des grands vaisseaux sanguins du tronc et des ramifications s'effectue en un point indéterminé du tronc et n'est pas lié à l'abouchement des rameaux.

Il existe plusieurs ouvrages sur la structure normale des branchies chez les Protées : B o a s (1882), C l e m e n s (1884), G e g e n b a u r (1901), F a u s s e k (1902), O p p e l (1905), etc., mais il m'a été impossible de trouver un travail quelconque sur les branchies réduites. Dans les ouvrages des auteurs mentionnés, on ne trouve aucune donnée déterminée sur la structure des lamelles, des ramifications et des vaisseaux sanguins ainsi que sur celle de l'épiderme branchial du Protée. C'est pourquoi il m'a été indispensable de compléter les observations antérieures sur l'histologie des branchies normales du Protée autant que cela m'a été possible étant donné le manque de matériaux.

Mes observations des branchies réduites du Protée ne se basent que sur les branchies involuées de deux Animaux ; aussi ne pourrai-je les généraliser en parlant de la réduction branchiale chez le Protée. Je les compte plutôt comme une description de la réduction branchiale de certains Animaux.

La transformation régressive des branchies commence par des changements dans l'épiderme et la membrane basale. La réduction des couches cellulaires basales de l'épiderme est plus intense que celle des couches supérieures. Plusieurs stades de la transformation des cellules épidermiques se voient sur la figure 18. Au début de la réduction, les dimensions des cellules sont les mêmes, mais le protoplasme devient plus clair. Plus tard, les dimensions du protoplasme et des noyaux diminuent, et la cellule réduite se trouve dans un champ clair. Dans les périodes ultérieures de la réduction cellulaire, le protoplasme disparaît du champ d'observation. La figure montre que les cellules supérieures de l'épiderme viennent de commencer à se réduire, tandis que, dans les cellules inférieures, la transformation régressive va déjà vers sa fin. Simultanément aux processus de la réduction de l'épiderme, la membrane basale devient lâche. Par suite de la tendance des cellules épidermiques à se déplacer dans les tissus colloïdaux des branchies, et de la pression prolongée vers l'axe du tronc, la membrane basale se courbe. Cependant les changements survenus au cours de la réduction dans la peau branchiale du Protée n'égalent aucunement ceux que j'ai pu constater dans les branchies des Axolotls. Bien que la membrane basale se courbe, la profondeur des plis est trop insignifiante en comparaison de ceux qu'on a vu dans les branchies des Axolotls (fig. 12). Dans quelques préparations seulement, le nombre des cellules épidermiques était de 14 et encore s'étaient-elles considérablement enfoncées dans les tissus conjonctifs. Le déplacement des produits de l'involution cutanée dans les tissus conjonctifs est très lent. Le contraste de ces processus disparaît beaucoup plus vite que chez les Axolotls.

Bien que le processus de la réduction ait été plus intense dans l'épiderme et que les parois des vaisseaux sanguins soient devenues plus lâches, les vaisseaux sanguins étaient remplis de sang jusque dans les extrémités distales des branchies. J'ai déjà mentionné que j'ai constaté tout le contraire chez les Axolotls, à l'exception d'un Amphibien (Axolotl), chez lequel la réduction cutanée dans la partie distale du tronc avait déjà commencé, tandis que les éléments sanguins morphologiques remplissaient encore les vaisseaux du tronc.

On voit aussi, chez les Protées, la formation de fentes et de cavités ; il est probable qu'elles se remplissent de substances liquides provenant de la réduction des tissus. Quant à la réduction musculaire, elle est semblable à celle que j'ai décrite touchant les Axolotls.

Les figures représentant l'achèvement de la transformation régressive des branchies (fig. 19) rappellent beaucoup ceux de quelques Axolotls (fig. 13 à 15) : l'épiderme est complètement réduit, la surface branchiale est considérablement recourbée et les vaisseaux sanguins réduits. Les tissus colloïdaux transparents du tronc sont remplis de fibres des tissus conjonctifs lâches, lesquelles se rassemblent de toutes les parties du tronc. Entre les tissus conjonctifs, on voit alors beaucoup d'interstices et de cavités remplies de liquide et des restes des tissus réduits. Le rôle des leucocytes dans le processus de la réduction est minime.

Comme nous l'avons vu, la migration des cellules pendant le processus de la réduction branchiale a été peu importante, aussi pouvons-nous assimiler le processus de la transformation à la résorption.

VI. — HISTOLOGIE DES BRANCHIES RÉDUITES DES LARVES DU TRITON (TRITON CRISTATUS LAUR.)

L'histologie des branchies normales des Tritons est déjà connue grâce aux ouvrages de Boas (1882), Paulick (1884), Maurer (1888), Wiedersheim (1890), Clemens (1905), etc.

Oppel (1905), dans son livre : « Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere », donne une description

des branchies des Amphibiens et des Poissons. Il écrit que vers son extrémité, l'épithélium des lamelles branchiales n'a qu'une couche, tandis que dans sa base il en a deux. Cependant, dans mes préparations, j'ai constaté que le nombre des couches cellulaires de l'épithélium du tronc branchial, dans sa partie distale, est ordinairement de 2



Fig. XV₁.



Fig. XV₂.

Fig. XV. — Deux larves de Tritons.

La première (XV₁) a les branchies non réduites ; la seconde (XV₂) a ses branchies complètement réduites. La longueur de la première larve est de 3,4 cm., et celle de la seconde, de 3,7 cm. Les figures des branchies sont, quant à la taille naturelle des larves, comme 3 : 2 et 5 : 4. Figures de la préparation anatomique de la seconde larve : 21 et 22.

et dans la partie basale de 2 ou 3. En outre, dans la partie distale du tronc, on rencontre rarement de grandes cellules (cellules de L e y d i g) avec protoplasme clair, vacuolé et de petits noyaux. Dans mes préparations, la musculature n'atteignait pas le bout du tronc, mais se terminait déjà au milieu de celui-ci. La membrane basale et les parois des vaisseaux sanguins du tronc (artères et veines) sont minces. Les deux principaux vaisseaux sanguins se divisent en plusieurs petits vaisseaux et se lient entre eux à l'aide de capillaires.

Au cours de la réduction des parois des vaisseaux sanguins, de la musculature et des éléments des tissus conjonctifs ainsi que des cellules épidermiques isolées, on observe des changements qui, en général, sont semblables aux processus constatés chez les Axolotls et les Protées. Par contre, le début, le développement et la durée de la transformation régressive des tissus (épithélium, musculature et tissus conjonctifs), chez le Triton, portent un autre caractère que chez les deux Animaux que nous venons de mentionner.

La réduction commence dans les cellules épidermiques, et bientôt tout l'épiderme devient très lâche (fig. 20). Le relâchement de l'épiderme du Triton se distingue surtout, lorsqu'on le compare à celui des Axolotls et des Protées. Par suite du relâchement cutané, on observe chez le Triton une migration des cellules vers l'extérieur plus intensive que chez les Axolotls et les Protées. Le déplacement des résidus de la réduction épidermique dans les tissus conjonctifs s'effectue de deux manières : chez les uns, il est accéléré, tandis que, chez les autres, il est plus ou même complètement ralenti. Au cours de la réduction des vaisseaux sanguins et de l'épiderme, je n'ai pas pu constater de liaison, car le commencement et le développement de la transformation régressive chez des individus isolés étaient différents. Bien que les parois des vaisseaux sanguins fussent devenues lâches et que la transformation régressive de l'épiderme fût presque complète, on trouvait dans les vaisseaux de quelques Animaux, il est vrai en nombre restreint, des globules. Par contre, chez d'autres Tritons, surtout dans les parties distales des troncs, les vaisseaux étaient complètement réduits, tandis que l'involution de l'épiderme n'avait que commencé. Par suite du passage à l'état liquide non-différentiel des tissus réduits du tronc, beaucoup de cavités et d'interstices se forment dans les tissus conjonctifs de ce dernier. Leur tâche est de recevoir et de transmettre au corps les tissus liquéfiés. La réduction musculaire est ralentie. Pendant que les autres tissus se réduisent, la musculature ne montre aucun changement. Chez quelques-uns des Tritons, à l'extrémité des troncs, se produit la coloration du pigment, telle que je l'ai décrite chez les Axolotls. La réduction des chromatophores, dans les branchies des Tritons, est ralentie. Il arrive que, dans les tissus conjonctifs, outre l'épiderme fortement réduit, se trouvent des chromatophores bien ramifiés. Dans les stades postérieurs de la transformation régressive branchiale, on remarque que les tissus colloïdaux transparents se remplissent de produits provenant de la réduction des tissus des troncs (fig. 20 et 21) : de cellules épidermiques, de filaments musculaires, de tissus conjonctifs lâches et de chromatophores. Au cours de la réduction suivante, j'ai de même

constaté que la réduction épidermique chez le Triton n'est pas la même dans le tronc entier ; dans une de ses parties, l'involution peut être accélérée, tandis qu'ailleurs elle est ralentie. La réduction épidermique peut être complète ; dans ce cas, à l'extérieur, les troncs sont recouverts de la membrane basale (fig. 22), et on voit beaucoup de filaments des tissus conjonctifs. Le dessin nous montre que, pendant ce temps, la musculature s'est encore légèrement réduite. J'ai déjà décrit une réduction aussi forte du tronc chez les Axolotls et les Protées. Dans la réduction branchiale du Triton, il n'y a pas de gradualité semblable à celle que l'on observe chez les Axolotls au cours de la transformation régressive des branchies. Il m'est arrivé d'observer des troncs de Triton fortement réduits, tandis que la longueur des lamelles n'avait pas changé notablement, bien que l'épithélium de 1 à 2 couches fût de même réduit partiellement. C'est pourquoi, pendant la réduction branchiale chez les Tritons, la migration des tissus vers l'extérieur est bien plus fréquente.

VII. — HISTOLOGIE DES BRANCHIES RÉDUITES DES LARVES DE LA SALAMANDRE (SALAMANDRA MACULOSA LAUR.)

La structure de la peau et des branchies normales de la Salamandre (*Salamandra maculosa* Laur.) a été décrite par les auteurs suivants : *Le y d i g* (1853), *B o a s* (1882), *W i e d e r s h e i m* (1890), *M a u r e r* (1895), *E r l a n g e r* (1896), etc. Dans mes préparations, j'ai constaté que, le plus souvent, l'épiderme des lamelles n'a qu'une couche cellulaire et que, dans les parties distales des troncs, il n'en a ordinairement qu'une. En ce qui concerne la musculature, je n'ai pu l'observer que dans les parties distales des troncs. Les parois des vaisseaux (veines et artères des troncs) sont minces, tandis que leur diamètre est considérable. Les vaisseaux capillaires se trouvent souvent près de l'épiderme dorsal du tronc, et il n'est pas rare qu'ils soient placés

en travers du tronc. Il m'a été impossible de constater, dans la partie distale du tronc, un abouchement direct de veines et d'artères. Les deux vaisseaux sanguins se divisent en plusieurs vaisseaux.

La réduction branchiale débute par le relâchement de l'épiderme de la partie distale des lamelles ainsi que de la partie ventrale du tronc. Simultanément, l'épiderme de la partie dorsale ne manifeste aucun signe de réduction. Le développement de la réduction des branchies chez la Salamandre égale plutôt la rapidité du même processus chez le Protée ou l'Axolotl. Je n'ai pu remarquer une intensité du processus de réduction semblable à celle observée chez les Tritons et les Salamandres. Simultanément au déplacement dans les tissus conjonctifs des cellules épidermiques, il se produit leur migration vers l'extérieur.

Par suite du déplacement ralenti des produits de réduction épidermique (fig. 23) dans les tissus conjonctifs, les vaisseaux sanguins ne se remplissent pas, pendant longtemps, de cellules épidermiques réduites et gardent leur ancienne forme. Les éléments morphologiques dans les vaisseaux sanguins sont rares. La diminution du nombre des globules dans les vaisseaux sanguins qui se réduisent est décrite également par Kornfeld. Le remplissage accéléré des tissus colloïdaux de filaments des tissus conjonctifs lâches au début de la réduction n'a pas été observé. Dans ce sens, la réduction des branchies chez la Salamandre diffère de celle de mes autres Animaux. La réduction musculaire ressemble beaucoup aux processus semblables chez les Animaux dont nous avons parlé. De même, la musculature de la Salamandre peut être classée parmi les tissus branchiaux qui se réduisent tardivement. La réduction des chromatophores est très lente et ressemble à celle des chromatophores chez les Tritons.

Dans les périodes suivantes de la réductions, on observe une transformations régressive complète de l'épiderme du tronc branchial. Le tronc est revêtu à l'extérieur de la membrane basale et de plusieurs cellules épidermiques fortement réduites. Dans les tissus colloïdaux du tronc, se trouvent beaucoup de filaments provenant des tissus conjonctifs. Pendant ce temps, la musculature s'est encore un peu réduite.

Le début, la rapidité et la durée de la transformation régressive des tissus branchiaux de la Salamandre (épithélium, muscles et tissus conjonctifs) ressemblent relativement davantage aux processus remarquables chez le Protée et l'Axolotl. Le processus de la réduction se manifeste en premier lieu par l'involution des vaisseaux sanguins, qui est bientôt suivie de la réduction de l'épiderme et de la cuticule et enfin de celle des tissus conjonctifs et de la musculature.

Pendant la réduction des branchies chez la Salamandre, la migra-

tion des tissus vers l'extérieur est plus restreinte que dans les branchies du Triton.

Le processus de la transformation régressive des cellules musculaires épithéliales et des tissus conjonctifs et autres, pendant la réduction, est, en général, le même que chez les Axolotls, les Protées, les Tritons et les Salamandres. A la fin du processus, ces cellules passent à l'état non-différencié ; par contre, le début, le développement, la durée, le degré de réduction des tissus diffèrent et par conséquent, après une certaine période de transformation régressive, quelques-uns des tissus des animaux mentionnés sont plus réduits, tandis que les autres ne manifestent aucun changement important et sont encore en état de remplir leur fonction dans l'organe.

VIII. — RÉSUMÉ

A. — HISTOLOGIE DES TRONCS BRANCHIAUX NORMAUX CHEZ L'AXOLOTL

Tout le long du tronc, dans ses parties distales et latérales, l'épiderme est ordinairement plus épais que dans la partie ventrale. Les coupes transversales du tronc ont un aspect varié : arrondi (aplati dorsalement ou ventralement), triangulaire, quadrangulaire, ovale, etc. Les cellules de la couche Matrix (Stratum cylindricum) sont cylindriques, dans la partie dorsale du tronc, et circulaires ou cubiques dans la partie ventrale. Dans la couche Stratum germinativum, les cellules glandulaires de Leydig occupent une place importante. Les Animaux blancs en ont le plus dans la partie dorsale du tronc et le moins dans la partie ventrale, tandis que, chez les Animaux mélaniques, la différence, sous ce rapport, entre les parties dorsales et ventrales est insignifiante. Il ne m'a pas été possible de constater l'ouverture à l'extérieur des voies intercellulaires. Les deux surfaces du chorion ou de la membrane basale dans les coupes transversales ou longitudinales des troncs branchiaux ne sont pas rugueuses mais,

en général, lisses. En se rapprochant de l'extrémité distale, la veine et l'artère principales du tronc se répartissent en plusieurs artères et veines assez souvent de grandeur identique, unies par un réseau capillaire. Le pigment branchial des animaux mélaniques se trouve surtout dans les tissus colloïdaux, mais souvent aussi dans l'épiderme. Les sinus sanguins et le réseau des cellules capillaires branchiaux des Animaux à pigmentation foncée étaient plus développés que ceux des Animaux blancs.

B. — HISTOLOGIE DES TRONCS BRANCHIAUX RÉDUITS DES AXOLOTLIS

Le plus souvent la réduction de l'épiderme et de la membrane basale du tronc prend son origine dans la partie distale du tronc et s'oriente ensuite vers l'extrémité proximale, ainsi que, quoique plus faiblement, dans le tronc entier. C'est dans la partie ventrale du tronc que l'involution est la plus intensive, tandis que dans l'extrémité dorsale elle est ralentie. En outre, la réduction cutanée du tronc peut être plus rapide à une extrémité ou sur un côté, tandis que dans les autres parties des branchies elle se manifeste plus faiblement. La réduction se produit en premier lieu dans les coupes basales de l'épiderme (Str. cylindricum et Str. germinativum) et dans la membrane basale. La partie basale de l'épiderme est moins serrée, les chambres intercellulaires s'agrandissent et la membrane devient lâche. Les faisceaux des cellules épidermiques basales s'enfoncent dans la membrane basale et leur accollement avec les tissus conjonctifs est possible. De même, dans plusieurs préparations, les voies intercellulaires étaient unies avec les cavités se trouvant dans les tissus colloïdaux. D'autre part, la membrane basale envoie aussi des excroissances cunéiformes dans la couche basale des cellules épidermiques. La réduction des cellules épithéliales isolées est notable : puis enfin, on ne remarque plus d'accolement du protoplasme des cellules avoisinantes et les cellules s'orientent librement entre les filaments de la membrane basale, vers les tissus colloïdaux. De cette manière, la partie distale du tronc se remplit graduellement de cellules réduites de l'épiderme.

Plus tard, l'épiderme peut s'épaissir. Le contraste entre les produits de la transformation régressive de l'épiderme ayant pénétré dans les tissus colloïdaux devient moins important, et on remarque leur abouchement avec les tissus conjonctifs voisins. Chez quelques Animaux, la migration des cellules à l'extérieur ne fait aucun doute.

Il arrive que l'épiderme se réduit complètement. Dans ce cas, le tronc branchial n'est recouvert que de la membrane basale. La réduction du tronc se produit le plus souvent dans sa partie distale dépourvue de muscles.

A l'origine du processus de la réduction, les fibres musculaires deviennent moins serrées et les filaments sont plus libres. Pendant cette phase, la substance unissant les fibres et les filaments musculaires se liquéfie. Un peu plus tard, le contraste entre les filaments diminue. Ils se rapprochent les uns des autres et semblent s'accoler. Les particules des filaments anisotropes et isotropes perdent leur acuité antérieure et sont difficiles à distinguer et même quelquefois complètement invisibles. Les fibres individuelles sont délimitées par des chambres, ce qui indique que le volume des muscles diminue. Dans les stades plus avancés de la réduction des fibres musculaires, il est impossible de les distinguer des tissus conjonctifs environnants. Le processus de la réduction se manifeste le plus distinctement dans la partie distale du tronc, tandis que, dans sa partie basale, il est marqué plus faiblement.

Le premier indice de la réduction semble être la diminution de la quantité des éléments morphologiques sanguins et leur disparition complète dans les sinus sanguins, bien que les parois des sinus sanguins, dépourvus de globules, ne s'abouchent point et gardent leur ancienne apparence. Ensuite on remarque la réduction des parois des sinus sanguins : les cellules de l'endothélium se séparent et pénètrent dans les sinus sanguins, tandis que la musculature n'est plus si serrée. Les cellules épidermiques réduites s'infiltrent dans les parois lâches des sinus sanguins et à l'intérieur de ces derniers. En même temps, on observe la formation de vastes lacunes.

A l'origine de la réduction des tissus conjonctifs, le contraste entre les fibres des tissus conjonctifs lâches diminue, et la coloration des parties centrales nucléaires des cellules spiciformes devient plus claire. Au cours de la diminution du tronc, les noyaux des tissus conjonctifs et les fibres se rapprochent et remplissent les tissus colloïdaux transparents de produits mentionnés. Dans les phases suivantes de la réduction, les fibres des tissus conjonctifs se liquéfient et s'abouchent avec les tissus colloïdaux, tandis que les restes nucléaires des cellules réduites se voient encore pendant quelque temps dans les tissus colloïdaux.

La réduction des cellules pigmentaires débute par le fait que leur pigment prend la forme d'une boule. Ces cellules restent près de la membrane basale. Lors de la diminution du tronc, le pigment se

rassemble surtout dans sa partie réduite et l'intensité de la coloration du tronc est renforcée.

En général, le processus de la réduction se manifeste par la transformation régressive des sinus sanguins, suivie bientôt de la réduction de l'épiderme et de la cuticule. Il se développe ensuite dans les tissus conjonctifs et la musculature. Abstraction faite de quelques cellules migratrices, la réduction des branchies est une résorption dans le sens propre du mot. Le rôle des leucocytes dans le processus de la réduction branchiale est tout à fait insignifiant ; les liquéfiantes des produits de réduction sont les humeurs et le sang du corps.

C. — PROTÉE

Le nombre des couches cellulaires de l'épiderme branchial du Protée est ordinairement de 3 ou 4, mais dans quelques préparations, par place, dans la partie proximale du tronc, on en trouve jusqu'à 7. Par contre, dans les parties distales des faisceaux, il n'y a souvent que 2. En général, la variabilité de l'épaisseur de l'épiderme est, par place, tout à fait insignifiante. La structure de l'épiderme branchial du Protée et la différenciation anatomique sont de beaucoup inférieures à celles de l'Axolotl. Les autres parties des branchies sont occupées par plusieurs sinus sanguins entre lesquels se trouvent les tissus conjonctifs lâches et les tissus colloïdaux. La musculature occupe le $\frac{1}{5}$ ou le $\frac{1}{4}$ de la partie proximale du tronc. Par suite de l'augmentation des vaisseaux sanguins lamelleux, des sinus sanguins répartis en 1 ou 2 faisceaux se forment dans les parties distales des ramifications branchiales. Identiquement, les lamelles proximales forment de nouveaux sinus sanguins ramifiés, mais, en s'éloignant de la base, le nombre des sinus diminue. Même après l'abouchement des ramifications, les vaisseaux sanguins ne s'englobent point et leur nombre, dans la partie proximale des branchies, augmente encore. La conglo-mération des grands vaisseaux sanguins, des ramifications et du tronc ne dépend aucunement de l'abouchement des ramifications.

La réduction du tronc branchial débute par des modifications dans la couche cellulaire basale et dans la membrane basale de l'épiderme. La migration des cellules vers l'extérieur est rare. La membrane basale prend un aspect curviligne. Pendant la réduction épidermique, les vaisseaux sanguins sont encore remplis de sang. Des interstices et des cavités se forment dans les tissus conjonctifs. La réduction musculaire est semblable à celle que j'ai décrite chez les Axolotls. A la fin de la transformation régressive, l'épiderme et les vaisseaux sanguins

se réduisent complètement, et les tissus colloïdaux transparents se remplissent de fibres des tissus conjonctifs lâches. La réduction branchiale chez le Protée doit également être assimilée à la résorption.

D. — TRITON

La réduction se manifeste ici par les modifications des cellules épidermiques et bientôt l'épiderme entier se relâche. Dès ce moment, on remarque la migration des cellules à l'extérieur. Le déplacement des produits de la réduction épidermique vers les tissus conjonctifs s'effectue de deux manières : chez les uns, il est accéléré, tandis que chez d'autres, il est fortement et parfois même tout à fait ralenti. Bien que les parois des vaisseaux sanguins soient devenues lâches et que l'épiderme soit fortement réduit, on trouve beaucoup de globules dans les parties distales du tronc ; ils se sont complètement réduits dans le premier stade de la transformation régressive. Des interstices et des cavités se forment en grand nombre dans les tissus conjonctifs. La réduction musculaire est lente. Chez quelques-uns des Animaux, le pigment se rassemble dans les extrémités des troncs branchiaux. Dans les stades avancés de la transformation régressive, l'épiderme se réduit entièrement, et les produits de la réduction branchiale s'infiltrèrent dans les tissus colloïdaux transparents, tels que les fibres des muscles et des tissus conjonctifs lâches, les cellules épidermiques et les chromatophores.

E. — SALAMANDRE

A l'origine de la réduction, l'épiderme de l'extrémité distale et ventrale du tronc se relâche. La réduction de l'épiderme est lente. Les éléments morphologiques sanguins, dans les vaisseaux, sont rares. La pénétration des fibres des tissus conjonctifs lâches dans les tissus colloïdaux ne s'effectue que très tard. Au cours des phases suivantes de la réduction, on observe la transformation régressive de l'épiderme. Les troncs sont enveloppés par la membrane basale et par quelques cellules épidermiques réduites. La transformation régressive des branchies chez les larves de la Salamandre est presque identique à la réduction branchiale chez le Protée et l'Axolotl.

IX. — CONCLUSIONS

Au cours de la réduction des branchies des Axolotls, Protées, Tritons et Salamandres, le processus de la transformation régressive des éléments de certains tissus, tels que : cellules épidermiques, filaments musculaires, éléments des vaisseaux sanguins et des tissus conjonctifs, est, en général, le même. A la fin du processus, une grande partie de ces cellules passent à un état non-différencié.

Le début, le développement et la durée de la transformation régressive des tissus des troncs branchiaux (épithélium, muscles et tissus conjonctifs) sont différents chez les Animaux mentionnés.

L'involution des branchies débute, chez l'Axolotl, par la transformation régressive des vaisseaux sanguins, puis la réduction cutanée (épiderme et cuticule), et enfin le processus se développe dans les tissus conjonctifs et la musculature.

Le processus réductif des branchies du Protée, du Triton et de la Salamandre se manifeste le plus souvent par la réduction de la peau, tandis que l'involution des vaisseaux sanguins ne paraît pas encore pendant un laps de temps différent suivant les individus isolés.

La réduction branchiale chez les Axolotls, les Protées, les Tritons et les Salamandres n'est non seulement une simple dégénérescence des organes, mais, abstraction faite de quelques cellules migrées vers l'extérieur, une résorption au sens propre du mot. Le nombre des cellules migratrices est le plus élevé, chez le Triton, tandis que, chez la Salamandre, il est le plus restreint.

Au cours de l'involution des muscles des Amphibiens mentionnés, je n'ai pas constaté une activité intense des leucocytes.

BIBLIOGRAPHIE

- B a b a k, E. *), Ueber die funktionelle Anpassung der äusseren Kiemen beim Sauerstoffmangel. *Physiol. Zbl.*, Bd. 21, 1907.
- —, Ueber die Oberflächenentwicklung bei Organismen und ihre Anpassungsfähigkeit. *Biol. Zentralbl.*, Bd. 30, 1910.
- B a r f u r t h, D. *), Die Erscheinung in der Regeneration bei Wirbeltierembryonen. *Hertwig's Handbuch der Entwicklungslehre d. Wirbeltiere*. Ed. 3, t. 3, Jena, 1906.
- B a r f u r t h, B., Die Rückbildung des Froschlarvenschwanzes und die s. g. Sarcoplasten. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 29, 1867.
- B e c k e r, V. *), Untersuchungen an der Mundschleimhaut von *Cryptobranchus japonicus*. *Inaug.-Dissert., Berlin*, 1902.
- B e t h g e, E., Blutgefässsystem v. *Salamandra maculata*, *Triton taeniatus* und *Spelerpes fuscus* und über die Art der Atmung der Lungenlosen. *Zeitsch. f. wissenschaftl. Zool.*, Bd. 63, H. 4.
- B o a s, v. E., Ueber den Conus artericus und die Arterienbogen der Amphibien. *Morph. Jahrb.*, Bd. 7, 1882.
- B o l a u, R., Beitrag zur Kenntnis der Amphibienhaut. *Inaug.-Dissert. Göttingen*, 1866. — Versuche über die Verwendung der Froschlarven. Der Hunger als förderndes Prinzip in der Natur.
- B o l k, L. E. G o e p p e r t, E. K a l l i u s, W. L u b o s c h, *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*. Berlin, Bd. L, 1933.
- C a r r i e r, J., Die postembryonale Entwicklung der Epidermis bei *Siredon pisciformis*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 24, 1885.
- C h a u v i n, M., Ueber das Anpassungsvermögen der Larven von *Salamandra atra*. *Z. Zool.*, Bd. 29, 1877.
- C l e m e n s, P., Die äusseren Kiemen der Wirbeltiere. *Anat. Heft*, Bd. 5, H. 14, 1894.
- D e n n e r t, W., Ueber den Bau und Rückbildung des Flossensaumes bei den Urodelen. *Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsg.*, Bd. 72, 1924.
- E d w a r d s, W. W., *De l'influence des agents physiques sur la vie*. IV. *Influence de la respiration cutanée*. P. 67, Paris, 1824.
- E r l a n g e r, v. R., Ueber den feineren Bau der Epithelzellen der Kiemenplättchen der Salamanderlarven und ihre Teilung. Vorläuf. Mitt. *Zool. Anz.*, Bd. 19, 1896.

*) Travaux d'importance théorique, mais ne se rapportant pas *directement* à mes recherches.

- Escher, K., Das Verhalten der Seitenorgane der Wirbeltiere und ihrer Nerven beim Uebergang zum Landleben. *Inaug.-Dissert., Acta Zoologica*, Bd. VI, 1925.
- Eycleshumen, Al. c. C. *), The Growth and Regeneration of the gilla in the young Necturus. *Biol. Bull.*, Bd. 10, 1905/1906, Nr. 4.
- Faussek, V., Beiträge zur Histologie der Kiemen bei Fischen und Amphibien. *Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch.*, Bd. 60, 1902.
- Feldotto, A. *), Ergänzende Versuche über die Regeneration der äusseren Kiemen von Froschlärven. *Roux's Arch.*, Bd. 108, 1926.
- Fischel, A., Ueber rückläufige Entwicklung. *Arch. f. Entw.-Gesch.*, Bd. 42, 1916.
- Fischer, J. G., *Anatomische Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Devotremen*. Hamburg, 1864.
- Fraisse, P. *), *Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren, besonders Amphibien und Reptilien*. Kassel und Berlin, 1885.
- Gegenbaur, G., *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. Leipzig, Bd. 2, 1901.
- Goetsch, W. *), Das Regenerationsmaterial und seine experimentelle Beeinflussung (Versuch zur einheitlichen Beurteilung der Regenerationserscheinungen). *Roux's Arch.*, Bd. 117, 1929.
- Grotans, A., Graduelle Gesetzmässigkeit des Regenerationstempos der Kiemenblättchen beim Axolotl (*Amblystoma mexicanum* Cope). *Bullet. biol. Lettonie*, t. 3, 1933.
- , Graduelle Gesetzmässigkeit des Regenerationstempos der Kiemenblättchen beim Axolotl (*Amblystoma mexicanum* Cope). *Acta zoologica*, Bd. XV, 1934.
- , The Processes of Involution in the Gills of the Axolotl (*Amblystoma mexicanum* Cope). *Bullet. Soc. Biol. Lettonie*, t. 4, 1924.
- Hoffmann, C. K., Amphibien; in: Dr. H. G. Bronn, *Klassen und Ordnungen des Tierreiches*, 13 d. VI. Wirbeltiere, Art. 2. Leipzig u. Heidelberg, 1873-1878.
- Ihle, J. E. W., P. M. von Kampen, H. F. Nierstrasz, J. Verluy, *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. Berlin, 1927.
- Kammerer, P., Ueber die Abhängigkeit des Regenerationsvermögens der Amphibielarven von Alter, Entwicklungsstadien und spezifischer Grösse. *Arch. Entw.-Mechan.*, Bd. 19, 1905.
- Kazancev, W. *), Histologische Untersuchungen des Regenerationsprozesses an amputierten Extremitäten beim Axolotl hauptsächlich zwecks Klärung der Frage nach der Herkunft der Zellen des Regenerats. *Travaux du laborat. de Zool. expériment. et de morphol. des animaux*. (*Acad. d. Sciences de l'Union des Républiques sociales.*) Leningrad, t. 3, 1934.
- *), Histologische Untersuchungen der Regenerationsprozesse nach der Amputation des Schwanzstiels und der Brustflossen bei jungen Lachsen (*Salmo salar* L.). *Travaux du Laboratoire de Zoologie expérimentale et de Morphologie des Animaux*, t. IV, 1935.
- Kornfeld, W., Abhängigkeit der metamorphotischen Kiemenrückbildung vom Gesamtorganismus der *Salamandra maculosa*. *Arch. f. Entw. Mech.*, Bd. 40, 1914.
- Korschelt, E., *Regeneration und Transplantation*, Bd. I, 1927.

- K r y z a n o v s k i j, S. *), Atmungsorgane der Fischlarven (Teleostomi) und die Pseudobranchie. *Trav. du Labor. de Morphol. évolut.*, t. 1, 1933.
- K u e k e n t h a l, W., *Handbuch der Zoologie. Acrania (Cephalochorda)-Cyclostoma. Ichtya-Amphibia*. Bd. VI.
- L e b e d i n s k i, N. G. *), Die Isopotenz allgemein homologer Körperteile der Metazoenorganismen. *Abhandl. z. theor. Biol.*, H. 22, Berlin, 1925.
- L e y d i g, F., Hautdecke und Hautsinnesorgane der Urodelen. *Morph. Jahrb.*, Bd. 2.
- L o o s, A., Ueber Degenerationserscheinungen im Tierreich, besonders über die Reduktion des Froschlarvenschwanzes und den im Verlauf derselben auftretenden histologischen Prozesse. *Preisschrift d. fürst. Jablonowskisch. Ges. zu Leipzig*, 1889.
- , Ueber die Beteiligung der Leukocyten an dem Zerfall der Gewebe im Froschlarvenschwanz während der Reduktion desselben. Ein Beitrag zur Phagocytenlehre. *Habilitationsschrift, Leipzig*, 1889.
- L o r e, M., Bedingungen für die Metamorphose des Axolotls. *Ergebnisse der Biologie*, Bd. XI, 1935.
- M a u r e r, F., Die Kiemen und ihre Gefäße bei anuren und urodelen Amphibien und die Umbildung der beiden ersten Arterienbögen bei Teleostiern. *Morph. Jahrb.*, Bd. 14, 1888.
- , *Die Epidermis*. Leipzig, Verlag von W. Engelmann, 1895.
- M e r k e l, Cl. *), Orientierende Versuche über die Regeneration der äusseren Kiemen von Froschlarven. *Roux's Arch.*, Bd. 105, 1925.
- M o n t g o m e r y, Th., Peculiarities of the terrestrial larva of the urodeleous batrachian, *Plethodon cinereus* Green. *Natural sciences of Philadelphia*, 1901.
- N a u s, H., Ueber den Bau und Entwicklung der Kiemen der Froschlarven. *Inaug.-Dissert.*, Leipzig, 1890.
- N i c o g l u, Ph., *Ueber die Hautdrüsen der Amphibien*. Leipzig, W. Engelmann, 1893.
- N o e t z e l, W., Die Rückbildung der Gewebe im Schwanz der Froschlarve. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 45, 1895.
- O p p e l, A., *Lehrbuch der vergl. Anatomie der Wirbeltiere*. Teil 6: Atmungsorgane. Jena, 1905.
- P a u l i c k, Ueber die Haut des Axolotls. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 24, 1884.
- P a v l o v s k i, E., P e r f i l j e v, Metamorfoza aksolotla pri eksperimentalnom udalenii legkih. *Doklad Akademii Nauk, S. S. S. R.*, 1926.
- P e r n i t s c h, F., Zur Analyse der Rassenmerkmale der Axolotl. *Inaug.-Diss., Halle*, 1913.
- P r z i b r a m, H., *Experimental-Zoologie (2. Regeneration)*. Leipzig u. Wien, 1909.
- R a v i n, W. u. R. *), Regeneration und Involution. *Anat. Anz.*, Bd. 57, 1923.
- R o t m a n n, E. *), Der Anteil von Induktor und reagierendem Gewebe an der Entwicklung der Kiemen und ihrer Gefäße. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 133, 1935.
- S a g u s c h i, S., Ueber Sekretionserscheinungen an den Epidermiszellen von Amphibienlarven nebst Beiträgen zur Frage nach der physiologischen Degeneration der Zellen. *Mitt. a. d. med. Fak. d. K. Univ. Tokio*, Bd. 14, 1915.

- Schaxel, J., Rückbildung und Wiederauffrischung tierischer Gewebe. *Verh. d. Zool. Gesch.*, Bd. 24, 1914.
- Schmalhausen, J. *), Ueber die Beeinflussung der Morphogenese der Extremitäten von Axolotl durch verschiedene Faktoren. *Roux's Arch.*, Bd. 105, 1925.
- Schwalbe, G., Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von *Salamandra atra* und *maculosa*. *Zeitschr. f. Biol.*, Bd. 34, 1896.
- Schubotz, R., *Intercellularstrukturen v. d. Cuticula d. Amphibienlarven*. 1906.
- Wiedersheim, R., Ueber Neubildung der Kiemen bei *Siren lacertina*. *Morph. Jahrb.*, Bd. 3, H. 4, 1877.
- , *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Salamandra atra*. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. 36, 1890.
- Winterstein, H., *Handbuch der vergleichenden Physiologie (Physiologie der Atmung)*, 1921.
- Wurmbach, H., Ueber die histologischen Vorgänge bei der Kiemenregeneration von Axolotl. *Zool. Anz.*, Bd. 68, 1926.
- , *), Ueber Kiemenregeneration der äusseren Kiemen bei *Salamandra maculata*. *Roux's Arch. f. Entw. Mech.*, Bd. 115, 1929.
- Zolotnicki, N. *), *Akvarium liubitelia*. Moskva, 1904.
-

EXPLICATION DES PLANCHES (PL. I-V)

Tous les photogrammes ont été pris au grossissement indiqué et réduits ensuite de 1/5.

I. HISTOLOGIE DES BRANCHIES D'AXOLOTLIS

Fig. 1. — *Début de la réduction de la coupe transversale de la partie proximale du tronc.*

Dans les parties dorsale et latérale, l'épiderme est plus épais que dans la partie ventrale. Dans la partie dorsale du tronc, la membrane basale délimite l'épiderme des tissus colloïdaux, tandis que, du côté ventral, elle est, par-ci, par-là, liquéfiée. Au milieu de la coupe transversale, se trouve l'artère principale du tronc. Dans la région ventrale et en partie dans la région latérale de l'artère, il y a trois gerbes de la musculature coupée transversalement. Sur le dos, un peu plus à droite, on voit un grand vaisseau sanguin : c'est la veine principale du tronc. Dans les tissus colloïdaux, se trouvent de petits vaisseaux sanguins qui unissent les principaux vaisseaux sanguins du tronc aux vaisseaux latéraux des lamelles. De plus, on voit, dans les tissus colloïdaux, beaucoup de cavités et d'interstices plus ou moins grands à parois minces, qu'on peut rapporter au système lymphatique. Les globules ne sont plus visibles dans les vaisseaux. Plusieurs lamelles branchiales sortent du tronc (fig. XIII).

Gross. : 115 ×.

Fig. 2. — *La coupe transversale est faite plus près de la partie distale du tronc.*

L'artère principale et la veine du tronc se sont divisées chacune en deux vaisseaux de même grandeur. Les cellules du Stratum cylindricum de la partie ventrale sont rondes ou cubiques. Le tronc est déprimé latéralement (fig. XIII).

Gross. : 840 ×.

Fig. 3. — *Coupe transversale de la partie distale du tronc.*

Les vaisseaux sanguins se trouvent des côtés gauche et droit de la coupe. Ils sont unis par les capillaires. Dans quelques-uns des vaisseaux, on voit des globules de couleur foncée (fig. XIII).

Gross. : 840 ×.

Fig. 4. — *Coupe transversale de la partie centrale du tronc au début de la réduction.*

Musculature développée du tronc (fig. XIII).

Gross. : 290 ×.

Fig. 5. — *Coupe transversale de la partie distale du tronc au début de la réduction.*

L'épiderme dorsal est assez épais. Le vaisseau latéral de la lamelle s'unit avec les vaisseaux sanguins du tronc (fig. II).

Gross. : 115 ×.

Fig. 6. — *Coupe transversale de la partie proximale du tronc dans le stade ultérieur de la réduction.*

L'épiderme est relâché, avec des méats intercellulaires dont plusieurs sont unis à la membrane basale. Dans les tissus colloïdaux et les extrémités des lamelles réduites, il y a beaucoup de pigment (fig. III).

Gross. : 840 ×.

Fig. 7. — *Coupe transversale de l'extrémité distale du tronc dans le stade ultérieur de la réduction.*

La migration des cellules épidermiques ne se produit que dans les tissus colloïdaux (fig. VI).

Gross. : 350 ×.

Fig. 8. — *Coupe transversale de la partie centrale du tronc dans le stade ultérieur de la réduction.*

Dans la partie ventrale, la réduction de l'épiderme et de la membrane basale est accélérée (fig. VII).

Gross. : 350 ×.

Fig. 9. — *Coupe transversale de la partie centrale du tronc dans le stade ultérieur de la réduction.*

Le déplacement des cellules épidermiques dans les tissus colloïdaux s'effectue en zones étroites (fig. I).

Gross. : 390 ×.

Fig. 10. — *Coupe transversale de la partie distale du tronc dans le stade ultérieur de la réduction.*

Par suite du déplacement des cellules épidermiques réduites en direction de l'axe du tronc, l'épiderme s'épaissit considérablement. La membrane basale est relâchée et on y distingue plusieurs cellules épidermiques réduites. Le contraste des tissus conjonctifs est minime.

Gross. : 840 ×.

Fig. 11. — *Stade ultérieur de la réduction de la coupe transversale de la partie distale du tronc.*

Pénétration intense des éléments de l'épiderme dans les tissus colloïdaux. Migration de quelques cellules vers l'extérieur (fig. V).

Gross. : 840 ×.

Fig. 12. — *Second stade de la réduction de la coupe transversale de la partie centrale du tronc.*

L'épiderme est complètement réduit. Le tronc est revêtu de la membrane basale. Il est possible qu'autour de la membrane basale, il y ait encore une mince couche épidermique, fortement réduite. Les tissus colloïdaux ont perdu leur ancienne transparence (fig. XII).

Gross. : 1350 ×.

Fig. 13. — *Coupe transversale de la partie proximale du tronc dans la dernière phase de la réduction.*

Les tissus colloïdaux, ordinairement transparents, se remplissent de différents restes des produits de la réduction (épiderme, musculature et tissus conjonctifs relâchés) (fig. IX).

Gross. : 350 ×.

Fig. 14. — *Dernière phase de la réduction de la coupe longitudinale des parties distale et centrale du tronc.*

La musculature se réduit plus lentement que les autres tissus du tronc (fig. XII).

Gross. : 350 ×.

Fig. 15. — *Coupe longitudinale de la partie distale du tronc dans la dernière phase de la réduction.*

Les tissus colloïdaux transparents sont remplis de produits désagrégés. Dans la partie distale du tronc, il y a beaucoup de pigment qui s'est amassé par suite de l'appropriation du pigment des cellules chromatophores de la partie réduite du tronc.

Gross. : 840 ×.

II. HISTOLOGIE DES BRANCHIES DES PROTÉES

Fig. 16. — *Coupe transversale de la partie distale de la ramification du tronc, au début de la réduction.*

Au milieu du rameau, se trouvent deux grands vaisseaux sanguins. Des lamelles partent du rameau en direction ventrale. Les cellules se trouvent en différents degrés de réduction.

Gross.: 840 ×.

Fig. 17. — *Coupe transversale semblable à celle de la fig. 16, seulement faite plus proximale.*

Dans la ramification, il y a beaucoup de vaisseaux sanguins. Les deux vaisseaux disposés ventralement sont unis aux lamelles par des vaisseaux moins importants.

Gross.: 840 ×.

Fig. 18. — *Coupe transversale de la partie basale du tronc au début de la réduction.*

L'épiderme, les parois de la membrane basale et des vaisseaux sanguins sont relâchés. La réduction de la couche basale des cellules épidermiques est plus intense que celle de la couche extérieure. Les noyaux des cellules épidermiques déjà réduites sont entourés d'espaces clairs. La migration des cellules épidermiques ne s'effectue point à l'extérieur (fig. XIV).

Gross.: 1350 ×.

Fig. 19. — *Coupe transversale de la partie proximale du tronc au dernier stade de la réduction.*

L'épiderme est complètement réduit. La membrane basale est fortement courbée. Les tissus colloïdaux transparents sont remplis de restes des produits de la réduction (l'épiderme et le chorion). Dans les tissus conjonctifs il y a des cavités et des interstices.

Gross.: 840 ×.

III. HISTOLOGIE DES BRANCHIES DU TRITON

Fig. 20. — *Coupe transversale de la partie distale du tronc.*

L'épiderme est relâché. Les produits de la réduction de ce dernier (surtout dans la partie ventrale) se déplacent en direction de l'axe du tronc. On observe la migration vers l'extérieur des cellules. Les tissus conjonctifs relâchés s'abouchent.

Gross.: 750 ×.

Fig. 21. — *Coupe transversale de la partie proximale du tronc dans la dernière phase de la réduction.*

L'épiderme s'est fortement réduit. Les tissus conjonctifs sont remplis de cellules épidermiques réduites. On observe la migration des cellules vers l'extérieur. Le pigment s'assemble dans les tissus conjonctifs. Les branchies ressemblent à celles de l'Amphibien de la fig. XV₂.

Gross.: 650 ×.

Fig. 22. — *Coupe transversale de la partie centrale du tronc dans la dernière phase de la réduction.*

L'épiderme est complètement réduit. Les tissus conjonctifs relâchés se sont épaissis. La réduction de la musculature est ralentie. Fig. XV₂.

Gross.: 220 ×.

IV. HISTOLOGIE DES BRANCHIES DE LA SALAMANDRE

Fig. 23. — *Coupe longitudinale du tronc.*

La réduction a commencé. Dans la partie distale, l'épiderme est relâché. Les cellules épidermiques pénètrent dans les tissus conjonctifs, et on observe de même leur migration vers l'extérieur. L'épiderme ventral de la partie centrale du tronc est relâché, tandis que, dans la partie dorsale, seules quelques cellules sont réduites.

Gross.: 150 ×.

