

ARCHIVES
DE
PHYSIOLOGIE
NORMALE ET PATHOLOGIQUE

MÉMOIRES ORIGINAUX

I

MÉMOIRE

SUR LE

DÉVELOPPEMENT, LA STRUCTURE ET LES PROPRIÉTÉS PHYSIOLOGIQUES

DES

CAPILLAIRES SANGUINS ET LYMPHATIQUES

AVEC 5 PLANCHES

Par le professeur **CHARLES ROUGET**

PLANCHES XXI, XXII, XXIII, XXIV, XXV.

PREMIÈRE PARTIE.

DÉVELOPPEMENT ET STRUCTURE DES CAPILLAIRES LYMPHATIQUES ET SANGUINS
CHEZ LES AMPHIBIENS.

Le développement des vaisseaux lymphatiques a été observé pour la première fois par *Kölliker* (*Ann. des sc. nat.*, 1846), dans la membrane nataoire caudale des têtards de Batraciens. Cette membrane est en effet l'organe qui se prête le mieux aux recherches sur le développement des vaisseaux chez l'animal vivant, pendant que la circulation s'accomplit régulièrement. L'action du *curare* permet d'immobiliser ces animaux, sans suspendre ni la circulation, ni la nutrition condition essentielle du développement. On peut donc, pendant des heures et même des

jours, suivre sur le même animal les différentes phases de l'évolution d'un vaisseau et étudier les particularités les plus délicates de la structure des éléments vivants dans un état d'intégrité absolue, ce qui est de la plus haute importance au point de vue des conséquences physiologiques des résultats obtenus. Les notions que nous fournissent les différents modes de préparations artificielles et l'action des agents chimiques, ne doivent venir qu'en seconde ligne, pour éclairer et compléter au besoin les données premières fournies par l'observation des tissus dans leurs conditions normales et physiologiques. Les embryons des animaux supérieurs ne se prêtent pas à des observations compatibles avec le maintien de la circulation ; la structure des vaisseaux exposant l'observateur à prendre pour un vaisseau en voie de développement un vaisseau complètement développé, mais dont l'aspect a été complètement changé par l'expulsion du sang de sa cavité et les tiraillements qu'il a subis pendant la préparation, on comprend que les résultats obtenus dans ces conditions défectueuses laisseront toujours des doutes, qui ne pourront être levés que par la comparaison avec les données fournies par les observations sur les larves de Batraciens ; celles-ci servant à la fois de guide et de contrôle.

Je me suis servi pour mes recherches de larves de Batraciens de différents genres : *Rana viridis* ou *esculenta*, *Hyla arborea*, *Cultripes provincialis*, *Pelodytes punctatus*, *Pelobates fuscus*, et de larves de *Triton punctatus* et *Triton palmatus*.

Les observations ont été faites seulement à partir du moment où les embryons se dégagent des enveloppes de l'œuf, et se meuvent en liberté. Dans l'œuf même et quelques jours encore après l'éclosion, les cellules embryonnaires sont tellement remplies de granulations vitellines et de gouttelettes de graisse, que leur opacité ne permet pas d'observer exactement sur l'animal vivant les vaisseaux de l'axe caudal qui seuls existent à cette époque ; on les distingue seulement par le courant sanguin qui les parcourt. La membrane natatoire elle-même, dont les couches profondes sont voilées par les globules vitellins qui infiltrent les deux couches de cellules épithéliales, ne renferme d'abord aucun vaisseau. Vers le quatrième ou le cinquième jour après l'éclosion, chez les têtards de Rainette

(*Hyla arborea*) qui sont les plus favorables à l'observation par suite du développement tardif et peu abondant du pigment, lorsque les cellules épithéliales s'éclaircissent par la résorption des granulations graisseuses du vitellus, on commence à voir apparaître les premiers vaisseaux des lames caudales, émanant de l'artère et de la veine axiales : ces troncs sont en grande partie cachés par les masses musculaires rachidiennes qui entourent la corde dorsale et par les cellules pigmentaires ramifiées qui apparaissent d'abord sur les côtés de l'axe caudal et sur le trajet des troncs vasculaires. Sur le bord de ces masses apparaissent les premières arcades vasculaires qui pénètrent dans la membrane nataoire, elles se développent successivement d'avant en arrière. La circulation est déjà établie de l'artère à la veine dans l'arcade la plus rapprochée du tronc, que les postérieures sont encore en voie de développement et représentées par deux canaux recourbés qui ne communiquent pas encore entre eux ou même par un seul canal en cæcum (voy. Pl. XXI, fig. 4 et fig. 5). Rares encore dans les arcades complètes, les globules du sang ne se montrent pas habituellement aux premiers temps du développement dans les canaux vasculaires terminés en cæcum ; à moins que la circulation ne soit troublée, le plasma du sang seul y pénètre.

Il résulte de là et de certaines particularités de structure dont nous parlerons plus loin, qu'il est au premier abord assez difficile de distinguer à cette époque les premiers rudiments des vaisseaux sanguins de ceux des vaisseaux lymphatiques. Ces derniers ne commencent à se montrer que lorsqu'un certain nombre d'arcades capillaires sanguines sont déjà complètement constituées : plus tard, au contraire, vers les bords et l'extrémité terminale de la queue, ils précèdent les capillaires sanguins et dépassent le champ occupé par ceux-ci. La figure 4, pl. XXI représente les trois dernières arcades vasculaires sanguines de la queue d'un jeune têtard de Rainette ; il n'y a pas encore trace de développement des lymphatiques dans la partie postérieure de la queue. Chez les larves de Salamandre, l'apparition des lymphatiques est plus tardive encore : il est vrai que la partie terminale de la queue reste aussi plus longtemps privée de vaisseaux, même sanguins, que chez les têtards de Batraciens.

Les premiers vaisseaux capillaires sanguins qui apparaissent dans les lames caudales, sont d'abord des tubes terminés en cul-de-sac, et fournis par les troncs artériels et veineux de l'axe caudal. Droits et courts au début, ces tubes à mesure qu'ils s'allongent se recourbent en arc, et marchent à la rencontre d'un autre arc courbé en sens inverse; la réunion de ces deux arcs constitue une arcade vasculaire où le sang circule bientôt de l'artère à la veine caudale correspondante. La figure 1 (pl. XXI) représente ces trois phases de développement, existant simultanément dans les trois dernières arcades vasculaires sanguines de la membrane natatoire inférieure (abdominale) d'un têtard de Rainette (*Hyla arborea*). Le développement vasculaire progressant d'avant en arrière, c'est l'arcade la plus rapprochée de l'extrémité céphalique qui se complète la première et reçoit déjà quelques globules sanguins : tandis que l'arcade suivante ne consiste qu'en deux tubes en cul-de-sac recourbés, mais ne communiquant pas encore l'un avec l'autre et ne recevant encore que le plasma du sang. La troisième et dernière des arcades en voie de développement, ne consiste qu'en un seul tube en cul-de-sac déjà fortement recourbé, et qui, par les progrès du développement, finira par se mettre en rapport, soit avec l'arcade précédente, soit avec le tronc veineux caudal inférieur.

Ces premiers capillaires sanguins présentent une particularité caractéristique, qui est celle-ci : non-seulement le cæcum s'effile en pointe très-ténue, et plus ou moins allongée en filament libre à son extrémité, ce qui s'observe à toutes les époques du développement embryonnaire, pour tout vaisseau en voie de formation, mais les parois mêmes du tube vasculaire sont hérissées, surtout au voisinage du cæcum, de pointes effilées, en tout semblables au filament terminal qui, dans son développement progressif, trace la voie que suit le nouveau vaisseau. Quelques-unes de ces épines, pariétales, seront aussi le point de départ de nouveaux vaisseaux, les autres s'atrophieront et disparaîtront.

Les premières, d'abord pleines, se creusent par un mécanisme que nous décrirons plus tard, d'une cavité qui se met en communication avec celle du vaisseau dont elles dépendent,

et constituent de petits tubes en cæcum, première ébauche d'une nouvelle formation vasculaire. J'ai pu voir dans quelques cas de semblables prolongements épineux sur les troncs vasculaires mêmes de l'axe caudal; une petite dépression se montre d'abord au niveau de la paroi vasculaire correspondant à leur base : cette dépression s'accuse de plus en plus et forme un court cæcum à pointe effilée; celle-ci, en s'allongeant, finit par rencontrer un prolongement semblable d'un autre cæcum, elle se soude et se confond avec lui; l'ébauche d'une arcade vasculaire est alors complète (voy. pl. XXI, fig. 1, *ts'* et *ts''* et fig. 3. *ts'* et *ts''*). A une période plus avancée du développement, quand la formation vasculaire devient plus active, il n'est pas rare de rencontrer des ébauches de mailles capillaires en grande partie constituées par des filaments provenant de ces épines pariétales allongées, d'une ténuité extrême et sans aucune trace de cavité. Ces filaments, lorsqu'ils acquièrent une certaine longueur, présentent sur leur trajet un ou plusieurs renflements fusiformes, munis d'un noyau, et qui constituent autant de centres cellulaires. Ces cellules angioplastiques ne se développent jamais que par un accroissement de la substance protoplasmique des épines pariétales allongées en filaments; elles n'apparaissent à aucune époque à l'état d'indépendance, et n'ont aucun rapport de connexion ni d'origine avec les cellules plasmatiques de la substance conjonctive. Les tractus protoplasmiques, émanation du protoplasma pariétal des vaisseaux déjà formés, creusent, en s'avancant dans la substance conjonctive colloïde qu'ils résorbent à mesure, le trajet que suivra le canal vasculaire : ils arrivent au voisinage, en contact même, à certains moments de leur progression, des cellules plasmatiques, mais n'entrent jamais en connexion avec elles. Il est facile, d'ailleurs, de constater, lorsque accidentellement la pointe libre d'un tractus angioplastique semble aboutir à une cellule plasmatique conjonctive, que celle-ci ne diffère en rien dans sa structure ou ses dimensions des autres cellules voisines éloignées de toute formation vasculaire. D'ailleurs, les prolongements multiples, ramifiés des cellules plasmatiques tous anastomosés avec ceux des cellules voisines, les différencient complètement des renflements cellulaires des tractus protoplasmiques, lesquels ne présentent habituellement d'autres prolongements que les

deux extrémités du fuseau. Dans quelques cas rares, il y a trois prolongements : c'est lorsqu'un renflement cellulaire développé sur un tractus angioplastique émet, comme le font les cellules vasculaires, un prolongement filamenteux, destiné à compléter une maille du réseau capillaire. (voy. pl. XXI, fig. 6 et 7) ; mais ils forment toujours des angles correspondants à ceux des mailles capillaires et ne présentent jamais les ramifications multiples des prolongements des cellules plasmatiques. Ce qui, du reste, n'est pas et ne peut être contesté, c'est que l'on voit se former des vaisseaux nouveaux par la seule coalescence de deux bourgeons protoplasmiques de vaisseaux voisins sans intervention d'aucun élément cellulaire étranger à la paroi même des vaisseaux. La figure 2, pl. XXIII, montre deux phases d'une semblable formation vasculaire en *ts* et *ts'*. En *ts'*, dans l'angle de bifurcation de deux capillaires en pleine circulation, une trabécule protoplasmique, résultant probablement de la coalescence de deux bourgeons épineux des parois vasculaires, forme un pont solide et plein entre les deux vaisseaux. En *ts'*, l'angle de bifurcation est plus ouvert, résultat constant et nécessaire de l'accroissement des dimensions des mailles capillaires ; la partie moyenne de la trabécule protoplasmique est effilée et forme un dicône très-allongé dont les bases sont légèrement déprimées au point de jonction avec la paroi du vaisseau déjà perméable au sang. Ces dépressions pénètrent de plus en plus dans le protoplasma solide de la trabécule, sur le trajet de laquelle, si elle a surtout une certaine longueur, un centre cellulaire peut se former et jouer un rôle important, comme nous le verrons plus tard, dans le creusement de la cavité qui transforme la trabécule protoplasmique en canal anastomotique (voy. pl. XXIII, fig. 4).

Sur des têtards immobilisés par l'immersion dans l'eau additionnée de quelques gouttes de solution de curare de Para à 1/400^e, on peut suivre les progrès de cette transformation des tractus protoplasmiques en canaux vasculaires, dont les figures 6 et 7, pl. XXI, représentent trois phases successives. Une maille quadrilatère du réseau capillaire, dont deux côtés seulement sont formés par des capillaires où le sang circule, est en train de se compléter par la rencontre de deux tractus protoplasmiques émanés de chacun de ces capillaires. Au début de l'obser-

vation (fig. 6), la cavité des vaisseaux préformés envoie déjà un prolongement infundibuliforme dans les cônes d'origine des trabécules protoplasmiques, qui se continuent en un filament plein, se renflant de nouveau au niveau de leur point de rencontre, où se trouve un noyau de cellule ; au delà se prolonge un troisième filament qui porte sur son trajet un renflement plus petit, début d'une néoformation cellulaire ; plus loin encore, le filament se termine par une extrémité très-effilée et libre encore. Continuant à croître et à s'avancer dans la substance conjonctive, ce filament rencontrera soit une paroi vasculaire, soit l'extrémité d'un tractus libre de même provenance, il s'y greffera et formera ainsi plus tard une nouvelle arcade capillaire (voy. pl. XXI, fig. 3, *ts.*). Vingt-quatre heures après la première observation, la portion filamenteuse et pleine du tractus *ts'* (fig. 7) a achevé de se creuser en cavité : celle-ci envahit jusqu'au centre cellulaire situé au point de coalescence des deux trabécules ; trois globules de sang ont pénétré dans ce canal, et, arrêtés dans ce cul-de-sac, oscillent sur place à chaque impulsion cardiaque. La cavité du canal de nouvelle formation envoie un prolongement infundibuliforme dans l'extrémité de la trabécule *ts''*, encore simple filament dans sa partie moyenne. Quarante-huit heures après le début de l'observation, les deux cônes creux des extrémités du tractus progressant et marchant à la rencontre l'un de l'autre, ont achevé de créer un canal libre par lequel le sang circule du capillaire *vs'* au capillaire *vs''* (fig. 7). Le filament *ts'''* persiste encore à l'état primitif. On peut donc observer directement la formation des vaisseaux nouveaux par des prolongements du protoplasma des cellules pariétales des vaisseaux préformés, entrant en coalescence avec d'autres tractus angioplastiques de même origine, et sans aucune intervention d'éléments étrangers à ceux qui appartiennent en propre au système vasculaire.

Le mode d'évolution des capillaires sanguins, tel que nous venons de l'exposer, se retrouve avec ses caractères essentiels dans les phénomènes du développement des capillaires lymphatiques. Il y a même entre les capillaires sanguins de la première période et les capillaires lymphatiques, une similitude presque absolue ; la présence des globules colorés du sang dans les premiers, leur absence dans les seconds, ne permet même pas de les

caractériser, car le plasma du sang, que ses propriétés physiques ne différencient pas de la lymphe, pénètre seul d'abord dans les capillaires sanguins, surtout quand ils se terminent en cæcum; d'autre part, il arrive fréquemment que les globules rouges du sang refluent dans le tronc lymphatique caudal, pénètrent dans les capillaires lymphatiques en cæcum et y séjournent pendant un certain temps. Les saillies acuminées de la paroi, plus tard caractère distinctif des canaux lymphatiques, se montrent aussi sur les premiers capillaires sanguins qui, directement issus des troncs axiles de la queue, pénètrent dans la membrane nata-toire. (pl. XXI, fig. 1, fig. 2 et fig. 3).

Si l'on observe la queue d'un jeune têtard, 4 à 5 jours après l'éclosion, on voit les troncs lymphatiques de la queue, situés en dehors des troncs veineux, cachés en avant sous les masses musculaires, se dégager vers le quart postérieur et s'avancer vers l'extrémité de la membrane nata-toire encore dépourvue à ce niveau de vaisseaux sanguins et lymphatiques. Ces troncs se terminent par une extrémité conique et effilée en pointe recourbée, en arrière du filament terminal de la corde dorsale. La surface du vaisseau, surtout dans la moitié externe, correspondant à la membrane nata-toire, est hérissée de nombreuses saillies acuminées, les unes courtes, les autres longues, ces dernières atteignant jusqu'à $0^{\text{mm}},02$ à $0^{\text{mm}},03$ (pl. XXI, fig 2)¹, et remarquables par leur teinte foncée et la réfringence caractéristique du protoplasma; elles se montrent principalement au niveau de l'épaississement de la couche de protoplasma qui correspond au noyau de cellule: la pointe terminale du vaisseau n'est manifestement elle-même qu'un prolongement du protoplasma de la dernière cellule pariétale. Plus en avant, à la hauteur de la dernière des arcades vasculaires sanguines, qui se forment successivement d'avant en arrière dans la membrane nata-toire, on voit apparaître les premières ébauches des capillaires lymphatiques. La figure 2 (pl. XXI), représente un réseau lymphatique en voie de développement, en *tl'* un capillaire recourbé en arc naît du tronc lymphatique; il est creusé d'une cavité irrégulière qui semble destinée à établir une voie de communication collatérale au tronc lymphatique, avec lequel communiqueront les deux

¹ V. aussi pl. XXV, fig. 1.

bouches de l'arcade lymphatique; mais en *tl''* la cavité s'arrête, et c'est un pont de protoplasma solide, formé par une expansion d'une des cellules pariétales du tronc lymphatique, qui unit l'extrémité de l'arcade au vaisseau auquel elle doit aboutir. De la cavité part un diverticulum *tl''* incomplètement creusé et qui se rattache également au tronc lymphatique par un tractus protoplasmatique non canaliculé : dans le demi-cercle circonscrit par l'arcade lymphatique, deux filaments protoplasmatiques unissent le tronc lymphatique à l'arcade. Ces filaments résultent de la soudure de tractus protoplasmatiques provenant les uns du tronc lymphatique, les autres du capillaire même, et se présentaient avant leur soudure à l'état de dentelures à pointes libres, comme on les observe encore sur la partie terminale du tronc lymphatique et au bord convexe de l'arcade lymphatique en formation. A mesure, en effet, que la queue croît en longueur, et largeur, des tractus libres du tronc lymphatique constitueront des ramifications pour la partie de la membrane natatoire qui en est encore dépourvue, et d'autres lymphatiques provenant de la transformation des tractus filiformes du capillaire *tl' tl''* se dirigeront vers le bord de la membrane natatoire. Le capillaire *cl''*, recourbé à sa pointe, et sans ramifications, fournira des rameaux anastomotiques et des branches de prolongement, par des tractus protoplasmatiques résultant de l'allongement des saillies acuminées du protoplasma cellulaire et de l'allongement de la pointe, qui s'unira à un tractus semblable d'un autre vaisseau, ou du même vaisseau, comme cela a lieu pour les vaisseaux sanguins. En effet, les figures 3, 4, 5 et 8 de la planche XXI, prises sur des têtards de différentes espèces et à différents âges démontrent, sans l'intervention d'aucun artifice schématique, le parallélisme constant, et la similitude d'évolution des deux ordres de vaisseaux qui, l'un comme l'autre, se développent exclusivement aux dépens des formations protoplasmiques appartenant en propre à chacun d'eux; la disposition représentée figure 8 (pl. XXI), aussi commune dans l'évolution des capillaires lymphatiques que dans celle des capillaires sanguins, ne peut laisser aucun doute sur le fait que des vaisseaux collatéraux ou anastomotiques se forment par la seule union de deux tractus protoplasmatiques émanant des cellules parié-

tales d'un même vaisseau ou de deux vaisseaux voisins. L'anse capillaire lymphatique figurée planche XXI, figure 3 *cl''*, est exactement à l'état de développement achevé ce que l'arcade protoplasmatique *tl* (pl. XXII, fig. 8) est à l'état d'ébauche; de même dans les figures 3 et 4 (pl. XXI), on voit en *tl* (fig. 3), un filament protoplasmatique en arcade qui arrivera à l'état d'arcade lymphatique perméable, semblable à celle de *cl* (fig. 4, pl. XXI), qui, nouvellement formée, présente encore à sa partie moyenne un rétrécissement; celui-ci correspond à la cavité creusée en dernier lieu dans le cordon protoplasmatique qui unissait deux canaux recourbés et terminés en cul-de-sac. Dans cette même figure 4, au voisinage du bord de la queue où se forment de nouvelles arcades, à mesure que la queue gagne en largeur, la plus récente est encore à l'état d'anse incomplète constituée par deux filaments protoplasmatiques non encore réunis (fig. 4, *tl*. et *tl'* pl. XXI).

Ce n'est pas seulement par un même mode d'évolution que les vaisseaux sanguins et lymphatiques présentent de grandes analogies : celles-ci existent aussi dans leur type de distribution; les lymphatiques, cependant, ne sont pas rigoureusement satellites des vaisseaux sanguins : ils les accompagnent, imitent leur distribution générale, et lorsqu'ils suivent un trajet indépendant, c'est que, leur réseau étant moins riche et moins développé que le réseau capillaire sanguin, ils traversent les mêmes espaces sans suivre tous les détours du courant sanguin.

Dans l'exposé qui précède, nous n'avons eu pour but que de donner un aperçu général du développement des capillaires sanguins et lymphatiques, c'est-à-dire des vaisseaux de ces deux systèmes, puisqu'il est bien connu que tout vaisseau débute par l'état de capillaire. Il est nécessaire de revenir maintenant avec plus de détails sur plusieurs points de cet exposé.

Les premières formations vasculaires qui apparaissent dans la membrane natatoire des larves d'amphibiens, procèdent des artères et veines caudales et des troncs lymphatiques, supérieur et inférieur, c'est-à-dire de vaisseaux préformés et en pleine activité de circulation. Ces premières arcades vasculaires une fois formées deviennent à leur tour le point de départ d'une nouvelle génération de vaisseaux, et ainsi de suite, jusqu'à ce que toute l'étendue de la membrane natatoire soit fournie de

réseaux vasculaires, dont l'ensemble se termine par des arcades, qui confinent aux bords de la membrane. Même alors, les néo-formations vasculaires continuent encore à se produire, soit au bord et à l'extrémité de la queue, tant qu'elle croît en largeur et en longueur, soit dans le champ des réseaux capillaires primitifs qui se subdivisent en réseaux secondaires à mailles plus petites et plus étroites. On trouve donc des vaisseaux en voie de formation à toutes les époques de développement des têtards, et comme c'est toujours sur les vaisseaux préformés que débent les excroissances angioplastiques, les parois des capillaires parvenus à l'état de développement complet et fonctionnant depuis plusieurs mois (un an même, pour les larves dont le développement a été artificiellement retardé), sont encore aptes à produire les éléments d'une nouvelle genèse vasculaire.

Structure des capillaires lymphatiques et sanguins.

Quels sont les éléments qui constituent les parois des capillaires sanguins et lymphatiques, à l'état de développement parfait? De quelles conditions dépend leur faculté génératrice d'éléments angioplastiques? Comment ceux-ci sont-ils constitués et quel est leur mode d'évolution?

On n'admet plus, sans doute, aujourd'hui, que la paroi des capillaires soit formée d'une pellicule amorphe et continue, renfermant des noyaux dans son épaisseur et représentant les membranes fusionnées des anciennes cellules formatrices. Depuis les résultats obtenus à l'aide de l'imprégnation par l'azotate d'argent, qui met en évidence les contours de cellules distinctes et munies de noyaux dans la paroi des capillaires, résultats auxquels on a attaché une importance exagérée, on s'est trop facilement contenté des notions très-incomplètes que l'on obtient par cette méthode sur la forme, les dimensions, les contours de ces cellules; tandis que tout ce qui a rapport à leur constitution intime et à leurs propriétés physiologiques, restait dans une obscurité à peu près complète, et que la coexistence d'une membrane continue avec les cellules, était encore soutenue par *Hoyer* qui paraît avoir

été le premier à démontrer par l'emploi des solutions d'azotate d'argent les compartiments cellulaires de la paroi des capillaires sanguins. *Stricker*, dont je n'ai pu connaître le travail que par des extraits, est le seul observateur qui, portant ses investigations sur la nature et les propriétés de la membrane pariétale des capillaires, a essayé de démontrer qu'elle est constituée par des cellules à protoplasma. Le principal argument qu'il invoque à l'appui de son opinion, les phénomènes de contractilité constatés par lui dans les capillaires, est contredit par le résultat de mes propres expériences que j'exposerai dans la suite de ce travail. *Kölliker* du reste, après avoir exposé les données de *Stricker*, les juge en ces termes : « Cette *assertion* mérite certainement d'être examinée avec soin : je dois reconnaître toutefois que je ne puis *signaler un seul fait* qui démontre que les cellules des capillaires contiennent du protoplasma ou en sont formées exclusivement. D'ailleurs les réactions chimiques connues et surtout la résistance considérable qu'elles opposent aux alcalis caustiques, semblent peu favorables à cette manière de voir¹. »

C'est dans le courant de l'année 1865 que parurent en Allemagne les travaux de *Hoyer*, *Auërbach*, *Eberth*, *Aeby*, qui appliquant chacun de leur côté le procédé d'imprégnation par l'argent à l'étude des capillaires, constatèrent que leur membrane est constituée par des cellules épithéliales. Six ans avant cette époque, en 1859, dans mon travail sur le sang des invertébrés², j'avais décrit et figuré la structure des capillaires sanguins dans le manteau des Ascidies ; à l'état frais et sans l'emploi d'aucun réactif, on peut démontrer chez ces animaux que les capillaires n'ont d'autre paroi qu'une simple couche d'épithélium à cellules polyédriques assez épaisses, et constituées par du protoplasma granuleux. Sur des pièces conservées dans l'alcool on isole avec facilité ces tubes capillaires de la substance propre du manteau, les cellules épithéliales réunies par un ciment intercellulaire amorphe constituant une membrane solide et résistante (Pl. XXIV, fig. 5), la seule membrane que

¹ KÖLLIKER, *Éléments d'Histologie humaine*. — éd. Française. 1868.

² *Note sur l'existence de globules du sang coloré chez plusieurs espèces d'invertébrés*. — *Journal de Physiologie* de BROWN-SEQUARD, 1859 p. 666 et 670 et pl. VII. fig. 4.

possèdent ces capillaires. Nous verrons dans la suite de cette étude que ces conditions de structure se retrouvent dans ce qu'elles ont d'essentiel chez tous les vertébrés, les mammifères et l'homme.

Quand on examine sur une larve d'amphibien vivante un vaisseau lymphatique dans un état de développement complet, un tronc caudal, ou un des rameaux principaux de la membrane natatoire, dont la cavité est remplie de lymphe incolore et transparente, les bords de ce vaisseau présentent à intervalles assez réguliers, des parties plus épaisses, très-réfringentes et par suite noires à la lumière transmise ; elles se prolongent en s'amincissant insensiblement, et sans trace de discontinuité, se renflent de nouveau graduellement et constituent un autre épaississement de la paroi qui se continue de la même façon avec le suivant. Sur les préparations traitées par les réactifs qui font apparaître les noyaux de cellule, ceux-ci correspondent à la partie moyenne de l'épaississement de la couche pariétale et paraissent entourés d'une atmosphère granuleuse très-restreinte et à limites mal définies ; c'est dans ce dernier état que les cellules pariétales des lymphatiques ont été figurées par *Kölliker*, et elles seraient d'après lui isolées les unes des autres par des intervalles qui n'ont d'autre paroi qu'une membrane amorphe, analogue à celle que l'on considérerait alors comme constituant l'unique paroi des capillaires sanguins. C'est là un résultat tout artificiel. Nous venons de voir en effet que sur l'animal vivant, en examinant le profil (équivalant à une coupe naturelle) de la paroi d'un vaisseau lymphatique embryonnaire, mais complet, on constate qu'elle est constituée par une couche de protoplasma, plus épaisse au niveau des centres nucléaires, plus mince vers le milieu de l'intervalle qui les sépare. Si maintenant, dans les mêmes conditions, on modifie la distance de l'objectif, de manière à voir la surface même de la membrane du capillaire, on remarque surtout chez les jeunes têtards de *Rainette* et de *Cultripès*, au niveau des épaississements de la paroi, des plaques moins transparentes que le reste de la membrane, et constituées par un protoplasma d'aspect particulier, dont j'ai depuis plusieurs années constaté l'existence dans un certain nombre d'éléments cellulaires que je décris dans mes cours sous le nom de *cellules à vacuoles*¹. Le protoplasma qui

les constitue est en effet formé par une agglomération de cavités sphéroïdales, pressées les unes contre les autres, enveloppées d'une mince pellicule de protoplasma, et renfermant une substance hyaline, dépourvue de la réfringence caractéristique du protoplasma, et probablement de nature colloïde; les bulles de l'écume du savon ou mieux encore de l'écume d'albumine, agitée dans de l'eau, peuvent donner une idée assez exacte de cette disposition observée au niveau des parties les plus épaisses des cellules pariétales des vaisseaux lymphatiques. Quand la vue plonge dans l'épaisseur de la couche, ce protoplasma a l'aspect d'un réseau à mailles circulaires, l'intérieur des vacuoles apparaissant comme un vide entouré d'un anneau obscur, lequel correspond à l'épaisseur de la pellicule de protoplasma, formant paroi (pl. XXII, fig. 5 et fig. 1, 2, 8 et 10). Si au contraire la surface seule est au foyer de l'objectif, elle paraît granuleuse, mamelonnée, aspect qui traduit la forme globuleuse des vacuoles. Il faut employer pour ces observations un bon objectif à immersion donnant un grossissement de 500 à 800 diamètres (objectifs de Verick, n° 8 et n° 9), et se familiariser avec les différents aspects du protoplasma à vacuoles, par l'examen des cellules épithéliales superficielles des têtards de *Cultripes provincialis* (pl. XXII, fig. 1) de *Hyla arborea*, ou mieux encore du réseau de cellules à vacuoles des têtards de *Rana esculenta* (pl. XXII, fig. 8), examen qui doit être fait sur l'animal vivant, ou sur l'extrémité de la queue fraîchement coupée. On peut du reste rendre les vacuoles beaucoup plus nettes et plus apparentes, en plongeant la préparation pendant quinze à vingt secondes dans une solution d'azotate d'argent à 1/1000^e, lavant à l'eau distillée, et l'examinant avant qu'aucun précipité d'argent se soit formé. L'action de cette solution de sel d'argent très-dilué, a encore l'avantage de mettre en lumière le rôle physiologique des vacuoles. A peine, en effet, l'épiderme vivant est-il en contact avec ce liquide très-diffusible, que les vacuoles se gonflent, se distendent; quelques-unes atteignent même un volume quatre à cinq fois supérieur à leurs dimensions primitives, peut-être par suite de la fusion, par rupture des parois, d'un certain nombre de petites vacuoles; il paraît évident d'après

¹ Note A. à la fin de la I^{re} partie.

cela que le protoplasma à vacuoles est doué d'une faculté d'absorption très-énergique. Sur les petits capillaires lymphatiques en voie de développement, le protoplasma à vacuoles a une épaisseur assez considérable et forme manifestement à lui seul toute la paroi du tube. Sur des troncs plus volumineux, les plaques à vacuoles vues de face peuvent encore paraître accolées, ou très-rapprochées les unes des autres (pl. XXII, fig. 5) ; mais on remarque sur cette figure même qu'il y a des espaces intermédiaires qui paraissent complètement clairs, amorphes, et dépourvus de protoplasma. Cette apparence explique la description donnée par *Kölliker*, de la paroi des lymphatiques, et la croyance à l'existence d'une *membrane amorphe, très-mince, avec des noyaux appliqués sur sa face interne*. Comment se fait-il que sur une vue du profil, ou de l'épaisseur de la paroi¹, la couche de protoplasma se montre manifestement continue, même dans les intervalles amincis, qui séparent les unes des autres les parties centrales des cellules plus épaisses au voisinage du noyau, et que sur une vue de face le protoplasma paraisse présenter des interruptions, ou même semble manquer complètement ? C'est là un effet d'optique dû à l'extrême minceur de la paroi et à sa transparence parfaite. Si cette transparence est diminué par la coagulation du protoplasma à l'aide de l'alcool à 90°, ou mieux encore d'une solution d'azotate d'argent faible, on constate dans les parties de la paroi qui paraissent homogènes et amorphes, la présence du protoplasma avec ses vacuoles, ou, sous l'apparence d'une couche de gros granules, lorsque la paroi et le contenu des vacuoles sont confondus en une seule masse globuleuse par la coagulation. Les figures 3 et 4, planche XXV, représentent une extrémité terminale et un tronc lymphatique, traités par l'imprégnation d'argent, suivie de l'action du sel marin et de la glycérine ; la paroi de cellules à vacuoles est partout continue et sans aucune apparence de membrane autre que celle que constituent ces cellules mêmes, exactement accolées les unes aux autres. En outre sur les préparations traitées par le chlorure d'or, ou la teinture ammoniacale de carmin, les parois des capillaires lymphatiques paraissent teintées d'un rose pâle dans toute leur

¹ Pl. XXV, fig. 1.

étendue, ce qui concourt encore à démontrer leur nature protoplasmatique; les membranes amorphes, produits de sécrétions cellulaires, ne fixant pas plus les teintures, que ne le fait la substance conjonctive amorphe contiguë aux lymphatiques.

La structure des capillaires sanguins des larves d'amphibiens, présente la plus complète analogie avec celle des capillaires lymphatiques, telle qu'elle vient d'être exposée, et avec celle des capillaires sanguins du manteau des Ascidies dont j'ai parlé plus haut.

Les plaques fusiformes, à bords plus ou moins irréguliers, possédant un noyau, mais en apparence aussi dépourvues de structure que l'ancienne membrane *amorphe* des capillaires, ces éléments cellulaires, tels que les fait apparaître l'imprégnation par le nitrate d'argent, ne donnent qu'une idée très-incomplète et même inexacte de la véritable constitution des parois des capillaires. Le procédé, emprunté à *His*, de Bâle, par *von Reckhinghausen* a, en effet, pour premier résultat, de substituer partout au protoplasma cellulaire des espaces clairs, où manque le dépôt d'argent, et où toute trace de structure a presque complètement disparu. Ce procédé ne peut donc fournir aucune indication utile sur la nature et les propriétés de la substance qui constitue la paroi propre des capillaires.

Ici, comme toujours, l'examen du tissu à l'état d'intégrité parfaite et sur l'animal vivant, doit être la base essentielle de l'étude histologique. Or, lorsqu'on observe le sang qui circule dans les capillaires de la queue d'un têtard, on voit en même temps les bords de la paroi vasculaire. Ceux-ci se montrent sous l'aspect d'une ligne ou plutôt d'une bandelette très-étroite, à double contour, avec des parties épaisses et des parties minces, qui alternent régulièrement; ces bords présentent, d'une manière uniforme et sans trace d'aucune interruption, la réfringence caractéristique du protoplasma. Vue de face, la surface des capillaires paraît, la plupart du temps, homogène et transparente, mais souvent, en observant les vaisseaux vides de sang, ou ne contenant que de rares globules, on distingue par places des groupes de vacuoles plus petites que celles des cellules pariétales des capillaires lymphatiques, mais ayant exac-

tement la même constitution. Sur des fragments de queue détachés de l'animal vivant, ayant séjourné pendant quelques minutes dans du liquide amniotique, on aperçoit mieux les vacuoles. On obtient de meilleurs résultats encore en traitant un fragment de queue (dont on vide autant que possible les vaisseaux par des pressions ménagées) par l'alcool à 90° ou par la solution d'azotate d'argent à 1/1000^e, sans attendre la réduction de l'argent par la lumière. Dans les premiers moments de l'action de ces réactifs, les noyaux apparaissent dans les cellules et les vacuoles deviennent distinctes sur toute la surface du vaisseau (pl. XXII, fig. 40). On peut même voir des lignes étroites qui marquent les limites du protoplasma de deux cellules contiguës. Lorsque le vaisseau se trouve placé de telle façon que les noyaux des cellules sont situés sur le bord, on voit ces noyaux faire saillie au-dessus du protoplasma cellulaire, dans lequel ils ne sont que partiellement enchâssés. C'est là, du reste, une règle générale que j'ai constatée depuis longtemps, non-seulement pour les cellules glandulaires, comme l'ont vu aussi d'autres observateurs, mais pour toutes les autres cellules, cellules musculaires, cellules adipeuses, y compris même les globules du sang à noyaux des embryons de mammifères; le noyau est toujours situé à la surface du protoplasma cellulaire, engagé seulement en partie dans sa masse et libre par la partie de sa surface qui est tournée vers l'extérieur. Lorsqu'il existe une membrane de cellule, celle-ci passe seule au-dessus du noyau. On n'observe rien de semblable au niveau des noyaux des capillaires des têtards; le noyau est immédiatement en contact avec la substance conjonctive, à cellules ramifiées, et lorsque le vaisseau s'est un peu rétracté dans l'intérieur de l'espèce de canal que forme la substance conjonctive, le bord de celle-ci apparaît comme une ligne étroite à simple contour, laissant entre elle et la paroi du vaisseau un espace libre dans lequel le noyau fait saillie; on constate très-nettement que la membrane propre du noyau est libre, et que par conséquent les cellules des capillaires embryonnaires, comme tous les éléments jeunes et à développement actif, n'ont pas de membrane de cellule. Les cellules pariétales des capillaires lymphatiques sont dans le même cas. J'ai insisté sur ce détail parce qu'il a une importance de premier ordre pour l'explication de la pro-

duction des végétations cellulaires à l'aide desquelles se forment les nouveaux vaisseaux.

Nous avons vu, en effet, au début de cette étude, les premières arcades vasculaires qui pénètrent dans la membrane nataoire, naître des troncs artériels, veineux et lymphatiques de l'axe caudal, par un procédé semblable à celui par lequel de ces arcades elles-mêmes naîtront de nouveaux vaisseaux, c'est-à-dire par des prolongements coniques et effilés partant des parois des vaisseaux d'origine. De quelle nature sont ces bourgeons vasculaires, quelle est la condition qui détermine leur apparition, et par quelle évolution passent-ils de l'état de cônes ou de cordons pleins à celui de tubes vasculaires perméables au sang? Les solutions de ces trois questions ont précisément pour base la démonstration 1° de la nature protoplasmique des cellules qui forment seules la paroi propre des capillaires embryonnaires; 2° de l'organisation particulière de ce protoplasma à vacuoles; 3° de l'absence de toute membrane d'enveloppe, soit pour le capillaire entier, soit pour les cellules.

Évolution des bourgeons vasculaires.

Le premier état des bourgeons vasculaires est celui d'excroissances acuminées de la masse de protoplasma cellulaire qui forme la paroi du vaisseau au niveau de leur origine; ils sont donc formés de protoplasma compacte et très-réfringent (pl. XXI, fig. 1 et fig. 2).

Le nombre des excroissances de ce genre est, sur les parois des lymphatiques surtout, beaucoup plus considérable que celui des vaisseaux qui se développeront à leurs dépens. Il suffit, pour s'en assurer, de comparer leur nombre, très-grand chez les jeunes têtards, au nombre relativement petit des vaisseaux lymphatiques que l'on trouve développés sur les individus plus âgés. Il est surtout remarquable que ces excroissances très-nombreuses et persistant pendant toute la période embryonnaire sur les parois lymphatiques, sont rares, au contraire, sur les capillaires sanguins, sauf dans la première période du développement, et que le rapport inverse a lieu entre les vaisseaux, le réseau capillaire sanguin étant beaucoup plus riche que le réseau lymphatique. Il semble résulter forcément

de ce rapprochement, que toutes les végétations cellulaires ne sont pas des bourgeons vasculaires et que la cause qui les produit n'est pas exclusivement en rapport avec le développement des vaisseaux, mais dépend d'une propriété plus générale du protoplasma. Cette propriété bien connue, qui n'appartient pas exclusivement aux globules blancs du sang, et se retrouve dans toutes les cellules jeunes et dépourvues d'enveloppes, c'est celle d'émettre des prolongements simples ou ramifiés, doués, comme ceux des amibes, de changements de forme, de raccourcissement et d'allongement, mouvements à l'aide desquels le protoplasma vivant, cellule ou rhyzopode, se déplace et attire à lui les matériaux de nutrition. En suivant les différentes phases de l'évolution de certaines cellules, les cellules pigmentaires en particulier, dont j'aurai à parler plus tard, on constate que, comme beaucoup de *Radiaires*, elles jouissent dans le premier âge de mouvements de locomotion et de mouvements sur place, que plus tard elles se fixent, et que leurs prolongements amiboïdes n'exécutent plus que des mouvements sur place: dans une phase plus avancée encore, ces prolongements amiboïdes deviennent permanents et perdent plus ou moins complètement leur motilité, comme c'est le cas des cellules fixes ramifiées du tissu conjonctif. Les cellules pariétales des vaisseaux embryonnaires, sont des éléments jeunes quoique fixes, et dont le protoplasma est apte à émettre des prolongements permanents dont les uns disparaissent au bout d'un certain temps en se rétractant dans la masse commune, tandis que les autres s'accroissent au contraire de plus en plus, en longueur et en épaisseur, deviennent de véritables bourgeons vasculaires, et enfin des vaisseaux, par une suite de modifications que nous allons exposer. Mais nous devons d'abord établir, en vue de la controverse encore pendante sur la question de savoir si les vaisseaux sont des cavités *inter-cellulaires* ou des cavités *intra-cellulaires*, que les bourgeons vasculaires sont toujours, dès le début, des prolongements du protoplasma d'une seule cellule, et que c'est tout à fait arbitrairement, et pour les besoins d'une théorie toute hypothétique, que *Kölliker* représente deux prolongements de cellules contiguës concourant à la formation d'un même bourgeon vasculaire.

Sur le tronc lymphatique caudal, représenté planche XXI, fig. 2,

et sur les capillaires sanguins de la figure 1, planche XXI, on peut constater que plusieurs prolongements naissent à la fois d'une seule cellule, et que les plus développés, ceux qui deviendront bourgeons vasculaires, proviennent non du bord, mais au contraire de la partie la plus épaisse de la cellule, et le plus souvent de la partie du protoplasma qui avoisine le noyau; au point de jonction d'un vaisseau déjà perméable au sang, mais nouvellement formé, avec la paroi du vaisseau générateur, on trouve presque toujours un noyau, un seul, dont la présence atteste que c'est d'une seule cellule et au voisinage du noyau qu'est né le bourgeon générateur. La même disposition se retrouve, comme nous le verrons tout à l'heure, lorsqu'il ne s'agit plus du développement d'un nouveau vaisseau, mais de l'accroissement en longueur d'un filament angioplastique; le filament protoplasmique, précurseur du canal vasculaire, présente souvent sur son trajet une cellule fusiforme unique (pl. XXI, fig. 5, 6, 7). *Kölliker* a lui-même figuré un cas semblable, et ce n'est que par un effort d'imagination qu'il tente d'expliquer la formation d'une prétendue cavité intercellulaire par l'intervention de cette cellule unique et isolée sur le trajet d'un filament émané lui-même d'une seule cellule. Il arrive quelquefois, il est vrai, que l'épine terminale qui doit creuser le trajet ultérieur d'un vaisseau déjà perméable, mais fermé en cæcum à ce niveau, semble constituée par le concours du protoplasma des deux cellules pariétales les plus rapprochées du cul-de-sac (pl. XXII, fig. 5 et 6). Mais dans ce cas il y a fusion complète du protoplasma au point de rencontre, et on ne peut pas plus distinguer ce qui appartient à chaque cellule que lorsqu'il s'agit de la fusion par anastomose de deux prolongements de cellules ramifiées. Un tel prolongement, qui est une unité indivisible, peut, à une période de développement ultérieur, présenter sur son trajet une seule cellule ou deux cellules disposées bout à bout et séparées par un filament plein (pl. XXII, fig. 7). Dans chacune d'elles se creuse une cavité qui est bien intracellulaire.

Après avoir établi la nature, l'origine et les conditions de développement des bourgeons vasculaires, il nous reste à démontrer comment les cônes effilés, ou les filaments de protoplasma compacte qui les constituaient primitivement, deviennent des ca-

naux creux et perméables au sang. La première phase de cette transformation consiste dans l'apparition de vacuoles dans le protoplasma ; elles peuvent apparaître déjà dans un bourgeon conique, court et effilé en pointe libre (pl. XXII, fig. 4) ; elles persistent encore dans des cordons angioplastiques qui sont en connexion par leurs deux extrémités avec des vaisseaux du réseau circulatoire (pl. XXIII, fig. 1), lors même que déjà une cavité perméable au sang a commencé à se former à l'une des extrémités du cordon protoplasmique (pl. XXIII, fig. 2 et 3). Le bourgeon conique *ts'* (fig. 4, pl. XXII) est constitué par deux cellules à vacuoles encore confondues en une seule masse protoplasmique. Le dessin étant pris sur l'animal vivant, la partie occupée par les noyaux est seulement indiquée par un reste du protoplasma initial, compacte et très-réfringent ; la pointe effilée du cône par laquelle il s'accroît sans cesse, et qui par conséquent est de formation plus récente, est encore constituée par du protoplasma compacte. On voit d'après cela que l'apparition des vacuoles caractérise un état plus avancé de développement, un premier degré de perfectionnement du protoplasma. Chaque vacuole étant formée d'une pellicule de protoplasma d'une extrême ténuité, et renfermant dans sa cavité une substance colloïde diluée, possède les propriétés physiques du plus parfait des dialyseurs. La suractivité d'absorption dont sont douées par suite les vacuoles, s'exerçant aux dépens du plasma du sang dans lequel baignent les origines des bourgeons angioplastiques, produit leur distension, leur agrandissement, suivi bientôt de la rupture des pellicules élastiques et de la fusion d'un certain nombre de vacuoles en cavités plus grandes, sur les parois desquelles on trouve encore longtemps des débris des cloisons primitives. Cette succession de phénomènes qui n'est pas hypothétique, mais constatée directement, peut être suivie sur les fig. 1, 2 et 3, planche XXIII, qui ont été dessinées à la chambre claire sur des têtards curarisés et observés avec les objectifs à immersion, nos 8 et 9, de *Verick*.

Dans la figure 1, un cordon angioplastique émanant à ses extrémités de la paroi de deux vaisseaux du réseau consiste en une chaîne de cinq éléments cellulaires à vacuoles, dont les masses protoplasmiques sont unies et confondues en un seul tout. Le cumulus nucléaire se distingue seulement par le pro-

toplasma compacte qui le constitue. La cellule originaire du capillaire *vs''* est réunie à la cellule suivante de la chaîne par un filament très-grêle qui correspond très-probablement au point de soudure de deux bourgeons vasculaires effilés en pointe libre; émanant, l'un constitué par une seule cellule de *Vs''*, l'autre formé d'une chaîne de quatre cellules de *Vs'*. Cette disproportion entre la part que prend chacun des deux bourgeons vasculaires à la formation d'un vaisseau anastomotique est très-fréquente; et d'un assez grand nombre de faits que j'ai observés, il me semble résulter que c'est seulement lorsque la pointe libre d'un filament angioplastique arrive dans sa croissance progressive au contact, ou peut-être seulement au voisinage de la paroi d'un autre vaisseau, qu'elle détermine en ce point la formation d'un prolongement amiboïde du protoplasma pariétal qui confond sa substance avec celle du filament terminal (pl. XXV, fig. 2, *a*), comme cela a lieu dans la fusion en une seule masse protoplasmique des pseudopodes voisins de certains rhizopodes¹. Dans cette même figure 1, pl. XXIII, à la partie moyenne du bourgeon émergeant de *Vs'*, au niveau de la jonction de la deuxième avec la troisième masse cellulaire, les vacuoles sont distendues et rompues et forment un commencement de cavité vasculaire. Cette première apparition de la future cavité vasculaire à la partie moyenne d'un cordon angioplastique séparée encore de la cavité des vaisseaux préformés par des ponts de protoplasma solide, est un fait très-commun.

Cette cavité rudimentaire isolée peut même exister dans des cas où les portions du cordon, qui sont en connexion directe avec les vaisseaux, ne présentent pas des vacuoles et persistent encore à l'état de protoplasma compacte, pl. XXIII, fig. 4. La figure 5, planche XXIII, présente un autre exemple de cette disposition plus remarquable encore en ce que la cellule unique qui occupait la portion moyenne du cordon angioplastique, où apparaît le premier rudiment de la cavité vasculaire, s'est dédoublée, comme cela est si fréquent dans le développement de tous les tissus, en deux cellules secondaires dont chacune occupe une des moitiés de la cavité. Dans une phase moins avancée de l'évolution, qu'on rencontre très-fréquemment, à la place où se

¹ V. GEGENBAUR. *Vergleich Anatomie*. 1859, p. 48, fig. 3.

formera plus tard une cavité à deux cellules, on ne trouve qu'une cellule pleine renfermant deux noyaux juxtaposés; ceux-ci se séparent avec une portion du protoplasma au moment où se creuse la cavité. Aux deux extrémités soudées aux vaisseaux perméables, on ne voit rien autre chose qu'une cellule à un seul noyau : cellule à vacuoles en Vs', cellule à protoplasma compacte en Vs''. Ce procédé d'évolution démontre clairement et sans l'intervention d'aucune hypothèse, comment une cavité incontestablement *intracellulaire* peut prendre l'apparence d'une cavité *intercellulaire*. Ce même mode de développement de cavités intracellulaires isolées, sur le trajet d'un filament angioplastique très-grêle, émanant de la paroi d'un vaisseau complètement formé, ou prolongeant le cône terminal d'un vaisseau en voie de développement, s'observe dans le système lymphatique comme dans le système vasculaire sanguin. Si on compare la disposition représentée dans la figure 7, planche XXII à la figure donnée par Kölliker¹ comme une démonstration de la formation des capillaires lymphatiques par des cellules formatrices *libres*, il sera facile de se rendre compte de l'erreur de Kölliker; ne connaissant pas ce développement de cavités indépendantes sur le trajet des bourgeons vasculaires en voie de développement, il a méconnu l'existence du filament protoplasmique qui unit constamment ces cavités de cellules dilatées avec le vaisseau d'origine ou avec d'autres cellules semblables; la formation des cavités au niveau des corps de cellule, lorsque les prolongements protoplasmiques d'union sont encore pleins, est suivi bientôt de la prolongation de cette cavité dans l'intérieur de ces filaments. Ceux-ci s'élargissent un peu à ce moment, mais restent encore longtemps plus étroits que les cavités primitives des corps de cellule. De là vient l'inégalité de calibre des différentes parties d'un capillaire lymphatique et l'étranglement du canal de jonction de deux cônes terminaux, soudés pour former les arcades lymphatiques au bord de la queue, planche XXI, fig. 3 et 4, *tl.* et *cl.* De même, sur les capillaires sanguins, au moment où le plasma seul du sang y pénètre, puis quand les globules y pénètrent, et même

¹ KOLLIKER. *Éléments d'Histologie humaine*. Paris, 1868. p. 775, et *Ann. des Nat.* 1846.

longtemps après, lorsque la circulation y est depuis des jours et même des semaines en pleine activité, on peut retrouver d'abord dans les saillies, en forme d'éperons, de leur paroi interne, et plus tard dans les étranglements annulaires, qui persistent sur des capillaires de $0^{\text{mm}},02$ à $0^{\text{mm}},03$, les vestiges des vacuoles primitives. Cette transformation des vacuoles en cavités vasculaires peut être suivie dans toutes ses phases sur la figure 3, planche XXIII, qui représente la dernière arcade vasculaire de la lame natatoire dorsale chez un très-jeune têtard de Rainette (de 8 millim. de long) curarisé. Le plasma du sang pénètre seul dans l'arcade capillaire et dans la première portion de son prolongement en cæcum. L'extrémité terminale conique de ce bourgeon vasculaire est constituée par une cellule à vacuoles dont le centre est marqué par le renflement protoplasmique obscur, qui masque le noyau. Aux confins de cette cellule les vacuoles sont agrandies mais conservent encore en partie leurs cloisons; au-dessus d'elle commence un canal étranglé au point de jonction des dernières grosses vacuoles qui se sont rompues, et dont les débris de cloison s'avancent, en manière de diaphragme perforé, dans l'intérieur de la cavité de la nouvelle arcade. Le tronc même du gros capillaire, présente encore des traces de ces étranglements. Sur des têtards de 2 centimètres de long, les vaisseaux capillaires sanguins ont encore un aspect moniliforme. Toutes les phases de la transformation des filaments angioplastiques en vaisseaux parfaits, depuis leur première origine sous forme d'excroissances du protoplasma cellulaire, se trouvent, par un rare concours de circonstances, résumées naturellement dans la figure 2, planche XXIII, qui représente trois mailles de réseau capillaire en cours de développement sur un têtard de *Pelodytes punctatus* de 2 cent. $1/2$ de long. Les phases se succèdent dans l'ordre des indications numériques de *ts'* à *Cs*.

Il résulte aussi de l'examen comparatif (figures 1, 2 et 3 de la planche XXIII), des phases de l'évolution qui précèdent immédiatement l'état parfait, que chaque section de la chaîne de cellules à vacuoles (fig. 1) ou tout un vaisseau, s'il est très-court (*ts'''* fig. 2), n'a d'autre paroi que ce qui reste du protoplasma des cellules à vacuoles, lorsque la cavité définitive s'est formée par la rupture des parois des vacuoles, (figure 3).

Ce reste de protoplasma, qui comprend le noyau et la réserve de protoplasma compacte, dans laquelle le noyau est enchassé, conserve sa propriété végétative. La paroi de la cavité intracellulaire s'épaissit, se régularise, augmente d'étendue avec l'accroissement du diamètre du vaisseau; le dédoublement de la cellule unique primitive, se produisant alors (s'il ne s'est pas produit plus tôt, comme dans la figure 5, planche XXIII), chaque section vasculaire a pour parois deux cellules ajustées en biseaux complémentaires; l'une des cellules est toujours un peu en avant de l'autre, disposition que l'imprégnation par le nitrate d'argent permet déjà de constater dans les jeunes vaisseaux, mais seulement lorsqu'ils sont depuis quelque temps parcourus par le courant circulatoire (pl. XXV, fig. 5).

Arrivés ainsi à leur complet développement, les capillaires de la queue des têtards possèdent la structure que nous avons décrite plus haut, une paroi unique, constituée par des cellules protoplasmiques qui conservent, beaucoup plus petites, les vacuoles des cellules angioplastiques, mais qui, d'un autre côté, ont des limites distinctes, tandis que dans les cordons angioplastiques le protoplasma des divers districts cellulaires paraît former un tout continu, au moins tant que la cavité vasculaire n'est pas complètement perméable. Mais la délimitation doit s'établir presque aussitôt après l'achèvement de cette cavité; car j'ai pu constater, sur des pièces traitées successivement par une solution faible d'azotate d'argent, le chlorure de sodium et la glycérine, que ces limites s'accusaient sous forme d'une ligne très-fine, à simple contour, indiquant un accollement direct, sans ciment interposé, dans les extrémités terminales en cæcum des lymphatiques (pl. XXV, fig. 6). Dans les jeunes capillaires sanguins parcourus par le sang, je n'ai pas réussi à obtenir la délimitation des cellules par le procédé ordinaire de l'imprégnation argyrique suivie de l'action de la lumière, qui détermine la précipitation de l'argent dans le ciment intercellulaire, tandis que le protoplasma reste pâle et incolore. Par l'action combinée de l'azotate d'argent, du chlorure de sodium et de la glycérine, qui détermine au contraire la précipitation de l'argent dans le protoplasma cellulaire, les cellules des parois des capillaires brunissent comme les cellules plasmiques ramifiées du tissu conjonctif; et des lignes plus foncées, résultant de l'a-

dossement des masses protoplasmiques distinctes, marquent les limites cellulaires qui ne m'ont jamais paru, dans ces conditions, ni irrégulières, ni dentelées.

Tunique adventice.

Les vaisseaux de la membrane natatoire caudale des têtards d'amphibiens, ceux mêmes qui jouent le rôle de vaisseaux de distribution, artérioles, veinules et petits troncs lymphatiques, n'ont jamais, jusqu'à l'époque où l'appendice caudal s'atrophie et disparaît, d'autre paroi propre que celle des cellules protoplasmiques à vacuoles.

Cependant, dès les premières périodes du développement, sur de jeunes vaisseaux sanguins complètement développés, et quelquefois même sur les premiers troncs lymphatiques encore en formation, mais déjà perméables à la lymphe, se présentent par places, appliquées à la surface extérieure de leur paroi propre, des cellules pigmentaires noires. Celles-ci d'abord isolées et peu nombreuses augmentent de nombre, se rapprochent, se ramifient, se soudent au moins en partie par leurs prolongements et arrivent à former des portions de gaine complète, semblable à l'enveloppe de tissu conjonctif à cellules pigmentaires noires ramifiées, qui constituent en presque totalité la *tunique adventice* des artères et des veines des Batraciens adultes. Dans la membrane natatoire des têtards, ces gaines ne couvrent jamais que des sections isolées de vaisseaux sanguins et lymphatiques : même dans les périodes les plus avancées du développement, chez les têtards de *Rainette*, un vaisseau qui, dans une partie de son parcours, est revêtu d'une gaine de cellules pigmentaires, est complètement libre ailleurs de tout revêtement étranger à sa paroi propre. Il est facile de constater par d'autres caractères encore, que les éléments qui constituent ces gaines incomplètes n'appartiennent nullement en propre au système vasculaire sanguin, non plus qu'au système lymphatique. Des cellules pigmentaires noires, identiques à celles qui sont groupées sur la paroi des vaisseaux, sont disséminées dans le champ des mailles vasculaires, à distance des vaisseaux ; d'autres sont au voisinage de la paroi d'un vaisseau ou au contact de cette paroi même ; un certain nombre

sont appliquées en séries et isolées les unes des autres sur la paroi d'un vaisseau sanguin (pl. XXIII, fig, 6). Dans certains cas, on voit des cellules pigmentaires d'un même groupe, alignées en série linéaire, passer d'une section de vaisseau sanguin qu'elles couvrent sur la section suivante, non pas du vaisseau sanguin, mais d'un vaisseau lymphatique, satellite du premier (pl. XXIV, fig. 1.), dont elles n'occupent aussi qu'une petite étendue. L'observation de ces singulières dispositions, de ces colonies isolées de cellules fixées sur un vaisseau envahissant la partie contiguë d'un autre vaisseau, me suggéra l'idée que ces cellules pigmentaires pourraient bien être des cellules migratoires fixées en parasites sur la paroi des vaisseaux vers lesquels elles sont attirées d'abord, et retenues plus tard par l'avantage de trouver là l'excédant des recettes des cellules à vacuoles, constamment gorgées des matériaux nutritifs du plasma sanguin, et d'en faire leur profit. Cette manière de voir, qui assimile des cellules à des individualités animales, peut paraître étrange au premier abord, mais elle sera trouvée plus acceptable si l'on veut bien se rappeler tous les faits aujourd'hui connus qui établissent les analogies les plus étroites entre les éléments cellulaires jeunes des animaux supérieurs et les premières formes animales, les protozoaires ; entre autres ces migrations des leucocytes et des globules du pus, qui se continuent même en dehors de l'organisme vivant. J'ajouterai que j'ai été conduit aussi à interpréter de cette façon la présence des cellules pigmentaires par groupes sur certains vaisseaux, parce que j'avais observé, en outre des faits exposés plus haut, que les plus jeunes de ces cellules étaient douées de mouvements amiboïdes et se déplaçaient, quoique beaucoup plus lentement que les leucocytes ; d'un autre côté, une fois fixées sur le vaisseau, elles ne se déplacent plus, tandis que les prolongements tentaculaires qui s'étalent sur la paroi du vaisseau, exécutent encore des mouvements lents qui rappellent ceux que *Lister* a le premier observés dans les cellules pigmentaires de la peau des grenouilles. Lorsque plus tard les prolongements des cellules pigmentaires se ramifient et se soudent à ceux des cellules voisines, elles ne peuvent plus se déplacer et restent définitivement fixées à la paroi vasculaire.

Quelques jours après ces premières observations, j'eus, du

reste, l'occasion de constater d'autres faits que je vais exposer, et qui ont encore contribué à confirmer mon opinion. Les cellules pigmentaires noires manquent complètement d'abord et sont plus rares dans les premiers temps du développement chez les têtards de *Rainette* que chez les autres têtards de Batraciens. Cette condition, jointe au développement en largeur et au peu d'épaisseur de la membrane natatoire, m'avaient fait choisir de préférence cette espèce pour les facilités qu'elle offre à l'étude du développement des vaisseaux. Mais ces mêmes cellules pigmentaires, si rares d'abord, deviennent au contraire très-nombreuses vers le milieu de la période embryonnaire; et non-seulement elles sont plus nombreuses sur les vaisseaux et en couvrent une plus grande étendue, mais elles forment, en outre, de larges plaques sous la couche de cellules à vacuoles du derme dont il a été question plus haut (*voir la note A*). C'est là, en effet, que sont situées les véritables cellules pigmentaires chromatogènes jaunes et noires.

Je me demandais d'où pouvait provenir cet accroissement si rapide des cellules pigmentaires, lorsqu'en examinant la membrane natatoire de têtards de *Rainette*, qui m'avaient été apportés depuis quelques jours seulement, j'observai ce que j'avais déjà vu bien des fois: une quantité considérable de globules blancs, à prolongements amiboïdes, disséminés dans les couches superficielles du derme, et le phénomène de la diapédèse des globules blancs, seuls, s'accomplissant encore dans certaines parties du réseau capillaire, au voisinage des bords et de la pointe de la queue qui sont les parties les plus tendres et le plus récemment formées. J'avais déjà vu bien souvent ce phénomène, surtout chez des têtards curarisés, et sans aucune lésion; ce qui, pour le dire en passant, semble bien prouver que l'affaiblissement des battements du cœur, qui ralentit la circulation et détermine souvent la stase du sang dans les arcades capillaires de l'extrémité de la queue, est un élément très-important dans la production de la diapédèse, même de la diapédèse des globules blancs seuls, sans qu'un seul globule rouge sorte des vaisseaux. Les têtards que j'observais n'étaient pas cependant curarisés; on ne les avait pas touchés depuis plusieurs jours, ils ne présentaient pas d'autres traces de lésions que des irrégularités des bords de la queue, provenant de pertes de sub-

stances et déjà cicatrisées ; et encore sur dix que j'observai ce jour-là, quelques-uns n'avaient aucune trace de lésions, tous cependant avaient à des degrés variables de la diapédèse actuelle, et les couches superficielles du derme couvertes de globules blancs, les uns amiboïdes, les autres régulièrement globuleux, disséminés ou par groupes. Mais ce dont je fus surtout frappé, c'est qu'aux globules blancs étaient partout mêlés, et dans certains points vers les bords de la membrane surtout, en nombre plus considérable que les blancs, des globules pigmentaires noirs, les uns exactement de la même dimension et de la même forme que les globules blancs globuleux, d'autres en petit nombre, un peu plus gros. Les deux espèces de globules étaient distribuées de la même façon, ici isolées, là agglomérées en groupes dans lesquels les globules blancs et noirs étaient tellement mêlés et confondus, qu'on était naturellement conduit à penser qu'ils étaient arrivés ensemble, là où on les observait, et avaient la même origine. Or l'origine des globules blancs n'était pas douteuse ; ils provenaient d'une diapédèse semblable à celle qui se produisait encore au même moment, et cependant il n'y avait pas de globules noirs dans les vaisseaux sanguins, et les globules blancs seuls traversaient comme à l'ordinaire le protoplasma des cellules pariétales, qui, visqueux et élastique, revenait sur lui-même et reconstituait l'intégrité de sa substance, à mesure que le globule blanc l'abandonnait. Mais, en examinant les globules blancs avec soin, je trouvai dans les groupes toutes les formes de transition entre des globules entièrement blancs et globuleux, comme ceux qui circulent dans les vaisseaux, et les globules pigmentaires noirs de même dimension et de même forme : des globules blancs présentant seulement deux ou trois fines granulations pigmentaires, d'autres remplis de petites granulations pigmentaires isolées, d'autres dont une partie seulement du protoplasma incolore était envahie par un amas de pigment, la plus grande partie ayant conservé son état primitif : des globules mi-partie noirs et blancs, et un grand nombre complètement noirs à la surface mais émettant des prolongements amiboïdes incolores, ou renfermant seulement quelques granulations pigmentaires en mouvement. Poursuivant cet examen, je constatai sur des vaisseaux sanguins qui ne présentaient aucune gaine de cellules pigmentaires, de jeunes globules noirs à peine plus gros que les glo-

bules blancs, accolés à la surface du vaisseau, isolés, deux à deux, ou trois à quatre au plus à la file, pl. XXV, fig. 6. Reprenant ces observations cinq à six jours plus tard, je fus surpris de trouver sur les origines des lymphatiques, à l'extrémité de la queue, vers les bords et sur les troncs lymphatiques de la même région, des séries beaucoup plus nombreuses, composées de quelques globules blancs, de globules en partie infiltrés de pigments, et de globules complètement noirs. Au début de l'observation ils étaient immobiles ; aussi je crus d'abord qu'ils étaient comme les globules pigmentaires tout semblables qui se voyaient au même moment le long du trajet des vaisseaux sanguins, appliqués à la surface extérieure du vaisseau et en dehors de sa cavité. Mais un examen plus approfondi me démontra que, contre toute vraisemblance, ces globules pigmentaires, mêlés à des globules lymphatiques normaux, étaient bien dans l'intérieur du vaisseau (pl. XXV, fig. 6 C et 7.). Ceux qui occupaient l'extrémité conique et effilée du lymphatique étaient allongés et effilés, et se moulaient exactement sur la cavité qu'ils occupaient ; plus loin, deux globules pigmentaires plus gros que les autres avaient pris la forme de cylindres à extrémités arrondies, pour s'accommoder aux dimensions du vaisseau, comme le font les globules rouges qui traversent des capillaires plus étroits que leur diamètre. Il ne me restait pour acquérir une certitude complète qu'à les voir se déplacer. Après une assez longue attente pendant laquelle les globules étaient parfaitement immobiles, je vis enfin à une certaine distance de l'extrémité, dans le même capillaire lymphatique (pl. XXV, fig. 6 C), un globule se déplacer en ligne droite, avec une vitesse beaucoup moindre que la vitesse du sang, mais très-supérieure encore à celle des mouvements amiboïdes ; le globule ne présentait d'ailleurs aucun des prolongements à l'aide desquels ces mouvements se produisent. Après avoir parcouru 1 millimètre il redevint immobile ; au bout de quelques instants une nouvelle impulsion le porta en avant et il s'arrêta en heurtant une colonne de globules immobiles : mais bientôt la colonne elle-même se mit en mouvement et quelques globules, les plus avancés de la chaîne de l'extrémité, se déplacèrent et se portèrent en avant, puis, de nouveau, tous redevinrent immobiles, et ceux, qui étaient à l'extrémité en cæcum du lymphatique, étaient pendant tout ce temps restés immobiles.

De nouveaux déplacements par saccades eurent lieu encore, mais au bout de deux heures les globules n'avaient guère franchi qu'un espace de 2 millimètres ; néanmoins il est certain qu'ils arrivèrent jusqu'au tronc lymphatique caudal ; car, de distance en distance sur le trajet des lymphatiques, s'abouchant dans ce tronc et recevant les branches de l'extrémité de la queue, on observait des globules pigmentaires très-espacés les uns des autres, et je vis disparaître dans le tronc lymphatique caudal celui qui en était le plus rapproché. Le tronc lymphatique caudal à partir de ce point, était complètement caché sous les muscles, et il fut impossible de suivre plus loin les globules pigmentaires ; j'ajouterai seulement que je n'en ai jamais observé un seul, dans l'intérieur des vaisseaux sanguins, qui ne renfermaient que des globules rouges normaux, et des globules lymphatiques blancs. Mes observations sur ce sujet ont porté sur dix têtards de *Rai-nette* d'une ponte tardive et tous m'ont présenté des phénomènes semblables à ceux que je viens de décrire, tant pour ce qui a rapport aux mouvements amiboïdes des globules pigmentaires, à leur présence en dehors des vaisseaux mêlés à des globules blancs après une diapédèse considérable, que pour ce qui concerne l'établissement de leurs colonies sur les vaisseaux sanguins où ils persistent à l'état d'éléments fixes, et aussi sous le rapport de leur présence dans l'intérieur des vaisseaux lymphatiques où ils circulent mêlés aux globules de la lymphe. Il ne s'agit donc pas d'un fait accidentel. Est-il cependant absolument normal et ne dépendrait-il pas de quelque condition pathologique commune à tous ces têtards qui étaient placés dans des conditions anormales, pauvrement nourris, anémiques et leucocythémiques, à tel point que dans quelques vaisseaux, pendant la circulation on ne voyait que 3 ou 4 globules rouges pour 20 globules blancs ? C'est assurément une objection que l'on pourrait faire à toute hypothèse prématurée à l'aide de laquelle je tenterais aujourd'hui d'expliquer ces faits singuliers, qui appellent évidemment de nouvelles investigations. Je me borne à tirer de ces observations les conclusions qui en ressortent nécessairement.

1° Les diapédèses de globules blancs, seuls, ou compliquées de la sortie de quelques globules rouges, sont si communes chez les jeunes têtards, qu'on les voit se produire dans presque

toutes les observations un peu prolongées, même lorsque les têtards, placés dans l'eau, ne sont pas curarisés, et qu'on a pris toutes les précautions possibles pour les préserver de tout choc et de toute pression. Elles se montrent presque toujours dans les capillaires faisant fonction de veinules, et dans les portions du réseau capillaire qui avoisinent les bords et l'extrémité de la queue. Comme l'observation de la texture de ces vaisseaux démontre qu'on ne rencontre dans ces parois ni *cément* intercellulaire, ni les prétendus *stomates*, et que cette paroi est entièrement formée de cellules de protoplasma à vacuoles, intimement juxtaposées, c'est à *travers le protoplasma des cellules mêmes que se fait l'issue des globules*. Les propriétés physiques et physiologiques du protoplasma expliquent l'occlusion immédiate des ouvertures de passage.

2° A la suite de ces diapédèses on voit, au-dessous des couches de l'épiderme et des couches superficielles du derme, à la surface et dans l'épaisseur de la lame de tissu conjonctif qui renferme les vaisseaux de la membrane natale, un grand nombre de globules blancs, les uns en mouvement et à formes amiboïdes, les autres globuleux mais changeant de forme. Dans cette dernière catégorie de globules blancs, on rencontre tous les degrés successifs de la transformation des leucocytes en cellules pigmentaires noires globuleuses, les unes de même volume que la moyenne des globules blancs, les autres un peu plus volumineuses. Pl. XXV, fig. 6 B.

3° Sur un certain nombre de vaisseaux de la membrane natale, on voit, fixés sur la paroi du vaisseau, des globules à pigment noir, alignés et serrés; sur des vaisseaux différents, on peut observer toutes les formes de transition entre ces globules pigmentaires amiboïdes libres, accolées à la surface du vaisseau, et les cellules à pigment noir, ramifiées et anastomosées, qui entourent des portions de vaisseaux embryonnaires dans une véritable gaine adventice.

4° Chez les mêmes têtards où l'on observe ces cellules pigmentaires à l'état de développement et de transformation, on trouve dans les origines des vaisseaux lymphatiques des parties de la queue en voie d'accroissement, et, dans les troncs auxquels aboutissent ces racines lymphatiques, des globules à pigment noir entremêlés de globules blancs épars, commençant à s'infiltrer

de pigment. Les parois de ces vaisseaux sont dans un état d'intégrité absolue. Les globules pigmentaires et les globules blancs cheminent lentement et simultanément, par saccades, de la périphérie vers le centre, dans l'intérieur des vaisseaux lymphatiques, et arrivent jusque dans les troncs lymphatiques de l'axe caudal où on les perd de vue. On ne les rencontre jamais dans l'intérieur des vaisseaux sanguins de la membrane natatoire, qui, au contraire, sont en beaucoup de points couverts à leur surface d'éléments de même espèce que les précédents, à différents degrés de transformation en cellules fixes.

Si extraordinaire que puisse paraître le fait de la présence simultanée chez le même animal d'éléments cellulaires en tout semblables, dont les uns sont des globules colorés circulant dans les vaisseaux du liquide nourricier, les autres des éléments fixes d'un tissu, il n'est pourtant pas sans précédent. Voici ce que j'écrivais en 1859, à propos de semblables observations faites par moi dans plusieurs genres d'*Ascidies* ('Tuniciers') : « Les plaques que forment les colonies d'*Ascidies* doivent leurs vives nuances au sang coloré qui circule dans les canaux des branchies, dans les réseaux capillaires et les sinus en cæcum du manteau commun. Mais de plus, *fait extrêmement remarquable*, que j'ai déjà noté chez les *Ascidies* simples à sang coloré, la membrane pariétale du sac branchial est parsemée, en certains points même couverte, de *corpuscules pigmentaires entièrement semblables*, non-seulement pour la coloration, mais aussi pour la forme et les dimensions, à ceux du sang. L'endostyle, les arcs qui en partent et forment la charpente du sac branchial, paraissent aussi entièrement constitués par des agglomérations de corpuscules pigmentaires, qui semblent ne différer que par leur stabilité et leur situation en dehors des vaisseaux, de ceux qui circulent dans le sang.² »

¹ Note sur les globules colorés du sang des invertébrés. — *Journal de la Physiologie*, de BROWN-SEQUARD, 1859.

² Pendant l'impression de ce mémoire j'ai poursuivi mes recherches sur les globules pigmentaires migrants des têtards de Rainette. Plus d'un mois après les dernières observations, j'ai trouvé des globules amiboïdes noirs circulant, encore, mêlés à des globules blancs plus petits, dans les vaisseaux lymphatiques de la queue. J'ai de plus assisté à la première apparition des cellules étoilées à pigment noir qui occupent la face profonde de la seconde couche d'épiderme cutané, à cellules cylindro-coniques. Ces cellules pigmentaires étoilées proviennent de globules amiboïdes noirs, entièrement semblables à ceux que l'on trouve dans

es lymphatiques et dans les groupes de globules provenant de diapédèse. C'est précisément dans la région où la diapédèse est pour ainsi dire à l'état permanent et où précédemment se trouvaient les amas les plus considérables de globules mélangés, c'est-à-dire à l'extrémité de la queue, constituée par des tissus mous, et en voie d'accroissement continu, que se montrent d'abord les éléments migrants. Au moment où je les observais ils avaient déjà traversé la couche de cellules à vacuoles et la lame fibroïde fenêtrée qui sépare l'épiderme des couches plus profondes. Les éléments les plus jeunes à l'état globuleux et non complètement envahis par le pigment, sont disposés en bordure demi-circulaire immédiatement en arrière du bord libre des couches épidermiques; entre ce bord et l'extrémité de la corde dorsale on trouve toutes les formes de transition entre les globules amiboïdes et les cellules pigmentaires étoilées. Ce sont des globules effilés à l'une de leurs extrémités, d'autres en fuseau, de plus avancés ont les extrémités du fuseau bifurquées, d'autres ont déjà trois ramifications rayonnant du centre, moins nombreuses cependant et moins divisées qu'à l'état de développement complet. Il est remarquable que ces cellules apparaissent d'abord à l'extrémité postérieure de la queue, et l'envahissent successivement d'arrière en avant; chez le plus jeune des individus observés elle n'atteignaient encore qu'au niveau de l'extrémité postérieure de la corde dorsale. Chez de plus âgés elles avaient envahi toute l'étendue des lames dorsales et ventrales de la membrane natatoire. Lorsque ces cellules sont complètement développées, leurs ramifications terminales qui jouent le rôle de véritables suçoirs plongent dans les interstices de la couche profonde de l'épiderme remplis d'un ciment intercellulaire mou, et présentant des vacuoles, quand les cellules de la couche superficielle de l'épiderme sont elles-mêmes distendues par une absorption énergique. Cette disposition m'avait déjà conduit à penser, avant de connaître les migrations de ces cellules pigmentaires, qu'elles vivaient en parasites sur les couches épidermiques.

A. Note sur une organisation particulière du protoplasma qui s'observe dans certaines cellules (CELLULES A VACUOLES).

Les cellules à vacuoles consistent en une masse de protoplasma, le plus souvent dépourvue de membrane de cellule et creusée de petites cavités sphériques, pressées les unes contre les autres. Ces cavités sont séparées les unes des autres par une mince pellicule de protoplasma: un reste de protoplasma compacte et sans vacuole persiste généralement sur un point de la périphérie autour du noyau.

L'eau, le liquide amniotique, les solutions faibles de substances cristalloïdes qui sont très-rapidement absorbées par cette forme particulière de protoplasma, gonflent et distendent les vacuoles.

Sur l'animal vivant on peut observer ce phénomène, dans les cellules de la couche superficielle de l'épiderme des larves de Batraciens, surtout chez celles du *Cultripes provincialis* dont les vacuoles ont de très-grandes dimensions (voy. pl. II, fig. 1). On l'observe aussi dans une couche de cellules confondues et soudées en membrane continue, qui occupe la surface du derme de la membrane natatoire immédiatement au dessous d'une lame élastique, à fibrilles entrecroisées, qui sépare les couches épidermiques de la substance fondamentale de cette membrane comme le fait la membrane élastique antérieure de la cornée. — Chez les têtards de *Hyla* on peut très-facilement pendant la vie, grâce à la transparence parfaite de l'épiderme, observer tous les détails de structure de cette couche dont les vacuoles ont l'apparence de mailles d'un réseau (pl. XXII, fig. 2), au milieu desquelles cheminent les ramifications terminales des nerfs cutanés. Enfin chez une seule espèce de têtards, ceux de la *Rana esculenta*, j'ai trouvé immédiatement sous la lame élastique qui recouvre, chez les autres espèces, la couche des cellules à vacuoles, un singulier réseau à mailles rectangulaires (pl. XXII, fig. 9), qui couvre toute la surface de la queue, que l'on serait tenté de prendre pour un réseau vasculaire lymphatique, d'autant plus que l'imprégnation par le nitrate d'argent de la couche qui le ren-

erme fait apparaître des figures absolument semblables à celles que Reckglinhausen a données, des prétendues origines des lymphatiques dans les canaux séreux, (*Saftkanalchen*). Mais il m'a été impossible de trouver aucune communication jusqu'à présent de ce réseau avec les vrais lymphatiques de la queue des têtards. D'autre part ce réseau a des rapports très-intimes avec la distribution des nerfs de la queue. Ce réseau plus rapproché de la surface recouvre les troncs et les rameaux nerveux, se bifurque au même point que les nerfs et ne les abandonne qu'au niveau de leurs divisions ultimes. L'existence de ce réseau a un certain intérêt au point de vue de la question traitée ici parce qu'il est constitué par des cellules cylindriques, soudées bout à bout, probablement tubuleuses, et constituées par un protoplasma à vacuoles (pl. XXII. fig. 8), identique à celui des cellules pariétales des capillaires lymphatiques chez les Batraciens.

Dans l'appareil électrique de la *Torpille*, la substance qui remplit les interstices des cloisons (alvéoles de *Kölliker*) et sépare les unes des autres les lamelles du réseau nerveux, avec les membranes à noyaux qui les recouvrent cette substance, tour à tour décrite par *Pacini* comme un liquide, par M. *Robin* comme *tissu électrique*, par *Kölliker* comme substance conjonctive gélatineuse à cellules plasmatisques (*Saftzellen*) ramifiées, n'est autre chose qu'une masse colloïde formée de *cellules à vacuoles* intimement confondues et soudées les unes aux autres. La figure 2 de la planche XI, qui représente une portion de la couche des cellules à vacuoles de la surface du derme, telle qu'on l'observe chez la plupart des têtards de Batraciens : *Hyla*, *Pelodytes*, *Cultripes*, etc., représente également, avec une parfaite exactitude, la disposition et la structure de la substance qui isole et supporte les lamelles du réseau nerveux, véritables disques électriques de la torpille.

Dans un cas comme dans l'autre les cellules à vacuoles ont avec les éléments nerveux des rapports que l'on constate également dans les ramifications des nerfs cutanés de la *Rana esculenta*. Ces observations jeteront peut-être quelque jour sur la question encore controversée de la substance conjonctive des centres nerveux.

Cette espèce particulière de cellules se rencontre également chez les vertébrés supérieurs. C'est dans la partie antérieure du corps vitré du mouton et du bœuf, où elles forment une large zone, qui commence l'extrémité postérieure des procès ciliaires de l'hyaloïde, que je les ai observées pour la première fois; les cellules amiboïdes du corps vitré présentent, même lorsqu'elles sont vivantes et en mouvement, des vacuoles multiples au niveau du corps des cellules : ces vacuoles résultent de l'absorption des sucs nutritifs que pompent les prolongements amiboïdes. Les cellules épithéliales de l'amnios, et toutes celles des membranes de l'œuf du lapin sont constituées par du protoplasma à vacuoles. Ces cellules à vacuoles se rencontrent en très-grand nombre groupées et isolés dans le stroma conjonctif de l'amnios du lapin. Chez les Batraciens, et surtout chez les Salamandres, les cellules de la corde dorsale, qui sont d'abord des cellules à protoplasma compacte et très-réfringent, se creusent de vacuoles petites et nombreuses, qui graduellement se distendent, se confondent les unes avec les autres, jusqu'à ce qu'il n'en reste plus qu'une seule qui occupe la totalité de la cavité cellulaire.

Dans le plus grand nombre des cas, ces cellules à vacuoles semblent devoir se rattacher au groupe des cellules des tissus conjonctifs. Il n'est pas inutile de faire remarquer à ce propos que, d'après les remarques de *Rindfleisch*, *His* et *Kölliker*, le prétendu *épithélium vasculaire*, qui, comme je le montrerai, est constitué aussi par des cellules protoplasmatisques à vacuoles, doit être rattaché au tissu conjonctif simple, formé par des cellules sans substance intercellulaire; ce groupe de tissu qui d'après *Kölliker*, qui l'a établi, est surtout constitué par des tissus appartenant aux animaux inférieurs, compterait maintenant de nouvelles formes appartenant aux animaux supérieurs; du reste l'étude de développement du tissu adipeux si répandu chez les vertébrés et surtout chez les mammifères, montre qu'il devrait aussi être rattaché à ce groupe de tissus conjonctifs simples, formés de cellules.

B. Note sur les procédés d'imprégnation des tissus par les solutions d'azotate d'argent.

J'ai tenté de nombreux essais pour obtenir simultanément, à l'aide de l'imprégnation des tissus par les solutions d'azotate d'argent, les deux effets qui sont habituellement obtenus isolément, par chacun des deux procédés de cette méthode : l'imprégnation par la solution argyrique suivie, dans un cas, de l'insolation seule, dans l'autre, de l'addition d'une solution de chlorure de sodium, dans laquelle la préparation est placée pour être soumise à l'insolation.

Le premier procédé, le plus généralement suivi, a le très-grave inconvénient de n'indiquer que la forme extérieure des éléments cellulaires, et de supprimer au lieu de les accuser les caractères de la substance fondamentale de toutes les formations cellulaires, le protoplasma. Par le second procédé on obtient bien la précipitation de l'argent à l'état pulvérulent dans le protoplasma, mais ce précipité est rarement régulier, et masque aussi les détails de la constitution intime des cellules.

Je me suis arrêté, après de nombreux tâtonnements, au procédé suivant qui m'a donné les résultats les plus complets et les plus nets.

La préparation est immergée pendant 3 à 5 secondes seulement dans une très-faible solution d'azotate d'argent, 1 pour 1000 ou au plus 1 pour 750, puis retirée et lavée à l'eau distillée; examinée aussitôt elle ne présente généralement pas de précipité d'argent ou de très-faibles traces dans les interstices cellulaires, mais on constate déjà que les cellules se sont gonflées par l'absorption de la solution cristalloïde, et que les vacuoles du protoplasma distendues, sont plus apparentes qu'à l'état frais dans les cellules épithéliales et dans les cellules des parois vasculaires. Après ce premier examen on arrose à plusieurs reprises la préparation avec la solution qui a servi à l'immersion, en procédant comme on le fait pour le renforcement des épreuves négatives photographiques; ces opérations peuvent se faire à la lumière diffuse. On lave de nouveau la préparation, on l'examine, et on la renforce encore en l'arrosant de solution d'argent jusqu'à ce qu'elle prenne une teinte légèrement enfumée par transparence, et que les contours des éléments anatomiques s'accusent avec plus de vigueur. La préparation est alors lavée à l'eau distillée à plusieurs reprises, et placée dans un verre de montre avec de la glycérine, ou immédiatement sur le verre porte-objet dans une goutte de glycérine ou d'un mélange de glycérine et alcool à 90°, et exposée non pas au soleil, mais à la lumière diffuse. L'action est plus lente, mais elle est plus régulière : au bout d'un temps variable, de quelques heures à un jour ou deux, tous les détails de structure des cellules, du protoplasma et des vaisseaux sont nettement accusés par une teinture plutôt que par un précipité d'argent. Les cellules plasmatiques du tissu conjonctif avec leurs prolongements ramifiés anastomosés de cellules à cellules, les noyaux des cellules, le protoplasma avec ses vacuoles, les interstices cellulaires marqués par de fines lignes noires, tous ces détails de structure peuvent déjà se voir très-nettement. La préparation peut rester exposée à la *lumière diffuse*, elle s'améliore encore avec le temps. On la rend encore plus nette et plus démonstrative en la plongeant dans un mélange de teinture ammoniacale de carmin, de glycérine, et d'alcool rectifié en petite quantité; après un séjour de 2 à 3 heures dans ce mélange, on lave de nouveau avec soin la préparation à l'eau distillée, et pour terminer on la soumet à l'action de l'acide acétique dilué à 20 pour 100 : elle peut alors être conservée dans la glycérine sans s'altérer. Si on se contente, après les arrosages successifs à l'azotate d'argent à 1/1000 et le lavage consécutif, d'exposer la préparation à la lumière sans addition de glycérine, on obtient avec plus de netteté et de sûreté les interstices cellulaires que par tout autre mode d'emploi de la méthode d'imprégnation par l'azotate d'argent; mais tous les détails qui ont trait aux connexions, à la structure intime des éléments protoplasmiques obtenus par le procédé à la glycérine, sont complètement défaut.

Nota. — La glycérine du commerce dont j'ai fait usage renferme toujours des

traces de chlorure de sodium, qui suffiraient sans doute à elles seules à expliquer les effets obtenus. Mais je crois que la glycérine intervient aussi en ralentissant et régularisant la formation du précipité d'argent dans les tissus.

DEUXIÈME PARTIE.

DÉVELOPPEMENT DES CAPILLAIRES SANGUINS CHEZ LES MAMMIFÈRES

L'observation des diverses phases de l'évolution du système vasculaire chez les animaux supérieurs, qui ne vivent pas à l'état libre pendant les périodes du développement embryonnaire, présente de très-grandes difficultés : il est impossible de suivre sur un même individu la succession des phénomènes ; ce n'est qu'après la mort, en l'absence de la circulation, et sur des vaisseaux soumis nécessairement à des manœuvres, qui ont toujours pour conséquence l'expulsion du sang des canaux qui le contenaient, et la rétraction des parois vasculaires, ou leur allongement forcé, c'est dans ces conditions entièrement défectueuses, sources incessantes d'erreurs et d'incertitude, que cette étude peut être entreprise. Aussi est-on généralement forcé de limiter le champ d'étude aux vaisseaux des membranes de l'œuf, et à ceux de l'appareil vasculaire, qui enveloppe de ses réseaux, chez l'embryon, le corps vitré et le cristallin. La facilité avec laquelle on peut mettre à nu ces parties, l'isolement naturel des vaisseaux, et la transparence parfaite des milieux donne à ce dernier appareil des avantages incontestables pour l'étude ; pas plus que mes devanciers, je n'ai pu sortir de ce cadre très-limité. J'espère cependant être parvenu à ajouter quelque chose aux notions déjà acquises sur ce sujet. Mes observations ont porté, sur les vaisseaux de la vésicule ombilicale et de l'amnios, chez les embryons de lapin, sur les vaisseaux de l'allantoïde chez des embryons de moutons, et sur les vaisseaux des capsules vasculaires du corps vitré et du cristallin, chez les embryons de lapin, de mouton, les chiens et les chats nouveaux-nés, et chez la grenouille, qui présente cette intéressante particularité, que la capsule vasculaire du corps vitré, qui s'atrophie après la naissance chez les vertébrés supérieurs, persiste chez elle à l'état d'adulte.

Dans l'œuf du lapin, sur le segment opposé à celui qu'occupe le placenta, on voit un riche réseau capillaire, recouvert à l'extérieur par une couche de cellules d'un jaune pâle, ressemblant beaucoup aux cellules glandulaires, et reposant sur une membrane d'épithélium pavimenteux simple, à grandes cellules claires et transparentes, renfermant un protoplasma vacuolaire. Le réseau vasculaire est fourni par les artères omphalo-mésentériques et représente, avec une étendue et un développement considérable, puisqu'il couvre les trois quarts de la surface de l'œuf, la primitive *area vasculosa* de la vésicule ombilicale. — On retrouve là en effet le réseau serré, et les capillaires courts et larges qui caractérisent cette première formation vasculaire. Les plus jeunes des embryons que j'ai examinés avaient déjà près de 1 centimètre de long, et parmi les vaisseaux ne contenant pas de sang, presque tous m'ont paru vidés par les manœuvres de la préparation, et je n'ai rien vu qui ressemblât à un vaisseau en voie de développement, se rapprochant du type observé chez les amphibiens. — Seulement la structure de ces vaisseaux présente une particularité, en contradiction avec ce qui semblerait résulter des observations de *Kölliker* sur les capillaires de l'allantoïde du mouton, et de celles de *Frey*, sur les capillaires de l'hyaloïde et de la membrane capsulo-pupillaire : tous les deux en effet représentent ces vaisseaux, qu'ils donnent pour type des capillaires des embryons de mammifères, comme formés de deux membranes cellulaires superposées. — Cette disposition, si elle était constante, établirait une différence caractéristique entre les capillaires des amphibiens, qui n'ont pour enveloppe qu'une membrane cellulaire unique chez l'adulte et ceux des vertébrés supérieurs. Or les capillaires de la membrane ombilicale du lapin, observés après l'enlèvement au pinceau de la couche externe des cellules de cette membrane, ne présente comme chez les amphibiens qu'une membrane unique de cellules à vacuoles, identique à celle des amphibiens ; à l'état frais et lorsque les vaisseaux sont remplis de sang, la membrane pariétale extrêmement mince ne se distingue que par les saillies correspondantes aux noyaux de cellules. — Dans les portions du réseau d'où le sang a été chassé par compression, les capillaires ne se distinguent que très-difficilement des espaces aréolaires circonscrits par les vaisseaux ;

attendu que les cellules d'épithélium pavimenteux, qui en forment le fond, sont comme les cellules des parois vasculaires constituées par du protoplasma vacuolaire. — Les préparations, traitées d'abord par des solutions d'azotate d'argent à $1/500^e$, puis par la teinture de carmin, montrent les noyaux des deux catégories de cellules colorés par le carmin, les limites des cellules épithéliales, et les contours extérieurs des capillaires, figurés en lignes noires par le précipité d'argent ; mais jamais sur les parois mêmes des capillaires ne se montre le réseau caractéristique des interstices cellulaires ; au moins, je ne l'ai jamais observé (pl. XXIV, fig. 4).

Ce résultat ne peut être imputé à l'imperfection du procédé ordinaire d'imprégnation, car dans les mêmes préparations, le précipité d'argent dessinait non-seulement les contours des cellules d'épithélium pavimenteux, mais aussi celles de l'épithélium vasculaire à la surface interne des veinules omphalo-mésentériques ; tandis que dans les capillaires du réseau les contours extérieurs des capillaires étaient seul accusés par le dépôt métallique (pl. XXIV, fig. 4). sans que rien indiquât les limites des districts cellulaires de la paroi. — Cependant je dois dire dès maintenant que dans des capillaires de l'allantoïde du mouton, ayant un diamètre égal ou un peu inférieur à celui des capillaires du réseau ombilical, c'est-à-dire de $0^{mm},015$ à $0^{mm},020$ j'ai réussi à faire apparaître avec une grande netteté les lignes de contour des cellules pariétales, tandis que dans les plus petits capillaires de ce même réseau, d'un diamètre de $0^{mm},004$ à $0^{mm},006$ et n'ayant pas plus de $0^{mm},03$ à $0^{mm},05$ de longueur (ils ne présentent qu'un seul noyau, et correspondent à une seule cellule vasculaire), je n'ai pu voir que rarement des indices des limites intercellulaires, qui le plus souvent faisaient complètement défaut. De plus dans les capillaires de la pie-mère d'un embryon de vache de trois mois, traité par le procédé modifié, indiqué dans la note B, les lignes intercellulaires existaient même dans les petits capillaires du réseau. — Dans l'allantoïde du mouton comme dans toutes mes observations antérieures, les cellules, qui depuis les vaisseaux du plus petit calibre ($0^{mm},003$) jusqu'à ceux qui atteignent un diamètre de $0^{mm},015$ et même $0^{mm},020$, forment la seule paroi des vaisseaux capillaires, sont

constituées par du protoplasma à vacuoles, infiltré de nombreuses granulations graisseuses. — Les vacuoles se voient déjà à l'état frais : mais le procédé d'imprégnation argyrique, indiqué dans la note B, permet de mettre leur existence hors de contestation. — Là aussi on retrouve des capillaires ou même des portions de réseau en voie de formation, à l'état de filaments protoplasmiques partant d'une cellule vasculaire et greffés à l'extrémité opposée sur le protoplasma pariétal d'un vaisseau voisin, identiques à ceux que l'on observe dans la queue des têtards. Je n'ai pas vu de filaments se terminant par une extrémité libre, ce qui s'explique par l'extrême rapprochement des vaisseaux voisins ; le diamètre moyen des mailles est de $0^{\text{mm}},01$ à $0^{\text{mm}},015$, elles ont une forme ovoïde ou losangique, et les filaments angioplastiques se développent généralement dans un angle de bifurcation, ou entre deux vaisseaux parallèles très-rapprochés. Dans certains de ces filaments qui atteignaient jusqu'à $0^{\text{mm}},05$ de longueur, les deux extrémités, en rapport avec les vaisseaux préformés, étaient creusées de cavités coniques en cul-de-sac. Il n'était pas possible que la partie moyenne filamenteuse et pleine, pût être confondue avec un vaisseau vide de sang : elle mesurait à peine $0^{\text{mm}},0005$ de diamètre, et ne présentait sur son trajet aucune trace de noyau. Comme chez les têtards, on voyait ces filaments partir du centre d'une cellule pariétale au voisinage du noyau, et aboutir à un point quelconque de la paroi d'un autre vaisseau. Aussi, des capillaires très-petits et de formation récente n'ont-ils le plus souvent qu'un seul noyau, situé à l'une de leurs extrémités, et représentent en réalité un prolongement creux du protoplasma de la cellule à laquelle appartient ce noyau.

Les membranes vasculaires hyaloïdienne et capsulo-pupillaire sont encore beaucoup plus favorables que les enveloppes de l'œuf à l'étude du développement des capillaires sanguins, et de la structure des capillaires de nouvelle formation. L'écoulement d'une partie du sang, qu'on ne peut éviter, favorise l'observation de la structure des parois vasculaires ; on a l'avantage de pouvoir soumettre à l'investigation tout l'ensemble d'un appareil vasculaire complet sans tiraillements ni compression, et la substance transparente et humide du corps vitré permet de poursuivre les recherches pendant des heures, sans que les

éléments les plus délicats, placés dans leur milieu normal, subissent aucune altération de structure, ni de propriété, à la seule condition d'éviter le contact de l'eau, et de tout liquide étranger. — Les résultats que je vais exposer ont été obtenus, principalement sur des embryons de lapin et de mouton, provenant d'animaux tués depuis très-peu de temps. Les plus petits capillaires de 0^{mm},008 de diamètre ont une paroi hérissée de rugosités et de prolongements acumminés, beaucoup plus petits que ceux que l'on observe sur les parois des jeunes capillaires des têtards, mais de même nature et de même origine; ils suffiraient à eux seuls pour établir qu'il n'existe à la surface de ces capillaires aucune membrane, mais une couche de protoplasma libre comme la surface des cellules amiboïdes. — De plus, la paroi étant très-épaisse, les caractères du protoplasma, qui la constituent, se présentent avec une évidence incontestable.

Dans les vaisseaux vides, ou en parties vides de sang, on peut, à l'aide de grossissement de 500 à 800 diamètres, constater sans l'intervention d'aucun réactif, l'arrangement, la forme, les dimensions des cellules protoplasmiques de la paroi vasculaire. Sur le profil de la paroi, on voit une succession de renflements fusiformes, dont la partie la plus épaisse correspond au centre de cellule et comprend le noyau; c'est la même apparence que celle que l'on observe chez les têtards de Batraciens, avec cette différence qu'ici les cellules sont plus épaisses et plus rapprochées, ce qui concorde avec une nutrition plus active et un développement plus rapide. Vues de face dans les capillaires vides de sang et en parties revenus sur eux-mêmes, les cellules pariétales ont l'aspect d'une mosaïque très-régulière formée d'éléments fusiformes, renflés, en saillie dans la cavité du vaisseau, et séparés par des rainures qui apparaissent sous forme d'espaces clairs (pl. XXIV, fig. 2. Vs. et fig. 3). Cette apparence est probablement due au retrait du protoplasma, lorsqu'il n'est plus distendu par la pression du sang. Les vacuoles du protoplasma sont peu distinctes à l'état frais; mais l'action de l'alcool à 90° additionné de glycérine les rend très-visibles. La nature protoplasmique de ces cellules m'était du reste déjà démontrée par mes observations antérieures, que M. Duval a citées dans ce journal¹. Lorsque les vaisseaux de la membrane hyaloïde et de la

¹ M. DUVAL. Sur l'origine des globules du pus. N° de mai 1872, p. 557-558.

membrane capsulo-pupillaire, sont mis en contact à l'état frais avec des solutions de substances cristalloïdes très-diluées (chlorure de sodium, azotate d'argent, etc.), avec le liquide de l'amnios, ou même avec de l'eau, le protoplasma se gonfle très-rapidement, et les cellules sans enveloppe prennent la forme de vésicules sphériques ou ovoïdes, dans lesquelles le liquide occupe le centre, le protoplasma et le noyau étant refoulés à la périphérie. C'est un phénomène bien connu déjà dans l'épithélium de l'intestin, et que j'ai observé dans les cellules pariétales de tous les capillaires embryonnaires, des mammifères, et même chez des animaux adultes. Dans cet état, les limites cellulaires deviennent très-marquées, le protoplasma refoulé à la périphérie, formant une pellicule qui a l'aspect d'une membrane. Quand les cellules pariétales sont ainsi gonflées, il arrive souvent que la cavité du vaisseau semble disparaître, car elle n'est plus représentée que par un labyrinthe d'anfractuosités, correspondant aux interstices que laissent entre elles les cellules vésiculeuses ; ceux-ci, lorsque le vaisseau contenait du sang, sont accusés par la présence des globules irrégulièrement accumulés dans les interstices.

Beaucoup de cellules de protoplasma, si ce n'est toutes, se comportent de même ; les cellules de la couche adventice de ces mêmes capillaires de l'hyaloïde, dont nous nous occuperons plus tard, deviennent aussi vésiculeuses dans les mêmes conditions, ainsi que les cellules embryonnaires libres (*leucocytes*) qui se trouvent dans les couches superficielles du corps vitré. Ce phénomène se produit même naturellement quand la substance du corps vitré commence à se liquéfier, les éléments cellulaires absorbent ce liquide, et on les trouve d'abord creusés de vacuoles nombreuses, qui augmentent de volume, se fusionnent et finissent par se transformer en une cavité commune, occupant tout l'intérieur de la masse cellulaire. Si la distension augmente encore, les cellules crèvent et se détruisent.

Ces effets ne sauraient être considérés comme le résultat d'un commencement d'altération du protoplasma ; car nous avons vu que c'est précisément par le même procédé de distension et de fusion des vacuoles contiguës que se creuse chez les têtards et probablement chez tous les animaux, la cavité des éléments an-

gioplastiques, qui devient la cavité des jeunes vaisseaux capillaires.

Dans le réseau vasculaire hyaloïdien, et dans la membrane capsulo-pupillaire, j'ai retrouvé, comme dans l'allantoïde, les différentes phases du développement des filaments angioplastiques procédant du protoplasma des cellules pariétales de capillaires déjà formés, et même d'un calibre assez considérable de 0^{mm},02 à 0^{mm},04. La fig. 2, pl. XXIV représente deux anastomoses en voie de formation, entre vaisseaux voisins et parallèles; L'une *ts'* est un simple filament protoplasmatique, unissant un prolongement conique d'une cellule pariétale de *Vs*, dont le noyau s'est divisé en deux, à un prolongement semblable du protoplasma d'une cellule de *Vs'*. La division du noyau qui existe du côté de *Vs* correspond à un état d'évolution plus avancé, et semble indiquer que c'est là qu'a été le point de départ du bourgeon vasculaire. En *ts''* est un cordon protoplasmatique, qui ne présente qu'une faible dépression de la cavité vasculaire à chacune de ses extrémités, mais est encore plein dans toute son étendue, bien qu'il présente un noyau de nouvelle formation à sa partie moyenne. J'ai aussi vu dans la membrane capsulo-pupillaire des phases correspondantes à celles que l'on observe chez les têtards, et qui sont représentées pl. XXI, fig. 3 *ts*, et pl. XXV, fig. 2. Quant aux phases plus avancées dans lesquelles une partie du canal est déjà creusée, on rencontre souvent des apparences qui semblent correspondre à cette période de développement, mais je ne crois pas qu'il existe de critérium assez certain pour distinguer au milieu de vaisseaux partiellement vidés de leur contenu de globules, et rétractés dans le reste de leur étendue, des vaisseaux dont la cavité est normalement interrompue par développement incomplet. Je n'ai jamais non plus eu l'occasion d'observer la première phase du développement, celle où le filament protoplasmatique est libre et ne s'est pas encore greffé à la paroi du vaisseau avec lequel l'anastomose s'effectuera. Peut-être les embryons que j'ai observés n'étaient-ils pas assez jeunes¹, car les vaisseaux en voie de formation étaient très-rares. Quoi qu'il en soit, les formes

¹ KOLLIKER a représenté deux filaments protoplasmatiques terminés encore par une extrémité libre, dans l'allantoïde d'un embryon de mouton de 6 lignes (environ 15 millimètres).

d'évolution observées tant dans l'allantoïde que dans la membrane capsulo-pupillaire chez les mammifères, reproduisent si exactement les types correspondants chez les têtards qu'il en résulte, sinon une certitude, du moins une très-grande probabilité, que la même ressemblance existe pour tout l'ensemble de l'évolution vasculaire.

Structure des capillaires sanguins chez l'animal adulte.

Il est admis que tous les vaisseaux quelle que soit leur évolution ultérieure débutent tous par l'état de vaisseaux capillaires, c'est-à-dire sous la forme de conduits vasculaires n'ayant d'autre paroi qu'une couche de cellules.

C'est par l'adjonction à cette enveloppe primitive de couches secondaires de tissus conjonctif, musculaire, élastique, qu'ils passent à l'état de vaisseaux de transition, d'artères ou de veines. Mais un certain nombre de vaisseaux persistent toute la vie à l'état d'éléments constitutifs des réseaux capillaires, au niveau desquels s'opèrent les échanges entre le sang et les tissus. Ces capillaires permanents subissent-ils quelque modification dans la constitution intime de leurs éléments propres, depuis la période embryonnaire jusqu'à l'âge adulte, ou bien les vaisseaux capillaires de l'adulte conservent-ils la même structure et les mêmes propriétés que les capillaires de l'embryon parvenus à l'état de développement complet? La solution par l'affirmative de cette dernière question ressortira, je pense, des faits que je vais exposer.

Les capillaires de la grenouille adulte, ceux du mésentère par exemple, ou de la membrane nictitante, présentent exactement la même structure que les capillaires complètement développés de la queue des têtards : une seule tunique formée de cellules. J'ai toujours trouvé ces cellules constituées exactement comme celles des capillaires des têtards, par du protoplasma à vacuoles, avec noyau excentrique, et absence complète de membrane de cellule, ou d'enveloppe membraneuse commune.

Chez les mammifères adultes, la tunique propre ou membrane interne des capillaires, abstraction faite pour le moment de la tunique dite *adventice*, présente également une structure identique à celle que j'ai observée chez les embryons de mammifères.

Dans la rétine du lapin, au niveau du pli allongé qui représente chez ces animaux la papille du nerf optique, les artères, qui accompagnent le tronc du nerf optique, ne forment pas de réseau capillaire dans toute l'étendue de la rétine, mais se terminent à peu de distance du pli par des arcades nombreuses; les vaisseaux de ces arcades sont des capillaires d'un diamètre assez considérable et qu'on peut sans grande difficulté isoler à l'état frais, ou après une courte macération de la rétine dans les liquides mêmes de l'œil, dans le liquide amniotique ou dans l'eau additionnée d'une goutte d'acide phénique. Les capillaires des arcades qui ont de $0^m,015^m$ à $0^m,020$ de diamètre paraissent alors formés de grosses cellules à protoplasma, polyédriques par pression réciproque, dont les vacuoles, ainsi que le noyau, sont gonflées et distendues par l'absorption des liquides (pl. XXIV, fig. 6). Les limites de ces cellules sont marquées par une ligne à double contour simulant une membrane de cellule, mais qui en réalité n'est pas autre chose qu'une couche de protoplasma refoulée à l'extérieur par l'accumulation du liquide; c'est le même phénomène que l'on observe dans les cellules des capillaires du corps vitré et dans les cellules amiboïdes elles-mêmes à la suite de l'absorption de liquides très-diffusibles; c'est donc encore une preuve de plus, ajoutée à l'existence de vacuoles dans ces cellules, qui permet d'affirmer que chez l'adulte la paroi des capillaires est constituée comme chez l'embryon, par des cellules à protoplasma, non revêtues de membranes à cellules. On peut également s'assurer qu'une couche de cellules semblables à celles des capillaires, et gonflées comme elles par les liquides absorbés, tapisse la cavité des petites artères de la rétine. Les préparations, qui, après une courte macération séjournent pendant quelques heures dans un mélange de solution de carmin et de glycérine, sont particulièrement favorables à cette démonstration.

Les très-fins capillaires (de $0^m,005$ à $0^m,007$ de diamètre) du tissu adipeux, chez un jeune lapin de six mois, observés à l'état frais dans une goutte de liquide amniotique, montrent aussi une paroi propre constituée par du protoplasma à vacuoles, dans lequel sont enchâssés les noyaux ovalaires allongés dans l'axe du vaisseau (pl. XXIV, fig. 7 et 8). Les capillaires du mouton adulte, ceux de l'homme (rétine), m'ont présenté une structure identique à celle que je viens de décrire; on peut, je crois, d'après cela affirmer que

les cellules sans enveloppes, formées de protoplasma à vacuoles, qui constituent chez l'embryon la paroi primitive de tous les vaisseaux, persistent pendant toute la vie dans les capillaires. Ceux-ci ne sont autre chose en effet que des vaisseaux permanents du *type embryonnaire*, puisque tous les vaisseaux, troncs ou rameaux, veines ou artères, apparaissent d'abord à l'état de capillaires à simple paroi, et n'acquièrent des caractères distinctifs que par l'addition de couches ou tuniques de nouvelle formation à l'extérieur de la paroi primitive. Il semble même, d'après un certain nombre d'observations que j'ai faites sur le prétendu épithélium des veinules et des artérioles, que les éléments cellulaires conservent, sous les enveloppes secondaires, qui les recouvrent et les masquent, le caractère essentiel de la tunique vasculaire primordiale, le protoplasma à vacuoles.

De la tunique adventice des capillaires. — Au groupe des capillaires à une seule tunique, se rattachent des vaisseaux qui font communiquer avec le système des capillaires les dernières divisions des artères et des veines, et ne présentent les caractères histologiques ni de l'un ni de l'autre de ces deux ordres de vaisseaux. Au point de vue de l'évolution comme au point de vue de la fonction, ce sont des *vaisseaux de transition*. Ils représentent le type de passage entre la forme primitive commune d'abord à tous les vaisseaux, celle de capillaire à une seule tunique cellulaire, et la forme caractéristique de *veine* ou *d'artère*, qui résulte du développement à l'extérieur de la couche primitive de cellules, d'enveloppes conjonctives, musculaires, élastiques.

Les vaisseaux de transition ne sont encore que des capillaires revêtus d'une seconde enveloppe dite *tunique adventice*.

En quoi consiste cette tunique adventice et comment se forme-t-elle autour de la membrane vasculaire primordiale? Ce sont là deux points encore assez obscurs aujourd'hui, comme tout ce qui concerne, du reste, le mode de transformation des capillaires primitifs en vaisseaux d'un ordre plus élevé.

*Frey*¹ comprend sous le nom commun de tunique adventice des capillaires : 1° la membrane *homogène* à noyaux qui entoure à distance les capillaires du cerveau ; 2° le tissu conjonctif réti-

¹ *Traité d'Histologie et d'Histoëhimie*; Paris, 1871.

culé qui entoure les capillaires sanguins dans les glandes lymphatiques; 3° les gaines lymphatiques qui entourent les capillaires de certains organes (intestin, cerveau); pour *Kölliker*, la première couche qui s'ajoute à la membrane de cellules des capillaires est une pellicule anhiste, qu'il considère comme un produit d'exsudation des cellules pariétales des capillaires. Quant aux noyaux de cette membrane, indiqués par *Frey*, *Kölliker*¹, tout en reproduisant une figure ancienne, où ces noyaux sont représentés, n'en fait plus aucune mention, la présence des noyaux ne s'expliquerait guère en effet dans un produit d'exsudation.

*Eberth*² prenant pour type de la membrane adventice des capillaires, celle que l'on observe autour des capillaires de la membrane hyaloïde de la grenouille, la décrit sous deux formes; l'une constituée par un réseau délicat de fines fibrilles provenant de prolongements de cellules étoilées, directement appliquées sur la paroi propre du capillaire; l'autre que l'on rencontre surtout sur les capillaires volumineux, se rapprochant des veines et des artères, est une membrane amorphe à noyaux que l'on retrouve aussi sur les gros capillaires du cerveau, de la moelle et de la rétine.

De cet exposé il résulterait que, tandis qu'on retrouve constamment dans tous les organes et chez tous les vertébrés, le même tissu dans la couche correspondante des enveloppes vasculaires des capillaires, des veines, des artères; des tissus très-différents de forme, de nature et d'origine, changeant suivant les organes et les espèces animales, pourraient représenter la tunique adventice des *capillaires de transition* ou capillaires à deux tuniques.

Quels renseignements peut nous fournir à cet égard l'étude du développement embryonnaire? *Kölliker* a donné une figure de capillaire de l'allantoïde où l'on voit la membrane cellulaire primitive, recouverte à l'extérieur d'une couche continue de cellules, formant des saillies proéminentes à la surface du vaisseau. L'une d'elles est unie par un prolongement à une cellule ramifiée que *Kölliker* désigne sous le nom de cellule formatrice

¹ *Éléments d'histologie*, t. 768, fig. 425. Paris, 1868.

² Les vaisseaux sanguins. Structure des capillaires; dans *Manuel d'histologie humaine et comparée de Stricker*.

libre, et il donne le même nom de *cellules formatrices* à celles qui recouvrent la tunique propre du capillaire. Dans le texte on ne trouve comme se rapportant à cette figure que la phrase suivante : « La manière dont les capillaires se transforment en gros vaisseaux consiste en ce que des cellules de la substance conjonctive avoisinante s'appliquent sur eux extérieurement et suivant le calibre des vaisseaux futurs forment autour d'eux des couches simples ou multiples ; au cinquième mois de la vie foetale tous les vaisseaux d'un calibre considérable ou moyen présentent déjà dans leurs parois des membranes et des tissus évidents et l'on n'y retrouve plus aucune trace des cellules formatrices. » Bien que *Kölliker* ne le dise pas explicitement, il semble que pour lui, les cellules de la substance conjonctive voisine qui s'appliquent à l'extérieur des capillaires primitifs, sont les éléments formateurs de toutes les couches, musculaires élastiques, conjonctives, qui constituent les parois des artères ou des veines ; il ne dit rien du rôle de ces cellules formatrices relativement à la tunique adventice.

En parlant du développement des capillaires, *Frey* indique aussi que des cellules embryonnaires viennent bientôt se déposer autour de ces vaisseaux et sont destinées à renforcer la paroi et à transformer plus tard le capillaire en une petite branche artérielle ou veineuse. Il semble donc attribuer, comme *Kölliker*, la formation de toutes les couches des parois artérielles et veineuses à ces cellules ; il va même plus loin, car dans une description assez confuse d'une des figures, il semble leur attribuer aussi la formation de la paroi propre du capillaire, de la membrane cellulaire primitive.

Les capillaires de la queue des têtards sont dépourvus de tunique adventice, sauf ces ébauches incomplètes et isolées d'un revêtement secondaire sur les plus gros capillaires, et quelquefois aussi sur de très-petits, qui s'observe particulièrement chez les têtards de *Rainette*. Nous avons indiqué le singulier mode de formation de ces enveloppes secondaires par des cellules pigmentaires amiboïdes ; nous aurons bientôt l'occasion d'y revenir. L'examen des réseaux capillaires de l'allantoïde, de l'amnios, de la pie-mère et des capsules vasculaires du corps vitré et du cristallin chez les embryons de mammifères montre que le nombre des vaisseaux dont les parois sont formées d'une se-

conde couche de cellules doublant la membrane cellulaire primitive, est considérable à partir au moins du premier tiers de la période embryonnaire.

Dans la membrane capsulo-papillaire en particulier, il semble à première vue que presque tous les vaisseaux, qui ne sont pas caractérisés comme artères ou comme veines, appartiennent à cette catégorie des capillaires à double enveloppe cellulaire. Un examen plus attentif montre cependant que les plus gros vaisseaux seuls sont couverts de globules sphériques, qui ne sont autre chose que des noyaux de cellules, assez rapprochés les uns des autres pour qu'on puisse croire que les cellules forment une couche continue; sur ceux d'un calibre moindre, les noyaux vésiculeux qui marquent la situation du corps de cellule sont assez écartés les uns des autres. Sur les plus petits capillaires, les noyaux sont disséminés à intervalles tellement éloignés, qu'il paraît très-probable que les cellules auxquelles ils appartiennent sont séparées par des intervalles libres. Enfin, sur les capillaires de formation très-récente, on ne voit qu'un ou deux de ces noyaux globuleux de la couche cellulaire externe, tout un côté de la paroi peut en être complètement dépourvu, ou même ils manquent complètement sur tout le vaisseau. Je ne parle en ce moment que des noyaux, parce qu'en examinant les capillaires de la membrane hyaloïde ou de la membrane capsulo-papillaire, aussi frais que possible, protégés contre la dessiccation et contre le contact de l'eau et de tout liquide étranger à leur milieu normal, en un mot dans des conditions où les éléments des tissus sont encore vivants, on ne distingue à la surface du vaisseau que ces globules sphériques brillants, que l'action ultérieure du carmin caractérise comme étant bien des noyaux de cellule, Quant au corps de cellule qui est constitué par du protoplasma identique à celui de la couche cellulaire primitive, sur laquelle il est immédiatement appliqué on voit qu'il s'amincit en s'éloignant du noyau, sans qu'il paraisse possible d'abord de fixer sa forme et ses limites. L'imprégnation au nitrate d'argent par le procédé ordinaire ne détermine pas ces limites, et si on les obtient quelquefois en ajoutant du sel marin ou de la glycérine après l'imprégnation, ce n'est qu'après avoir fait subir aux cellules une altération de forme que détermine le contact de tous les liquides facilement diffusibles.

Cette altération de forme consiste dans la métamorphose de la masse de protoplasma compact sans enveloppe et de forme très-irrégulière en une grosse vésicule sphérique remplie par le liquide absorbé et limitée à l'extérieur par une pseudo-membrane à double contour dans laquelle est enchâssé le noyau; cette vésicule, comme nous l'avons expliqué plus haut, est le résultat de la fusion de vacuoles, dont le nombre et la dimension varient d'une cellule à l'autre, et qui, en se développant, refoulent à la périphérie le protoplasma étalé en couche mince qui simule une membrane. Cet état vésiculeux des cellules de la couche adventice se produit naturellement de douze à vingt-quatre heures après la mort de l'embryon, par suite de l'absorption des liquides intra-oculaires, et il permet de délimiter avec une certitude parfaite chacune des cellules de la couche adventice et de constater que sur les vaisseaux de moyen calibre elles sont très-irrégulièrement distribuées, tantôt se touchant, tantôt laissant des intervalles, équivalents au tiers ou au quart de la longueur du vaisseau, entièrement libres de tout revêtement cellulaire; sur les très-petits vaisseaux, on en trouve quelquefois seulement deux, trois. Les cellules dans leur état de plus grande distension n'ont pas plus de $0^m,04$ à $0^m,002$ de diamètre, l'écartement des noyaux, lorsqu'il atteint ou dépasse $0^m,05$, ce qui est très-fréquent, suffit à lui seul pour démontrer que les cellules ne se touchent pas, sont isolées les unes des autres et très-irrégulièrement disséminées à la surface du vaisseau. Or, c'est précisément ce que nous observons chez les têtards de *Rainette*, lorsque les cellules pigmentaires commencent à s'attacher aux parois des vaisseaux : elles finissent plus tard, il est vrai, en s'étalant, se ramifiant et se soudant les unes aux autres, par couvrir la portion du vaisseau où elles se sont fixées d'un manchon pigmentaire complet; mais primitivement elles constituent des individualités distinctes indépendantes, disséminées à la surface du vaisseau, sans ordre ni régularité. Si, au point de vue de leur distribution, les cellules adventices des vaisseaux hyaloïdiens ou capsulaires se comportent comme les globules amiboïdes pigmentaires qui, au terme de leur migration, s'établissent à demeure sur les vaisseaux, le rapprochement peut-il être poursuivi plus loin? Y a-t-il des raisons de croire que ces cellules adventices incolores sont aussi analogues par leur nature

et leur origine aux globules amiboïdes pigmentaires des têtards? En observant avec un bon éclairage et un objectif à immersion donnant, avec un oculaire faible, un grossissement de 580 diamètres (obj. n° 9 de *Verick* et ocul. 1), les cellules adventices des vaisseaux de moyen calibre, les milieux de l'œil ayant été rapidement enlevés sur un embryon encore chaud, on voit le protoplasma de chaque corps cellulaire appliqué à la surface du vaisseau comme une sorte de bouclier à centre bombé que l'on ne peut mieux comparer pour la forme qu'aux *Coccus* parasites groupés sur les branches des lauriers-roses ou des orangers, avec cette différence que les bords sont irréguliers et présentent des dentelures ou des appendices très-analogues à ceux des jeunes cellules pigmentaires des têtards (pl. XXIV, fig. 2). De même sur les vaisseaux les plus nouvellement formés, où les cellules adventices plus rares sont fixées plus récemment, on constate que celles-ci sont plus petites : la masse globuleuse du noyau auquel adhère une mince couche de protoplasma, identique sous tous les rapports à la partie des globules amiboïdes dont la forme ne change pas, est fixée à la surface du vaisseau par des prolongements fixes dont l'aspect se rapproche beaucoup de celui des pseudopodes des cellules amiboïdes en mouvement (pl. XXIV, fig. 3).

Ce n'est pas tout ; dans le champ des mailles du réseau capillaire qui enveloppe le corps vitré, on aperçoit partout des cellules embryonnaires libres (*leucocytes*) qui, sous les yeux de l'observateur, exécutent les changements de forme et les mouvements lents caractéristiques des globules amiboïdes en migration. On en voit qui se rapprochent des vaisseaux (pl. XXIV, fig. 5) et allongent dans sa direction des filaments protoplasmiques en forme de pinceau en brins étalés ; d'autres sont déjà sur le vaisseau et semblent faire partie du groupe de cellules adventices voisines ; les noyaux et les corps de cellules ayant exactement le même aspect, la même forme et souvent les mêmes dimensions. La seule différence consiste dans les changements de forme qui se produisent encore dans les prolongements amiboïdes de la cellule en migration.

Ces changements de forme, on les voit encore dans les prolongements des cellules pigmentaires fixées à demeure sur les vaisseaux des têtards de *Rainette*, comme *Lister* les a observés

depuis longtemps dans les cellules pigmentaires de la peau. Je ne les ai pas vus dans les cellules adventices des vaisseaux capsulaires ou hyaloïdiens, mais l'observation ne peut être prolongée bien longtemps, sans que les conditions physiologiques ne soient troublées, et chez les têtards vivants, les mouvements spontanés des cellules pigmentaires même jeunes sont rares et ne se produisent qu'à intervalles assez éloignés. Il n'est donc pas impossible qu'en se plaçant dans de meilleures conditions on ne parvienne à les observer. Il est du reste certain que pour les cellules du tissu conjonctif ramifiées qui proviennent de cellules en migration, lorsqu'elles sont définitivement fixées dans le tissu, leurs prolongements deviennent immobiles et n'ont plus que des changements de forme en rapport avec les variations de l'absorption nutritive.

Quoi qu'il en soit, je crois que les faits que je viens de mentionner sont dignes d'attention, et semblent devoir conduire à admettre que chez les embryons de mammifères, comme chez les larves de batraciens, les cellules de la tunique adventice proviennent des cellules libres en migration, qui se trouvent dans le corps vitré au voisinage de la membrane hyaloïde, et sont identiques aux cellules émigrantes du tissu conjonctif. Disséminées à la surface du vaisseau, quand ceux-ci sont petits et jeunes, plus nombreuses sur les vaisseaux plus anciens par l'adjonction probable de nouvelles émigrantes au groupe primitif, elles laissent presque toujours entre elles, des intervalles libres de la paroi vasculaire primitive. Ce fait est très-important pour expliquer la production de bourgeons angioplastiques que des observateurs comme *Kölliker* et *Frey* font provenir des cellules de la couche adventice (ce que *Frey* considère avec raison comme difficile à interpréter), parce qu'ils croyaient, à tort, que les cellules de cette couche forment un revêtement continu à la membrane cellulaire primitive. Tandis qu'en réalité, dans tous les vaisseaux d'où émergent des bourgeons vasculaires, ceux-ci proviennent toujours comme chez le têtard du protoplasma des cellules à vacuoles de la tunique primitive, et émergent dans les intervalles libres entre les cellules de la couche adventice : comme cela se voit dans la fig. 2 de la Pl. XXIV, représentant un filament angioplastique et un vaisseau en voie de formation, pour l'établissement d'une double anastomose,

entre deux capillaires à tunique adventice de la membrane capsulo-pupillaire, d'un embryon de mouton. Que deviennent par les progrès de l'évolution les cellules adventices indépendantes appliquées à la surface des vaisseaux capillaires? Finissent-elles par s'anastomoser par leurs prolongements, et par former autour des vaisseaux un réseau analogue à celui que les cellules pigmentaires noires forment autour des vaisseaux des têtards et des batraciens adultes?

Les vaisseaux de l'hyaloïde et ceux de la membrane capsulo-pupillaire, s'atrophient et disparaissent avant de parvenir à un développement complet. Chez les jeunes animaux, où la membrane capsulo-pupillaire persiste une semaine ou deux après la naissance, la couche adventice se montre encore sous la forme que nous avons décrite, et il est impossible de savoir ce qu'elle deviendrait plus tard, par les progrès du développement, puisqu'elle s'atrophie et disparaît également.

Mais la persistance des vaisseaux de l'hyaloïde à l'état adulte chez les Batraciens, permet de suppléer, jusqu'à un certain point, à cette lacune de l'observation. Sans aller aussi loin qu'*Eberth*, qui donne, pour type de texture de la tunique adventice, des capillaires en général la disposition qu'il a observée dans les capillaires de l'hyaloïde de la grenouille, adulte, il est permis de penser, du moins, que l'analogie que présentent la texture et le développement des capillaires chez les batraciens et chez les vertébrés supérieurs, peut se retrouver aussi dans le cas particulier de la tunique adventice des capillaires. Nous avons vu qu'*Eberth*, en conformité avec les observations d'*Iwanoff*, décrit la tunique adventice des capillaires de l'hyaloïde sous deux formes, l'une constituée par un réseau de fibrilles très-fines, formé de prolongements de cellules ramifiées, appliqué directement sur la paroi propre du vaisseau, et n'existant que sur des capillaires dont le diamètre est assez considérable, les plus fins capillaires n'ayant d'autre paroi que la membrane cellulaire. L'autre forme de tunique adventice est représentée par une membrane amorphe à noyaux, qui enveloppe les plus gros capillaires, ceux qui sont en connexion directe avec les artérioles et les veinules. Cette membrane amorphe remplacerait le réseau de fibrilles, qui devient de plus en plus serré, en se rapprochant des *vaisseaux de transition*.

Mes propres observations sur le même sujet m'ont conduit à reconnaître dans la tunique adventice des vaisseaux hyaloïdiens, chez la grenouille, une disposition générale et des particularités de structure, qui diffèrent notablement de la description donnée par *Iwanoff* et *Eberth*.

Les vaisseaux de l'hyaloïde de la grenouille, ne sont accessibles à l'observation, que lorsqu'on est parvenu à se débarrasser de la rétine, qui adhère d'une manière si intime chez ces animaux, à la membrane hyaloïde, que toute tentative faite à l'état frais pour enlever la rétine, n'a d'autre résultat, que de déchirer et d'emporter, avec les lambeaux de la rétine, le réseau vasculaire du corps vitré. La séparation des deux membranes ne se fait facilement que lorsque la rétine, altérée par un commencement de décomposition, tombe en détritüs, laissant à découvert la membrane hyaloïde, qui s'altère moins vite. Mais il est bien rare que dans ces conditions, la tunique adventice des vaisseaux hyaloïdiens, ne soit pas aussi partiellement altérée, et c'est là, je crois, la source de l'imperfection des observations d'*Iwanoff* et d'*Eberth*. Pour éviter autant que possible la décomposition des tissus, j'ai fait macérer les yeux dont je me servais, pendant 12 à 18 heures dans du liquide amniotique additionné de traces d'acide phénique. Aussitôt la rétine enlevée, le corps vitré était soumis à l'action de la solution de carmin, ou d'une solution assez concentrée de fuchsine, dans l'eau légèrement alcoolisée; les imprégnations par l'azotate d'argent ou le chlorure d'or, ne m'ont pas donné de résultats, à beaucoup près, aussi satisfaisants que les préparations colorées par le carmin ou le rose d'aniline. Sur celles-ci, l'ensemble du système vasculaire de l'hyaloïde, se détache sur le fond transparent de la membrane hyaloïde comme l'injection la plus parfaite, et toutes les particularités de structure peuvent être observées dans les meilleures conditions.

Le premier résultat de la macération dans le liquide amniotique, qui déjà se montre avant l'emploi des teintures, est la séparation dans beaucoup de points de la membrane cellulaire et de la tunique adventice, par le liquide absorbé qui s'interpose entre les deux membranes.

On peut dès lors s'assurer de l'existence d'une disposition

générale que l'action des teintures met encore plus en relief, et qui consiste en ce que :

1° Tous les vaisseaux de l'hyaloïde, y compris les plus petits capillaires, jusqu'aux troncs artériels et veineux inclusivement, sont revêtus dans tout leur parcours d'une gaine, continue comme le système vasculaire lui-même ;

2° Cette gaine ne se compose pas dans certaines parties, d'un réseau de ramifications cellulaires, dans d'autres, d'une membrane amorphe à noyaux, mais partout elle comprend à la fois *une membrane amorphe sans noyaux et un réseau de ramifications cellulaires.*

Sur des capillaires de calibre moyen, de 0^{mm},05 de diamètre, les deux éléments de cette gaine se présentent de la façon suivante : des noyaux vésiculeux, ovoïdes, dirigés suivant l'axe du vaisseau, entourés d'une zone de protoplasma, d'où partent des prolongements ramifiés ; les uns, ceux qui correspondent aux bords du noyau, se portent transversalement vers les bords du vaisseau qu'ils contournent, pour s'unir à des ramifications semblables du côté opposé, et former des anneaux complets autour du tube vasculaire ; les autres prolongements, qui correspondent aux extrémités du noyau, se portent d'abord obliquement vers les parties les plus rapprochées du bord de la gaine tubulaire et s'incurvent pour former d'autres anneaux ; du sommet de l'extrémité ovoïde de chaque noyau, part un prolongement plus long, dirigé suivant l'axe du vaisseau, et d'où se détachent successivement, comme les barbes d'une plume, des filaments à direction transversale ; ceux-ci, comme les précédents, forment avec leurs congénères, des anneaux péri-vasculaires. Notons ici un point très-important, c'est que bien que plusieurs de ces filaments envoient des anastomoses aux prolongements voisins, ou qu'un prolongement d'abord unique, se dédouble ensuite en deux, leur ordonnance générale en séries d'anneaux superposés montre une régularité et une symétrie, qu'on ne rencontre pas d'ordinaire, dans les ramifications des cellules plasmatiques des tissus conjonctifs (pl. XXV, fig. 8 et 9) ; le réseau formé par ces ramifications annulaires et leurs anastomoses, est doublé par une membrane tubulaire amorphe, qui comble les vides du réseau, et se continue avec la membrane hyaloïde dont elle semble être un dédoublement. Les gaines distendues par le liquide

absorbé présentent, sur le profil de leur bord, des bosselures alternant avec des étranglements : ceux-ci sont produits par les anneaux des ramifications cellulaires qui embrassent la gaine amorphe, et font corps avec elle. Sur les plus petits capillaires de $0^{\text{mm}},01$ à $0^{\text{mm}},02$ de diamètre, la disposition de la gaine amorphe et du réseau de fibrilles cellulaires est la même; sauf que les fibrilles sont plus fines, et les corps de cellules plus écartés les uns des autres. En remontant, au contraire, du côté des artérioles et des veinules, on constate encore le même type de structure, avec des différences en sens inverse, la gaine membraneuse amorphe conservant toujours la même disposition, les trabécules des ramifications cellulaires sont plus rapprochées et plus larges, les corps de cellules plus nombreux, par conséquent, plus rapprochés les uns des autres. Il n'y a toujours cependant qu'un seul corps de cellule pour une section vasculaire. Sur des vaisseaux de $0^{\text{mm}},06$ de diamètre, qui n'appartiennent plus au réseau capillaire, et proviennent des divisions dichotomiques des troncs artériels ou veineux de l'hyaloïde, on observe encore que des cellules isolées fournissant chacune 7 ou 8 ramifications annulaires, perpendiculaires à l'axe du vaisseau à une distance de $0^{\text{mm}},06$ à $0^{\text{mm}},08$ les unes des autres (pl. XXV, fig. 9). En remontant encore vers les petits troncs artériels ou veineux, d'où émanent tous les vaisseaux de l'hyaloïde, on retrouve toujours la gaine amorphe et les cellules à ramifications transversales qui deviennent plus nombreuses et plus rapprochées, mais conservent le même type que dans le réseau capillaire. Sur les premières divisions du tronc, et sur la partie voisine du tronc lui-même, au premier aspect, on croirait avoir sous les yeux la structure habituelle de la tunique musculaire des petites artères : à un faible grossissement, on aperçoit les noyaux vasculaires transversaux caractéristiques de cette tunique, et les bandelettes transversales, comme celles que forment habituellement les fibres cellulaires soudées en séries linéaires, mais à un grossissement de 500 à 800 diamètres, on reconnaît que ce sont encore des cellules ramifiées, plus pressées les unes contre les autres, et fournissant chacune seulement deux ou trois prolongements transversaux, larges, s'anastomosant entre eux par des ramifications secondaires. Il n'est pas douteux cependant que ces cellules rami-

fiées représentent la véritable tunique musculaire de l'artère hyaloïdienne. Elle se comporte, avec les réactifs, exactement comme la tunique musculaire à fibres cellules fusiformes. Les teintures de carmin ou d'aniline donnent aux ramifications principales, et à leurs plus fines divisions, une coloration intense identique à celle qu'elles donnent aux fibrilles des muscles striés et au *cylinder axis*. Tout le réseau, depuis les capillaires jusqu'au tronc, présente ce même caractère, propre aux formations protoplasmiques très-avancées en développement, comme les nucléoles des cellules ou des ovules, les fibrilles des muscles et celles des cylindraxes.

Des cellules musculaires ramifiées se rencontrent, du reste, dans beaucoup de muscles des invertébrés. *Leydig* les a figurées chez les *Mollusques* et les *Arthropodes*. J'ai moi-même observé un semblable réseau musculaire qui enveloppe les oviductes des *Acridiens*, et se continue avec la tunique musculaire striée de l'utérus. Sur d'autres insectes, ce même réseau est constitué par des fibrilles striées, ramifiées et anastomosées, par exemple, chez les *Musca carnaria*, *domestica*, etc..., les caractères tirés de la forme, de la constitution élémentaire, et de la situation sur des rameaux artériels et veineux, de ces cellules ramifiées, autorise à les considérer comme des éléments contractiles. Les très-fines ramifications cellulaires du réseau de la gaine des capillaires sont identiques, pour la forme et la constitution élémentaire, à celles des tuniques artérielles et veineuses, et il ne serait pas impossible qu'elles fussent douées du mode particulier de contractilité qui appartient au protoplasma. Dans l'allantoïde des embryons de mouton, chez des mammifères adultes, dans la rétine et le tissu adipeux du lapin, dans le cerveau, la rétine et le tissu adipeux des ruminants, j'ai rencontré sur de très-petits capillaires de 0^{mm},005 à 0^{mm},01 de diamètre, des noyaux écartés les uns des autres par un intervalle de 0^{mm},10 à 0^{mm},15, enchâssés dans un petit cumulus de protoplasma à bords très-minces. (Pl. XXIV, fig. 6, 7 et 8. *ca. ca.*) Ces cellules restent-elles isolées et indépendantes les unes des autres ou contribuent-elles à la formation d'une enveloppe continue, analogue par sa structure et ses propriétés, à la tunique adventice des capillaires de l'hyaloïde de la grenouille? C'est un point qui reste à élucider, et que je traiterai dans un pro-

chain travail sur les propriétés physiologiques des capillaires, et, en particulier, sur la contractilité, que les observations de Stricker¹ tendent à leur attribuer.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire d'après nature.

Les dessins sauf ceux des figures 10, pl. XXII, 4 et 6, pl. XXIV, 3, 4, 5, 8 et 9, pl. XXV, ont été pris sur l'animal vivant ou sur des préparations fraîches. Les figures 5 et 6, pl. XXII, et 5, pl. XXIII, dessinées d'abord sur l'animal vivant, ont été seules complétées, pour le dessin des noyaux, après le traitement par l'alcool à 90°.

Les figures de la planche XXI ont été dessinées à des grossissements de 250 à 500 diamètres, et la plupart réduites postérieurement pour la gravure. — Les figures des autres planches sont exécutées à des grossissements de 500 à 800 diamètres, obtenus avec les objectifs à immersion n° 8 et 9 de Verick.

PLANCHE XXI.

FIG. 1. — Membrane natatoire de *Hyla viridis*, du quatrième au cinquième jour après l'éclosion. Trois arcades vasculaires : la première *vs* récemment formée, les deux autres *tl'* et *tl* en voie de formation. P cellules pigmentaires. M faisceaux musculaires qui cachent les troncs artériels et veineux d'où naissent les arcades.

FIG. 2. — Têtard de *Hyla viridis* (8 millim. de long), partie terminale du tronc lymphatique inférieur, capillaires et réseau lymphatique en voie de développement².

FIG. 3. — Têtard de *Pelodytes punctatus*.

FIG. 4. — Têtard de *Cultripipes provincialis*.

FIG. 5. — Larve de *Triton palmatus*.

Ces trois figures montrent le développement simultané et parallèle des capillaires sanguins et lymphatiques et les trois phases principales de l'évolution des arcades anastomotiques du réseau lymphatique. *tl'* et *tl''*, fig. 4, deux tractus protoplasmiques de l'extrémité d'un bourgeon vasculaire marchent à la rencontre l'un de l'autre, mais sont encore libres. *tl*, fig. 3, arcade complète formée par un filament protoplasmique continu provenant de la soudure de deux tractus émanés de *cl'* et *cl''*. Fig. 4, Capillaire lymphatique récemment creusé et dont la partie moyenne *cl* correspondant au filament anastomotique, est encore très-étroite. *tl'* et *tl*, fig. 5. Capillaires lymphatiques se développant parallèlement à *cs*, arcade sanguine récente, et *ts* bourgeon vasculaire sanguin.

FIG. 6 et FIG. 7. — Évolution successive, dans une période de quarante-huit heures, de deux vaisseaux anastomotiques du réseau capillaire sanguin, chez un jeune têtard de 9 millim. (*Hyla viridis*.)

FIG. 8. — Têtard de *Cultripipes provincialis* de 15 millim. — *tl* filament protoplasmique, établissant une anastomose, future arcade lymphatique, entre deux cellules du capillaire lymphatique L.

¹ S. STRICKER. *Studien über den Bau und Leben der Capillären Blutgefäße. Wiener Sitzungsberichte*. Bd. 52.

² Par suite d'une erreur du graveur, l'arcade capillaire sanguine est figurée s'abouchant dans le lymphatique L, et, par contre, le capillaire lymphatique *cl* s'abouche dans la veine; le dessin indiquait l'inverse.

PLANCHE XXII.

- FIG. 1. — Cellule de la couche superficielle de l'épithélium cutané de *Cultripes provincialis*. *va* protoplasma à vacuoles. *cm* enveloppe et ciment intercellulaire.
- FIG. 2. — Fragment de la couche dermique de cellules à vacuoles (Têtard de *Hyla viridis*). Quatre centres cellulaires *np* constitués par un noyau entouré d'une zone de protoplasma compacte; *va* vacuoles dont les parois sont formées par un réseau de trabécules dans lequel se confondent les prolongements du protoplasma des quatre cellules.
- FIG. 3. — Vaisseau lymphatique *l* (Têtard de *Cultripes provincialis*). *cl* arcade lymphatique formée récemment par l'anastomose de deux prolongements des cellules à vacuoles *va'* *va''*. *tl* bourgeon lymphatique en voie d'accroissement; le filament précurseur est un prolongement de la cellule terminale à vacuoles. — Les interstices clairs et d'apparence anhyste sur l'animal vivant correspondent aux parties très-minces du protoplasma, dont les vacuoles se distinguent seulement dans les parties les plus épaisses.
- FIG. 4. — Têtard de *Cultripes provincialis*. *ts'* et *ts''* deux bourgeons angioplastiques développés sur la paroi d'un capillaire sanguin. Les cellules qui forment ces bourgeons sont mi-partie de protoplasma compacte et de protoplasma à vacuoles.
- FIG. 5 et FIG. 6. — Vues de profil de la paroi de deux bourgeons angioplastiques du système lymphatique. Têtard de *Hyla viridis*.
- FIG. 7. — *l* Capillaire lymphatique (*Pelodytes punctatus*), d'où émerge un cordon angioplastique sur le trajet duquel sont développées au niveau de deux centres cellulaires, deux cavités *va* et *ca* isolées par des filaments de protoplasma non canaliculés.
- FIG. 8 et 9. — (Têtard de *Rana esculenta* de 3 centimètres), fig. 8. Portion du réseau de cellules à vacuoles, à un faible grossissement. — Fig. 9. Un fragment de ce même réseau vu à un grossissement de 500 diamètres. *p*, Cellules ramifiées de la couche de pigment jaune. *va* cellule à vacuoles. *n* cordon nerveux satellite.
- FIG. 10. — Vaisseau capillaire sanguin (têtard de *Hyla viridis*) traité par l'alcool à 90°. *va* protoplasma à vacuoles. *n* Noyau en partie libre, en partie enchassé dans le protoplasma. *i* interstices linéaires des cellules. *b* bord limite de la substance conjonctive colloïde. *cp* cellules plasmatiques ramifiées et anastomosées de la substance conjonctive. *k* canalicules prolongeant les ramifications cellulaires et formant un système de tubes qui perforent de part en part la lame de substance conjonctive.

PLANCHE XXIII.

- FIG. 1. — Têtard de *Cultripes provincialis* (15 millim.): Cordon angioplastique plein formé d'un chaîne de cinq centres cellulaires à vacuoles, et réunissant les deux capillaires *vs'* et *vs''*.
- FIG. 2. — Têtard de *Pelodytes punctatus* (2 centimètres); trois mailles du réseau capillaire en voie de formation par le développement aux différentes phases depuis la phase initiale *ts'* jusqu'à la phase de développement complet *cs*, des bourgeons angioplastiques *ts'*, *ts''*, *ts'''* et *ts''''* et du capillaire le plus récemment formé *cs*.
- FIG. 5. — Têtard de *Hyla viridis* (8 millim.): *vs* capillaire sanguin préformé, *cs* capillaire de récente formation, ne donnant encore passage qu'au plasma sanguin. *tl* bourgeon angioplastique, montrant de son extrémité terminale

jusqu'à son abouchement en *cs* les phases successives de la transformation des vacuoles en cavités vasculaires. Le protoplasma compacte persiste partout au niveau des centres cellulaires qui renferment le noyau; les débris des cloisons des vacuoles se voient encore dans l'arcade capillaire *cs*, et les bords des vaisseaux déjà creusés conservent les étranglements qui correspondaient au point de rencontre de deux vacuoles sphériques.

FIG. 4. — Têtard de *Cultripes provincialis*. Deux vaisseaux *vs*, *vs'* réunis par un cordon de protoplasma, plein à ses deux extrémités *ts* et *ts'*, mais déjà creusé à sa partie moyenne de deux vacuoles tubulaires, dépendant de la cellule intermédiaire *va*.

FIG. 5. — Têtard de *Hyla viridis* (12 millim.), arcade angioplastique, réunissant deux capillaires *vs'*, *vs''* en voie d'accroissement, et terminés par une extrémité en cæcum où s'arrêtent les globules sanguins. L'arcade est formée de 3 parties; l'extrémité attenante à *vs''* est un filament de protoplasma compacte entièrement plein; l'extrémité prolongeant *vs'* est formée par une cellule à vacuole, dont une partie qui a déjà contribué à la formation de la cavité du capillaire *vs'* est occupée par un globule sanguin. Le centre de la cellule est rempli par une masse de protoplasma compacte et le noyau; le reste de la cellule est creusé de vacuoles qui confinent à une grande vacuole tubulaire, premier vestige du canal vasculaire, *ca*, celle-ci occupe la partie moyenne de l'arcade et a pour parois les deux moitiés, munies chacune d'un noyau, de la cellule primitive dédoublée.

FIG. 6. — Têtard de *Hyla viridis*. V. Capillaire *vs* à l'état de développement complet, avec trois cellules pigmentaires ramifiées, *pa'* dont deux déjà soudées, *pa''* et accolées à sa paroi. *p* cellule pigmentaire identique aux précédentes libre dans l'espace intervasculaire.

PLANCHE XXIV.

FIG. 1. — Têtard de *Hyla viridis* (2 centimètres). Capillaire sanguin *vs* et lymphatique satellite *l*, partiellement couverts par une chaîne de cellules pigmentaires *pa* qui se portent d'un vaisseau sur l'autre. *p* cellule pigmentaire de la chaîne qui est libre dans l'interstice qui sépare les deux vaisseaux.

FIG. 2. — Embryon de Mouton de 13 centimètres, deux capillaires de la lame hyaloïdienne du réseau capsulo-pupillaire: *vs*, *vs'*. *va* cellules protoplasmiques de la tunique propre. *ca* cellules amiboïdes adventices. *ts* filament protoplasmique provenant de la soudure des prolongements du protoplasma de deux cellules pariétales, *va* et *va'*. *va'* a deux noyaux indices d'un prochain dédoublement. *ts''* cordon protoplasmique plein, avec un noyau; la cavité du capillaire *vss'* ne montre encore qu'une dépression infundibuliforme à l'une des extrémités du cordon angioplastique.

FIG. 3. — Surface extérieure d'un capillaire de formation plus récente, du même embryon. *ca* cellules adventices groupées sur un des côtés du vaisseau. *va* cellules à vacuoles de la tunique propre. *am* cellules amiboïdes libres s'approchant de la paroi du vaisseau.

FIG. 4. — Capillaires du réseau *vs*, *vs'* de la vésicule ombilicale d'un embryon de *Lapin* de 2 centimètres de long. *va* cellules protoplasmiques de la paroi propre. *ep* cellules à noyau de l'épithélium pavimenteux. *cm* ciment intercellulaire. La préparation a subi l'imprégnation par l'azotate d'argent à 1/500. Les noyaux et le protoplasma des cellules vasculaires, sont colorés par le carmin. Le ciment intercellulaire est teint en noir ainsi que les limites de la paroi vasculaire, par le précipité d'argent.

- FIG. 5. — Capillaire sanguin du manteau de l'*Ascidia phallusia*, *va* cellules protoplasmiques réunies par un ciment interstitiel *em*, et formant seules la paroi vasculaire. *mt* substance conjonctive du manteau.
- FIG. 6. — Capillaire de la rétine du *lapin*. *va* cellules à vacuoles de la tunique propre. *i* interstices linéaires séparant ces cellules. *ca* cellules adventices.
- FIG. 7 et fig. 8. — Capillaires sanguins *vs*, *cs* du tissu adipeux du *lapin*. *va* cellules à vacuoles de la tunique propre. *ca* cellules à protoplasma adventices. Le capillaire *cs* fig. 7, formé d'une cellule à vacuoles, à 2 noyaux, n'a pas de cellule adventice.

PLANCHE XXV.

- FIG. 1. — Têtard de *Hyla viridis* (8 millimètres). L Tronc lymphatique caudal, dans la partie postérieure de la membrane natatoire encore dépourvue de capillaires lymphatiques. Vue du profil de la paroi vasculaire. *cc* centre épais et renflé des cellules protoplasmiques. *bc* bords amincis de ces cellules. *a, a*, tractus de protoplasma allongés, première phase des bourgeons angioplastiques.
- FIG. 2. — Têtard de *Pelobates fuscus* (2 centimètres). *cs* capillaire sanguin en voie de développement, à extrémité conique *ts*, tirée en un long filament *l* de protoplasma *tl* qui se greffe en *ts'* sur une proéminence conique d'une cellule pariétale d'un vaisseau *vs* à l'état de parfait développement.
- FIG. 3 et 4. — Extrémités en voie de croissance *cl* et tronc *l* d'un capillaire lymphatique de têtard *Hyla viridis* (15 millimètres), préparation traitée par l'azotate d'argent à 1/1000 et exposée à la lumière dans un bain de glycérine.
- FIG. 5. — Capillaires sanguins *vs* et *cs* de la même préparation que la figure précédente.
- FIG. 6. — A. Capillaire sanguin d'un têtard de *Hyla viridis* sur lequel se sont fixées quatre jeunes cellules pigmentaires, deux sont libres *pa*, et deux anastomosées par un prolongement commun *pa'*. B. Groupe de globules lymphatiques les uns colorés par du pigment noir, *amp* les autres incolores (leucocytes) *am*, circulant dans la cavité d'un petit tronc lymphatique L. — C groupe de globules extravasés, amiboïdes, les uns infiltrés seulement de quelques granulations pigmentaires *am*, les autres colorés pour la plus grande partie en pigment noir, avec des prolongements amiboïdes incolores *amp*.
- FIG. 7. — Extrémité terminale d'un lymphatique à l'état de croissance (têtard de *Hyla viridis*) remplie de globules lymphatiques pigmentaires *amp* et incolores, *am* qui se déplacent lentement de la périphérie vers le centre.
- FIG. 8. — Tunique adventice à cellules musculaires *cm* ramifiées d'un ramuscule artériel de l'hyaloïde de *Rana esculenta*.
- FIG. 9. — La même tunique sur un des plus petits capillaires, dont la tunique propre est rétractée dans la cavité de la gaine adventice.

Fig. 1.

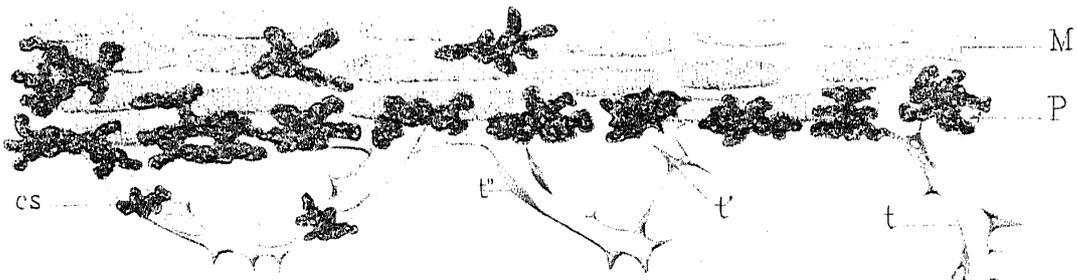


Fig. 2.

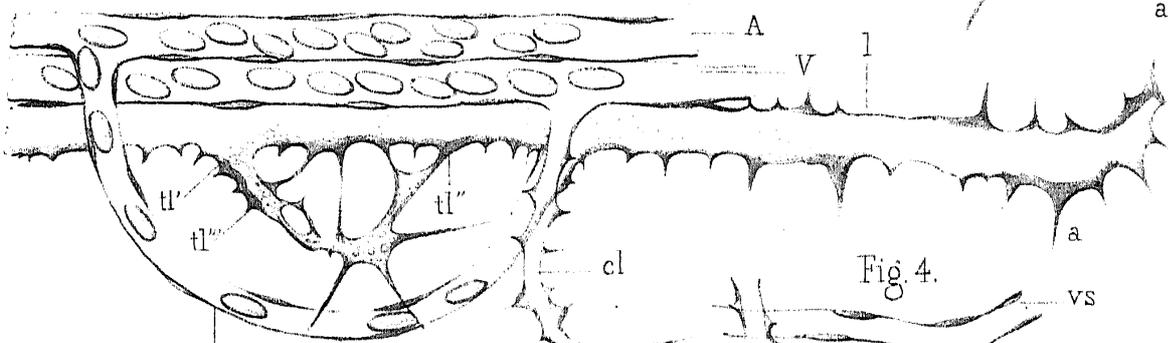


Fig. 3.

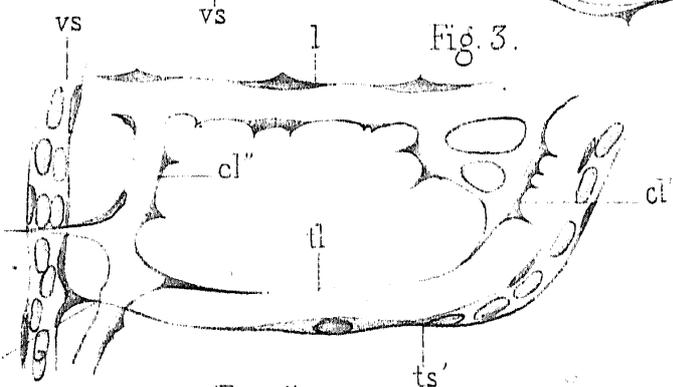


Fig. 5.

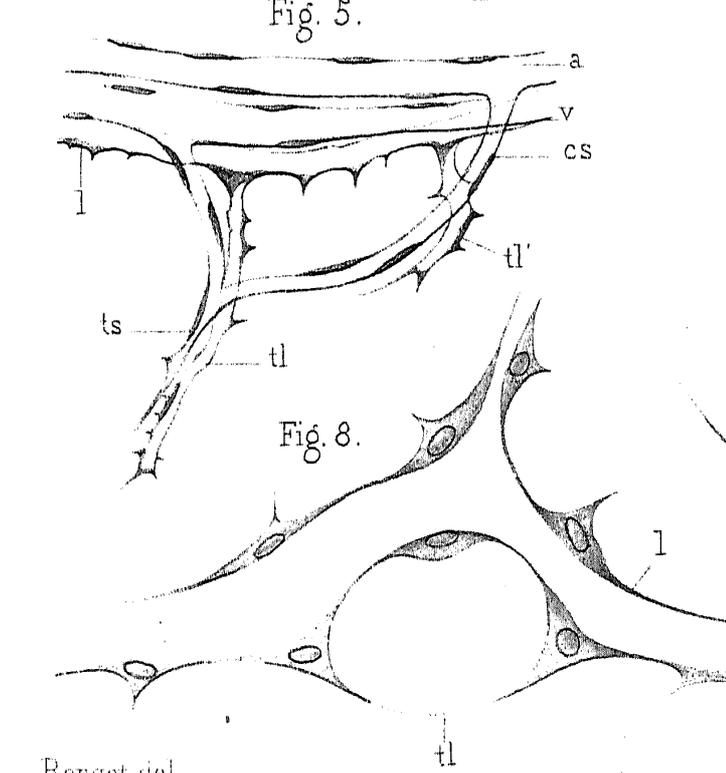


Fig. 8.

Fig. 4.

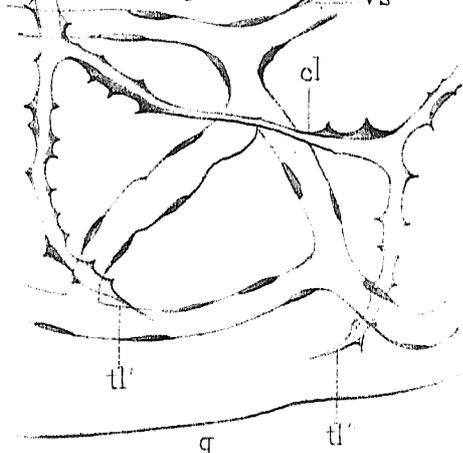


Fig. 6.

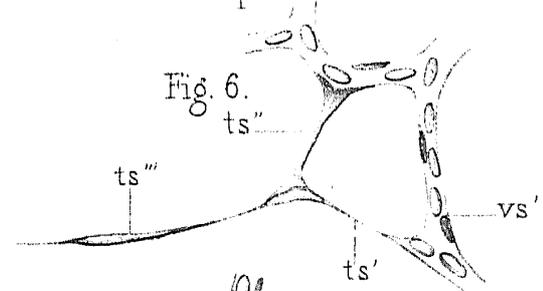
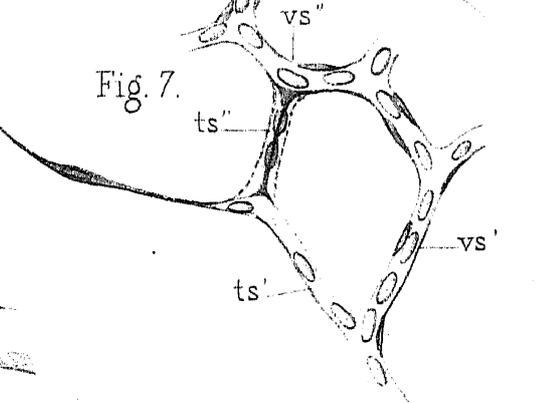


Fig. 7.



Ronget del.

Lackertbauer (A. Karmanski lith.)

Fig. 1.

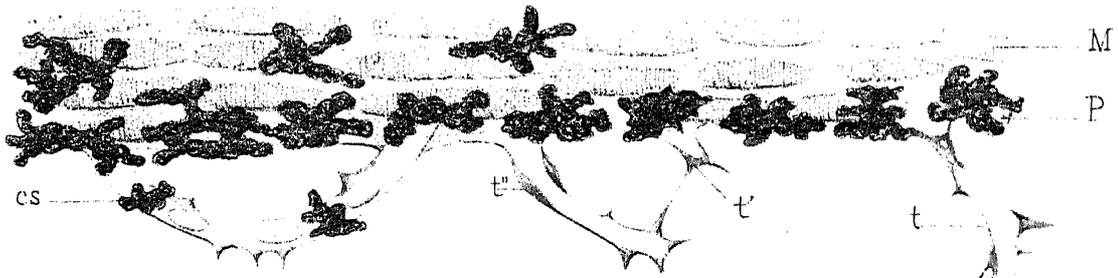


Fig. 2.

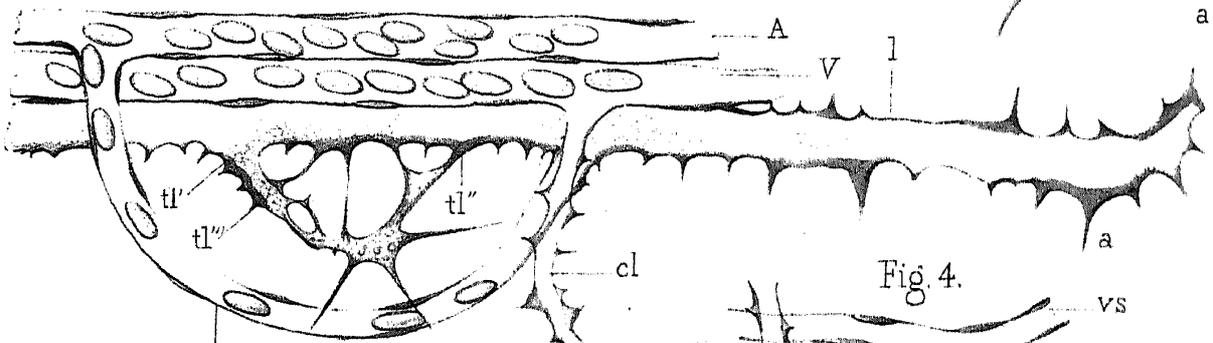


Fig. 3.

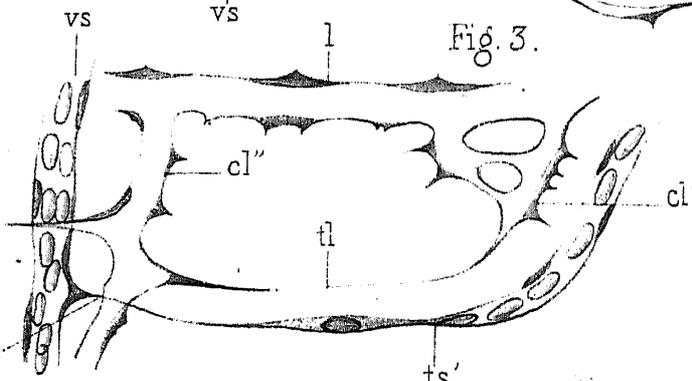


Fig. 5.

ts''

ts'

Fig. 4.

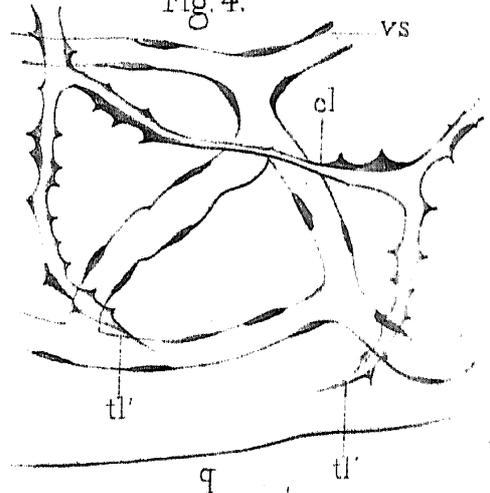


Fig. 6.

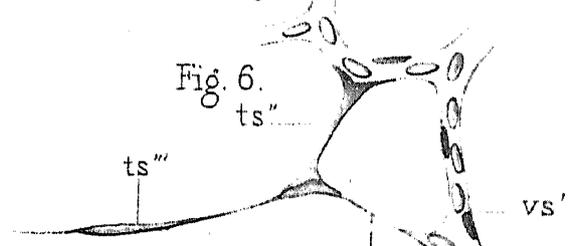


Fig. 7.

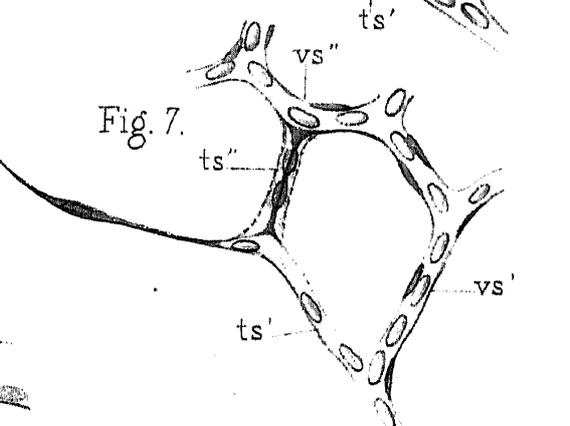
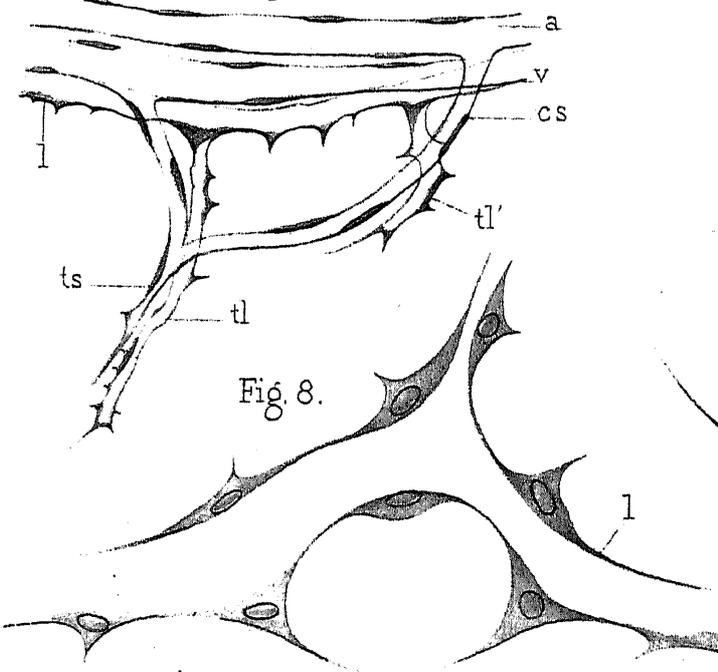


Fig. 8.

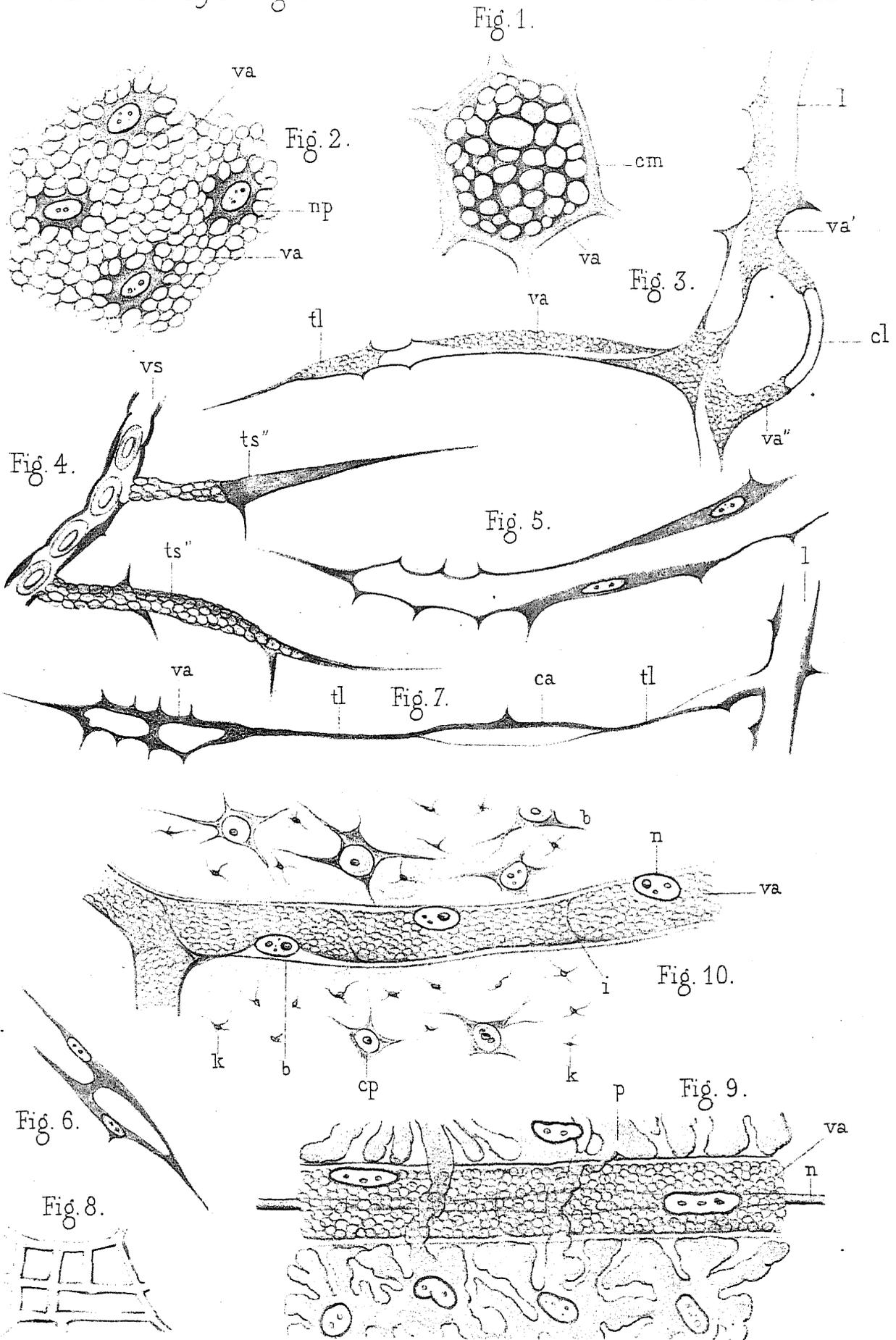


Ronget del.

G. Masson, l'editeur à Paris.

Imp. Bousquet Paris.

Lackerbauer (A. Karmanski lith.)

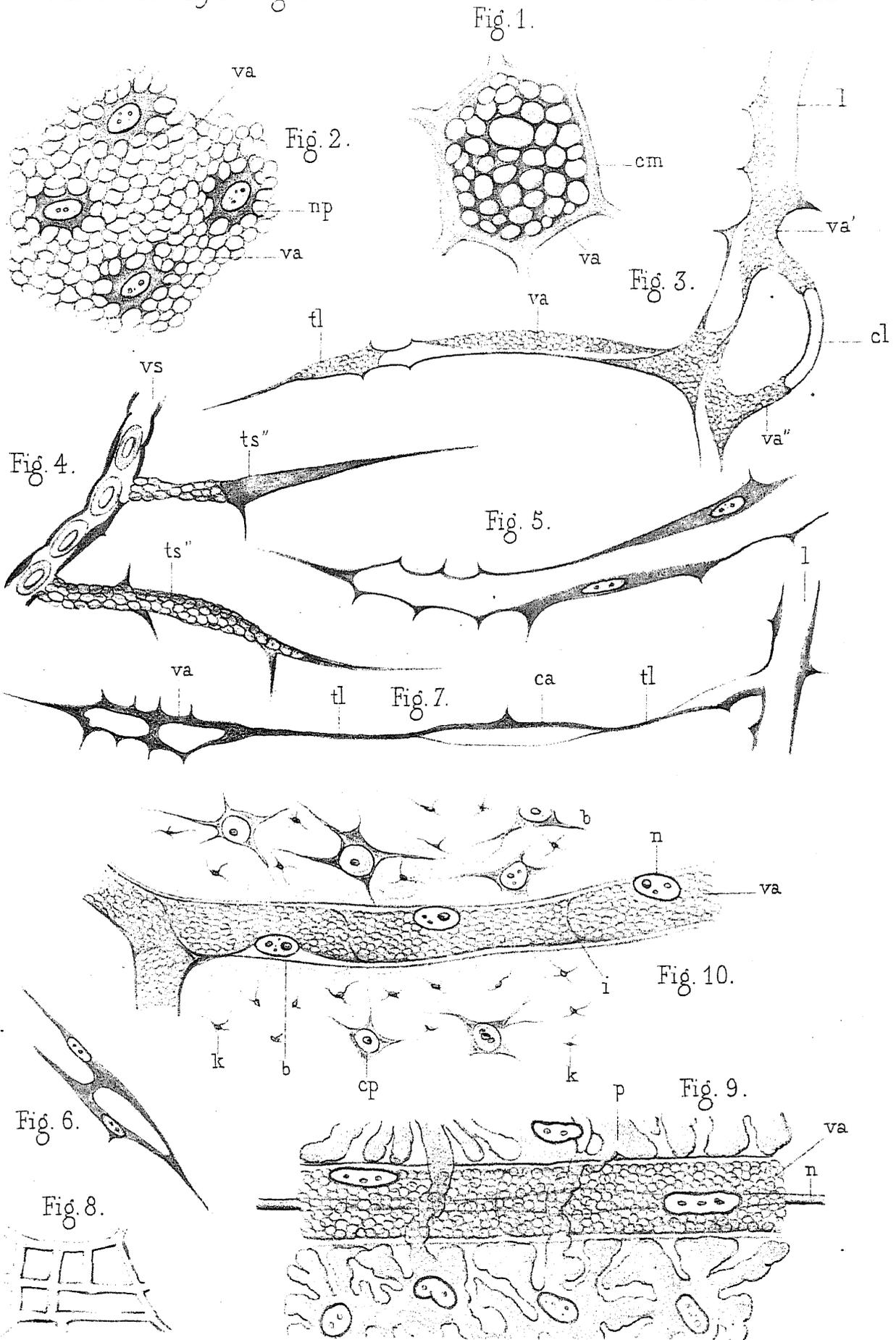


Ronget del.

Lackerbauer (A. Karmanski lith.)

G. Masson, Editeur à Paris.

Imp. Bequet, Paris.



Ronget del.

Lackerbauer (A. Karmanski lith.)

G. Masson, Editeur à Paris.

Imp. Boquet, Paris.

Fig. 3.

Fig. 2.

Fig. 1.



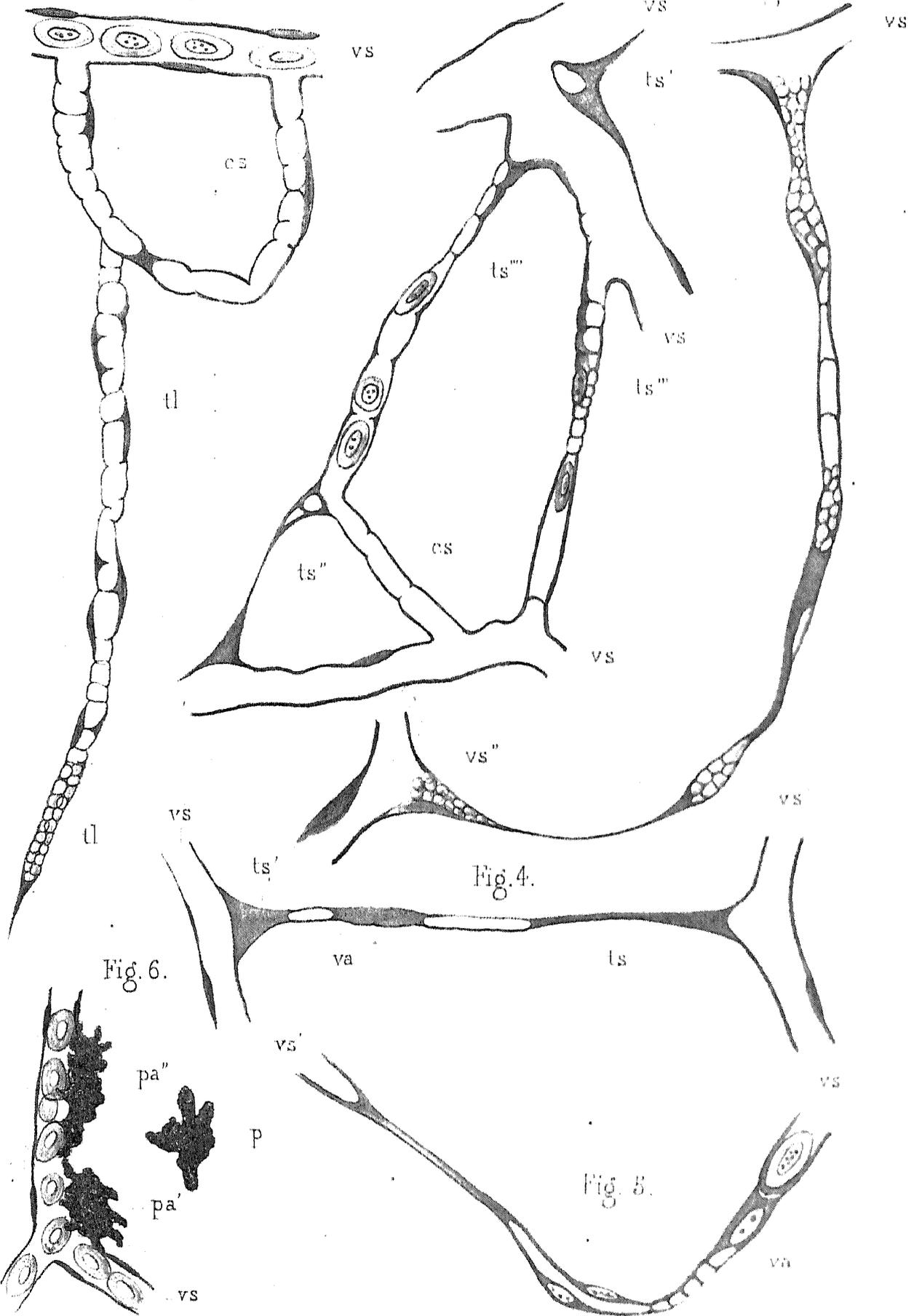
Ronget del.

Lackebauer (A. Karmanski lith.)

Fig. 3.

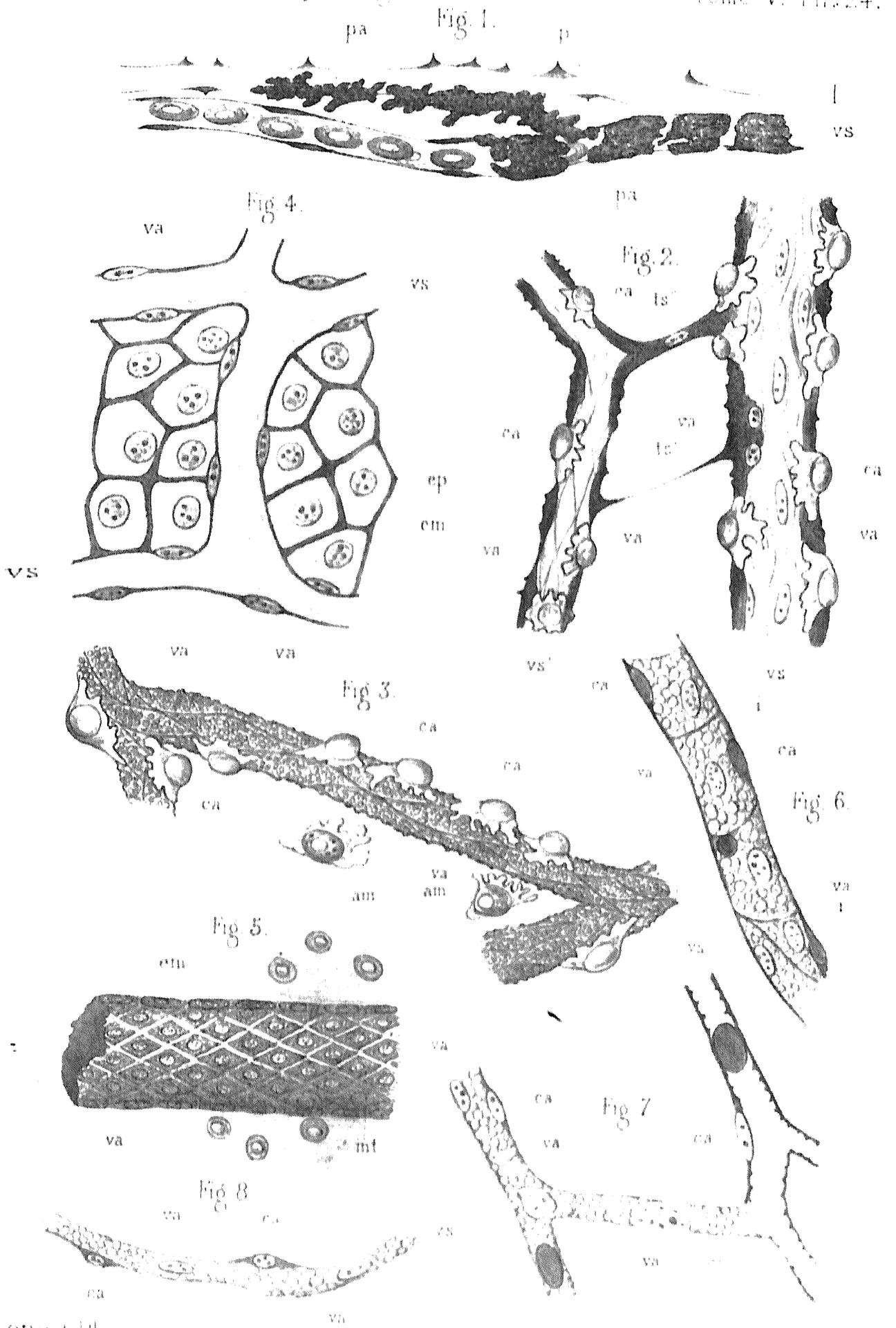
Fig. 2.

Fig. 1.



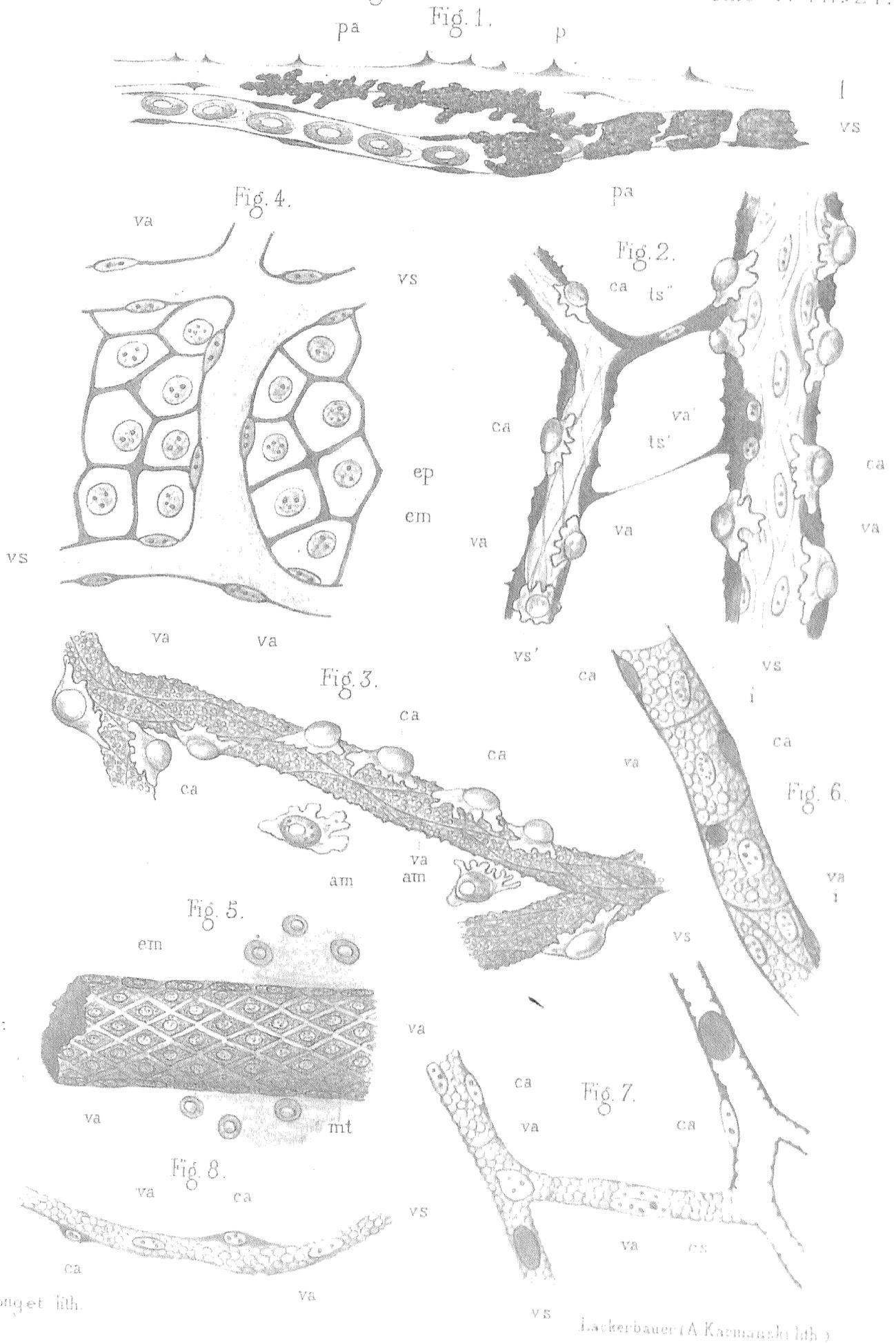
Ronget del.

Luckenbayer (A. Karnauski del.)



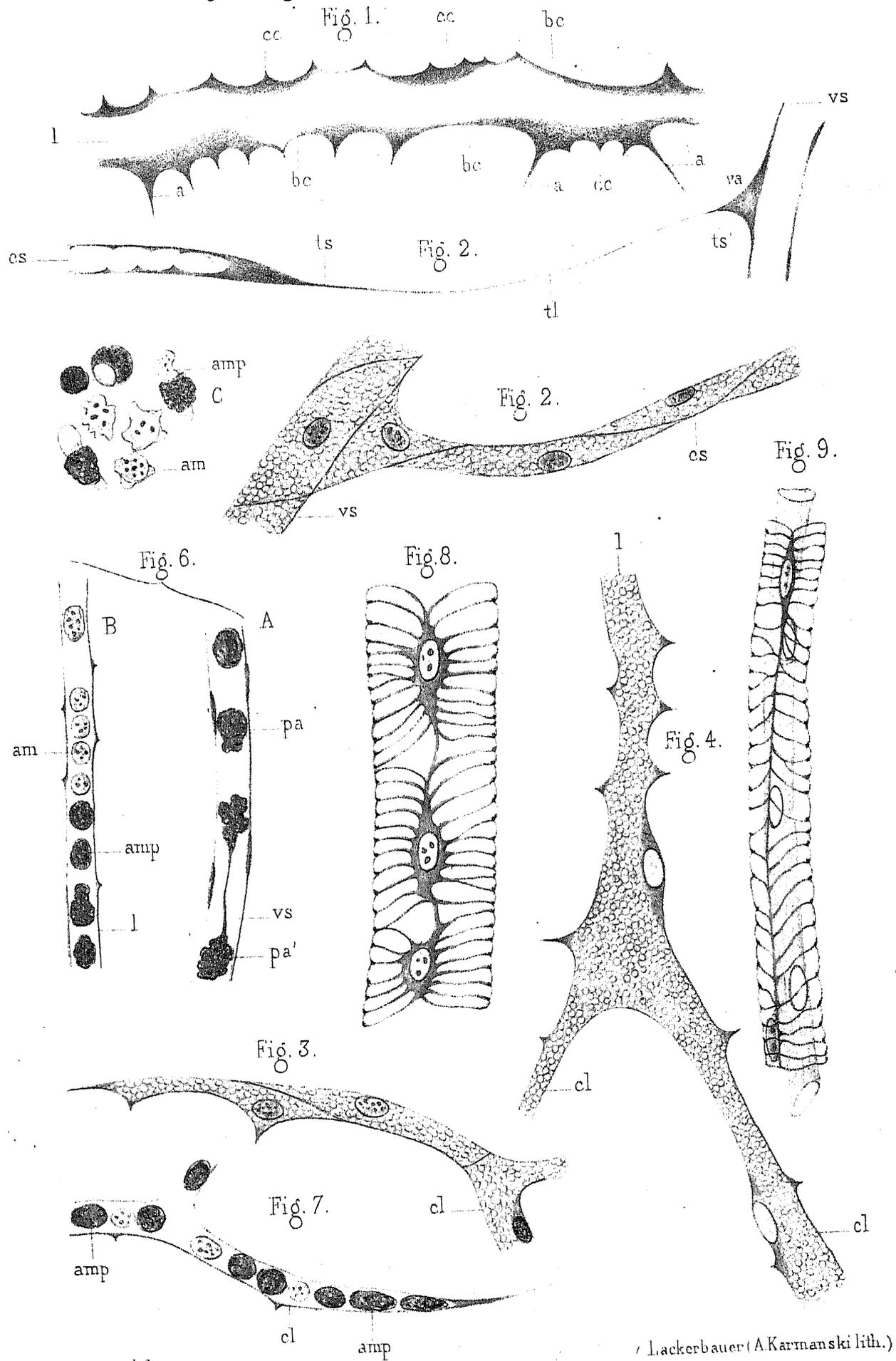
Rouget del.

de Valenciennes. A. Kaimann del. lith.



Ronget lith.

Lackerbauer (A Karmanly lith.)



Rongel del.

Lackerbauer (A. Karmanski lith.)