

MÉMOIRES COURONNÉS

ET

MÉMOIRES DES SAVANTS ÉTRANGERS,

PUBLIÉS PAR

L'ACADÉMIE ROYALE

DES SCIENCES, DES LETTRES ET DES BEAUX-ARTS DE BELGIQUE.

XXXIV.
1867-70

Académie
Royale
de
Belgique

1867

MÉMOIRES COURONNÉS

ET

MÉMOIRES DES SAVANTS ÉTRANGERS,

PUBLIÉS PAR

L'ACADÉMIE ROYALE

DES SCIENCES, DES LETTRES ET DES BEAUX-ARTS DE BELGIQUE.

TOME XXXIV. — 1867-1870.



BRUXELLES,

F. HAYEZ, IMPRIMEUR DE L'ACADÉMIE ROYALE.

Sm
1870

TABLE

DES MÉMOIRES CONTENUS DANS LE TOME XXXIV.

CLASSE DES SCIENCES.

MÉMOIRES COURONNÉS.

- ✓ 1. — Recherches sur la composition et la signification de l'œuf, basées sur l'étude de son mode de formation et des premiers phénomènes embryonnaires (mammifères, oiseaux, crustacés, vers); par M. Édouard Van Beneden, avec 12 planches.

MÉMOIRES DES SAVANTS ÉTRANGERS.

1. — Sur la tension superficielle des liquides au point de vue de certains mouvements observés à leur surface; par M. G. Van der Mensbrugghe.
- ✓ 2. — Description minéralogique, géologique et paléontologique de la meule de Bracquegnies; par MM. A. Briart et F.-L. Cornet, avec 8 planches.
- ✓ 3. — Recherches sur les crustacés d'eau douce de Belgique, 1^{re} partie, genres Gammarus, Linceus et Cypris; par M. F. Plateau, avec une planche.
- ✓ 4. — Mémoire sur la formation du blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copépodes; par MM. Édouard Van Beneden et Émile Bessels, avec 5 planches, 7 feuilles $\frac{3}{4}$.
- ✓ 5. — Recherches sur le développement du Pélobate brun (*Pelobates fuscus*, Wagl.); par M. le Dr Van Bambeke, avec 5 planches.
- ✓ 6. — Recherches physico-physiologiques sur la fonction collective des deux organes de l'appareil auditif; par M. A.-J. Docq.

MÉMOIRE

SUR LA

FORMATION DU BLASTODERME

CHEZ LES

AMPHIPODES, LES LERNÉENS ET LES COPEPODES.**INTRODUCTION.**

La publication d'un livre est quelquefois dans l'histoire d'une science un événement mémorable, dont les effets se font ressentir pendant de longues années. Elle ouvre à cette science une voie nouvelle, et tous les ouvrages qui reçoivent le jour à partir de ce moment n'ont qu'un seul et même objet, celui d'élargir et d'étendre le chemin ouvert par l'apparition de ce premier livre.

Les grands travaux de M. C.-E. von Baër, publiés au commencement de ce siècle, jetèrent les bases de l'embryogénie; et à lui restera la gloire d'avoir fait ressortir les vrais caractères embryogéniques de l'embranchement des vertèbres. D'illustres observateurs se sont chargés de continuer l'œuvre que M. von Baër avait commencée; et l'embryogénie est devenue la base de la classification du règne animal.

En 1839 M. Schwann publia, lui aussi, un livre qui devait faire entrer la science dans une phase nouvelle: il ouvrit la voie de l'histologie en faisant connaître la structure cellulaire des animaux.

Et en quelques années cette nouvelle science avait fait des progrès immenses : ce que M. Schwann avait fait pour les animaux supérieurs, Kölliker, Leydig et d'autres le firent pour les animaux des autres embranchements ; ils ont créé l'histologie comparée. Cette branche devait jeter sur la connaissance de la structure des animaux supérieurs la même lumière que l'anatomie comparée avait répandue sur celle des êtres les plus élevés de la nature, de l'homme en particulier.

L'histogénie devait surgir avec l'anatomie de structure : on ne pouvait pas se contenter de connaître la texture d'un organe ou d'un tissu à un moment donné de son évolution ; il était nécessaire de savoir en même temps quelles sont les phases successives par où il passe avant d'atteindre ses caractères définitifs. Il importait de prendre les organes à leur origine et de les suivre à partir du moment où l'embryon ne consiste qu'en une lame de cellules toutes semblables formant le blastoderme.

Ici se présente une question qui, au point de vue de la théorie cellulaire, a une importance capitale : c'est celle de savoir comment l'embryon se rattache à sa mère ; question qui en réalité en comprend deux autres : quelle est la relation existant entre l'œuf et la première couche cellulaire de l'embryon ; et quelle est la signification de l'œuf au point de vue de la cellule. L'œuf est-il une cellule de la mère s'isolant pour constituer la première cellule de l'embryon ou bien est-ce un produit de la mère, sans être ni une cellule, ni un composé de cellule ? Des solutions très-diverses ont été données de ce problème si intéressant au point de vue de la théorie cellulaire ; mais la science n'a pas dit son dernier mot.

Depuis longtemps l'un de nous, M. Édouard Van Beneden, s'occupait de l'étude comparative de l'œuf dans différentes classes du règne animal, de son mode de formation et de sa signification. En ce qui regarde la question de la composition du vitellus, il en était arrivé à cette conclusion, que dans le vitellus de tout œuf il faut distinguer deux parties bien distinctes, l'une est le protoplasme de la cellule-œuf dont la vésicule germinative est le noyau ; l'autre, au contraire, est une substance nutritive pour l'embryon ne faisant pas partie intégrante de la cellule-œuf, *pouvant se trouver en suspension dans le protoplasme, ou rester complètement en dehors de lui*. Tantôt elle est

constituée de cellules, tantôt au contraire ces éléments nutritifs ne présentent rien des caractères de véritables cellules. La proposition admise comme axiome, que l'œuf est une cellule, ne présente donc pas le cachet de vérité qui doit caractériser tout principe scientifique. Certes, *dans tout œuf il y a une cellule, que nous désignons par le nom de cellule-œuf*; mais tout œuf n'est pas une cellule : certains œufs, ceux des Trématodes, par exemple, sont de véritables amas de cellules.

L'étude du mode de formation de l'œuf était évidemment nécessaire pour arriver à la connaissance exacte de sa composition, tout comme l'étude de l'embryogénie d'un animal est indispensable pour qu'il soit possible de comprendre la vraie valeur des organes qui le composent à l'état adulte. Mais on trouve dans l'étude du mode de formation du blastoderme un moyen précieux de vérifier l'exactitude des résultats auxquels on a été conduit par l'étude de la formation de l'œuf. La connaissance de la relation existant entre la première couche cellulaire de l'embryon d'un côté, les diverses parties constitutives de l'œuf de l'autre, est une donnée trop précieuse dans la question de la signification de l'œuf, pour qu'on puisse la négliger. Si l'on voit les cellules du blastoderme dériver de l'œuf par la division de celui-ci, et les noyaux de ces cellules n'être que des portions de la vésicule germinative, il est clair que l'œuf est lui-même une cellule, dont la vésicule de Purkinje est le noyau.

En d'autres termes, la question de la signification de l'œuf repose sur les relations qui existent entre lui et les cellules de l'embryon aussi bien que sur celles qui l'unissent à l'organe où il a pris naissance. M. Édouard Van Beneden avait fait des recherches assez étendues sur le mode de formation de l'œuf chez les Arthropodes, et les résultats que nous publions plus loin sur ce point lui appartiennent en propre.

L'étude du mode de formation du blastoderme chez ces animaux était le complément nécessaire de ses premiers travaux : son but principal était, en partant pour Ostende, au mois d'avril dernier, d'étudier la formation du blastoderme chez les crustacés. M. Émile Bessels s'était, de son côté, beaucoup occupé de l'embryogénie des Arthropodes, et en venant rejoindre un ami pour faire avec lui un séjour de quelques semaines au bord de la mer, son but était de poursuivre ses études favorites. L'étude du mode de formation du

blastoderme avait pour lui une importance capitale : l'histogénie est aujourd'hui intimement unie à l'embryogénie et la connaissance du mode d'apparition de la première couche cellulaire de l'embryon est une base nécessaire et préalable à toute étude ultérieure.

Comme nous le disions dans le résumé que nous avons publié de notre travail, de cette analogie de but sortit tout naturellement la proposition de travailler en commun ce sujet si important à des points de vue très-divers.

La proposition acceptée, nous nous sommes mis à travailler chacun de son côté, en nous communiquant mutuellement le résultat de nos observations, qui toujours ont été ultérieurement vérifiées en commun. C'était le meilleur moyen de marcher sûrement.

Telles sont les circonstances dans lesquelles notre travail fut entrepris et achevé.

C'est à Rathke ¹ que l'on doit les premières recherches relatives à l'embryogénie des crustacés, et les travaux embryogéniques de cet illustre observateur resteront comme un des plus beaux monuments élevés par la science moderne; mais à l'époque où il publia ses magnifiques travaux, l'histologie était encore dans l'enfance et on ne s'occupait guère que de l'étude des formes successives des organes et des individus. L'idée prédominante dans ces recherches était de trouver des analogies entre les vertébrés et les animaux inférieurs. L'histogénie n'avait pas vu le jour et l'étude du mode de formation du blastoderme n'avait qu'une importance médiocre.

On avait dit tout ce qu'on pouvait dire à cette époque, quand on avait montré qu'il apparaît d'abord à un point de la surface du vitellus une lame de substance albuminoïde blanchâtre; que cette lame s'étend de plus en plus pour entourer complètement le vitellus, puis se façonne pour former des organes rudimentaires et constituer les premiers linéaments de l'embryon.

Ces données ne sont plus suffisantes aujourd'hui pour satisfaire les exigences de la science. Cette matière albuminoïde est formée de cellules; il faut qu'on sache ce que sont ces cellules, d'où elles viennent et comment

¹ Rathke, *Untersuchungen über die Bildung und Entwicklung des Flusskrebsen*. Leipzig; 1829. — M. Rathke, *Zur Morphologie. Reisebemerkungen aus Taurien*. Riga und Leipzig; 1857.

elles se forment. La connaissance exacte du mode de formation du blastoderme est absolument nécessaire, vu l'immense extension qu'ont prise les études histologiques.

Il a fallu un certain temps pour que de nouveaux observateurs continuassent les recherches que Rathke avait commencées sur l'embryogénie des Arthropodes : tout était à faire à cette époque, et l'on comprend que le groupe des articulés, dont l'embryogénie offre des difficultés très-grandes, ait été oublié ou tout au moins négligé pendant un certain temps. Mais dans ces dernières années, ce groupe si intéressant a été entamé avec vigueur ; c'est surtout vers lui que sont tournés aujourd'hui les regards des embryogénistes. Le mode de formation du blastoderme a été étudié, et des opinions très-diverses ont été émises sur cette question.

Weissmann ¹, dans ses magnifiques travaux sur l'embryogénie des Diptères, et tout dernièrement Dohrn ², dans ses études embryogéniques sur les Asellus, ont émis, au sujet de la formation du blastoderme, des opinions qui se rapprochent beaucoup les unes des autres. Le vitellus subit tout d'abord un retrait, quelquefois accompagné d'une sorte de fendillement ; il exprime une substance transparente qui se porte à la périphérie de l'œuf et y constitue une zone pâle, que Weissmann désigne sous le nom de *blastème* (*Keimhautblastem*). C'est la couche mère des cellules du blastoderme ; on y voit apparaître un certain nombre de noyaux transparents, qui, pour Weissmann, s'y produisent *par formation libre*. La couche elle-même se divise autour de ces noyaux et se résout en une couche de cellules distinctes les unes des autres. Ces auteurs ne trouvent aucune assimilation possible entre ce phénomène et celui du fractionnement observé chez la plupart des animaux.

M. Leuckart ³ a vu chez le *Melophagus ovinus* les cellules du blastoderme

¹ Weissmann, *Die Entwicklung der Dipteren. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Insecten*. Leipzig, 1864. — *Die Entwicklung der Dipteren im Ei, nach Beobachtungen an Chironomus*, ... ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL. Band 15, 1865, p. 112.

² Dohrn, *Die embryonale Entwicklung der Asellus aquaticus*. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL. Band 17, 1867.

³ Leuckart, *Die Fortpflanzung und Entwicklung der Pupiparen, nach Beobachtungen an Melophagus ovinus* (*Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle*, vol. IV), p. 210.

se former comme Weissmann l'avait observé chez les *Chironomus*, et M. Claparède¹ a reconnu chez les Arachnides un mode de formation analogue. Mais ces savants pensent, contrairement à l'opinion émise par Weissmann, que la formation de ces cellules est au fond assimilable au fractionnement. La formation du blastoderme des Arthropodes résulterait d'une sorte de fractionnement superficiel et les noyaux que renferment ces cellules pourraient bien n'être qu'une portion de la vésicule germinative, qui se diviserait au lieu de disparaître.

M. Mecznirow², dans son beau travail : *Embryologische Studien an Insecten*, se range à peu près de l'avis de Leuckart; il considère la formation du blastoderme chez les Insectes comme un phénomène au fond assimilable au fractionnement. Il a vu chez les Cécidomyes et les Aphides la vésicule germinative se diviser et les portions de celle-ci devenir les noyaux des cellules blastodermiques. Il ne doute pas que le même phénomène ne se produise chez les autres insectes.

Une opinion complètement différente a été émise par M. Robin³. Il admet la formation par gemmation des cellules du blastoderme.

M. de la Valette St-George⁴, dans ses recherches sur le développement des Amphipodes, émet une opinion toute différente. Pour lui il s'opère, avant tout autre phénomène, une séparation entre les deux éléments distincts qui entrent dans la composition du vitellus, le vitellus de formation et vitellus de nutrition. Le vitellus de formation se divise en petites masses renfermant un noyau, qui n'est peut-être qu'une portion de la vésicule germinative; ces petites masses se portent à la périphérie de l'œuf et constituent les cellules du blastoderme. Nous aurons du reste à revenir plus loin sur son opinion.

Tous ces avis si divers se rapportent au cas où l'œuf ne présente pas un véritable fractionnement, comparable à celui des autres animaux.

¹ Claparède, *Recherches sur l'évolution des araignées*, Utrecht, 1862. — *Natuurkundige verhandelingen uitgegeven door het Provinciaal Utrechtschgenootschap van kunsten en wetenschappen*, deel 1, stuk 1.

² *Embryologische Studien an Insecten*, p. 485. ZEITSCHR. FÜR WISS. ZOOL., Band 16.

³ Robin, *Mémoire sur la production des cellules du blastoderme sans segmentation du vitellus chez quelques articulés*. COMPTES RENDUS, t. LIV, p. 450.

⁴ De la Valette St-George, *Studien über die Entwicklung der Amphipoden*. Halle, 1860.

Ces opinions très-différentes en apparence le sont-elles autant en réalité? s'il en est ainsi, laquelle de ces opinions est la vraie? Dans le cas contraire, comment peut-on les concilier en les ramenant à une seule qui soit l'expression de la vérité; voilà autant de questions que l'on doit nécessairement se poser.

Un véritable fractionnement du vitellus a été observé chez un certain nombre de crustacés. Rathke et d'autres observateurs ont reconnu le fractionnement partiel chez les *Décapodes*.

Le fractionnement total a été signalé par M. P.-J. Van Beneden¹ chez les *Nicthoë* dès 1848; Leydig l'a observé chez les *Phyllopo*des des genres *Branchipus* et *Artemia*² et chez certains entomostracés (*Daphnia brachiata*³), Claus⁴ a vu le phénomène se produire chez les Copépodes; Fritz Müller l'a reconnu chez le *Lerneodiscus* et les Cirrhipèdes⁵, Leuckart chez les Pentastomes⁶, enfin Kauffmann⁷ a annoncé le premier avoir trouvé la segmentation totale du vitellus chez les Tardigrades.

Ces divers savants ont admis que les globes vitellins situés à la périphérie de l'œuf s'éclaircissent, à la fin du fractionnement, et se transforment en cellules du blastoderme. C'est du reste l'opinion admise par la plupart des embryogénistes, pour le cas de fractionnement total. Mais quel rôle jouent dans cette hypothèse les globes situés au centre de l'œuf? On admet généralement qu'ils se fondent les uns dans les autres pour former la masse vitelline centrale de l'œuf. Mais, d'après ces auteurs, les globes vitellins comme l'œuf lui-même sont de véritables cellules; et il nous semble antirationnel

¹ P.-J. Van Beneden, *Mémoire sur le développement et l'organisation des Nicthoë*. MÉM. DE L'ACAD. ROY. DE BELG., t. XXIV.

² Leydig, *Ueber Artemia salina und Branchipus stagnalis*. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL., Band III, 1851.

³ Leydig, *Naturgeschichte der Daphniden*. Tübingen, 1860, p. 172.

⁴ Claus, *Zur anatomie und Entwicklungsgeschichte der Copepoden*. TROCHEL'S ARCHIV., 1858.

⁵ Fritz Müller, *Die Rhizocephalen, eine neue Gruppe schmarotzender Krebse*. ARCHIV. FÜR NATURGESCHICHTE, 1862. — Für Darwin, p. 64.

⁶ Leuckart, *Bau und Entwicklungsgeschichte der Pentastomen*. Leipzig und Heidelberg, 1860.

⁷ Kauffmann, *Über die Entwicklung der Tardigraden*. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL., 1851, Band III.

d'admettre une destruction de cellules, à un moment où tous les efforts de la nature doivent tendre à en former.

Il y a lieu de se demander, quand on voit, chez des animaux appartenant à un même groupe naturel, le fractionnement tantôt se produire, tantôt manquer complètement, d'où vient cette différence si grande dans les premiers phénomènes embryonnaires et quelle analogie existe entre ces modes de formation du blastoderme si différents.

C'est à ces diverses questions que nous avons cherché à répondre, en faisant l'étude approfondie du mode d'apparition des cellules blastodermiques dans un bon nombre d'animaux d'un même groupe naturel.

Nos recherches ont porté principalement sur trois groupes de crustacés : les Lernéens, qui ont été complètement oubliés jusqu'ici pour ce qui regarde les premiers phénomènes embryonnaires ;

Les Amphipodes, sur lesquels M. de la Valette a publié un travail remarquable dont nous rendrons compte plus loin ;

Enfin les Copépodes, dont M. Claus s'est occupé avec ardeur dans ces dernières années, comme nous le verrons dans la suite de notre travail. Par Copépodes nous entendons les Copépodes libres, que nous distinguons des Copépodes parasites, qui forment le groupe des Lernéens.

CHAPITRE PREMIER.

AMPHIPODES.

§ I. — DE L'ŒUF ¹.

Formation de l'œuf. — Nous nous occuperons d'abord de la formation de l'œuf, et nous tâcherons de traiter le plus brièvement possible ce sujet, qui ne rentre pas directement dans le cadre de ce travail. Il est cependant

¹ Comme il est dit plus haut dans l'introduction, page 7, les observations relatives à la formation et à la composition de l'œuf sont exclusivement propres à l'un de nous, M. Édouard Van Beneden.

d'une absolue nécessité de connaître sa composition et de dire quelques mots de son mode de formation, pour pouvoir se rendre compte de la valeur des phénomènes qui s'y produisent ultérieurement.

M. de la Valette ¹ a observé que primitivement l'œuf est une cellule épithéliale, qui, d'après lui, est entourée, dès le début, par une membrane nettement accusée, renferme un contenu granuleux et une vésicule germinative, dans laquelle se trouvent un grand nombre de nucléoles. Bientôt il apparaît dans le contenu jusqu'ici incolore du jeune œuf, des gouttelettes d'une substance violette. Voici comment il s'exprime en parlant de la formation de ces éléments vitellins : *Erst durch wiederholte Untersuchung völlig frei präparirter Eierstöcke, welche ohne Deckglas unter das Mikroskop gebracht wurden, bin ich über das Verhältniss des gefärbten Dotters zu der Eizelle in's Klare gekommen, und darf bestimmt annehmen dass derselbe sich innerhalb der Zellmembran entwickelt* ².

L'auteur ajoute en note que sa première opinion a été toute différente. Il a cru que le vitellus se formait en dehors de l'œuf, pour se déposer ensuite autour de l'ovule primitif, et qu'ultérieurement une membrane se formait autour de l'œuf ainsi accru.

M. Leuckart a émis sur l'origine de l'œuf des crustacés en général une opinion toute différente, puisqu'il croit que la vésicule germinative se forme en premier lieu et que plus tard seulement elle s'entoure d'une mince couche de substance vitelline qui va constamment en s'accroissant ³.

Nos observations sur le mode de formation des œufs des Amphipodes sont en divers points différentes de celles de M. de la Valette, et ne sont guère favorables à l'opinion de M. Leuckart relativement à la préexistence de la vésicule germinative.

Nous n'entrerons point ici dans l'examen de la question de l'origine de l'œuf, réservant pour un autre travail nos recherches sur cette question. Nous dirons seulement que le jeune œuf est primitivement, comme M. de la

¹ *Studien über die Entwicklung der Amphipoden*; Halle, 1860, p. 5.

² *Loc. cit.*, p. 5.

³ R. Wagner, *Handwörterbuch der Physiologie*, Bd. IV. ART. ZEUGUNG, VON Dr prof. R. Leuckart.

Valette l'a observé, une cellule transparente finement granuleuse, limitée, il est vrai, par un contour net, mais montrant manifestement des mouvements amœboïdes analogues, quoique moins prononcés, à ceux que nous avons observés chez les Lernéens. Cet œuf, cellule protoplasmique, est dépourvu de membrane; son volume s'accroît successivement et ses caractères s'écartent de plus en plus de ceux des cellules primitives.

Le noyau, de dimension considérable, relativement au volume de la cellule, renferme un grand nombre de petits corpuscules assez réfringents, qui grandissent en même temps que l'œuf lui-même et représentent évidemment la tache de Wagner.

Jusqu'ici la masse protoplasmique est claire et transparente, et tous les jeunes œufs se trouvent à la paroi latérale de l'ovaire, non éparpillés sur toute sa surface, mais réunis les uns aux autres en une bande longitudinale, qui mérite en tous points le nom de germigène.

Le reste du tube sexuel femelle est rempli par des œufs beaucoup plus avancés et tous au même degré de développement.

Les parois de l'ovaire sont tapissées intérieurement par une couche de cellules épithéliales. Cet épithélium envoie à l'intérieur de l'utricule ovarien des prolongements en forme de cloisons transversales incomplètes, qui séparent les œufs les uns des autres; mais nous devons ajouter que ces cellules présentent des caractères tout différents de ceux que nous avons reconnus chez les jeunes œufs.

Nous avons cru d'abord que ces cellules épithéliales élaboraient les éléments vitellins; mais que, cette élaboration n'avait lieu qu'après que le protoplasma des jeunes œufs avait absorbé ces cellules, en les entourant de sa substance.

Nous pensions que la cellule épithéliale, après avoir pénétré dans la substance protoplasmique du jeune œuf, donnait naissance aux vésicules réfringentes, qui constituent les éléments vitellins. Mais nous avons pu nous convaincre que l'apparence cellulaire que présentait quelquefois le protoplasme des jeunes œufs, résultait de l'action de l'eau sur ce liquide et qu'en réalité les éléments vitellins se forment directement dans le protoplasme du jeune œuf.

Il résulte de ceci :

1° Que les jeunes œufs sont primitivement des cellules protoplasmiques, dont le noyau devient la vésicule germinative ;

2° Que l'œuf contenu dans l'ovaire est une cellule dépourvue de membrane, dans le corps protoplasmique de laquelle se développent des vésicules réfringentes qui constituent les éléments vitellins.

M. de la Valette a donc raison, quand il dit que les éléments vitellins se forment à l'intérieur de l'œuf. Il a eu tort, à notre avis, d'admettre une membrane cellulaire autour de l'œuf contenu dans les utricules sexuels.

L'œuf, au moment de pénétrer dans la poche incubatrice se trouve constitué de la manière suivante :

Une vésicule germinative, pourvue d'un ou de plusieurs nucléoles, est entourée d'un vitellus, qui, dans les espèces que nous avons étudiées, varie entre le jaune verdâtre et le brun plus ou moins foncé. Ce vitellus est formé d'un liquide visqueux à peu près transparent, quoique finement granuleux, et de vésicules colorées très-réfringentes, qui sont très-probablement de nature albuminoïde. M. de la Valette a parfaitement distingué, en donnant la composition de l'œuf et son mode de formation, ces deux parties constituant réellement le vitellus de l'œuf. Il adopte pour le liquide transparent le nom de vitellus de formation (*Bildungsdotter*) et donne aux vésicules réfringentes celui de vitellus de nutrition (*Nahrungsdotter*).

Il y a longtemps que ces deux mots sont introduits dans la science. Ils furent tout d'abord proposés par Reichert pour désigner les deux parties constitutives de l'œuf des oiseaux : le jaune (vitellus de nutrition) et la cicatricule (vitellus de formation). Mais c'est, à notre avis, introduire une confusion regrettable, que d'appliquer ces mots aux deux principes qui composent le vitellus de l'œuf des crustacés, construit sur un tout autre type. Le protoplasme de l'œuf des crustacés ne correspond aucunement à la substance de la cicatricule de l'œuf des oiseaux : celle-ci est en effet constituée d'un liquide protoplasmique *tenant en suspension des éléments nutritifs*.

Nous proposons de désigner, sous le nom de protoplasma de l'œuf, le liquide visqueux, finement granuleux et contractile, qui tient en suspension les vésicules réfringentes du vitellus. Ce liquide n'est autre chose que le proto-

plasma de l'ovule primitif, dans la substance duquel sont venus se déposer des éléments hétérogènes, destinés à nourrir plus tard les premiers linéaments de l'embryon. C'est le même liquide, qui, à la fin du fractionnement, se sépare, comme nous le montrerons plus loin, des éléments nutritifs et constitue alors de véritables cellules sans membrane, dont les portions de la vésicule germinative ne sont que les noyaux.

Nous ne trouvons de meilleur nom, pour désigner l'ensemble de ces gouttelettes réfringentes, constituant la plus grande masse du vitellus, que celui de *deutoplasma*¹ par opposition au protoplasma qui sert à désigner la première substance formée de l'œuf. Le vitellus comprend donc le protoplasma de l'œuf et les éléments nutritifs ou deutoplasma. En d'autres termes, nous proposons de substituer, aux noms qu'adopte M. de la Valette pour les choses qu'il a parfaitement distinguées, d'autres dénominations, les noms qu'il adopte supposant un rapprochement que nous ne pouvons admettre, et conduisant à une confusion qu'il est utile d'éviter.

L'œuf est entouré d'une membrane unique, qui se forme au moment où, ayant atteint son volume normal, il passe dans l'oviducte. Cette membrane est-elle une partie durcie du protoplasma de l'œuf, par conséquent une membrane vitelline, ou bien un produit de sécrétion, un chorion?

Avant de répondre à cette question, il est, croyons-nous, tout à fait nécessaire de bien s'entendre sur la signification de ces deux mots, si diversement compris par les naturalistes. Nous entendons la membrane vitelline dans le sens où M. Claparède l'a si nettement définie dans son travail sur les vers Nématodes² : C'est la couche externe du protoplasma de l'œuf qui, ayant acquis une densité plus grande que la masse sous-jacente, se sépare de celle-ci par un contour net et tranché. Elle est à l'œuf ce que la membrane cellulaire est à la cellule; elle se forme de la même manière. Il résulte

¹ De δευτερος second et πλασσω je forme. Le mot deutoplasma nous paraît avoir un sens mieux déterminé que celui de plasma que nous avons d'abord proposé. Le mot plasma présentait, d'un autre côté, l'inconvénient d'avoir été employé dans des sens très-divers : plasma du sang, plasma cellulaire (*Kölliker*), etc.

² *De la formation et de la fécondation des œufs chez les vers nématodes*, par Ed. Claparède. Genève, 1859, p. 52.

nettement de l'étude du mode de formation de l'œuf chez les Amphipodes, que celui-ci est une cellule protoplasmique sans membrane considérablement agrandie, dont le protoplasma s'est chargé d'éléments hétérogènes, sans que, dans le cours de son développement, il s'entoure d'une membrane cellulaire.

Le chorion, au contraire, doit être considéré comme une membrane formée d'un produit de sécrétion. Il se forme quand l'œuf, ayant atteint son volume normal, est sur le point d'être évacué. Il est une membrane destinée à préserver l'œuf et l'embryon futur de l'action des milieux extérieurs. Cette membrane portera un orifice pour l'entrée des spermatozoïdes, si la fécondation s'opère après que l'œuf a traversé l'oviducte. Dans le cas où, comme chez les Nématodes, la fécondation se fait avant l'entrée dans l'oviducte, un micropyle est complètement inutile.

Comme nous l'avons montré, l'œuf des Amphipodes ne présente, durant son séjour dans l'ovaire, aucune membrane proprement dite : les mouvements amœboïdes qu'il présente, et ce fait que, sous l'influence d'une pression croissante, il n'est possible d'apercevoir ni déchirure, ni écoulement d'un contenu, en sont, à notre avis, des preuves suffisantes. Il est, du reste, impossible de reconnaître, à la périphérie de l'œuf, rien qui ressemble à un double contour : l'œuf est limité par un contour très-net ; mais ce même contour foncé existe dans les jeunes œufs composés uniquement de protoplasme et montrant de magnifiques mouvements amœboïdes ; on les observe autour des sphères de segmentation, autour des Amœba et des Actinophrys, etc. ; et personne ne soutiendra plus aujourd'hui qu'il existe là une membrane.

La membrane qu'on observe autour de l'œuf des Amphipodes qui vient d'arriver dans la poche incubatrice s'est formée dans l'oviducte et présente tous les caractères d'un vrai chorion. Plusieurs auteurs ont signalé l'existence, autour de l'œuf des Amphipodes, de deux membranes distinctes : Meissner¹, par exemple, a prétendu que, chez le *Gammarus pulex*, l'œuf est entouré de deux membranes : l'une, externe, représenterait le chorion ;

¹ Meissner, *Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in den Dotter*. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL., Bd., VI, p. 285.

l'autre, interne, la membrane vitelline. Celle-ci porte un micropyle, dont on ne reconnaît pas de traces dans le chorion.

Nous ferons remarquer, dès à présent, que Meissner a eu sous les yeux des œufs assez avancés dans leur développement et qu'il a regardé comme membrane vitelline la cuticule qui émane des cellules du blastoderme, la membrane embryonnaire. Il dit que l'on trouve des œufs ne présentant qu'une seule membrane et que, dans ce cas, c'est la membrane portant le micropyle, la membrane vitelline qui fait défaut. Ces œufs n'étaient évidemment que des œufs fécondés depuis peu de temps, dans lesquels le blastoderme n'était pas formé et qui ne présentaient point, par conséquent, la cuticule blastodermique. M. de la Valette pense tout à fait à tort, que dans le cas de l'existence d'une seule membrane, c'est la membrane vitelline qui persiste et non le chorion.

§ II. — PREMIERS PHÉNOMÈNES EMBRYONNAIRES.

Rathke est le premier qui ait travaillé l'embryogénie des Amphipodes. Comme nous l'avons dit, l'illustre embryogéniste ne pouvait avoir des connaissances exactes sur la formation du blastoderme, à une époque où l'on ne connaissait rien encore de la structure cellulaire des animaux.

Rathke¹ dit, en parlant de la formation du blastoderme chez les Amphipodes : « Il apparaît d'abord en un point de la surface du vitellus un amas de substance transparente, de nature albuminoïde; celle-ci s'étend de plus en plus autour du vitellus, en partant des points où elle avait d'abord apparu; puis, elle se retire de nouveau pour s'étendre encore. » Comme nous le montrerons, ces résultats ne sont pas conformes à la réalité, et Rathke n'a rien vu chez les Amphipodes qui rappelle le fractionnement soit partiel, soit total du vitellus.

M. de la Valette² s'exprime ainsi en parlant de la formation du blastoderme chez les Amphipodes : « Le vitellus de l'œuf qui a pénétré dans la poche incubatrice est divisé en masses irrégulières, qui sont tout autre chose que des globes résultant d'une vraie segmentation.

¹ Rathke, *Zur Morphologie. — Reisebemerkungen aus Taurien*, 1857; Riga und Leipzig.

² De la Valette, *Studien über die Entwicklung der Amphipoden*, p. 8.

En ouvrant l'œuf, on trouve, entre les masses vitellines, de petits corps (*Dotterballen*) transparents, à noyaux, dépourvus de membranes. Ces petits corps sont des fractions de cette partie du vitellus, pour laquelle il propose le nom de vitellus de formation, et les noyaux qu'ils renferment sont peut-être des portions de la vésicule germinative.

Ces petits globes se portent à la périphérie pour constituer, en se multipliant et après s'être entourés d'une membrane, la couche blastodermique. » C'est seulement, quand les globes se sont entourés d'une membrane, qu'il leur donne le nom de cellules. — M. de la Valette n'a donc pas vu, chez les différentes espèces de *Gammarus* qu'il a étudiées, le blastoderme se former à la suite d'un fractionnement du vitellus ¹.

Les *Gammarus* marins que nous avons étudiés présentent le phénomène de la segmentation totale du vitellus. Nous avons pu plusieurs fois suivre le fractionnement d'un seul et même œuf depuis le début du phénomène jusqu'à la formation du blastoderme. Nous exposerons ici nos observations sur le *Gammarus locusta*.

Nous croyons non-seulement utile, mais absolument nécessaire, de décrire le fractionnement dans tous ses détails, en faisant connaître l'ordre et le mode d'apparition de toutes les lignes et des plans de division. Mais ne nous accusera-t-on pas de faire une besogne fort inutile en exposant un phénomène décrit si souvent et par des naturalistes d'un si haut mérite? Nous espérons nous mettre à l'abri de ce reproche en montrant, en quelques mots, quelles sont les raisons qui nous portent à faire cette description dans tous ses détails.

1° La régularité avec laquelle se produit ce phénomène, plusieurs fois constaté, mais non encore étudié dans le groupe des articulés et que nous avons les premiers reconnu chez des Amphipodes, nous paraît être une raison de quelque valeur.

2° Après avoir fait une étude approfondie du phénomène, en comparant

¹ M. Mecznirow, dans une note de son travail, *Embryologische Studien an Insecten*, déclare avoir observé le fendillement du vitellus (*Dotterzerklüftung*) dans les œufs des Amphipodes (*Embryologische Studien an Insecten*, von Elias Mecznirow. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL., vol. XVI, p. 285.)

Postérieurement à la publication de notre résumé, l'un de nous a reçu une lettre de M. le Dr Dohrn de Jëna, dans laquelle il lui communique qu'il vient de constater l'existence d'un véritable fractionnement dans des œufs d'Amphipodes, étudiés à Kiel.

les figures que Ecker a données dans ses *Icones physiologicae*, pour la segmentation chez les Batraciens, nous avons trouvé l'identité la plus complète dans le nombre et la disposition des globes, dans le mode et l'ordre d'apparition de tous les plans de division. Ce phénomène si compliqué, se produisant avec des caractères identiques chez des animaux appartenant à des types si différents, nous semble un fait d'une importance assez grande pour exiger toute notre attention, alors surtout que, à côté de cette identité frappante, nous voyons la segmentation se produire avec des caractères bien différents chez les Amphipodes et les Chondracanthes, qui appartiennent cependant à un même groupe naturel.

3° Il est très-important de connaître la disposition des globes vitellins à la fin du fractionnement pour bien juger du mode de formation du blastoderme; or, il est absolument nécessaire d'avoir suivi avec détail l'apparition de chaque plan de division, pour comprendre quelles sont, à la fin de la segmentation, la forme et la disposition des globes.

4° Voyant d'un côté cette régularité remarquable présider à l'accomplissement du phénomène, de l'autre, l'identité complète existant entre le fractionnement chez des animaux appartenant à des types si éloignés, nous avons cherché à exprimer, soit dans une formule algébrique, soit par une courbe géométrique, la loi qui régit ce phénomène si uniforme. Il est inutile de faire remarquer que cette loi est beaucoup moins simple que celle qui est indiquée par beaucoup d'auteurs, qui disent qu'à chaque moment le nombre des globes vitellins est égal au nombre des globes existant avant le dernier fractionnement, multiplié par le facteur 2. Comme nous le montrerons, il existe successivement 2, 4, 8, 12, 16, 24, 32, 40, 56, 64 globes.

Ne parvenant pas, avec la série de ces nombres qui devient plus variée encore à mesure que le nombre des globes devient plus considérable, à trouver une formule algébrique pour représenter la loi du fractionnement, nous avons cherché à l'exprimer par courbe géométrique, au moyen d'un système de coordonnées. Nous avons compté sur l'un des axes le nombre des globes, sur l'autre les temps après lesquels apparaissent de nouvelles divisions. Nous n'avons pu obtenir par cette méthode une courbe constante : la rapidité du phénomène dépend essentiellement de la température. Des œufs, qui présentaient un matin la division en 4, ont été placés en partie sur le porte-objet du

microscope et observés pendant toute une journée. La température du milieu ambiant était de 12 à 14° centigrades. Sous l'influence de la chaleur de l'haleine et des rayons solaires, réfléchis par le miroir du microscope, le fractionnement a progressé avec une extrême rapidité : le soir, vers six heures, le phénomène était terminé. D'autres œufs, retirés en même temps que les premiers de la poche incubatrice, ont été placés dans un verre à montre; le développement avait à peine avancé pendant la journée : le soir ils montraient la division en 8. Les temps ne pouvaient donc nous servir à construire notre courbe. Peut-être un autre, avec les données que nous fournissons, en exposant avec détails la suite du phénomène, sera-t-il plus heureux et pourra-t-il exprimer mathématiquement la loi du fractionnement.

5° En étudiant avec soin la segmentation, nous avons reconnu que, dès le commencement du fractionnement, la place où doit se développer la face ventrale du futur embryon est déterminée. Nous nous réservons de démontrer cette proposition, après avoir donné l'exposé des premiers phénomènes embryonnaires.

Primitivement le vitellus remplit complètement le chorion, qui s'applique immédiatement sur lui; mais, peu après la fécondation, le vitellus subit une sorte de retrait, d'où résulte la formation, aux deux pôles de l'œuf, d'un espace plus ou moins étendu. Immédiatement après, le vitellus se divise en deux portions inégales, par un sillon qui se forme, presque à la fois, sur tout le pourtour de la petite section de l'œuf, et qui s'avance successivement de la périphérie vers le centre.

Chacun des deux globes présente une forme arrondie, quand le sillon vient de déterminer leur séparation, et ils sont bien distincts l'un de l'autre. Mais bientôt ils s'affaissent en perdant cette forme, ils semblent s'accoler l'un à l'autre par une surface de plus en plus étendue et bientôt on ne retrouve plus dans l'œuf qu'une masse vitelline unique, de forme ovale, mais présentant à sa surface une ligne tracée suivant sa petite section. Max Schultze¹ attribue le fractionnement du vitellus comme la division de toute cellule à

¹ Max Schultze, *Observationes nonnullae de ovorum ranarum segmentatione*. Bonn, 1865.

la contractilité de la substance protoplasmique; il semble que le protoplasme, fatigué de l'effort qu'il a dû produire, pour déterminer la division de l'œuf, perd un instant la faculté de se contracter et de là résulte l'affaissement des deux globes l'un sur l'autre.

On reconnaît dans chacun des deux globes un noyau, qui, quand on observe l'œuf à la lumière réfléchie, apparaît comme une tache pâle. Ces noyaux, bien visibles immédiatement après la division, disparaissent bientôt pour reparaitre, avec la forme de biscuit, peu de temps avant qu'un nouveau fractionnement se produise.

Un temps d'arrêt s'observe, avant que les deux premiers globes se divisent à leur tour. La longueur de ce temps, comme tout le fractionnement, du reste, dépend essentiellement de la température. La division des deux globes en 4 se fait absolument de la même manière que celle de l'œuf lui-même, par un sillon s'avancant de la périphérie vers le centre, et divisant chacun des globes en deux sections un peu inégales. Il se produit, après la division complète en quatre sections, le même phénomène que nous avons décrit plus haut. Les quatre globes, d'abord bien distincts et arrondis, s'affaissent sur eux-mêmes et s'accolent les uns aux autres par des surfaces de plus en plus étendues. Disons une fois pour toutes, que ce phénomène a lieu chaque fois qu'une nouvelle division vient de se produire. C'est ce que nous avons représenté dans la série des figures 6, 7 et 8, pl. I.

Les quatre globes, ayant chacun la forme d'un segment d'ellipsoïde, vont maintenant fournir la division en 8. Nous avons suivi et représenté les phases successives de cette division dans les figures 5, 6, 7, 8, de la pl. I. Il est à remarquer que toujours quatre des globes d'un même côté sont beaucoup plus petits que les quatre autres. Cette remarque, que nous avons faite déjà

Fig. chém. 1.



pour la division en 2 et en 4, s'applique tout spécialement ici : elle a, du reste, déjà été faite dans plusieurs autres groupes du règne animal et en particulier chez les Batraciens.

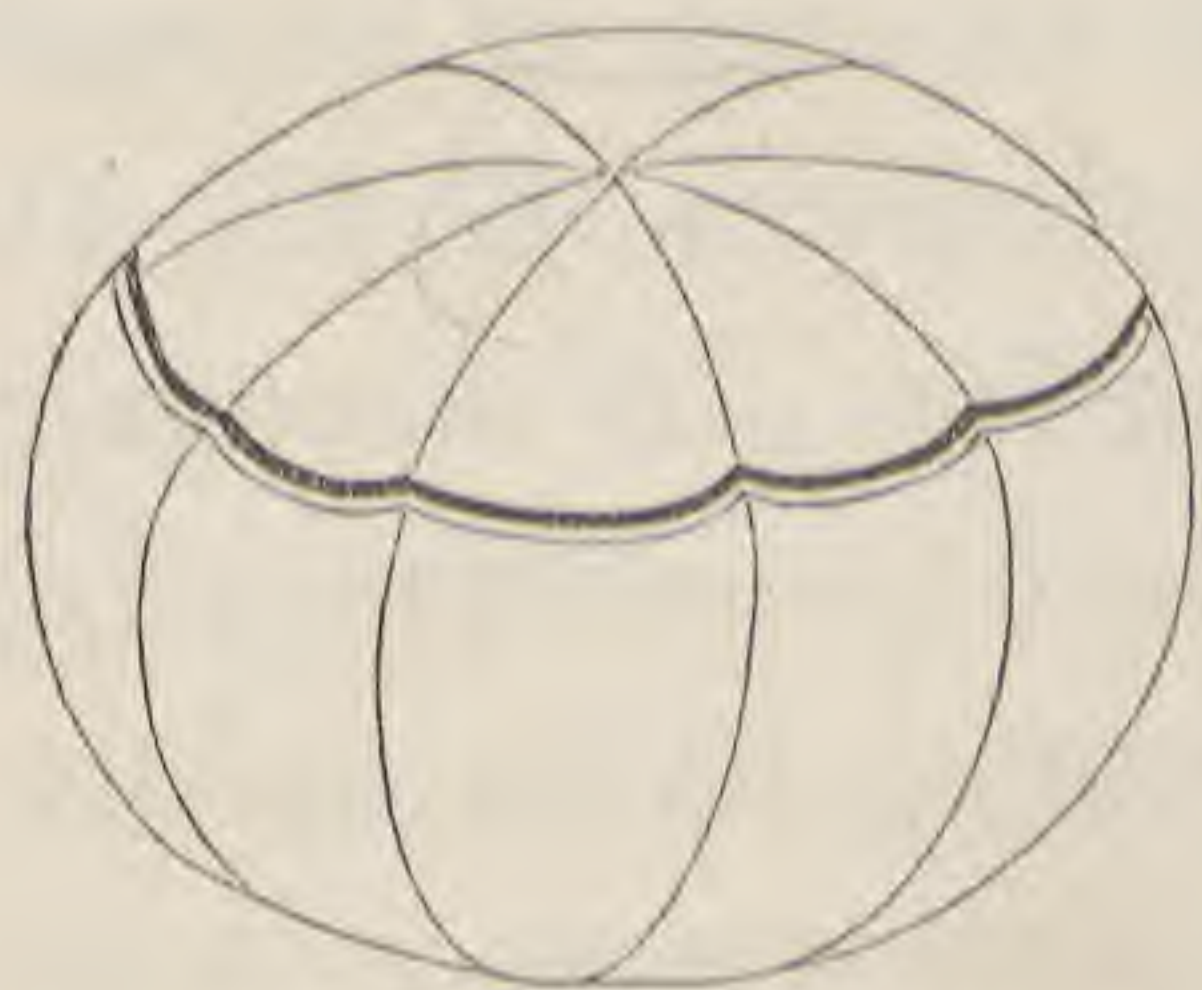
Nous donnons ci-contre une figure chématique représentant la division en 8. Cet état est extrêmement important à considérer pour toute la suite du

fractionnement. Les quatre grands globes d'un côté et les quatre petits de l'autre vont se diviser chacun pour leur propre compte. L'ordre d'apparition des lignes de division sera le même pour les globes de même volume et leurs dérivés, mais différent pour les globes de volume différent; c'est-à-dire que si l'un des petits globes se fractionne, les trois autres se divisent en même temps et de la même manière; mais une division peut parfaitement se produire chez les petits, sans que les grands subissent à ce moment le moindre changement.

Pour pouvoir continuer l'exposition des phénomènes, il est nécessaire de faire certaines conventions: nous appellerons face supérieure de l'œuf, celle que l'on a sous les yeux, quand on voit complètement les quatre petits globes ou leurs dérivés et, à la périphérie, une partie des grands; face inférieure, la face opposée, où les quatre grands globes, cachant complètement les petits, sont seuls visibles. Nous entendons par équateur de l'œuf un plan idéal séparant la face supérieure de la face inférieure; par plan méridien, un plan perpendiculaire à l'équateur, passant par le centre de l'œuf.

Un temps assez considérable s'écoule avant que les huit globes se subdivisent ultérieurement. Après ce temps d'arrêt, cha-

Fig. chém. 2.



chacun des quatre grands globes se divise en deux portions égales par un plan méridien. Très-peu de temps après, on voit les quatre petits globes, qui présentent à ce moment des noyaux très-distincts, en forme de biscuits, se subdiviser de la même manière; les lignes qui séparent les huit globes dérivés des quatre petits coïncident avec celles que l'on distingue entre les huit grands (fig. chém. 2). Seize globes s'étant ainsi formés, un nouveau temps de repos s'écoule avant que le fractionnement continue.

Au moment où nous en sommes arrivés, l'œuf divisé en seize globes présente à sa face supérieure l'aspect que nous avons figuré pl. I, fig. 12; sa face inférieure est représentée à la fig. 1 de la pl. II.

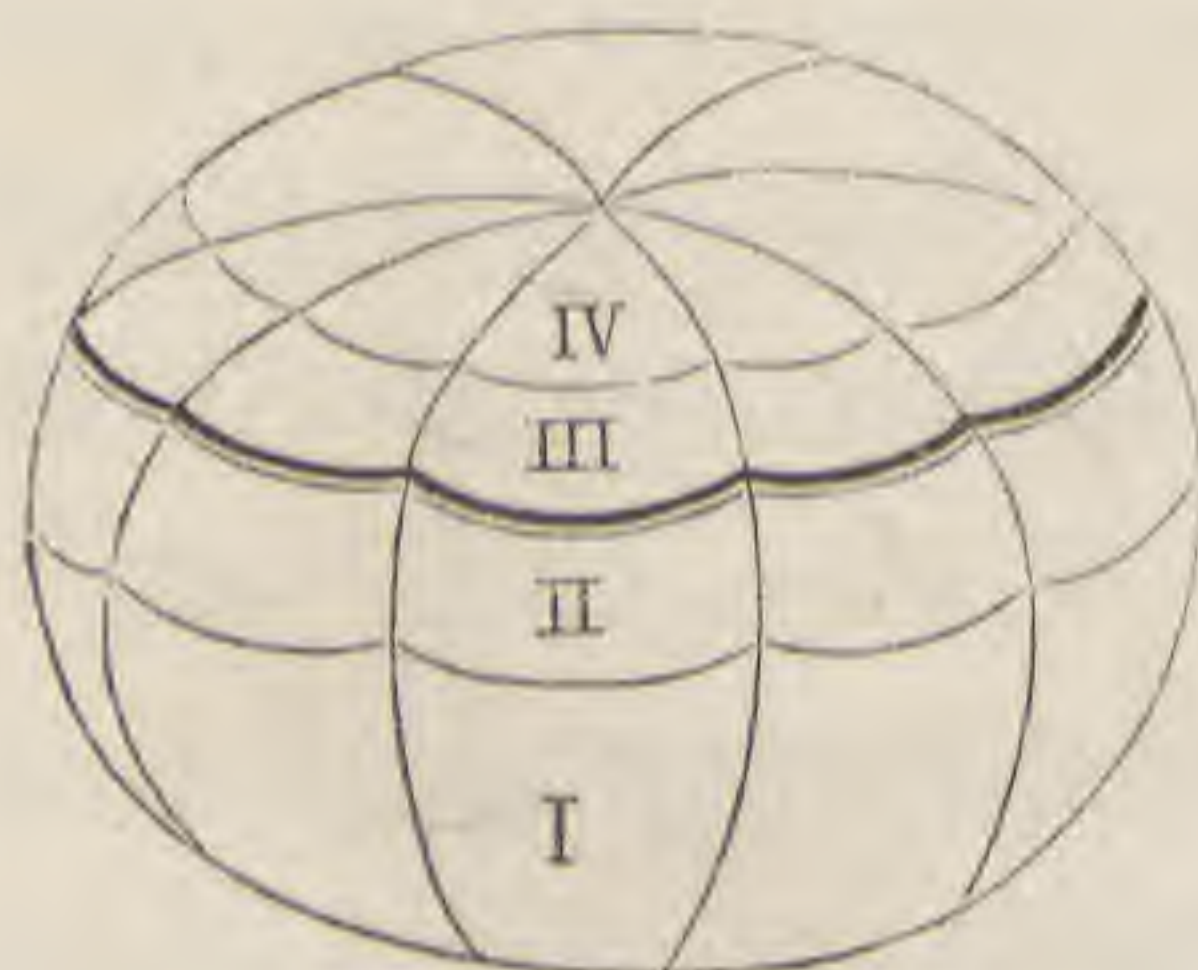
A ce moment, chacun des huit petits globes se divise en 2, par la formation d'un plan parallèle à l'équateur (fig. chém. 3). Deux rangées, composées de huit globes chacune, se montrent maintenant à la face supérieure de l'œuf.

Nous pourrions dire ici, à propos de chacune de ces rangées, ce que nous avons dit plus haut à propos des quatre globes de même valeur, au moment où l'œuf présentait la division en 8. Tous les éléments d'une même rangée se comportent de la même manière. Quand l'un se fractionne, tous les autres se divisent en même temps et de la même façon.

Très-peu de temps après que les huit petits globes se sont divisés en 16 par un plan parallèle à l'équateur, les huit grands se divisent de la même manière.

A ce moment il existe donc dans l'œuf quatre rangées superposées, de huit globes chacune. Les plans qui séparent les rangées sont des plans parallèles à l'équateur. Les plans qui séparent les globes d'une même rangée sont des plans méridiens. Il résulte du fait de cette division, s'effectuant par plans méridiens et équatoriaux, que chaque globe a une forme plus ou moins pyramidale, et que ces globes sont disposés de façon à ce que chaque pyramide présente sa base à la périphérie de l'œuf, son sommet dirigé vers un axe central, perpendiculaire à l'équateur. Cette forme et cette disposition sont très-importantes à noter pour la formation du blastoderme.

Fig. chém. 5.



La figure schématisée ci-contre représente l'œuf au moment du fractionnement où nous en sommes arrivés. Nous désignons par les chiffres I, II, III, IV les quatre rangées de globes que l'on peut distinguer dans cet œuf, en partant de sa face inférieure. Les globes des rangées II et III vont se diviser maintenant par des plans méridiens, de sorte que chaque rangée comprendra seize globes au lieu de huit. Très-peu de temps après, les globes des rangées I et III se divisent également, non par des plans méridiens, mais par des plans parallèles à l'équateur idéal. Au lieu de quatre, il apparaît ainsi six rangées superposées de globes. La 1^{re} et la 2^{me} sont formées chacune de huit globes; la 3^{me} et la 4^{me} en comprennent chacune seize; enfin, la 5^{me} et la 6^{me} sont dans le même cas que la 1^{re}, elles n'en renferment que huit chacune (fig. chém. 4).

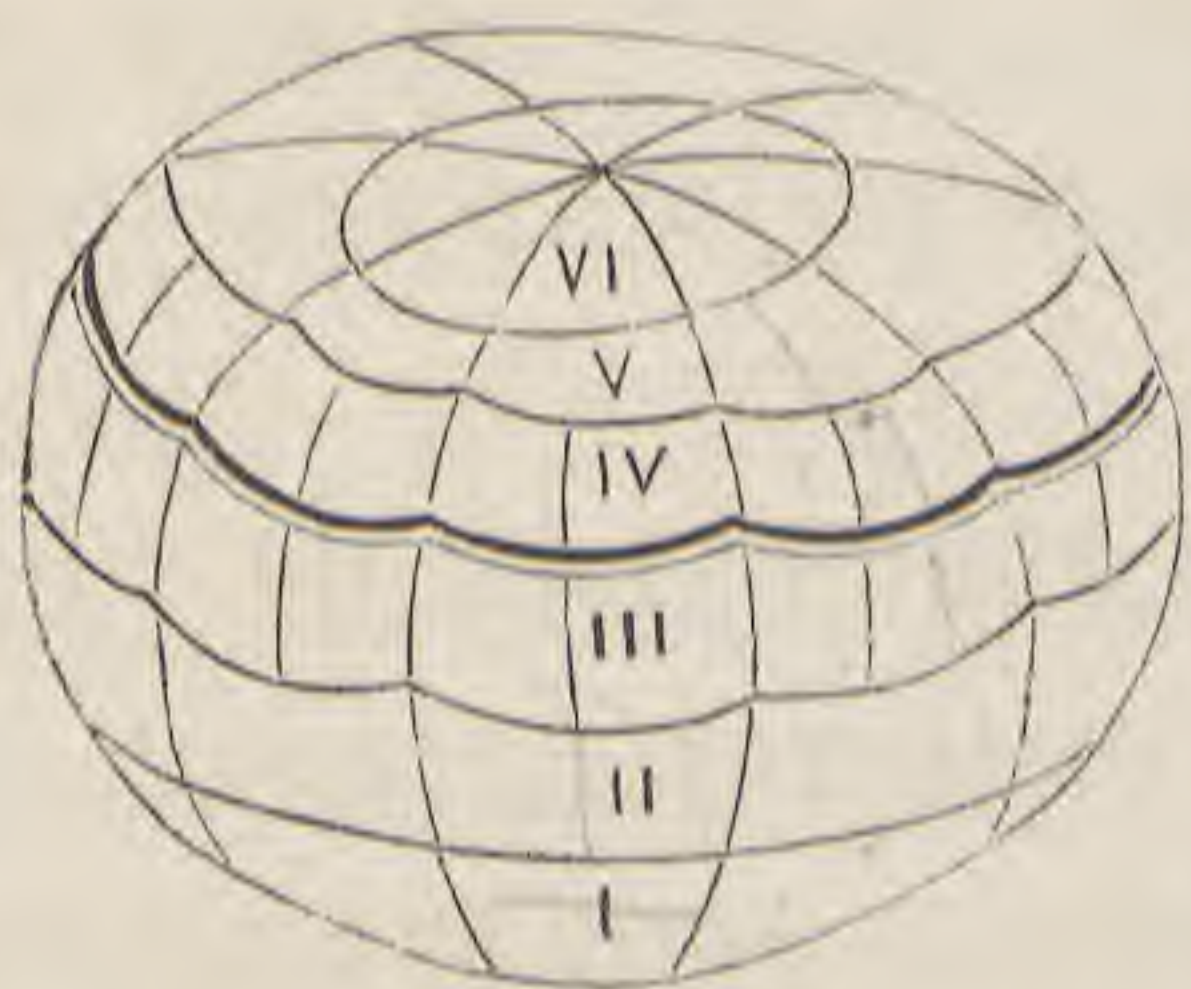
Il suffira de jeter un coup d'œil comparatif sur les figures données par Alex. Ecker, dans ses *Icones physiologicae*, du fractionnement de l'œuf chez

les grenouilles et les figures que nous publions, pour être convaincu de l'identité parfaite qui règne, chez ces animaux si différents, dans l'ordre et le mode d'apparition des plans de division pendant toute la durée du fractionnement.

Mais ici ne s'arrête pas le fractionnement de l'œuf des Amphipodes, pas plus que celui de l'œuf des grenouilles. M. Ecker n'a pas pu poursuivre plus loin le phénomène.

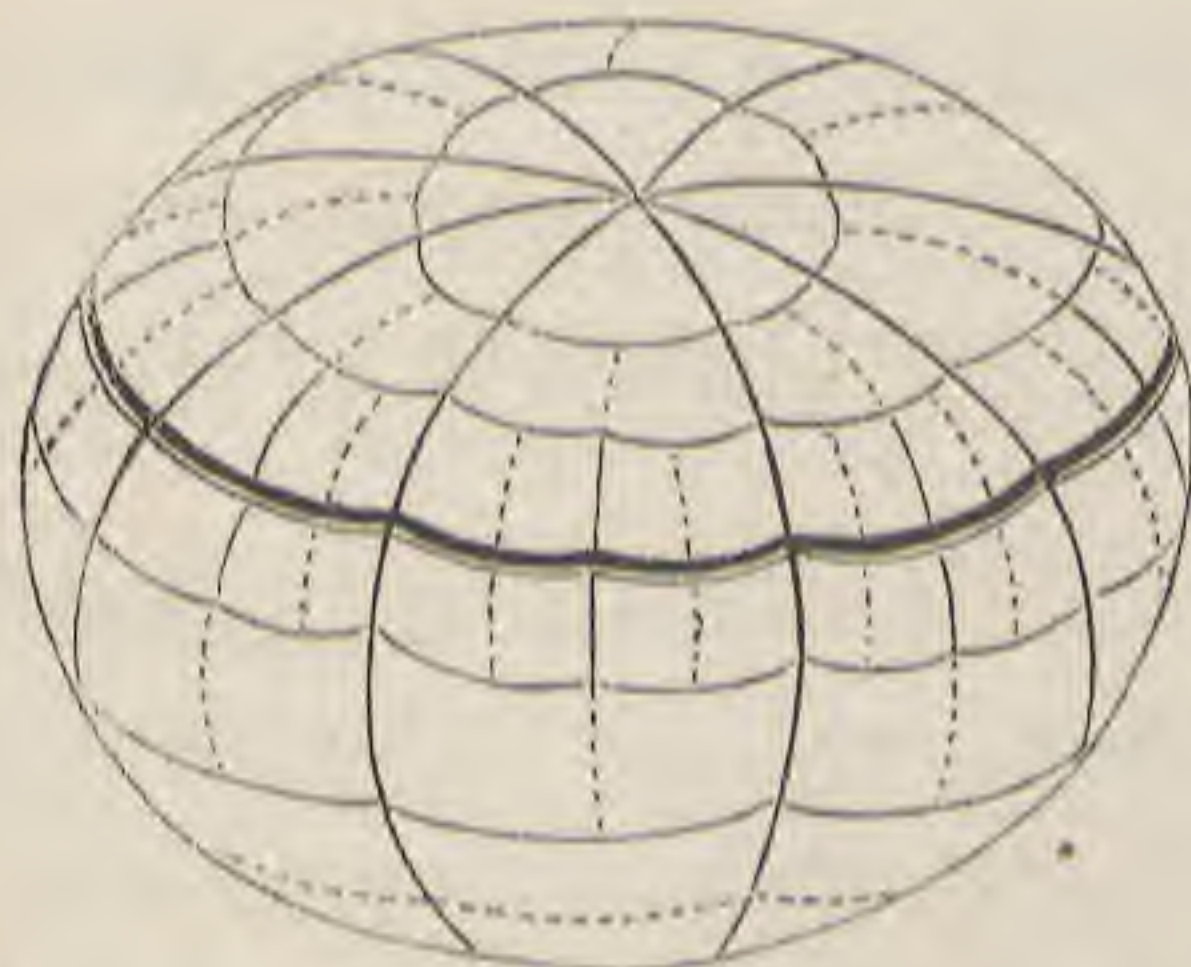
Voici les changements qui se produisent chez le *Gammarus locusta* postérieurement aux dernières modifications que nous avons vues se produire, et à la suite desquelles, l'œuf renfermait six rangées de globes que nous désignons par les chiffres I, II, III, IV, V, VI (fig. chém. 4).

Fig. chém. 4.



Les seize globes des rangées III et IV et les huit de la rangée V se divisent chacun par un plan méridien, de sorte que, à partir de ce moment, on reconnaît trente-deux globes (fig. 5) dans chacune de ces rangées III et IV; seize dans la rangée V. Mais nous devons ajouter que ces derniers changements n'apparaissent pas toujours : dans les œufs d'une autre espèce de *Gammarus*, que nous n'avons pu déterminer, le blastoderme commence à se former, aussitôt que la face supérieure a atteint l'état antérieur aux derniers changements que nous venons de signaler. Les œufs de cette espèce indéterminée, où le blastoderme se forme d'une manière en quelque sorte prématurée, diffèrent notablement par leur coloration de ceux du *Gammarus locusta* : chez ceux-ci les œufs ont une coloration jaune-verdâtre pâle; dans l'autre espèce ils sont d'un brun foncé, et, à cause d'une

Fig. chém. 5.



transparence moindre, se prêtent beaucoup moins aux observations.

Mais la face inférieure de l'œuf subit des changements ultérieurs aux dernières divisions que nous y avons vues apparaître. Ces modifications se produisent toujours peu de temps après que le fractionnement s'est terminé à la face supérieure. Ils consistent : dans la division par un plan équatorial des globes de la rangée I et dans

la division par un plan méridien de chacun des huit globes de la rangée II (fig. chém. 4).

Par ces derniers changements se termine le phénomène du fractionnement. Il est important de faire remarquer que pendant toute la durée de la segmentation, les globes sont constamment situés à la périphérie de l'œuf et, qu'au moment où le fractionnement s'achève, une partie des éléments deutoplasmiques s'est déjà séparée des globes, pour former au centre de l'œuf un dépôt de matière nutritive. Bientôt nous verrons le deutoplasma se séparer complètement du protoplasma et par là s'achèvera la formation du blastoderme.

A la fin du fractionnement nous trouvons sept rangées superposées de globes vitellins (fig. chém. 5). La 1^{re} et la 2^{me} en comprennent 8; la 3^{me} en renferme 16, la 4^{me} et la 5^{me}, dans les œufs du moins, où le fractionnement atteint ses dernières limites, en possèdent 32 chacune; la 6^{me} en a 16 et enfin on en trouve 8 seulement dans la 7^{me} qui occupe la partie centrale de la face supérieure de l'œuf.

A la fin du fractionnement l'œuf renferme donc un nombre total de 112 globes. Comme il nous a été impossible d'exprimer mathématiquement la loi du fractionnement, nous devons nous borner à donner la série successive des nombres de globes vitellins : l'œuf en renferme successivement 1, 2, 4, 8, 12, 16, 24, 32, 40, 56, 64, 96, 104, 112¹.

Formation du blastoderme. — Les derniers globes vitellins sont situés sur tout le pourtour de l'œuf et entourent une masse centrale de substance nutri-

¹ Nous avons eu l'occasion de constater le fractionnement total du vitellus et un mode de formation du blastoderme tout à fait identique à celui que nous avons reconnu chez le *Gammarus locusta*, dans un groupe d'Amphipodes tout nouveau, dont nous nous proposons de donner prochainement la description.

Ces crustacés remarquables vivent en parasites sur le *Lophius piscatorius*, et les modifications qu'ont subies les caractères du groupe auquel ils appartiennent, par l'influence de leur vie parasitique, sont d'un haut intérêt à divers points de vue. Nous proposons pour cet animal le nom de *Dermophilus lophii*.

On connaîtra donc bientôt des parasites dans tous les groupes de crustacés. On connaît des Cyrrhipèdes parasites en grand nombre; certaines espèces de baleines en sont littéralement couvertes; les Lernéens sont véritablement des Copépodes parasites; on connaît depuis longtemps des Isopodes parasites; enfin nous venons de découvrir un parasite qui, anatomiquement comme embryogéniquement, est un véritable Amphipode.

tive. Ils ont un diamètre moyen de 0.03 à 0.04^{mm}. Ils présentent une forme polygonale, quand on les observe de face, à la surface supérieure de l'œuf; sur une section idéale ils ont une forme quadrilatère à bord externe convexe, de sorte qu'entre deux globes voisins existe un angle rentrant.

A ce moment s'opère une séparation complète entre les deux principes constitutifs du vitellus : dans chacun des globes les gouttelettes réfringentes s'écartent de la périphérie de l'œuf, de telle manière qu'après peu de temps on distingue très-nettement, dans chacun d'eux, deux parties distinctes : une portion périphérique, formée par le protoplasma de l'œuf, claire et transparente, et une partie interne, où sont accumulés les éléments nutritifs. Nous avons pu suivre parfaitement le retrait successif du deutoplasma et assister à la formation de ces zones extérieures éclaircies des globes, qui vont devenir les cellules du blastoderme.

D'abord il n'est pas possible de reconnaître, dans la partie externe des globes, aucun noyau; mais quand le retrait des éléments nutritifs a atteint certaines limites, le noyau central des globes apparaît dans la partie claire de la périphérie et s'avance de plus en plus vers la surface de l'œuf. On reconnaît dès lors les premières cellules du blastoderme avec tous leurs éléments constitutifs. Il est important de faire remarquer que ce phénomène du retrait des éléments vitellins vers le centre de l'œuf ne s'accomplit pas simultanément sur toute sa surface. Il s'accomplit plus tôt à la face supérieure, où nous avons vu le fractionnement atteindre ses dernières limites, alors qu'il se continuait encore à la face inférieure. Les cellules du blastoderme se forment donc un peu plus tôt à ce côté où la segmentation s'achève d'abord. C'est à ce même point, où se forment d'abord les cellules du blastoderme, que ces cellules se multiplient d'abord, pour produire la bande cellulaire qui doit devenir la face ventrale de l'embryon. Comme la face supérieure de l'œuf est celle où se trouvaient antérieurement les quatre petits globes vitellins, il en résulte que, *dès le début de la segmentation, il est possible de déterminer où apparaîtra la face ventrale et où se formera la face dorsale du futur embryon.* La face ventrale se développe à la place qu'occupent les quatre petits globes.

Les premières cellules du blastoderme présentent d'abord la forme des globes vitellins dont elles dérivent; elles sont très-convexes à leur surface externe; mais bientôt la surface de contact de deux cellules voisines s'étend de

plus en plus et en même temps leur convexité diminue. Bientôt l'ensemble de ces cellules va former autour de la masse nutritive centrale une couche transparente continue. On ne distingue plus que très-difficilement les limites latérales des cellules, accusées seulement par de faibles lignes dirigées dans le sens du rayon de l'œuf. Mais on voit très-distinctement leurs noyaux transparents, qui apparaissent comme des taches pâles. Il n'est pas inutile, pensons-nous, de faire remarquer la grande analogie qui existe à ce moment entre la couche blastodermique de nos crustacés et le blastème que Dohrn a cru observer chez *Asellus aquaticus*. Le contour externe des cellules blastodermiques est, au contraire, très-net. Il devient de plus en plus foncé et bientôt on reconnaîtra, autour de la couche de cellules blastodermiques, une membrane continue, à double contour, que nous considérons comme l'homologue de celle que Fritz Müller a fait connaître chez les *Ligia*, sous le nom de membrane larvaire (*Larvenhaut*).

Immédiatement après avoir sécrété cette membrane, les cellules du blastoderme, jusqu'à présent confondues, au moins en apparence, se détachent de la membrane cuticulaire à laquelle elles ont donné naissance; elles reprennent leur forme arrondie et se séparent entièrement de la masse nutritive centrale.

Jusqu'ici ces cellules ne se sont guère multipliées; leur nombre est resté le même que celui des globes vitellins. Mais après s'être ainsi isolées, elles se multiplient en même temps que leur dimension diminue et le blastoderme s'épaissit en certains points.

Les cellules du blastoderme ne se détachent pas de la membrane embryonnaire sur toute la surface de l'œuf à la fois. Ce phénomène s'opère d'abord à la place où va se développer la face ventrale de l'embryon. Il se produit plus tard sur la plus grande partie de la face dorsale; mais la membrane reste très-longtemps encore soudée aux cellules du blastoderme, à ce point où se développe le renflement dorsal (*kugelförmige Organ*), dans lequel va se former le prétendu micropyle.

Peu de temps après la séparation des cellules du blastoderme d'avec la matière nutritive dont elles étaient chargées, les éléments nutritifs, jusqu'ici réunis en petites masses distinctes, se confondent en une masse unique. Il semble que le protoplasme jouait le rôle de ciment entre ces gouttelettes et les maintenait groupées en petits amas d'une forme déterminée; mais après

que le ciment a été enlevé, elles se fusionnent en une masse commune. Bientôt après, cette masse se divise en portions irrégulières et inégales, et c'est là le phénomène qui constitue le *fendillement du vitellus*, complètement distinct de la segmentation proprement dite.

La multiplication des cellules du blastoderme par voie de division continue à marcher beaucoup plus rapidement à la face ventrale qu'à la face dorsale de l'embryon; il se produit ainsi un épaissement considérable de la couche blastodermique, c'est la bande cellulaire ventrale (*Keimstreif*), sur laquelle vont se former les appendices. Peu de temps après, la face ventrale s'infléchit vers la face dorsale, en un point situé environ au tiers postérieur du corps; de là résulte la division du deutoplasma en deux masses inégales: l'une plus grande, autour de laquelle va se former le train antérieur de l'embryon; une autre plus petite va donner naissance au train postérieur.

Une multiplication plus rapide des cellules de blastoderme se produit aussi en un point de la surface dorsale et l'on verra bientôt apparaître le renflement dorsal, où va se développer le prétendu micropyle.

Comme nous l'avons fait voir plus haut, l'œuf, avant la fécondation et jusqu'au moment de la formation du blastoderme, est entouré d'une seule enveloppe, qui doit être considérée comme un chorion et non comme membrane vitelline. La prétendue membrane vitelline des auteurs est cette membrane que nous avons vue émaner du blastoderme et que nous avons comparée à la membrane larvaire (*Larvenhaut*) des Isopodes. Nous avons vu le renflement dorsal se produire en même temps que l'inflexion de la face ventrale de l'embryon vers la face dorsale; c'est plus tard seulement que s'y forme le canal, s'ouvrant dans la membrane embryonnaire par un orifice considéré à tort comme micropyle.

Un micropyle est un orifice des membranes de l'œuf destiné à permettre l'entrée des spermatozoïdes. Il est évident qu'un organe qui se forme après la fécondation ne peut être considéré comme tel ¹.

¹ Nos observations viennent complètement confirmer des idées émises par Fritz Müller dans son remarquable travail *Für Darwin*, sur la valeur de la prétendue membrane vitelline des Amphipodes. Ce rapprochement hypothétique était basé, non sur des observations directes, mais uniquement sur l'analogie avec les *Ligia* et d'autres *Isopodes*. (Fritz Müller, *Für Darwin*, p. 50 en note.)

M. de la Valette, tout en continuant à donner à cet appareil le nom de micropyle, ce qui fait qu'on a quelque peine à se rendre compte de son opinion, avait reconnu que cet appareil remplit d'autres fonctions; ce qui n'implique pas cependant que, dans son idée, cet organe ne joue pas primitivement le rôle d'un vrai micropyle. Mais dans une lettre qu'il écrivait à l'un de nous il y a quelques jours ¹, il déclare être parfaitement convaincu de ce fait que le micropyle ne mérite aucunement ce nom, attendu qu'il ne sert pas à la fécondation.

Au moment où nous avons laissé le renflement dorsal, il ne présentait encore rien qui pût être pris pour un micropyle; mais bientôt on voit la membrane embryonnaire s'infléchir en dedans et se trouer de façon à donner naissance à un orifice en même temps que dans l'épaisseur du renflement dorsal on voit apparaître un vrai canal. Mais contrairement à l'opinion émise par M. de la Valette, ce canal ne s'ouvre pas dans le vaisseau dorsal, qui fait fonction de cœur.

Nous avons terminé ici l'exposé des premiers phénomènes embryonnaires chez les *Gammarus* marins que nous avons étudiés.

Comme nous l'avons déjà dit dans la partie historique dont nous avons fait précéder l'exposé de nos recherches, M. de la Valette, dans son travail sur le développement des Amphipodes, déclare que le fractionnement du vitellus n'a pas lieu chez ces animaux. Il a vu le blastoderme se produire d'après un procédé tout à fait analogue à celui qui se présente chez un grand nombre de Lernéens, avec cette différence cependant que, chez ceux-ci, les cellules primitives du blastoderme sortent en petit nombre d'un seul et unique point de la surface du vitellus, tandis que chez le *Gammarus pulex* des cellules sortent presque à la fois de toute la surface de l'œuf.

¹ A la date du 9 mai il écrivait à M. Édouard Van Beneden :

« Den sogenannten Micropylapparat habe ich auch bei einzelnen Isopoden aufgefunden. Mit der Befruchtung des Eies hat derselbe jedoch nichts zu thun. Ich habe dies auch niemals von den Amphipoden behauptet und brauche mich darüber weder von Fritz Müller (*Für Darwin*, S^e 50) noch von Gerstaecker (*Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reiches*, S^e 187) belehren zu lassen. »

Il est regrettable que M. de la Valette ne se soit pas plus clairement exprimé à ce sujet dans son travail sur les Amphipodes. En disant que « les Amphipodes sont les seuls crustacés où l'on ait reconnu l'existence d'un micropyle » et en continuant à désigner l'appareil sous le nom de « Micropylapparat, » il a fait croire qu'il acceptait les idées de Meissner.

Il n'était pas possible d'admettre que le phénomène de la segmentation, si évident chez les *Gammarus* où nous l'avons étudié, ait échappé à un observateur aussi consciencieux que M. de la Valette. Cependant, nous avons voulu observer par nous-mêmes des *Gammarus* d'eau douce, et nos recherches ont porté 1° sur le *Gammarus pulex* et 2° sur une espèce qui vit en abondance dans un ruisseau des environs de Louvain, et qui nous semble différente par quelques caractères, dont il est inutile de donner ici l'énumération, des diverses espèces décrites. C'est du *Gammarus fluviatilis* que cette espèce se rapproche le plus. Les œufs, d'une dimension de 0,2^{mm}, se prêtent parfaitement aux recherches : ils sont d'une belle couleur verte et jouissent d'un certain degré de transparence.

Nous avons pu parfaitement nous convaincre de ce fait, qu'il n'y a pas, chez ces espèces, de fractionnement, ni total ni partiel; nous avons vu le blastoderme se former chez le *Gammarus pulex* comme M. de la Valette l'a parfaitement observé et décrit. Nous croyons comme lui que le protoplasme de l'œuf (vitellus de formation) se sépare des éléments nutritifs (vitellus de nutrition) et qu'il se divise en petites masses renfermant un noyau qui n'est autre chose qu'une portion de la vésicule germinative.

Chez l'espèce voisine du *Gammarus fluviatilis*, le phénomène se produit un peu différemment. Le blastoderme se forme d'après un procédé semblable à celui que M. Claparède a observé chez les araignées, avec cette différence toutefois que, quand les noyaux des cellules blastodermiques arrivent à la périphérie, ils sont déjà entourés d'une zone de substance protoplasmique, représentant le corps de la cellule. Si l'on regarde l'œuf par réflexion, ces cellules apparaissent à sa surface comme autant de taches blanches, tranchant sur le fond vert du vitellus. Mais tandis que chez les *Gammarus pulex* la séparation du protoplasma d'avec le plasma est complète quand les cellules arrivent à la périphérie de l'œuf, elle est incomplète chez le *Gammarus fluviatilis*. La séparation des deux éléments constitutifs du vitellus se continue peu à peu et par là il se fait 1° que le corps protoplasmique de ces cellules augmente; 2° que le phénomène du fendillement du vitellus apparaît chez notre espèce plus tard que chez le *Gammarus pulex*.

Il résulte de ce qui précède que parmi les espèces d'un même genre les

unes présentent le phénomène de la segmentation, tandis que les autres n'en montrent pas de traces. A ces différences correspondent pour ces espèces des modes de formation du blastoderme bien différents. Il est remarquable que le fractionnement existe chez les diverses espèces d'Amphipodes marins que nous avons étudiées; qu'il manque chez les espèces habitant l'eau douce.

Il résulte de ce fait, que le fractionnement est un phénomène tout à fait secondaire dans le développement: nous montrerons plus loin que ces deux modes de formation du blastoderme, si différents en apparence, sont cependant essentiellement identiques.

Avant de terminer l'exposé de nos observations sur les Amphipodes, nous devons signaler encore une observation qui nous semble très-importante pour la question qui nous occupe. Quand, chez le *Gammarus locusta* et les diverses autres espèces d'Amphipodes marins que nous avons étudiées, le fractionnement a atteint ses dernières limites, nous voyons le protoplasma se séparer complètement du deutoplasma, et immédiatement après celui-ci se fendille en masses irrégulières: *le fendillement succède immédiatement à la séparation complète des deux éléments constitutifs du vitellus.*

Chez les *Gammarus* qui ne présentent pas de fractionnement, le fendillement se produit dès le début du développement, avant qu'aucun autre phénomène embryonnaire se soit manifesté. Il est tout rationnel d'admettre que si le vitellus subit ici aussi ce phénomène, c'est que, dès le début, s'est produite la séparation entre les deux éléments constitutifs du vitellus; et nous trouvons ainsi dans l'existence du fendillement la preuve que c'est bien le protoplasma de l'œuf qui va former chez les uns comme chez les autres le corps des cellules du blastoderme.

Le mode de formation du blastoderme, dans le cas de non-segmentation, se ramène donc en définitive à ce qui a lieu dans le cas où le fractionnement se produit. Dans les deux cas, la formation du blastoderme résulte à la fois de la multiplication par division de la cellule-œuf et de la séparation du protoplasma d'avec les éléments nutritifs du vitellus. La valeur de ce raisonnement ressortira, du reste, encore mieux des faits, après que nous aurons fait voir comment se forme le blastoderme chez les Lernéens.

CHAPITRE II.

LERNÉENS.

Nous avons eu l'occasion d'étudier l'embryogénie d'un nombre considérable de ces animaux, grâce à la grande variété de formes que présente la faune littorale belge.

Nos recherches nous ont conduits à distinguer dans ce groupe d'animaux si bizarres, deux types de développement bien distincts. Le premier type nous est offert par les *Chondracanthus*; le second est suivi par la plupart des autres genres, et en particulier par les *Caligus*, *Anchorella*, *Clavella*, *Congericola*, *Lernea* et *Eudactylina*. Nous exposerons successivement quels sont, dans chacun de ces types, les phénomènes qui précèdent la formation du blastoderme et nous commencerons par celui des *Chondracanthus*.

§ I. — 1^{er} Type. CHONDRACANTHUS.

Plusieurs espèces, la plupart très-communes sur notre côte, où abondent les poissons qui les hébergent, ont fourni le sujet de nos recherches : tels sont les

CHONDRACANTHUS TRIGLÆ Bl.,	de <i>Trigla hirundo</i> ;
— CORNUTUS Mull.,	de <i>Platessa vulgaris</i> ;
— SOLEÆ Kp.,	de <i>Solea vulgaris</i> ;
— ZEI QuER.,	de <i>Zeus Faber</i> ;
— GIBBOSUS,	de <i>Lophius piscatorius</i> .

Toutes ces espèces d'un genre extrêmement naturel présentent dans leur développement des caractères parfaitement identiques. La description des phénomènes embryonnaires qui se produisent chez l'une de ces espèces, s'applique parfaitement aux autres. Les seules différences à signaler sont relatives à la forme et surtout à la dimension des œufs. L'œuf est de forme ovale dans le *Chondracanthus Soleæ*, parfaitement sphérique, dans les premiers temps du développement, chez les autres; la dimension des œufs est maximum chez le *Chondracanthus Triglae*. Nous avons figuré les œufs de cette der-

nière espèce, chez laquelle nous avons suivi tous les phénomènes embryonnaires qui se produisent, jusqu'au moment de la formation des appendices.

Aucun naturaliste, à notre connaissance, ne s'est occupé de l'étude des premiers phénomènes embryonnaires chez les Lernéens; Claus ¹ a publié en 1858 un travail sur l'anatomie et l'embryogénie des crustacés parasites. Nous n'avons pas eu entre les mains ce travail; mais nous avons vu les analyses qu'en ont données Gerstaecker ² dans les archives de Troschel et Keferstein ³ dans sa revue des publications faites, sur les fonctions de génération, pendant les années 1858, 1859 et 1860. Dans aucun de ces comptes rendus nous ne trouvons un mot qui fasse supposer que Claus se soit occupé de l'étude des premiers phénomènes embryonnaires et de la formation du blastoderme. Tout nous porte à croire, au contraire, qu'il a eu uniquement en vue, dans ce travail, l'étude des transformations post-embryonnaires.

Composition et formation de l'œuf. — La connaissance de la composition et du mode de formation de l'œuf nous semble absolument nécessaire, pour bien se rendre compte des premiers phénomènes embryonnaires qui suivent de près la fécondation.

Nous exposerons sommairement ici les observations que M. Édouard Van Beneden a faites sur cette question chez les Chondracanthes; elles seront exposées avec détails, plus tard, dans un autre travail.

Les tubes simples ou ramifiés, qui constituent l'ovaire, semblent formés par une membrane anhyste dépourvue d'une couche épithéliale proprement dite. A leur intérieur on trouve des cellules transparentes à noyau et à nucléole, qui ont tous les caractères de jeunes œufs. Cependant, dans le voisinage de son extrémité aveugle, le tube est rempli d'un liquide visqueux, finement granuleux, tenant en suspension un grand nombre de noyaux pourvus chacun d'un nucléole unique. C'est aux dépens de ce protoplasme à noyaux, que se

¹ C. Claus, *Ueber den Bau und die Entwicklung parasitischer Crustaceen*. Cassel 1858.

² Gerstaecker, *Bericht über die Wissenschaftlichen Leistungen im Gebiete der Entomologie während des Jahres 1858*. TROSCHEL'S ARCHIV. 1859, p. 545.

³ Keferstein, *Bericht über die Fortschritte in der Generationslehre in den Jahren 1858-59-60*, p. 227.

forment les jeunes œufs, qui sont d'abord de petites cellules protoplasmiques sans membrane. Parmi ces cellules, les unes s'agrandissent et l'on voit le protoplasma se charger successivement de gouttelettes réfringentes; les autres se multiplient par division et ne sont destinées à devenir de véritables œufs, qu'après avoir servi pendant un certain temps à la multiplication.

Ce que ces cellules présentent surtout de remarquable, ce sont les mouvements amœboïdes si parfaitement manifestes qu'elles présentent. Nous avons vu une même cellule prendre successivement, dans l'espace de 15 minutes, toutes les formes que nous avons figurées pl. III, fig. 1 (*a, b, c, d, e, f*); une autre se modifier successivement comme il a été figuré pl. III, fig. 2 (*a, b, c, d, e*). C'est un des plus beaux phénomènes auxquels on puisse assister, que de voir ces premiers rudiments de l'œuf manifester déjà si clairement à la vue la vie qui les anime.

Mais ces phénomènes de vitalité ne se bornent pas à des transformations de formes : nous avons vu sous le microscope de ces jeunes cellules se mouler, pour ainsi dire, sur les particules solides en suspension dans le liquide qui les baignait, les entourer de leur substance et les faire ainsi pénétrer dans leur masse. Pour être plus certains du phénomène que nous avons vu plusieurs fois déjà se produire sous nos yeux, nous avons placé, dans le liquide indifférent où se trouvaient ces cellules, des granulations de carmin et nous avons vu celles-ci pénétrer dans la substance de ces cellules après s'être accolées d'abord à leur surface. Les jeunes œufs se conduisent donc absolument comme les globules blancs du sang et beaucoup d'autres cellules protoplasmiques sans membrane; ils absorbent à la manière des rhizopodes, et le jeune œuf mange les granulations qui l'entourent, comme l'amœba mange l'infusoire; avec cette différence, toutefois, que l'amœba digère l'infusoire, tandis que la cellule-œuf n'assimile pas les granules qu'elle absorbe.

Il ressort clairement de ce double fait, des mouvements amœboïdes de ces cellules et de la faculté qu'elles possèdent d'absorber les corpuscules en suspension dans le liquide qui les baigne, qu'il n'existe pas autour des jeunes œufs de membrane cellulaire. Il est, du reste, impossible de distinguer une membrane à double contour autour des œufs retirés de l'ovaire; ce fait

a d'ailleurs été reconnu chez les Copépodes par plusieurs auteurs tels que Leydig et Claus ¹.

Mais une membrane, qui, par tous ses caractères et son mode de formation, est un vrai chorion, tel que nous l'avons défini plus haut, se forme autour de l'œuf, au moment où il sort de l'appareil générateur femelle, pour pénétrer dans l'ovisac. Cette membrane porte à l'un des pôles de l'œuf, quand il a la forme ovale, comme chez le *Chondracanthus Soleæ*, un petit orifice de forme elliptique, circonscrit par un petit bourrelet qui résulte d'un épaississement du chorion. De là partent en rayonnant de très-faibles petits plis. Cet orifice est évidemment un micropyle et son existence démontre que la membrane qui entoure l'œuf se forme avant sa sortie de l'oviducte, et non pas, comme Leydig l'a observé chez les *Daphnia*, à l'intérieur des ovisacs. La fécondation s'opère, en effet, au moment du passage de l'œuf de l'oviducte dans l'ovisac.

Nous n'avons pu découvrir cet orifice chez les autres Chondracanthes, dans les premiers temps du développement. Mais, comme nous l'avons dit, les œufs présentent chez ces animaux, au commencement du développement, une forme sphéroïdale. Ce n'est que plus tard qu'ils prennent la forme d'un ovale parfaitement régulier. Il n'est pas étonnant que nous n'ayons pas trouvé le micropyle chez ces œufs, qui, à cause de leur forme sphérique, peuvent prendre une infinité de positions sur la lame qui les porte; tandis que ceux qui ont, dès le début, la forme ovale ont toujours le grand axe parallèle au plan sur lequel ils reposent. Et comme le micropyle se trouve toujours à l'extrémité de ce grand axe, qui est l'un des pôles de l'œuf, la place qu'il faut examiner pour le découvrir est parfaitement déterminée. Il n'en est pas de même pour les œufs de forme sphérique, qui ont une infinité de pôles. Mais nous avons fait cette remarque, aussi bien chez les Copépodes que chez les divers Lernéens que nous avons étudiés, que toujours l'œuf, quand il est sphérique au début du développement, devient ovale au moment de la formation du blastoderme. Les Chondracanthus sont dans ce cas, et, quand l'œuf a pris cette forme d'ellipsoïde, on reconnaît distinctement le micropyle

¹ Leydig, *Bemerkungen über den Bau der Cyclopiden*. TROSCHEL'S ARCHIV, 1859, p. 204.

avec tous les caractères qu'il présente avant le fractionnement, chez ceux qui, dès le début, affectent une forme ovale.

Ce qui est remarquable, c'est que toujours l'extrémité céphalique de l'embryon se trouve au pôle de l'œuf qui présente le micropyle. Voilà donc un moyen de reconnaître, dès le début, le point où va se former l'extrémité antérieure de l'embryon; nous avons vu que, chez les Amphipodes, on peut déterminer, dès le début du fractionnement, la place où apparaîtra la lame cellulaire ventrale.

Quand on retire l'œuf des ovisacs, on trouve qu'il est entouré d'une double membrane : l'une en général immédiatement appliquée sur le vitellus, c'est le chorion; l'autre, externe, entoure lâchement l'œuf; elle est très-mince et n'est qu'une dépendance de l'ovisac, comme Claus l'a lui-même reconnu.

L'œuf qui vient de pénétrer dans l'ovisac est donc constitué de la manière suivante : il est entouré de deux membranes, l'interne est un chorion, l'externe l'exochorion. Il renferme encore quelquefois la vésicule germinative en suspension dans le vitellus, qui se constitue du protoplasma et du deutoplasma. Nous avons donné plus haut la signification de ces deux mots.

L'œuf des Chondracanthes est toujours extrêmement opaque, de sorte qu'il est absolument nécessaire de l'observer à la lumière réfléchie. C'est de cette manière que nous avons étudié tout le fractionnement de l'œuf; pour l'observation de certains faits, nous avons employé un moyen artificiel, soit la compression, soit un moyen chimique, pour éclaircir le vitellus.

Premiers phénomènes embryonnaires. — La segmentation commence toujours par la division du vitellus en deux portions inégales.

Le chorion s'applique intimement sur le vitellus, et comme celui-ci ne subit guère de retrait avant le fractionnement, il en résulte que les deux globes vitellins se trouvent pressés l'un contre l'autre; leur existence n'est décélée, si on observe l'œuf en l'éclairant par le miroir du microscope, que par l'existence de deux angles rentrants peu profonds.

Le plus petit des deux globes se divise bientôt par un sillon qui s'avance progressivement de la périphérie vers le centre de l'œuf en deux globes de seconde génération. Le plan qui les sépare est toujours perpendiculaire au plan

de séparation des deux globes primitifs. On obtient ainsi la division en 5. Nous avons figuré, pour représenter cet état, un œuf de *Chondracanthus cornutus* qui est remarquable en ce qu'il montre un espace assez étendu entre le vitellus et le chorion.

Cet état de division de l'œuf subsiste très-peu de temps. Bientôt le grand globe se divise à son tour et dès lors l'œuf renferme quatre globes, ayant la forme et la disposition des quatre segments d'une sphère, que l'on aurait divisée par deux plans perpendiculaires passant l'un et l'autre par un même axe.

Bientôt chacun des quatre segments subit un nouveau fractionnement et se trouve partagé en deux portions par un plan perpendiculaire à la fois aux deux faces latérales de ces segments. Mais ce dernier plan est un plan idéal; la ligne de séparation des globes n'est pas toujours un cercle; c'est plus souvent une ligne en zig-zag divisant chacun des quatre globes en deux portions inégales de forme et de grandeur. Nous arrivons ainsi à la division en 8.

Les modifications jusqu'ici signalées se produisent absolument de la même manière dans tous les œufs : tous présentent successivement les divisions en 2, 3, 4 et 8.

A partir de ce moment deux cas peuvent se présenter : il peut arriver que chacun des globes se divise en 2, de façon à fournir la division en 16; mais le plus souvent, on voit l'œuf passer directement de la division en 8 à la division en 32, par la formation simultanée, dans chaque segment, de deux sillons disposés en croix, se produisant d'abord à la périphérie et s'avancant successivement vers le centre de l'œuf. De cette manière, chacun des globes se divise directement en quatre parties de forme pyramidale et disposées de façon à présenter la base à la périphérie de l'œuf et le sommet au centre.

Ce qui est remarquable, c'est que le fractionnement en 4 commence par la division du noyau, et celle-ci s'accomplit absolument comme celle des globes, par la formation simultanée de deux sillons disposés en croix et s'avancant vers l'intérieur. Le noyau se divise directement en quatre parties et non d'abord en deux qui elles-mêmes se diviseraient. Ce fait montre la relation intime qui relie les noyaux des globes au vitellus qui les constitue. La division des noyaux commence un peu avant celle des globes : on trouve des globes qui ne manifestent encore aucune trace de division et dont le noyau

présente déjà clairement les premières traces des deux sillons. Mais le commencement du fractionnement des globes se produit avant que la division du noyau soit achevée.

Quelquefois, comme nous l'avons dit, la segmentation des globes en 2 se continue jusqu'au moment où l'œuf présente la division en 16 et ce n'est qu'à partir de ce moment que commence la division de chaque segment en 4. On trouve dans ce cas la série 2, 3, 4, 8, 16, 64, tandis que la règle générale est la série 2, 3, 4, 8, 32.

Malgré l'opacité du vitellus, il nous a été possible de constater les faits que nous venons d'annoncer, pour ce qui regarde le noyau, soit en comprimant l'œuf d'une manière convenable, soit en le soumettant à l'action de réactifs chimiques, tels que l'acide acétique convenablement dilué, ou la glycérine, après avoir préalablement soumis l'œuf à l'action de l'alcool. La netteté du contour des noyaux est, du reste, une circonstance favorable à la constatation des faits. C'est la division du noyau en quatre parties, par la formation simultanée à sa surface de deux sillons disposés en croix, qui nous a fourni le premier indice de ce singulier mode de fractionnement. Ce n'est que plusieurs jours plus tard, que nous avons constaté que cette division du noyau correspond à une division toute semblable des globes vitellins, et nous avons pu alors étudier dans tous ses détails ce phénomène si intéressant et signalé, croyons-nous, pour la première fois.

La division en 4, une fois commencée, se continue avec les mêmes caractères jusqu'à la formation du blastoderme. L'œuf présente ainsi successivement 2, 3, 4, 8, 32, 128 globes.

Nous avons traité par l'alcool et ensuite par la glycérine un œuf qui présentait la division en 128 segments et nous avons obtenu ainsi la démonstration d'un certain nombre de faits qui sont d'une haute importance dans la question qui nous occupe. C'est un œuf traité, comme nous venons de le dire, que nous avons représenté à la figure 2 de la pl. IV. Nous avons reconnu, comme le montre la figure, 1° que les différents globes ont la forme d'une pyramide ayant sa base tournée vers la surface de l'œuf, son sommet vers le centre; 2° qu'à ce moment déjà, où le fractionnement est loin d'être terminé, on trouve au centre de l'œuf un amas de matière nutritive qui s'est séparée

des globes pour venir se condenser au centre de l'œuf; 3° que dans chaque pyramide le noyau se trouve placé près de la périphérie de l'œuf; 4° que la quantité de substance nutritive dont le protoplasme des segments est chargé diminue progressivement du centre vers la périphérie de l'œuf; 5° que le deutoplasma, séparé du protoplasma, présente des caractères tout différents de ceux du vitellus.

Nous avons obtenu les mêmes résultats en traitant les œufs par l'acide acétique; ce moyen est beaucoup plus simple et tout aussi efficace; il éclaircit le vitellus bien plus encore que ne le faisait la glycérine.

En faisant subir le même traitement aux œufs plus avancés dans leur développement, nous avons pu vérifier les mêmes conclusions; les segments conservent leur forme pyramidale; ils se déchargent successivement de la substance nutritive qui se trouvait primitivement en suspension dans le protoplasme et celle-ci va s'amasser au centre de l'œuf. A la fin du fractionnement les globes, débarrassés complètement de la substance nutritive du deutoplasma, constituent les cellules du blastoderme.

Nous avons pu voir comment, à la fin du phénomène de la segmentation, les cellules du blastoderme se séparent par un étranglement de plus en plus marqué, des dernières parcelles de substance nutritive, chargeant encore la partie la plus centrale de ces globes. (Pl. IV, fig. 6.)

Il ressort clairement des observations sur le développement des *Chondracanthes*, que nous venons d'exposer :

1° Que ces animaux présentent le phénomène du fractionnement total du vitellus;

2° Que ce phénomène suit chez eux une marche bien différente de celle que l'on a constatée chez les autres animaux et que nous venons de décrire chez les *Amphipodes*. Les globes se divisent, à partir d'un moment donné, non en deux, mais en quatre portions, et cette division commence par celle du noyau qui s'accomplit absolument comme celle des globes.

Il est extrêmement remarquable de voir ce phénomène de la segmentation s'effectuer si différemment dans des êtres appartenant à une même classe, les *Chondracanthus* et les *Gammarus*, alors que, d'un autre côté, nous avons constaté que le fractionnement s'effectue d'après des lois identiques chez les

Amphipodes et les Batraciens, qui appartiennent à des types d'organisation complètement différents;

5° La formation du blastoderme résulte de la production de deux phénomènes successifs : la multiplication par division de la cellule-œuf et la séparation s'effectuant progressivement, pendant le fractionnement, du protoplasma d'avec le deutoplasma de l'œuf. Il en résulte que la formation du blastoderme n'est pas un phénomène se produisant après la segmentation; on peut considérer le fractionnement comme n'étant qu'une première phase de la formation du blastoderme;

4° A la fin du fractionnement, tous les globes sont situés à la périphérie de l'œuf. Chaque globe vitellin donne naissance à une cellule du blastoderme, et ces cellules ne sont autre chose que des parties du protoplasma de l'œuf primitif; par analogie avec ce que nous avons observé dans d'autres groupes, nous nous croyons autorisés à dire que les noyaux de ces cellules ne sont que des portions de la vésicule germinative, qui se divise au lieu de disparaître.

§ II. — 2^{me} *Type*. ANCHORELLA, CLAVELLA, CONGERICOLA, CALIGUS,
EUDACTYLINA, LERNEA.

Il est remarquable que dans le groupe de Lernéens, si naturel à première vue, il existe, dans les premières phases du développement, des différences notables, au point qu'il soit nécessaire de distinguer chez eux deux types de développement. La valeur si grande que l'on a accordée aux caractères embryogéniques repose sur ce fait que les premières phases du développement de l'embryon, chez les animaux appartenant à un même groupe naturel, sont complètement identiques. Nous croyons que les différences que nous avons constatées dans les premières phases du développement de ces crustacés inférieurs, quelque grandes qu'elles soient en apparence, n'ont en réalité que peu d'importance et qu'elles ne viennent en aucune façon ébranler les idées reçues sur la valeur des caractères embryogéniques. Mais elles démontrent le peu de valeur qu'il faut attacher à certains caractères, qu'on a cru d'une importance assez grande, pour pouvoir baser sur eux une classification. Elles font voir, par exemple, combien serait peu naturelle une classification

des crustacés basée sur la présence ou sur l'absence du fractionnement du vitellus, et combien serait antirationnel un système comme celui que combat déjà Fritz Müller dans son remarquable travail « *Für Darwin.* »

Nous reviendrons plus tard sur ces idées, après avoir exposé comment se produit le blastoderme dans ce second type de développement.

Nous n'avons guère fait de recherches sur le mode de formation des œufs chez ces Lernéens. Il n'est pas douteux qu'ils ne se rapprochent complètement, sous ce rapport, des Chondracanthes et des autres crustacés. Nous n'avons jamais pu découvrir dans un œuf retiré d'un ovisac la moindre trace de la vésicule germinative; l'œuf est formé d'un vitellus qui présente ici des caractères particuliers, bien différents de ceux du vitellus des Chondracanthes. Chez ceux-ci le vitellus paraît homogène à première vue; mais si on l'examine à un fort grossissement, on trouve qu'il est constitué d'éléments vitellins tous très-petits, en suspension dans un liquide hyalin finement granuleux, le protoplasma de l'œuf. Les caractères du vitellus, dans les œufs en voie de fractionnement, n'ont guère varié; mais quand, à la fin du fractionnement, le deutoplasma se trouve séparé du protoplasma qui a donné naissance aux cellules du blastoderme, ce deutoplasma présente des caractères bien différents de ceux du vitellus; il se constitue d'éléments vésiculaires de dimension considérable et renferme toujours de grandes gouttelettes réfringentes.

Si on examine les œufs des Anchorelles, des Caliges, etc., alors qu'ils sont encore contenus dans l'ovaire, on trouve que leur vitellus présente tous les caractères de celui des œufs de Chondracanthes: à première vue il paraît homogène; mais si on l'examine à un plus fort grossissement, on reconnaît que le protoplasma tient en suspension une infinité de petits corpuscules et de gouttelettes réfringentes toutes de très-petite dimension.

Mais aussitôt que ces œufs pénètrent dans l'ovisac, par conséquent immédiatement après la fécondation, les caractères de leur vitellus changent. On voit le deutoplasma prendre un autre aspect et donner naissance à des éléments de grande dimension et à des vésicules considérables. Le vitellus de l'œuf prend, dès le début du développement, les caractères que présente le deutoplasma des Chondracanthes après que celui-ci s'est séparé du protoplasma pour s'accumuler au centre de l'œuf.

Nous nous bornons à signaler ici ce fait, nous réservant d'en montrer plus loin toute l'importance.

Le vitellus est entouré d'une membrane qui s'applique immédiatement sur lui : c'est le chorion. Un exochorion, membrane dépendant de l'ovisac et qui présente tous les caractères de l'enveloppe externe de l'œuf des Chondranches, entoure complètement l'œuf en dehors du chorion.

Venons-en à l'exposé des premiers phénomènes embryonnaires; mais avant cela nous donnerons l'énumération des espèces sur lesquelles ont porté nos recherches.

CALIGUS GRACILUS P.-J. Van Ben.,	de <i>Rhombus maximus</i> ;
— ELEGANS P.-J. Van Ben.,	de <i>Gadus morrhua</i> ;
— DIAPHANUS Nordm.,	de <i>Trigla hirundo</i> ;
ANCHORELLA UNCINATA Müll.,	de <i>Gadus merlangus</i> ;
— BREVICOLLIS,	de <i>Gadus morrhua</i> ;
— OVALIS,	de <i>Trigla hirundo</i> ;
CLAVELLA HIPPOGLOSSI Kt.,	de <i>Hippoglossus vulgaris</i> ;
CONGERICOLA PALLIDA P.-J. Van Ben.,	de <i>Conger vulgaris</i> ;
EUDACTYLINA ACUTA P.-J. Van Ben.,	de <i>Squatina angelus</i> .

Chez ces animaux, qui rentrent tous dans notre second type de développement, il ne se produit aucun fractionnement ni total ni partiel.

Les premiers phénomènes qui se manifestent consistent dans la sortie du sein du vitellus, à un point donné de sa surface, d'un nombre peu considérable de grandes cellules dont le corps protoplasmique, parfaitement transparent, ne recèle aucune trace d'éléments nutritifs réfringents. La sortie de ces cellules du sein de la masse vitelline se reconnaît facilement : tandis que, sur tout le pourtour de l'œuf, le vitellus se trouve immédiatement appliqué contre la surface interne du chorion, où il se termine par un contour très-foncé, on voit, au point où apparaissent à la surface les quelques cellules dont nous venons de parler, de petites vésicules et des granulations vitellines entourer irrégulièrement les cellules encore à moitié plongées dans la masse du vitellus.

Mais bientôt on voit ces cellules se multiplier par division et cette division commence toujours par celle du nucléole ; après cela le noyau se divise, enfin le protoplasma des cellules laisse apercevoir à sa surface un sillon qui, en

progressant vers le centre de la cellule, finit par la diviser en deux parties distinctes. Cette division, que nous avons vue se produire sous nos yeux, marche avec une grande rapidité. Nous avons trouvé des cellules en voie de division qui, au lieu de deux noyaux, en présentaient trois et même quatre (fig. 2, pl. V).

Les cellules du blastoderme, d'abord peu nombreuses, forment une zone peu étendue; elles sont situées entre le chorion et le deutoplasme qu'elles dépriment. Cette zone s'étend de plus en plus par suite de la multiplication progressive des cellules qui la constituent; elle finit par entourer complètement le deutoplasme, qui se trouve alors amassé au centre de l'œuf.

Comment se forment les premières cellules qui sortent du vitellus, et quelle analogie y a-t-il entre le mode de formation du blastoderme chez ces Lernéens et celui des Chondracanthes et des Amphipodes que nous avons d'abord exposé?

Nous avons vu que dans le cas de fractionnement, chez les Chondracanthes, par exemple, la formation du blastoderme résulte à la fois de deux phénomènes concomitants : la multiplication par division de la cellule-œuf et la séparation progressive du protoplasma d'avec le deutoplasma de l'œuf.

Dans le second type de développement, où le fractionnement fait défaut la formation du blastoderme résulte aussi de la production de ces deux phénomènes; mais tandis que ces deux phénomènes sont concomitants dans le cas du fractionnement, ils ont lieu successivement ici. Chez les Chondracanthes, la cellule-œuf se divise en deux et les éléments nutritifs restent en suspension dans le protoplasma, pendant que s'accomplit cette division; mais tandis que la cellule-œuf continue à se multiplier, le deutoplasma se sépare de plus en plus complètement du protoplasma pour former, à la fin du fractionnement, au centre de l'œuf, un amas de substances nutritives.

Chez les Anchorelles, etc., la séparation entre les deux éléments constitutifs du vitellus se produit avant tout autre phénomène embryonnaire. Le protoplasma se sépare du deutoplasma immédiatement après la fécondation, et va se déposer au centre de l'œuf, autour de la vésicule germinative. Ultérieurement, la vésicule germinative se divise avec le protoplasma; il se forme deux cellules dépourvues de membranes comme celle dont elles pro-

viennent; celles-ci se divisent à leur tour et les cellules résultant de cette multiplication forment un petit amas cellulaire qui se porte à la périphérie de l'œuf, sort du sein de la masse deutoplasmatique et représente les premiers rudiments du blastoderme, qui existe d'abord sur un point, d'où il s'étend graduellement sur toute la surface de l'œuf.

Donc au fond, qu'il y ait fractionnement ou qu'il n'y en ait pas, le blastoderme résulte de la production des mêmes phénomènes. La segmentation est un phénomène accessoire dans le développement; ce qu'il y a d'essentiel, c'est la multiplication par division de la cellule-œuf; dans le cas du fractionnement, le deutoplasma suit la division de cette cellule, reste en suspension dans le protoplasme de la cellule, pendant qu'elle se divise, et la séparation des deux éléments se fait progressivement; dans le cas de non-fractionnement, le deutoplasma ne prend pas part à la division de la cellule-œuf; il s'en sépare avant que cette cellule commence à se diviser.

Nous trouvons une preuve bien remarquable de l'exactitude de l'interprétation que nous donnons aux phénomènes dans la différence des caractères que présente le vitellus et cette partie du vitellus que nous avons appelée deutoplasma.

Nous avons vu, chez les Chondracanthes, le vitellus présenter dans l'ovaire et pendant toute la durée du fractionnement ce caractère d'homogénéité apparente, dû à l'absence d'éléments vitellins d'un certain volume; ce vitellus se constitue, comme il est facile de s'en convaincre par l'étude du développement de l'œuf, de deux parties bien distinctes par tous leurs caractères : le protoplasma et le deutoplasma. A la fin du fractionnement, quand le blastoderme s'est formé, le deutoplasma s'est séparé du protoplasma pour s'amasser au centre de l'œuf. Ce deutoplasma présente des caractères tout différents de ceux du vitellus : il renferme des vésicules réfringentes de grande dimension. Chez les Anchorelles, les Caliges, etc., le vitellus de l'œuf, aussi longtemps qu'il est contenu dans l'ovaire, présente tous les caractères du vitellus des Chondracanthes; mais immédiatement après la fécondation et avant qu'aucun autre phénomène embryonnaire se soit produit, nous voyons les caractères du vitellus se modifier complètement et prendre les caractères du *deutoplasma* de l'œuf des Chondracanthes. Il est clair que cette modification est due à ce

que, immédiatement après la fécondation, la séparation entre les deux principes constitutifs du vitellus a eu lieu.

Il est intéressant, nous paraît-il, de rapprocher sous ce rapport les Lernéens et les Amphipodes. Chez eux aussi nous avons vu le blastoderme se former d'après deux types différents : l'un caractérisé par la présence du fractionnement du vitellus, l'autre par l'absence de ce phénomène. Là aussi nous avons vu le deutoplasma affecter des caractères distincts de ceux du vitellus, et se fendiller, après la formation du blastoderme, dans le cas du fractionnement, avant l'apparition de la première couche cellulaire de l'embryon, quand la segmentation ne se produit pas.

Extension progressive du blastoderme. — Tous les genres que nous avons énumérés dans notre second type de développement ont ceci de commun, que chez tous le blastoderme se forme d'après un seul et même procédé. Un petit nombre de cellules se portent du centre à la périphérie de l'œuf; là elles se multiplient par division, forment une zone d'abord peu étendue, qui s'étend graduellement sur toute la surface du vitellus.

Mais nous avons remarqué qu'à côté de cette analogie existent aussi des différences, non pour le mode d'apparition des premières cellules embryonnaires, mais pour la manière dont le blastoderme s'étend successivement. La couche cellulaire ne progresse pas régulièrement et graduellement sur toute la surface du vitellus; elle s'épaissit considérablement dans la région où vont apparaître les premiers appendices (celle que les Allemands désignent sous le nom de *Kopfplatten* ou encore *Seitenplatten* et que Huxley appelle *procephalic lobes*), avant de s'étendre sur le reste du vitellus.

Chez les Anchorelles, c'est au point où les premières cellules sont sorties du vitellus que se développe l'extrémité antérieure de l'embryon; de là le blastoderme s'étend sur la face inférieure et sur les faces latérales de l'œuf, qui doivent devenir la face ventrale et les faces latérales du futur embryon. Bientôt les cellules blastodermiques se multiplient dans ces régions, et en même temps leur dimension diminue. Ceci se produit surtout sur les faces latérales, de telle manière qu'il se forme en ces endroits deux bourrelets cellulaires (*Kopfplatten*, *procephalic lobes*), qui vont subir des incisions à la

suite desquelles apparaîtront les antennes et les mandibules de la forme nauplienne (pl. V, fig. 5). *Le blastoderme s'étend donc chez ces animaux d'avant en arrière*, et c'est au point où ont apparu les premières cellules blastodermiques, que va se former l'extrémité antérieure de l'embryon.

C'est bien plus tard, alors seulement que les membres sont déjà complètement développés, que le blastoderme continue à s'étendre de façon à donner naissance à la lame cellulaire dorsale du jeune Anchorelle.

En étudiant comparativement sous ce rapport les Clavelles, nous sommes arrivés à des résultats tout opposés.

C'est au point où se développera l'extrémité postérieure de l'embryon, qu'apparaissent les premières cellules du blastoderme. Il s'étend de là en couche assez mince, sur les faces latérales et sur la face inférieure de l'œuf, où se formeront la face ventrale et les faces latérales du futur embryon. Les cellules se multiplient principalement sur les faces latérales, pour donner naissance à une masse cellulaire dans laquelle vont apparaître les incisions, qui sont les premières traces des membres futurs.

Ici donc le blastoderme, formé d'abord à l'extrémité postérieure, se développe successivement d'arrière en avant; on remarquera (pl. V, fig. 15) que les appendices sont déjà parfaitement reconnaissables, lorsqu'aucune trace du blastoderme n'existe encore autour de l'extrémité antérieure de l'embryon.

Voilà donc deux genres voisins, d'un même groupe naturel, où l'on voit, chez l'un le blastoderme se développer d'avant en arrière, chez l'autre tout l'opposé se produire, le blastoderme s'étendre graduellement d'arrière en avant. Dans un troisième genre, qui, contrairement aux précédents, présente le fractionnement du vitellus, le blastoderme se forme à la fois sur toute la surface du vitellus.

Il en résulte qu'il n'est pas plus possible de baser une classification des crustacés sur ce fait que le blastoderme apparaît d'abord à la tête ou à la queue, que sur la présence ou sur l'absence du fractionnement. Tous les caractères embryogéniques n'ont donc pas une importance absolue, et c'est une erreur de croire qu'un caractère présente, au point de vue de la classifica-

tion naturelle, une importance d'autant plus grande que ce caractère se manifeste plus tôt dans le cours du développement.

CHAPITRE III.

COPÉPODES.

Dans ces derniers temps, M. le professeur Claus a publié plusieurs travaux sur l'histoire naturelle, l'anatomie et l'embryogénie des Copépodes, et ses belles recherches l'ont conduit à des résultats tout à fait nouveaux et inattendus. On doit à M. Leydig plusieurs travaux sur ces crustacés inférieurs; mais ces recherches sont faites plutôt à un point de vue histologique que dans un sens embryogénique et histogénique.

Nous devons citer spécialement le travail que M. Claus a publié en 1858 dans les Archives de Troschel¹, où il signale la découverte du phénomène du fractionnement total du vitellus chez les Copépodes. Il donne d'abord quelques détails sur la composition de l'œuf qui a pénétré dans l'ovisac; la membrane qui entoure immédiatement le vitellus est, à son avis, une membrane vitelline; et, quant au noyau que l'on trouve dans le vitellus, il laisse indécise la question de savoir si c'est la vésicule germinative ou bien un noyau de nouvelle formation, produit après la disparition de la vésicule de Purkinje.

Il a vu et figuré quelques phases du fractionnement et voici ce qu'il dit au sujet de la formation du blastoderme: ... « *Während noch im Centrum des Eies Dotterballen grösseren und kleineren Umfangs angetroffen werden, hat sich peripherisch eine einfache Schicht heller gekernter Zellen abgelagert, sei es nun durch vollkommen Neubildung, oder sei es durch Umgestaltung der peripherischen Furchungskugeln.* » Claus n'a donc rien conclu relativement au mode de formation des premières cellules du blastoderme.

Quant à la composition de l'œuf, nos observations² s'accordent entière-

¹ *Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Copepoden*, von C. Claus. TROSCHEL'S ARCHIV. 1858, p. 59.

² Nous avons fait nos observations sur deux espèces très-communes sur nos côtes aux mois d'avril et de mai: le *Cetochilus septentrionalis* et l'*Arpacticus chelifer*.

ment avec les siennes, sauf en ce qui regarde la membrane de l'œuf, qu'il considère comme membrane vitelline. Cette membrane est, à notre avis, l'analogue de celle que nous avons vue, dans les divers groupes de crustacés que nous avons étudiés, mériter le nom de chorion. Nous croyons ne pas nous tromper en la considérant comme telle. Et quant au noyau que renferme le vitellus, nous croyons qu'il est bien véritablement la vésicule germinative. Quoique à un certain moment du développement il ne soit pas possible de reconnaître dans les œufs aucune trace de noyau, nous pensons que la vésicule germinative ne disparaît pas; que sa disparition n'est qu'apparente. Nous donnerons plus loin les raisons de notre conviction.

Dans des œufs qui ne présentaient plus aucune trace de la vésicule germinative, nous avons vu celle-ci reparaitre avec tous ses caractères primitifs; et fort peu de temps après, de sphérique qu'elle était, elle devient ovale.

Bientôt la vésicule prend la forme de biscuit, et elle finit par se diviser en deux parties distinctes. Mais avant que cette division se soit produite, un sillon a apparu à la surface du vitellus; celui-ci s'approfondit graduellement et finit par diviser le vitellus en deux globes de forme bien arrondie. Bientôt après ces deux globes s'affaissent l'un sur l'autre, et leur présence n'est plus manifestée alors que par l'existence à la surface du vitellus d'une ligne circulaire. A ce moment il n'est plus possible de reconnaître dans ces globes les noyaux dérivés de la vésicule germinative. Mais bientôt on les voit reparaitre, montrant exactement la forme et les dimensions qu'ils présentaient avant leur disparition. Peu à peu ils s'allongent en prenant la forme ovale; ils se divisent à leur tour, et bientôt après le vitellus a suivi cette division, de sorte qu'il se forme quatre globes vitellins au lieu de deux. Ces globes, d'abord arrondis, s'affaissent sur eux-mêmes, et à ce moment leurs noyaux disparaissent pour reparaitre encore et se diviser à leur tour.

Est-il possible d'admettre que chaque fois que ces noyaux disparaissent à la vue, ils se fondent réellement dans la masse vitelline et que les noyaux qui y apparaissent ultérieurement soient des formations nouvelles? Nous ne le croyons pas et personne, pensons-nous, ne serait tenté de le soutenir. Ce qui prouve qu'il en est bien ainsi, c'est que dans un grand nombre de cas où le

fractionnement a été étudié, on n'a pas observé la disparition de ces noyaux, mais on a parfaitement constaté leur division.

La vésicule germinative se conduit absolument dans l'œuf comme ces noyaux dans les globes qui les renferment; elle semble disparaître pour être remplacée par un noyau de nouvelle formation; et on a soutenu que la vésicule germinative disparaît réellement. Nous croyons que ce fait n'est qu'une apparence; qu'il n'est pas plus réel que la disparition des noyaux des sphères de segmentation.

Au reste, un grand nombre d'observations directes ont été faites aujourd'hui, qui prouvent que la vésicule germinative, dans un grand nombre de cas, ne disparaît pas, mais qu'elle se divise pour donner naissance aux noyaux des deux premières cellules embryonnaires; nous-mêmes nous l'avons observé : M. Bessels chez les *Lumbricus* et les *Enchytreus*; M. Ed. Van Beneden chez un grand nombre de Trématodes tels que certains Distomes, Amphistomes, Udonelles, Onchocotyles, etc., et chez plusieurs Nématodes. Or, partout, la vésicule germinative a la même signification; partout elle est le noyau de la cellule-œuf. Si donc, dans certains œufs, il n'est plus possible, à un moment donné, de reconnaître la présence de la vésicule germinative, on peut conclure de ce fait que dans d'autres groupes elle persiste pour se diviser, que toujours elle se conduit de la même manière et que sa disparition n'est qu'apparente, dans les cas où elle semble se produire. N'est-il pas aussi légitime de conclure de ce qu'on voit partout les noyaux des globes vitellins se diviser, que si chez les Copépodes ils disparaissent un instant à la vue, cette disparition n'est pas une réalité, mais une apparence.

A l'appui de ce que nous venons de dire, nous pouvons encore citer un fait avancé par Weissman¹ et que nous avons pu nous-mêmes constater : ce fait prouve que dans certains cas les noyaux des cellules ordinaires se conduisent absolument comme la vésicule germinative. Chez les Diptères, quand les cellules primaires du blastoderme se forment, on y reconnaît très-distinctement un noyau transparent. Mais au moment où ces cellules commencent à

¹ Weissman, *Entwicklung der Dipteren*. Leipzig, 1864, p. 7.

se diviser, il n'est plus possible d'y reconnaître la moindre trace de noyau. Les portions qui résultent de sa division reparaissent, au contraire, dans les cellules-filles. Il n'est pas possible, cependant, de soutenir que ce noyau disparaît; aussi, nous a-t-il paru très-important de mettre ce fait en regard de celui de la disparition de la vésicule de Purkinje. Il a certainement une haute signification au point de vue de la théorie cellulaire.

Nous avons vu l'œuf présenter, à un moment donné, quatre globes vitellins; ceux-ci se divisent à leur tour, il s'en forme 8, 16, 32, et pendant que ce fractionnement s'accomplit, on voit successivement, comme nous l'avons signalé chez les *Gammarus* et les *Chondracanthus*, le deutoplasma se séparer du protoplasma. A la fin du fractionnement, on trouve à la périphérie de l'œuf une couche de cellules qui forment le blastoderme et entourent l'amas de matières nutritives condensé au centre. Ces cellules du blastoderme ne sont donc que les derniers globes vitellins débarrassés des éléments nutritifs; et nous pourrions tirer de l'étude du développement des Copépodes toutes les conclusions que nous avons émises plus haut, après l'étude des Chondracanthes et des Amphipodes.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Composition de l'œuf. — Chez tous les crustacés que nous avons étudiés, l'œuf se constitue 1° d'une vésicule germinative renfermant un ou plusieurs nucléoles; 2° d'un vitellus, où il faut distinguer deux parties distinctes: le protoplasma de la cellule-œuf et le deutoplasma. Ces deux parties, confondues dans l'œuf pour former le vitellus, se séparent, comme nous l'avons vu, quand il s'agit de former le blastoderme.

Le jeune œuf est dépourvu de membrane; les mouvements amœboïdes qu'il présente, l'absence complète d'un double contour et l'impossibilité de reconnaître, sous l'influence d'une pression croissante, ni déchirure d'une membrane ni écoulement d'un contenu, le prouvent suffisamment. Au mo-

ment de passer dans l'oviducte, l'œuf s'entoure d'une membrane de sécrétion qui est un chorion et non pas une membrane vitelline.

Dans les ovisacs ou dans la poche incubatrice, il peut se former autour de chaque œuf une seconde membrane qui est une dépendance de la poche où ces œufs sont obligés de séjourner et que nous avons proposé d'appeler exochorion.

Le chorion présente, chez les Chondracanthes, un orifice pour l'entrée des spermatozoïdes, un vrai micropyle.

Il n'existe pas de micropyle chez les Amphipodes; ce que Meissner a décrit sous ce nom est un organe qui se produit après la fécondation. La membrane, qu'il a qualifiée du nom de membrane vitelline, est une membrane embryonnaire émanant des cellules du blastoderme. Nous croyons ne pas nous tromper en émettant l'opinion que, dans les différents groupes de crustacés, les cellules du blastoderme donnent naissance à une membrane anhyste probablement formée par sécrétion, qui constitue la première membrane embryonnaire (*Larvenhaut*).

Fractionnement. — Tous les crustacés ne présentent pas, dans leur développement, le phénomène du fractionnement du vitellus; et ce qu'il y a de remarquable, c'est que dans un même genre (*Gammarus*), certaines espèces montrent le phénomène, tandis que chez d'autres on n'en trouve aucune trace.

Chez les Amphipodes (*Gammarus locusta*), où nous avons observé la segmentation totale du vitellus, ce phénomène s'accomplit d'après une loi identique à celle qui préside au fractionnement de certains Batraciens (Grenouille).

Chez les Chondracanthes, au contraire, le fractionnement se produit avec des caractères tout particuliers: à partir d'un moment donné, chaque globe vitellin se divise directement en quatre portions.

Il résulte de ceci que le phénomène de la segmentation est tout à fait accessoire dans le développement et qu'il ne peut nullement être pris en considération dans une classification naturelle. Il se produit chez certaines espèces et fait défaut dans d'autres espèces du même genre; chez des êtres

appartenant à un même groupe naturel, il se produit avec des caractères tout différents. L'existence ou la non-existence du fractionnement ne peut donc, en aucune façon, servir de base à une classification des crustacés et nous arrivons ainsi aux mêmes conclusions que Fritz Müller qui combat dans son livre « *Für Darwin* » une classification des crustacés basée sur le développement telle que celle-ci :

CLASSIS CRUSTACEA.

SUBCLASS. I. HOLOSCHISTA. Totale Furchung. Kein Primitivstreif. Naupliusbrut.

ORD. I. **Ceratometopa**. Nauplius mit Stirnhörnern (Rankenfüsser, Wurzelkrebse).

ORD. II. **Leiometopa**. Nauplius ohne Stirnhörner (Copepoden, ohne Achteres u. s. w., Phyllopoden, Peneus).

SUBCLASS. II. HEMISCHISTA. Keine totale Furchung.

A. *Nototropa*. Embryo aufwärts gekrümmt.

ORD. III. **Protura**. Der Schwanz bildet sich zuerst (Mysis).

ORD. IV. **Saccomorpha**. Eine madenförmige Larvenhaut bildet sich zuerst (Asseln).

B. *Gasterotropa*. Embryo bauchwärts gekrümmt.

ORD. V. **Zoëogona**. Gliedmassen nicht vollzählig im Ei angelegt. Zoëabrut (Merhzahl der Podophthalmen).

ORD. VI. **Ametabola**. Gliedmassen vollzählig im Ei angelegt (Astacus, Gecarcinus, Amphipoden, ohne Hyperia?).

Il est clair qu'un pareil système serait tout à fait antinaturel : certaines espèces de *Gammarus* se trouveraient dans une sous-classe, d'autres dans une autre. Certains Lernéens se trouveraient parmi les Holoschista, d'autres parmi les Hemischista. Cette classification serait donc tout à fait systématique. Le caractère qui est pris pour base de la classification n'a qu'une importance tout à fait minime.

Une classification naturelle doit reposer sur l'ensemble des caractères, ou tout au moins, sur un caractère qui ait une importance suffisante pour entraîner les autres. Certains caractères embryogéniques ont cette importance; mais celui qui est tiré de l'existence ou de la non-existence du fractionnement n'est pas plus dans ce cas que celui qui est fourni par le développement du blastoderme de la queue vers la tête, ou de la tête vers la queue.

Nous avons fait voir que dans tous les cas où se produit le fractionnement total du vitellus, les globes réalisent toujours une forme pyramidale. Chaque

pyramide présente, à la fin du phénomène, sa base à la périphérie de l'œuf et son sommet au centre; le but évident de cette forme et de cette disposition des globes est de permettre à chacun d'eux de fournir une cellule au blastoderme.

Il faut rejeter l'hypothèse généralement admise, que le blastoderme résulte de ce que les globes vitellins situés à la périphérie de l'œuf s'éclaircissent, à la fin du fractionnement, et se transforment en cellules; tandis que d'autres, qui occuperaient le centre se fondent les uns dans les autres pour former l'amas de matière nutritive qu'entoure la première couche cellulaire de l'embryon. Ce phénomène provient de ce que le deutoplasma se sépare du protoplasma de l'œuf et s'accumule au centre pour y former un dépôt de substances nutritives, tandis que le protoplasme, entraînant les noyaux des globes, se porte à la périphérie pour y former les cellules blastodermiques.

Formation du blastoderme. — Nous avons à distinguer chez les crustacés que nous avons étudiés trois types différents pour le mode de formation du blastoderme :

Le 1^{er} type, réalisé chez les *Gammarus* marins, les *Dermophilus* (*Nob.*), les *Chondracanthus* et les Copépodes, consiste dans la séparation, après le fractionnement total du vitellus, du protoplasma d'avec le deutoplasma de l'œuf. Cette séparation se produit dans chacun des globes, et les noyaux de ces globes, qui ne sont autre chose qu'une portion de la vésicule germinative, deviennent les noyaux des cellules du blastoderme.

Le 2^{me} type est celui des *Anchorella*, *Clavella*, *Caligus*, etc. Ici il ne se produit pas de fractionnement du vitellus; la séparation entre les deux éléments constitutifs du vitellus se fait immédiatement après la fécondation; quelques cellules résultant de la multiplication par division de la cellule-œuf sortent, du sein de la masse deutoplasmatique, en un point déterminé de sa surface, et le blastoderme s'étend graduellement de ce point unique sur toute la surface du vitellus.

Le 3^{me} type, réalisé chez les *Gammarus* d'eau douce, fait jusqu'à un certain point la transition entre les deux premiers: il diffère du second en ce

que les cellules résultant de la multiplication par division de la cellule-œuf, au lieu de sortir du deutoplasma, par un point unique de la surface de l'œuf, en sortent par un grand nombre de points à la fois. Dans le second type, le blastoderme s'étendait successivement sur toute la surface du vitellus en partant d'un point unique; ici il se forme à peu près simultanément sur toute la surface de l'œuf, et par là ce troisième type se rapproche du premier. Il en diffère en ce qu'il n'y a pas ici de fractionnement du vitellus; les éléments nutritifs ne prennent pas part à la multiplication de la cellule-œuf.

Mais ces trois types ont ceci de commun, que toujours le blastoderme résulte de deux phénomènes se produisant tantôt simultanément, tantôt successivement : 1° la multiplication par division de la cellule-œuf; 2° la séparation du protoplasma d'avec le deutoplasma de l'œuf.

C'est dans la différence existant entre les caractères du deutoplasma et du vitellus, que nous trouvons, chez les Amphipodes aussi bien que chez les Lernéens et les Copépodes, une preuve incontestable de ce que nous venons d'avancer.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE I.

Gammarus locusta.

- Fig. 1. OEuf ne présentant encore aucune modification, montrant les gouttelettes réfringentes du vitellus. Il est vu comme ceux qui suivent à un grossissement de 150 environ.
- 2. OEuf montrant la division en deux. On reconnaît dans chacun des globes le noyau qui, dans l'œuf vu par réflexion, apparaît comme une tache plus pâle.
- 3. OEuf montrant la division en 4.
- 4. OEuf vu latéralement, montrant les globes dans leur plus grande longueur; cette position est très-favorable pour observer la subdivision de ces globes au moment où ils vont fournir la division en 8.
- 5, 6, 7 et 8. Le même œuf qui est représenté à la figure 4, pour montrer le passage de la division en 4 à la division en 8. La figure 7 représente les huit globes ayant chacun une forme arrondie. La figure 8 représente ces mêmes globes affaissés sur eux-mêmes. L'état représenté fig. 8 est postérieur à celui qui est figuré fig. 7.
- 9. Un œuf montrant la division en 8, vu par la face supérieure.
- 10, 11 et 12. Le même montrant le passage de la division en 8 à la division en 16. Les grands globes se divisent d'abord; immédiatement après commence la division des petits.
- 13, 14, 15 et 16. États successifs d'un même œuf, toujours vu par sa face supérieure. La figure 16 représente la face supérieure de l'œuf à la fin du fractionnement.

PLANCHE II.

1-15. *Gammarus locusta.* — 16-17. *Gammarus fluviatilis?*

- Fig. 1. OEuf vu par sa face inférieure, au moment où il est arrivé à la division en 16.
- 2, 3, 4 et 5. OEufs montrant le fractionnement à ses diverses phases, tel qu'il se produit à sa face inférieure. Fig. 5. OEuf vu par sa face inférieure à la fin du fractionnement.
- 6. OEuf montrant la formation des cellules du blastoderme; chaque globe vitellin donne naissance à une cellule.

- Fig. 7. Les cellules se sont accolées l'une à l'autre, pour la formation de la membrane embryonnaire; *l*, membrane embryonnaire s'accusant par un double contour. Elle est immédiatement appliquée sur ces cellules. On ne reconnaît plus les globes vitellins.
- 8. Les cellules se sont décollées de la membrane embryonnaire, à cette partie de la surface de l'œuf qui doit devenir la face ventrale de l'embryon. Le deutoplasma a subi le phénomène du fendillement.
- 9. Blastoderme après la multiplication des premières cellules, montrant que cette multiplication est plus rapide à la face ventrale qu'à la face dorsale.
- 10. Un œuf montrant le commencement de la réflexion de la face ventrale vers la face dorsale; *p*, indique le sillon ventral.
- 11. Un œuf plus avancé dans son développement. Le sillon ventral est complètement formé et l'embryon montre les premiers rudiments des appendices; *n* représente dans les figures 11 et 12 le renflement dorsal, où, plus tard, se développe le prétendu micropyle.
- 12. *a*, Globes vitellins montrant le commencement de la séparation du protoplasma d'avec le deutoplasma; *b* et *c*, cellules du blastoderme nouvellement formées, montrant la division de leur noyau.
- 13. Cellules du blastoderme accolées l'une à l'autre, pour former la membrane embryonnaire déjà parfaitement reconnaissable.
- 14. Cellules ayant repris leur forme arrondie après s'être détachées de la membrane qu'elles ont formée.
- 15. *a, b, c, d*. Changements d'un même globe vitellin observé pendant 25 à 50 minutes. On voit le deutoplasma s'écarter de plus en plus de la périphérie.
- 16. *Gammarus fluviatilis*? Oeuf montrant les cellules dépourvues de membranes qui, en se multipliant, donnent naissance au blastoderme. Cet œuf est vu à la lumière incidente; les cellules apparaissent comme autant de taches blanches. Gross. 120 environ.
- 17. Quelques-unes de ces cellules observées par réfraction au grossissement de 550. On en reconnaît qui présentent deux noyaux et il est facile de reconnaître qu'elles sont dépourvues de membrane.

PLANCHE III.

Chondracanthus Triglae.

- Fig. 1. Jeune œuf, cellule protoplasmatique, montrant les mouvements amœboïdes; *a, b, c, d, e, f*, représentent des états successifs d'un même jeune œuf.
- 2. *Idem*; *a, b, c, d, e*, formes successives d'un même jeune œuf.
- 3. *a* et *b*. Jeunes œufs dont le protoplasma s'est moulé sur des particules solides.
- 4. Un jeune œuf ayant absorbé des particules de carmin; un grand nombre de ces granulations sont accolées à sa surface.
- 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11. Les diverses phases de la formation de l'œuf; il est limité par un contour très-net; mais ce contour n'est pas double; ces œufs ne présentent pas de membrane. On voit le protoplasme se charger de plus en plus de corpuscules réfringents (deutoplasma).

Fig. 12. Micropyle de l'œuf du *Chondracanthus Soleæ*.

- 13. OEuf non encore modifié, ayant pénétré dans l'ovisac depuis peu de temps. Les éléments réfringents sont tous de petite dimension. Un chorion s'applique immédiatement sur le vitellus. Il présente en outre un exochorion dépendant de l'ovisac.
- 14. OEuf de *Chondracanthus Triglae* vu par réflexion, montrant la segmentation en 2.
- 15. *Idem* de *Chondracanthus cornutus* présentant la division en 5.
- 16, 17, 18. *Idem* de *Chondracanthus Triglae* vus par réflexion montrant les divisions en 4, 8 et 16.
- 19. Le même œuf que celui qui est représenté à la figure 18, montrant le passage à la division en 64, chaque globe se divise par deux sillons disposés en croix.
- 20. *Idem* montrant la division en 64.
- 21. OEuf montrant le passage de la division en 8 à la division en 52.
- 22. *a, b, c, d.* Noyaux se divisant en quatre portions. *a.* Un globe vitellin montrant les deux sillons et les quatre noyaux résultant de la division du noyau primitif.
- 23 et 24. Le même œuf qu'à la figure 21, montrant la division en 52 globes ou plutôt en 52 pyramides.
- 25. *a, b, c.* États successifs d'un même segment, dans un œuf divisé en 52 globes, pour montrer le passage à la division en 128; *d,* le noyau pendant que le globe présentait l'aspect représenté à la figure *b*; *e,* *idem,* pendant que le noyau avait la forme représentée figure *c.*

PLANCHE IV.

1-8. *Chondracanthus Triglae*. — 10-25. *Cetochilus septentrionalis*.

Fig. 1. OEuf représentant la division en 128 globes.

- 2. Le même vu par la coupe, après avoir été traité par l'alcool, puis par la glycérine. Les globes ont la forme de pyramides. Le deutoplasma commence à se séparer du protoplasma et à s'amasser au centre de l'œuf.
- 3. Cellules du même, vues de face.
- 4. Un œuf dans un état de division plus avancé.
- 5. Le même vu par la coupe, après avoir été traité par l'acide acétique en solution faible.
- 6. Cellules du même, se séparant par étranglement des derniers restes du deutoplasma.
- 7. OEuf plus avancé, montrant le commencement des incisions pour les membres.
- 8. Le même, vu par la coupe (préparation par l'acide acétique); le blastoderme est entièrement formé.
- 10. OEuf de *Cetochilus septentrionalis* avant la disparition de la vésicule germinative.
- 11. Le même où l'on ne peut plus apercevoir la vésicule.
- 12. Le même où la vésicule a reparu avec la forme de biscuit.
- 13. Le même œuf présentant la division en 2; les noyaux sont parfaitement reconnaissables.
- 14. Le même où les noyaux ont disparu.
- 15. Les noyaux ont reparu et présentent la forme de biscuit.
- 16. Le même présentant la division en 5.
- 17, 18, 19. États successifs d'un même œuf.

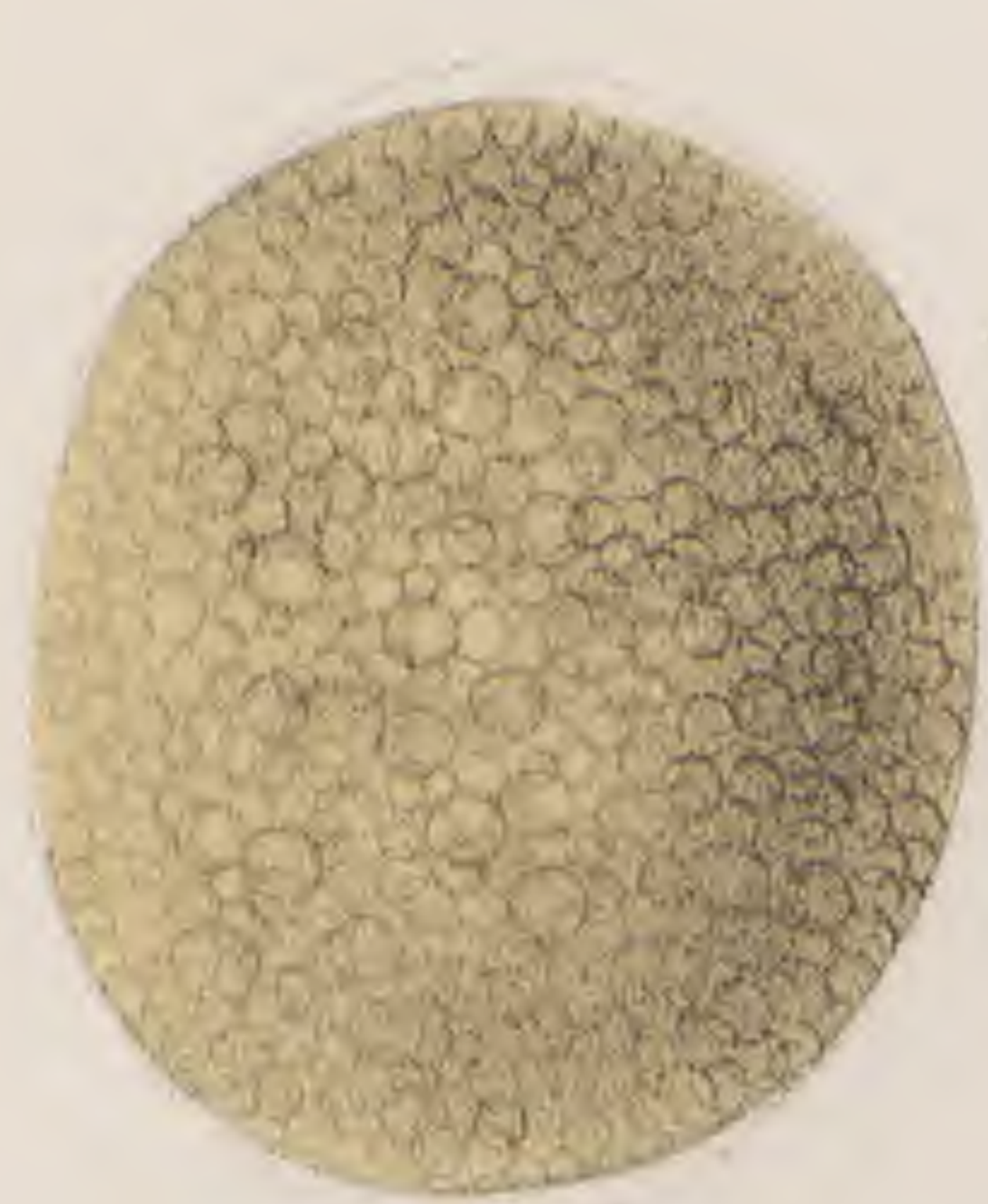
- Fig. 20. La séparation commence à s'effectuer entre le protoplasma et le deutoplasma qui s'amasse au centre.
- 21. *Idem* dans un état plus avancé.
 - 22. OEuf brisé montrant le blastoderme. Le deutoplasma est sorti de la cavité circonscrite par la première couche cellulaire de l'embryon. Un infusoire remuait constamment cet œuf, de façon à nous le faire voir sous toutes ses faces.
 - 25. Le blastoderme est entièrement formé. Les incisions pour les membres de l'embryon commencent à paraître.

PLANCHE V.

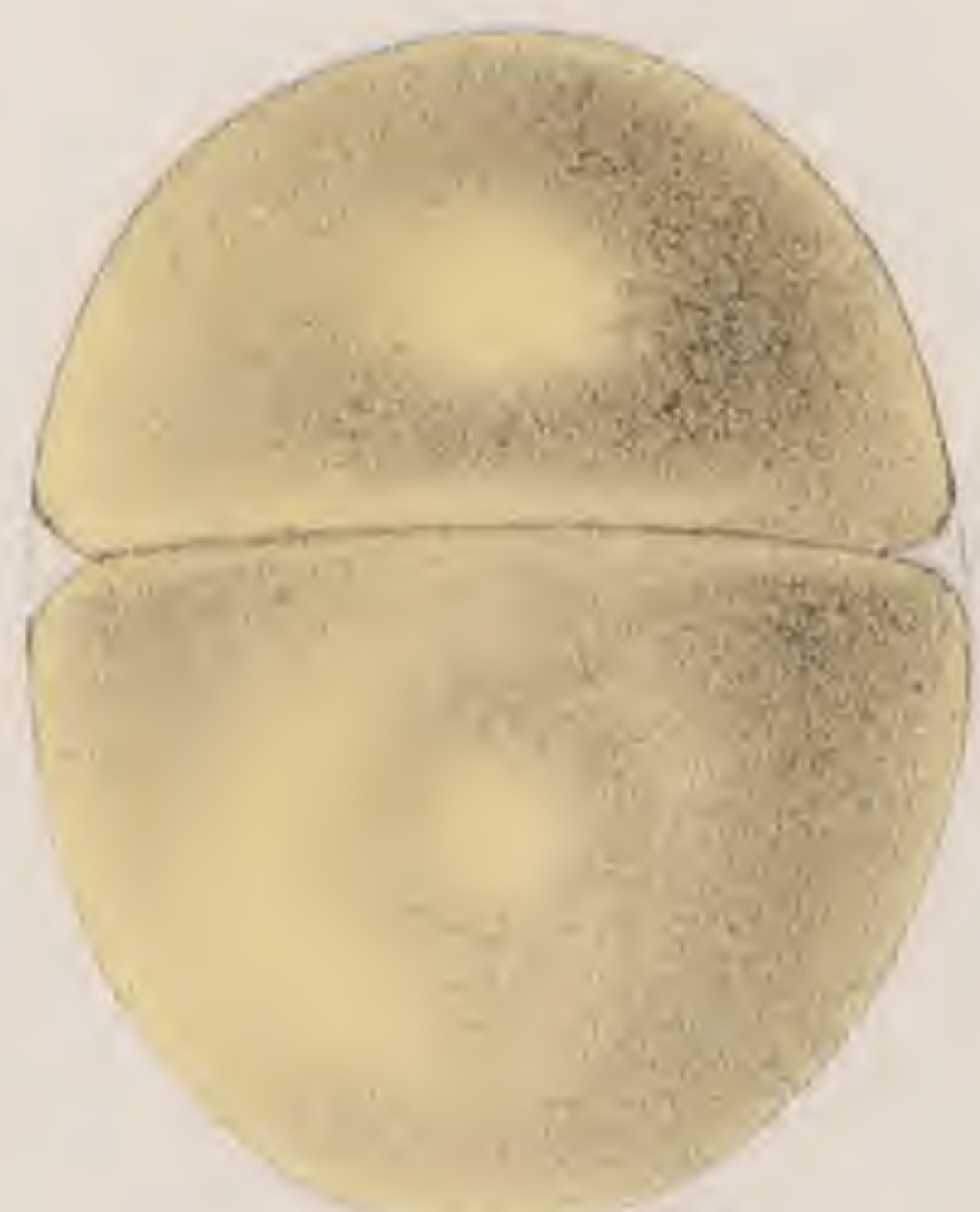
1-7. *Anchorella uncinata*. — 8-15. *Clavella hippoglossi*.

- Fig. 1. Les premières cellules du blastoderme sortent du deutoplasma, qui présente les caractères de celui des Chondracanthes. (Pl. IV, fig. 2 et 5.)
- 2. Les cellules se sont multipliées et le blastoderme s'est étendu sur la face inférieure de l'œuf qui est vu latéralement.
 - 5. *Idem* plus avancé, vu de la même manière.
 - 4. *Idem* vu du côté du dos. Les bourrelets aux dépens desquels vont se former les antennes et les membres sont formés.
 - 5. *Idem* un peu plus avancé. Les incisions pour les premiers appendices se sont déjà produites.
 - 6. Un embryon ayant atteint le même degré de développement que l'embryon représenté à la figure 5.
 - 7. Un embryon débarrassé des enveloppes de l'œuf.
 - 8. OEuf de *Clavella*. Les premières cellules sortent du deutoplasma.
 - 9. Cellules isolées sortant du vitellus.
 - 10. Le blastoderme s'est étendu sur les faces latérales de l'œuf qui est vu du côté du dos.
 - 12. Le même, un peu plus avancé, vu de la même manière.
 - 15. Le même vu latéralement.
 - 14. OEuf vu du côté du dos, montrant distinctement les cellules du blastoderme.
 - 15. OEuf montrant l'embryon tout formé. Il ne s'est pas encore étendu de cellules autour de l'extrémité céphalique.

FIN.



1.



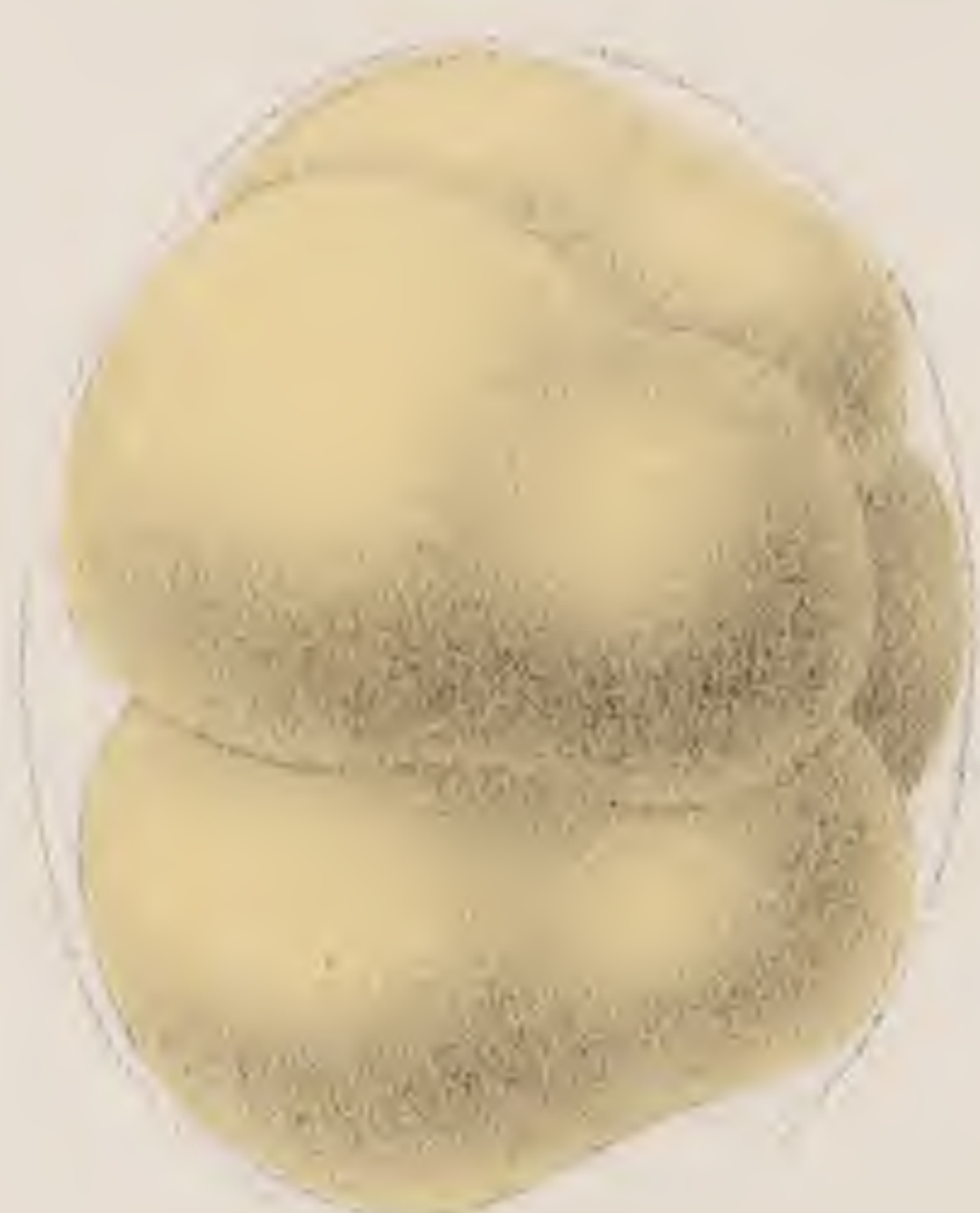
2.



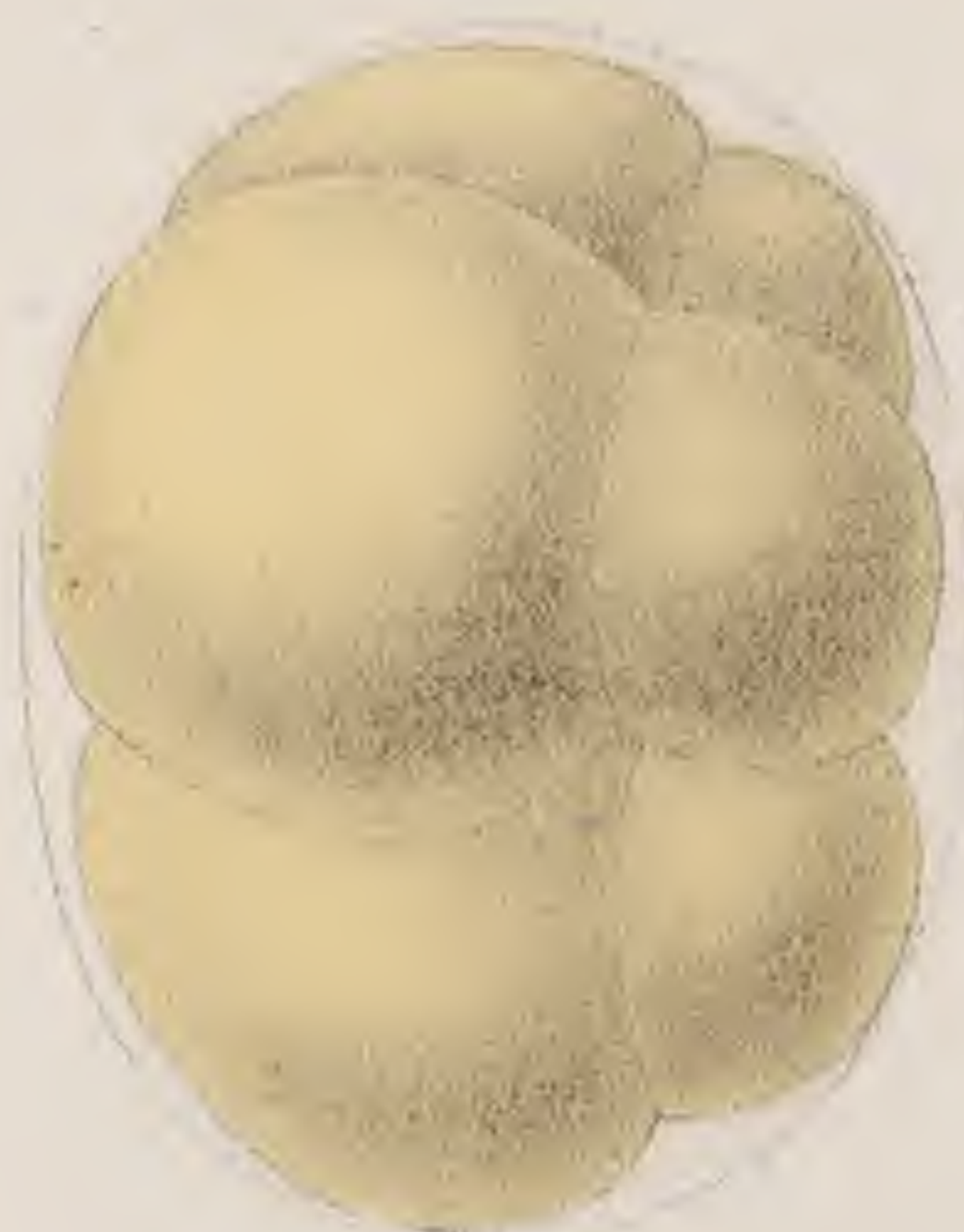
3.



4.



5.



6.



7.



8.



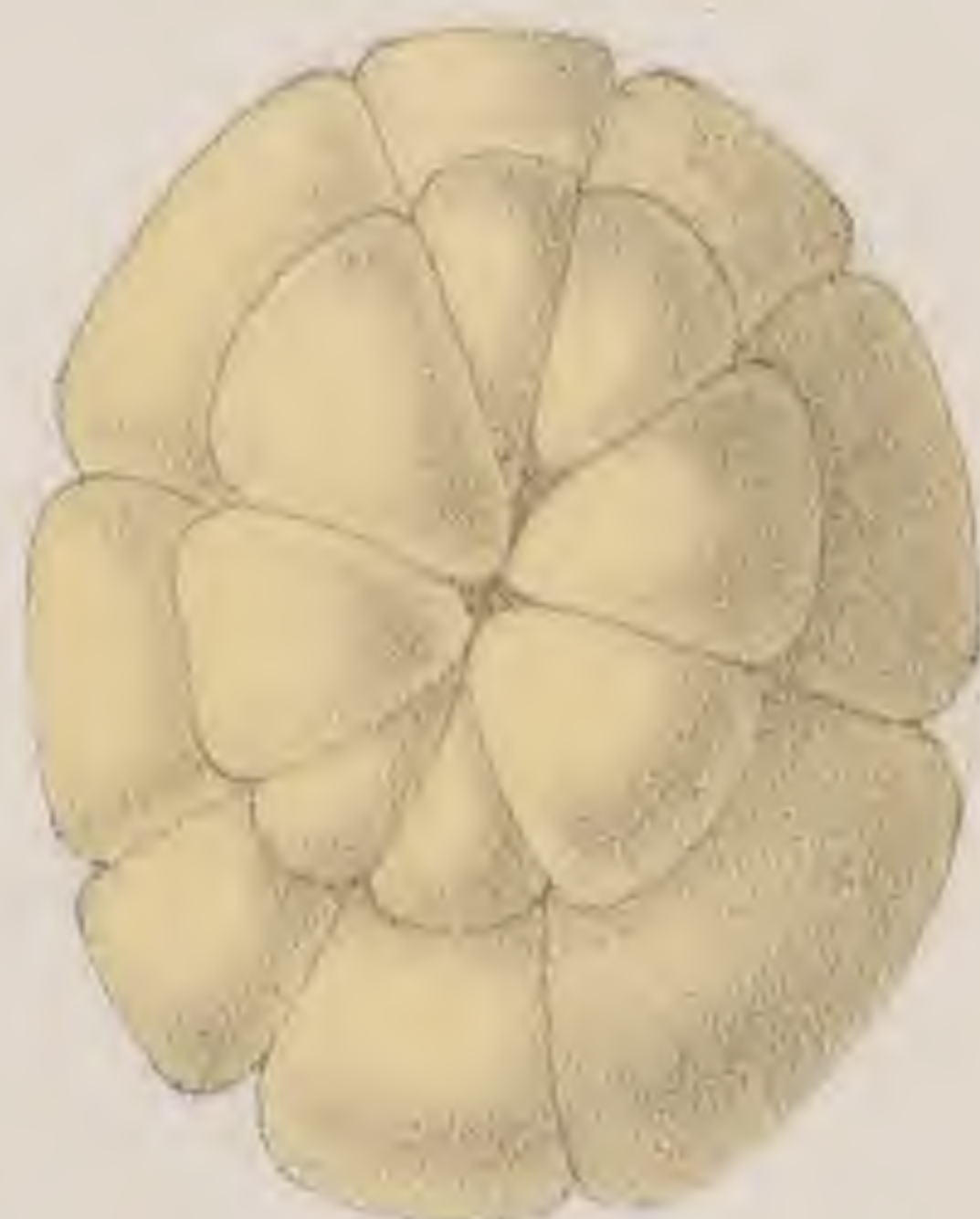
9.



10.



11.



12.



13.



14.



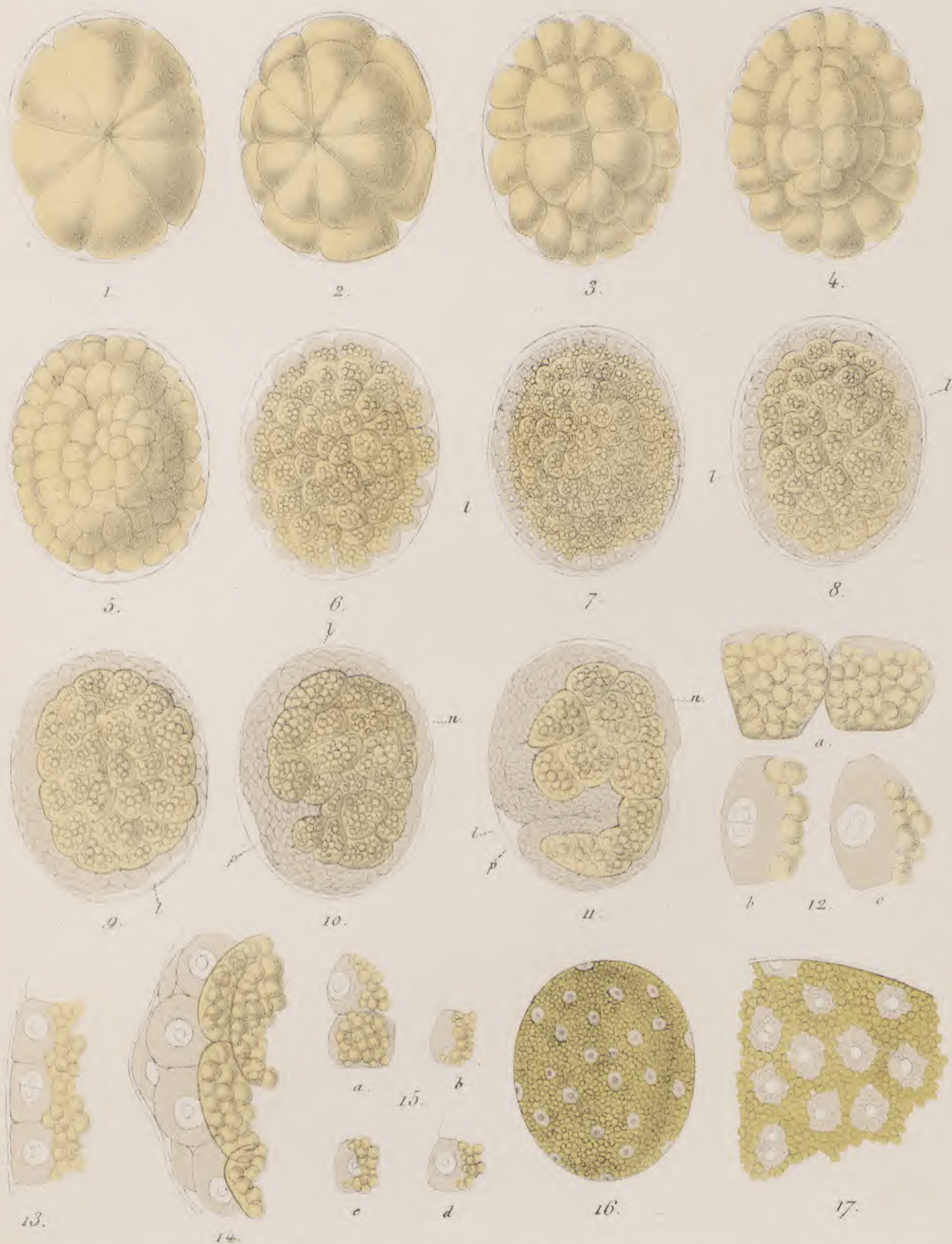
15.

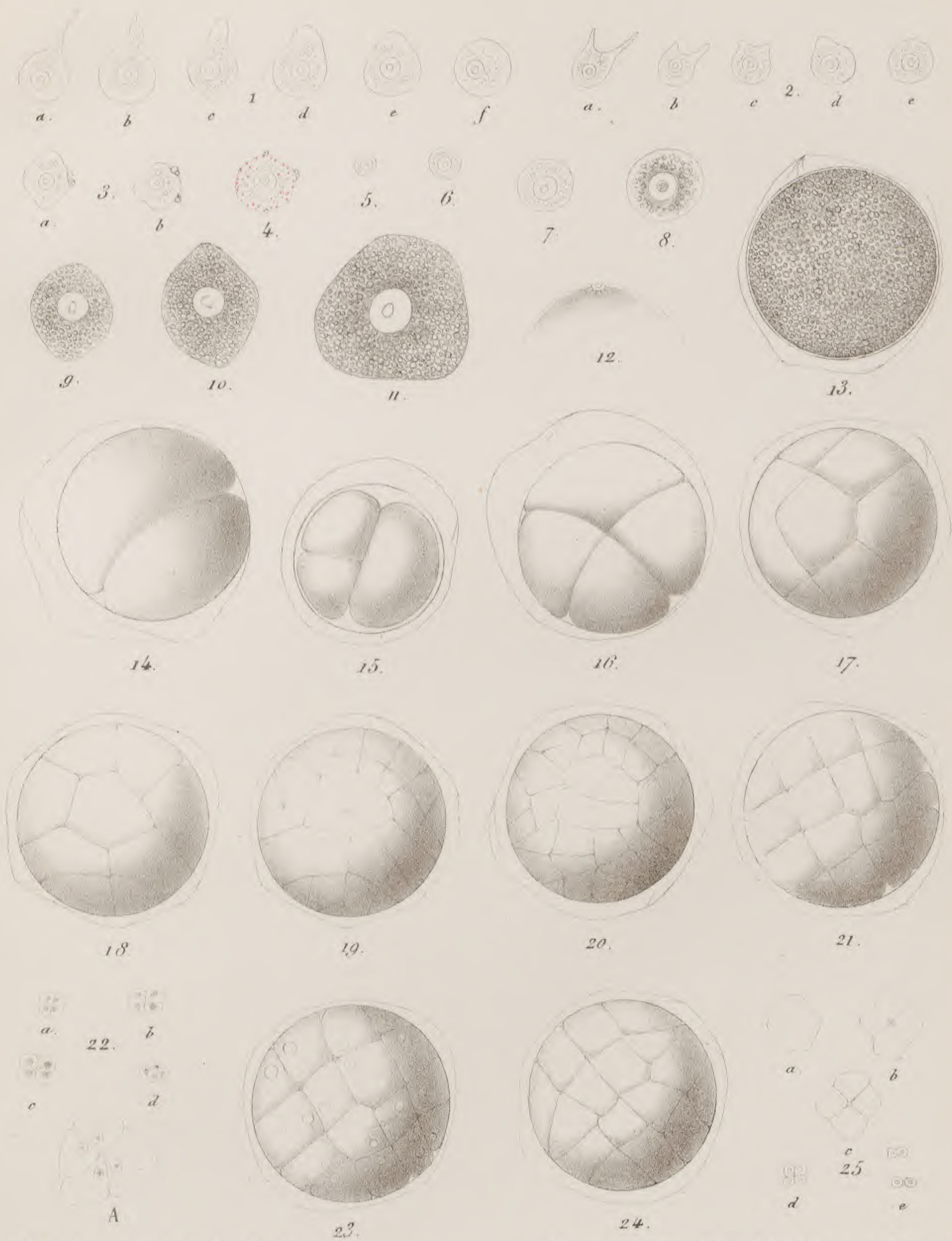


16.

Ed. Vogt, Beneden & Emile Bessels ad nat. del.

Lith. par G. Severens, lith. de l'Acad. Royale de Belgique





Ed. Von Bonaston & Emile Bessels ad nat. del.

Lith. par G. Stevereyns, lith. de l'Acad. Royale de Belgique.



1.



2.



3.



4.



9.



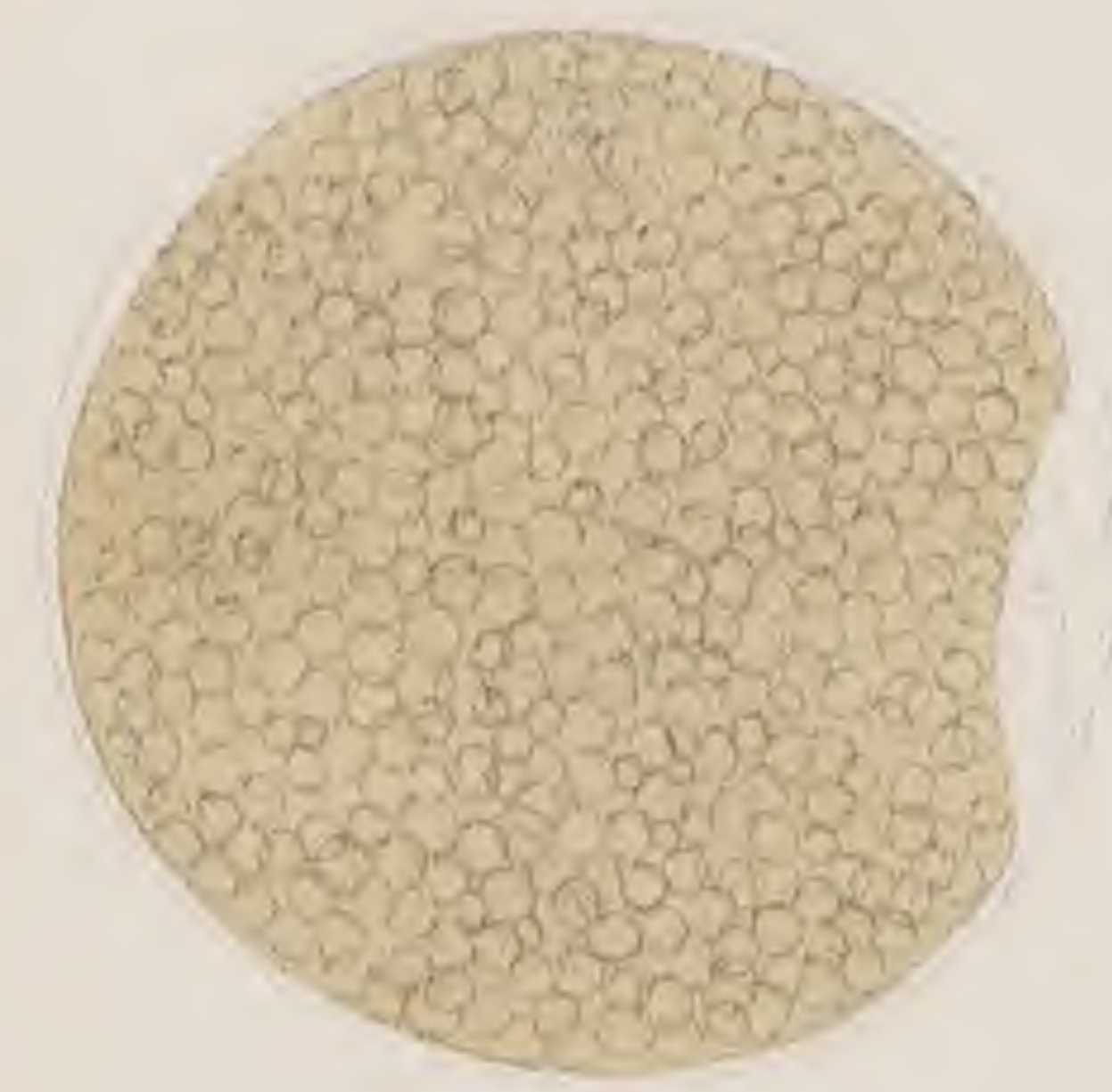
11.



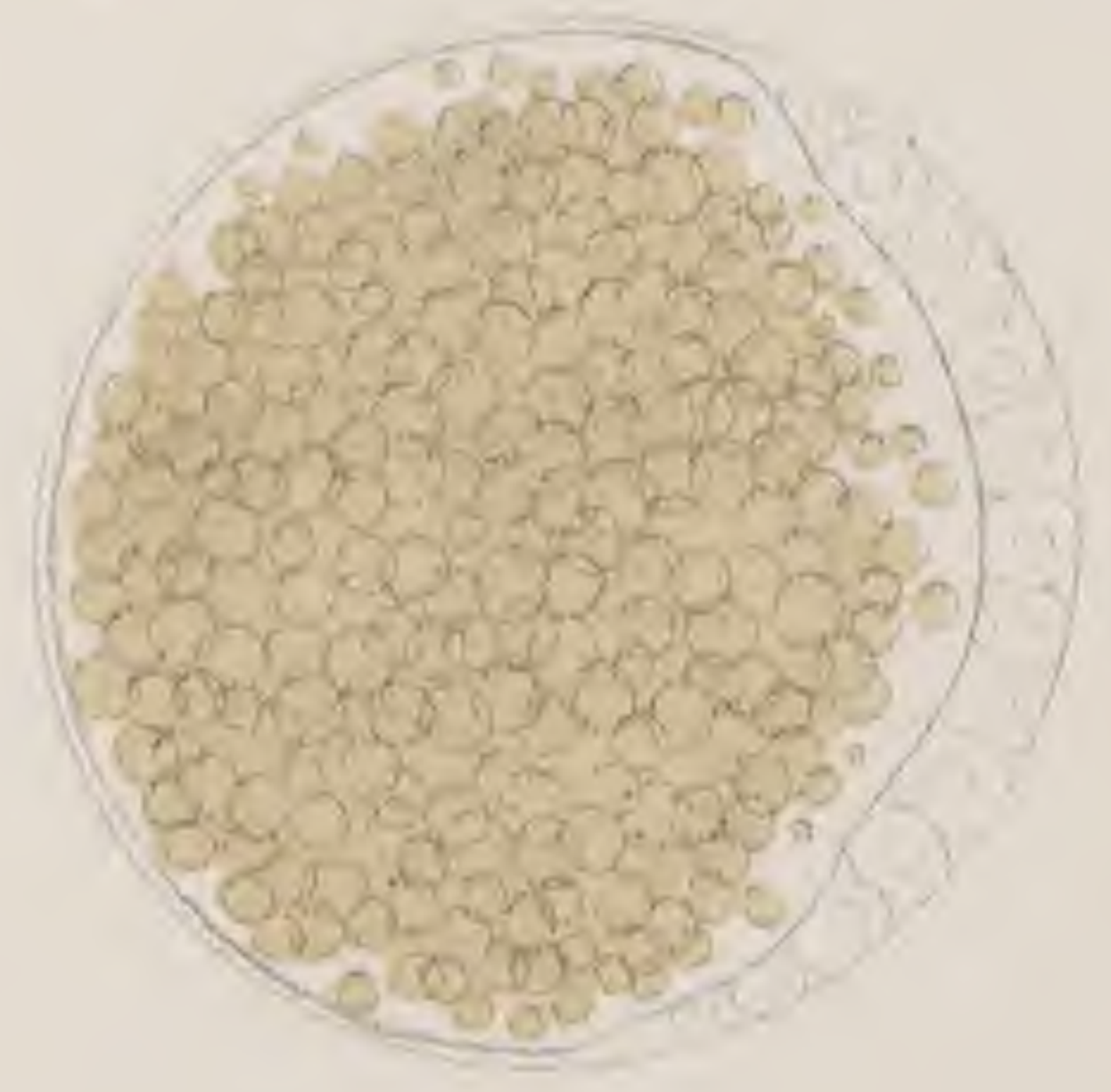
7.



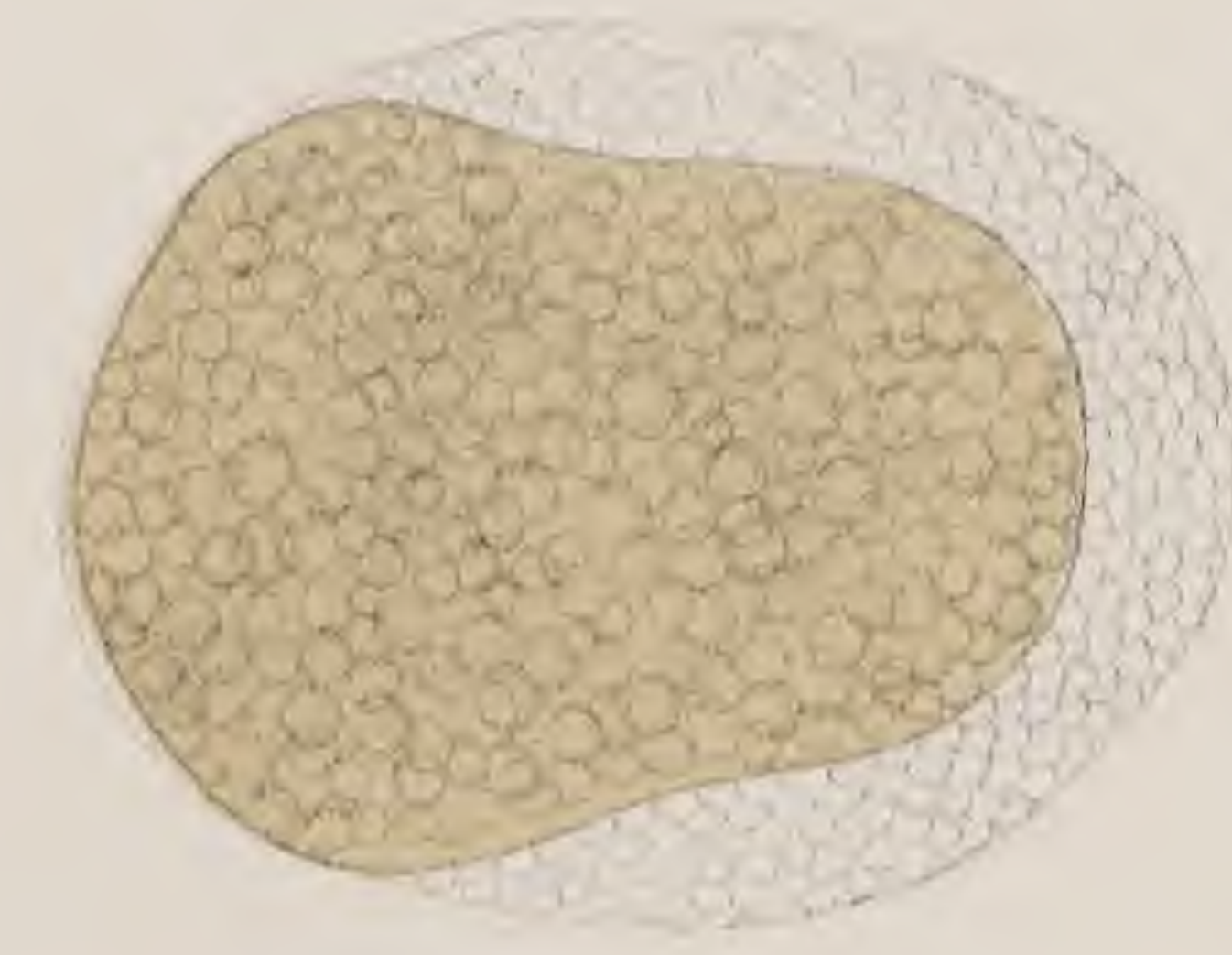
5.



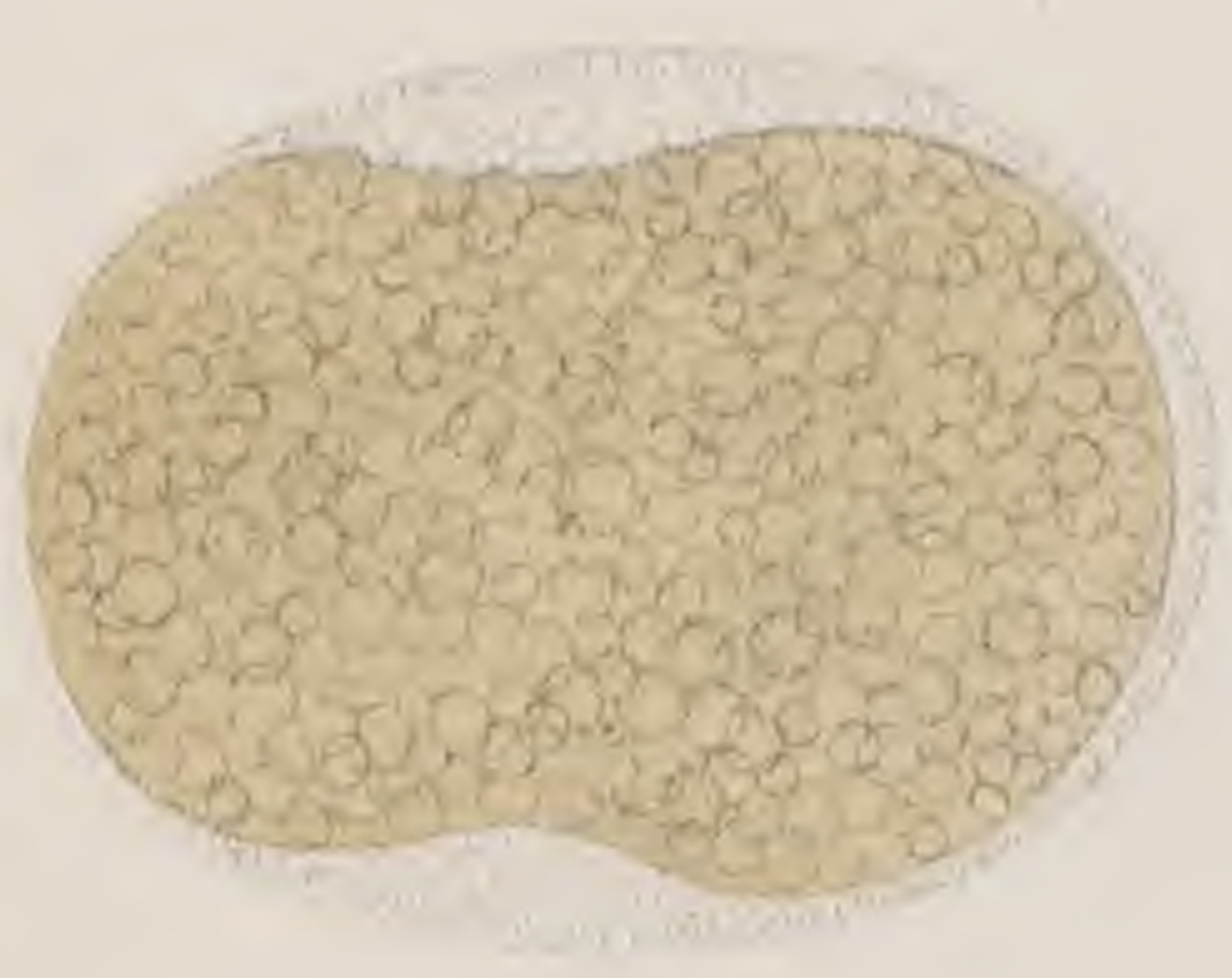
8.



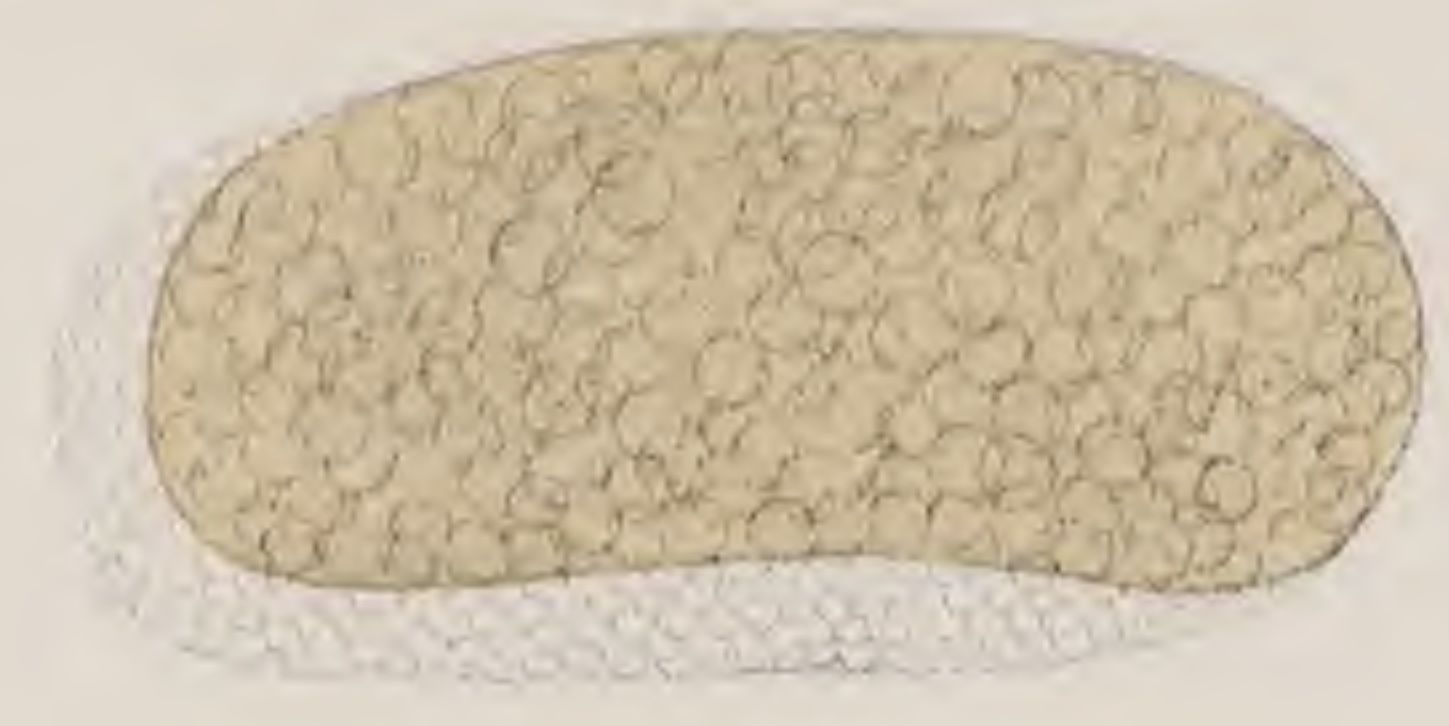
10.



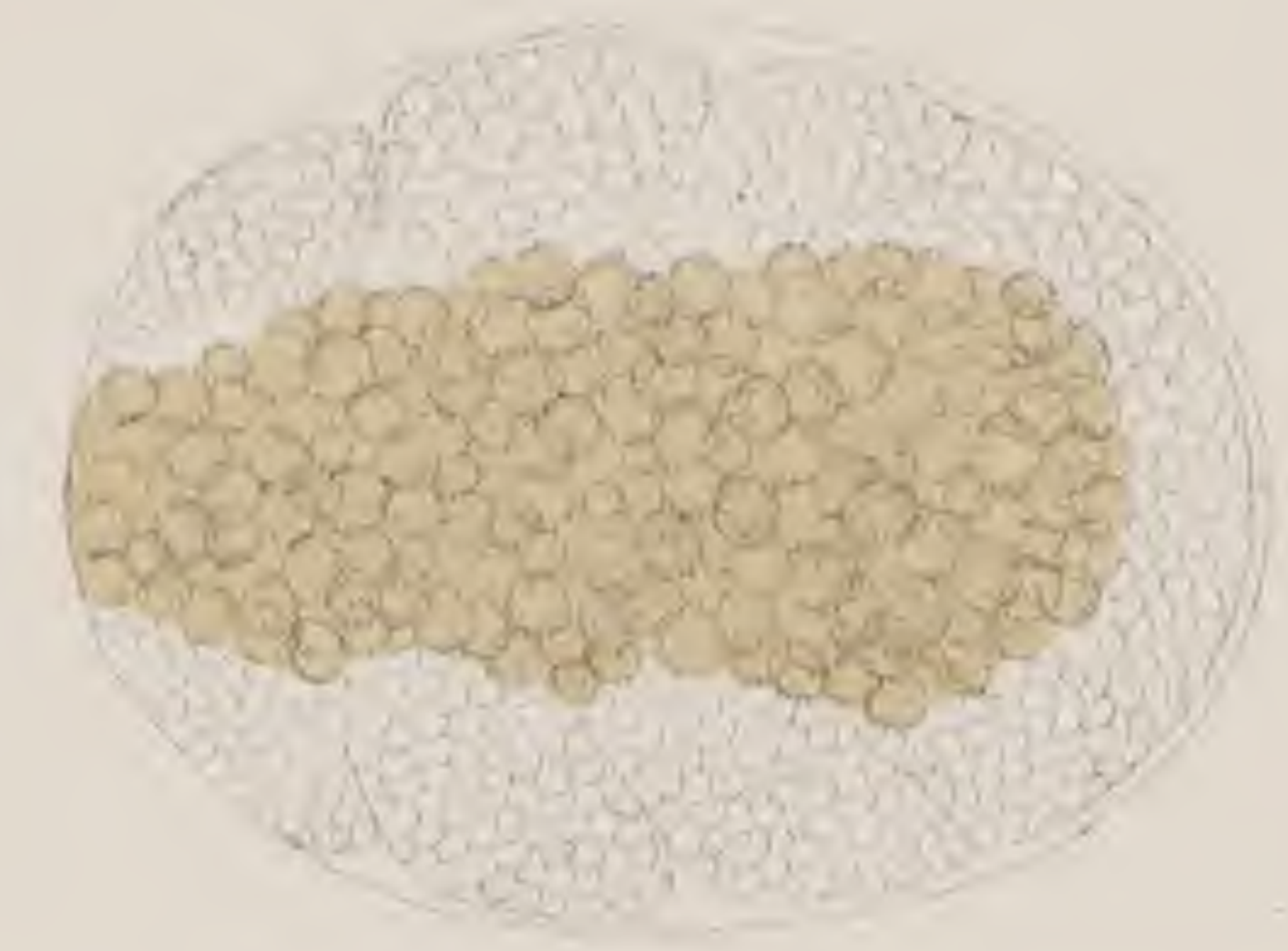
12.



14.



13.



15.