

RECHERCHES SUR L'EMBRYOGÉNIE DES CRUSTACÉS. — III. *Développement de l'œuf et de l'embryon des Sacculines* (SACCULINA CARCINI, Thomps.), par M. Edouard Van Beneden, docteur en sciences naturelles.

Dans une note communiquée à l'Institut de France (Académie des sciences) et insérée dans ses *Comptes rendus* (1), j'ai exposé les recherches que j'ai faites sur le développement de l'œuf ovarien des Sacculines (*Sacculina carcini*, Thomps.). Il résulte de ces observations que la grande cellule que M. Gerbe (2) a considérée comme représentant la cellule formatrice du vitellus est en réalité l'œuf tout entier; que l'œuf des Sacculines ne peut être comparé à l'œuf des oiseaux, puisqu'il est impossible d'y distinguer un jaune et une cicatricule; que la cellule polaire de l'œuf, qui a été considérée par M. Gerbe comme représentant cette cicatricule, n'est pas une partie de l'œuf, mais qu'elle représente le cordon protoplasmique que portent, à un de leurs pôles, les œufs ovariens des Anchorelles et des Lernéopodes; enfin, que cette cellule se détache de l'œuf mûr, qu'elle reste dans l'ovaire pour s'y diviser et donner naissance à de nouveaux œufs. L'importance des observations de M. Gerbe résultait de ce que l'auteur a vu, dans la double cellule et dans les deux noyaux dont se constitue à son début l'œuf ovarien des Sacculines, l'explication de la pré-

(1) *Comptes rendus de l'Académie des sciences*. 29 novembre 1869.

(2) *Comptes rendus de l'Académie des sciences*. 22 février 1869.

tendue découverte, faite par M. Balbiani, de l'existence, dans l'œuf des animaux, d'une seconde vésicule, à côté de la vésicule de Purkinje. D'après M. Gerbe, l'une des deux vésicules de l'œuf (vésicule balbianienne M.-Edw.) serait le centre de formation des éléments nutritifs du vitellus; l'autre (vésicule de Purkinje) serait le point de départ de l'embryon. La prétendue vésicule de Balbiani ne présente jamais, ni chez les araignées ni chez les myriapodes, les caractères ni le mode de développement d'une vésicule (noyau de cellule), et, loin d'exister dans les divers groupes du règne animal, elle manque même chez beaucoup d'araignées et de myriapodes. De plus il n'y a aucun rapprochement à établir entre le noyau vitellin de l'œuf des araignées et des myriapodes, et l'un des deux noyaux cellulaires de l'œuf des Sacculines. — Ce que M. Gerbe prend pour l'œuf des Sacculines est en réalité un œuf double : la cellule qui reste stationnaire dans son développement, pendant que l'autre se développe pour devenir un œuf, se détache de l'œuf arrivé à maturité et reste dans l'ovaire pour se multiplier ultérieurement et donner naissance à de nouveaux œufs.

J'ai l'honneur de présenter à la classe l'histoire du développement embryonnaire des *Sacculines*.

DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE.

L'œuf de la *Sacculina Carcini* présente une forme ellipsoïdale parfaitement régulière; son grand axe mesure environ 0,07 de millimètre sur 0,054 de millimètre que possède son petit axe. Au début du développement embryonnaire, l'œuf ne possède qu'une seule membrane, qui, d'après son mode de développement, doit recevoir le nom

de membrane vitelline. Elle est immédiatement appliquée sur le vitellus et elle reste la seule membrane de l'œuf pendant les premiers temps du développement de l'embryon — Le vitellus est formé de gouttelettes réfringentes, dont le volume est très-variable, et, si l'on écrase l'œuf avec prudence, on reconnaît que ces gouttelettes sont réunies entre elles par une sorte de ciment visqueux, transparent et finement granuleux : c'est le protoplasme de l'œuf. Il est impossible de distinguer la moindre trace de la vésicule germinative.

Après la ponte, les œufs forment, par leur réunion, des colonnettes ramifiées, qui sont l'homologue des ovisacs des Copépodes et des Lernéens, quoique leur structure ne soit pas la même.— Chez la plupart des Copépodes libres et parasites, chaque œuf est entouré d'une membrane propre, dépendant de l'ovisac, et celui-ci présente en outre une membrane commune. Cette membrane commune des ovisacs, qui retient les œufs réunis, manque chez les Sacculines, et les glandes cimentipares ne fournissent pas à chaque œuf une membrane complète, de façon à le renfermer dans une loge à parois propres : les ovisacs sont formés d'une masse aréolaire, et dans chaque aréole se trouve un œuf distinct. Ces organes ne méritent donc que bien imparfaitement le nom de tubes ovifères qu'on leur a donné.

Les glandes qui fournissent la substance dont se constitue la masse aréolaire des ovisacs ont été d'abord reconnues par M. Leuckart (1) qui leur accorde un épithélium cylindroïde. Ces cellules ont plutôt une forme conoïde

(1) Leuckart, *Carcinologisches. Archiv für Naturgeschichte*, 1859.

à base externe; elles sont granuleuses et pourvues d'un petit noyau. Lilljeborg a décrit et figuré la forme extérieure de ces glandes (1).

Peu de temps après la ponte, le développement embryonnaire commence; mais ce qui est bien remarquable, c'est que tous les œufs ne se développent pas avec la même rapidité. J'ai presque toujours trouvé, contrairement à l'observation faite par Fritz Müller, chez le *Lernaeodiscus* (2), que dans un même tube ovifère, on observe, les uns à côté des autres, des œufs à différents états de développement. J'ai vu des œufs qui renfermaient des embryons sur le point d'éclorre, à côté d'autres œufs qui étaient encore au début du développement embryonnaire et montraient à peine les premières phases du fractionnement du vitellus.

Le fractionnement du vitellus est d'abord total et l'œuf se divise en deux portions égales, à la suite de l'apparition à la surface du vitellus, autour de sa petite section, d'un sillon qui s'avance progressivement vers son centre (*fig. 17*). Bientôt après, il apparaît de la même manière un plan secteur passant par le grand axe de l'œuf (*fig. 18*), et l'on y reconnaît dès lors quatre segments vitellins, ayant chacun la forme d'un segment d'ellipsoïde qui aurait été divisé par deux plans perpendiculaires passant l'un et l'autre par le centre. Fritz Müller a figuré un œuf de *Lernaeodiscus* qui montrait le fractionnement du vitellus en quatre segments (3).

(1) Lilljeborg, *Supplément au Mémoire sur les genres Liriope et Peltogaster*. Upsala, 1860.

(2) Fritz Müller, *Die Rhizocephalen*. ARCHIV FÜR NATURGESCH. 1862.

(3) *Loc. cit*, pl. I. fig. 7.

A ce moment, il s'opère dans chacun des quatre segments vitellins une séparation entre les éléments nutritifs et l'élément protoplasmique du vitellus. J'ai vu quelques œufs chez lesquels cette séparation avait commencé à s'effectuer alors qu'ils présentaient encore la division en deux segments. Le protoplasme, entraînant le noyau des globes, se porte à l'un des pôles de l'œuf, qui est l'extrémité du petit diamètre suivant lequel se coupent les deux plans secteurs (*fig. 20*). On voit les quatre segments s'éclaircir de plus en plus en ce point et se débarrasser complètement des éléments nutritifs du vitellus, qui sont refoulés au pôle opposé. Chaque segment présente dès lors une partie claire, formée d'un protoplasme granuleux et d'un noyau vésiculeux très-pâle, et une masse foncée très-réfringente, beaucoup plus volumineuse que la première, qui se constitue de l'ensemble des éléments nutritifs du vitellus. Quand cette séparation s'est produite, un sillon apparaît dans chacun des quatre segments à la limite entre la partie claire et la partie foncée (*fig. 21*), et chacun d'eux se divise alors en deux globes dont l'un, plus petit, clair et transparent, est une cellule embryonnaire, tandis que l'autre, opaque et réfringent, n'a rien de commun avec une cellule. Les quatre cellules embryonnaires se multiplient par division : il s'en forme huit qui constituent, par leur réunion, une petite zone cellulaire, appliquée comme une calotte sur un point de la surface des grands globes. Les cellules embryonnaires se divisent encore ; la zone cellulaire s'étend de plus en plus en même temps qu'elle diminue d'épaisseur ; elle recouvre une partie de plus en plus considérable de la surface des quatre grands globes (*fig. 23*), et bientôt la zone s'étend sur toute leur surface, de façon à les englober dans une sorte de poche

cellulaire (*fig. 24*) qui est la membrane blastodermique. Pendant que les premières cellules embryonnaires se sont ainsi multipliées, les quatre grands globes ont perdu leurs limites d'abord si distinctes : ils se sont fondus l'un dans l'autre de façon à former un amas unique de matières nutritives à l'intérieur de la poche blastodermique (*fig. 23 et 24*).

Le blastoderme présente d'abord une épaisseur uniforme sur toute la surface de l'œuf. Il est formé d'une rangée unique de cellules dont on distingue clairement les noyaux, et dont il est bien difficile de distinguer les limites. Mais bientôt il s'épaissit considérablement dans la région qui doit devenir la face ventrale et sur les faces latérales de l'embryon, tandis qu'il se réduit du côté dorsal à une lame extrêmement mince à peine reconnaissable (*fig. 25*). On distingue parfaitement alors l'épaississement cellulaire ventral de l'embryon (*Keimstreif*), et je ne conçois guère comment certains embryogénistes ont pu dire que cet épaississement manque chez les Crustacés, quand le vitellus subit le fractionnement total (1).

A ce moment, il apparaît tout autour de l'extrémité céphalique de l'embryon un sillon circulaire dont le plan est perpendiculaire au grand axe de l'œuf. Il divise l'embryon en deux parties, l'une en avant, très-petite, l'autre en arrière qui comprend les cinq sixièmes de l'œuf. Cette première partie de l'embryon correspond à la partie antérieure de la future carapace dont le bord se prolonge latéralement en forme de cornes ; ce sont ces organes qui atteignent, chez quelques larves de Cirrhipèdes, un énorme développement. Cette particularité, qui paraît peu digne d'intérêt au pre-

(1) Fritz Müller, *loc. cit.* — Claus, *Die freilebenden Copepoden.*

mier abord, peut acquérir une très-grande importance au point de vue de l'histoire généalogique des Arthropodes; elle se présente avant que l'embryon manifeste la moindre trace d'appendices, et avant la formation de la membrane que j'ai désignée sous le nom de cuticule blastodermique. C'est un peu plus tard seulement que l'on trouve les premières traces de cette membrane cuticulaire. Elle s'accuse d'abord par un contour foncé que présente à l'extérieur la lame cellulaire de l'embryon. Ce contour s'épaissit, devient ensuite une véritable membrane anhiste, qui bientôt se détache des cellules embryonnaires : l'embryon subit une première mue. Dans le cours du développement, la membrane vitelline de l'œuf se déchire et tombe, et la cuticule blastodermique devient alors l'enveloppe externe de l'embryon. On peut dire que l'embryon naît sous la forme blastodermique. Ce qui est bien remarquable, c'est que la cuticule blastodermique accuse très-nettement la division primordiale de l'embryon en deux segments. On y distingue une partie antérieure où la membrane est beaucoup plus mince et plus délicate et qui présente un rayon de courbure beaucoup moindre que celui de la partie postérieure (*fig. 28* et suivantes); de sorte que, entre la partie antérieure à rayon de courbure plus court, et la partie postérieure dont le rayon de courbure est plus considérable, existe une sorte d'angle rentrant, peu prononcé cependant, qui correspond au sillon circulaire primordial de l'embryon (*fig. 28*). *La première forme embryonnaire des Arthropodes est donc dépourvue d'appendices articulés, et le corps se constitue de deux anneaux ou segments. C'est là la seule particularité que nous connaissions de cette première forme embryonnaire; elle rappelle singulièrement l'embryon de beaucoup de vers et*

spécialement d'un grand nombre d'annélides, où la division du corps en deux parties par un sillon circulaire est parfaitement accusée au moment de la naissance. A ces caractères de la cuticule blastodermique on distingue, au premier coup d'œil, si l'embryon qu'on a sous les yeux s'est débarrassé de la membrane vitelline, et si la membrane qui l'entoure est l'enveloppe primitive de l'œuf ou une membrane embryonnaire. La cuticule blastodermique est, du reste, très-extensible et aussitôt que la déchirure de la membrane vitelline s'est produite, le volume de l'œuf croît considérablement. Il atteint alors de 0.09 à 0.10 de millimètre suivant son grand axe sur 0.07 à 0.08 que présente son petit axe.

Les trois paires d'appendices caractéristiques de la forme nauplienne apparaissent simultanément. Ils sont d'abord simples, obliquement dirigés d'avant en arrière et de dedans en dehors, et ne consistent qu'en de simples petites colonnettes cellulaires. Mais à une époque très-peu avancée de leur développement, les appendices de la seconde et de la troisième paire deviennent bifides, et bientôt on reconnaît, à quelques courtes soies que présentent à leur extrémité chacun de ces appendices, les premières traces de la cuticule nauplienne (*fig. 29*).

Peu de temps après l'apparition de ces appendices on distingue les premières traces de l'œil qui se présente, dès le début, sous forme d'une petite tache pigmentaire unique, située sur la ligne médiane, assez loin en avant des antennes antérieures. A ce moment aussi les prolongements latéraux du bord antérieur de la carapace se sont déjà développés; ils se trouvent appliqués sur les faces latérales de l'embryon, dirigés en arrière et en dehors, et sont insérés en avant des antennes antérieures, dans le sillon circulaire primordial de l'embryon (*fig. 29 p*).

On reconnaît entre les points d'insertion de la seconde et de la troisième paire d'appendices, les premières traces de la bouche, sous forme d'un sillon transversal. La bouche est donc située très-loin en arrière (*fig. 29 b* et *30 b*). Derrière la bouche la lame cellulaire ventrale s'est considérablement épaissie par la formation de grandes et belles cellules qui, à cause de la pression qu'elles exercent les unes sur les autres, affectent une forme polygonale. Elles sont pourvues d'un grand noyau sphéroïdal, parfaitement transparent, à nucléole réfringent. Je ne sais quelle peut être la fonction de ces grandes cellules, ni ce qu'elles deviennent, et rien ne me porte à admettre l'opinion de M. Gerbe qui voit dans ces cellules les premières traces des organes sexuels.

La lame ventrale s'amincit considérablement à la face postérieure du corps, où elle donne insertion à deux sortes de papilles caudales qui affectent, dans les différentes formes naupliennes, des aspects divers et un développement très-variable. Du côté du dos la lame cellulaire est à peine reconnaissable.

Au moment de la naissance, la larve nauplienne présente une forme ovoïde, dont la grosse extrémité antérieure est légèrement tronquée (*fig. 31*). Le bord antérieur, bombé sur la ligne médiane, se prolonge latéralement en une sorte de petite corne qui est caractéristique du Nauplius des Cirrhipèdes et des Rhizocéphales. Les antennes de la première paire sont dirigées en avant, et portent à leur extrémité trois soies terminales également développées; une quatrième soie est insérée en dedans, à quelque distance de l'extrémité. On y reconnaît une légère indication des trois articles qui constituent toujours ces organes chez les Nauplius. Les appendices de la seconde et de la

troisième paire sont bifides à leur extrémité libre, et chacune des divisions porte quelques soies assez allongées. M. Gerbe (1) pense que d'après le nombre de ces organes il est possible de poser des diagnoses spécifiques de ces larves.

L'œil simple et unique, situé sur la ligne médiane, est devenu très-distinct; il se constitue d'une masse pigmentaire, entourée de petites cellules qui se distinguent par des caractères particuliers du reste de la masse cellulaire de l'embryon.

On reconnaît toujours, en arrière de la bouche, cet amas de grandes et belles cellules transparentes qui refoulent en haut et en avant le reste du vitellus. Il n'est pas possible de reconnaître au moment de la naissance aucune fibre musculaire, et néanmoins l'embryon nage librement au moyen de ses appendices qui battent l'eau comme autant de rames. Ils sont remplis de cellules dont les corps, indistincts, paraissent fondus en une masse commune, probablement contractile, où l'on ne distingue que des noyaux de cellules. C'est aux dépens de ces cellules que doivent se former les différents organes et les différents tissus des formes larvaires ultérieures; mais à cette époque de la phase nauplienne, la spécialisation n'a pas encore eu lieu et c'est la même masse cellulaire qui sécrète la cuticule et qui fait fonction de système musculaire. On ne distingue pas nettement les parois du tube digestif et je n'ai trouvé aucune trace du système nerveux; l'emplacement de la bouche est indiqué par un sillon profond.

Je me suis borné à l'étude de la première période du

(1) Gerbe, *Sur les Sacculina*. Extrait d'une lettre de M. J. Gerbe à M. Van Beneden (BULL. DE L'ACAD. ROY. DE BELG., 2^{me} série, t. XIII).

développement des Sacculines, dont la forme nauplienne est connue depuis les travaux de Thompson (1), d'Oscar Schmidt (2) et de Lindström (3); dès lors la place que ces animaux doivent occuper dans le cadre zoologique ne pouvait plus être douteuse. Mais les différentes phases du développement de cette forme larvaire n'avaient pas été étudiées. On ne connaissait pas chez ces Crustacés le mode de développement du blastoderme qui commence par un fractionnement total du vitellus pour s'achever sans fractionnement; et ces premiers phénomènes embryonnaires jettent une vive lumière sur la question de savoir quelle est la valeur des différentes parties dont se constitue l'œuf ovarien de ces animaux. Il est clair qu'on ne peut assimiler l'œuf des Sacculines à celui des oiseaux et des autres vertébrés ovipares.

Les observations que j'ai faites sur les premiers phénomènes embryonnaires dont le blastoderme est le siège, et sur la formation d'une cuticule blastodermique, ont une importance très-grande au point de vue de la théorie des descendances, et je me réserve de revenir sur ce point dans le travail qui résumera les résultats généraux de mes recherches sur l'embryogénie des crustacés. Enfin la succession des phénomènes qui précèdent l'éclosion de la larve nauplienne, et plusieurs particularités anatomiques de cette forme embryonnaire n'avaient pas encore été étudiées. Les phases ultérieures du développement des Sac-

(1) Thompson, *Entomol. Mag.*, vol. III, 1836.

(2) O. Schmidt, *Zeitschrift für gesammt. Naturwissens.*

(3) Lindström, *Öfvers. kongl. Vetensk. Akad. Förhandl.*, t. XII, 1855.

culines ont été observées par Hesse (1), Lilljeborg (2), Anderson (3) et surtout par Fritz Müller (4).

EXPLICATION DE LA PLANCHE.

1-4, *Anchorella uncinata*; 5-8, *Congericola pallida*; 9-31, *Sacculina Carcini*.

Fig. 1. — Groupe d'œufs d'une *Anchorella uncinata*, tels qu'ils se présentent en sortant de l'ovaire quand on a déchiré ses parois.

Fig. 2. — Groupe d'œufs provenant d'une toute jeune Anchorelle. On voit clairement que les œufs ne sont que des cellules agrandies et modifiées du cordon ovarien (Gross. 330.)

Fig. 3. — Groupe de jeunes œufs plus rudimentaires encore. (Gross. 330.)

Fig. 4. — Un œuf d'*Anchorella uncinata* portant à l'un de ses pôles le filament ovarien, formé de cellules discoïdes (Gross 330.)

Fig. 5. — Portion de l'appareil sexuel du *Congericola*, pour montrer comment le cordon ovarien entortillé et pelotonné dans le germigène se continue directement dans le germiducte, à l'entrée de cette glande.

Fig. 6. — Portion de cordon ovarien du germigène. On reconnaît l'analogie de structure avec le filament polaire de l'œuf des Anchorelles. (Gross. 330.)

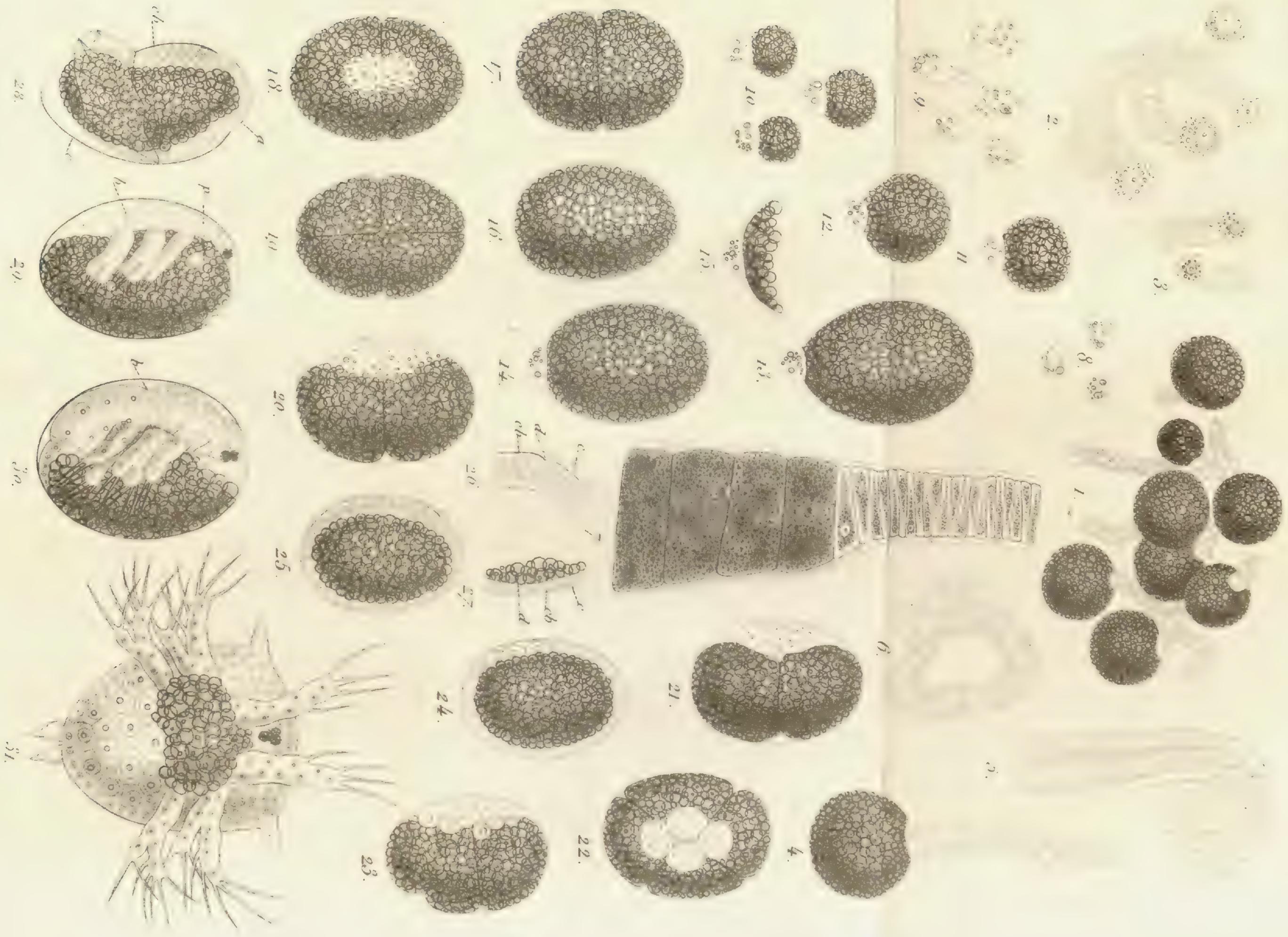
Fig. 7. — Portion de l'appareil sexuel du *Congericola* montrant bien la

(1) Hesse, *Observations sur des Crustacés rares ou nouveaux des côtes de France*, 10^{me} art. *Pellogasters et Sacculinidiens*.

(2) Lilljeborg, *Les genres Liriope et Pellogaster*. Upsala, 1859. — *Idem*, *Supplément au mém. préc.* Upsala, 1860.

(3) Anderson, *On the Anatomie of Sacculina*. ANNALS OF NAT. HIST., 3^{me} série, t. IX.

(4) Fritz Müller, *Die zweite Entwicklungsstufe der Wurzelkrebse*. ARCHIV. FÜR NATURGESCHICHTE, t. XXIX. — *Idem*, *Für Darwin*. Leipzig, 1864.



continuité au point d'union du germiducte avec le vitellogène, entre le cordon ovarien du germiducte et la pile d'œufs du vitellogène. (Gross. 550.)

Fig. 8. — Cellules-mères des œufs de *Sacculina carcini* observées dans l'ovaire peu de temps après la ponte. (Gross. 550.)

Fig. 9. — Cellules-mères en voie de multiplication par division.

Fig. 10. — L'une des deux cellules accolées grandit beaucoup; il s'y développe des éléments réfringents dont le nombre et le volume s'accroissent simultanément. Ils cachent complètement la vésicule germinative. On reconnaît l'analogie avec la fig. 2.

Fig. 11 et 12. — Idem. L'œuf s'est développé davantage. La cellule polaire ne se modifie pas : elle reste stationnaire. On reconnaît l'analogie avec la fig. 4.

Fig. 13 et 14. — Œufs arrivés à maturité. La cellule polaire est toujours accolée à la surface. On voit la membrane vitelline s'avancer entre le vitellus de l'œuf et la cellule polaire.

Fig. 15. — La cellule polaire va se détacher.

Fig. 16. — Œuf chez lequel la cellule polaire s'est détachée. Il est encore déprimé au pôle où se trouvait insérée la cellule.

Fig. 17-23 — Différentes phases du fractionnement.

Fig. 24. — Le blastoderme est formé.

Fig. 25. — L'épaississement cellulaire ventral a apparu. On reconnaît en avant le sillon circulaire primordial, et on distingue la membrane anhiste (cuticule blastodermique) sécrétée par les cellules du blastoderme.

Fig. 26. — Portion de l'épaississement cellulaire ventral au niveau du sillon circulaire primordial. *e* membrane vitelline; *cb* cuticule blastodermique; elle est plus délicate en avant du sillon. *S* sillon primordial.

Fig. 27. — Portion de la lame cellulaire dorsale à la même phase du développement; *c* membrane vitelline; *cb* cuticule blastodermique; *d* cellules dorsales.

Fig. 28. — Embryon, vu du côté du dos, en partie sorti de l'intérieur de l'œuf déchiré. On distingue très-bien, surtout au niveau du sillon primordial, la cuticule blastodermique plus mince en avant du sillon.

Fig. 29. — Embryon entouré de la cuticule blastodermique. Les trois paires d'appendices ont apparu et on distingue la tache pigmentaire qui indique les premières traces de l'œil. Une dé-

pression s'est produite à la face ventrale au niveau de l'emplacement de la bouche. On distingue entre l'œil et les antennes antérieures l'indication des cornes latérales.

Fig. 30. — Embryon plus avancé dans son développement et sur le point d'éclore.

Fig. 31. — La larve au moment de la naissance, vue par la face ventrale.

Matériaux pour la faune belge : Crustacés Isopodes terrestres; par M. Félix Plateau, professeur à l'athénée royal de Bruges.

En donnant la liste des Isopodes terrestres qu'on observe en Belgique, je n'ai pas eu la prétention de faire du neuf en zoologie; mais j'ai cru qu'il y avait de l'utilité à travailler à l'achèvement de notre faune carcinologique.

M. P.-J. Van Beneden a indiqué sept espèces d'Isopodes marins appartenant à la faune belge (1); en y ajoutant les espèces terrestres que j'énumère dans la notice actuelle et l'*Asellus aquaticus*, on voit que le groupe des Isopodes est représenté dans nos contrées par dix-sept espèces.

Il eût été facile de doubler ce nombre en adoptant une foule de Porcellionides décrits par Panzer (H. Schäffer) (2) et par Koch (3); mais cette manière d'agir eût été peu scientifique. Dès 1832, F. Brandt, dans son *Conspectus* (4), a

(1) *Recherches sur la faune littorale de Belgique (Crustacés)* (MÉM. DE L'ACAD. ROY. DE BELG., t. XXXIII, 1861), pp 142 à 144.

(2) *Faunae insectorum Germanicae initia*. Nuremberg; 1798.

(3) *System der Myriapoden mit den Verzeichnissen und Berichtigungen zu Deutschlands Crustaceen.*, etc. Regensburg; 1847.

(4) *Conspectus monographiae Crustaceorum oniscodorum Latreilli* (ACADEMIAE SCIENTIARUM ANNO 1832 HEXIBITAE). Mosquae; 1835.