

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

ARCHIVES  
DE  
**ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE**  
ET GÉNÉRALE

**HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE  
ÉVOLUTION DES ANIMAUX**

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

**HENRI DE LACAZE-DUTHIERS**

MEMBRE DE L'INSTITUT DE FRANCE

(Académie des sciences)

PROFESSEUR D'ANATOMIE COMPARÉE ET DE ZOOLOGIE A LA SORBONNE

(Faculté des sciences)

FONDATEUR ET DIRECTEUR DES LABORATOIRES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

DE ROSCOFF (FINISTÈRE)

ET DE LA STATION MARITIME DE BANYLLS-SUR MER (PYRÉNÉES-ORIENTALES)

(Laboratoire Arago)

---

**DEUXIÈME SÉRIE**

TOME DEUXIÈME

1884

---

PARIS  
LIBRAIRIE DE C. REINWALD  
45, RUE DES SAINTS-PÈRES, 45

# ÉVOLUTION DE LA SACCULINE

(*SACCULINA CARCINI* THOMPS.)

CRUSTACÉ ENDOPARASITE DE L'ORDRE NOUVEAU

DES

## KENTROGONIDES

PAR

LE D<sup>r</sup> YVES DELAGE

Professeur de zoologie à la Faculté des sciences de Caen,  
Directeur du laboratoire maritime de Luc.

PL. XXII à XXX).

A H. DE LACAZE-DUTHIERS.

Il y a trois ans, étant à Roscoff, je cherchais à réunir péniblement les matériaux d'une étude de la faune locale. Rebuté par la difficulté de mener seul à bien une étude qui eût demandé les efforts combinés de plusieurs, je vous demandai de m'indiquer un sujet de travail.

Votre réponse est aussi présente à ma mémoire que si elle datait d'hier. — Prenez la Sacculine, me dites-vous. On croit la connaître, on ne la connaît point. Attendez-vous à rencontrer bien des obstacles. Si vous êtes persévérant, vous les renverserez, et vous serez récompensé par une ample moisson de faits nouveaux et de résultats inattendus. — Aucune de ces prévisions n'a été démentie. J'ai eu bien des déboires, presque des défaillances; mais vous m'avez soutenu par votre exemple et par vos conseils et les résultats ont dépassé mes espérances.

Comment vous aviez deviné tout ce que contenait en puissance l'étude que vous m'abandonniez si généreusement : je le sens, sans pouvoir l'expliquer. C'est cette intuition que donne la longue habitude des animaux de la mer au petit nombre de ceux qui savent les observer.

C'était là une raison, plus que suffisante, de vous offrir ce travail ; mais j'en avais une autre, plus importante encore à mes yeux.

Il semble aujourd'hui que celui qui veut faire école n'ait d'autre but que d'amener ses prosélytes à partager ses opinions théoriques, et surtout à produire des travaux qui les confirment. Vous comprenez autrement votre rôle et vous voyez les choses de plus haut. Convaincu de l'excellence de vos idées, vous n'exigez pas cependant qu'on les partage. Non seulement vous laissez à ceux qui vous entourent la plus entière liberté dans l'interprétation des faits, mais vous prodiguez à tous, sans distinction d'opinion, vos conseils avec la même libéralité.

Car vous pensez que la vérité se dégagera toujours, pourvu que l'étude soit impartiale, et qu'une série d'observations bien faites sert plus que tout le fatras des discussions scolastiques. C'est pourquoi vous enseignez à vos élèves, avant tout, les méthodes d'investigation, la manière d'aborder un problème, de le retourner, de le diviser, de le résoudre, et aussi, prêchant d'exemple, la persévérance, la suite dans le travail, la conscience dans l'observation, la sobriété dans les inductions théoriques.

Et c'est ainsi que vous avez su créer autour de vous un groupe de chercheurs pénétrés de votre esprit scientifique, et mériter vraiment le beau nom de CHEF D'ÉCOLE.

Luc, le 26 juin 1884.

## I

## INTRODUCTION.

La nature s'observe; elle ne se devine pas!

Les hypothèses les plus séduisantes, les théories les plus rationnelles, les inductions les mieux conduites n'ont pas la valeur d'un seul fait bien positif. Tout le monde est d'accord sur ce principe, mais l'application en est souvent fort embarrassante.

Faut-il, sous prétexte de rigueur scientifique, s'interdire toute généralisation? Quand les êtres nous montrent dans leur organisation tout entière une conformité évidente qui est le résultat et la preuve d'une origine commune, devons-nous négliger d'en tirer parti? Non certes, mais où s'arrêter? Où cesse la généralisation légitime, où commencent les écarts d'imagination? — Dans la hiérarchie des caractères anatomiques et embryogéniques, chacun sent que certains peuvent être étendus sans crainte à la famille, à l'ordre, à la classe même, dès qu'on les a vérifiés dans un nombre de types suffisant; pour d'autres, au contraire, on se sent tenu à plus de réserve. — Mais, dans tout cela, rien de précis; point de criterium, point de guide autre que le sens intime et la sagacité de l'observateur. Aussi, malgré les efforts les plus sincères pour s'en tenir à des généralisations prudentes, le chercheur tombe-t-il parfois dans l'erreur lorsqu'il s'adresse à des types anormaux.

La Sacculine semble précisément un de ces êtres faits pour refroidir les imaginations aventureuses.

Ce singulier parasite, réduit à un sac contenant des glandes génitales, a été longtemps ballotté par les zoologistes d'une classe à l'autre du règne animal. Mais la découverte des larves et de leurs premières transformations démontra que c'était un crustacé du groupe des Cirripèdes. Dès lors le champ des hypothèses se trouva restreint. On connaissait le point de départ, identique à celui de l'Anatife; en le torturant un peu, le point d'arrivée se laissait ramener au type du même animal: il n'était pas difficile de combler la

lacune des transformations intermédiaires en calquant le développement de la Sacculine sur celui des Cirripèdes normaux. M. Kossmann avait même imaginé le détail des faits d'une manière si ingénieuse que ses hypothèses avaient rallié tous les zoologistes. Dans les livres classiques mêmes, on admettait sans discussion sa manière de voir.

Or il se trouve que rien de tout cela n'est vrai ; que les homologues établies entre les parties du corps de l'adulte et celles du Cirripède normal sont, à peu près toutes, inexactes, et que le développement ne ressemble en rien à ce que l'on avait imaginé.

De pareils exemples abondent : bien peu sont plus frappants que celui-là.

Hélas ! il ne nous donne pas le criterium cherché, mais il nous montre, une fois de plus, que l'on ne saurait être trop circonspect dans la généralisation ; que l'adulte ne porte pas toujours en lui les caractères nécessaires pour discerner les homologues véritables de ses organes ; que les rapprochements faits entre les êtres considérés à l'état parfait, si vraisemblables qu'ils paraissent, sont toujours artificiels ; et que l'Embryogénie est la seule base solide de la Morphologie.

## II

### BIBLIOGRAPHIE.

Dans cette rapide esquisse bibliographique, je n'ai point l'intention de donner un résumé détaillé des travaux publiés jusqu'à ce jour sur la Sacculine et les animaux voisins. Je veux seulement tracer l'histoire du développement de nos connaissances à leur égard. Quant aux détails, ils seront examinés au cours du mémoire.

Les parasites qui nous occupent doivent avoir été connus depuis bien longtemps par les zoologistes, car les pêcheurs eux-mêmes les ont remarqués. Ils désignent entre eux les Sacculines sous le nom d'*œuf de crabe* et le distinguent des véritables œufs auxquels ils donnent le nom de *graine*.

C'est un zoologiste italien, CAVOLINI (I) <sup>1</sup>, qui paraît les avoir étudiés le premier (en 1787). Chose remarquable, il eut la bonne fortune de voir éclore les larves, et put rattacher l'animal à la classe à laquelle il appartient vraiment. Il en fit un crustacé qu'il rapporta au *Monoculus telemus*, de Linné. Mais il fit complètement fausse route dans l'appréciation des rapports de l'adulte avec les larves. Il prit le premier pour une production morbide développée sur le crabe et servant simplement d'enveloppe aux œufs du parasite. Il pensait que les jeunes, devenus grands, pondaient leurs œufs sous l'abdomen du crabe (*Cancer depressus*) et que ceux-ci, par leur présence, déterminaient la formation d'une membrane charnue autour d'eux.

Cette observation tomba dans l'oubli. Pendant un siècle et demi il ne fut plus question des *Monoculus* des crabes, et c'est seulement en 1854, après que l'animal eut été retrouvé par Thompson, puis par Rathke, que Steenstrup (X) rapporta à Cavolini l'honneur d'en avoir parlé le premier.

En 1836, J. V. THOMPSON (II), sans connaître les observations de Cavolini, retrouva le parasite. C'est l'espèce même qui vit sur le *Carcinus maenas* qu'il étudia, celle par conséquent qui fait l'objet de ce mémoire, et il lui donna le nom de *Sacculina* qu'on lui a rendu aujourd'hui à juste titre. L'étude qu'il fit de l'adulte ne fut pas très heureuse : il prit la ponte pour l'ovaire et la masse viscérale tout entière pour un testicule monstrueusement développé. Quant aux vrais testicules, il ne les vit pas. Cette erreur eut cependant un avantage, c'est de lui faire admettre l'hermaphroditisme de la Sacculine. Partant de ce fait et de l'observation des larves, il arriva à cette conclusion que la Sacculine doit être rapportée aux Cirripèdes, bien que sous plusieurs rapports elle diffère non seulement de ceux-ci, mais de tous les crustacés en général.

<sup>1</sup> Les chiffres romains renvoient aux numéros de l'index bibliographique de la page 433.

Ces observations pleines de justesse, surtout si on les compare à celles qui suivirent, eurent d'abord le même sort que celles de Cavolini. Mais leur oubli dura moins longtemps. Elles furent ressuscitées vingt-trois ans plus tard par Leuckart (XVI), en 1859.

En 1842, RATHKE (III), qui ne connaissait ni les observations de Cavolini ni celles de Thompson, retrouva pour la troisième fois le parasite et en découvrit une nouvelle forme sur les Pagures. Il les réunit dans un même genre qu'il nomma *Peltogaster* et désigna les deux espèces sous les noms de *P. Paguri* et de *P. Carcini*. Son travail ne réalisa pas, tant s'en faut, un progrès sur ceux de ses précurseurs. Il vit dans le pédicule un simple support terminé par une ventouse attachée au Pagure sans léser les téguments. Il prit le cloaque pour une bouche-anus et la cavité incubatrice pour une chambre digestive chargée en même temps de recevoir les œufs. Ces derniers faits le frappent, il y revient sans cesse, il voit une ressemblance avec la cavité gastro-génitale des Actinies, et pour un peu ferait de son animal un Cœlentéré. Cependant, il consent à le laisser parmi les vers et en fait un Trématode aberrant. — Nous voilà bien loin des judicieux rapprochements de Thompson et même de Cavolini.

En 1848, LEUCKART (V) fit voir les relations du parasite avec les crustacés inférieurs.

En 1850, DIESING (VI), ignorant les travaux de Leuckart et de Thompson et parlant sans doute d'après la description de Rathke, sépara avec raison le parasite du Pagure de celui du Crabe : il conserva au premier le nom de *Peltogaster Paguri* (Rathk.) et fit du second la *Pachybdella Rathkei* (Dies.). Il les plaça l'un et l'autre parmi les vers, dans son ordre des *Myzelminta* et dans son sous-ordre des *Bdellidea*. Le nom de *Peltogaster Paguri* est resté à bon droit. Celui de *Pachybdella* a été employé jusqu'au jour où Leuckart

eut montré que celui de *Sacculina*, donné douze ans auparavant par Thompson, avait la priorité. D'ailleurs, Diesing ne donne sur sa *Pachybdella* aucun renseignement anatomique.

En 1833, BELL (VII) parle des Sacculines comme d'un parasite fréquent sous l'abdomen des crabes et surtout du *Portunus marmoratus* (Leach), mais il ne les nomme pas, ne dit rien de leurs affinités et les désigne seulement sous le nom de « remarkable parasite ». Il parle de l'ovaire, prend la cavité incubatrice pour un tube digestif, le cloaque pour un anus et considère, le premier, le pédoncule, comme terminé par une boucle au moyen de laquelle le parasite suce les sucs du crabe. Cette opinion erronée persistera jusqu'à la découverte des tubes radiciformes par Fritz Müller, et même au delà.

La même année, O. SCHMIDT (VIII), dans une courte remarque, décrit sommairement, mais substantiellement, les larves et affirme que le parasite est un crustacé et ne peut plus désormais être regardé comme un Trématode.

En 1854, STEENSTRUP (X) met en lumière les travaux de Cavolini. Il reconnaît que le parasite est un Crustacé, et nie à priori son hermaphroditisme mis en avant par Rathke, en s'appuyant sur ce que les crustacés sont toujours dioïques, à l'exception de quelques Cirripèdes dont on ne peut songer à rapprocher la Pachybdelle.

Déjà Cavolini avait trouvé associé au parasite qu'il avait découvert un petit crustacé qu'il rapportait à l'*Oniscus squilliformis* (Pallas). Rathke le vit aussi et lui donna le nom de *Liriope pygmaea*. Il le rapporta à la famille des Isopodes et le considéra comme une proie avalée par le *Pellogaster*. C'est alors que Steenstrup, étudiant les faits de plus près, constata que la Liriope n'était pas libre dans la cavité digestive de la Pachybdelle, mais enfermée dans un sac attaché à elle. Au lieu de voir dans ces rapports un fait de parasitisme,

il considéra les Liriopēs comme les larves des Pachybdelles et des Peltogaster et, par suite, ceux-ci comme des Isopodes de la famille des Bopyrides, apportant ainsi dans une question déjà difficile un nouvel élément de confusion.

Dans un post-scriptum de son mémoire, il déclare abandonner toutes ces idées à la suite de la lecture des observations d'Oscar Schmidt.

En 1835, LINDSTRÖM (XII) fait remarquer les cornes frontales des larves (déjà vues et représentées par Cavolini), et s'appuie sur ce caractère pour rapprocher les Peltogaster des Cirripèdes.

La même année, KROEYER (XIII) ajoute aux deux genres déjà connus le genre *Sylon*. Mais il omet de le caractériser et de conserver un exemplaire. Personne depuis n'a pu retrouver le *Sylon*, en sorte que c'est là un genre que, sauf Kroeyer, personne n'a vu, et dont personne ne connaît les caractères. Le retrouvera-t-on ?

En 1858, J. ANDERSON (XV), dans un travail remarquable, bien que fort court, et que les auteurs suivants semblent avoir ignoré, constate que le *Peltogaster Paguri* s'attache à son hôte par un pédoncule qui traverse les téguments de celui-ci. Il rapporte au docteur T.-S. VRIGHT la découverte d'un tube qui part du pédoncule et se ramifie bientôt en d'innombrables rameaux d'une couleur cuivrée qui se répandent dans tout le corps du Bernard. Faute d'indications bibliographiques suffisantes, je n'ai pu trouver le mémoire de Vright, si tant est qu'il ait publié sa découverte. Anderson retrouve lui-même ces tubes radiciformes de couleur verte dans tout le corps du Pagure, jusqu'à la base des antennes, et déclare qu'ils ont pour fonction d'absorber la nourriture.

En 1859, R. LEUCKART (XVI) met en lumière les droits de Thompson, dont les découvertes étaient restées ignorées, et propose de

substituer au nom de *Pachybdella* (Dies.) celui de *Sacculina* (Thomps.), qui a la priorité. Mais il ignore le travail d'Anderson, et prend, comme Bell, le pédoncule pour une bouche percée d'un orifice de succion. Malgré cela, son travail a de grandes qualités et se fait remarquer par l'exactitude des interprétations. Il reconnaît la nature musculaire du manteau et donne à l'orifice son vrai nom de *cloaque*. Il destitue l'espace sous-jacent de toute fonction digestive et le caractérise comme cavité incubatrice. Il distingue nettement la ponte ramifiée de l'ovaire qu'elle entoure. Il découvre les glandes cémentaires et leur épithélium cylindrique et délimite nettement l'ovaire. Mais il ne sait pas voir les testicules.

L'année suivante, LILLJEBORG (XVII), qui n'avait connaissance ni du travail précédent ni de celui d'Anderson, publie une étude détaillée de la Pachybdelle et du Peltogaster. Il établit péremptoirement que les Liriopes sont des Isopodes parasites sans relation génétique avec les animaux auxquels ils sont associés. Relativement à ces derniers, son travail, plus détaillé que celui de Leuckart, lui est inférieur pour la justesse des interprétations. Il continue à prendre le pédoncule pour une bouche. Il entrevoit les testicules, mais il ne reconnaît pas la cavité incubatrice et confond la ponte, sous le nom d' « ovaires extérieurs », avec la glande femelle. Enfin, dans la larve, il voit les cornes frontales, mais les prend pour un fourreau dans lequel se développeront les antennes de la seconde paire.

Dans un second mémoire, publié la même année, sur le même sujet (XVIII), il découvre les testicules et les caractérise comme tels, il décrit les glandes cémentaires (déjà découvertes, à son insu, par Leuckart) et en donne un dessin parfaitement net; enfin il découvre un petit mâle fixé au cloaque des jeunes Peltogaster, mais le considère comme la simple déponille de la larve qui a donné naissance à l'individu qui la porte. Pour ce qui est de la situation taxonomique, il établit pour nos parasites deux familles sœurs, celle des Peltogastrides et celle des Sacculinides, formant, dans la sous-classe des

Cirripèdes, un ordre distinct pour lequel il propose le nom de *Suctorìa*.

A peu près à la même date, P.-J. VAN BENEDEN (XIX) publie quelques observations sur la Sacculine et le Peltogaster, sans progrès sensibles sur les travaux précédents. Il décrit l'aspect des parties, mais sans hasarder d'interprétations. Il croit voir dans la forme de la Sacculine jeune un indice de la forme régulière et des parties du corps de la larve.

Passons rapidement sur un court travail de GERBE (XX), publié en 1862, où l'auteur décrit assez exactement la forme extérieure des larves, mais interprète à tort comme caractères sexuels des différences dues à l'âge et à la mue. Il donne le nom d'*ovaire* à la masse de cellules qui formera les pattes de la Cypris.

La même année paraît un mémoire d'ANDERSON (XXI) où l'auteur confirme les affinités des *Sacculinacea* avec les Cirripèdes, signale chez l'adulte l'existence du mésentère et sa situation constante. Il montre que la bouche ne peut exercer une succion active, mais se termine par des parties membraneuses qui sont le siège de l'absorption.

Arrivons aux travaux de FRITZ MÜLLER (XXII et XXIII) (1862 et 1863), qui firent faire à nos connaissances un si grand pas en avant, que les travaux ultérieurs n'ont ajouté aux faits reconnus par lui que des détails d'intérêt secondaire.

Dans son premier mémoire, il découvre de nouveau les racines vues par Wright et Anderson et oubliées après eux. Il montre qu'elles communiquent avec un système de lacunes répandu dans tout le corps et dilaté même en certains points de manière à constituer des réservoirs. Enfin il crée pour le groupe déjà nommé, à son insu, *Suctorìa* par Lilljeborg, le nom de *Rhizocephala* qui a prévalu.

Dans le second mémoire, il étudie l'organisation des Nauplius et donne le premier une description vraiment scientifique de ces larves. Il parvient à les élever et à suivre leur développement. Il voit se former, aux dépens des cellules qui forment la portion post-céphalique du corps, les membres biramés du Métanauplius et montre comment celui-ci se transforme en une nouvelle forme larvaire, la *Cypris*. Enfin il retrouve les mâles larvaires que Lilljeborg avait vus sans comprendre leur signification, et, éclairé par la découverte de plusieurs dépouilles fixées au même cloaque, devine leur véritable nature.

Dans une série de notes publiées de 1864 à 1867, M. HESSE (XXIV, XXV, XXVI) fournit quelques observations sur la Sacculine et le Peltogaster. Il retrouve, chez ces derniers, les racines décrites par Fritz Müller, et, certainement, sans avoir connu ses travaux. Il donne des détails intéressants sur la biologie de ces êtres; mais il fait fausse route dans la détermination de leurs rapports avec les autres crustacés, faute d'avoir su distinguer les larves de l'animal et celles de son parasite.

Nous ne dirons rien ici d'une importante discussion entre GERBE, Ed. VAN BENEDEN et BALBIANI (XXVII, XXVIII, XXIX, XXX), qui eut lieu de 1869 à 1870, sur l'œuf des Sacculines et la vésicule polaire. Ces détails trouveront mieux leur place lorsque nous traiterons de l'origine de l'œuf (p. 475 et suivantes).

Je ne ferai que citer un petit mémoire de Ed. VAN BENEDEN (XXXI) où l'auteur décrit le développement du Nauplius. Il étudie seulement la segmentation et le mode de formation des appendices (1870).

En 1873 et 1874, A. GIARD (XXXII, XXXV et XXXVI) a fait paraître trois notes qui contiennent, à côté de quelques faits vraiment nouveaux observés, pour la plupart, au laboratoire même de Roscoff, des revendications de priorité que l'auteur n'aurait pas faites

s'il avait été suffisamment au courant de la bibliographie, et surtout des théories sans valeur parce qu'elles sont appuyées sur une connaissance insuffisante de l'animal. Il décrit les racines déjà vues par les auteurs précédents, mais croit à tort qu'elles n'ont pas de paroi cellulaire. Il retrouve les testicules déjà vus avant lui et détermine le premier rigoureusement leur signification en observant les spermatozoïdes. Il constate le premier la situation transversale par rapport au crabe du plan vrai de symétrie de la Sacculine, mais il cherche à l'expliquer par une hypothèse inadmissible. Il décrit les glandes cémentaires que Leuckart et Lilljeborg avaient vues et décrites avec plus de détail que lui et s'attribue à tort la priorité de cette découverte. Il redresse l'erreur de Gerbe relative à l'ovaire des Nauplius et à leurs différences sexuelles, en s'appuyant sur ce que les cellules interprétées comme sexuelles n'étaient autre chose que les matériaux des membres biramés de la Cypris. Avant lui, Fritz Müller avait décrit en détail cette transformation. Il ne sait pas voir les mâles cipridiformes et les nie. Il considère les dépouilles de Cypris, que Lilljeborg a trouvées attachées aux cloaques des jeunes, comme venues là par hasard, ce qui est impardonnable après l'observation de Fritz Müller, qui en avait trouvé jusqu'à trois fixées au même cloaque. Enfin, ce qui est plus grave, il parle de la formation du parasite comme s'il l'avait observée et donne comme faits positifs les hypothèses de son imagination.

Il me reste à parler de deux mémoires de M. R. KOSSMANN (XXXIII, XXXIV), écrits sans doute avant la première note de M. Giard, mais publiés l'année suivante (1874) et qui ne sauraient, par conséquent, réclamer la priorité.

J'avais à peu près terminé toute la partie de mon travail relative à l'adulte, sans en avoir eu connaissance, lorsque mon attention fut attirée par une phrase de M. Van Beneden, écrite dans son livre des *Commensaux et Parasites du règne animal*. M. Van Beneden estime si haut la valeur de ces travaux qu'il affirme que,

de longtemps, on ne publiera rien qui les dépasse. J'avoue humblement que cette assertion me troubla profondément. L'édifice élevé par de longs travaux allait-il donc s'écrouler, et allais-je constater, au dernier moment, que tous mes labeurs n'auraient servi qu'à retrouver ce qu'un autre avait vu avant moi ?

Je me hâtai de me procurer ces deux mémoires si remarquables et les lus en entier. Je dois dire que cette lecture m'a pleinement rassuré. Ces travaux si vantés ne contiennent presque aucun fait nouveau de quelque importance. Ce qui a séduit M. Van Beneden, ce sont sans doute les vues hypothétiques de M. Kossmann sur les relations des Sacculines avec leurs larves et la manière dont il conçoit la comparaison de l'adulte avec le Cirripède normal à l'état parfait. Il faut que ces vues théoriques soient bien séduisantes en effet, car M. DOHRN (XXXVII) et M. KOSSMANN (XXXVIII) s'en disputent la priorité avec une certaine aigreur. En fait, dans la dispute, M. Kossmann semble prouver qu'il a raison. Que M. Dohrn se console de sa défaite. La palme remportée par son adversaire n'est pas très enviable. Ces vues théoriques si séduisantes sont en contradiction formelle avec les faits et n'auront plus désormais qu'une valeur historique. Néanmoins, je dois au lecteur une analyse un peu détaillée de mémoires qui ont fait tant de bruit.

M. Kossmann débute par une sortie peu digne d'un homme qui se respecte. Il constate que les auteurs allemands qui ont traité le sujet avant lui ont fait bien des erreurs, mais il se déclare consolé des fautes commises par ses compatriotes par le fait qu'un *auteur français* en a fait de plus grandes <sup>1</sup>. Il serait facile, comme on va le voir, de

<sup>1</sup> « Dass hierin ein französischer Schriftsteller, Herr Hesse, geradezu das Unglaublichste leistet, mag uns über unsere Fehler einigermassen trösten; dieser Herr hat das nicht ganz unverdiente Unglück, dass alle seine, mit einem gewissen Stolze veröffentlichten Entdeckungen der Mitwelt weniger neu erscheinen müssen, als ihm selbst: und so darf man denn wohl sagen, dass seine Publicationen trotz ihres nicht unbeträchtlichen Umfanges von allen denen vernachlässigt werden können, welche kein Interesse daran finden, schlecht diagnostisirte species mit den horrendsten Namen ihrem Gedächtnisse einzuprägen. »

J'ai tenu à citer tout au long cette appréciation de M. Kossmann sur les travaux

retourner la phrase contre son auteur, mais nous méprisons les procédés de ce genre. Les haines de race, toujours regrettables, deviennent absurdes lorsqu'on les transporte sur le terrain scientifique. En France, nous accueillons toujours avec faveur les progrès scientifiques, qu'ils viennent ou non de l'étranger.

Passons à l'examen du mémoire.

M. Kossmann établit que le vrai plan de symétrie de la Sacculine est perpendiculaire à celui du crabe. M. Giard l'avait dit avant lui. Il déclare qu'il n'y a plus de doute possible sur l'hermaphroditisme du parasite. Déjà, avant lui, le doute avait cessé, puisque Lilljeborg avait vu les testicules et Giard les spermatozoïdes. Il repousse l'interprétation proposée par F. Müller pour les dépouilles de Cypris fixées au Peltogaster. Nous verrons que c'est à tort. — Dans les détails histologiques, il n'est pas plus heureux. Il ne voit pas le vrai canal déférent et désigne comme tel la partie moyenne du testicule. Il attribue à tort à cette dernière une structure spiralee. Il croit que les spermatozoïdes se développent aux dépens de globules pourvus d'un noyau. Il ne sait pas reconnaître l'épithélium ovarique. Il déclare « à peine douteuse » la formation de l'enveloppe

de M. Hesse. On ignore généralement que M. Hesse ne s'est adonné aux études zoologiques qu'à un âge avancé, après avoir pris sa retraite d'officier de marine. A un âge où tant d'autres ne cherchent, en Allemagne comme ailleurs, qu'à jouir dans l'oisiveté d'un repos mérité par de longs services, M. Hesse s'est mis à étudier la zoologie. Il a fouillé la rade de Brest avec une persévérance et une sagacité remarquables, et la science lui est redevable de nombreuses découvertes d'une grande valeur. Faut-il s'étonner qu'ayant ainsi entrepris, sans études préparatoires, des recherches fort difficiles, il soit parfois tombé dans quelques erreurs que d'autres auraient pu éviter? Pour moi, j'avoue sincèrement que l'œuvre de M. Hesse, malgré ses imperfections, m'inspire une admiration profonde pour son auteur.

M. Kossmann pouvait être excusable s'il ignorait ces détails, mais ce que je ne saurais admettre, c'est que *ce monsieur* éprouve un sentiment agréable en voyant un savant tomber dans l'erreur *parce que ce savant est un Français*. Il fait preuve, en cela, d'un esprit bien étroit, et de pareils procédés enlèveraient bien vite à la discussion scientifique la noblesse qui est son apanage. Mais M. Kossmann a une excuse. Remarquons qu'il écrivait en 1872, à un moment où l'Allemagne était encore grisée de ses récents succès militaires, et il lui eût fallu trop d'abnégation pour résister à la tentation de donner au vaincu le coup de pied... proverbial.

de la ponte aux dépens de la sécrétion cémentaire solidifiée après coup. Nous verrons que la chose a lieu tout autrement. Dans son premier mémoire, il nie l'existence des racines chez la Sacculine et ne les reconnaît que dans le second, mais bien après que Giard les eut signalées et décrites. Sa description des larves n'ajoute rien aux faits connus. Il n'a pu suivre leurs transformations et n'a vu d'autre Cypris qu'une préparation « mal conservée » (il l'avoue lui-même) que lui avait communiquée Semper. Cela lui suffit cependant pour affirmer, contre F. Müller, que les Cypris ont deux yeux. Est-il utile d'ajouter que c'est F. Müller qui a raison?

Quant aux vues hypothétiques qui couronnent l'œuvre, nous avons dit qu'elles étaient inexactes. Elles seront examinées en détail au chapitre de l'Embryogénie.

Le second mémoire contient seulement, eu égard au sujet qui nous occupe, la rectification de l'erreur du premier au sujet de l'existence des racines et l'exposé de nouvelles hypothèses, parfaitement inexactes, sur la manière dont les *Suctoría* se rattachent aux Lépadides par les genres *Parthenopea* et *Anelasma*.

Tels sont ces fameux travaux, où je n'ai su voir, pour mon compte, à côté de quelques détails histologiques exacts, mais peu approfondis, que des hypothèses non justifiées et des erreurs de fait.

L'orientation de la Sacculine par rapport au crabe (et c'est la meilleure partie du travail) avait été reconnue une année auparavant par M. Giard. Je suis convaincu que M. Kossmann était sincère en croyant avoir la priorité de cette découverte, et que même il avait écrit son travail avant que M. Giard eût publié le sien. Mais, en pareille matière, c'est l'impression seule qui fait foi; or la première communication de M. Giard est de 1873, et les mémoires de M. Kossmann sont de 1874 seulement.

Nous n'avons plus à mentionner maintenant que deux courtes notes, l'une de M. PEREZ (XXXIX) sur la vésicule polaire de l'œuf, l'autre de M. JOURDAIN (XL) sur la distribution des racines et

sur l'organe lagéniforme qui les termine, et un petit travail de M. C. GISSLER (XLI) où l'auteur émet l'avis que les racines sont des prolongements de l'intestin de la cypris fixée sous l'abdomen.

Pour résumer cette bibliographie, un peu compliquée, nous rappellerons les faits suivants :

Nos parasites ont été découverts en 1787 par CAVOLINI. Oubliés pendant un siècle et demi, ils furent retrouvés en 1836 par THOMPSON, qui créa pour eux le genre *Sacculina*. Reperdus encore pendant six ans, ils furent retrouvés pour la seconde fois en 1842 par RATKE qui leur donna le nom de *Peltogaster* que DIESING divisa en *Peltogaster* (parasites des Pagures), et *Pachybdella* (parasites des Brachyures). C'est seulement en 1859 que LEUCKART, fixant définitivement la bibliographie, rétablit, en place du nom de *Pachybdella*, celui de *Sacculina* qui a été conservé.

Pour ce qui est de la situation taxonomique, CAVOLINI (1787) en avait fait des Crustacés voisins des Cyclopes. THOMPSON (1836) reconnut leurs affinités avec les Cirripèdes, et cette opinion, confirmée par LINDSTRÖM (1855), LILLJEBORG (1861) et FRITZ MÜLLER (1862), a été conservée jusqu'à ce jour. Mais avant leurs travaux, la Sacculine avait été considérée par STEENSTRUP (1854) comme un Isopode, et par RATKE (1842), comme un ver à ventouse anormal et manifestant quelques affinités avec les Cœlentérés.

Le groupe qui réunit tous ces parasites fut distingué pour la première fois par LILLJEBORG (1863), qui créa pour eux l'ordre des *Suctorìa* que FRITZ MÜLLER (1862) remplaça par celui des *Rhizocephala*, pour consacrer la découverte des racines. Ce dernier nom a prévalu.

Pour ce qui concerne l'organisation de l'animal, si on laisse de côté les erreurs, voici les principales étapes du développement de nos connaissances :

Dans la Sacculine, où CAVOLINI n'avait vu qu'une production

pathologique, THOMPSON reconnaît en 1836 un animal pourvu d'organes.

La découverte des racines appartient à VRIGHT et à ANDERSON (1838); mais elle n'est définitivement acquise à la science qu'après les travaux de FRITZ MUELLER (1862).

La distinction précise et l'interprétation exacte du cloaque, de la cavité incubatrice, de l'ovaire, des glandes cémentaires, tout cela appartient à LEUCKART (1839); celle des testicules revient à LILLJEBORG (1861).

Les travaux ultérieurs n'ont ajouté que des détails secondaires. Terminons par l'embryogénie.

Les larves vues, et assez exactement dessinées en 1787 par CAVOLINI, ont été revues par bien des auteurs, mais c'est à FRITZ MUELLER (1863) que revient l'honneur de les avoir scientifiquement décrites et d'avoir suivi avec une sagacité merveilleuse leur transformation en Cypris, résultat de première importance au point de vue de l'interprétation du parasite. La découverte de Fritz Müller est la seule base scientifique des hypothèses malheureuses auxquelles nous avons déjà fait allusion. Fritz Müller, sans en méconnaître la portée, a eu la sagesse de n'en pas abuser.

C'est au même auteur que nous devons la découverte des mâles cypridiens, car Lilljeborg, qui les avait vus avant lui, n'avait pas compris leur rôle; et, aujourd'hui encore, l'interprétation, pourtant fort exacte de Fritz Mueller, est généralement repoussée.

Quant aux transformations que subit la Cypris pour devenir Sacculine, personne encore n'en a eu le moindre soupçon.

#### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

- I. CAVOLINI, *Sulla generazione dei Pesci e dei Cranchi*, in-4°, Naples. 1787  
 II. THOMPSON (J.-V.), *Natural history and metamorphosis of a anomalous crustaceous Parasite of CARCINUS MENAS, the SACCULINA CARCINI* (*Entomological Magazine*, t. III, p. 432-436). 1836  
 III. RATHKE (H.), *Ueber PELTOGASTER PAGURI*, in *Beiträge zur vergleich-*  
 ARCH. DE ZOOL. EXP. ET GÉN. — 2<sup>e</sup> SÉRIE. — T. II, 1884. 28

- chende Anatomie und Physiologie. Reisebemerkungen aus Skandinavien.* (Neueste Schriften der Naturforschenden Gesellschaft in Danzig, III Bd., 4 hft., s. 105-111; Taf. VI, fig. 12-13). 1842
- IV. RATHKE (H.), *Beiträge zur Fauna Norwegens.* (Nova Acta Acad. Cæsareo-Leopoldinæ Naturæ Curiosorum, Bd. XX, s. 244, Breslau und Bonn.) 1843
- V. LEUCKART (R.), *Morphologie der Wirbelthiere.* § 72. 1843
- VI. DIESING, *Systema helminthum*, vol. I, p. 434-435, Vindobon. 1850-1851
- VII. BELL (Th.), *A History of the British Stalk-eyed Crustacea*, p. 108, London. 1853
- VIII. SCHMIDT (O.), *Zoologische Mittheilungen.* PELTOGASTER (Zeitschrift für die gesamm. Wiss., Bd. I, s. 101). 1853
- IX. SCHMIDT (O.), *Das Weltall*, n° 3. 1854
- X. STEENSTRUP (Jap.), *Bemærkninger om Slægterne PACHYBELLA (Dies.) og PELTOGASTER (Rathke)* (Oversigt Kong. Danske Selsk. Forhandl., s. 143-158 o. 214.) 1854
- XI. STEENSTRUP (Jap.), *Bemærkninger über die Gattungen PACHYBELLA (Dies.) und PELTOGASTER (Rathke), zweier auf dem Hinterleibe von Krabben und Krebsen schmarotzenden Thierformen.* Uebersetzt von Dr Kreplin. (Wiegmann's Archiv für Naturg.). Traduction du précédent. 1855
- XII. LINDSTRÖM (G.), *Om larven till en art af slægtel PELTOGASTER (Oversigt af Kongliga Wetenskops-Akademiens Færhandlingar, Bd. XII, s. 361-363, Taf. 13, B).* 1855
- XIII. KRÖEYER (H.), *Bemærkninger om en meget ufuldstændigt bekendt Gruppe af Krebsdyr PACHYBELLA (SACCELINA Thomps).* (Oversigt Kong. Danske Selsk, Forhandl., p. 128-131.) 1855
- XIV. KRÖEYER (H.), *Ueber PACHYBELLA, PELTOGASTER und SYLON.* Uebersetzt von Dr Kreplin (Zeitschrift für die gesammte Naturwis. Bd. VIII, s. 419-422). Traduction du précédent. 1856
- XV. ANDERSON (J.), *On the genus PELTOGASTER (Rathke) an animal form parasit on the abdomen of Krabs.* (Edimburg, new philos. journal, new ser. VII, p. 311 f.). 1858
- XVI. LEUCKART (R.), *Carcinologisches. Einige Bemerkungen über SACCELINA (Thomps)* (Wiegmann's Archiv für Naturg. Bd. XXV, s. 232-241, Taf. VI, fig. 1, a, u. 1, b). 1859
- XVII. LILLJEBORG (Wilh.), *LIRIOPE et PELTOGASTER (H. Rathke)* (Nova Acta regie societatis scientiarum Upsalensis, 3<sup>e</sup> série, vol. III, p. 1-33, pl. I à III). 1861
- XVIII. LILLJEBORG (Wilh.), *Supplément au mémoire sur les genres LIRIOPE et PELTOGASTER (Rathke) ibid.*, p. 73-102, pl. VI à IX). Lu le 1<sup>er</sup> mars 1860. 1861

- XIX. VAN BENEDEN (P.-J.), *Recherches sur la faune littorale de Belgique*. CRUSTACÉS, Bruxelles (présenté à l'Académie royale de Belgique, le 6 mai 1860). 1861
- XX. GEBBE, *Sur les Sacculines*. Extrait d'une lettre adressée à M. Van Beneden, communiqué à l'Académie des sciences de Bruxelles. (*Bulletin de l'Académie des sciences de Bruxelles*, 2<sup>e</sup> série, t. XIII). 1862
- XXI. ANDERSON (John.), *On the Anatomy of the SACCULINA, with a description of the species*. (*Annals and Magazine of Natural History*, 3<sup>e</sup> série, t. IX, p. 12-19, pl. I). 1862
- XXII. MUELLER (Fritz.), *Die Rhizocephalen, eine neue Gruppe schmarotzender Kruster*. In *Desterro* (*Archiv für Naturg. von Troschel*, XXVIII Jahrg., I, Bd., s. 1-9, Taf. I.) 1862
- XXIII. MUELLER (Fritz.), *Die zweite Entwicklungsstufe der Wurzelkrebse (RHIZOCEPHALEN)*, In *Desterro* (*ibid.*, XXIX Jahrg., I Bd., Taf. III, fig. 1-7). 1863
- XXIV. HESSE, *Mémoire sur des crustacés rures ou nouveaux des côtes de France*. 4<sup>e</sup> article, SACCULINIDÉS (*Ann. des sciences naturelles*, 5<sup>e</sup> série, t. II). 1864
- XXV. HESSE, *id.*, 10<sup>e</sup> article, PELTOGASTER et SACCULINIENS, (*ibid.*, 5<sup>e</sup> série, t. IV). 1866
- XXVI. HESSE, *id.*, 14<sup>e</sup> article, *Description de deux Sacculinidiens, d'un Peltogaster*, etc. (*ibid.*, 5<sup>e</sup> série, t. VIII). 1867
- XXVII. GERBE, *Recherches sur la constitution et le développement de l'œuf ovarien des SACCULINES* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. LXVIII, p. 460). 1869
- XXVIII. VAN BENEDEN (Ed.), *Sur le mode de formation de l'œuf et le développement embryonnaire des SACCULINES* (*ibid.*, t. LXIX, p. 1146). 1869
- XXIX. BALBIANI, *Sur la constitution et le mode de formation de l'œuf des SACCULINES* (*ibid.*, t. LXIX, p. 1320 et 1376). 1869
- XXX. VAN BENEDEN (Ed.), *Réponse à quelques observations de M. Balbiani sur la constitution et le mode de formation de l'œuf des SACCULINES* (*ibid.*, t. LXX, p. 197). 1870
- XXXI. VAN BENEDEN (Ed.), *Recherches sur l'embryogénie des Crustacés*, III. *Développement de l'œuf et de l'embryon des Sacculines SACCULINA CARCINI* (Thomps.) (*Bulletins de l'Académie royale de Belgique*, 2<sup>e</sup> série, t. XXIX, n<sup>o</sup> 2). 1870
- XXXII. GIARD (A.), *Sur les Cirripèdes rhizocephales* (*ibid.*, t. LXXVII, p. 943). 1873
- XXXIII. KOSSMANN (Robby.), *Beitrage zur Anatomie der Schmarotzenden Rankenfüssler*. (*Arb. aus dem zool.-zoot. Institut in Würzburg*, I. Bd., s. 97-137. Taf. V-VII). 1874
- XXXIV. KOSSMANN (Robby.), *SICTORIA UND LEPADIDÆ. Untersuchungen*

- über die durch Parasitismus hervorgerufenen Umbildungen in der Familie der PEDUNCULATA (ibid., 1 Bd., Taf. X).* 1874
- XXXV. GIARD (A.), *Sur l'embryologie des Rhizocephales (Comptes rendus de l'Académie des sciences, t. LXXIX, p. 44).* 1874
- XXXVI. GIARD (A.), *Sur l'éthologie de la SACCULINA CARCINI (ibid., t. LXXIX.)* 1874
- XXXVII. DOHRN (Ant.), *Ueber der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionwechsels. (ss. 77-87. Leipzig).* 1875
- XXXVIII. KOSSMANN (Robby.), *Die Ansprüche des Herrn Dr Dohrn auf Lösung des Rhizocephalen Problems. Brief an den Herausgeber (Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut in Würzburg, II Bd).* 1875
- XXXIX. PEREZ, *Sur l'œuf de la Sacculine (Bulletin de la Société des sciences physiques et naturelles de Bordeaux).* 1878
- XL. JOURDAIN, *Sur les stomatorhizes de la SACCULINA CARCINI (Thomps). (Comptes rendus de l'Académie des sciences).* 1881
- XLI. GISSLER Carl. F.), *the Crab parasite SACCULINA (American Naturalist, vol. XVIII, n° 3, p. 225-229, March.).* 1884
- Les ouvrages suivants, bien que ne se rapportant pas directement aux Rhizocephales sont utiles à consulter.
- XLII. HESSE, *Description de la série complète des métamorphoses de Sculpel oblique (Revue des sciences naturelles, t. XI, p. 160 et suiv., 2 pl.).* 1859
- XLIII. GERSTAECKER, *Rankenfüssler (Bronn's Thier-Reich, V Bd., CRUSTACEA, I.) Leipzig und Heidelberg.* 1869
- XLIV. CLAUS (C.), *Die Cypris ähnliche Larve (Puppe) der Cirripeden, in ihrer Verwandlung in das festsitzende Thier. Marburg (Extrait de Schrift. Gesellsch. Marburg, V, suppl.).* 1869
- XLV. LANG (A.), *Ueber die Metamorphosen der Nauplius-Larven von BALANUS. (Mittheil. der Aaraischen Naturforschenden Gesellschaft (Aarau).*
- XLVI. CLAUS (C.), *Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceen-Systems. In-folio (s. 77-90, Taf. XVI), Wien.* 1876
- XLVII. HOECK (P.-P.-C.), *Zur Entwicklungsgeschichte der Entomostraken. I. Embriologie von Balanus (Niederländisches Archiv für Zoolog., III).* 1876-1877
- XLVIII. HOECK (P.-P.-C.), *Erste Bijdrage tot de Kennis der Cirripeden der Nederlandsche Fauna (Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. II).*

## III

## PLAN DU TRAVAIL.

Les deux chapitres qui précèdent celui-ci ont été consacrés, l'un à l'*Introduction*, l'autre à l'*Historique*. Dans les suivants, je traiterai d'abord de l'*Organisation de l'animal à l'état parfait*, puis de sa *Physiologie à l'âge adulte*.

Passant ensuite à l'*Embryogénie*, je décrirai d'abord les larves et leurs transformations, et, en dernier lieu, le stade intermédiaire qui sépare l'état larvaire de l'animal parfait. Il eût peut-être été plus logique de prendre l'animal à sa naissance et de le suivre sans discontinuité jusqu'à sa mort, mais cela m'eût conduit à parler de certains stades embryonnaires avant d'avoir expliqué l'organisation de l'adulte et eût rendu les descriptions plus pénibles et plus difficiles à comprendre. Dans les planches, j'ai suivi l'ordre rationnel, et l'on peut, en les parcourant, suivre l'animal depuis l'état de larve à peine éclosé jusqu'à l'âge adulte et jusqu'à l'œuf qui contient la larve.

A la suite de cette partie descriptive, je traiterai de la *Biologie de l'espèce*, en d'autres termes, des rapports du parasite avec la nature, c'est-à-dire avec son hôte, avec le temps et l'espace et selon les saisons de l'année. Enfin, je terminerai par des *Considérations générales* qui contiendront en même temps les *Conclusions* du mémoire.

## IV

## ORGANISATION DE LA SACCULINE A L'ÉTAT PARFAIT.

1. *Configuration extérieure.*

L'animal dont je vais raconter l'histoire vit en parasite sur le crabe commun, *Carcinus mænas* (Leach). Il est fixé à la face ventrale de l'abdomen du crabe, et son corps est placé entre celle-ci et le plastron sternal. Les individus adultes et chargés de leur ponte

ont un volume comparable à celui de la troisième phalange du petit doigt, ce qui est considérable relativement à la taille de la victime. Aussi les crabes affectés d'une Sacculine ont-ils l'abdomen écarté du thorax et comme pendant.

La forme du parasite est difficile à décrire (pl. XXIX, fig. 65). C'est un corps ovoïde à grand axe transversal par rapport à celui du crabe et aplati suivant un plan parallèle au sternum et à l'abdomen qu'il a séparés pour se loger entre eux. La Sacculine a donc trois axes principaux. Lorsqu'on la considère en place sur le crabe posé dans sa situation naturelle sur un sol horizontal, le plus grand des trois axes est horizontal et transversal, le deuxième est horizontal et antéro-postérieur, le troisième est vertical. Le premier de ces axes a environ 20 millimètres, le second 10 millimètres, le troisième 5 à 8 millimètres. Ces nombres sont d'ailleurs sujets à des variations notables selon l'âge, le développement individuel et surtout suivant l'état de réplétion de la cavité incubatrice.

L'animal, étant aplati, possède naturellement deux faces, l'une tournée en haut, regardant le sternum du crabe, l'autre tournée en bas, en rapport avec l'abdomen. La première est un peu convexe, surtout au milieu, pour se modeler sur la forme du sternum. La seconde, convexe sur les côtés, est un peu excavée sur la ligne médiane pour laisser place à la forte saillie que détermine, le long de l'abdomen, le trajet de l'intestin.

Aux deux extrémités du grand axe transversal, la régularité de l'ovoïde est encore modifiée par l'allongement des pôles en deux sortes de diverticules un peu comparables aux oreilles d'un sac incomplètement rempli.

Le bord antérieur est régulièrement convexe dans la partie moyenne et légèrement concave au voisinage des pôles. Le bord postérieur est de même convexe dans la plus grande partie de son étendue et concave à ses extrémités; et c'est précisément cette inversion des courbures, au niveau des pôles, qui donne aux extrémités de l'ovoïde la forme particulière que j'ai signalée.

Sur la face supérieure, à peu de distance en arrière du milieu du bord antérieur, s'élève une petite éminence conique dont le sommet tronqué est percé d'un trou, c'est l'*orifice cloacal* (*C*), le seul par lequel l'intérieur de la Sacculine communique avec le dehors. Parfois il est relâché et béant: le plus souvent on le trouve fermé et froncé, comme l'ouverture d'une bourse dont on a tiré les cordons.

Au milieu du bord postérieur s'élève le *pédicule* (*P*) par lequel le parasite s'attache à son hôte. Ce pédicule est un petit moignon à peu près cylindrique, un peu plus gros cependant à son insertion sur le crabe qu'à l'extrémité opposée. En dessus et en dessous, cette extrémité se continue insensiblement avec le corps de la Sacculine. Sur les côtés, au contraire, il en est séparé par une profonde échancrure. La région moyenne du bord postérieur se trouve en effet évidée par une sorte d'encoche à bords parallèles dans laquelle le pédicule pénètre pour s'insérer au fond.

A l'extrémité opposée, le pédicule s'étale un peu à son insertion sur le crabe, et là perfore les téguments de ce dernier. La couche de chitine, qui revêt l'abdomen, s'épaissit et se relève sur les bords de la solution de continuité et forme autour de la base du pédicule cet *anneau chitineux* que l'on a souvent mentionné sans définir sa véritable nature (pl. XXIX, fig. 68, *b*). Le point d'insertion du parasite sur la victime, bien que sujet à quelques variations, est, le plus souvent, confiné dans une région assez restreinte. On le trouve à la face ventrale [de l'abdomen, à l'union du tiers proximal avec le tiers moyen, généralement un peu à droite ou à gauche de la ligne médiane, toujours sur le milieu d'un anneau et jamais, comme on l'a prétendu, à l'union de deux anneaux contigus.

La couleur de l'animal est ordinairement jaunâtre. La nuance rappelle celle du beurre frais. Les jeunes sont plus clairs et presque blancs. Lorsqu'ils contiennent une ponte mûre et d'où les Nauplius vont bientôt s'échapper, les adultes deviennent violets foncés, presque noirs.

Si l'on regarde avec attention, l'on voit sur cette teinte uniforme

se dessiner une ligne un peu sombre, mais transparente (fig. 65, *m*), qui part du cône cloacal et se dirige vers le pédicule, en suivant à peu près le contour latéral du côté droit, sans abandonner cependant la face supérieure. Dans le voisinage du pédicule, on cesse de pouvoir la suivre. Cette ligne révèle l'insertion sur les téguments d'une membrane intérieure, le *mésentère*.

Tel est, en général, l'aspect extérieur de la Sacculine. Mais il est utile d'ajouter que cette configuration est sujette à des variations fort étendues. Tel individu est très plat. Tel autre presque rond ; celui-ci a un pédicule long et grêle, celui-là en a un gros et court, parfois même rejeté plus ou moins loin sur le côté. Ces différences résultent quelquefois d'une situation anormale sur le crabe, ou de la coexistence de deux ou trois parasites qui se gênent mutuellement ; mais souvent elles restent étrangères à toutes ces causes et ne s'expliquent que par le peu de fixité de la forme chez un être à tissus mous et, en outre, très dégradé.

J'ai décrit jusqu'ici la Sacculine dans la situation qu'elle occupe sur le crabe. Il est plus rationnel de la considérer en elle-même et de la supposer, comme tout sujet soumis à une description anatomique, placée verticalement, le vertex en haut et le dos en arrière (fig. 65). Dans cette position, le pédicule devient supérieur et le cloaque inférieur. Le bord mésentérique devient ventral et le bord opposé dorsal. La face tournée vers le sternum du crabe est le côté gauche, celle qui regarde l'abdomen est le côté droit. C'est vue par le côté gauche et placée verticalement l'extrémité céphalique en haut qu'est représentée la Sacculine des figures 65 à 67 (pl. XXIX).

Je donnerai plus tard les raisons de cette manière de poser l'animal. Que l'on admette ou non les arguments que je ferai valoir, il n'y en a pas moins un fait incontestable, c'est que le plan de symétrie de la Sacculine est transversal par rapport au crabe et orienté d'une manière invariable : le même côté de la Sacculine

étant toujours du même côté du crabe. Ce fait saute aux yeux dès que l'on a ouvert trois ou quatre Sacculines. Il a été mis en lumière presque simultanément par GIARD (XXXII)<sup>1</sup>, en 1873, et par KOSSMANN (XXXIII), en 1874. Nous reviendrons plus tard sur son interprétation, mais établissons bien dès maintenant, et l'étude de l'organisation intérieure viendra le confirmer, qu'il y a dans la Sacculine deux symétries bien distinctes, l'une apparente, superficielle, incomplète, simple symétrie d'adaptation, dont le plan coïncide avec le plan sagittal du crabe; l'autre réelle, profonde, presque complète, la vraie symétrie morphologique dont le plan est perpendiculaire au précédent.

## 2. Coup d'œil d'ensemble sur la conformation intérieure.

Le *pédicule* semble être, au premier abord, la terminaison de la Sacculine du côté du crabe. En réalité, il est situé au milieu. C'est une partie du corps rétrécie, qui sert de trait d'union entre la portion du parasite que l'on voit au dehors et celle, au moins équivalente, qui est eachée dans le corps de la victime. Ce pédicule (pl. XXIX, P, fig. 65, 67 et 68) est formé d'une masse cylindrique molle, creusée d'une cavité et revêtue d'un manchon chitineux, continuation de la couche de même nature qui revêt extérieurement tout l'animal. Cette enveloppe de chitine se termine du côté du crabe par un bord libre épaissi qui s'insère dans une sertissure que lui offre le bord circulaire de la plaie faite aux téguments de ce dernier. Un mince vernis chitineux se prolonge cependant sur les parties sous-jacentes, mais, dans tout le reste de son épaisseur, le manchon chitineux s'arrête à l'insertion et s'y termine comme je l'ai indiqué (pl. XXVI, fig. 48, s, et pl. XXVIII, fig. 58).

Le cylindre mou central plonge au contraire en totalité dans le corps du crabe, traverse successivement les couches choriale, graisseuse et musculaire de l'abdomen et arrive à l'intestin. Là,

<sup>1</sup> Les chiffres renvoient aux numéros de l'index bibliographique de la page 433.

il s'étale, s'aplatit sur les bords et dégénère en une membrane mince à contour très irrégulièrement festonné que j'appellerai la *membrane basilaire* (*B.* pl. XXVI, fig. 48 et pl. XXIX, fig. 67 et 68). Cette membrane n'est pas fort étendue, elle déborde à peine la base du pédicule et ne mériterait point un nom spécial si elle n'était le reste d'une formation embryonnaire beaucoup plus importante.

La membrane basilaire ferme en dessus la cavité creusée dans le pédicule, et, sur les côtés, les saillies de ses festons ne sont autre chose que l'origine des *racines* (*R.* pl. XXVI, fig. 48 et pl. XXIX, fig. 67 et 68) qui partent de là pour aller chercher dans tout le corps de la victime les sucs nourriciers nécessaires au parasite. Ces *racines* naissent donc des bords de la membrane; elles se répandent en se ramifiant sans cesse (pl. XXVIII, fig. 59) sur l'intestin du crabe qu'elles enveloppent d'un réseau serré, s'insinuent dans tous les interstices du foie, de la glande génitale, des muscles, s'attachent au système nerveux qui en est garni et qui conduit leurs dernières ramifications jusqu'aux extrémités des pattes et des autres appendices. Seuls, le cœur et les branchies restent indemnes. Il n'était donc pas exagéré de dire que la partie du parasite cachée au dedans du crabe était bien équivalente à celle que l'on voit au dehors, car, si son volume est moindre, la superficie qu'elle occupe est bien supérieure.

Les extrémités terminales des dernières ramifications sont pourvues d'ostioles qui donnent accès dans de petites *cavités lagéni-formes* (pl. XXVIII, fig. 60) servant peut-être de bouche d'absorption ou plus probablement d'organes excréteurs.

Ajoutons que jamais les tubes ne lèsent la continuité des organes. Ils s'insinuent dans leurs moindres interstices sans jamais le sentamer. Quelques auteurs ont parlé d'un orifice pratiqué par la Sacculine sur l'intestin du crabe, en face de son insertion. Cet orifice n'existe pas.

Passons à la portion du parasite que l'on voit au dehors. J'ai

décrit son aspect extérieur, voyons maintenant ce qu'elle renferme.

Si l'on introduit dans l'orifice cloacal la pointe de ciseaux fins et que l'on incise en suivant le contour de la Sacculine dans le plan sagittal, on enlève une membrane épaisse, et l'on tombe dans une cavité qui entoure un gros corps ovoïde de même forme à peu près que l'ensemble. La membrane charnue est le *manteau*<sup>1</sup> (pl. XXIX, fig. 67 et 68, *M*), le corps ovoïde central est la *masse viscérale* et l'espace interposé est la *cavité incubatrice* (*I*, mêmes figures).

Le manteau est donc une épaisse membrane qui enveloppe entièrement le corps et limite la cavité incubatrice. En bas, il est percé d'un orifice, le *cloaque* (*C*), qui donne accès dans cette cavité; en haut, il se continue avec le pédicule.

La masse viscérale s'insère au sommet de la cavité incubatrice au moyen d'un col rétréci qui n'est que la continuation au-delà du manteau d'une portion du pédicule général. Je le désignerai sous le nom de *pédicule de la masse viscérale* (pl. XXIX, fig. 67 et 68, *Q*).

Du cloaque au pédicule, tout le long du bord ventral, la masse viscérale est rattachée au manteau par un ligament aplati, sorte de mésentère long, plat et étroit. C'est sous le nom de *mésentère* (pl. XXIX, fig. 67, *u*) que je le désignerai. C'est son insertion sur le manteau qui se révèle au dehors par cette ligne sombre et transparente (*m*, fig. 65) dont j'ai parlé au chapitre précédent. Il divise la cavité incubatrice, qui, sans lui, ferait le tour de la masse viscérale, en deux moitiés, l'une droite, l'autre gauche, séparées par lui, l'une de l'autre, le long du bord ventral et communiquant largement entre elles tout le long du bord opposé. En haut, le mésen-

<sup>1</sup> Dans mes communications préliminaires à l'Académie des sciences (*Comptes rendus Acad. sc.*, 1883), j'avais rejeté ce nom de *manteau* et substitué celui de *sac*. Le terme de manteau est, en effet, fort mauvais, en ce qu'il implique des homologues qui n'ont rien de fondé avec l'organe homonyme des autres crustacés. Cependant je me suis décidé à le reprendre, parce que celui de *sac* établit des confusions avec une autre partie qui existe chez l'embryon. L'important est de s'entendre et de ne pas accorder à un terme d'anatomie descriptive plus de valeur qu'il n'en a.

jamais de ce que l'on voit à un âge à ce qui doit exister à un autre, sans l'avoir soigneusement vérifié.

### 3. *Le manteau.*

Le *manteau* (*M* dans toutes les figures) ne doit pas être considéré, comme l'ont fait plusieurs auteurs et en particulier M. KOSSMANN (XXXII), comme un repli cutané distinct du *corps proprement dit* de l'animal. Cette manière de voir, fondée sur des idées théoriques, est infirmée par l'embryogénie. Mais, au point de vue purement descriptif, il n'y a pas d'inconvénient à l'envisager comme un repli. C'est une membrane charnue qui a bien, chez l'adulte, un quart à un tiers de millimètre d'épaisseur et jusqu'à un demi-millimètre à la base. Il enveloppe entièrement la masse viscérale et circonscrit et ménage entre elle et lui un espace désigné sous le nom de *cavité incubatrice*. Lorsque cette cavité, destinée à recevoir la ponte jusqu'à l'éclosion des Nauplius, se trouve vide, le manteau qui est fort souple revient sur lui-même et s'applique sur la masse viscérale sans faire de plis. Lorsque la cavité est occupée par une ponte, le volume de la Sacculine se trouve presque doublé, et le manteau distendu, aminci, s'applique sur la masse des œufs plus étroitement qu'il ne faisait auparavant sur la masse viscérale.

En bas, à égale distance des bords antérieur et postérieur, mais un peu à gauche du plan sagittal, il est pourvu d'une petite cheminée conique, tronquée au sommet, se perdant par sa base élargie dans la surface générale : c'est le *cloaque* (*C* dans toutes les figures). Le cloaque n'est donc pas médian ; il se trouve rejeté un peu vers la gauche sur la face de la Sacculine qui regarde le sternum du crabe (fig. 48, pl. XXVI et fig. 65 et 68, pl. XXIX). Il est percé d'un petit canal qui met la cavité incubatrice en communication avec l'extérieur. Je reviendrai plus loin sur cet organe.

En haut, le manteau se perd dans le pédicule général du corps et dans le pédicule de la masse viscérale qu'il contribue à former l'un et l'autre.

Dans sa structure, il n'existe pas moins de quatre couches : deux couches chitineuses, l'une externe, l'autre interne, le limitent en dehors et en dedans ; entre l'une et l'autre se trouvent une couche radiale de fibres épithélio-conjonctives insérées sur les précédentes par leurs extrémités et une couche tangentielle de faisceaux musculaires qui serpentent dans les interstices laissés par les faisceaux épithélio-conjonctifs de la couche précédente (fig. 48, pl. XXVI. et fig. 51, pl. XXVII).

a). *Couche chitineuse externe (c)*. — Forte, épaisse de 0<sup>mm</sup>,10 à 0<sup>mm</sup>,25, elle constitue la véritable protection de la Sacculine. En haut, elle se continue avec celle qui revêt le pédicule. Au niveau de l'orifice terminal du cloaque, elle s'amincit peu à peu et se continue insensiblement avec la couche chitineuse interne. En dehors, elle paraît presque lisse à l'œil nu, surtout chez les jeunes ; mais, à un faible grossissement, on constate qu'elle est légèrement rugueuse ou plissée, mais sans montrer jamais ces saillies, épines, etc., que M. KOSSMANN (XXXIII) a décrites dans d'autres espèces. En dedans, elle est lisse également chez les jeunes, mais très irrégulière chez les adultes. Son contour est fortement découpé et hérissé de saillies qui servent d'apophyses d'insertion aux fibres conjonctives et tendineuses qui s'insèrent sur elle (fig. 53, pl. XXVII). A un grossissement suffisant, elle se montre finement striée parallèlement à ses faces, ce qui indique qu'elle se forme de lamelles successives. Les réactifs permettent d'en isoler quelques-unes par dilacération. Sa substance est bien la chitine, et rien de plus, ainsi que le prouve l'ébullition dans une solution forte de potasse. Sa surface donne quelquefois asile à de petites algues, à des spirorbes, à des éponges minuscules et souvent à des vorticelles au voisinage du cloaque.

b). *Couche chitineuse interne (c')*. — Épaisse seulement de quelques  $\mu$ , elle est cependant très résistante et peut être enlevée par larges lambeaux avec des pinces. Elle se continue à l'orifice inférieur du

cloaque avec la couche précédente, tapisse le conduit cloacal, revêt toute la face interne du manteau, se réfléchit sur le mésentère et sur le pédicule de la masse viscérale et enveloppe entièrement celle-ci. Sa substance est également la chitine. Elle est très finement striée en long, mais ne se montre pas formée de couches successives, ce qui tient à ce qu'elle est soumise à des mues périodiques fréquentes, et se renouvelle chaque fois d'emblée.

A l'étude de cette couche se rattache celle des *Retinacula*.

*Retinacula* (fig. 83, pl. XXX et fig. 78, 79 et 80, pl. XXIX). — A l'œil nu, la surface libre de la membrane en question est parfaitement lisse; mais, à un faible grossissement, elle se montre ornée de dessins et pourvue de petits organes extrêmement singuliers. En examinant à un grossissement de 100 diamètres environ un lambeau pris sur un individu adulte, *et ne contenant pas de ponte*, on voit aisément, surtout après l'avoir coloré au carmin, qu'il est hérissé de petits organes régulièrement distribués, les *retinacles*. Chacun de ces rétinales est le centre d'un groupe de petits polygones disposés en lignes circulaires concentriques (fig. 83). Les systèmes sont tangents à leur circonférence. Dans les espaces triangulaires, limités par trois systèmes tangents, les petits polygones sont encore présents, mais leur orientation est indécise. Je dirai tout de suite que ces petits dessins polygonaux sont formés par l'impression du pied des fibres conjonctives qui s'inséraient sur la lame chitineuse avant qu'on l'eût arrachée. Leurs dimensions sont, en effet, les mêmes (7 à 10  $\mu$ ), et leur arrangement est identique.

Pour bien définir la nature des *retinacula* eux-mêmes, un plus fort grossissement est nécessaire. Vus de face, ils se montrent sous l'aspect de petites étoiles, à six à dix branches, rayonnant autour d'un centre commun (fig. 80). Chaque branche a la forme d'un fuseau terminé en pointe mousse à l'extrémité libre, légèrement étalé à la base, de manière à former un petit épatement au point d'insertion (fig. 79).

Ces six à huit fuseaux divergents s'insèrent sur une partie centrale

qui les réunit en un petit bouquet. Les rétinales, que le glissement de la lamelle a couchés à plat, se montrent de profil. On voit alors que la partie centrale qui sert de support au bouquet étoilé est une éminence cylindrique ou conique qui s'insère par sa base élargie sur la lame chitineuse (fig. 78). Elle est creuse d'ailleurs et doit être considérée comme un diverticule endoigt de gant plutôt que comme une papille. Souvent, on voit au sommet, entre les fuseaux, une membrane chiffonnée dont je ne pourrai expliquer l'origine qu'après avoir parlé de la ponte.

Pour avoir une idée exacte de la conformation des petits fuseaux terminaux, il faut les examiner à un grossissement d'environ 1000 diamètres. A un grossissement moitié moindre, on voit déjà que leur contour a une apparence barbelée. Mais à 1 000 diamètres, on voit nettement que ce petit organe est creux, à parois épaisses et hérissé sur toute sa surface de petites épines dont la pointe est tournée en arrière (fig. 79). Il y a vingt-cinq à trente de ces petites barbelures sur un fuseau bien développé. Tout cela est parfaitement hyalin et formé exclusivement de chitine, comme le prouve le traitement par la potasse. Voici maintenant quelques mesures : les fuseaux ont en moyenne 15  $\mu$  de long, 3  $\mu$  de large dans leur partie renflée. Les barbelures sont longues de 2  $\mu$ . L'éminence creuse qui sert de support au bouquet barbelé a environ 30  $\mu$  de hauteur, et 25  $\mu$  de diamètre à la base.

Je parlerai plus tard, en détail, des fonctions et du développement de ces petits appareils. Je dirai, simplement ici, pour satisfaire la curiosité du lecteur, qu'ils servent à accrocher et à retenir en place les tubes pleins d'œufs qui constituent la ponte, d'où le nom de *retinacula* sous lequel je propose de les désigner.

Leur nombre est considérable. Rares, peu développés dans le voisinage du cloaque et, sur la masse viscérale, aux alentours des vulves, ils sont de plus en plus nombreux, à mesure que l'on s'avance vers le fond de la cavité incubatrice. En moyenne, on en compte environ 20 par millimètre carré. En évaluant à 4 centimètres carrés

la surface interne du manteau chez une sacculine de belle taille, et à 2 centimètres carrés celle de la masse viscérale, on arrive à une superficie totale de 6 centimètres carrés, ou 600 millimètres carrés. En multipliant ce nombre par 20, on obtient 12 000. Il y aurait donc 12 000 *retinacula*. En réduisant ce nombre d'un sixième, pour tenir compte de leur rareté relative à la partie inférieure de la cavité incubatrice, il reste encore 10 000 pour représenter le nombre total de ces petits grappins, en se tenant à l'abri de toute exagération.

Il est vraiment inconcevable que des appareils si remarquables, si nombreux et, en somme, si faciles à voir aient jusqu'ici échappé à l'attention de tous les observateurs.

c). *Couche épithélio-conjonctive* (fig. 48, pl. XXVI, et fig. 51, pl. XXVII). — C'est chez la Sacculine jeune qu'il convient de l'étudier tout d'abord. Une coupe un peu épaisse du manteau, sur un individu de 3 millimètres environ de longueur, montre, à un grossissement de 25 à 30 diamètres (fig. 48), une série de colonnettes de l'aspect le plus élégant, qui réunissent la chitineuse<sup>1</sup> interne à la chitineuse externe. Ces colonnes sont régulièrement disposées en quinconce, séparées les unes des autres par des espaces égaux environ à la moitié de leur hauteur. Elles sont loin d'être cylindriques. Étroites et comme étranglées à leur partie moyenne, elles s'évasent largement à leurs extrémités, de manière à devenir tangentes les unes aux autres, à la base comme au sommet. Sur une coupe très mince, examinée à un plus fort grossissement (fig. 51), on voit que chacune d'elles se décompose en une gerbe de longues fibres de tissu conjonctif. Aux extrémités de la gerbe, ces fibres sont distinctes les unes des autres. Elles s'insèrent sur la membrane de chitine par une base polygonale de 9 à 12  $\mu$ . de largeur (*f*). Ce sont ces insertions que nous avons vues laisser leur trace sur la lame chitineuse interne sous forme de dessins polygonaux disposés en groupes circulaires (fig. 78 et 85): Un peu au-dessous de leur insertion, elles renferment un gros noyau

<sup>1</sup> Je dirai chitineuse pour couche ou membrane chitineuse par abréviation.

nucléolé ( $n$ ) qui remplit les quatre cinquièmes de leur diamètre, puis elles continuent à descendre en s'effilant de plus en plus ( $f'$ ), et cessent bientôt d'être contiguës. Çà et là, on rencontre dans leur continuité un noyau plus petit que celui de la base. A mesure qu'elles avancent, toutes les fibres appartenant à une même gerbe se groupent, convergent les unes vers les autres, se subdivisent et s'anastomosent entre elles et, arrivées au milieu de leur parcours, elles constituent un cordon cylindrique ( $g$ ) de 10 à 30  $\mu$  de diamètre, où il serait impossible de compter autant de filaments qu'il y a de fibres pour le composer. Quelles fines lignes longitudinales sont le seul indice de leur constitution fibrillaire. A partir du milieu, le cordon recommence à grossir pour reconstituer, à l'autre extrémité, un système de fibres divergentes qui est la répétition du précédent. Un examen attentif des figures 48 et 51 en dit plus que de longues descriptions.

Les choses ne se passent cependant pas toujours comme il vient d'être dit. Çà et là on voit un groupe de fibres se détacher du faisceau auquel il appartient et se détourner peu à peu de sa direction radiale pour se porter tangentiellement dans l'espace moyen de l'épaisseur du manteau. Ces fibres se jettent sur quelque un des faisceaux musculaires ( $m$ ) qui serpentent entre les gerbes conjonctives et lui servent de tendon d'insertion (fig. 51, le troisième faisceau à droite en descendant). Je reviendrai sur ce point en parlant de la couche musculaire. Toutes les fibres d'une même gerbe sont disposées en cercles concentriques autour de son axe, et nous avons vu plus haut qu'au point où cet axe traverse la membrane chitineuse interne se trouve ordinairement un *rétinacle*.

Je dirai, en décrivant le cloaque et le pédicule, comment les fibres se comportent à leur niveau.

En résumé, cette couche doit être considérée comme dérivée de deux lames épithéliales parallèles, sous-jacentes chacune à l'une des deux membranes chitineuses, et dont les éléments se sont allongés en fibres conjonctives et soudés d'une face à l'autre. La nature conjonctive de ces fibres est démontrée par les réactifs et, en particulier,

par l'acide acétique qui les gonfle. Au point de vue physiologique et histologique, elles peuvent être en partie assimilées au derme ; mais, en réalité, l'embryogénie le démontre une couche véritablement dermique n'existe pas.

Chez les adultes, la couche épithélio-conjonctive, tout en conservant la même disposition générale, s'est modifiée sous certains rapports. On peut encore l'étudier au moyen de coupes, mais il suffit, pour en prendre une notion exacte, d'en faire une préparation extemporanée que l'on colore au picrocarmin. Le mésentère convient particulièrement dans ce cas, car la couche épithélio-conjonctive y est constituée comme dans le manteau, et il n'y a pas de couche musculaire qui gêne l'observation. En dédoublant un fragment découpé dans le mésentère d'une grosse Sacculine, en faisant reposer les deux moitiés sur la lame par leur face chitineuse, colorant au picrocarmin et montant dans la glycérine acide, on obtient un très bon résultat. La figure 62, pl. XXVIII, a été prise sur une préparation de ce genre. On voit les noyaux (*n*) de ces fibres régulièrement disposés autour du centre du faisceau. Les fibres (*f*) elles-mêmes sont devenues beaucoup plus fines et n'ont plus, comme chez les jeunes, cet aspect de cellules allongées qu'elles devaient à leur origine embryonnaire. Elles sont élargies près de leur base pour renfermer le noyau ; mais, aussitôt après, elles se réduisent à de simples fils. La gerbe elle-même a de 0<sup>mm</sup>,10 à 0<sup>mm</sup>,50 à sa base. Elle est composée d'une centaine de fibres environ. Cela d'ailleurs est assez variable. Le cordon qui en forme la partie moyenne, plus long et plus étroit que chez les jeunes, a environ 5  $\mu$  de diamètre sur 0<sup>mm</sup>,10 de longueur, et est composé de plusieurs filaments homogènes formés chacun par la fusion de plusieurs fibres. La constitution de cette couche est donc, en somme, plus fibreuse et moins parenchymateuse chez l'adulte, où les fibres ont acquis leur différenciation définitive, que chez le jeune, où elles gardent encore quelques caractères des cellules allongées dont elles dérivent.

d). *Couche musculaire*. — Dans les espaces que laissent entre elles les gerbes épithélio-conjonctives, au niveau de leur portion moyenne rétrécie, serpentent de nombreux faisceaux musculaires, dont l'ensemble forme une couche tangentielle réticulée (*m*, fig. 48 et 51). Ces faisceaux, dont la grosseur, très variable de l'un à l'autre, atteint chez l'adulte jusqu'à 0<sup>mm</sup>.10, sont formés de fibres parallèles nettement striées. Chez le jeune, cette striation n'existe pas encore, mais chez l'adulte, il est facile de la rendre évidente par les réactifs appropriés et, en particulier, par le picrocarmin.

Cette nappe musculaire naît à la base du manteau d'une manière que je décrirai en parlant du pédicule, par vingt-cinq à trente gros faisceaux parallèles qui descendent verticalement en divergeant et se dirigent vers le cloaque. En avançant, ces faisceaux se divisent sans cesse, et leurs ramifications s'anastomosent en un réseau serré. Ce réseau est situé à égale distance des lames chitineuses externe et interne, précisément à l'endroit où la portion moyenne étranglée des gerbes conjonctives laisse le plus de place. Ses mailles sont plus étroites que les faisceaux qui les limitent, et ceux-ci s'écartent juste assez pour permettre aux colonnettes conjonctives de passer entre eux. Le réseau devient beaucoup plus riche et forme une masse de plus en plus étendue, à mesure que l'on descend vers la partie la plus large du manteau. Cela tient à ce que de nouveaux faisceaux naissent çà et là de la couche épithélio-conjonctive, comme je l'ai expliqué plus haut, et viennent grossir le nombre de ceux qui existaient déjà. Par contre, certains faisceaux disparaissent en venant se terminer de la même manière, après être venus de plus loin.

En arrivant au cloaque, une partie des faisceaux musculaires se groupe brusquement en un petit nombre de gros rubans rayonnants, tandis que d'autres se détournent pour contribuer à former le sphincter cloacal que je décrirai plus loin. La figure 63 (pl. XXVIII) donne une idée assez exacte de la marche des faisceaux musculaires. Mais il faut bien noter que les plus gros ont été seuls représentés. Il eût fallu une figure beaucoup plus grande pour indiquer les petits.

Il résulte de cette description que la plus grande partie des fibres musculaires naît du pédicule et arrive au cloaque pour former son muscle dilatateur et son sphincter. Il est évident que, indépendamment de leur action sur le cloaque, ces muscles ont pour effet de comprimer les parties sous-jacentes et en particulier la ponte lorsqu'elle remplit la cavité incubatrice. Ils sont donc les agents de l'expulsion des Nauplius. Mais, en outre, certains faisceaux naissent des divers points de la surface du manteau et s'y terminent de même, soit plus haut, soit plus bas. Lorsqu'elles se contractent, elles ont pour effet de modifier la forme du corps et expliquent ces contorsions bizarres et énergiques qu'exécute l'animal dans certaines circonstances.

e). *Endothélium*. — Malgré son grand développement, la couche musculaire est loin de remplir tous les interstices que laissent entre elles les gerbes de tissu conjonctif. Il reste entre tous ces faisceaux, si fort entrelacés, des espaces vides, sortes de lacunes (*l'*, fig. 48 et *l*, fig. 51) absolument irrégulières que l'on trouve occupées par un magma informe (*a*, fig. 51) après l'action des réactifs coagulants. Ce magma n'est autre chose que le suc nourricier, riche en albumine, mais liquide pendant la vie, et coagulé par les réactifs. Les espaces qui le contiennent font partie d'un ensemble de lacunes que l'on retrouve dans tout l'organisme, véritable appareil circulatoire rudimentaire.

Plus tard, je reviendrai sur ces lacunes. Si j'en ai parlé ici, c'est pour faire remarquer qu'elles sont séparées des faisceaux qui les limitent par un système de cellules plates formant un véritable *endothélium* (*e* et *v*, fig. 51).

Chez l'adulte, je n'oserais affirmer que cette membrane endothéliale soit continue. J'en ai vu des lambeaux fort grands formés de cellules toutes contiguës par leurs bords; mais, à d'autres places, ces mêmes cellules étaient espacées sans paraître avoir été dérangées. Elles sont très plates, très irrégulières de forme et munies d'un noyau nucléolé. La figure 62 en montre une en *e*. Elles ont

30 à 35  $\mu$ . de long sur 10 à 12  $\mu$ . de large. Leur noyau a environ 4  $\mu$ .

Ces solutions de continuité dans la membrane endothéliale sont peut-être produites par l'accroissement rapide de l'animal. Toujours est-il que, chez la Sacculine jeune, elles n'existent pas. Chez elle, les cellules, très plates également, sont moins irrégulières, moins grandes, et à noyau un peu plus volumineux. La membrane endothéliale s'applique sur les faisceaux musculaires et épithélio-conjonctifs en leur formant un manchon complet, et, au voisinage de la surface, là où les gerbes s'élargissent et s'évasent jusqu'à se toucher par leurs bords, elle forme un voile concave (*v*, fig. 51) qui passe de l'une à l'autre sans discontinuité. Les lacunes sont donc partout tapissées par elle, et nulle part le liquide nourricier n'arrive directement au contact des faisceaux musculaires ou conjonctifs. Ces faits sont difficiles à voir, et il faut les observer sur des coupes très fines opérées sur des tissus convenablement préparés. Pour bien mettre ces choses en évidence, une coupe du manteau d'une Sacculine jeune, pratiquée presque parallèlement à la surface, de manière à montrer les diverses couches sous forme de zones successives, est particulièrement propice. La pièce a été au préalable piquée, étant fraîche, sur une plaque de liège pour l'empêcher de se contourner sur elle-même, puis durcie avec ménagement dans les alcools de plus en plus concentrés, colorée à l'hématoxyline, montée dans la paraffine et coupée. Les coupes doivent avoir au plus 10  $\mu$ . d'épaisseur et être montées dans la glycérine<sup>1</sup>. C'est sur une préparation de ce genre qu'a été prise la figure 56 de la planche {XXVIII, que je vais décrire, parce qu'elle présente un intérêt tout particulier, pour bien faire comprendre, dans son ensemble, la structure du manteau.

La figure est grossie 350 fois. Les deux moitiés de la coupe se ressemblant, une seule a été représentée pour ne pas exagérer les

<sup>1</sup> Il n'est peut-être pas inutile de donner quelques renseignements plus précis sur le procédé qui m'a réussi. C'est le même que j'ai employé avec quelques modifications, selon les circonstances, pour les coupes des autres organes ou pour les coupes

dimensions de la figure. Une partie de la lame chitineuse et de la couche musculaire ont même été laissées de côté.

Le rasoir a d'abord rencontré la couche chitineuse externe (*c*), puis vient une zone formée de petites figures polygonales à contour net, à contenu finement granuleux, qui représentent les pieds ou bases d'implantation des fibres épithélio-conjonctives (*f*). Un peu plus bas, vient la zone des noyaux (*n*) où l'on voit ces corpuscules, avec une

d'ensemble des Sacculines jeunes. Mon réactif colorant est l'hématoxyline alcoolique, mais préparée autrement que ne l'indique Kleinenberg. Voici ma formule :

(1)	Hématoxyline.....	2 grammes.
	Alcool absolu.....	30 —
(2)	Alcool à 70 degrés.....	30 —
	Chlorure de calcium.....	à saturation.
	Alun de potasse.....	à saturation.
	Solution (1)...	} aa.
	Solution (2)...	

Cette liqueur blenit en quelques jours et devient extrêmement colorée, mais il suffit d'en ajouter une quantité variable, selon l'effet à obtenir (1/4 à 1/3) dans l'alcool absolu où la pièce a séjourné en dernier lieu. *Il n'y a pas de précipitation*. Elle se conserve indéfiniment, mais à la longue, elle vire au rouge. On ne doit pas, dans ce cas, l'exposer même à des vapeurs d'ammoniaque, suivant le conseil donné par Paul Mayer dans son exposé de la technique employée à Naples, car il se forme un précipité. Il faut se servir de la solution sans s'inquiéter du changement de couleur, et, lorsque les coupes sont faites, avant de mettre la lamelle, il suffit de passer la lame renversée au-dessus d'un flacon d'ammoniaque. La coloration vire au bleu et se renforce.

Je considère le montage dans la glycérine comme infiniment préférable au montage dans le baume. La première rend les éléments distincts, les contours vifs; le dernier jette sur l'ensemble comme un voile nuageux, estompe les contours, confond les fins détails. Comme le montage dans la glycérine ne passe pas pour être compatible avec la conservation des séries de coupes dans leur ordre, on me saura peut-être gré de donner quelques indications sur une méthode très simple et qui réussit parfaitement. L'objet étant monté dans la paraffine, on fait les coupes en mouillant le rasoir d'alcool absolu. C'est la clef de la méthode. Il est très facile d'empêcher les coupes de se rouler en appuyant avec un pinceau mouillé d'alcool absolu sur le bord de la pièce, à l'endroit où le rasoir commence à l'attaquer. Cela supprime tous les appareils compliqués imaginés dans ces derniers temps pour empêcher les coupes de se rouler. On les transporte sur la lame avec le pinceau, ou, si elles sont très fragiles, avec une lamelle de mica. Lorsque la série est terminée, on *laisse évaporer*

forme ovulaire, un petit nucléole foncé et deux ou trois petites granulations. Ils sont logés dans des figures polygonales un peu plus étroites que celles de la zone précédente, car les fibres ont déjà commencé à diminuer de diamètre. Puis vient une troisième zone (*f''*) où les fibres, devenues encore plus étroites, cessent de se toucher et sont séparées par des intervalles appréciables. En outre, n'étant plus comprimées les unes contre les autres, elles prennent un contour arrondi ou elliptique. Ces trois zones n'ont point d'ailleurs de limites tranchées, car les noyaux ne sont pas situés dans les fibres à une hauteur invariable.

Jusqu'ici, les fibres se montrent placées les unes à côté des autres, sans orientation bien marquée. Dans les deux zones suivantes (*f'''* et *f''''*), on les voit groupées en îlots distincts qui représentent chacun la coupe d'une gerbe à des distances de plus en plus grandes de la base, et,

*l'alcool*, on chauffe avec précaution sur la lampe, jusqu'à amener la fusion de la paraffine et on laisse refroidir. Les coupes, par le fait qu'elles ont été faites mouillées, s'appliquent sur la lame par toute leur surface et contractent avec elle une solide adhérence. On peut laver avec le chloroforme pour dissoudre la paraffine, puis avec l'alcool absolu pour chasser le chloroforme, sans qu'elles se dérangent. L'adhérence est même si solide que l'on peut recolorer après coup, si la coloration en masse a été insuffisante. C'est à ce moment, après le lavage à l'alcool absolu, que l'on fait subir aux coupes le contact des vapeurs ammoniacales, si l'hématoxyline était rougie. On met alors la lamelle, puis une goutte de glycérine sur le bord. La glycérine se substitue lentement à l'alcool. Pour pouvoir fermer et luter la préparation, il faut et il suffit que l'excès de glycérine soit *exactement* enlevé, ce que l'on reconnaît à ce qu'une feuille de papier à cigarettes ne peut plus en enlever par capillarité. La lame se nettoie alors facilement.

Pour ce qui est du durcissement, j'ai presque toujours employé les alcools de plus en plus forts, à 60 degrés, puis à 90 degrés, puis absolu. Je colore à ce moment et j'ai reconnu qu'il y avait avantage à faire repasser, après la coloration, la pièce par l'alcool pendant quelques heures. Avant d'inclure la pièce dans la paraffine, il faut la tenir dans du chloroforme saturé de paraffine jusqu'à ce qu'elle tombe au fond. La paraffine doit être aussi peu chaude que possible et maintenue en fusion d'autant plus longtemps que la pièce est plus caverneuse.

Dans la paraffine, les pièces se conservent indéfiniment, mais si l'on attend trop longtemps (un an, par exemple) avant de faire les coupes, celle-ci prend un état moléculaire particulier qui fait qu'elle s'égrène sous le rasoir. On évite cet inconvénient en la faisant refondre et en faisant les coupes peu de temps après le refroidissement.

par suite, avec des diamètres de plus en plus petits. Dans chacun de ces faisceaux ( $g, g, g$ ), on voit les fibres représentées par de petits points obscurs de forme irrégulière ( $p$ ). A l'état vivant, elles doivent se toucher, et ne sont sans doute ici à distance que par suite de l'action des réactifs. Les faisceaux, au contraire, sont normalement séparés par des intervalles notables ( $l$ ) et d'autant plus grands qu'ils sont coupés plus loin de leur origine. Dans ces faisceaux, on voit, en outre, généralement, mais non dans tous, une ou deux fibres plus épaisses que les autres et contenant un noyau nucléolé, ce qui provient de ce que chaque fibre peut être formée de plusieurs cellules. Les noyaux sont plus petits que ceux du pied des fibres. Mais ce qu'il y a de plus intéressant à noter, c'est que ces faisceaux sont tous limités par une ligne parfaitement nette, et qu'il est aisé de reconnaître pour une membrane distincte ( $q$ ). La nature de cette membrane trouve son explication dans ce fait que, çà et là, on la voit s'épaissir fortement et former, de la manière la plus nette, une cellule pâle ( $e, e, e$ ), munie d'un noyau nucléolé. Ce n'est autre chose que la membrane endothéliale formée par des cellules qui, assez épaisses au point qui avoisine le noyau, s'étalent par leurs bords pour se réunir aux cellules voisines et former avec elles une membrane continue d'une extrême minceur.

On se rappelle que j'ai décrit cette membrane endothéliale comme se portant d'une gerbe à l'autre, de manière à former entre leurs bases une sorte de voûte concave vers le dedans, et se continuant sur chacune d'elles avec la gaine qui l'enserme. Dans la coupe presque tangentielle que représente la figure, la ligne qui limite supérieurement la zone  $f'$  représente la coupe de cette voûte endothéliale, et, un peu plus bas, on voit cette voûte elle-même ( $v$ ) se projetant à plat entre les différents faisceaux très rapprochés à ce niveau. Çà et là, on voit entre les faisceaux des sortes de magmas ( $a$ ) formés par la matière alibile qui circule dans les lacunes ( $l$ ) limitées par l'endothélium et qui a été coagulée par les réactifs. Enfin, dans la septième et dernière zone ( $m$ ), on voit le commencement de la couche

musculaire formée de faisceaux de 10 à 15  $\mu$ . de fibres striées de 3  $\mu$ . environ. Ces fibres se montrent, çà et là, parsemées de noyaux ovalaires nucléolés, un peu plus volumineux qu'elles-mêmes. Les faisceaux se divisent et s'anastomosent sans cesse par échange répété de leurs fibres, et forment un réseau à mailles ovalaires étroites. Chacune de ces mailles est occupée par un étroit faisceau conjonctif entouré, là comme plus haut, de sa membrane endothéliale. A ce niveau, les faisceaux conjonctifs sont réduits à leur minimum de diamètre. Plus loin, on les verrait grossir de nouveau et répéter les dispositions de la partie inférieure de la figure.

Enfin, sur le bord des faisceaux musculaires existe une ligne limitante que l'on confondrait facilement avec le bord même des fibres, si elle ne se révélait nettement, çà et là, par la présence d'un noyau. C'est dans les angles des mailles qu'on en trouve le plus aisément (e). Par places, là où le hasard a voulu que la coupe respectât la surface d'un faisceau, on voit des fragments plus ou moins étendus de la membrane endothéliale.

En résumé, un endothélium, continu au moins chez les jeunes, entoure tous les faisceaux musculaires et conjonctifs, et limite toutes les lacunes qu'ils ménagent entre eux. Les cellules endothéliales sont irrégulièrement polygonales, pâles, finement granuleuses, très plates, excepté au niveau du noyau. Elles ont de 15 à 18  $\mu$ . de large, et leur noyau ovalaire a 3  $\mu$ . sur 5  $\mu$ . environ.

f). *Cloaque* (C. dans toutes les figures des planches XXIV à XXX). — Situé sur le côté gauche, au bas de la face qui regarde le sternum du crabe, à égale distance des bords antérieur et postérieur, le cloaque a une configuration différente chez les jeunes et chez les adultes. La Sacculine, tout à fait jeune, a son cloaque très peu saillant, fermé par une membrane et terminé à son orifice par un bord simplement arrondi et épais. Les figures 48, pl. XXVI, et 51, pl. XXVII, en donnent une idée exacte. Plus tard, le cloaque s'ouvre et prend peu à peu cette configuration en court cône tronqué que j'ai signalée chez

l'adulte (fig. 65 à 68, pl. XXIX). Tandis qu'extérieurement il est fortement élargi à la base, son calibre intérieur est presque cylindrique, en sorte qu'il est moins épais au sommet qu'à la base, ce qui tient à la présence d'un puissant sphincter à ce niveau. Vu de l'intérieur de la cavité incubatrice, il a la forme d'une rosette fortement saillante, découpée de plis profonds (fig. 67, s).

Sa structure est assez complexe (fig. 51).

La *chitineuse externe* (c) le revêt extérieurement et se continue au niveau de son bord libre avec la chitineuse interne, dont elle prend peu à peu la minceur et les caractères particuliers. La *chitineuse interne* (c') tapisse son canal intérieur dans lequel elle forme des plis longitudinaux, plus ou moins accentués, selon l'état de dilatation. La couche épithélio-conjonctive perd peu à peu, en approchant du cloaque, les caractères qu'elle avait dans le manteau. Ses fibres cessent de se grouper en faisceaux distincts; elles deviennent plus longues, montrent jusqu'à quatre et cinq noyaux et se divisent beaucoup plus fréquemment en ramifications anastomosées de l'une à l'autre. Ça et là on retrouve sur elles des cellules ou des lambeaux de la membrane endothéliale; mais la structure devient si irrégulière que je ne saurais affirmer que l'endothélium soit encore continu. Peu à peu, elles perdent leur épaisseur et leur structure granuleuse et se réduisent à des filaments minces, hyalins, dont les uns servent de tendons d'insertion à des fibres musculaires, tandis que les autres forment un réseau clair et très fin dans les mailles duquel passent les faisceaux musculaires du sphincter cloacal (s).

La *couche musculaire* du cloaque est formée de deux ordres de fibres parfaitement distincts, dont les unes, rayonnantes, représentent le *muscle dilatateur*, tandis que les autres, circulaires, constituent le *sphincter* (fig. 63, pl. XXVIII).

Pour former le *dilatateur* (m), les faisceaux descendants du manteau se groupent peu à peu de manière à constituer une quinzaine de gros faisceaux rayonnants très distincts, qui se portent en majeure partie vers les points les plus déclives du cloaque, extérieurement

au sphincter, et vont s'insérer sur la membrane chitineuse par l'intermédiaire des fibres conjonctives qui leur servent de tendons.

Le *sphincter* (*s*), au contraire, est formé en partie de fibres qui se détournent de leur direction radiaire pour suivre un trajet circulaire, en partie de fibres qui, nées des faisceaux épithélio-conjonctifs du cloaque, se terminent à d'autres faisceaux plus ou moins éloignés, après un trajet circulaire plus ou moins long. Leur ensemble constitue un gros muscle strié, qui entoure circulairement le cloaque. Il se voit facilement, soit sur les coupes, soit sur les pièces traitées par l'acide azotique à un dixième pendant quelques jours. Il suffit pour le mettre à nu d'enlever la membrane chitineuse qui le recouvre (fig. 69, *a* et *b*). Sur leurs limites, le sphincter et le muscle dilatateur entrecroisent leurs faisceaux; mais, dans l'ensemble, la situation du premier est plus profonde que celle du second. Le sphincter est situé entre le dilatateur et la membrane chitineuse interne, et c'est lui principalement qui détermine la saillie du cloaque dans la cavité incubatrice.

A l'état normal, le cloaque est maintenu fermé par la tonicité du sphincter. Les fibres du sphincter se font remarquer par une grande finesse. Elles ont 3  $\mu$  environ de large, et il y a deux séries dans chaque  $\mu$ . Celles du manteau, au contraire, ont 5 à 6  $\mu$  de large chez l'adulte, et il faut 1 1/2  $\mu$  pour contenir une strie sombre et la bande pâle correspondante, dans l'état de relâchement.

#### 4. La masse viscérale.

J'ai cru devoir donner le nom de *masse viscérale* au corps ovoïde qui occupe la cavité circonscrite par le manteau. C'est elle que la plupart des auteurs désignent sous le nom insuffisant d'*ovaire*, ou, comme M. KOSSMANN (XXXIII), sous le nom incorrect de *corps proprement dit*. Cette masse est, en effet, formée, dans la plus grande partie de son volume, par l'ovaire, mais elle contient en outre les testicules, les glandes cémentaires et le système nerveux.

Je consacrerai un chapitre spécial à chacun des organes qu'elle renferme, mais je dois décrire ici sa configuration extérieure, son

enveloppe musculo-conjonctive et son squelette musculaire, qui sert de support aux viscères qu'elle contient.

a). *Forme et rapports.* — Elle est suspendue dans la cavité incubatrice par un pédicule (fig. 67 et 68, Q) qui en occupe le sommet et qui est sur le prolongement du pédicule extérieur de l'animal. Sa forme est comparable à celle de l'animal entier, mais elle est plus aplatie d'un côté à l'autre, plus régulière de contour aux extrémités et largement échancrée au milieu de son bord inférieur. Le bord dorsal est libre ; le ventral se continue avec le mésentère, qui le rattache au bord correspondant du manteau.

b). *Paroi, ses rapports avec le manteau.* — Son enveloppe est formée de trois couches, l'une chitineuse, la deuxième épithélio-conjonctive, la troisième musculaire, tout comme le manteau, mais avec des différences qu'il importe de signaler (fig. 68, h, fig. 52 et 48). La couche musculaire est indépendante. Les deux autres dérivent des couches homologues du manteau. La première, après avoir tapissé la face interne de cette membrane, se réfléchit au niveau du pédicule du mésentère et passe sur la masse viscérale qu'elle revêt entièrement. La seconde est la continuation de cette partie de la couche épithélio-conjonctive du manteau, qui est interne par rapport à la couche musculaire. Le passage se fait au niveau du pédicule et du mésentère, de la manière suivante (fig. 48) :

Au niveau du pédicule, la couche musculaire du manteau, réduite comme nous l'avons vu à quelques faisceaux parallèles, se jette tout entière dans cet organe où elle se termine sur les fibres conjonctives qui constituent sa masse et qui leur servent de tendons d'insertion. Les fibres épithélio-conjonctives de la couche externe qui, plus haut, se continuaient, à travers le plan musculaire, avec celles de la couche interne, se séparent de celles-ci et se mêlent à celles du pédicule, dont elles prennent peu à peu les caractères. Enfin les fibres épithélio-conjonctives de la couche interne suivent le repli de

la membrane chitineuse interne sur laquelle elles continuent à s'insérer, et remontent avec elles sur la masse viscérale.

Au niveau du mésentère, les choses se passent un peu différemment. Aucun dessin ne montre ce détail avec un grossissement suffisant, mais la figure 70 peut servir de guide. La couche musculaire reste dans le manteau et passe en face du mésentère, sans se détourner. La couche conjonctive externe fait de même, écartant seulement un peu ses faisceaux en face du mésentère pour qu'ils ne pénétrant pas dans son épaisseur. La couche conjonctive interne seule accompagne la couche chitineuse interne et passe avec elle dans la masse viscérale. Les faisceaux qui, primitivement, se continuaient par leur partie moyenne étranglée avec ceux de la couche externe se continuent dans le mésentère avec leurs voisins, d'un côté à l'autre de ce repli. Mais du changement de direction de cette couche résulte un canal prismatique et triangulaire (*k*) qui occupe toute la longueur du mésentère en suivant son bord antérieur ou palléal. Ce canal se termine en haut dans le pédicule, en bas dans la masse viscérale, ainsi que nous le verrons plus tard.

Passons maintenant à la *structure* de la paroi de la masse viscérale.

α). *Couche chitineuse*.— De même épaisseur que celle du manteau (de quelques  $\mu$ . à 1 centième de millimètre vers le haut), elle est, comme elle, finement striée en long, mais elle ne se montre pas non plus formée de couches distinctes, et pour les mêmes raisons. Comme celle-ci, elle est hérissée de *retinacula* très nombreux vers le fond de la cavité incubatrice, plus rares vers le bas, absents sur la partie qui recouvre les glandes cémentaires. Elle est percée de quatre orifices, les deux vulves et les deux pores génitaux mâles.

β). *Couche épithélio-conjonctive*. — La figure 48 en donne une idée d'ensemble, et les figures 52 et 53 permettent d'en reconnaître les détails. Les fibres qui la constituent sont en tout semblables à celles du manteau, mais avec des dimensions un peu inférieures. Elles s'insèrent sur la membrane chitineuse par une base polygonale. Un

peu plus bas, elles montrent un gros noyau ovalaire nucléolé (*n*) de  $5 \mu$  sur  $8 \mu$ . Plus bas encore, elles s'atténuent, deviennent cylindriques (*f*), se ramifient et s'anastomosent çà et là jusqu'à la rencontre de la couche musculaire (*m*). Comme celles du manteau, elles sont disposées en faisceaux coniques, dont la base élargie regarde le dehors, et dont la pointe s'engage dans la couche musculaire. On peut les comparer chacune à la moitié d'une gerbe coupée en deux au milieu de sa partie étranglée. Leur disposition en quinconce est régulière.

γ). *Couche musculaire de l'enveloppe et squelette musculaire de la masse viscérale.* — Arrivées à la couche musculaire, les fibres épithélio-conjonctives se comportent de deux façons différentes. Quelques-unes abandonnent le faisceau dont elles font partie, se détournent tangentiellement et se jettent dans la couche musculaire pour servir de tendons à ses fibres. Les plus nombreuses restent groupées, gardent leur direction radiaire et se continuent avec des faisceaux musculaires qui traversent horizontalement toute la masse viscérale et vont se terminer de la même manière, à la rencontre de l'enveloppe du côté opposé. On voit avec la plus grande netteté, sur les coupes colorées à l'hématoxyline, le changement de nature de la fibre, qui, de conjonctive et hyaline, devient brusquement musculaire et striée, presque sans changer de diamètre (fig. 51 et 53).

Ce sont ces fibres transversales qui, disposées en faisceaux parallèles, traversent horizontalement d'un côté à l'autre (et non dorso-ventralement) toute la masse viscérale et constituent ce que j'ai appelé le *squelette musculaire* de celle-ci. Les faisceaux (*m'*) sont disposés un peu irrégulièrement, de manière à former des fragments de plans horizontaux parallèles entre lesquels sont disposées les parties parenchymateuses de la masse viscérale et, en particulier, les tubes de l'ovaire.

Il y a donc, dans la masse viscérale, deux systèmes musculaires bien distincts : un tangentiel (*m*), appartenant à l'enveloppe, et un transversal (*m'*).

Le premier est en tout comparable à celui du manteau, bien qu'il

n'en dérive pas ; comme lui, il naît en partie des fibres conjonctives qui forment la masse du pédicule, en partie de celles de l'enveloppe elle-même. Mais ici les rapports sont renversés, et c'est cette dernière origine qui est la plus commune. Ce système tangentiel forme, comme celui du manteau, un réseau de faisceaux entre-croisés entre les mailles duquel passent les faisceaux du système transversal. Son épaisseur est à peu près partout uniforme, excepté en deux points où il se comporte à peu près comme le système musculaire du manteau à l'égard du cloaque. C'est au niveau des glandes cémentaires. Là, les fibres musculaires se détournent de leur direction, de nouveaux faisceaux viennent renforcer les anciens et décrivent avec eux un trajet circulaire de manière à former un sphincter. Ce sphincter est situé non pas autour de l'orifice de chaque glande, mais autour des glandes elles-mêmes et sert à les comprimer (s, fig. 87, pl. XXX). Nous verrons plus tard l'utilité de cette disposition.

Le système musculaire transversal présente aussi quelques particularités utiles à noter. Ses fibres proviennent toutes des faisceaux conjonctifs de l'enveloppe et se terminent en général aux faisceaux du côté opposé, juste en face, au point symétrique. Mais un certain nombre, au lieu de se terminer ainsi, se détournent de leur route en traversant le système musculaire tangentiel et se confondent avec lui (fig. 52, le faisceau le plus inférieur). Ces échanges établissent entre les deux systèmes musculaires une certaine solidarité.

Entre les deux glandes cémentaires, le système transversal est absent (fig. 87, pl. XXX). On a vu, en effet, que l'espace interposé est occupé par les *atriums*, les *oviductes* et le *canal médian*. Mais, plus haut, on le retrouve de nouveau.

Chez les jeunes, comme chez les adultes, le système transversal est formé de fibres striées ; mais la striation, facile à constater chez celles-ci, est difficile à faire apparaître chez celles-là. Le système tangentiel, nettement strié aussi chez les adultes, ne l'est point encore chez les jeunes, ou du moins je n'ai pu réussir par aucun moyen à rendre la striation visible.

Ces deux systèmes musculaires ont pour fonction de diminuer dans tous les sens le volume de la masse viscérale et de comprimer ainsi l'ovaire au moment de la ponte pour faire sortir les œufs.

2). *Endothélium*. — De même que, dans le manteau, une tunique endothéliale continue chez les jeunes et probablement aussi chez les adultes, tapisse toutes les lacunes interposées aux faisceaux musculaires et épithélio-conjonctifs. C'est chez les premières qu'il est le plus facile d'en prendre connaissance (*e, e, e*, fig. 52, pl. XXVII). Elle enveloppe d'une gaine complète tous les faisceaux musculaires. Lorsque le rasoir les a tranchés, elle se révèle seulement sur les bords ; mais lorsque la surface d'un faisceau se trouve par hasard dans la coupe, elle se montre sous forme de lambeaux plus ou moins étendus. Elle entoure de même les faisceaux conjonctifs et se comporte à leur égard comme dans le manteau, c'est-à-dire que, pour passer de l'un à l'autre, elle forme au niveau de leur base une voûte concave vers le dedans. Les cellules constitutives de cet endothélium sont semblables à celles du manteau, mais un peu plus petites.

Enfin, ici aussi, on trouve dans les lacunes que limite l'endothélium des magmas formés par de la matière alibile coagulée par les réactifs.

c). *Mésentère*. — Le *mésentère* a été à peu près décrit dans les pages précédentes, car ses rapports intimes avec la masse viscérale et avec le manteau m'ont obligé à parler de lui à l'occasion de ces parties. Je ne ferai que rappeler sa situation sur le bord ventral de la masse viscérale, entre le pédicule et le cloaque, sa forme rubanée, aplatie, courbe comme le bord qu'il accompagne. J'ajoute seulement que son bord inférieur est vertical et libre, qu'il est épaissi, concave en arrière, et qu'il forme, en avant du cloaque, entre la masse viscérale et le manteau qu'il réunit, un ligament solide (*a*, fig. 67, pl. XXIX). Ce ligament est un moyen efficace de contention pour la masse viscérale.

Sa structure même a été indiquée. Nous avons vu qu'il est formé uniquement par les couches chitineuse et épithélio-conjonctive de la

masse viscérale s'adossant d'un côté à l'autre pour ne former qu'une simple membrane, sans cavité interposée.

Que l'on suppose, dans la masse viscérale, les viscères enlevés, les faisceaux musculaires disparus, les faisceaux épithélio-conjonctifs soudés bout à bout entre les deux faces rapprochées, et l'on aura le mésentère.

On peut se représenter la masse viscérale comme une tumeur produite à la face interne du manteau par le développement des viscères dans l'épaisseur de cette membrane, tumeur qui se sera peu à peu énucléée de manière à ne plus être rattachée au manteau que par un lien aplati, le mésentère.

Que l'on suppose le mésentère se dédoublant, se rétractant peu à peu vers le manteau de manière à faire rentrer toute la masse viscérale dans l'épaisseur de cette membrane, et l'on aura une disposition nouvelle qui ne différera de la vraie que par des différences peu importantes.

L'animal sera alors réduit à un cylindre creux, dont les parois seront d'un côté fortement épaissies par la présence des viscères et principalement de l'ovaire dans leur épaisseur. La cavité centrale, diminuée et rendue excentrique par la saillie des viscères, sera réduite à un canal latéral. N'aura-t-on pas là le portrait fidèle d'un pédoncule d'anatife ? La Sacculine ne serait alors qu'un anatife réduit à son pédoncule, dans lequel seraient rentrés les organes indispensables à la conservation de l'espèce ?

Cette interprétation de la Sacculine a peut-être quelque chose de séduisant, mais elle est fautive de tous points, et si j'ai consacré quelques lignes à l'exposer, c'est pour montrer un exemple de l'inanité des théories bâties sur la comparaison des formes adultes sans le critérium de l'embryogénie. Ce système est cependant familier à bien des gens qui se croient le droit de supposer les animaux en caoutchouc, de les étirer, comprimer, contourner de toutes les manières pour les rendre conformes au type qu'ils ont dans l'imagination, à la seule condition de ne rien violenter. Jamais ils n'oseront

traverser un plan pour mettre devant ce qui est derrière ; mais, s'il existe la moindre fissure qui leur permette d'en faire le tour, ils renversent les rapports et leur conscience est en paix. Les opérations de ce genre sont permises, lorsque l'embryogénie les montre légitimes ; dans le cas contraire, elles sont téméraires, pour si séduisantes qu'elles paraissent.

### 5. *L'ovaire.*

*L'ovaire* est une glande impaire et médiane formée de deux moitiés latérales, disposées symétriquement de part et d'autre du plan médian. C'est faute d'avoir suffisamment connu sa conformation chez l'adulte, et surtout son développement embryonnaire, que tous les auteurs sans exception s'accordent à décrire deux ovaires distincts. Il y a bien, si l'on veut, deux masses ovariennes, une à droite, l'autre à gauche du plan médian ; mais ces deux masses sont largement réunies l'une à l'autre par un vaste et court canal médian, et elles proviennent de la bilobation d'une formation sphérique, impaire et médiane chez l'embryon.

Il y a dans l'ovaire à distinguer trois parties : le *canal médian* (*J*, dans toutes les figures), qui réunit entre elles les *deux masses latérales* (*K*, dans toutes les figures) paires et symétriques, et les ramifications ou *tubes ovariennes* (*L*, dans toutes les figures), qui sont des dépendances de celles-ci.

a). *Disposition générale.*— En dehors du point où le canal médian les réunit, les masses latérales restent absolument distinctes l'une de l'autre et se confinent exactement chacune dans la moitié correspondante de la masse viscérale. Les anses que forment leurs ramifications s'adosent dans le plan médian sans communiquer d'un côté à l'autre, et sont là séparées par un espace lacunaire en forme de fissure irrégulière (*j*, fig. 68, pl. XXIX). Elles forment deux systèmes distincts. Chacun de ces systèmes est constitué par un assemblage

de tubes moniliformes entortillés, ramifiés, intriqués les uns dans les autres d'une manière si complexe que, chez l'adulte et même chez le jeune, il est impossible de saisir la loi de leur arrangement. Mais, pendant les phases larvaires, la chose est plus aisée, et, sans anticiper sur des développements qui trouveront mieux leur place au chapitre de l'Embryogénie, je dois donner ici quelques indications sur son mode de formation.

Au début, alors que le système musculaire transversal n'existe encore que sous forme de cellules embryonnaires, l'ovaire forme une masse cellulaire médiane arrondie, entourée d'une membrane mince (O. fig. 36, pl. XXIV). Si l'animal grandissait sans se modifier autrement, l'ovaire garderait en grossissant sa forme sphérique; mais les cellules embryonnaires (*m*) qui doivent former les plans musculaires transversaux se réunissent, se disposent par groupes, s'allongent, se soudent bout à bout, s'organisent en fibres et en faisceaux parallèles. Sous la poussée de ces formations envahissantes, l'ovaire commence à se diviser en deux lobes: les masses latérales (fig. 40 et 41, pl. XXV), qui restent unies par une portion moyenne, le canal médian. Chaque lobe en se développant est obligé de s'insinuer dans les espaces réservés entre les faisceaux, et pour cela de se diviser en lobules cylindriques de plus en plus distincts. Chaque fois qu'un de ces diverticules cylindriques rencontre en grandissant un faisceau transversal, il est obligé de se diviser; une moitié passe d'un côté, l'autre de l'autre, et voilà une dichotomie formée. La chose va se répétant sans cesse, mais la membrane enveloppante reste continue et se plie docilement aux inflexions les plus capricieuses.

Cependant, comme les faisceaux musculaires se développent d'une manière à peu près fixe, l'ovaire prend au début une configuration définie, susceptible d'être décrite, et dont la forme complexe propre à l'adulte dérive directement. A un certain moment (fig. 31, pl. XXIV), chacune de ses moitiés symétriques forme, au milieu de la moitié latérale du corps dans laquelle elle est logée, une

sorte de gros cylindre renflé au milieu (*K*). C'est à cette partie renflée que se rattache en dedans le large canal (*J*) qui met en communication les deux moitiés. De l'extrémité supérieure se détachent cinq à six ramifications en doigt de gant (*L*), et de l'inférieure deux seulement, qui, d'abord parallèles, ne tarderont pas à diverger en s'allongeant et à se ramifier. Des bords antérieur et postérieur partent deux larges diverticules aplatis qui se divisent bientôt en trois ou quatre prolongements plus petits, et ceux-ci en deux ou trois ramifications digitiformes. Les antérieurs se portent vers le bord ventral, les postérieurs vers le dorsal, parallèlement à ceux du côté opposé. A mesure que la Sacculine grandit, ces diverticules se divisent de plus en plus, leurs ramifications s'allongent, s'enroulent, se déroulent, se développent en sinuosités multiples, mais sans sortir de la région où ils se trouvent. On comprend qu'à un moment donné il soit impossible de débrouiller cet inextricable lacs de méandres (*L*, fig. 87, pl. XXX) ; mais si l'on se rappelle leur mode de formation, il devient possible de saisir la formule de l'ensemble.

Après ces explications, je crois pouvoir aborder la description de cet ovaire si compliqué avec quelque chance d'être compris.

2). *Canal médian*. — Il est situé (*J*, fig. 31, pl. XXIV ; fig. 48 et 50, pl. XXVI ; fig. 68, pl. XXIX) entre les deux masses latérales de l'ovaire, qu'il réunit à leur partie inférieure. En haut et sur les côtés, il se continue donc avec leur face interne ; mais en bas, passant entre les groupes antérieur et postérieur de ramifications descendantes, il se prolonge directement sur l'oviducte. Son bord inférieur irrégulièrement onduleux est donc plus long que son bord supérieur concave. Il se trouve noyé dans un tissu conjonctif (*j*, *j*, fig. 50) rare et très délicat, à cellules étoilées réunies par de nombreux prolongements, qui le sépare de l'ovaire et du système nerveux. Chez les jeunes, il est un peu plus long que large, et son diamètre est de 5 centièmes de millimètre environ. Chez l'adulte, l'ovaire, gonflé par les produits sexuels, empiète sur lui ; il devient plus court ; son diamètre at-

teint près de 1 millimètre, et sa longueur devient presque nulle.

β). *Masses latérales*.— Chacune d'elles (*K*, mêmes figures) forme une sorte de gros boyau cylindrique renflé vers le bas, situé dans la moitié latérale du corps à laquelle elle appartient, à égale distance des bords dorsal et ventral. Par sa face interne, elle est en rapport, en bas avec le canal médian, plus haut avec celle du côté opposé, dont elle est séparée par des lacunes aplaties. En dehors elle répond, en bas, juste en face du canal médian, à l'oviducte et à la glande cémentaire ; plus haut, à l'enveloppe musculaire de la masse viscérale. Par ses bords, elle donne naissance aux troncs d'origine des ramifications ovariennes. Il est à noter que dans chacune d'elles les deux moitiés dorsale et ventrale, ainsi que les ramifications qui en partent, sont parfaitement semblables, aussi bien chez l'adulte que chez le jeune, et cela contribue à accentuer cette fausse symétrie dont j'ai déjà parlé, par rapport à un plan coronal perpendiculaire au milieu du plan sagittal de symétrie vraie.

γ). *Tubes ovariens*.— Gros et peu nombreux à leur point de départ, ils se multiplient et diminuent de diamètre en se ramifiant sans cesse (*L* mêmes figures). A leur origine, ils sont parallèles au plan sagittal et rayonnent autour de la masse latérale dont ils émanent. Mais plus loin leur direction devient quelque, et plus loin encore leurs ramifications terminales prennent une direction transversale. Celles-ci forment de longs cylindres de 7 à 8 centièmes de millimètre de diamètre chez les jeunes, de 1/2 à 2 dixièmes de millimètre chez les adultes, très sinueux, couchés horizontalement dans les compartiments que forment pour eux les faisceaux du système musculaire transversal (fig. 52 et 87). Ces compartiments ont d'ailleurs des parois très incomplètes, et à chaque instant on voit un de ces tubes passer à un étage différent ou dans un compartiment voisin.

L'ensemble de l'ovaire peut donc être défini, mais seulement au point de vue de la forme : une vaste glande en tubes, composée et profondément bilobée.

b). *Structure*. — Partout l'ovaire est limité par une *paroi propre*, doublée en dehors d'une *couche endothéliale*. A l'intérieur, on rencontre une assise de *cellules épithéliales* et un *contenu cellulaire* variable selon l'âge.

Chez les jeunes, la structure est la même dans tous les points ; mais, chez les adultes qui ont pondu, le canal médian et les parties des masses latérales voisines de l'oviducte sont réduits à l'enveloppe. La couche épithéliale a disparu, et s'il y a un contenu, il est formé d'œufs mûrs venus de plus loin.

α). *Paroi propre*. — Partout continue, elle constitue une membrane fondamentale hyaline extrêmement mince (fig. 52, pl. XXVII et  $\rho$ , fig. 88, pl. XXX).

β). *Endothélium*. — En dehors, cette paroi est revêtue d'une tunique endothéliale (*e*, mêmes figures) qui ne se révèle que dans les points où les cellules qui la forment ont une épaisseur un peu notable en raison de la présence du noyau. Les lacunes interposées à l'ovaire et aux faisceaux musculaires sont donc tapissées dans toute l'étendue de la masse viscérale par un endothélium semblable à celui des lacunes du manteau.

γ). *Épithélium ovarique*. — L'intérieur des tubes a une structure différente suivant les âges. Chez les jeunes (fig. 50 et 52), il est rempli de belles cellules toutes semblables entre elles, polyédriques par pression réciproque, à protoplasma granuleux, et contenant un gros noyau avec un petit nucléole très net et quelques grosses granulations. Celles qui confinent à la paroi sont plus ou moins régulièrement rangées en série comme un épithélium. Celles du centre sont irrégulièrement disposées. Leur diamètre moyen est de 14 à 15  $\mu$ , celui du noyau de 7 à 8  $\mu$ .

Chez les adultes (fig. 88, pl. XXX), les cellules adossées à la paroi sont nettement disposées en rangée épithéliale (*t*) ; elles sont de moitié plus petites que chez le jeune. Leur diamètre est de 5 à 6  $\mu$ , et celui du noyau un peu plus de 3  $\mu$ . Ce sont là les vraies *cellules mères des œufs*. Aucun auteur n'a encore réussi à les voir. Elles existent

néanmoins. Il n'y a pas de doute possible ; mais il faut pour les déceler des coupes très minces, faites sur des pièces durcies et colorées avec beaucoup de ménagement.

L'intérieur du tube est occupé par des cellules toujours plus grosses que les précédentes (*f, f*), et qui représentent les œufs à divers états de développement.

c). *Ovogenèse et constitution de l'œuf*. — Cette double question de la constitution de l'œuf et de son origine a vivement préoccupé les auteurs qui ont étudié la Sacculine.

M. GERBE (XXVII) ouvrit le débat en février 1869. Il déclara que les œufs jeunes, de 6 à 8 centièmes de millimètre de diamètre, étaient formées de deux cellules adossées renfermées dans la même enveloppe. L'une, superficielle, serait l'homologue de la *cicatricule* des œufs d'oiseaux, l'autre serait le *centre d'attraction des éléments nutritifs* qui s'accumulent peu à peu dans l'œuf.

Au mois de novembre de la même année, M. ED. VAN BENEDEN (XXVIII), répondant à M. Gerbe, accepta certains faits, mais en modifia l'interprétation, et à la théorie de la *cellule polaire cicatricule* en substitua une nouvelle que l'on peut résumer ainsi. L'ovule au début est représenté par une cellule unique de 6 centièmes de millimètre. Son noyau se divise, un petit bourgeon se développe en un point, un des noyaux passe dans l'intérieur du bourgeon et ainsi se trouvent constituées deux cellules accolées. Aucune membrane ne les enveloppe ni ne les sépare. Ces cellules grandissent peu à peu jusqu'à devenir égales entre elles et à la cellule polaire de Gerbe. L'une d'elles reste stationnaire, tandis que l'autre se gorge d'éléments nutritifs qui rendent le noyau invisible. La grosse cellule grandit sans cesse et, lorsqu'elle a acquis 15 à 18 centièmes de millimètre, la membrane vitelline se forme et passe *entre la cellule polaire et la cellule œuf*, excluant ainsi la première de la cavité de la seconde. La cellule polaire n'est donc pas une cicatricule. Avant la ponte, elle se détache et reste dans l'œuf, où elle con-

stitue une cellule mère qui se comportera comme celle qui a été envisagée au début, pour donner naissance à de nouveaux œufs. Il la compare au cordon protoplasmique de l'œuf des Anchoresses et des Lernéopodes.

M. Ed. Van Beneden avance ensuite que, le fractionnement n'étant jamais total dans les œufs à cicatricule, l'œuf des Sacculines ne peut avoir de cicatricule, parce qu'il se fractionne dans toute sa masse. Il admet dans l'œuf l'existence d'un noyau, bien qu'il n'ait jamais réussi à le voir, mais il affirme, sans l'avoir vu davantage et en se basant sur des considérations théoriques, que les granulations nutritives sont dans la substance même du vitellus formatif, et que celui-ci ne saurait être accumulé en un point de l'œuf autour du noyau pour constituer quelque chose de comparable à la cicatricule des oiseaux.

Un mois plus tard, M. BALBIANI (XXIX), répondant à M. Van Beneden, émit une troisième théorie. Selon lui, il existe déjà dans le Nauplius un ovaire dans lequel les œufs primitifs sont sous la forme de cellules nucléées qui produisent les ovules par bourgeonnement. Chez l'adulte, les petites cellules d'origine des cellules mères naissent par bourgeonnement *en dehors* de la membrane de l'ovaire et la soulèvent en grandissant. Cette membrane devient ainsi la paroi du *follicule ovigère*. Ces cellules se multiplient dans les follicules, et, après deux ou trois divisions, l'une des cellules filles de la première génération se modifie pour devenir l'œuf, tandis que sa sœur jumelle forme la cellule polaire. Les autres restent à l'état d'avortons. La cellule polaire entraînée par l'œuf retombe dans le sac ovarien avant la ponte et ne peut servir à former d'autres œufs. M. Balbiani admet formellement la multiplication des ovules primordiaux par division. Enfin il décrit dans l'œuf un petit corps réfringent distinct du noyau, et qui serait le centre d'attraction des éléments nutritifs.

Dans une seconde note de janvier 1870, M. Ed. VAN BENEDEN (XXX), revenant sur la question, affirme de nouveau que la cellule polaire restée dans l'ovaire donne naissance à de nouveaux œufs. Il

n'a pu voir la vésicule, centre d'attraction des éléments nutritifs, décrite par Balbiani et révoque en doute son existence.

En 1879, M. GIARD (XXXII) affirme que le prétendu ovaire du Nauplius n'est autre chose que l'amas de cellules qui formera les pattes de la Cypris. Il admet comme suffisante la déduction de Van Beneden relativement à l'absence de cicatrice comme conséquence du fractionnement total, mais il n'apporte aucun fait nouveau dans la discussion.

Enfin, dans une courte note parue en 1881, M. PÉREZ (XXXIX) déclare que la cellule polaire s'atrophie et se résorbe avant que l'œuf soit mûr, mais il ne fait pas connaître les observations sur lesquelles il appuie son opinion.

C'est bien le cas de dire : *Tot capita, tot sensus*. Sauf peut-être le fait que la cellule polaire est extérieure à l'œuf, tout est sujet à contestation dans cette difficile question de l'ovogénèse. Peut-être me pardonnera-t-on d'ajouter une autre théorie à celles qui existent déjà, si j'apporte des faits nouveaux suffisants pour la soutenir.

Et d'abord, faisons justice du prétendu ovaire primitif que MM. Gerbe et Balbiani ont cru voir chez le Nauplius. M. Giard est parfaitement dans le vrai. Ces soi-disant œufs larvaires ne sont autre chose que les cellules qui, en se multipliant, formeront les pattes de la Cypris. Les observations embryogéniques que je présenterai plus loin ne laisseront aucun doute à cet égard. L'ovaire de la future Sacculine existe bien chez le Nauplius; mais, où il est, personne n'a pu le reconnaître, car il faut avoir suivi pas à pas toutes les transformations de la larve pour comprendre sa véritable signification.

Quant à la question de l'ovogénèse chez l'adulte, elle est difficile sans doute, mais bien des erreurs de fait et des interprétations erronées auraient pu être évitées par l'emploi des procédés d'investigation que la technique moderne met à notre disposition. Les auteurs des théories que j'ai résumées paraissent s'être contentés de racler l'intérieur de l'ovaire et d'examiner les œufs détachés tels quels ou

après l'action de réactifs insuffisants. Seul, M. Balbiani a fait des coupes ; mais ses préparations devaient être trop épaisses ou mal colorées, car elles ne lui ont pas montré la vérité.

Remarquons que tous les auteurs parlent des cellules mères des œufs. Or aucun ne les a vues. Les plus petits éléments dont ils parlent avaient 6 à 8 centièmes de millimètre. A ce diamètre, ce sont déjà des œufs parfaitement déterminés. Les vraies cellules mères sont dix fois plus petites. Elles ont seulement 6  $\mu$ . de diamètre. Ce sont elles que j'ai décrites plus haut sous le nom d'*épithélium ovarique*. Pour les voir, il faut des coupes épaisses de 1 centième de millimètre au plus, pratiquées sur des pièces traitées avec beaucoup de ménagements par les réactifs durcissants et colorants.

Une coupe d'ovaire faite dans des conditions convenables montre (fig. 88, pl. XXX) que la glande est formée d'une membrane de soutien hyaline (*p*), épaisse de moins de 1  $\mu$ , doublée extérieurement par la couche endothéliale (*e*) dont j'ai déjà parlé. Cette membrane est tapissée intérieurement par une couche épithéliale formée de cellules à peu près cubiques (*t*), larges de 5 à 6  $\mu$ , munies d'un noyau de 3 à 4  $\mu$ , dans lequel on voit un petit nucléole. Ce sont les vraies *cellules mères des œufs*, les seules qui se divisent pour donner naissance à ceux-ci. Cette division se répète plusieurs fois avant que les cellules filles se désagrègent, et donne naissance ainsi à des files cellulaires. Quand la désagrégation a lieu, les cellules ne s'égrènent pas une à une, mais restent unies (*f*, *f*), le plus souvent deux par deux, et plus rarement par trois, quatre et plus. Les cellules ainsi accolées sont généralement de diamètre différent, l'aînée étant la plus grosse. Mais, qu'on le remarque bien, elles ne sont pas filles les unes des autres ; elles sont sœurs de différents âges et filles d'une même cellule épithéliale. Dans la file qu'elles forment, l'aînée est terminale et plus grande que les autres, la cadette vient en second comme rang et comme taille, et ainsi de suite jusqu'à la plus jeune, qui est la plus petite et qui confine à la cellule épithéliale. Il n'y a point d'ailleurs de gradation de taille régulière. Dans un ovaire, quelque temps après la ponte, lorsque l'en-

graissement des œufs qui feront partie de la prochaine ponte n'a pas encore commencé, les plus grosses ont de 25 à 30  $\mu$ , et l'on trouve toutes les intermédiaires entre ce diamètre et celui (6  $\mu$ ) des cellules épithéliales.

La coupe de l'ovaire présente à ce moment un aspect remarquable. En dedans de son revêtement épithélial, le tube ovarique montre ces courtes files de cellules accolées, et, comme elles vont généralement par deux, la première impression est celle de cellules en voie de division ou de bourgeonnement. Ainsi s'explique la théorie de Van Beneden sur la multiplication des œufs primitifs par eux-mêmes. Même, avant de connaître les observations de ces deux savants, j'avais interprété les faits comme eux. Mais ayant cherché, pour m'assurer positivement de la réalité de cette interprétation, des noyaux en voie de se diviser, je n'en ai pas trouvé un seul, et j'ai reconnu mon erreur. *Quels que soient les rapports de taille et de situation des deux cellules accolées, chacune a toujours son noyau entier d'une grosseur proportionnelle à sa taille et parfaitement rond. Aucune ne montre de noyau en biscuit.* Il y a plus : chaque cellule possède une mince membrane vitelline, et *une cloison existe toujours entre deux cellules accolées, quelle que soit la taille de la plus petite.* Je crois pouvoir être très affirmatif sur ces deux points. J'ai examiné des milliers d'œufs jeunes, d'une taille égale ou inférieure à celle qu'a indiquée M. Van Beneden (6 centièmes de millimètre), sans jamais en trouver un seul montrant un indice positif de division. J'ai conservé quelques préparations démonstratives que je pourrais montrer aux incrédules.

Il résulte de là que les cellules les plus grosses correspondant aux *cellules mères* des auteurs sont de véritables œufs ; que ceux-ci proviennent des cellules de l'épithélium ovarique, par division ; que, dès leur naissance, alors qu'ils ont un diamètre à peine supérieur à celui des cellules épithéliales, ils sont munis d'une membrane vitelline, d'un vitellus, d'une vésicule germinative (le noyau) et d'une tache germinative (le nucléole) ; et que, par conséquent, ils sont de véri-

tables œufs, incapables de se diviser, incapables de faire autre chose que grossir et se charger de matériaux nutritifs pour arriver à maturité.

Dès cet âge, leur vitellus n'est plus parfaitement pur et contient des gouttelettes réfringentes. Ils restent assez longtemps dans cet état; mais, lorsqu'ils commencent à grossir, ils le font très rapidement, et les intermédiaires sont rares entre la taille de 20 à 30  $\mu$ . et celle de 6 à 8 centièmes de millimètre.

Lorsque le moment de s'engraisser est arrivé pour les œufs qui doivent faire partie de la prochaine ponte, on voit des différences très nettes se dessiner entre les ovules jeunes. Des deux qui sont généralement accolés ensemble, un seul (probablement l'aîné des deux frères) grandit, tandis que l'autre reste stationnaire. Celui-ci conserve son aspect primitif, tandis que le premier se charge de matériaux nutritifs abondants sous forme de gouttelettes très réfringentes, de diamètre presque uniforme (18 à 20  $\mu$ ). Ces gouttelettes, homogènes à l'état frais, se séparent facilement sous l'action de certains réactifs (acide acétique, acide osmique) en deux parties, une centrale et une périphérique, si nettement délimitées que l'on croirait voir une cellule munie de son noyau (*g*, fig. 89, pl. XXX). Mais cette interprétation ne pourrait se soutenir, car le prétendu noyau disparaît parfois spontanément. En outre, ses relations de taille avec le globule entier n'ont rien de fixe. Parfois gros jusqu'à le remplir presque en entier, il est, dans d'autres cas, réduit à un point central. Je pense que ces globules sont formés d'une matière complexe qui se sépare facilement en deux parties, peut-être les éléments albuminoïdes d'un côté et les éléments gras de l'autre.

Ainsi constitué, l'œuf approche peu à peu de sa taille définitive et de la maturité en restant toujours accolé à son frère non développé : c'est ce dernier qui constitue la *cellule polaire*.

L'œuf et la cellule polaire ne sont donc pas les produits de la division ou du bourgeonnement d'une même cellule. Ils sont distincts dès leur naissance et proviennent l'un et l'autre d'une cellule de

l'épithélium ovarique, qui les a créés l'un après l'autre par deux divisions successives.

La cellule polaire est, selon moi, sans action sur l'œuf. Elle n'a pas à jouer, par rapport à lui, un rôle déterminé. C'est un second œuf, non développé, qui, au lieu de se séparer, est resté accolé à celui-ci pour quelque cause, remarquable par sa généralité, mais probablement futile par sa nature, et que nous ne connaissons peut-être jamais.

Il est naturel qu'en voyant cette petite cellule toujours accolée à l'œuf, on lui ait attribué une fonction et une signification importante. La chose est bien simple cependant. La cellule polaire étant fixée à l'œuf par les conditions mêmes de sa naissance, il suffit que son adhérence ait un degré donné de force pour résister, jusqu'à l'époque de la ponte, aux tiraillements que lui fait subir l'accroissement de l'œuf. Ce qui semble inexplicable, c'est plutôt que la cellule polaire soit unique. Puisque les chapelets de trois, quatre, cinq œufs jeunes ne sont pas rares, comment se fait-il que l'on ne trouve pas, accolées à l'œuf développé, tantôt deux, tantôt trois ou quatre cellules polaires ? J'en ai parfois observé deux. Elles étaient côte à côte ; mais le fait n'est pas assez fréquent pour suffire à l'explication de cette difficulté, et j'avoue que ce point reste obscur pour moi. On peut répondre que les chapelets de cellules s'égrènent par fragments de deux cellules ; mais pourquoi ?

Quel est le sort ultérieur de la cellule polaire ?

Je suis porté à croire qu'elle se détruit, soit par atrophie sur place, soit après s'être détachée et que sa substance sert à nourrir les autres œufs. Elle ne peut en effet rester dans l'ovaire, comme le veut M. Van Beneden, pour donner naissance à de nouveaux œufs, car nous savons qu'elle est incapable de division. Elle pourrait, il est vrai, se développer en un nouvel œuf ; mais alors ce nouvel œuf manquerait de cellule polaire. Il en existe, il est vrai, chez lesquels on ne peut en découvrir ; mais leur nombre n'est pas suffisant pour faire accepter cette hypothèse, d'autant plus que bon nombre des

œufs chez lesquels on ne voit pas la cellule polaire peuvent l'avoir perdue ou en avoir une en un point caché à l'observateur.

Pas plus que Van Beneden, je n'ai pu voir la vésicule décrite par Balbiani, qui servirait de centre d'attraction pour les éléments vitellins. Son existence ne me paraît pas suffisamment démontrée.

Reste la question de la *cicatricule*. Van Beneden nie son existence par cette seule raison que la segmentation est totale. Je ne veux pas nier la valeur de cet argument ; mais le savant belge n'a pas fait d'observations positives, et il avoue n'être jamais arrivé à voir le noyau sur les œufs chargés d'éléments deutolécithiques. Ce noyau peut être découvert cependant, et l'observation démontre qu'en effet il n'est point entouré d'une cicatricule. Voici le procédé que j'ai employé. Il a l'avantage d'être très expéditif et de donner des préparations très convaincantes.

On reçoit sur une lame, dans une petite goutte d'eau de mer, la liqueur épaisse qui suinte d'un ovaire coupé en deux. Cette goutte d'eau est nécessaire pour permettre aux œufs de se disséminer au lieu de rester en tas. Dès que ceux-ci ont gagné le fond, ils se collent à la lame assez solidement pour permettre les manipulations suivantes. On fait écouler l'eau, on lave rapidement à l'alcool à 90 degrés, puis on recouvre de quelques gouttes de carmin alcoolique au borax de Grenacher. Après une ou deux minutes, on lave à l'alcool additionné d'acide chlorhydrique, et l'on monte dans la glycérine. Les membranes cellulaires, les noyaux et nucléoles, le protoplasma sont teints en rose ou en rouge plus ou moins vif, et le vitellus est à peine coloré. En outre, il devient transparent dans la glycérine et ne s'oppose plus à l'observation comme auparavant.

La cellule polaire (fig. 91, pl. XXX) collée à l'œuf, parfois à demi enclâssée dans lui, se montre semblable aux jeunes ovules non engraisés. Elle a sa membrane mince, mais complète, son protoplasma granuleux très pur autour du noyau, et, à la périphérie, un petit nombre de gouttelettes réfringentes, non colorées par le carmin et disposées

en cercle. L'œuf (fig. 89, pl. XXX) se montre composé d'une masse de globules vitellins (*g*), qui remplit sa membrane. Le noyau, ou vésicule germinative (*h*), est remarquable par sa situation tout à fait périphérique. Il se montre sous l'aspect d'une vésicule rose à contenu granuleux, limité par une membrane très délicate. Son diamètre moyen est de 15 à 18  $\mu$ . Sa souplesse est si grande qu'il s'insinue souvent entre les globules vitellins et prend une forme étoilée. Lorsqu'il se voit tout à fait de profil (fig. 90, pl. XXX), on constate que la membrane vitelline se déprime à son niveau en une sorte de puits profond de 8 à 10  $\mu$ , dont le fond est enchâssé dans la vésicule elle-même. Mais le fond m'a paru toujours terminé en cul-de-sac. Je n'ai pu voir d'orifice micropylaire. Enfin, dans l'intérieur de la vésicule germinative, on aperçoit le nucléole ou tache germinative, réfringent, parfaitement arrondi, large de 5 à 6  $\mu$ , teint en rouge vif et pourvu au centre d'un nucléolule ou d'une vacuole qu'il n'est pas toujours possible de faire apparaître.

#### 6. *Les oviductes.*

a). *Conformation de l'oviducte.*—\*). *Chez l'adulte.*—Les œufs sortent de l'ovaire, de chaque côté, par une large issue et sont conduits dans la cavité incubatrice par un canal alternativement dilaté et rétréci qui fait fonction d'*oviducte* (fig. 68, pl. XXIX, et fig. 87, pl. XXX). Mais ce canal est, dans la plus grande partie de son étendue, une dépendance de la glande cémentaire. Il se développe comme elle et à son intérieur, et ne se met qu'après coup en communication avec l'ovaire et avec le dehors.

α). *Vulve.* — Ce conduit a une forme complexe. Il commence en dehors par un petit orifice arrondi, la *vulve* (*V*), que l'on voit à la surface de la masse viscérale sous la forme d'un tout petit point foncé, au bas de la saillie cordiforme déterminée par la glande cémentaire (fig. 67, pl. XXIX).

β). *Canal vulvaire.*—Cet orifice punctiforme est la base d'un court

canal conique dont le sommet, tourné en dedans, est percé, juste en face de la vulve d'un orifice plus étroit que celle-ci (fig. 87, *p*).

γ). *Atrium*. — A partir de là, le canal se renfle brusquement et forme une petite chambre sphérique à laquelle je donne le nom d'*atrium* (*A*). Cette cavité est, en effet, une sorte de carrefour, dans lequel débouchent les conduits de la glande cémentaire et où passent les œufs pour être évacués dans la cavité incubatrice.

δ). *Entonnoir*. — La paroi interne de l'*atrium*, juste en face du point où s'ouvre le canal vulvaire, est percée d'un petit orifice arrondi au-delà duquel le conduit se dilate brusquement en un *entonnoir* (*E*), dont la base tournée en dedans se continue sans ligne de démarcation sensible avec la masse latérale correspondante de l'ovaire.

Toutes ces parties sont symétriques et situées sur une même ligne transversale. Une aiguille que l'on introduirait dans la vulve du côté gauche, perpendiculairement au plan sagittal, traverserait successivement la vulve, le canal vulvaire, l'*atrium* et l'*entonnoir* gauches, puis le canal médian, et enfin l'*entonnoir*, l'*atrium*, le canal vulvaire et la vulve droits, sans rien léser, si elle était suffisamment fine.

Voici les dimensions respectives de toutes ces parties :

Diamètre de la vulve. ....	$\left\{ \begin{array}{l} \text{dilaté, } 2/10^{\text{mm}} \\ \text{resserré, } 1/10 \end{array} \right.$
— de l'orifice intérieur du canal vulvaire.....	
— de l' <i>atrium</i> . ....	$\left\{ \begin{array}{l} \text{dilaté, } 2/10 \\ \text{resserré, } 1/2/10 \end{array} \right.$
— de l'orifice interne de l' <i>atrium</i> .....	
Longueur du canal vulvaire.....	1/10
— de l' <i>atrium</i> .....	3/10

Quant au segment en entonnoir, on ne peut donner ses dimensions moyennes. Il n'a que 1 dixième de millimètre au sommet et se perd à sa base, sans limites précises, sur la paroi de l'ovaire. En tout cas, il est très court et relativement très évasé.

\*\*). *Chez le jeune*. — Telle est la disposition des parties chez l'adulte.

Chez le jeune, elles sont toutes différentes (fig. 48, 49 et 50, pl. XXVI). La *vulve* (la lettre *V* sur la figure 50 marque sa place future) n'existe pas encore. Elle ne s'ouvre, par résorption de la paroi externe de l'atrium, qu'assez tard, mais cependant bien avant la première ponte. Chez des Sacculines de plus de 4 millimètres de long, je l'ai trouvée encore fermée. L'*atrium* (*A*) ressemble à peu près à ce qu'il est chez l'adulte, mais avec des dimensions moindres. Il a moins de 1 dixième de millimètre dans le plus grand sens. Sa paroi externe imperforée est aplatie. L'orifice par lequel il communique avec l'entonnoir est relativement plus large. Enfin la portion en *entonnoir* (*E*) est mieux délimitée et a une forme plutôt cylindrique, ou du moins à peine conique.

b). *Structure de l'oviducte*.— La structure des divers segments de l'oviducte est fort simple. C'est partout une *membrane fondamentale* hyaline, revêtue d'un *épithélium*.

z). *Membrane fondamentale* (fig. 87, pl. XXX, et fig. 50, pl. XXVI). — Dans le segment en *entonnoir* qui n'est, au fond, qu'un prolongement de l'ovaire, c'est la membrane propre de la glande elle-même qui forme la membrane fondamentale ; elle s'épaissit de plus en plus en se rapprochant de l'atrium.

Dans l'*atrium* et le *canal vulvaire*, c'est une membrane toute semblable, mais un peu plus épaisse, et qui a une origine indépendante.

β). *Epithélium*. — Il diffère quelque peu selon l'âge.

\*). *Chez les jeunes* (fig. 50, pl. XXVI), il est constitué par des cellules prismatiques très élevées, très serrées les unes contre les autres, claires, à protoplasma finement granuleux, munies près de leur base d'un noyau ovalaire nucléolé. Les cellules ont 12 à 20  $\mu$ . de hauteur, 4 à 5  $\mu$ . de largeur. Leur noyau a 3  $\mu$ . environ sur 5 ; le nucléole est punctiforme. Elles sont munies d'un plateau très mince, qui forme sur l'ensemble de leurs sommets comme une membrane continue. Cette cuticule est de nature chitineuse. C'est un produit de sécrétion des cellules sous-jacentes. A la base de l'entonnoir, cet épithélium se continue

par une gradation tout à fait insensible avec celui de l'ovaire. Les cellules mères des futurs œufs, qui remplissent le canal médian (*J*), font, dans la cavité vide de l'entonnoir, une saillie convexe régulière. Sur la paroi externe de l'atrium qui, je l'ai déjà fait remarquer, est imperforée, la membrane de soutien manque et les cellules épithéliales sont plus courtes. Leur plateau chitineux est très réduit ou absent, et leur pied se confond avec les prolongements des cellules épithélio-conjonctives de l'enveloppe de la masse viscérale.

Sur les parties latérales, l'oviducte est entouré extérieurement par un tissu conjonctif lâche à cellules étoilées (*J*), réunies par leurs prolongements ramifiés. Il est, ainsi que les tubes de la glande cémentaire, comme noyé dans ce tissu conjonctif.

L'enveloppe de la masse viscérale passe, intacte, en face de l'atrium, et c'est elle qui forme la paroi où, plus tard, se percera la vulve. Déjà cette paroi (*V*) montre certaines modifications, qui sont un acheminement vers la résorption qu'elle doit subir. Dans toute la région de la glande cémentaire, les fibres épithélio-conjonctives ne sont plus groupées en faisceaux. Elles s'avancent individuellement vers le dedans, se ramifient, s'anastomosent et finissent par s'unir aux prolongements du tissu conjonctif spécial du voisinage. En face de l'atrium, le niveau s'abaisse brusquement, et, là où plus tard se percera la vulve, on observe une dépression circulaire. A ce niveau les fibres épithélio-conjonctives sont plus courtes, leur noyau est refoulé plus loin de la surface et leur pied par lequel elles s'insèrent sur la membrane chitineuse devient indistinct. Les limites respectives de chaque fibre ne se dessinent plus, et l'ensemble forme une zone épaisse, confuse, finement striée parallèlement à la surface, et qui rappelle l'aspect des membranes chitineuses. Tout indique une déchéance qui sera suivie d'une destruction prochaine, et qui paraît s'opérer par le moyen d'une dégénérescence chitineuse des éléments. Après la destruction de la paroi, l'enveloppe de la masse viscérale se déprimera autour de la solution de continuité pour se continuer avec l'atrium. La réunion se fera au niveau de l'orifice

externe de celui-ci, et le petit canal vulvaire sera formé entièrement aux dépens de l'enveloppe de la masse viscérale. D'autre part, le revêtement chitineux des cellules épithéliales de l'atrium se soudera à la membrane chitineuse de la masse viscérale, et toute trace de l'ancien état de choses aura bientôt disparu.

\*\*). *Chez l'adulte*, la structure de l'oviducte est notablement différente (fig. 93, pl. XXX). Les cellules épithéliales (*a*) de l'atrium ont 35  $\mu$  de haut sur 5  $\mu$  de large. Le noyau ovulaire, très clair, a 4 1/2 à 5  $\mu$  sur 7  $\mu$ . Le nucléole diffère à peine d'une grosse granulation. Les cellules sont terminées, du côté de la cavité, par une extrémité conique. Elles sont revêtues, comme chez les jeunes, d'une lame chitineuse (*b*) sécrétée par elles; mais cette lame, au lieu de former une mince couche à peine appréciable, n'a pas moins de 20  $\mu$  d'épaisseur. Elle est divisée par des lignes qui correspondent aux intervalles des cellules sous-jacentes, et qui la décomposent en petits prismes dépendant chacun d'une cellule. Néanmoins, l'ensemble forme un tout continu qui peut être enlevé par lambeaux.

### 7. *Les glandes élémentaires.*

Ces glandes, situées de chaque côté autour de l'atrium, ont été découvertes en 1859 par LEUCKART (XVI), qui les décrivit assez exactement et vit même leur épithélium cylindrique. L'année suivante, elles furent revues par LILLEBORG (XVII), qui en donna un assez bon dessin. C'est donc bien à tort que GIARD (XXXII), dans une note publiée en 1873, s'en attribue la découverte. Les renseignements qu'il donne sur elles sont même moins étendus et moins précis que ceux fournis par les auteurs précédents.

C'est pour ne pas créer un mot nouveau que je leur conserve le nom de *glandes élémentaires*, désignation impropre en ce qu'elle implique, avec les organes homonymes des cirripèdes, une homologie qui n'existe pas.

a). *Forme et rapports.*— Chacune d'elles est formée de tubes rami-

fiés, groupés autour de l'atrium qui constitue sa partie centrale. L'ensemble dessine une sorte de cœur, que l'on distingue à travers la paroi de la masse viscérale à sa teinte blanchâtre et à son léger relief (*G.* fig. 67, pl. XXIX). Quelque temps avant la ponte, ce relief devient plus marqué, et la glande, ainsi que la vulve, deviennent beaucoup plus faciles à voir.

Elle est en rapport (fig. 31, pl. XXIV, fig. 68, pl. XXIX, et fig. 87, pl. XXX) en dedans avec la partie inférieure du lobe latéral correspondant de l'ovaire, en dehors avec la paroi de la masse viscérale dont elle est une dépendance. A son niveau, cette paroi prend des caractères particuliers. J'ai indiqué les modifications subies par la couche épithélio-conjonctive; j'ajouterai que la couche musculaire tangentielle se détourne à son niveau pour lui former un sphincter qui sera décrit plus loin. Quant aux faisceaux musculaires transversaux, ils manquent absolument en face d'elles.

La figure 96 (pl. XXX) représente, grossie vingt fois, non pas la glande elle-même, mais, ce qui revient au même, la membrane chitineuse qui la revêt intérieurement. Elle est vue par la face interne. On constate que c'est une glande en tubes composée. Elle est formée de six à huit troncs principaux qui débouchent dans une partie commune qui les relie entre eux, la cavité atriale, par autant d'orifices disposés les uns à la suite des autres autour de sa demi-circonférence inférieure. Les plus extrêmes empiètent seulement un peu sur la moitié supérieure, et c'est ce qui explique pourquoi l'orifice vulvaire correspond à la partie inférieure de la glande. A partir de leur origine, ces troncs principaux divergent en se ramifiant irrégulièrement. Les divisions terminales sont de quatrième ou de cinquième ordre. Elles ont la forme de cylindres terminés par une extrémité mousse arrondie. A leur extrémité, elles cessent d'être rectilignes ou simplement sinueuses; elles se replient brusquement vers le dehors, en sorte que la dernière partie de leur trajet est rétrograde. Il résulte de cette disposition que l'aspect de la glande est tout différent, selon qu'on la regarde par la face interne ou par l'externe. Dans la pre-

mière situation, on n'observe rien de particulier ; dans la seconde, les extrémités des tubes glandulaires se montrent repliées comme des doigts fortement fléchis. La figure 97 (pl. XXX) représente un des lobes de la glande, vu dans cette situation. La longueur totale des tubes est, chez l'adulte, de 1 millimètre à 1 millimètre et quart. Le diamètre des plus gros varie de 2 dixièmes à 3 dixièmes de millimètre. Les ramifications terminales ont un demi-dixième de millimètre.

b). *Structure.* — La structure varie selon l'âge et l'état physiologique de l'individu.

\*). *Chez les jeunes*, les tubes sont formés d'une *membrane fondamentale* qui n'est que la continuation de celle de l'atrium, et tapissés d'un *épithélium* prismatique (G, fig. 50, pl. XXVI). Les cellules de cet épithélium ne diffèrent de celles de l'atrium que par une hauteur un peu moindre. Elles ménagent une cavité centrale qui, presque virtuelle dans les plus petits tubes, atteint, dans les plus gros, une largeur à peu près double de celle de la couche épithéliale, c'est-à-dire 20 à 25  $\mu$ .

\*\*). *Chez les adultes*, pour observer la glande dans ses conditions primitives, il faut choisir une Sacculine dont la cavité incubatrice contienne une ponte âgée de huit à dix jours seulement. On voit alors que les tubes sont formés, comme chez les jeunes, d'une *membrane fondamentale*, continuation de celle de l'atrium, et revêtue d'une couche continue d'*épithélium*. Mais ici les cellules ne ressemblent plus à celles de la cavité atriale. Elles sont peu élevées (9  $\mu$ ), coniques, et reposent par leur base sur la membrane de soutien, tandis que leur pointe fait saillie dans la cavité du tube glandulaire. Leur largeur à la base est de 4 1/2 à 5  $\mu$ . Elles contiennent un noyau de 2 1/2  $\mu$ , rond, pourvu d'un à deux nucléoles qui ressemblent à de grosses granulations. Vues de face, elles ont une forme losangique, à petit axe parallèle à celui du tube de la glande, et

si régulièrement orientées que leurs bords forment deux systèmes de lignes parallèles, se coupant à angle aigu (*c*, fig. 94, pl. XXX).

Leur sommet conique n'est pas libre dans la cavité du tube ; il est revêtu d'une épaisse sécrétion chitineuse en forme de petit prisme, de même largeur que la cellule à sa base, un peu atténué vers le bout.

La hauteur de chaque prisme, bien supérieure à celle de la cellule qui l'a sécrété, atteint 15 à 16  $\mu$ . Distincts les uns des autres à leur extrémité interne, ces prismes sont soudés ensemble à leur base par leurs bords contigus et forment par leur réunion une membrane continue, que le rasoir détache parfois par lambeaux plus ou moins étendus. A leur extrémité libre, ils sont très délicats, formés d'une matière ténue, finement granuleuse, à peine consistante et comme encore incomplètement organisée (fig. 95, pl. XXX). A mesure que l'on se rapproche de la base, la structure devient plus forte et la base même est solide, fortement organisée, limitée par un contour ferme. Cette base est, naturellement, excavée pour s'ajuster sur le sommet conique de la cellule formatrice, et l'excavation s'avance loin dans la substance du prisme chitineux.

Si l'on examine la glande chez les individus dont la ponte commence à approcher de la maturité sans être encore violette, on trouve la membrane chitineuse légèrement décollée de la couche épithéliale. C'est dans cet état qu'était la Sacculine qui a fourni les préparations des figures 94 et 95 (pl. XXX). La glande a été traitée par le picrocarmin et dissociée dans une goutte de ce liquide, puis lavée à l'eau distillée et montée dans la glycérine formiquée. Le fragment de tube représenté par la figure 94 s'est trouvé fendu en long par la dissociation, mais sa couche épithéliale (*c*) seule a été atteinte. Elle s'est étalée, tandis que le cylindre chitineux (*d*) est resté intact. Un intervalle notable, plus facile à apprécier dans la figure 95, sépare celui-ci de celle-là. Les cellules de la première se montrent à plat du côté droit de la préparation, avec leur forme losangique et leur

disposition si régulière. Du côté opposé, on les voit de profil.

Au milieu du lambeau épithélial se trouve le manchon chitineux intérieur. Sa surface se montre comme guillochée et creusée de petites alvéoles semblables à celles d'un gâteau d'abeilles. Ce sont les cavités qui se moulaient sur les sommets coniques ou plutôt pyramidaux des cellules. A la partie supérieure de la figure, on voit en perspective, et légèrement aplatie, la coupe de ce cylindre. Tous les prismes chitineux se montrent orientés comme les rayons d'un cercle et, dans le fond, à l'intérieur de la cavité centrale, on voit le sommet de ceux qui appartiennent à des rangées plus éloignées. De pareilles préparations sont faciles à faire et sont fort jolies. Il suffit de bien choisir l'individu qui fournira la glande.

A un état encore plus avancé, lorsque la Sacculine est violette, près d'émettre ses Nauplius, ou lorsqu'elle les a déjà émis et se prépare à faire une nouvelle ponte dans sa cavité incubatrice, la conformation est la même, mais avec plus d'exagération. La figure 93 représente une coupe de la glande et d'une partie de l'atrium dans cet état. Des sections modérément épaisses permettent de voir l'ensemble ; mais, pour bien discerner les éléments, il faut des coupes d'un demi-centième à un centième de millimètre. Je ne reviendrai pas sur la structure de l'atrium. Le plateau chitineux (*b*) des cellules n'a pas perdu ses rapports avec celles-ci. Les tubes glandulaires sont noyés dans le tissu conjonctif aréolaire (*e*) dont j'ai déjà parlé. Dans les tubes eux-mêmes, on voit la couche épithéliale (*c*) avec ses caractères habituels, mais complètement dépourvue de cuticule chitineuse. Au centre du tube, séparé de l'assise épithéliale par un intervalle supérieur à son diamètre, on voit le manchon chitineux intérieur (*d*) rétracté sur lui-même, avec les caractères précédemment décrits et que l'inspection de la figure montre suffisamment. Seulement, la hauteur des prismes chitineux a peut-être un peu diminué.

Je rappelle que tout ce système forme un ensemble unique. Les cylindres chitineux qui occupent l'intérieur des tubes se conti-

nuent avec le revêtement cuticulaire de l'atrium, et celui-ci, à travers la vulve, avec la membrane de chitine de la paroi de la masse viscérale (fig. 87).

Enfin, si l'on examine la Sacculine un peu après la ponte, le manchon chitineux a complètement disparu, et les cellules sont nues dans les tubes.

La comparaison de ces différents états doit faire pressentir le rôle de la glande cémentaire, rôle bien différent de ce que les auteurs avaient cru jusqu'ici. Mais, avant d'en parler, il convient d'accumuler encore les faits et les preuves.

*o). Muscle constricteur de la glande cémentaire.* — J'ai dit qu'au niveau de la glande cémentaire le système musculaire tangentiel de la paroi de la masse viscérale faisait défaut. Tous les faisceaux de ce réseau musculaire convergent en effet, de chaque côté, vers l'orifice génital; mais, avant de l'atteindre, ils se détournent de leur direction première et contournent la glande. Quelques-uns des plus superficiels s'insèrent à la paroi, sans changer de direction; mais le plus grand nombre décrit autour de la glande, sans empiéter sur elle, mais sans s'en écarter, un trajet circulaire et forme autour d'elle un muscle orbiculaire assez fort (*s*, fig. 87, pl. XXX). La fonction de ce muscle est de comprimer la glande, un peu avant la ponte, et de lui faire expulser tout d'une pièce le système de tubes chitineux qu'elle a sécrétés et qui représentent exactement son moule intérieur.

8. *La cavité incubatrice.* — *Les tubes ovifères.* — *Mues intérieures.*  
*Développement des Retinacula.*

Il serait peut-être plus rationnel d'abandonner ici les œufs et la ponte, et de passer à la description des testicules et du système nerveux, pour achever l'étude de la masse viscérale. Cependant je suivrai un ordre différent pour ne pas scinder la description de ce qui se rapporte à l'appareil femelle de la génération.

a). *Cavité incubatrice*. — On se rappelle que la cavité incubatrice (*I* dans toutes les figures) est l'espace interposé au manteau et à la masse viscérale. Considérée par les anciens auteurs et en particulier par RATHKE (III) et par BELL (VII) comme une cavité digestive, elle a été caractérisée pour la première fois en tant que cavité incubatrice par LEUCKART (XVI) en 1859.

Elle entoure la masse viscérale de tous côtés, excepté en avant, où le mésentère la divise en deux moitiés symétriques, communiquant largement ensemble tout le long de la ligne dorsale, entre le pédicule et le bord libre du mésentère. Le cloaque ne s'ouvre pas exactement à sa partie la plus déclive, car il est rejeté un peu sur la face gauche du manteau. La moitié droite est donc un peu plus haute que la gauche.

Cette cavité est partout tapissée par la couche chitineuse de revêtement de la masse viscérale et de la face interne du manteau, hérissée, comme nous l'avons vu, de ses dix à douze mille rétinales. Les orifices femelles s'ouvrent à son intérieur dans le bas, et les orifices mâles dans le haut.

b). *Tubes ovifères* (*F* dans toutes les figures à partir de la planche XXIV). — Dans toutes les descriptions précédentes, j'ai supposé la cavité incubatrice vide. Ce n'est point là, cependant, la condition la plus habituelle de l'animal adulte. A l'exception de trois ou quatre jours sur trente ou quarante, la Sacculine est munie de ses pontes, et celles-ci occupent et remplissent la cavité incubatrice. Elles sont très volumineuses et forment au moins la moitié de la masse totale de la Sacculine. Lorsqu'elles sont absentes, la masse viscérale rebondie remplit à peu près toute la capacité du manteau. Celui-ci est rétracté, lâche, épais, et la cavité incubatrice n'existe presque que virtuellement. On y trouve seulement un peu d'eau de mer reléguée dans les prolongements auriculiformes où la masse viscérale ne pénètre pas. La Sacculine a alors une forme aplatie et un aspect demi-transparent. Quand les œufs ont été pondus, les

caractères sont inverses. Le volume total a presque doublé. La bête est ronde, replette ; le manteau est distendu, aminci. A son intérieur, on trouve d'abord la ponte, et, au milieu de celle-ci, la masse viscérale, aplatie, comprimée.

Les pontes étant la première chose qui se présente lorsqu'on a fendu le manteau (fig. 66, 67 et 68, pl. XXIX), elles ont été vues par les plus anciens auteurs, mais il s'en faut que tous les aient exactement interprétées. THOMPSON (II) les prenait pour l'ovaire. C'est encore à LEUCKART (XVI) que revient le mérite d'avoir le premier compris leur nature, et, après lui, LILLJEBORG (XVII) les désigna encore sous le nom d'*ovaires extérieurs*.

Les pontes sont au nombre de deux et forment deux masses symétriques distinctes, absolument séparées du côté ventral par le mésentère, entremêlées, *mais non confondues*, du côté dorsal. Chacune d'elles a une forme très particulière, qui a frappé tous les auteurs et qui les aurait frappés bien plus encore s'ils avaient mieux connu la glande cémentaire. Les œufs sont contenus dans des tubes cylindriques ramifiés de nature chitineuse, et les auteurs, persuadés que la substance de ces tubes est fournie à l'état liquide par les glandes cémentaires, se mettent en vain l'esprit à la torture pour comprendre comment la ponte peut revêtir cette forme régulière. La figure 101 (pl. XXX) en représente une grossie trois fois, vue par la face interne. On voit qu'elle a l'aspect d'une « glande en tubes composée. Elle est formée de six à huit troncs principaux qui débouchent dans une partie commune qui les relie entre eux », « par autant d'orifices disposés les uns à la suite des autres autour de sa demi-circonférence inférieure. Les plus extrêmes empiètent seulement un peu sur la moitié supérieure ». « A partir de leur origine, ces troncs principaux divergent en se ramifiant irrégulièrement. Les divisions terminales sont de quatrième ou cinquième ordre. Elles ont la forme de cylindres terminés par une extrémité mousse arrondie. »

Si le lecteur a pris la peine de regarder la figure en lisant cette description, il reconnaîtra qu'elle est exacte.

Mais pourquoi se trouve-t-elle entre guillemets ?

C'est qu'elle est une citation, une reproduction presque textuelle de la description de la glande cémentaire. Qu'il veuille bien retourner de quelques feuillets en arrière et se reporter à la page 488, il pourra s'en assurer. Qu'il veuille bien comparer entre elles les figures 96 et 101 représentant, l'une la dépoñille chitineuse intérieure de la glande cémentaire, l'autre une ponte, et il sera frappé de la ressemblance. Tout est identique, sauf les dimensions : la figure 96 est grossie vingt fois et la figure 101 trois fois seulement. La longueur totale des tubes varie de 6 à 9 millimètres. Leur diamètre à la base de 2 à 3 millimètres ; celui des ramifications terminales est de 3 dixièmes de millimètre environ. Ce sont presque les nombres donnés pour la glande cémentaire, multipliés par sept. Ces nombres se trouvent ici tous un peu au-dessous de la moyenne, car la ponte représentée a été prise sur une Sacculine de petite taille pour ne pas exagérer les dimensions de la figure. Ce n'est là d'ailleurs qu'une affaire de distension plus ou moins grande.

Une ressemblance si parfaite ne doit pas nous étonner, car l'enveloppe de chaque ponte n'est autre chose que la cuticule intérieure de la glande cémentaire du côté correspondant, qui s'est peu à peu décollée de l'assise épithéliale, a été expulsée en dehors par les contractions du muscle orbiculaire de la glande et a été remplie par les œufs à leur sortie de l'ovaire. Les preuves que l'on vient de lire seraient certainement suffisantes, cependant je suis en mesure d'en donner une autre tout à fait péremptoire, celle de l'observation directe du phénomène. Mais je renvoie pour cela au chapitre relatif à la Physiologie de l'animal adulte.

Revenons à la description de nos tubes ovifères. Nous connaissons la raison d'être de leur forme particulière, il faut les étudier en eux-mêmes.

L'enveloppe chitineuse, hyaline, mince, et cependant très résistante, est ici tout à fait lisse. L'aspect gaufré qu'elle avait dans

la glande cémentaire a tout à fait disparu par le déplissement. Chaque tube a été, en effet, fortement distendu par les œufs qui ont pénétré à son intérieur. Ceux-ci ne sont pas entassés sans ordre dans les tubes. Ils sont disposés régulièrement, de manière à occuper le moins de place possible, comme des boulets empilés. Cependant ils ne sont pas comprimés, ils ne se touchent même pas, et leur forme sphérique n'est nullement altérée par la pression réciproque. Chacun est contenu dans une petite alvéole polyédrique, à parois chitineuses. L'intérieur des tubes est, en effet, divisé en loges par des lamelles de chitine d'une admirable minceur, tendues dans toutes les directions entre les œufs, s'unissant les unes aux autres, à leurs points de rencontre, sous des angles de 60 à 80 degrés, de manière à former de petites boîtes polyédriques, dont chacune contient un œuf (fig. 86, pl. XXX). La forme n'en est pas absolument fixe, mais elle n'est jamais tout à fait irrégulière, et, par la coupe optique, chaque œuf dans sa logette représente un cercle inscrit dans un polygone à peu près régulier de quatre à huit côtés.

L'origine des lames qui forment ces loges n'est pas parfaitement claire pour moi. J'incline à penser qu'elles dérivent des extrémités libres saillantes en dedans des prismes chitineux qui forment le tube. Comme je le montrerai plus tard, l'enveloppe des œufs sort de la glande cémentaire, non en se retournant comme un doigt de gant, mais en bloc, et conserve au dehors la même disposition qu'au dedans. Les extrémités libres des prismes chitineux sont donc à l'intérieur des tubes, et c'est parmi elles que s'insinuent les œufs. Elles se trouvent par conséquent, au moment où la ponte vient d'être effectuée, dans les interstices des œufs, là où seront plus tard les cloisons. On se rappelle, d'autre part, leur structure délicate et leur apparence finement grenue, comme si la matière chitineuse qui les forme était encore à demi fluide. Il me paraît probable que, immédiatement après la ponte, ces papilles s'agglutinent, se soudent et forment en s'étalant les cloisons des logettes. Si cette explication n'est pas la vraie, je n'en vois qu'une autre qui puisse satisfaire

l'esprit. Au moment où les œufs traversent l'atrium, la glande cémentaire, dénudée par une mue récente, verserait une certaine quantité de chitine fluide qui descendrait avec eux dans les tubes. Il suffirait que cette chitine, en se coagulant, se trouvât capable de se coller aux parois et incapable d'adhérer aux œufs. Il résulterait de cela qu'en se solidifiant elle formerait des nappes soudées les unes aux autres et aux parois du tube, disposées entre les œufs, et leur forme plane, de même que la régularité des loges, résulterait nécessairement de la *loi du plus court chemin*. Enfin, il est possible que les deux procédés concourent à la fois à la formation des lames. Les plus petits tubes ne contiennent pas moins de trois œufs de front dans chaque série transversale ; les plus gros en renferment jusqu'à huit.

Lorsqu'on cherche à enlever une ponte, on s'aperçoit que les tubes ne sont pas libres dans la cavité incubatrice. Ils sont fixés par le bout, les uns à la face interne du manteau (*p*, fig. 70), les autres à la surface de la masse viscérale, par un lien invisible. L'adhérence est si solide que souvent l'on brise le tube plutôt que de le détacher. Cette disposition était nécessaire, sans quoi, au moment de l'éclosion, le manteau, en se contractant, expulserait les tubes eux-mêmes, et les Nauplius resteraient emprisonnés dans leur intérieur, tandis que, grâce à cette fixité, ils se brisent au lieu de se détacher, et mettent les larves en liberté. Il y a encore à cette disposition un autre avantage. Les tubes, ainsi maintenus à des distances régulières les uns des autres, ménagent entre eux des espaces entre lesquels peut circuler l'eau nécessaire à la respiration des embryons. S'ils étaient libres, se déplaçant suivant les contractions du manteau, ils pourraient s'entasser les uns sur les autres, ce qui entraînerait l'asphyxie des embryons. Cette fixité est donc doublement avantageuse ; mais à quoi est-elle due ?

On se rappelle ces petits bouquets de papilles barbelées dont est hérissée la membrane chitineuse de la cavité incubatrice et que j'ai appelés *retinacula* (v. p. 450). Lorsque les tubes descendent de la vulve dans la cavité incubatrice sous la poussée des œufs qui les

remplissent, ils glissent contre ses parois, et leur extrémité finit par rencontrer un rétinacle et par y rester accrochée. Les rétinacles étant beaucoup plus nombreux que les divisions terminales des tubes ovifères, un bon nombre reste toujours inoccupé.

Lorsque l'éclosion a eu lieu, si l'on examine la chitineuse de la cavité incubatrice, on voit ces *retinacula*, les uns vierges, tels que les représente la figure 80, pl. XXIX, les autres nantis d'un petit lambeau membraneux froissé, reste du tube qu'ils avaient accroché et qui s'est brisé à peu de distance de son extrémité (fig. 78).

c). *Développement des retinacula*. — Ainsi que je le montrerai plus tard, en exposant la physiologie de l'animal, après chaque éclosion, et avant une nouvelle ponte, la membrane chitineuse qui revêt la cavité incubatrice se détache et est éliminée par le cloaque. Je ne veux pas entrer maintenant dans le détail des faits, et, si j'en parle ici, c'est seulement pour dire qu'après cette mue, la couche choriale du manteau et de la masse viscérale ne se trouvent pas à nu, et que, sous la membrane chitineuse qui s'en va s'en trouve une nouvelle toute formée. L'ancienne chitineuse entraîne avec elle ses nombreux *retinacula*; la nouvelle se trouve hérissée de nouveaux appareils tout semblables. La question est de savoir comment ils se sont formés.

Je dirai d'abord qu'ils ne dérivent pas des anciens. On pourrait croire que les rétinacles sont des formations permanentes qui, par la mue, se dépouillent seulement d'une enveloppe superficielle et en secrètent une nouvelle. Il n'en est rien. Ce sont des formations extracellulaires, purement chitineuses, qui s'en vont *entièrement* avec la mue et doivent se reformer *au complet*. Il est vrai que généralement les nouveaux se forment exactement au-dessous des anciens, mais le fait n'est pas constant; souvent un nouveau apparaît là où il n'y en avait pas auparavant. Lorsqu'ils occupent la même place que ceux-ci, ils se forment néanmoins indépendamment d'eux, et la coïncidence de situation tient seulement à ce que les rétinacles sont formés en des points déterminés de la couche choriale.

Pour étudier leur mode d'apparition, il ne faut pas choisir une Sacculine qui vient d'émettre ses Nauplius ou même dont la ponte soit mûre. A ce moment, il est trop tard, et, sur la chitineuse de remplacement, les nouveaux rétinacles sont déjà formés. Il faut s'y prendre plus tôt et choisir des Sacculines dont la ponte soit encore blanche, et, par conséquent, loin de l'époque de la maturité.

On commence par exciser un lambeau de manteau de 7 à 8 millimètres de côté et pas trop voisin du cloaque. On l'étale par sa face externe sur une lame porte-objet, et, la maintenant de la main gauche avec une pince, on arrache de la main droite armée d'une seconde pince la membrane de chitine qui revêt la face interne. C'est ici qu'il faut quelque adresse, car on doit enlever cette membrane par grands lambeaux, d'une seule pièce si faire se peut, et entraîner avec elle une mince couche de la zone chorale sous-jacente. Si l'on prend trop épais, on ne peut observer faute de transparence; si l'on prend trop mince, on n'entraîne pas les parties qu'il faut étudier. Rejetant alors le lambeau de manteau, on étale la membrane chitineuse arrachée, soit sur la face externe, soit sur la face interne, selon ce que l'on veut voir; ou bien encore on peut lui faire un pli de manière à observer de profil soit une face, soit l'autre. On peut observer à l'état naturel, ou ajouter un peu d'acide acétique, ou colorer au picrocarmin et monter dans la glycérine acide. Il faut examiner la préparation avec un bon objectif à immersion donnant des grossissements de 400 à 500 diamètres. Comme les préparations sont un peu épaisses, les objectifs à grande distance frontale de Nachet rendent de grands services.

L'état le plus jeune sous lequel on rencontre les rétinacles nous les montre sous la forme de petites masses de chitine, arrondies ou un peu irrégulières, d'abord pleines, qui bientôt se creusent d'une petite cavité centrale (fig. 77). Leur diamètre est de 8 à 10 $\mu$ . Elles sont placées sous la lame chitineuse qui revêt la couche chorale, au centre même de la base des gerbes de fibres épithélio-conjonctives. Cette situation est fixe et explique pourquoi les rétinacles se trouveront plus tard

au centre des systèmes concentriques circulaires formés par les bases d'insertions des fibres.

La cavité centrale s'agrandit peu à peu, à mesure que la paroi s'amincit, et bientôt on voit, de son fond, s'élever un bouquet de petites papilles lancéolées. C'est à cet état que nous le montre la figure 81 : la membrane de chitine a été ployée sur sa face libre et deux rétinales, un ancien et un qui commence à se former se trouvent sur le pli. L'ancien (*b*) étant sur la face libre est naturellement situé entre les deux lames du pli et se voit en partie à travers celle qui le couvre (*a*). Le nouveau (*c*), se trouvant à la face profonde, se voit à nu. On constate qu'il occupe le centre d'un cercle de fibres épithélio-conjonctives disposées régulièrement autour de lui (*d*). Les fibres sont celles de la région centrale de la gerbe correspondante. Leur pied seul a été dessiné, et, par suite du traitement par l'acide acétique faible, il est gonflé et peu distinct, mais les noyaux, rendus plus visibles à travers les tissus éclaircis par le réactif, sont très apparents. Le jeune rétinal, parfaitement distinct quoique très pâle, se montre sous la forme d'une vésicule sphérique à parois minces de 22  $\mu$ . de diamètre du fond de laquelle s'élèvent six papilles lancéolées, groupées à la base, divergentes au sommet. Si l'objectif est bon, il permet de reconnaître déjà les barbelures qui les hérissent. La couche chitineuse de nouvelle formation qui remplacera l'ancienne n'existe pas encore. Lorsqu'elle se formera, on la verra apparaître au contact même du pied des fibres, au-dessous du rétinal, en sorte que celui-ci se trouvera d'emblée à la surface externe de cette membrane. Cela d'ailleurs ne pouvait être autrement, puisque les fibres sécrètent la membrane de chitine au contact même de leur base.

Un peu plus tard, lorsque la couche nouvelle aura acquis quelque consistance, l'ancienne commencera à devenir moins adhérente. Il sera facile de l'arracher seule, et la nouvelle montrera les *retinacula* saillants à sa surface, mais encore renfermés dans la vésicule chitineuse où ils sont nés (fig. 82).

Enfin, la mue de l'ancienne membrane chitineuse a eu lieu, les

vésicules se trouvent à nu dans la cavité incubatrice. Elles se déchirent et disparaissent, et les rétinacles se trouvent libres, prêts à entrer en fonctions (fig. 80). Ils sont d'abord sessiles, mais peu à peu leur pied se forme et les caractères définitifs se trouvent acquis (fig. 78, sauf la membrane *c*).

Il résulte de cette étude que les rétinacles, malgré la complication de leur structure, sont des formations purement chitineuses, extracellulaires et ne diffèrent pas, morphologiquement, des papilles, des rugosités, des poils que forment si souvent les membranes chitineuses chez les animaux.

Dans le chapitre où je traiterai de la pathologie de la Sacculine, j'expliquerai la formation des corpuscules représentés à côté des rétinacles dans les figures 83 et 84. Je me contente de les mentionner ici et de dire que ce sont des rétinacles monstrueux qui ont subi un développement anormal et exagéré.

### 9. *Les testicules.*

a). *Configuration macroscopique et rapports.* — Les testicules (T dans toutes les figures) ont été découverts par LILLJEBORG (XVII). Depuis, ils ont été revus par tous les auteurs, mais aucun n'en a donné une description un peu exacte et précise. Ce sont deux glandes en tube simple situées côte à côte horizontalement au sommet de la masse viscérale, dans la moitié ventrale du corps. Ils sont à peu près, mais non exactement semblables et symétriques. L'un d'eux est ordinairement un peu plus gros que l'autre et situé un peu plus haut. En regardant le bord de la masse viscérale un peu en avant et au-dessous du pédicule, on les voit, à travers la paroi à demi transparente sous l'aspect de deux petits fuseaux d'un blanc nacré (fig. 67). Leur forme exacte se rapproche de celle d'une larme batavique. Ils sont situés dans une loge limitée en haut et sur les côtés, par la paroi même de la masse viscérale, en bas par le plus élevé des plans musculaires transversaux qui les sépare incomplètement des premiers tubes de l'ovaire. Cette loge est

plus grande qu'eux, et l'espace qu'ils ne remplissent pas est occupé par un tissu conjonctif rare et délicat. Leur longueur ne dépasse guère 4 millimètres. Leur plus grand diamètre est de trois quarts de millimètre environ. Ils ne s'étendent donc pas dans toute la largeur de la moitié ventrale de la masse viscérale, et en occupent seulement la moitié environ. Leur diamètre va en diminuant très peu de leur portion la plus renflée jusque vers leur sixième antérieur; mais là ils se rétrécissent brusquement et dégènèrent en un canal filiforme et très difficile à suivre par la dissection qui continue pendant quelque temps le trajet primitif de la glande, puis se détourne brusquement vers le dehors (fig. 70), traverse la paroi de la masse viscérale et s'ouvre dans la cavité incubatrice, de chaque côté, par un pertuis invisible à l'œil nu. Ce canal excréteur forme ordinairement autour de sa direction générale des sinuosités accentuées surtout près de la terminaison. Sa longueur est d'environ 1 demi-millimètre, son diamètre n'atteint pas 1 dixième [de millimètre. L'orifice terminal est situé, de chaque côté, à l'endroit où le pédicule de la masse viscérale se confond avec celle-ci et un peu plus près du bord dorsal que du bord ventral. Il se trouverait dans la figure 67 exactement au point où aboutit le trait de la lettre *H*.

b). *Structure*. — Intérieurement, chaque testicule, ainsi que son canal, est creusé d'une cavité limitée par d'épaisses parois. La cavité du canal est primitive et existe aussi bien à l'état jeune que plus tard; mais celle de la portion sécrétante est produite par l'usure des portions centrales de la glande qui, en sécrétant les spermatozoïdes, se détruit sans cesse des parties profondes vers la superficie.

\*) *Chez le jeune*. — La portion glandulaire et le canal excréteur sont deux parties parfaitement distinctes bien qu'étroitement rapprochées et continues à leurs limites respectives. Le canal déférent est conique comme l'ensemble de l'organe, mais en sens inverse. Son sommet tronqué s'ouvre à l'orifice  $\sigma$ ; sa base élargie se perd, dans le centre de la portion glandulaire. Il est entouré extérieurement

par un manchon continu de cette dernière, qui l'accompagne jusqu'à sa terminaison. Mais ce manchon, très épais à l'origine, va en s'amincissant peu à peu à mesure que l'on se rapproche de l'orifice terminal.

Il résulte de cette disposition que, pour prendre une notion exacte du testicule, il faut l'étudier dans sa portion renflée ou glandulaire, dans sa région moyenne ou mixte, et dans sa partie terminale ou déférentielle.

α). *Région glandulaire.* — Une coupe mince pratiquée dans cette partie nous montre un ensemble où il est possible de distinguer trois zones, malgré les transitions insensibles qui rendent leurs limites indécises (fig. 55, pl. XXVII).

*La zone moyenne (a)* se montre formée de cellules polygonales disposées en rangées circulaires concentriques. Leur plus grande dimension est dans le sens tangentiel et varie de 12 à 14  $\mu$ , la plus petite est dirigée radialement et varie de 4 à 6  $\mu$ . Leurs parois sont minces, leur contenu sarcodique est finement granuleux. Elles renferment un noyau ovalaire de 2 1/2  $\mu$  sur 5  $\mu$ , à grand axe parallèle à celui de la cellule. Dans ce noyau on voit un seul nucléole punctiforme accompagné ou non d'une ou deux granulations presque aussi grosses que lui. C'est dans cette zone seulement que les cellules se multiplient par division dans le sens latéral, aussi lui donnerai-je le nom de *zone formatrice*.

À mesure que l'on se rapproche du centre de la glande, ces cellules grossissent en même temps qu'elles prennent une forme plus régulière sans dimension prédominante dans un sens particulier et finissent par atteindre un diamètre de 35 à 40  $\mu$  et même plus. Leur protoplasma se charge parfois de gouttelettes grassieuses. Mais c'est surtout le noyau qui a subi des modifications remarquables. Il s'est énormément développé tout en restant ovalaire et a fini par acquérir les dimensions de 40  $\mu$  sur 20  $\mu$  environ. Le nucléole a grandi. On le retrouve dans certains noyaux, mais dans les plus gros on ne le distingue plus. En dehors du nucléole et sans aucune participation

de la substance, la cavité du noyau s'est remplie de granulations arrondies qui sont teintées aussi fortement que le nucléole par les réactifs spéciaux (hématoxyline, carmin de Grenacher). Ces granulations ont environ  $1/2 \mu$  de diamètre, et ce qu'il y a de remarquable, c'est qu'elles sont très régulièrement ordonnées dans le noyau en séries alternes parallèles, en sorte qu'elles sont disposées en quinconce. Leur nombre, difficile à évaluer, doit être d'environ une soixantaine. Enfin, tout à fait au centre de la glande, on rencontre parfois des cellules dont la paroi interne s'est détruite et dont le noyau a éclaté. Cette rupture montre que celui-ci (*n*) avait une structure vésiculaire, et tout autour de lui on voit les granulations arrondies qui se sont répandues hors de la vésicule nucléaire déchirée et affaissée. C'est de la destruction de ces cellules que résulte la cavité centrale de la glande; mais, à cet âge, elle existe à peine. L'ensemble de ces cellules, depuis la zone formatrice jusqu'au centre, mérite le nom de *zone sécrétante* (*b*).

Si, revenant vers la zone formatrice, on se porte au contraire vers le dehors, on voit les cellules testiculaires se modifier d'une manière tout opposée. Leur volume augmente, mais leurs parois s'épaississent fortement et finissent par émettre des prolongements ramifiés qui se soudent à ceux des cellules conjonctives du voisinage, constituant ainsi une sorte de *zone de transition* (*e*).

Du côté interne, là où les deux testicules sont adossés l'un à l'autre, les cellules conjonctives n'existent pas, et les deux zones formatrices sont séparées seulement par une couche de cellules à parois fortement épaissies. Nous verrons plus tard les conséquences remarquables de cette particularité.

β). *Région mixte*.— Une coupe de la région moyenne nous montre au centre le canal déférent et tout autour de lui un épais revêtement de cellules testiculaires (fig. 54).

Le canal déférent se montre formé d'une seule couche de très hautes cellules prismatiques juxtaposées. Ces cellules (*c*) sont remarquables par leur protoplasma très clair, se teignant peu par les réactifs

colorants, finement grenu. Elles contiennent près de la base ou dans la partie moyenne un gros noyau ovalaire allongé dans le sens de la cellule. Ce noyau est également très clair et contient un ou deux nucléoles punctiformes. Les cellules, étroitement contiguës, sont séparées par des lignes très fines, mais très nettes qui indiquent une membrane mince, mais bien constituée. Leurs dimensions sont 20 à 25  $\mu$  de haut sur 5  $\mu$  environ de large dans leur partie moyenne. Celles des noyaux sont de 3  $\mu$  sur 5 à 6  $\mu$ . A l'intérieur se trouve la cavité du canal déférent (*D*) qui se dessine sur la coupe sous la forme d'un ovale irrégulier de 14 à 15  $\mu$  sur 30  $\mu$ . Mais ce qu'il y a de particulier, c'est que cette cavité est partiellement ou totalement obstruée par une épaisse couche de chitine (*d*) que les cellules déférentielles ont sécrétée. Il reste parfois une petite cavité centrale, mais parfois aussi on ne voit qu'une ligne sombre résultant de l'accolement des parois. A leur extrémité profonde, le canal déférent et sa couche chitineuse se perdent en s'effilant dans le centre de la portion parenchymateuse. Les cellules deviennent de moins en moins hautes et finissent par disparaître; la couche chitineuse s'amincit et disparaît également.

En dehors, la limite du canal déférent et de son manchon de cellules testiculaires est marquée par une ligne brisée circulaire très accentuée. Cette *couche testiculaire* (*b*) est formée de cellules polygonales régulières de 10 à 12  $\mu$  contenant un noyau nucléolé.

A leur limite externe, ces cellules épaississent leurs parois et se confondent insensiblement avec les cellules du tissu conjonctif ambiant, en formant, comme plus haut, une *zone de transition* (*a*).

$\gamma$ . *Région déférentielle*.—Dans la région terminale, la structure reste la même, mais les dimensions relatives et absolues se modifient. La figure 53 nous montre une coupe du testicule à ce niveau. A la partie inférieure on voit le commencement du faisceau musculaire (*m'*) qui sépare, dans le plan de la coupe, le testicule de l'ovaire. Du côté gauche, on voit les couches musculaire et choriale de la paroi de la masse viscérale se perdre peu à peu dans le tissu conjonctif (*v*) du

pédicule. Le testicule se montre formé comme plus haut de deux parties : mais ici, le canal déférent (*D*), bien qu'il n'ait plus que 50  $\mu$  de largeur moyenne, occupe plus du tiers du diamètre total. Les cellules moins hautes ont conservé les mêmes caractères fondamentaux que dans les régions plus profondes. Son calibre est encore obstrué en partie par un épais revêtement chitineux (*d*). Les cellules testiculaires (*a*), moins nombreuses, se confondent de même extérieurement avec le tissu conjonctif ambiant.

A l'orifice, le revêtement chitineux intérieur du canal déférent se continue avec la lame chitineuse qui tapisse la cavité incubatrice.

\*\*). *Chez l'adulte*, le testicule diffère de ce qu'il était chez le jeune par un certain nombre de caractères qui, tous, sont la conséquence de la destruction des parties centrales de la glande par la production des spermatozoïdes.

La portion renflée est creusée d'une vaste cavité occupée par le sperme. Les cellules sécrétantes de la glande en forment la paroi. Celles qui la limitent extérieurement se montrent ouvertes ou même déchirées et réduites à des lambeaux à peine adhérents entre eux.

Un peu plus bas, la destruction des parties centrales, au lieu de se faire régulièrement du centre à la périphérie, a pénétré, ici très profondément, là très peu, et a déchiqueté le testicule en lambeaux d'une extrême irrégularité. Ce sont ces lobes que M. KOSSMANN (XXXIII) a pris pour une rampe hélicoïdale descendant dans le canal déférent. Cette interprétation est inexacte. Ces lobes sont, je le répète, absolument irréguliers, et le vrai canal déférent, que M. KOSSMANN n'a pas su voir, ne commence que plus bas. Ce n'est pas tout. Vers le côté interne, la destruction a marché plus vite que vers le dehors et n'a pas rencontré la barrière infranchissable de la couche conjonctive, puisque celle-ci, comme je l'ai fait remarquer, n'existe pas entre les points où les deux testicules se touchent, en sorte que la paroi commune a été détruite par places. Une communication se trouve donc établie entre les deux testicules au niveau de leur partie moyenne

où ils sont soudés l'un à l'autre. Lorsqu'on cherche à séparer les deux testicules sur une Sacculine adulte, on peut le faire à l'origine et à la terminaison ; mais, dans leur tiers moyen, ils sont soudés. La paroi, transparente à ce niveau, permet de voir les lambeaux déchiquetés qui cloisonnent imparfaitement la cavité, et l'on constate que la cloison de séparation entre les deux glandes est détruite sur plusieurs points. La figure 70 (pl. XXIX), dessin d'une préparation vue à la lumière réfléchie, ne montre pas cela, mais la coupe représentée par la figure 74 en donne une bonne idée. Plus bas, les testicules deviennent de nouveau distincts, la cavité redevient régulière, et le canal déférent commence à se montrer.

Il y a donc à décrire ici, non plus trois régions comme chez la Sacculine jeune, mais quatre : une *déférentielle*, une *mixte*, et, dans la portion glandulaire, une *région déchiquetée* et une *région sécrétante*. Je commencerai par la région mixte.

*α). Région mixte.*—La figure 76 représente une coupe de cette partie du testicule. On y trouve, comme chez les jeunes, un *manchon de cellules testiculaires* (*b*) qui se continue insensiblement en dehors avec le tissu conjonctif ambiant (*a*). Une ligne brisée circulaire très accentuée sépare cette couche des cellules du *canal déférent* (*c*). Les cellules de celui-ci sont, comme chez le jeune, hautement prismatiques, claires, hautes de 25 à 30  $\mu$  sur 6 à 8  $\mu$  de large, munies d'un gros noyau ovale dont le nucléole diffère à peine d'une grosse granulation. Elles limitent un canal intérieur de 25  $\mu$  de diamètre environ, *complètement obstrué* par un épais enduit chitineux. Ce canal chitineux a bien virtuellement une lumière, mais, physiologiquement, il est fermé, car ses parois sont adossées; et l'espace qu'elles circonscrivent a, sur la coupe, l'aspect d'une ligne noire irrégulièrement étoilée.

*β). Région déférentielle.*— A mesure que l'on s'avance vers le pore génital, la couche de cellules testiculaires devient de plus en plus mince et finit par disparaître. Les cellules du canal déférent deviennent moins nombreuses et moins hautes en même temps que, le

canal se rétrécit. Seule, la couche chitineuse garde son aspect, devient même plus forte et se continue à l'orifice avec la chitineuse de revêtement de la cavité incubatrice.

Telle est la constitution de la région différentielle chez une Sacculine contenant, dans sa cavité incubatrice, une ponte un peu avancée vers la maturité. Lorsqu'il y a peu de temps que la ponte a eu lieu, l'enduit chitineux du canal déférent est moins épais et surtout moins dense. Enfin, si la coupe s'adresse à une Sacculine qui vient de pondre, l'enduit manque complètement, et les cellules du canal sont à nu. Cela tient à ce qu'au moment de la mue intérieure qui suit l'émission des Nauplius et précède une nouvelle ponte, la couche chitineuse de la cavité incubatrice entraîne avec elle ce revêtement intérieur du canal déférent. Il suffit d'examiner avec soin la membrane chitineuse froissée qui provient de cette mue pour trouver aux points correspondants aux orifices ♂ deux petits prolongements qui ne sont autre chose que les parties en question. La figure 71 en représente un grossi quatre-vingts fois. On voit qu'ils sont ramifiés et très irréguliers de forme à quelque distance de leur origine. Cela tient à ce que le canal déférent, au lieu de se perdre en pointe fine au centre de la glande, comme chez le jeune, se termine par une disparition insensible de ses cellules et en s'évasant. Le vernis chitineux sécrété par lui ne s'arrête pas brusquement à sa limite, comme chez les jeunes, mais se prolonge dans la portion déchiquetée de la glande, en sorte que la figure 71 ne représente pas seulement le moule intérieur du canal déférent, mais celui d'une portion bien plus étendue du canal testiculaire.

Il résulte de ce qui précède que la lumière du testicule est fermée par un vernis chitineux qui élève aux spermatozoïdes une barrière infranchissable tant qu'il y a des œufs dans la cavité incubatrice. C'est seulement un peu avant chaque ponte que la mue de cette cavité, entraînant avec elle le revêtement chitineux intérieur des testicules, rend libres les voies d'excrétion et permet aux spermatozoïdes de sortir pour aller féconder les œufs.

Je reviendrai sur ces faits en étudiant la Physiologie de la Sacculine adulte.

γ). *Région déchiquetée.* — La troisième région du testicule est, comme je l'ai dit, extrêmement irrégulière. Les parois amincies et transparentes envoient dans la cavité qu'elles limitent des prolongements déchiquetés de forme quelconque, qui flottent à l'intérieur (r, fig. 70, 74 et 75).

Çà et là on en trouve qui s'étendent d'un point à l'autre, subdivisant le conduit intérieur, sur une plus ou moins grande hauteur, en deux canaux juxtaposés. J'ai déjà dit que, sur plusieurs points, les deux testicules communiquaient. Je ne pense pas que cette communication ait une nécessité quelconque et joue un rôle dans les fonctions reproductrices de l'animal. Elle est le résultat accidentel, mais constant, de la destruction des cellules de la cloison de séparation et reconnaît pour cause l'absence de couche conjonctive dans cette cloison. Ce qui semble le prouver, c'est que la communication n'existe pas chez les jeunes Sacculines dont le testicule n'a pas encore fonctionné. Elle se montre, au contraire, la plus large chez les vieilles Sacculines dont les testicules flasques et transparents ont leurs parois presque complètement usées par un long fonctionnement. De même l'étendue de la région déchiquetée est en raison directe de l'âge de la Sacculine. Absente chez les jeunes, elle se montre de bonne heure et empiète de plus en plus sur la région sécrétante qui recule devant elle et diminue à mesure que la Sacculine vieillit. Cependant, l'examen histologique semble élever au premier abord quelques objections contre cette manière de voir, d'après laquelle la région déchiquetée et les perforations de la paroi commune reconnaîtraient pour cause la destruction des cellules testiculaires par suite de leur fonctionnement. En effet, sur une coupe de la région déchiquetée (fig. 75), on ne trouve guère que des cellules intactes, et les lobes les plus irréguliers dans leur forme générale n'ont pas ce contour déchiqueté que l'on croirait devoir leur trouver. Ils sont formés de

cellules semblables à celles du manchon du canal déférent. Ces cellules sont petites (5  $\mu$  en moyenne), souvent chargées de globules huileux, mais leur noyau ne montre en général aucune modification en rapport avec la formation des spermatozoïdes. Mais, en y regardant de plus près, on constate que quelques-unes (*c*), voisines du bord, sont plus grandes et que leur noyau montre ces granulations régulièrement disposées qui sont, ainsi que je le montrerai plus loin, le début de la formation des zoospermes. Ces cellules sont donc bien de la même nature que celles qui, dans la région sécrétante, se détruisent sans cesse pour former les éléments fécondateurs. Si l'on n'en trouve qu'un petit nombre en voie de se transformer, cela tient sans doute à ce que la plupart de celles qui étaient prédisposées à cette transformation ont subi leur évolution complète dès l'origine et ont disparu. En résumé, je pense que cette région du testicule est formée au début de cellules toutes semblables entre elles ainsi qu'à celles des autres régions. Dans les parties déférentielle et mixte, aucune ne se modifie pour former des spermatozoïdes. Mais au-delà du canal déférent, certaines cellules évoluent vers la formation des zoospermes, tandis que d'autres restent inertes et, n'étant pas détruites, forment des lambeaux irréguliers flottant dans la cavité. Ce processus progresse constamment du canal déférent vers le fond de la glande, et ainsi se constitue la région déchiquetée qui s'accroît sans cesse aux dépens de la quatrième et dernière région. Ça et là, mais rarement, une cellule, après avoir longtemps résisté, se décide à entrer en activité et se montre sur les coupes à un stade quelconque de la formation des granulations spermatiques. — Quelle est l'influence qui détermine telle cellule à évoluer jusqu'au bout, tandis que ses sœurs restent inertes, je n'en sais rien! Mais tout n'est-il pas obscur lorsque nous voulons approfondir à ce point l'explication des phénomènes vitaux?

Un examen attentif montre que toute cette région déchiquetée du testicule est tapissée par un mince vernis de chitine qui est partout étroitement appliqué contre les cellules sous-jacentes, excepté dans

les points où il a été décollé par la brutalité du rasoir (*d*). Comme il n'y a plus trace à ce niveau des cellules du canal déférent qui ont la propriété de sécréter cette matière, je pense qu'il n'est pas né sur place, mais qu'il provient de la solidification d'une minime quantité de fluide chitineux déversée par les cellules de la région déférentielle. C'est ce mince revêtement chitineux, absolument irrégulier dans sa forme, comme la région déchiquetée qu'il tapisse, qui est entraîné à la suite du revêtement propre du canal déférent pendant la mue de la cavité incubatrice (fig. 71).

2). *Région glandulaire.* — Le fond du cul-de-sac, qui forme aussi la portion la plus renflée de la glande, est le lieu de sécrétion des spermatozoïdes. Une coupe d'ensemble de cette région est représentée par la figure 72, et la figure 73 montre une petite portion de cette coupe, plus grossie pour rendre visibles les détails de structure. On trouve comme chez le jeune une *zone formatrice* (*a*) où les cellules sont manifestement disposées en files, ce qui indique qu'elles sont nées les unes des autres par division. Ces cellules sont un peu allongées, grandes de 7 à 8  $\mu$  dans leur plus grand diamètre, pourvues d'un noyau nucléolé de 3  $\mu$  environ. Ça et là, elles contiennent quelques gouttelettes graisseuses très réfringentes.

Vers le dehors, elles se continuent avec les cellules conjonctives environnantes par une transition insensible, de manière à former cette *zone de transition* (*d*) qui règne dans toute l'étendue de la glande, excepté là où les deux testicules sont soudés l'un à l'autre.

Vers le dedans, la modification est toute différente. Les cellules deviennent de plus en plus grandes et épaississent leurs parois. Au voisinage de la cavité centrale, leur diamètre atteint et dépasse 30  $\mu$  et l'épaisseur de leurs parois est presque de 3  $\mu$ . Leur ensemble forme la *zone sécrétante* (*b*). Les plus internes, qui sont aussi les plus âgées, se montrent ouvertes et déchirées. Le protoplasma s'est chargé de gouttelettes graisseuses de plus en plus nombreuses. Le noyau (*n*) a grossi aussi en même temps que la cellule et, chez les plus grandes, il n'a pas moins de 20  $\mu$  sur 15  $\mu$ . Sa forme est celle d'un

ovale renflé. Son contenu, de même que chez les jeunes, se montre formé de grains arrondis qui se teignent vivement par les réactifs colorants de la substance nucléaire, tandis que les gouttelettes grassieuses restent pâles. Ces granulations se montrent d'abord rares et fort petites au voisinage de la zone formatrice et laissent voir le nucléole plus gros qu'elles. Peu à peu, elles augmentent de nombre et de grosseur(s), en même temps qu'elles s'orientent en files alternes parallèles très régulières, comme chez le jeune. Elles finissent en général par cacher le nucléole. Mais dans certains noyaux on voit encore celui-ci (*m*) qui a grandi comme les autres parties de la cellule et se montre au milieu des granulations, beaucoup plus gros qu'elles, et intact. Cela semble prouver que les granulations spermatiques se forment indépendamment du nucléole ou, du moins, sans participation de sa substance. Il paraît disparaître dans les noyaux tout à fait mûrs, ou, du moins, on ne le retrouve plus ni en place ni au milieu des éléments épars dans la cavité centrale.

Cette cavité centrale est remplie par un magma granuleux (*c*) formé : 1° des granulations nucléaires (*s*) qui y ont été déversées par la rupture de la membrane du noyau ; 2° de gouttelettes grassieuses (*g*) provenant de l'intérieur des cellules qui se sont vidées dans la cavité ; 3° de débris de toute sorte, restes des parois cellulaires et nucléaires détruites. Ces éléments divers varient, on le conçoit, avec la maturité de la glande. On peut en prendre une idée sur les coupes, mais c'est surtout par l'examen immédiat à l'état frais qu'il convient de l'étudier.

*c). Sperme et spermatogénèse.* — Les granulations arrondies colorables par les réactifs colorants spéciaux de la substance nucléaire que nous avons vus disposées en files régulières dans les noyaux des cellules testiculaires sont les premiers rudiments des spermatozoïdes. Ceux-ci naissent dans les noyaux des cellules profondes sous forme de granulations d'abord très petites, augmentant peu à peu de nombre et de volume à mesure que la cellule grandit et se rapproche

de la cavité centrale par la prolifération des cellules formatrices qui la repoussent et par la destruction des cellules plus âgées qui l'en séparaient. Ces granulations se forment dans le noyau par simple condensation de la substance nucléaire. Il serait possible qu'elles provinsent d'un bourgeonnement du nucléole, mais l'observation ne m'a rien montré de pareil et, jusqu'à nouvel ordre, on doit les considérer comme se formant indépendamment du nucléole. Celui-ci grandit d'abord, puis finit par se détruire, sans avoir joué, à ce que je crois, aucun rôle dans la formation du sperme.

En dehors des noyaux et dans les cellules mêmes, se montrent, concurremment à l'apparition des granulations spermatiques, de nombreuses gouttelettes de graisse (*g*). Ces gouttelettes tombent dans la cavité centrale, où on les retrouve mélangées au sperme. On pourrait les considérer comme destinées à nourrir les spermatozoïdes jusqu'à leur complète maturité, et de fait, on trouve, à l'origine, dans l'intérieur de ceux-ci un petit point brillant qui a l'aspect d'une minuscule gouttelette d'huile (*a*, fig. 64). Mais il me semble possible et plus rationnel de les considérer comme des produits de déchet restés seuls dans la cavité cellulaire après la disparition des éléments chimiques plus nobles. Les granulations spermatiques emprunteraient pour se développer, au sarcode cellulaire, ses éléments albuminoïdes, et l'excès de matières grasses apparaîtrait sous forme de gouttelettes d'huile. Ce n'est là, bien entendu, qu'une hypothèse.

Les noyaux devenus vésiculeux en grandissant sont déversés par les cellules rompues dans la cavité centrale de la glande. Là, leur membrane éclate, et les granulations spermatiques se répandent libres dans cette cavité, et c'est là, hors des cellules et des noyaux, que se termine tout le processus de la spermatogenèse.

Observées à l'état frais dans une gouttelette d'eau de mer, les granulations spermatiques se montrent sous l'aspect de globules sphériques à contour net, mais très délicat, presque toujours pourvu d'un tout petit point brillant (*a*, fig. 64, pl. XXVIII). Leur diamètre est d'environ  $3\frac{1}{2}\mu$ . Celui du point réfringent, un peu variable, n'at-

teint pas  $1/2 \mu$ . Pour les observer, il faut s'adresser à une Sacculine qui ait pondu depuis une huitaine de jours seulement.

Très souvent, en place de ces globules arrondis, on trouve dans la cavité de la glande des corps d'un volume analogue, mais d'une forme irrégulière et munis de prolongements filiformes assez nombreux et très fins. Je considérai d'abord ces éléments comme représentant un stade normal du processus de la spermatogenèse, et, comme je les retrouvais très souvent, je crus pouvoir conclure qu'ils représentaient des spermatozoïdes ayant d'abord formé leur cil, mais encore réunis par la tête en une masse commune. L'habitude de contrôler autant que possible mes observations en variant les conditions d'expérience m'a sauvé ici d'une erreur. J'ai eu l'idée d'observer le suc de la glande, non plus dans l'eau de mer, mais dans de l'eau distillée additionnée d'une minime quantité d'acide osmique ou d'iode, et j'ai vu qu'alors les bouquets de spermatozoïdes manquaient toujours. C'est qu'il n'y a là, en effet, qu'une apparence trompeuse. Les prétendues queues de zoospermes n'étaient autre chose que des prolongements amiboïdes que les globules arrondis émettent au contact de l'eau de mer lorsqu'ils sont suffisamment mûrs. Si l'on opère avec une grande célérité, on peut arriver à voir, dans l'eau de mer même, ces globules, d'abord ronds, émettre leurs prolongements et prendre l'aspect que j'ai décrit. Mais il faut se presser, car ils prennent rapidement leur forme irrégulière et ne la modifient ensuite que si lentement qu'il est presque impossible de suivre les changements qui pourraient éclairer sur la nature de ce que l'on a sous les yeux.

Il faut donc s'entourer de précautions spéciales pour observer la vraie marche de la spermatogenèse. Pour en trouver les divers stades, il faut s'adresser à des Sacculines dont la ponte soit de plus en plus ancienne et, finalement, à celles où elle est violette, ce qui est l'indice de la maturité.

Les globules arrondis donnent chacun naissance à un seul spermatozoïde, peut-être quelquefois à deux. Ils commencent à s'effiler en

fuseau (*b*, fig. 64) et, dès lors, on cesse de voir le point brillant du stade précédent. Parfois, la portion renflée, au lieu d'être au centre, est voisine d'une extrémité ou même terminale. Ailleurs, au lieu d'être simple, elle se montre double (*c'*), et c'est alors que peut-être il y a séparation et formation de deux spermatozoïdes distincts; mais je ne puis affirmer le fait, car il est possible que les deux renflements se confondent l'un et l'autre, plus tard, dans l'allongement général.

Le spermatozoïde (*c''*) s'allonge de plus en plus aux dépens du volume de son renflement médian, et bientôt ne forme plus qu'une ligne plus épaisse au milieu qu'aux extrémités (*d*, *e*). Enfin le renflement s'efface tout à fait, et c'est à peine si le milieu du filament est plus épais que les extrémités effilées (*f*).

Les dimensions sont alors de 50  $\mu$  ou un peu plus de longueur. L'épaisseur ne peut se mesurer et n'atteint pas certainement 2 dixièmes de  $\mu$ . C'est l'état définitif du spermatozoïde. GIARD (XXXII), qui les décrit « un peu renflés vers l'une de leurs extrémités », ne les a pas vus tout à fait mûrs. La quantité de substance qu'ils contiennent à l'état de maturité est certainement inférieure à celle du globule du début, et il est à remarquer que le volume du globule a été en diminuant à chaque stade de son évolution depuis le moment où il a été libre hors du noyau. Les spermatozoïdes s'usent ou se condensent en se développant.

Avant d'être complètement développés, ils ont déjà quelques mouvements. A l'état de maturité parfaite, ils sont très vifs. Ils ne progressent pas beaucoup, mais oscillent sur place avec une grande agilité en se contournant comme des serpents. Ce sont les deux extrémités qui se ploient à droite et à gauche autour du milieu. Il est impossible de leur distinguer une extrémité antérieure et une postérieure. Ils ne semblent pas se mouvoir dans un sens déterminé. Lorsqu'on les tue, ils se plient en deux en rapprochant au contact leurs extrémités et forment une boucle avec leur partie moyenne.

10. *Le système nerveux.*

Tous les auteurs qui ont écrit sur la Sacculine ainsi que sur les autres Rhizocéphales sont muets sur l'existence d'un système nerveux. Ils semblent bien croire qu'il en existe un, mais aucun n'a pu le découvrir. Seul, M. KOSSMANN (XXXIII) décrit deux masses cellulaires qu'il a trouvées dans le pédicule, comme représentant peut-être des ganglions. Il n'y a rien de tel dans le pédicule, et le vrai système nerveux est situé bien loin de là. M. KOSSMANN, qui considère le pédicule de la Sacculine comme correspondant à l'extrémité céphalique, qui a même cru voir chez une espèce un tube digestif avec bouche et anus, a été conduit, par cette fausse interprétation, à chercher dans son voisinage le système nerveux. Les parties qu'il désigne sous ce nom sont certainement d'une tout autre nature, ou même peut-être de simples accidents de préparation, car je ne connais rien dans le pédicule qui ressemble, même de loin, à des masses ganglionnaires. On y trouve seulement parfois des sortes de perles chitineuses plus ou moins développées.

Le système nerveux existe, cependant, mais tout à l'opposé de l'endroit où le cherchait M. KOSSMANN. Il est représenté par un ganglion unique émettant de nombreux nerfs, et ce ganglion est situé dans la masse viscérale, au-dessous des glandes cémentaires, au-dessus du bord libre du mésentère. Il est à peu près impossible de le trouver sur l'animal frais. Sa petite taille, l'absence de point de repère précis, la diffluence, la viscosité du tissu organique au milieu duquel il est noyé, l'aspect uniformément blafard et nuageux de l'ensemble sont des obstacles presque insurmontables. Il m'est arrivé quelquefois de le trouver dans ces conditions, mais il faut pour cela une grande habitude de la Sacculine, et encore n'est-on jamais sûr du résultat. Les individus qui ont macéré dans l'alcool sont déjà un peu plus faciles, mais le moyen que je conseille pour faire à coup sûr une bonne préparation de ce système nerveux est le suivant :

Prenez une Sacculine de belle taille, séparez-la du crabe en coupant son pédicule d'un coup de ciseaux sans la froisser, et placez-la dans une bonne quantité d'une solution d'acide azotique à 1 dixième ou 1 douzième. Laissez-la macérer trois ou quatre jours ; retirez-la, lavez-la rapidement à l'eau douce et, avec un rasoir bien affilé, faites une section nette qui sépare l'animal en deux moitiés, l'une ventrale, l'autre dorsale. Le rasoir doit passer par le cloaque et par le milieu du pédicule, perpendiculairement au plan de symétrie. Cela fait, rejetez la partie dorsale et fixez la moitié ventrale dans une cuvette à fond de liège noirci de manière à tourner vers vous la surface de section. Les épingles doivent être piquées de manière à ne pas léser la masse viscérale et à ne pas déformer l'animal. Remplissez votre cuvette d'eau douce, que vous remplacerez toutes les fois qu'elle sera salie, éclairez l'animal avec une grande lentille très convexe et placez-la sous le microscope armé du prisme redresseur et d'un objectif faible.

La coupe vous offrira l'aspect qui est représenté par la figure 68, (pl. XXIX). En haut le pédicule (*P*), en bas le cloaque (*C*), sur les côtés le manteau (*M*) et les sacs ovifères (*F*). Au centre, la masse viscérale suspendue en haut par son pédicule (*Q*), rattachée en bas au manteau par le mésentère (*U*) dont vous devez apercevoir le bord libre. Dans presque toute sa surface, la coupe de la masse viscérale ne vous montre que des œufs, mais dans le haut vous devez avoir la coupe des deux canaux déférents (*T*) et dans le bas celle des deux glandes cémentaires (*G*). Tout cela ne se verra, bien entendu, que sur une coupe absolument bien dirigée. Si cette condition est tout à fait réalisée, chose rare et malaisée, et que la coupe ait passé exactement par les deux *vulves*, vous devez voir en dedans de celles-ci (*V*) les *atrium* (*A*) sous forme de deux petites cavités arrondies, puis les deux *canaux en entonnoirs* (*E*) par lesquels ils communiquent avec l'ovaire, et enfin, au milieu, le *canal médian* (*J*), souvent rempli d'œufs mûrs ou à peu près.

Dans ces conditions, le ganglion nerveux n'est pas tout à fait dans

le plan de la coupe, mais il n'en est pas bien éloigné. Portez les pinces et de fins ciseaux à ressort tenus à plat dans cette région triangulaire de la masse viscérale située entre le mésentère et les deux glandes cémentaires et enlevez délicatement les tubes pleins d'œufs et les faisceaux conjonctifs et musculaires tendus en travers. Vous n'aurez pas creusé de 1 demi-millimètre, que vous verrez apparaître une petite étoile d'un blanc vif d'où partent quelques filaments blancs aussi et très fins. C'est le ganglion nerveux (A) avec les nerfs qu'il émet autour de lui. Vous verrez, en cherchant à suivre ces filaments, que les uns montent dans la masse viscérale, tandis que d'autres descendent vers le cloaque. Ces derniers s'engagent dans le mésentère. Pour les suivre, il faudra enlever avec ménagement la paroi dorsale du bord libre du mésentère. Vous mettrez ainsi le canal mésentérique à découvert, et vous aurez une préparation dont la figure 68 est la représentation fidèle.

a). *Disposition macroscopique.* — Après avoir donné des indications suffisantes pour guider ceux qui voudraient vérifier mes assertions, je passe à la description dogmatique du système nerveux.

α). *Ganglion.* — Les rapports exacts du ganglion sont fort difficiles à bien faire comprendre. Il n'est pas situé dans l'ovaire, mais couché à plat, sur un lit de tissu conjonctif, dans une fissure de cet organe.

J'ai montré, en esquissant le développement de l'ovaire (p. 471), que tous les tubes émis par chaque masse latérale au-dessous du canal médian sont représentés, à l'origine, par deux digitations seulement. Après que ces deux digitations se sont développées en ramifications inextricables, elles n'en forment pas moins deux systèmes distincts, entre lesquels existe une fissure située dans un même plan coronal avec celle du côté opposé. Cette fente, qui s'étend en hauteur du canal médian à la partie la plus déclive de la masse viscérale, est dirigée perpendiculairement à la fente sagittale intermédiaire aux deux masses latérales de l'ovaire. Étant située dans un plan coronal, elle

est parallèle à la direction des faisceaux conjonctivo-musculaires, qui, dans toute la masse viscérale, s'étendent d'un côté à l'autre de la paroi. Les faisceaux situés à son niveau la traversent donc sans obstacle et là sont purement conjonctifs.

Il existe donc, à la partie inférieure de la masse viscérale, au-dessous de la ligne bivulvaire, dans un plan coronal situé à peu près à égale distance des bords antérieur et postérieur du corps, un lit de faisceaux conjonctifs occupant une fissure qui existe normalement en ce point. En avant et en arrière, cette fissure est limitée par l'ovaire, dont la paroi propre reste continue; sur les côtés, elle arrive jusqu'aux parois de la masse viscérale; vers le haut, elle s'arrête, en se rétrécissant de plus en plus au niveau du canal médian; en bas, elle s'élargit, au contraire, et se continue avec l'embouchure évasée du canal du mésentère. C'est dans cette fissure, au milieu des lits de tissu conjonctif qui la garnissent, que se trouve couché le ganglion nerveux. Il est situé au milieu. Le plan sagittal de symétrie le couperait en deux moitiés identiques; le plan coronal de symétrie apparente passerait un peu en arrière de lui.

Ainsi placé, il est maintenu par les faisceaux conjonctifs qui l'environnent et par les nerfs qu'il émet. Son diamètre moyen est de 1 dixième de millimètre. Quand il est bien préparé, on peut l'apercevoir à l'œil nu. Sa forme est celle d'une étoile à quatre branches; mais tantôt on le trouve plus large que haut, tantôt plus haut que large, selon la manière dont il était tirailé lorsqu'il a été fixé par le réactif. Par ses angles, il donne naissance à quatre nerfs symétriques, deux à deux. La paire inférieure constitue les *nerfs palléaux*, la supérieure, les *nerfs viscéraux*.

β). *Nerfs viscéraux*. — Nés des angles supérieurs du ganglion (r, fig. 68 et 69), ils se portent en haut et en dehors, en divergeant, l'un vers la droite, l'autre vers la gauche, dans la direction des atrium. A moitié chemin, à peu près entre ceux-ci et leur origine, ils se divisent en deux branches d'importance à peu près égale: les nerfs *viscéral profond* et *viscéral superficiel*.

\*) *Nerf viscéral profond*. — Ce nerf (*t*) continue à peu près la direction du tronc principal. Il croise l'oviducte à sa jonction avec la masse latérale de l'ovaire correspondante, en passant en arrière de lui, puis il monte entre la glande cémentaire et l'ovaire et finit par gagner la paroi de celui-ci. Vers le milieu de la hauteur de la masse viscérale, il est devenu si fin, à force de se ramifier, qu'il devient impossible de le suivre. Dans ce trajet, il fournit de nombreuses ramifications, dont une plus forte se détache en face de la glande cémentaire et se porte en haut et en dedans (*t'*). Les ramifications suivantes se dirigent aussi vers le dedans et paraissent se distribuer exclusivement aux muscles transversaux de la masse viscérale.

\*\*) *Nerf viscéral superficiel*. — La seconde branche, *nerf viscéral superficiel* (*s*, fig. 68 et 69), arrive jusqu'à l'atrium, le croise en passant en avant de lui, atteint l'enveloppe de la masse viscérale et ne la quitte plus. Pour se rendre compte de son trajet ultérieur, il faut disséquer la Sacculine à plat. On voit alors qu'il monte en décrivant des sinuosités dans l'épaisseur même de la masse viscérale et qu'il émet des ramifications très nombreuses. Sa direction générale n'est pas verticale, mais un peu oblique en haut et en arrière. On cesse aussi de pouvoir le suivre vers le milieu de la hauteur de la masse viscérale ; mais il n'est guère douteux qu'il ne se distribue exclusivement à la couche musculaire tangentielle de celle-ci. Dans son trajet, il émet une courte branche (*s'*) qui se porte, en descendant, dans la paroi de la masse viscérale, pour innerver la partie de celle-ci située au-dessous de la vulve. Je n'ai pu me rendre compte exactement si c'est le nerf viscéral profond ou le viscéral superficiel qui innerve le constricteur de la glande cémentaire. Il est plus probable que c'est le dernier, puisque le constricteur est une dépendance de la couche musculaire tangentielle.

γ). *Nerfs palléaux*. — Pour suivre les nerfs palléaux, il est nécessaire de les disséquer en plaçant la Sacculine de manière à tourner vers soi le bord libre du mésentère et à rabattre en bas le cloaque et en haut la masse viscérale. C'est dans cette situation qu'a été dessinée

la figure 69. La membrane chitineuse de la cavité incubatrice a été enlevée.

Nés des angles inférieurs du ganglion, les *nerfs palléaux* (*u*) se portent en bas et en dehors, en divergeant vers la droite et vers la gauche. Ils atteignent la paroi de la masse viscérale au point où celle-ci se continue avec le mésentère. Abandonnant alors la première pour suivre le second, accolés à sa face interne, ils arrivent avec lui au manteau. Le point où ils abordent le manteau est situé près du cloaque. Ils continuent leur trajet en contournant le sphincter cloacal, puis, arrivés à la hauteur du milieu de l'orifice, ils se détournent brusquement pour monter dans le manteau, où ils finissent par se perdre en se ramifiant. Dans ce long trajet, ils émettent trois branches : la première, très petite (*y*), se ramifie dans la partie voisine du plafond du canal mésentérique. Des deux dernières, beaucoup plus importantes, l'une se détache près de leur origine ; l'autre prend naissance au niveau du coude qu'ils forment en s'éloignant du cloaque, pour monter dans le manteau.

\*) *Nerf cloacal postérieur*. — Cette dernière constitue le *nerf cloacal postérieur* (*z*) : elle continue le trajet primitif du nerf palléal, achève de contourner le cloaque et se perd, en fines ramifications, dans la partie postérieure de son sphincter.

\*\*) *Nerf cloacal moyen*. — L'autre naît du tronc principal, au point où celui-ci abandonne la masse viscérale pour le mésentère. Elle descend (*v*) verticalement et parallèlement à celle du côté opposé, traverse le canal mésentérique, arrive au sphincter cloacal et, là, se détourne un peu, le contourne et se ramifie sur ses parties latérales. C'est le *nerf cloacal moyen*.

\*\*\*) *Nerf cloacal antérieur*. — A peu de distance de son origine, le nerf cloacal moyen fournit lui-même une fine ramification qui traverse, parallèlement à la branche mère, le canal mésentérique, sans être accolée à ses parois. Cette fine branche, *nerf cloacal antérieur* (*x*), aborde le cloaque par son côté mésentérique ou ventral, et se ramifie dans la partie correspondante de son sphincter.

Les nerfs cloacaux antérieur et moyen, bien que très fins, surtout le premier, sont faciles à voir, parce qu'ils se détachent en blanc sur le fond obscur du canal mésentérique.

La riche innervation du sphincter cloacal est digne de remarque.

*En résumé* et malgré une certaine complication apparente, le système nerveux de la Sacculine est très simple et se réduit à un ganglion unique et à quatre nerfs formant deux paires. Dans chaque paire, un des nerfs est destiné au manteau et à son cloaque, l'autre à la masse viscérale. Celle-ci se divise elle-même en deux branches, l'une pour la paroi, l'autre pour le système musculaire transversal.

Chez la Sacculine jeune, la situation et les rapports du ganglion central sont les mêmes (*N*, fig. 48 et 50, pl. XXVI). Mais ses dimensions relatives sont bien plus grandes que chez l'adulte. Le ganglion nerveux d'une Sacculine jeune a à peu près 1 dixième de millimètre, comme celui d'une adulte. Le trajet des nerfs ne peut pas être suivi bien loin par les coupes, mais celles-ci nous fournissent une indication nouvelle qui est entièrement applicable à l'adulte. Le nerf palléal est situé dans le manteau, entre la couche musculaire et la couche épithélio-conjonctive interne (*n*, fig. 51). Le nerf viscéral superficiel est situé dans la paroi de la masse viscérale (*y*, fig. 52), entre la couche épithélio-conjonctive et la couche musculaire tangentielle, par conséquent en dehors de celle-ci. Les ramifications de l'un et de l'autre serpentent dans les lacunes limitées par les faisceaux musculaire et conjonctif et sont pourvues, comme ceux-ci, d'une enveloppe endothéliale.

b). *Structure*. — Le ganglion nerveux est contenu, chez le jeune comme chez l'adulte, dans une sorte de gaine de tissu conjonctif, qui l'enveloppe de toutes parts et se continue sur l'origine des troncs nerveux. Il lui est relié par un tissu conjonctif plus rare et se trouve de la sorte à la fois maintenu, isolé et protégé dans les changements de volume si considérables que subit la masse viscérale, selon l'état

de réplétion de l'ovaire. Cette enveloppe (*p*, fig. 50, pl. XXVI, et fig. 92, pl. XXX) est formée de fibres parallèles et entre-croisées, formant une sorte de feutrage et munies de distance en distance de noyaux nucléolés ovalaires de 2 à 2 1/2  $\mu$  de large sur 4 à 5  $\mu$  de long. Ces fibres proviennent de l'allongement de cellules multipolaires. Aussi se divisent-elles souvent en prolongements qui s'anastomosent plus loin avec ceux du voisinage. Le tissu conjonctif rare (*l*), interposé entre le ganglion et son enveloppe, relie le premier à la seconde.

Les nerfs se montrent constitués par des faisceaux onduleux de fines fibres parallèles, parsemées çà et là de noyaux semblables à ceux du tissu conjonctif voisin, mais un peu plus gros.

Tout cela est facile à voir, mais il n'en est pas de même de la structure du ganglion lui-même, qui demande à être étudiée sur des coupes très fines pratiquées sur des pièces durcies avec beaucoup de ménagement et bien colorées. L'hématoxyline (voir p. 457, note) est la substance qui m'a donné les meilleurs résultats.

\*) *Chez l'adulte* (fig. 92), lorsque le ganglion tout entier a été débité en coupes parallèles, les premières coupes et les dernières ne montrent qu'un tissu inextricable de fibrilles extrêmement fines, semblables à celles qui forment les nerfs. Leur direction, variable selon les points, est à peu près parallèle à la surface au voisinage de la périphérie ; elle est quelconque au centre de la coupe. Elles se montrent parsemées de noyaux (*c*) semblables à ceux que l'on trouve sur les nerfs, ovales comme eux et orientés dans le sens des fibres auxquels ils appartiennent. Les noyaux sont très nombreux.

En se rapprochant du centre du ganglion, on trouve, au milieu des coupes, des éléments beaucoup plus volumineux, d'abord rares et disséminés, puis plus nombreux au centre même de l'organe. Ce sont de gros noyaux ovales (*g*), de 10 à 12  $\mu$  de long sur 7 à 8  $\mu$  de large, très pâles, d'une structure délicate et homogènes, mais très nettement délimités et pourvus d'un tout petit nucléole excentrique. Il

faut que les coupes soient très bonnes pour permettre de distinguer, autour des noyaux, un corps cellulaire plus foncé, granuleux, irrégulier et muni de prolongements qui se perdent dans les fibrilles du voisinage.

Le ganglion nerveux est donc formé de deux parties : une, *corticale*, essentiellement fibrillaire et contenant de nombreuses cellules petites et peu distinctes, par leurs caractères histologiques, des cellules conjonctives ; et une, *médullaire*, formée de fibres auxquelles sont associées de grosses cellules ramifiées. Ces grosses cellules sont rares ; on les rencontre sur huit à dix coupes seulement, lorsque celles-ci ont 8 à 10  $\mu$  d'épaisseur. Dans chacune il n'y a pas plus de cinq à huit cellules vers le centre du noyau médullaire, trois à quatre seulement vers la périphérie. Comme l'épaisseur des coupes est à peu près celle des cellules, il est probable que chacune ne rencontre une même cellule qu'une fois et qu'il n'y a pas à craindre de compter deux fois la même cellule. Le nombre total de celles-ci doit donc être de vingt-cinq à trente seulement, plutôt moins que plus.

Lorsque la coupe passe par l'origine d'un nerf, on est porté, par le sentiment de la direction générale, à penser que quelques-uns des prolongements des grosses cellules se rendent dans les nerfs ; mais il est impossible de les suivre.

\*\* ) *Chez les jeunes*, la structure est la même ; mais la différence entre les grosses cellules et les petites est moins accentuée (fig. 50).

Les grosses cellules sont nerveuses. Leur forme, leur taille, leur origine embryogénique ne laissent aucun doute à cet égard. En est-il de même des petites ? Je n'ose pas me prononcer. Leur situation dans le réseau fibrillaire du ganglion, leur origine embryonnaire indirectement ectodermique, me portent à le croire ; mais, d'un autre côté, on trouve, dans les nerfs, des cellules toutes semblables, auxquelles il me paraît difficile d'accorder la valeur d'éléments ganglionnaires. Cependant, en l'absence de preuve et sans tenir bien

fort à mon opinion, j'incline à penser qu'elles sont plutôt nerveuses que conjonctives.

La singularité de ce système nerveux, formé d'un seul ganglion, sans trace de collier œsophagien ni de chaîne ganglionnaire, si différent, par conséquent, de ce qui existe chez les autres articulés, mériterait de nous arrêter. Mais je préfère renvoyer au chapitre des *Considérations générales* les remarques que j'aurai à faire à ce sujet.

#### 41. *La membrane basilaire et les racines.*

J'ai achevé l'étude du corps extérieur de l'animal ; je vais passer maintenant à la description des parties situées à l'intérieur du crabe, et je terminerai par celle du pédicule, qui sert comme de trait d'union entre celles-ci et celui-là.

Les *racines* ont été découvertes par WRIGHT (cité par Anderson [XXI]) ; mais c'est FRITZ MUELLER (XXII) qui, le premier, les a étudiées et a su comprendre l'importance de ces organes. Elles ne naissent pas, comme on l'a cru, directement du pédicule, mais d'un organe particulier que personne n'a vu et qui les rattache au pédicule.

a). *Conformation macroscopique et distribution.*—Après avoir perforé les téguments du crabe, le pédicule se continue avec une membrane étalée en rond autour de sa base, dont le contour, très déchiqueté, donne naissance, par ses saillies, aux troncs d'origine des *racines* (*R* dans toutes les figures des planches XXIV à XXX). Cette lame, bien que peu développée à cet âge, mérite de recevoir un nom particulier, parce qu'elle est le reste d'une formation beaucoup plus importante à l'état larvaire. C'est la *membrane basilaire* (*B* dans toutes les figures des mêmes planches). C'est faute d'avoir reconnu son existence que plusieurs auteurs ont cru que la cavité du pédicule s'ouvrait librement, comme une bouche béante, dans le corps du crabe. Cette cavité est absolument fermée en haut par un voile mem-

braneux ininterrompu, qui se prolonge même au-delà des limites du pédicule et qui est la membrane basilaire (fig. 48, pl. XXVI, et 68, pl. XXIX). Elle s'étale autour de la partie de l'intestin située en face de la perforation des téguments (fig. 67); mais, quoi qu'on en ait dit, il n'y a jamais aucune solution de continuité sur l'intestin. Toutes les couches de cet organe sont intactes. Jamais on ne les trouve ni comprimées, ni atrophiées, ni déchirées. Jamais les racines ne s'insinuent entre elles. De même que sur tous les autres organes, elles rampent à la surface et ne produisent ni lésion ni effraction. Leur siège anatomique est toujours et partout la cavité générale et le tissu conjonctif graisseux qui entoure les organes (*d*, fig. 57, pl. XXVIII).

Des faces supérieure et inférieure de la *membrane basilaire*, on ne voit que rarement partir des racines, et, lorsqu'il en existe, elles sont courtes et peu ramifiées. Presque toutes partent des bords par un petit nombre de gros troncs, qui se répandent au loin en se ramifiant.

Les racines suivent d'abord l'intestin, qu'elles enveloppent d'un lacis serré. Celles du côté droit (regardant la partie distale de l'abdomen du crabe) se rendent, vers l'extrémité inférieure de l'intestin, jusqu'à l'anus, pénètrent dans les couches musculaires des téguments et, selon le sexe, dans les fausses pattes abdominales ou dans les verges. Celles du côté gauche (tourné vers la partie proximale de l'abdomen du crabe) remontent sur l'intestin et arrivent avec lui dans la cavité thoracique. Là elles se divisent en deux groupes principaux. Les unes continuent à suivre l'intestin et sont conduites par lui sur l'estomac et dans les interstices des lobes du foie et de la glande génitale. Un autre groupe, à peine moins important, se jette sur la chaîne ganglionnaire et, suivant la chaîne et les nerfs qui en partent, se répandent entre les apodèmes, au milieu des muscles des pattes, et pénètrent dans tous les appendices, pattes, antennes et jusque dans les pédoncules des yeux.

Tous les organes sont donc envahis à l'exception des branchies et du cœur, comme le fait remarquer avec raison M. JOURDAIN (XL).

La raison de ce fait est facile à comprendre. Les racines, ai-je dit, ne pénètrent jamais dans les organes et rampent seulement à leur surface. Or le ventricule, contenu dans son péricarde, se trouve protégé par lui, et les branchies, qui ne communiquent avec la cavité générale que par des sinus endigués, sont protégées par ceux-ci. Les racines pourraient, il est vrai, pénétrer dans le sinus par la cavité générale; mais elles suivent de préférence les troncs nerveux, qui les conduisent ailleurs.

Quant au système nerveux, nous voyons qu'il est un des plus complètement envahis, et M. JOURDAIN a commis une erreur en lui accordant la même immunité qu'aux branchies et au ventricule.

Le mode de ramescence des racines est une dichotomie entièrement irrégulière. La figure 59 (pl. XXVIII) peut en donner une idée. D'une manière générale, ils sont plus gros à leur origine que près de leur terminaison; mais il n'y a aucune règle fixe, et souvent on voit une racine se subdiviser en deux autres, dont l'une a un volume double du sien. Les angles que forment entre elles les branches varient de toutes les manières possibles entre 0 et 180 degrés. Enfin elles se croisent, passent les unes sur les autres, remontent, puis redescendent de mille façons diverses et constituent de la sorte un lacis inextricable. Jamais on ne voit d'anastomose entre deux racines nées de rameaux différents, et, à ce point de vue, le mode de ramescence est entièrement comparable à celui d'un arbre.

Le diamètre des racines varie de 3 à 4 centièmes de millimètre pour les plus petites, 2 dixièmes de millimètre pour les plus grosses. Les petites et les moyennes sont cylindriques. Les grosses sont aplaties.

b). *Structure.* — Les auteurs sont muets sur la structure histologique des racines. M. GIARD (XXXII), le seul qui en ait parlé, a commis une erreur, en disant que leur contenu n'est pas cellulaire, mais formé de gouttelettes réfringentes. Ces gouttelettes existent,

en effet, et elles empêchent de voir les cellules sans l'intervention de réactifs; mais celles-ci n'en existent pas moins.

En traitant les racines par le carmin alcoolique au borax de Grénacher, puis par l'acide acétique, on distingue parfaitement des noyaux et même des cellules dans les interstices des gouttelettes réfringentes, mais c'est sur les coupes que l'on peut le mieux reconnaître la structure exacte. Ces coupes doivent être très fines. La figure 61 (pl. XXVIII) en représente une; on voit que la racine est formée d'une enveloppe extrêmement mince de chitine. Cette enveloppe est doublée d'une assise de cellules formant un revêtement intérieur complet. Ces cellules (*p*) sont aplaties, larges de 12 à 15  $\mu$ . à leur base appuyée sur l'enveloppe chitineuse, plus étroites et munies de prolongements variés à leur sommet, tourné vers le dedans. Elles sont pourvues d'un noyau ovalaire nucléolé de 3  $\mu$ . sur 5  $\mu$ ., à grand axe parallèle au contour extérieur de la paroi. L'épaisseur de la cellule, assez forte au milieu, là où est le noyau, est très faible, parfois presque nulle à la périphérie. L'intérieur de la racine est occupé par des cellules (*e*) semblables aux précédentes, mais plus petites, étoilées, ramifiées, très irrégulières, dont les prolongements s'anastomosent les uns avec les autres et avec ceux des cellules marginales. Dans les plus grosses racines, le centre est vide (*a*). L'ensemble forme donc un système réticulé dont les mailles sont formées par des cellules étoilées. C'est dans ces mailles que l'on trouve les gouttelettes réfringentes (*g*) dont M. GIARD a parlé, et qu'il est facile de voir au premier coup d'œil. Elles sont sphériques et de diamètre fort inégal. Leur nature est sans doute en partie grasseuse, en partie albuminoïde.

Les plus grosses racines, ai-je dit, ne diffèrent des plus petites que par l'existence d'une lacune centrale (*a*) souvent remplie d'un magma coagulé par les réactifs.

La *membrane basilaire* a la même structure que les racines (fig. 57). Elle est constituée par conséquent par une assise pariétale de cel-

lules (*a*) appuyées sur une mince enveloppe extérieure de chitine (*c*), et par un stroma caverneux formé par des cellules étoilées (*b*) anastomosées par leurs prolongements.

Chez les jeunes, la membrane basilaire et les racines ont la même structure que chez les adultes, mais les cellules sont plus épaisses, leurs prolongements sont moins déliés, les lacunes sont moins grandes; le tout rappelle en un mot la structure plus parenchymateuse de l'état larvaire.

Les extrémités des racines ne sont point perforées, comme l'a cru M. HESSE (XXV). Les ostioles figurées par ce savant ne peuvent être, en raison des dimensions et de la forme qu'il leur donne sur son dessin, que la coupe optique d'une courte ramification ou de l'extrémité de la racine elle-même, relevée perpendiculairement au plan de la préparation. J'ai observé moi-même des effets de ce genre, mais en sondant l'image avec la vis micrométrique, on peut reconnaître leur cause.

*Follicules lagéniformes.* — Il y a bien des sortes d'ostioles à l'extrémité des tubes, mais elles sont bien différentes par leur taille, leur aspect et leur situation de ce qu'a décrit M. HESSE. C'est M. JOURDAIN (XI) qui les a vues le premier. Il en a indiqué assez exactement l'aspect extérieur, mais il ne donne pas de renseignements sur leur structure intime. Il les décrit comme des *corps lagéniformes* situés un peu en-deçà de l'extrémité des tubes et s'ouvrant à peu de distance de cette extrémité par un orifice déprimé. Leurs dimensions seraient de 10  $\mu$  de large sur 30 à 40  $\mu$  de long. Cette description est exacte, mais elle doit être complétée. Les dimensions varient dans des limites plus grandes que celles qu'indique M. JOURDAIN et peuvent atteindre le double. L'orifice est, soit en forme de fente de 2 à 3  $\mu$  de large sur 4 à 5  $\mu$  de long, soit carré avec 3 à 4  $\mu$  dans tous les sens et limité par des bords convexes du côté de l'orifice.

En traitant les extrémités des racines par le carmin de Grenacher

et montant dans la glycérine acide, on arrive à voir (fig. 60, pl. XXVIII) que la masse lagéniforme est limitée par une couche continue de grosses cellules (*c*) prismatiques de 8 à 10  $\mu$ . de long sur 4 à 5  $\mu$ . de large, munies d'un noyau ovalaire ou arrondi de 3 à 4  $\mu$ , pourvu lui-même d'un petit nucléole. Ces cellules sont en contact par leur sommet avec le corps lagéniforme (*l*), par leur base avec les cellules pariétales (*p*). Il n'y a place à ce niveau que pour de très petites lacunes.

Pour entrer plus profondément dans la connaissance de ces singuliers organes, il faut avoir recours aux coupes. Mais comme chez l'adulte ou même chez le jeune, les extrémités terminales des racines sont très disséminées, les coupes ne les rencontrent que rarement, et il est préférable de s'adresser aux formes larvaires les plus avancées, chez lesquelles on ne fait pas deux coupes sans rencontrer plusieurs des organes en question.

On reconnaît sur les coupes (fig. 46, pl. XXV) que le prétendu *corps lagéniforme* est une *cavité* creusée dans la paroi de la racine; que cette cavité est limitée par un prolongement invaginé très mince de la membrane chitineuse qui protège partout la racine; que l'invagination chitineuse est tapissée du côté de l'intérieur de la racine par cette même couche de cellules que nous avait montrée le carmin de Grenacher; et que, par conséquent, le prétendu corps lagéniforme est en réalité un *follicule lagéniforme*. La cavité du follicule est occupée par un magma coagulé louche, légèrement rétracté et relié aux parois par des tractus grêles. C'est ce coagulum que l'on voit facilement par transparence, sans préparation, et qui donne au follicule l'aspect d'un corps plein.

Donc, en résumé, il existe dans les racines, au voisinage de leur extrémité, des follicules formés comme par une invagination de la paroi, tapissés en dedans par un prolongement de la cuticule chitineuse, en dehors par une assise de cellules prismatiques spéciales et remplis de matière coagulable par les réactifs. Quelle est la nature de cette matière? Est-ce, comme le pense M. JOURDAIN, un

produit de sécrétion, ou l'organe lui-même est-il, comme on serait en droit de le supposer, une bouche d'absorption? L'anatomie est muette, et les expériences que j'ai entreprises pour trancher la question n'ont pas été concluantes. Je reviendrai sur ce point en traitant de la physiologie de l'animal à l'âge adulte.

#### 12. *Le pédicule et le système lacunaire.*

Le *pédicule* (*P* dans toutes les figures des planches XXIV à XXX) était considéré, avant les travaux de FRITZ MUELLER (XX), comme un tube percé à son orifice d'une bouche par laquelle la Sacculine suce les sucs du Crabe. M. KOSSMANN (XXXIII) lui donne même encore, après les travaux de MUELLER, le nom de *trompe*. Ce n'est rien moins qu'une trompe cependant, c'est simplement une partie du corps rétrécie, qui sert de lien anatomique et physiologique entre les parties intérieures et extérieures du corps du parasite. Il est creux, en effet; mais sa cavité est fermée en dessus par la membrane basilaire et n'a aucune communication directe avec l'intérieur du Crabe.

C'est la partie de la Sacculine la moins constante dans sa forme et dans ses dimensions. Parfois il est si court qu'on le voit à peine et que le parasite paraît sessile. D'autres fois, il atteint 2 millimètres et plus de longueur. Tantôt il est large et fort, tantôt filiforme et si faible qu'il ne peut soutenir le poids du corps. La forme et les dimensions représentées dans les figures 65, 67, 68 (pl. XXIX) m'ont paru les plus normales. Il est plus souvent moins développé que plus, surtout en largeur.

\*) *Chez le jeune* (fig. 47 et 48, pl. XXVI), son aspect est tout différent. Dans son ensemble, il est beaucoup plus développé que chez l'adulte, et la largeur de sa base d'implantation est égale ou supérieure à celle du corps de l'animal. En outre, il n'est pas symétrique. Son côté droit est court et ne présente rien de particulier, tandis que son côté gauche, tourné vers le sternum du Crabe, est si long qu'il force l'animal à rester couché ou tout au moins fortement

incliné sur le côté droit, l'extrémité distale renversée du côté de l'anus du Crabe. Cette situation se voit bien sur les figures 47 et 48. De plus, il est fortement bombé, comme s'il portait une énorme tumeur arrondie (*b*) se confondant avec lui par sa large base d'implantation. Toutes ces particularités recevront leur explication au chapitre de l'Embryogénie.

La *structure* du pédicule est aussi très remarquable.

A cet âge, il est plein et non point creux comme il le sera plus tard. Il est revêtu extérieurement d'une *couche de chitine* plus forte que sur le reste de l'animal. Cette couche s'épaissit de plus en plus en remontant vers l'insertion et se termine par un bourrelet circulaire qui s'insère dans une rainure correspondante (*s*) de la couche chitineuse de l'abdomen du Crabe. La solution de continuité circulaire faite à cette dernière membrane est taillée en biseau aux dépens de la face profonde, et c'est sur ce biseau qu'est creusée une rainure circulaire dans laquelle s'encastre l'ourlet terminal du manchon chitineux du pédicule. Une mince couche de chitine se continue seule au delà (*c*, fig. 58, pl. XXVIII). C'est celle que nous avons trouvée sur la membrane basilaire et sur les racines.

En dedans, la couche chitineuse du pédicule est tapissée d'une assise régulière de gros noyaux nucléolés de 6  $\mu$  environ de diamètre, appartenant chacun à une grosse fibre *épithélio-conjonctive*. Ces fibres sont en tout semblables à celles de la couche chitineuse du manteau dont elles ne sont que la continuation (*f*, fig. 53, pl. XXVII). Implantées par leur base élargie sur la couche chitineuse, elles présentent un peu au delà leur noyau, puis continuent leur trajet en s'effilant et se ramifiant. Sur leur parcours se rencontrent çà et là d'autres noyaux semblables à ceux de la base, mais un peu plus petits.

Tout l'intérieur du pédicule est comblé par de petites cellules étoilées (*v*), munies d'un noyau nucléolé arrondi de 3  $\mu$  seulement, dont le corps cellulaire très réduit s'étire en prolongements ramifiés. Ces cellules sont de nature conjonctive. Leurs prolongements s'anastomosent entre eux et avec ceux des fibres marginales, et l'ensemble

forme un vaste amas de *tissu conjonctif réticulé* très caverneux dont on peut prendre une bonne idée sur les figures 48, 53 et 57. Ça et là, plusieurs fibres se réunissent en un faisceau plus fort qui, un peu plus loin, se dissocie et se perd, sans aucune régularité. Cependant, du côté droit, à une petite distance au-dessous de la surface, on trouve constamment une bande de fibres plus fortes et plus foncées (fig. 48).

En bas, le pédicule est en rapport, au centre, avec la masse viscérale, sur une ligne annulaire plus extérieure avec le fond de la cavité incubatrice, et, tout à fait en dehors, sur une seconde ligne annulaire concentrique à la précédente et plus large, avec le manteau.

Voici comment s'établissent ces différents rapports (fig. 48, pl. XXVI) : la couche épithélio-conjonctive externe du manteau, se continuant dans le pédicule, forme la couche des fibres pariétales. Les faisceaux d'origine de la couche musculaire prennent leur insertion sur les fibres voisines du tissu caverneux du pédicule. La couche épithélio-conjonctive interne se continue d'abord avec les fibres voisines du pédicule, puis se détourne et descend vers la masse viscérale pour former le pédicule de celle-ci et la couche épithélio-conjonctive de sa paroi. Enfin, au centre, les testicules reposent par leur partie terminale sur le tissu caverneux du pédicule, et nous avons vu que leur zone superficielle se continue insensiblement avec les fibres conjonctives ambiantes.

En haut, le pédicule se continue avec la membrane basilaire dont il diffère à peine sous le rapport de la structure intime, comme on peut s'en convaincre en comparant les figures 53 et 57 (pl. XXVII et XXVIII).

Il résulte de là qu'il y a une continuité parfaite dans le système lacunaire depuis l'extrémité des racines jusqu'aux limites les plus reculées du corps extérieur. Les sucs aspirés par les racines montent dans leur cavité, arrivent dans celle de la membrane basilaire, puis dans celle du pédicule, toujours contenus dans les mailles du réti-

culum conjonctif, puis passent de là, d'une part, dans les lacunes du manteau revêtues de leur endothélium, et, d'autre part, dans la masse viscérale. Dans cette dernière, ils occupent les lacunes de la membrane d'enveloppe et celles qui sont ménagées entre les faisceaux musculaires transversaux et les tubes de l'ovaire. Là, comme dans le manteau, une couche endothéliale continue empêche leur contact immédiat avec les tissus qu'ils sont chargés de nourrir. Partout on les trouve, en quantité plus ou moins grande, sous l'aspect d'un coagulum jaunâtre formé par l'action des réactifs durcissants.

Déjà, chez la Sacculine jeune, on rencontre çà et là, au milieu du tissu caverneux du pédicule, de petits espaces où ce tissu a disparu et fait place à une lacune irrégulière plus ou moins grande (*l*, fig. 48). A mesure que la Sacculine avance en âge, ces cavités se multiplient, s'agrandissent, se fusionnent, et finalement, chez l'adulte, le pédicule est creux.

\*\*) *Chez l'adulte*, la structure reste la même que chez le jeune, sauf quelques différences entraînées nécessairement par les progrès de l'âge et de l'accroissement.

La bosse du côté gauche a presque entièrement disparu et s'est fondue dans l'ensemble; les deux côtés du pédicule sont devenus moins dissemblables, et la Sacculine est moins penchée sur la droite (fig. 68, pl. XXIX).

La *couche chitineuse* du pédicule est plus forte, très forte même, le bourrelet terminal est plus accentué, la sertissure est plus solide. C'est elle que les auteurs ont désignée sous le nom d'*anneau chitineux d'insertion* (*b*, fig. 67 et 68), sans s'expliquer sur sa nature. Les *fibres pariétales* sont devenues plus fines et plus fortes; les cellules étoilées ont presque perdu tout aspect cellulaire et ne forment plus qu'un vaste système de *fibres ramifiées* avec des noyaux aux points nodaux; enfin, et surtout, le parenchyme caverneux, au lieu de remplir tout le pédicule, forme seulement une paroi épaisse autour d'une *cavité centrale*.

Cette cavité du pédicule est fort irrégulière, et surtout très variable d'un individu à l'autre. La figure 68 représente une disposition fréquente et qui m'a paru normale. Sa largeur moyenne est de 1 demi-millimètre environ; sa hauteur de 1 millimètre et demi. Les parois qui la limitent ont une épaisseur fort inégale suivant les différents points et qui varie de 3 dixièmes de millimètre à 1 millimètre. L'endroit où cette épaisseur est la plus forte correspond au côté gauche, où la paroi fait saillie fortement en dedans et légèrement en dehors (*z*), dernier vestige de la bosse qui se trouvait en ce point chez le jeune.

La cavité communique en haut avec les racines, par l'intermédiaire du tissu caverneux de la membrane basilaire, en bas avec le corps par différents canaux.

En haut, les mailles microscopiques du tissu caverneux des racines et de la membrane basilaire forment un ensemble continu dans toutes ses parties, et comme la membrane basilaire forme la voûte même de la cavité du pédicule, cette cavité est, en définitive, l'aboutissant des lacunes de toute la partie du parasite intérieure au Crabe. Çà et là, en face des plus grosses racines, quelques lacunes fusionnées établissent à travers la membrane basilaire une communication un peu plus directe (*q*).

Sur les parties latérales, on remarque des sortes de fentes transversales par lesquelles le tissu caverneux des parois mêmes du pédicule s'ouvre dans sa cavité centrale (*p*).

Vers le bas, la disposition est plus compliquée. Sur tout le pourtour, la ligne circulaire qui sépare les parois latérales du plancher de la cavité forme une sorte de fente et porte çà et là des orifices qui conduisent dans l'épaisseur même du manteau. Le mode d'agencement des diverses couches rend parfaitement compte de cette disposition. Comme chez le jeune, la couche épithélio-conjonctive externe du manteau se jette sur la paroi latérale du pédicule pour se confondre avec elle. La couche musculaire se perd dans cette même paroi en s'insérant sur ses fibrilles conjonctives en guise

de tendons. La couche épithélio-conjonctive interne, au contraire, s'écarte des précédentes et se détourne d'abord horizontalement en dedans pour former le plancher de la cavité du pédicule, puis verticalement en bas, pour constituer le pédicule particulier par lequel la masse viscérale est suspendue dans la cavité incubatrice. On conçoit maintenant comment, de cette séparation des couches du manteau, résulte une sorte de fente circulaire qui conduit naturellement dans la cavité de celui-ci. Outre cette communication étroite, il s'en trouve çà et là, surtout à droite et à gauche, de plus larges, sous forme de canaux librement ouverts (*o, o*).

Au centre, le plancher de la cavité du pédicule est percé d'un orifice qui donne accès dans un diverticulum en cul-de-sac. Ce diverticule (*n*) est situé dans l'épaisseur du pédicule particulier de la masse viscérale, et, s'insinuant entre les testicules, s'avance même un peu plus loin, jusque dans celle-ci. Il forme une petite chambre arrondie d'avant en arrière, mais un peu aplatie transversalement, et communique avec la cavité pédiculaire par un canal rétréci. On le voit dans la figure 68 en coupe horizontale, et, dans la figure 70 en coupe verticale.

Il me reste à parler d'un dernier orifice s'ouvrant dans la cavité du pédicule. On le trouve constamment un peu au-dessus du plancher exactement sur le bord ventral (*l*, fig. 68). C'est l'origine d'un long canal courbe qui suit le mésentère et aboutit en bas à la masse viscérale.

Ce canal, arrondi à son origine, devient dans le mésentère triangulaire et prismatique (*h*, fig. 70). Il a environ 1 demi-millimètre de large à sa partie supérieure, un peu moins dans le bas. Il est formé par les couches épithélio-conjonctives du mésentère qui, contiguës et même continues dans l'épaisseur de celui-ci, se séparent et s'écartent l'une de l'autre au moment de se jeter, l'une à droite, l'autre à gauche, dans la couche épithélio-conjonctive interne du manteau. Il est donc limité, sur les côtés, par le mésentère dédoublé et, en avant, par la couche musculaire du manteau qui, comme

nous l'avons vu, passe en face du mésentère sans se détourner.

Le canal du mésentère communique naturellement, dans tout son parcours, avec les lacunes du manteau, et, par l'intermédiaire du mésentère, avec celles de la masse viscérale. A sa terminaison inférieure, il se dilate, s'infléchit vers le haut en suivant le bord libre du mésentère et se déverse dans la partie la plus déclive de la masse viscérale (*k*, fig. 68), juste au-dessous du système nerveux et du canal médian de l'ovaire.

Dans la cavité du pédicule, dans son diverticule intertesticulaire, dans le canal mésentérique, partout enfin, on trouve sur les coupes un magma formé de matière alibile coagulée par les réactifs.

L'ensemble des cavités et canaux que je viens de décrire constitue, avec les lacunes, un tout continu. C'est en vérité, mais au point de vue physiologique seulement, un appareil gastro-vasculaire rudimentaire. Les sucs aspirés par les racines passent par ces divers conduits pour aller dans le manteau et dans la masse viscérale servir à la nutrition des éléments anatomiques. La cavité du pédicule joue le rôle d'une sorte de réservoir stomacal où s'accumulent les sucs avant de se répandre par diverses voies dans le corps entier du parasite. Le canal mésentérique permet à ces sucs d'arriver d'emblée à la partie inférieure de l'ovaire et au système nerveux, où ils n'arriveraient sans cette disposition qu'après un trajet bien long et des détours bien compliqués.

Le fait que ces cavités n'existent pas encore chez le jeune montre qu'elles sont vraisemblablement formées par la fusion des lacunes sous la poussée des sucs nutritifs, qui suivent toujours les mêmes voies pour arriver aux mêmes points.

La description de l'animal à l'état parfait est maintenant terminée. Nous connaissons la disposition et la structure des organes. Avant d'aborder l'Embryogénie, il est utile de consacrer quelques pages à l'étude de leur fonctionnement. C'est ce qui fera l'objet du chapitre suivant.

## V

## PHYSIOLOGIE SPÉCIALE DE L'INDIVIDU A L'ÉTAT ADULTE.

Invariablement fixée à sa victime, privée de membres et d'organes des sens, la Sacculine adulte n'accomplit presque aucun de ces actes que l'on réunit, chez les êtres moins dégradés, sous la rubrique de *fonctions de relations*. C'est à peine si, en pinçant ses téguments, on provoque quelques contractions plus actives du manteau.

La Sacculine adulte est presque inerte.

Elle subit l'influence des conditions extérieures, mais ne réagit pas contre elles. Ses seuls mouvements sont des réflexes, et encore ces réflexes sont-ils presque tous la réponse à des sollicitations intérieures, telles que l'état de réplétion des glandes ou la maturité des produits sexuels.

Nous n'avons donc d'autres fonctions à étudier que celles de *Nutrition* et de *Reproduction*, et encore les premières sont-elles pendant la plus grande partie de l'existence sous la dépendance étroite de celles-ci.

1. *Nutrition.*

Nous avons vu que la Sacculine jeune diffère de l'adulte par quelques caractères importants : l'imperforation de la vulve et la fermeture du cloaque. Mais dès que la membrane qui fermait le cloaque a disparu, dès que la paroi externe de l'atrium s'est détruite par dégénérescence chitineuse et atrophie consécutive, la communication entre l'ovaire et la cavité incubatrice et entre celle-ci et l'extérieur se trouve établie, et la Sacculine jeune ne diffère plus que par la taille et l'immaturité des produits sexuels d'une Sacculine adulte prise après l'émission des Nauplius et avant une ponte nouvelle.

\*) *Chez le jeune.* — Aussi jeune qu'on peut la rencontrer, alors

qu'elle n'a que 3 millimètres de long, autant de large et 1 millimètre d'épaisseur, la Sacculine a déjà envahi de ses filaments radiciformes le corps tout entier de son hôte, jusque dans les points les plus reculés. Ses racines sont moins nombreuses qu'à l'âge adulte, elles ne sont pas moins étendues. Elles sont déjà munies de leur appareil lagéniforme et pompent activement le plasma de la cavité générale du Crabe. Après avoir été absorbés par les racines, les sucs nutritifs montent dans leur intérieur, arrivent à la membrane basilaire, puis au pédicule, en traversant les lacunes du tissu caverneux qui les constituent et passent de proche en proche dans les diverses parties du corps. Là ils sont contenus, comme nous l'avons vu, dans des lacunes plus grandes, limitées par l'endothélium continu de la masse viscérale et du manteau. Ce liquide ne contient point d'éléments figurés. La membrane endothéliale qui le sépare des éléments anatomiques n'est point d'ailleurs pour lui une barrière, et l'osmose a lieu sans doute à travers elle avec une grande facilité.

**\*\*)** *Chez l'adulte*, on observe un certain perfectionnement. A force de passer toujours par les mêmes voies, le liquide nutritif les a élargies et a créé de la sorte un certain nombre de cavités qui ont été décrites en détail (p. 535 et suiv.). Ce ne sont, au fond, que des lacunes fusionnées. Les sucs aspirés par les racines se rassemblent dans la cavité du pédicule, et de là se distribuent dans le corps par trois voies principales (fig. 68, pl. XXIX) : dans le manteau, par la fente circulaire et les orifices spéciaux que j'ai décrits à son insertion (*o*) ; dans la masse viscérale, par le canal du mésentère (*l*) et par le diverticulum (*n*) qui descend entre les deux canaux déférents. Ce dernier les conduit directement à la partie supérieure de l'ovaire et aux testicules. Le canal mésentérique, au contraire, en laisse bien échapper une partie tout le long de son trajet par les lacunes du mésentère, mais la plus grande partie est déversée directement à l'extrémité inférieure de la masse viscérale. Or je ferai remarquer que c'est là que se trouvent les organes dont la vie est la plus active

et a le plus besoin d'être stimulée, le système nerveux, les glandes cémentaires, et surtout la portion terminale de l'ovaire, c'est-à-dire le point où les œufs achèvent de se gorger de la matière nutritive qui sera le seul aliment de l'embryon jusqu'à ce qu'il ait trouvé à se fixer sur un nouvel hôte.

D'ailleurs, il n'est pas de point si reculé dans le corps où la matière alibible ne puisse parvenir. Toutes les lacunes communiquent entre elles. J'ai pu, en poussant une injection au bichromate de plomb, dans la partie inférieure du canal mésentérique, remplir les lacunes de la masse viscérale, celles du manteau, et faire pénétrer le liquide jusque dans les racines. Celles-ci ne se remplissent jamais toutes, mais quelques-unes se laissent pénétrer très loin.

Il nous reste à rechercher la cause de la pénétration des liquides dans les racines et celle de leur ascension dans le corps du parasite.

Pour ce qui est de cette dernière, elle est facile à comprendre. Il ne saurait être ici question de capillarité. La Sacculine n'est pas comme une substance poreuse et sèche qui s'imbibe de liquide dès qu'un de ses points vient à en être baigné. Elle est, dès l'origine, humectée, et ses lacunes sont constamment pleines. Mais les éléments anatomiques absorbent sans cesse le liquide des lacunes pour se développer. Les œufs surtout en font une consommation considérable. Le liquide des lacunes diminue donc de quantité et surtout s'appauvrit en certains principes. Cela constitue deux causes : une mécanique, la différence de tension, une physique, la différence de nature, qui déterminent des courants continuels du Crabe vers le parasite.

Les actions musculaires de la Sacculine, bien que fort lentes, sont profondes et assez énergiques et ont leur part d'influence sur les mouvements et la répartition du liquide contenu dans les lacunes.

La cause de la pénétration des liquides dans les racines réside certainement dans l'osmose qui a lieu à travers les parois chitineuse

et épithéliale de ceux-ci. Mais ici se pose la question de savoir si ces phénomènes osmotiques ont un siège, un organe spécial, ou s'ils ont lieu dans toute l'étendue des tubes. En d'autres termes, quelles sont les fonctions des *follicules lagéniformes*?

M. JOURDAIN (XL), qui les a découverts, fait à leur sujet une seule hypothèse : il pense qu'ils sont « peut-être le siège d'une sécrétion qui modifie, de manière à les rendre absorbables, soit les liquides, soit aussi les éléments anatomiques du Crabe sur lequel la Sacculine vit en parasite. » Il y a cependant deux autres hypothèses à faire, aussi plausibles pour le moins que celles de M. JOURDAIN : les follicules lagéniformes peuvent être des organes d'absorption, ils peuvent être aussi des organes de sécrétion excrémentitielle.

Pour décider la question relative à l'absorption, j'ai tenté quelques expériences. Malheureusement, elles ne m'ont donné que des résultats négatifs. J'ai injecté, dans la cavité générale du Crabe, du carmin précipité en granulations très fines par l'acide acétique, mais de manière que le liquide soit *presque neutre*. Le Crabe vécut quelques heures, puis mourut. Ayant soumis son sang à l'examen microscopique, je constatai que les globules étaient encore parfaitement vivants et s'étaient chargés de nombreuses granulations de carmin. Les tubes de la Sacculine n'en avaient absorbé aucune. Le résultat était prévu d'avance, car la membrane chitineuse, toute mince qu'elle est, doit s'opposer entièrement à l'absorption des particules solides, pour si fines qu'elles soient.

J'injectai alors une solution ammoniacale *presque neutre* de carmin. A l'examen, je constatai le lendemain que tous les tissus du Crabe avaient absorbé la matière colorante : le tissu conjonctif était rouge vif, les nerfs roses. Les racines de la Sacculine étaient restées incolores et n'avaient rien absorbé. Ces résultats négatifs prouvent seulement que les racines n'absorbent pas dans les conditions de ces expériences, et rien de plus, car il est certain, *a priori*, que les racines absorbent. Il faudrait trouver un liquide coloré dont l'injection ne compromît pas la santé du Crabe et qui pût être absorbé par

les racines. On verrait alors si la matière colorante passe par la surface entière des racines avec ou sans exclusion des follicules lagéniformes, ou si l'absorption a lieu par ces derniers seulement. Jusque-là, nous sommes réduits à chercher, par la critique théorique, laquelle des trois hypothèses proposées est la plus probable.

Celle de M. JOURDAIN me paraît bien peu fondée. Les éléments anatomiques du Crabe ne sont jamais attaqués par la Sacculine. Celle-ci ne se nourrit que du plasma de son sang. Or ce plasma est un aliment qui ne doit pas avoir besoin de subir de grandes modifications pour devenir propre à entretenir la vie du parasite. En outre, le sang du Crabe, étant toujours en mouvement, n'aurait guère le temps de subir sur place l'action du liquide digestif sécrété par les follicules.

La première des deux hypothèses que j'ai hasardées trouve un certain appui dans ce fait que le coagulum qui occupe la cavité des follicules a, sur les coupes, le même aspect que celui que l'on trouve dans les lacunes à l'intérieur de la Sacculine. Mais une ressemblance d'aspect n'a pas une bien grande valeur, et il me semble que ce serait restreindre beaucoup la surface d'absorption que de la limiter à la cavité des follicules lagéniformes.

Sans être aucunement en mesure de la démontrer, je penche vers ma dernière supposition. Il me paraît fort possible que les follicules lagéniformes soient les organes d'excrétion du parasite, ceux par lesquels, étant privé d'émonctoires débouchant à l'extérieur, il déverserait dans le sang du Crabe ses produits de dénutrition. Il faut bien que les substances organiques usées et brûlées par la Sacculine soient éliminées. Or elle n'a aucun organe excréteur en communication avec le dehors. Les seuls produits qu'elle rejette sont les membranes de chitine qu'elle élimine par la mue. La chitine peut bien être considérée à la rigueur comme une substance excrémentitielle, mais les quantités éliminées sont insignifiantes et pendant toute la jeunesse du parasite elles sont nulles. Je ne vois que les follicules lagéniformes qui puissent remplir les fonctions d'organes excréteurs.

Constamment baignés par le sang du Crabe, ils peuvent déverser au sein de ce liquide les produits usés et ceux-ci se mélangent à ceux fournis par le fonctionnement des organes du Crabe lui-même et sont éliminés par les émonctoires naturels de celui-ci.

En résumé, la Sacculine absorbe par ses racines (probablement par leur surface générale) les aliments indispensables à la rénovation de ses tissus et l'oxygène nécessaire à leur vie; elle rejette par ces mêmes racines (probablement par les follicules lagéniformes) les produits usés; en sorte que *les racines jouent pour la Sacculine par rapport au Crabe le même rôle que, chez les Mammifères, le placenta pour le fœtus par rapport à la mère*. Ce n'est là assurément qu'une hypothèse, et je la donne pour telle, mais elle me semble concorder assez bien avec les faits connus.

Tant que la Sacculine n'a pas atteint une taille de 10 millimètres environ, elle ne fait que s'accroître, mais à partir de ce moment elle entre dans la période de reproduction qui ne s'arrêtera désormais qu'à la mort.

## 2. *Reproduction.*

Les fonctions reproductives comprennent divers phénomènes qui se succèdent sans relâche chez la Sacculine adulte, et que je décrirai dans l'ordre suivant: *a)*, l'émission des Nauplius; *b)*, la mue de la cavité incubatrice; *c)*, la mue du canal déférent et la fécondation; *d)*, la mue de la glande cémentaire et la ponte.

*a). Emission des Nauplius.* — Les œufs accomplissent dans les tubes ovifères qui remplissent la cavité incubatrice toutes les phases de leur développement embryonnaire. J'ai indiqué comment ils sont disposés dans ces tubes, chacun dans une petite logette chitineuse polygonale, de manière à n'être pas comprimé par les voisins. J'ai décrit aussi comment chaque tube est attaché par son extrémité à la face interne du manteau ou à la surface de la masse viscérale,

au moyen d'un petit grappin spécial, le *retinaculum*. Cette immobilité des tubes ovifères est fort utile aux œufs. Les tubes ne risquent pas ainsi d'être comprimés les uns contre les autres ou expulsés par le cloaque lorsque la Sacculine se contracte ou que le Crabe la comprime entre son thorax et son abdomen.

Pendant que les œufs sont dans la cavité incubatrice, le cloaque est légèrement entr'ouvert, et le manteau se contracte rythmiquement et avec douceur. Plus la ponte approche de la maturité, plus l'orifice cloacal est béant, et plus ces contractions sont fortes et fréquentes.

Quand le manteau se contracte, il expulse la petite quantité d'eau qui occupait les interstices des tubes ; lorsqu'il reprend son volume primitif, par la seule élasticité des tissus, une nouvelle quantité d'eau pénètre dans la cavité incubatrice. Les tubes ovifères, libres au milieu, fixés par les deux bouts, peuvent se soulever légèrement sans se déplacer et permettre à l'eau de mer de circuler entre eux. Il résulte de là une sorte de respiration très lente, très rudimentaire, mais non tout à fait négligeable. Cette respiration n'est sûrement pas destinée à la Sacculine elle-même, car elle ne s'observe pas quand la cavité incubatrice est vide ; elle est presque nulle tant que les œufs sont jeunes ; elle ne devient bien marquée qu'à l'approche de la maturité des Nauplius. Elle est destinée évidemment à fournir aux embryons l'oxygène dont ils ont besoin. Quant à la Sacculine elle-même, pourquoi respirerait-elle ? Le Crabe s'en charge pour elle comme la mère pour le fœtus qu'elle nourrit. Il renouvelle sans cesse l'oxydation de son sang, et la Sacculine puise dans sa cavité générale l'oxygène en même temps que les aliments.

Pendant quatre à cinq semaines, en été, beaucoup plus en hiver, les œufs restent blancs ; puis, en peu de temps, des granulations pigmentaires rouge-brique et brunes apparaissent dans les Nauplius, et la ponte prend une teinte violette qui s'aperçoit très bien à tra-

vers le manteau distendu et aminci. Cette teinte s'accroît rapidement et finit par devenir si foncée qu'elle paraît presque noire.

A ce moment, le cloaque (tout comme le col de l'utérus d'un Mammifère) n'est plus élevé et conique. Il est complètement affaissé et aminci; la tonicité de son sphincter est vaincue, et son orifice est largement béant. Les autres muscles du manteau, au contraire, redoublent d'énergie, leurs contractions deviennent plus fortes et se succèdent plus rapidement, mais pour un tout autre but qu'auparavant. Le moment de l'émission des Nauplius est arrivé.

Chaque fois que le manteau se contracte, l'orifice cloacal se dilate, et l'on voit parfois une portion de tube ovifère faire hernie au dehors, puis, à un moment, au plus fort d'une contraction, on voit sortir un petit nuage de points blancs ou grisâtres. Ce sont autant de Nauplius qui se mettent à nager avec vivacité et se rassemblent bientôt au point le plus éclairé du bocal. La Sacculine se repose un instant, puis une nouvelle contraction a lieu, un nouveau jet de Nauplius est expulsé, et ainsi de suite.

Si la ponte a lieu dans de bonnes conditions, elle dure plusieurs heures et tous les Nauplius émis sont vivants.

C'est ici que l'utilité des *retinacula* devient évidente. Les tubes ovifères retenus par l'extrémité ne peuvent être expulsés en masse. Ils sont rompus par la compression qu'exerce le manteau et les Nauplius sont mis en liberté. Si les *retinacula* n'existaient point, les tubes seraient expulsés en entier ou par fragments et les Nauplius mourraient retenus dans leur prison qu'ils n'ont pas la force de briser eux-mêmes.

En fait, la chose arrive quelquefois. Lorsqu'on retient un Crabe captif dans une cuvette avant que la ponte de la Sacculine soit bien mûre, les conditions ne sont plus tout à fait normales pour les œufs. L'inégalité de température, l'insuffisance d'oxygène ou toute autre cause influence la Sacculine. Un certain malaise en résulte pour elle, et elle se hâte d'émettre ses Nauplius, comme pour soustraire sa progéniture à l'influence fâcheuse qu'elle ressent. Tout cela est

inconscient, sans doute, mais n'en existe pas moins. Les effets de ce genre sont fréquents dans la nature. Toujours est-il que la Sacculine se hâte d'émettre ses Nauplius, mais cet accouchement trop hâtif n'est, pour la plupart d'entre eux, qu'un avortement. Un petit nombre de tubes se crèvent dans les conditions ordinaires, mais les Nauplius qui en sortent sont faibles, incapables de résister à l'épreuve des mues successives. Les autres tubes, encore trop résistants, restent intacts, les contractions énergiques du manteau finissent par rompre leur adhérence avec les rétinacles, et ils sont expulsés en entier ou par fragments. La ponte, dans ce cas, a un aspect tout particulier. Au lieu de cette fourmilière de petits points gris qui grouillait dans la partie la plus éclairée de la cuvette, on observe une sorte de résidu d'un violet clair qui gît inerte en un point quelconque.

Lorsque l'émission est terminée, la Sacculine épuisée se repose pendant quelques heures. Son manteau flasque, inerte, flotte comme une loque sur la masse viscérale qu'il laisse voir par transparence. Peu à peu, cependant, il reprend quelque force, devient plus épais, plus ferme, plus opaque, se resserre plus étroitement autour de la masse viscérale, et le cloaque reprend à son tour quelque tonicité. Cette période de repos n'est pas bien longue, et bientôt il va y avoir de nouvelles épreuves à subir.

b). *Mue de la cavité incubatrice.* — J'ai expliqué plus haut comment, à mesure que la ponte approche de la maturité, la lame chitineuse qui tapisse la cavité incubatrice se décolle peu à peu et comment, sous elle, s'en forme une nouvelle sécrétée par la couche épithélio-conjonctive sous-jacente. J'ai décrit avec détail de quelle manière se formaient, sur cette nouvelle membrane chitineuse, et même avant elle, de nouveaux rétinacles (p. 498). Sous la membrane chitineuse ancienne, qui devient de moins en moins adhérente, s'en trouve donc une nouvelle toute formée, hérissée de ses dix mille à douze mille *retinacula*.

L'ancien revêtement chitineux doit faire place à un autre ; en partie, parce que ses rétinacles qui ont retenu des débris des anciens tubes ovifères sont dans de mauvaises conditions pour en accrocher de nouveaux, en partie et surtout, comme nous allons le voir, pour permettre à la fécondation de s'accomplir.

Cette mue de la cavité incubatrice a lieu deux ou trois jours après l'émission des Nauplius, rarement plus, souvent moins. Voici comment elle s'opère :

La couche chitineuse de la cavité incubatrice, décollée partout par le développement de la nouvelle, n'adhère plus au corps qu'en cinq points : au cloaque, où elle se continue avec celle qui revêt extérieurement le manteau ; aux deux vulves, où elle est unie à celle qui tapisse les cavités atriales, et aux deux orifices ♂ où elle se confond avec le revêtement intérieur des canaux déférents. Aux trois premiers, elle rompt ses adhérences et devient libre ; aux deux derniers, elle devient libre aussi, mais en entraînant avec elle les deux membranes chitineuses qui obstruaient les canaux excréteurs des testicules. Ainsi dégagée, elle est expulsée lentement par quelques contractions du manteau, comme la caduque utérine d'un mammifère.

Il est à noter qu'elle ne sort pas en se retournant comme un doigt de gant. Son extrémité cloacale sort la première, puis les parties moyennes, puis le fond, sans que les situations relatives de ces parties soient modifiées. La membrane ainsi expulsée constitue une sorte de sac formé, comme la cavité incubatrice, de deux lobes parallèles, réunis en arrière, séparés en avant par une très profonde échancrure. Mais tout cela est froissé et difficile à rétablir dans sa forme primitive. La face jadis adhérente est tournée en dehors, les rétinacles avec les débris de tubes qu'ils ont pu retenir sont en dedans. Vers le bas se voit un orifice circulaire assez grand, celui du cloaque ; plus haut, deux autres symétriques plus petits fermés par un bouchon chitineux, ceux des deux vulves ; enfin, vers le sommet, deux lambeaux visibles seulement au microscope, allongés, irrégu-

liers, froissés, flottants à l'extérieur (fig. 71, pl. XXIX), ce sont les revêtements intérieurs des canaux déférents.

En examinant à plat, par dehors, le cloaque d'une Sacculine adulte, à un grossissement de 30 diamètres environ, on voit fort bien une ligne circulaire qui entoure l'orifice. Cette ligne très irrégulièrement lobée, frisée, frangée, d'une manière qui rappelle de loin les lobes et les selles d'une ammonite, représente le lieu où les membranes chitineuses successives de la cavité incubatrice, éliminées par les mues intérieures, se sont séparées de la couche chitineuse externe qui, elle, ne change pas.

c). *Mue du canal déférent et fécondation.* — Ainsi, à chaque mue de la cavité incubatrice, les canaux déférents muent également. La couche chitineuse sécrétée par leurs cellules épithéliales (fig. 76, pl. XXIX), qui s'était constamment épaissie pendant la maturation des Nauplius, est arrachée, et la cavité centrale des deux glandes est mise en communication avec la cavité incubatrice.

Avant de connaître ce fait remarquable, je ne pouvais concevoir comment les testicules pouvaient fonctionner étant ainsi obstrués par la sécrétion de leur canal. Plusieurs personnes à qui j'avais montré mes préparations partageaient mon étonnement. Le fait de cette mue éclaircit le mystère. Les testicules se débouchent périodiquement, et cela, au moment même où les œufs, prêts à être pondus, sont aptes à être fécondés.

Les spermatozoïdes sortent en foule et entrent dans la cavité incubatrice. A ce moment le cloaque est fermé; ils ne peuvent donc s'échapper au dehors; mais comment peuvent-ils entrer dans l'ovaire, puisque les vulves sont obstruées à l'état normal par un bouchon chitineux? Cela tient à ce que la séparation de la membrane chitineuse de la cavité incubatrice se fait, non pas à l'orifice extérieur de la vulve, mais au fond du canal vulvaire, au point où celui-ci s'unit à l'atrium, en sorte que le bouchon se trouve emporté par la mue. Il est facile de s'en convaincre en examinant la dé-

pouille chitineuse après sa chute. Les oviductes sont donc, au contraire, largement ouverts et rien ne s'oppose à ce que les spermatozoïdes puissent arriver jusqu'aux œufs.

La fécondation a donc lieu dans l'ovaire même et avant la ponte, car après celle-ci les œufs contenus dans leurs logettes chitineuses ne pourraient plus être abordés par les spermatozoïdes. Les zoospermes pourraient, il est vrai, passer dans les tubes ovifères avec les œufs, mais cette complication est bien peu probable.

Ainsi que je l'ai expliqué ailleurs, après l'émission des spermatozoïdes, les cellules du canal déférent sécrètent bien vite une nouvelle couche de chitine qui s'épaissit rapidement et ferme toute issue au sperme jusqu'au moment d'une nouvelle fécondation.

d). *Mue de la glande cémentaire et ponte.* — En décrivant la glande cémentaire, j'ai montré que c'est le revêtement chitineux intérieur de ses canaux qui deviendra l'enveloppe des tubes ovifères. J'ai donné la démonstration anatomique aussi complète qu'elle est susceptible de l'être (p. 489 et suiv.) que cette enveloppe de la ponte provient, non pas, comme tous les auteurs l'ont cru jusqu'ici, d'une sécrétion d'abord fluide qui se condense peu à peu en membrane autour des œufs, mais d'une véritable mue intérieure de la glande cémentaire qui se dépouille des tubes cuticulaires sécrétés par ses cellules épithéliales pour les mettre au service de la ponte. Il s'agit maintenant de voir comment la chose se passe et d'apporter une dernière preuve, irréfutable celle-là, l'observation même du phénomène.

La ponte s'opère si rapidement qu'il est presque impossible, en ouvrant au hasard des Sacculines, d'en rencontrer une montrant le phénomène inachevé et pouvant fournir par là quelques renseignements sur la manière dont il s'opère.

Si l'on conserve en captivité des Crabes dont les Sacculines viennent d'émettre leurs Nauplius, il est rare que celles-ci passent plus

de trois à quatre jours sans faire une nouvelle ponte. Voilà déjà un premier fait acquis qui permet de serrer la question de plus près. C'est à la fin du troisième jour ou au milieu du quatrième qu'on a le plus de chances de pouvoir assister à l'opération. Mais si l'on attend pour ouvrir la Sacculine qu'elle ait commencé à pondre, on a perdu son temps. Lorsqu'on est averti par la distension du manteau que le phénomène a commencé, il est déjà terminé et l'on ne voit rien. Je me trompe, on voit un fait très remarquable, c'est que les œufs à peine pondus sont déjà contenus dans leurs tubes chitineux et que ceux-ci ont déjà une consistance aussi ferme que dans les pontes anciennes. C'est ce fait qui éveilla mon attention en me montrant que les tubes devaient se trouver tout formés quelque part, avant que les œufs vissent les remplir.

Pour voir la ponte s'opérer, il faut prendre un Crabe dont la Sacculine ait émis ses Nauplius depuis trois jours, le piquer par les pattes avec de fortes épingles dans une cuvette profonde à fond de liège, placé sur le dos et l'abdomen étendu; le couvrir d'eau de mer que l'on renouvelle constamment pour qu'il ne s'asphyxie pas; rabattre la Sacculine sur le côté droit, et faire au manteau, sur la face gauche, une petite fenêtre carrée de 6 à 7 millimètres de côté, juste en face de la glande cémentaire. Il faut dès ce moment observer la Sacculine sans la quitter des yeux jusqu'à ce que le phénomène s'accomplisse.

Après plusieurs essais infructueux, je suis arrivé à un résultat pleinement satisfaisant, et je ne puis résister au désir de transcrire l'observation que je fis au moment même.

*Roscoff, 9 août 1882, matin.* — Six Crabes porteurs de Sacculines bien violettes sont mis en captivité dans le bac n° 2.

*9 août, 2 heures du soir.* — Toutes les Sacculines ont émis leurs Nauplius.

*11 août.* — Aucune Sacculine n'a pondu. J'en prépare une comme il a été dit plus haut. Elle meurt sans résultat.

*12 août, 9 heures du matin.* — Sur les cinq Sacculines restantes,

deux ont pondu pendant la nuit (par conséquent deux jours et demi après avoir émis les Nauplius de la ponte précédente). Les trois dernières sont préparées, comme il a été dit, dans trois cuvettes séparées. Deux d'entre elles meurent sans résultat au bout de quelques heures ; la troisième donne lieu à l'observation suivante.

12 août, 10 heures du matin. — La Sacculine semble inerte. Par l'ouverture faite au manteau, on voit la glande cémentaire. Elle a, comme toujours en pareil cas, un aspect turgide.

1 heure du soir. — La Sacculine commence à s'agiter. Le manteau et la glande se contractent de haut en bas et en se tordant, d'abord à intervalles assez éloignés ; puis les contractions deviennent incessantes.

2 heures. — Je vois la membrane chitineuse de la cavité incubatrice se soulever et devenir de plus en plus libres. Une légère traction opérée avec des pinces suffit pour l'enlever.

2 h. 15. — Après un court repos, les contractions viennent de reprendre avec énergie. Tout à coup, à la vulve, je vois surgir un petit bouquet de tubes froissés. C'est la mue de la glande cémentaire. Presque immédiatement, les œufs affluent dans son intérieur. Ils la remplissent rapidement du centre à la périphérie. Les œufs occupent déjà toute la partie centrale et avancent dans les tubes en les dépliant et les distendant. Le phénomène va très vite. Les cæcums les plus voisins du centre sont pleins ; les autres ne sont remplis que jusqu'à la moitié. La différence de diamètre entre la partie pleine et la partie vide est très grande, et la séparation est tout à fait brusque. A ce moment, j'arrache vivement la queue du Crabe, et je la plonge dans l'alcool à 90 degrés. Tout cela, depuis l'apparition à la vulve du bouquet de tubes, n'a pas duré deux minutes. En trois minutes, la ponte eût été achevée. Les tubes se remplissaient à vue d'œil.

Je demande pardon au lecteur du décousu de cette description. Son vrai mérite est la sincérité de l'impression du moment.

La Sacculine, ouverte après avoir été tuée par l'alcool, montre la ponte du côté droit exactement au même point que celle du côté

observé, mais plus régulière. C'est elle que représente les figures 98, 99 et 100 (pl. XXX).

Je dois maintenant ajouter quelques détails constatés plus tard ou dans d'autres expériences.

Les tubes de la glande cémentaire ne sortent pas par la vulve en se dévaginant, comme je le crus moi-même au premier abord. La chose se passe tout autrement, et, comme elle est difficile à décrire, je prie le lecteur d'apporter à ce qui suit toute son attention et de faire quelques efforts d'imagination pour se représenter les choses. La figure 87 (pl. XXX), bien qu'un peu plus petite, peut servir de guide.

Le revêtement chitineux de la cavité incubatrice, ayant été expulsé comme nous l'avons vu, s'est séparé de celui de l'atrium, au niveau du fond du petit canal vulvaire. Au fond de ce canal, on trouve donc deux parties circulaires concentriques : en dedans, le bord libre de l'orifice chitineux, à l'endroit où a eu lieu la rupture ; en dehors, le contour circulaire de l'orifice des parties molles. Entre l'un et l'autre, existe une fente circulaire étroite, car la couche de chitine de l'atrium a commencé à se décoller. Pénétrez par la pensée dans cette fente. Vous vous trouverez entre le revêtement chitineux de l'atrium et sa couche épithéliale. En continuant à avancer en ligne droite, vous arriveriez dans les lacunes de l'ovaire. Mais, au lieu de poursuivre en ligne droite, détournez-vous en tournant le dos à la cavité atriale, vous rencontrerez les tubes de la glande cémentaire, et vous pourrez pénétrer à leur intérieur, en vous insinuant entre la couche épithéliale et le revêtement chitineux déjà décollé. Vous pourrez arriver ainsi, en suivant les ramifications successives jusqu'au fond des culs-de-sac. Le chemin que vous aurez ainsi parcouru sera précisément celui que suivront, mais en sens inverse, les tubes chitineux sécrétés par la glande cémentaire.

Au moment voulu, le constrictor de la glande cémentaire se contracte et expulse la mue de la glande. Le fond des tubes se met d'abord en marche et passe, en se contournant, mais sans se déva-

giner, par le chemin indiqué, et vient apparaître à la vulve. Les extrémités terminales, marchant les premières, avancent ainsi vers le dehors, traînant à leur suite le reste des tubes, et le tout arrive ainsi à se dégager. Tout cela a lieu en un clin d'œil.

C'est à ce moment que les colonnes d'œufs se mettent en mouvement; les deux systèmes musculaires de la masse viscérale entrent en action; le système tangentiel tend à raccourcir l'ovaire en le gonflant; le système transversal tend, au contraire, à l'aplatir. De ces deux actions résulte une compression générale qui a pour effet de chasser les œufs mûrs au dehors. Ils passent de chaque côté, dans le canal en entonnoir, et arrivent dans l'atrium. De là où peuvent-ils aller? Ils pourraient sortir au dehors par l'orifice vulvaire de la paroi chitineuse de l'atrium; mais cet orifice est resserré par la compression du bouquet de tubes dévaginé, situé entre lui et les parties molles dont il s'est décollé; il est fermé en outre par quelque sécrétion chitineuse condensée, comme nous le verrons tout à l'heure. L'issue est bien plus facile pour les œufs dans les tubes chitineux de la glande cémentaire, dont les troncs d'origine sont largement béants dans la cavité atriale. Avant la mue, les œufs, en suivant cette voie, seraient entrés dans les culs-de-sac de la glande, mais, comme les tubes sont maintenant flottants dans la cavité incubatrice, c'est là que les œufs seront conduits en s'engageant à leur intérieur. Arrivant en foule, ils déplissent leur surface gaufrée et les distendent jusqu'au bout. Dans ce mouvement, les tubes glissent en rasant de leur pointe les parois de la cavité incubatrice, et rencontrent les *retinacula*, dont les fuseaux barbelés les attendent au passage. Ils s'y fixent pour ne plus les quitter, et leurs débris s'y trouveront encore attachés après qu'ils auront été déchirés à la naissance des Nauplius.

Quand les tubes sont pleins, une dernière contraction du constricteur de la glande cémentaire rompt la continuité de la couche chitineuse de l'atrium avec celle du canal en entonnoir et expulse la poche atriale pleine d'œufs.

La ponte se trouve alors entièrement libre dans la cavité incuba-

trice. Les tubes ramifiés représentent ceux de la glande cémentaire et sa partie centrale l'atrium.

Sur cette partie centrale, on devrait trouver deux orifices : au milieu de la face externe, l'ancien orifice du fond du canal vulvaire, et, au milieu de la face interne, l'orifice créé par la séparation de la paroi atriale de celle du canal en entonnoir (*a*, fig. 101, pl. XXX).

En fait, ces orifices sont très difficiles à voir et même on ne les trouve pas toujours. Quand on les découvre, ils sont microscopiques, notablement plus petits que le diamètre d'un œuf. Cela me porte à croire qu'ils se resserrent fortement et que peut-être, en outre, une sécrétion chitineuse condensée peut achever de les obturer. Cette oblitération ou du moins ce resserrement a lieu sans doute, pour l'orifice vulvaire, même avant la ponte, et c'est lui qui doit s'opposer à ce que les œufs ne tombent pas par la vulve dans la cavité incubatrice au lieu de s'engager dans leurs tubes; mais je n'ai pas constaté le fait.

Quant à la manière dont les tubes chitineux sortent de la glande cémentaire sans se dévagner, je ne l'ai pas observée, cela va sans dire. La chose est impossible. Mais cela résulte, avec la dernière évidence, de deux faits. Premièrement, la structure intérieure de ces tubes est très particulière et permet de distinguer très facilement la face interne de la face externe. Or, après la ponte, ces faces ont gardé leurs situations respectives (fig. 100, pi. XXX). Il n'y a donc pas eu dévagination. Secondement, il m'est arrivé, en étudiant la glande cémentaire en elle-même, d'en rencontrer une qui avait été fixée, par hasard, au moment même où les tubes se contournaient pour sortir au dehors. Sur les coupes de cette pièce, on voit avec la plus grande netteté, dans les plus gros canaux de la glande, non pas un seul tube chitineux, mais trois ou quatre, l'un appartenant au segment du canal compris dans la coupe, les autres plus petits, situés entre le premier et l'assise épithéliale, et venus évidemment de plus loin. Donc, pour sortir, ils passent bien entre l'assise épithéliale et son revêtement chitineux. En outre, dans chacun des

tubes de la coupe la partie interne est restée interne, seconde preuve qu'il n'y a pas eu dévagination (voy. aussi fig. 93).

Un seul point reste obscur dans cette histoire de la ponte, c'est l'origine des cloisons intérieures qui forment les logettes des œufs dans les tubes ovifères. On a vu (p. 496) par quelles hypothèses j'ai cherché à expliquer leur formation.

Qu'on me permette de faire remarquer que ce mode si singulier de formation des tubes ovifères, ces fonctions si particulières des glandes annexées à l'ovaire, n'avaient même pas été soupçonnés jusqu'ici. Tous les auteurs, sans exception, admettaient que les glandes cémentaires sécrétaient un produit liquide qui s'organisait ultérieurement en membrane autour des œufs. Aucun ne paraît même douter qu'il puisse en être autrement.

Les faits découverts chez la Sacculine sont probablement susceptibles d'une certaine extension et permettront sans doute d'expliquer le mode de formation du sac à œufs chez d'autres crustacés. Chez les Cirripèdes normaux, en particulier, il existe des sacs de ce genre dont l'origine a donné lieu à beaucoup de discussions. Une seule théorie, celle de KRONN, paraît répondre à la réalité, mais comment aurait-elle pu rallier les opinions, tant qu'elle ne reposait sur aucune observation positive? Je pense que les faits observés chez la Sacculine lui apportent un sérieux appui. Ce cas ne sera peut-être pas le seul.

## VI

### EMBRYOGÉNIE.

Lorsque, après avoir acquis une connaissance suffisante de l'animal adulte, je voulus étudier son embryogénie, je cherchai naturellement sous l'abdomen des Crabes des Sacculines de plus en plus petites. C'est, en effet, l'opinion unanime de tous les auteurs qui ont écrit sur la Sacculine ou sur les autres Rhizocéphales, que la larve

s'attache aux téguments de son hôte, subit là certaines modifications régressives, grossit peu à peu, et finit par prendre les caractères de l'animal adulte. Même M. KOSSMANN (XXXIII) nous décrit avec quelque détail ces phénomènes régressifs. Il nous explique que <sup>1</sup> « la larve cypridiforme s'attache à son hôte et, vraisemblablement, comme les autres Cirripèdes, au moyen de ses antennes adhésives. La partie moyenne du bord de la carapace s'accroît du côté ventral, comme CLAUS l'a observé chez quelques larves de Lepas. La coquille forme ainsi autour du corps une enveloppe qui ne laisse libres que deux accès vers celui-ci. L'ouverture antérieure s'enfonce par son bord tranchant dans le corps de l'hôte et forme, par l'accroissement des parties buccales de l'animal et sans doute après atrophie des antennes adhésives, la trompe de la Sacculine adulte. L'orifice postérieur persiste en qualité d'ouverture palléale. Le manteau lui-même provient de la carapace et adhère, comme celle-ci, sur la ligne dorsale au corps de l'animal. Celui-ci a perdu yeux et membres ». Mais M. KOSSMANN a la sagesse d'ajouter que ce sont là des hypothèses appuyées seulement sur la constitution de l'animal adulte.

Cette réserve était utile, car sa description ne contient *pas un mot de vrai*.

Néanmoins, j'étais, on le comprend, dans l'obligation de chercher dans la direction indiquée. Enfin et surtout, ce qui eût dissipé toutes mes hésitations, si j'en avais eu, c'est une phrase que j'avais lue dans une note à l'Académie, publiée par M. GIARD (XXXII): « La formation du jeune parasite, écrit-il, se fait pendant l'accouplement des Crabes. »

Plus de doute ! Il ne s'agit plus ici d'hypothèses, c'est une assertion ! Or cette assertion est aussi fausse que les hypothèses de M. KOSSMANN.

Le parasite ne se forme pas du tout pendant l'accouplement des Crabes.

<sup>1</sup> *Loc. cit.*, p. 118.

En donnant à sa phrase une tournure qui laisse croire qu'il a vu le fait avancé, M. GIARD a commis, pour ne pas dire plus, une grande légèreté, car il n'a rien vu, chez les Crabes accouplés, qui ressemble à une jeune Sacculine en train de se former. A l'âge où ils s'accouplent, les Crabes n'ont point, en général, de Sacculine. S'ils en ont une, elle est très grosse. Si, par hasard, M. GIARD a rencontré une fois, sur un Crabe accouplé, une Sacculine ayant au minimum 3 ou 4 millimètres de long, cette Sacculine ne méritait, à aucun titre, le nom de parasite en train de se former, car elle n'avait pas plus de ressemblance avec les formes larvaires que les adultes les plus volumineuses. Le seul fondement de l'assertion de M. GIARD est une vue de l'esprit. Au moment où les Crabes s'accouplent, leur abdomen est relevé. C'est là une condition favorable à l'introduction du parasite. En tout autre temps, l'abdomen, étroitement collé au sternum, ferme tout accès, donc c'est pendant l'accouplement que se fait la fixation.

Soit ! tout cela est très plausible ; mais, quand on n'a que des raisons de ce genre, on n'affirme pas !

M. GIARD répondra peut-être qu'il a vu sous l'abdomen du Crabe quelque chose qui lui a donné l'illusion d'une Sacculine naissante.

Qu'était-ce ? Une petite éponge, une algue à peine formée ou la coquille blanche de quelque gros foraminifère, ou plutôt le pédicule atrophié d'une vieille Sacculine morte et tombée ? La chose n'est guère moins pénible à avouer que la première. J'admets qu'un *ludus nature* ait produit un objet qui ait pu vraiment expliquer l'erreur. Mais cela n'arrive pas deux fois, et, quand on n'a vu qu'une fois et avec doute, on le dit et l'on se garde d'affirmer.

Quelques-uns trouveront peut-être ma critique un peu vive. Ils l'excuseront, en songeant aux longues heures perdues à scruter, par tous les moyens, la surface des téguments abdominaux des Crabes pour retrouver une chose qui n'existait pas. Que de fois, rebuté par l'insuccès, j'étais prêt à quitter cette fausse voie, pour porter ailleurs

mes investigations, quand le souvenir d'une assertion aussi positive venait ranimer chez moi une persistance inutile !

N'est-il pas juste de répéter ici ce que nous disions en commençant : *La nature s'observe, elle ne se devine pas.*

Ce n'est qu'après bien des semaines perdues qu'enfin, éclairé, je compris qu'il n'existait pas au dehors, sur l'abdomen du Crabe, de Sacculines plus jeunes que celles que j'ai décrites dans la première partie de ce travail.

Au-dessous de celles qui ont 3 millimètres environ de haut sur autant de large et 1 millimètre d'épaisseur, on ne trouve rien.

Mais, à cet état de développement, la Sacculine est absolument inerte, incapable de se déplacer ; elle est solidement fixée à sa victime, et ses racines l'ont déjà envahie jusqu'au bout des pattes, jusqu'à l'extrémité des antennes, jusque dans les pédoncules des yeux. Tout cela n'est pas l'œuvre d'un jour.

C'est à force de retourner ces faits dans mon esprit qu'il me vint à l'idée que la Sacculine devait exister toute formée, à l'intérieur du Crabe, avant de paraître au dehors. Cela seul pouvait tout expliquer.

J'avais hâte de vérifier le fait ; mais j'étais alors à Paris, en plein semestre d'hiver, et les obligations de l'enseignement ne m'en laissaient pas le loisir. Mais au printemps, à peine de retour à Roscoff, je poussai activement la recherche, et bientôt j'obtins un plein succès.

Je trouvai d'abord deux Sacculines internes, bien formées, mais si jeunes que j'eus quelque peine à les reconnaître. Deux ou trois jours plus tard, Marty, l'intelligent gardien du laboratoire, à qui j'avais appris à travailler à côté de moi, en trouva deux autres sur des Crabes de l'hiver, que, sur ma recommandation, il avait mis en réserve dans l'alcool. Mais celles-là étaient assez volumineuses pour être reconnues au premier coup d'œil. Peu à peu, nous acquîmes, lui presque autant que moi, une si grande adresse pour les trouver que les matériaux d'étude ne me firent pas défaut. J'arrivai même, lorsque la Sacculine interne était assez volumineuse, à la

discerner, à travers les téguments du Crabe, sous l'aspect d'une petite tache jaunâtre arrondie, et je me demandai comment il avait pu se faire que tant de Sacculines internes, qui m'avaient sûrement passé sous les yeux l'année précédente, aient pu m'échapper. Mais je ne regardais alors que la face extérieure des téguments, et, en fait de choses de ce genre, on ne voit que ce que l'on regarde.

Ainsi, la Sacculine est interne, endoparasite ; elle est logée à l'intérieur du Crabe, entre l'intestin et les téguments, dans la cavité générale, là où sera plus tard la membrane basilaire de l'adulte, et passe en ce point près de la moitié de son existence. Ce n'est que plus tard qu'à force de grossir elle corrode les téguments du Crabe et qu'une partie de son corps passe à l'extérieur.

Je commençai, naturellement, à étudier cette Sacculine interne avec le plus grand soin ; mais, après l'avoir bien comprise, je me demandai d'où elle venait.

Les plus petites que je pusse trouver me montraient des caractères très particuliers, très intéressants, mais rien qui m'expliquât comment elles dérivait de la forme larvaire, ni comment elles arrivaient du dehors. Et pourtant, c'était là le nœud vital de la question. Que de semaines j'ai passées, que de Crabes j'ai sacrifiés pour résoudre cet important problème, presque toujours aidé par Marty travaillant à côté de moi. Chaque fois qu'une Sacculine interne avait été trouvée, nous passions en revue avec un soin minutieux toute l'étendue de l'intestin du Crabe, toute la surface de ses téguments abdominaux et bien d'autres points encore qui me paraissaient suspects, cherchant une perforation, une cicatrice, une dépouille de Cypris, un simple débris, quelque chose enfin qui pût me mettre sur la voie de la vérité. Mais pendant ce temps l'automne approchait, les toute jeunes Sacculines internes (les seules dont j'attendisse quelque renseignement) devenaient plus rares, et enfin il fallut remettre les recherches à la saison suivante.

C'est ainsi que celui qui se trouve obligé de *remonter* l'embryogénie d'un être, dépense à son travail bien plus de temps que celui qui peut l'étudier en descendant des états les plus jeunes aux plus avancés. Il trouve une forme larvaire, l'étudie et lorsqu'il veut en chercher de plus jeunes, celles-ci ont vieilli, il ne les trouve plus et est obligé de remettre à la saison suivante la continuation de son travail.

Mais, dira-t-on, pourquoi ne pas chercher à élever les Nauplius, à faire fixer les Cypris; en un mot, à *descendre* l'embryogénie, puisque cette méthode offre plus d'avantages?

Certes, je n'ai pas manqué de faire ces essais, mais ils avaient toujours échoué, parce que je cherchais, comme M. GIARD sans doute, à faire fixer les larves sur des Crabes adultes, et je ne réussis que le jour où la méthode inverse m'eut appris que le premier âge de la Sacculine interne appartenait seulement aux tout jeunes Crabes et que c'était sur eux seuls que pouvait se faire la fixation.

A ce moment et seulement alors, mes expériences devinrent fructueuses. Mon travail avança plus en deux semaines qu'il n'avait fait en deux saisons et je recueillis en quelques jours le fruit des longs labeurs que j'avais crus stériles.

J'ai peut-être eu tort de laisser courir ma plume pour raconter des tribulations personnelles qui n'intéressent pas directement le travail. Mais peut-être arrivera-t-il à quelqu'un, prêt à se laisser rebuter par les déceptions d'une recherche ingrate, de reprendre courage en voyant que parfois, quand on est prêt à se désespérer, la réussite est proche et apporte avec elle la récompense des travaux. La première qualité du zoologiste est peut-être la persévérance.

Dans les descriptions qui vont suivre, au lieu de remonter des phases les plus avancées vers les premiers stades larvaires, je suivrai une marche inverse. Cette méthode, plus rapide dans la recherche, est aussi plus commode dans l'exposition des résultats acquis.

L'embryogénie est la suite naturelle de l'ovogénèse. J'ai montré comment se forme l'œuf; je devrais maintenant, pour être complet, suivre son développement dans les tubes ovigères, depuis le moment de la fécondation jusqu'à celui de la formation du Nauplius. Toute cette partie de l'embryogénie est absente, et c'est là une lacune bien regrettable dans la monographie que je présente au lecteur. Lorsque j'en entrepris, je compris bien que l'intérêt capital de la question n'était pas dans le mode de formation du Nauplius, mais dans sa destinée ultérieure. Tout le monde sera de cet avis. J'ai donc laissé tout à fait de côté le développement du Nauplius. Ce n'est pas sans le regretter vivement, surtout après avoir constaté par la lecture des travaux publiés sur le sujet<sup>1</sup>, que la question est loin d'être connue. On sait comment se fait la segmentation, comment se développent les membres; mais, sur le mode de formation des organes internes, on ne sait presque rien, non seulement chez les Nauplius de Sacculine, mais chez ceux d'aucun autre crustacé. Pour la Sacculine en particulier, dont le Nauplius ne possède pas de tube digestif, où est l'endoderme? Que devient-il? N'est-il pas très intéressant de résoudre ces questions. Aujourd'hui je ne puis songer à retarder la publication de mon mémoire. Plus tard, certainement, dans un moment opportun, je reprendrai la question.

#### PREMIÈRE PARTIE : PÉRIODE LARVAIRE.

##### 1. *Stade Nauplius.* (Pl. XXII.)

Après un séjour de quatre à cinq semaines environ dans la cavité incubatrice, la ponte est mûre, et l'émission des Nauplius a lieu dans les conditions qui ont été indiquées plus haut (p. 545).

Ces larves vues déjà par CAVOLINI (1) et par la plupart des auteurs suivants ont été bien étudiées pour la première fois par FRITZ MUELLER (XXIII). Ed. VAN BENEDEN (XXXI), KOSSMANN (XXXIII) et GIARD

<sup>1</sup> Principalement par Édouard Van Beneden (XXXI).

(XXXII et XXXV) perfectionnèrent dans une certaine mesure les connaissances acquises par les travaux de ce naturaliste.

A. *Nauplius à sa naissance et après la première mue.* — Dans toutes les pontes, on rencontre en proportion variable deux sortes bien distinctes de Nauplius : l'une (fig. 1) ovoïde, courte, trapue, terminée par des appendices abdominaux en forme de V aussi larges que longs; l'autre (fig. 2), un peu plus grande, piriforme, à extrémité abdominale atténuée et terminée par deux stylets divergents bien plus longs que larges. On n'observe pas de formes intermédiaires.

L'existence de deux sortes distinctes de Nauplius a été reconnue pour la première fois par M. GERBE (XX) en 1862, et ce zoologiste a cru qu'elle était l'indice d'une différence sexuelle déjà appréciable à cet âge. La forme trapue à courts appendices serait la femelle, la forme élancée à longs stylets serait le mâle.

En 1874, M. KOSSMANN (XXXIII) reconnut aussi ces deux formes et donna la seconde comme dérivant de la première à la suite d'une mue qui aurait lieu au bout de vingt-quatre heures.

La même année, mais un peu plus tard, M. GIARD (XXXV), qui n'avait pas eu le temps de prendre connaissance du travail de M. KOSSMANN, affirma de nouveau le fait et avec plus d'exactitude. Il fit voir que la seconde forme était la conséquence d'une mue qui avait lieu dès la naissance, sinon même, pour quelques larves, avant l'éclosion.

Je suis pleinement en mesure de confirmer l'opinion de M. GIARD. Je ne sais si quelquefois la mue a lieu avant l'éclosion, mais certainement elle la suit souvent de bien près. En examinant les individus de la forme courte, on constate, lorsqu'ils se préparent à faire leur première mue, que les nouveaux appendices abdominaux, que l'on voit par transparence à travers les anciens (*L*, fig. 1), sont beaucoup plus longs que ceux-ci. Enfin, j'ai vu plusieurs fois la mue se faire sous mes yeux et la formelongue se dégager laissant une dépouille de la forme courte. Le doute n'est donc pas possible. Mais il faut ajouter

que souvent cette première mue est plus tardive. On trouve des formes courtes encore après un ou deux jours. Mais c'est là l'indice d'un développement qui marche mal. Les pontes où la forme courte est commune le second jour arrivent rarement à bien.

Les deux formes ne différant que par des caractères secondaires, je les réunirai dans les descriptions suivantes.

a). *Conformation extérieure.* — *α*). *Forme et dimensions du corps.* — La forme courte mesure, non compris les appendices, 16 centièmes à 17 centièmes de millimètre de long sur 12 centièmes de millimètre de large. La forme longue a 22 centièmes à 23 centièmes de millimètre de long. Sa largeur est de 13 centièmes de millimètre au niveau des cornes frontales, sans les comprendre dans cette mesure, 10 centièmes de millimètre au niveau du rostre et 3 centièmes de millimètre seulement au niveau des appendices abdominaux. Ceux-ci ont 1 centième de millimètre de long dans la forme courte et 5 centièmes de millimètre dans la forme élancée. L'épaisseur du corps dépasse un peu 40 centièmes de millimètre au niveau du milieu du thorax.

La forme courte est ovoïde, à grosse extrémité supérieure<sup>1</sup>. Son bord frontal très convexe est échancré au milieu, au-dessus de l'œil; ses appendices abdominaux, aussi larges que longs, ont la forme d'un double V. Ils se touchent à leur base sur la ligne médiane. Les bords latéraux du corps sont sinueux. L'animal entier a l'air trapu et replet.

Ainsi qu'il résulte des nombres précédents, la forme devient plus élancée après la première mue. Le bord supérieur du corps, beaucoup moins arqué, n'est plus échancré au milieu. Il mesure la plus grande largeur de l'animal. Il se continue insensiblement avec les cornes frontales. Les bords latéraux sont rectilignes et convergent vers l'extrémité inférieure.

<sup>1</sup> Dans toutes les descriptions, l'animal est supposé placé verticalement, la tête en haut, la face ventrale en avant.

Vu de profil, l'animal a une forme que l'on ne peut soupçonner de face. Il est comme bossu ou tout au moins très voûté. La tête, très épaisse et saillante sur la face ventrale, se termine en avant, vers le milieu du corps, par une sorte de bec (*B*, fig. 2, 4, 7) au-dessous duquel se trouve une profonde encoche; puis vient le reste du corps régulièrement arrondi, non segmenté, formé d'une masse indivise contenant en puissance le *thorax* et l'*abdomen*, et dont la plus grande partie formera le thorax et ses appendices, tandis que l'extrémité terminale se transformera en un abdomen rudimentaire. Ce rostre est orné de petits tubercules chitineux (fig. 2) disposés en séries régulières et divisé dans sa longueur par deux lignes très superficielles qui convergent vers sa pointe. Au-dessous de lui, il n'existe aucune solution de continuité des téguments.

Il n'y a pas de bouche, pas plus que d'anus ni de tube digestif. Une ligne très accentuée sépare la tête du thorax, en avant, au-dessous du rostre.

β). *Cornes frontales*. — Les cornes frontales (*F* dans toutes les figures de la planche) ne sont point des appendices. Elles ne sont pas articulées. Ce sont de simples prolongements tubuleux de la tête autour des conduits excréteurs des glandes frontales. La figure 9 donne une idée exacte de leur constitution. Elles sont formées par un court prolongement légèrement conique, dont le fond est percé, et où viennent aboutir les glandes frontales. Leurs bords supérieur et inférieur sont prolongés en une sorte d'épine purement chitineuse sans cavité intérieure. Il y a deux épines de ce genre à chaque corne et non pas trois, comme le dit M. GIARD.

Il y a, comme on sait, trois paires d'appendices, une supérieure, les antennes, deux inférieures, les premiers membres céphaliques du crustacé.

γ). *Antennes*. — Les antennes (*A* dans toutes les figures de la planche) sont uniramées. Chacune forme un appendice court et puissant que l'animal dirige parfois en bas, comme les autres membres, mais plus souvent en haut. Elles sont formées de trois

articles (fig. 2). Le premier, gros et court, s'articule avec une sorte de moignon de même forme qui se continue avec le corps sans s'articuler avec lui. Le second est allongé et plus renflé au milieu qu'aux extrémités. Le dernier est large et peu élevé et forme une sorte de dôme très surbaissé.

Chaque antenne porte cinq soies raides et fortes. Une s'insère sur le deuxième article, du côté interne, à sa jonction avec le troisième; elle a 25  $\mu$ . de longueur. Les quatre autres sont portées par l'article terminal. Les deux extrêmes ne sont guère plus longues que la précédente. Les deux moyennes atteignent la moitié de la longueur du corps du Nauplius. Toutes ces soies sont fortes à la base et se terminent en pointe fine.

δ). *Première paire de membres biramés.* — La première patte biramée (*P* dans toutes les figures de la planche) prend naissance à la face ventrale, un peu au-dessous de l'origine des antennes (fig. 2). Elle commence par un moignon étroit à la base, élargi au sommet. Ce moignon n'est pas articulé à sa base avec le corps. Il porte un article large et court unique. C'est après lui seulement que commence la bifurcation. Il donne attache, en effet, à deux appendices divergents, étroits aux extrémités, renflés au milieu.

La *rame supérieure* est située aussi un peu en avant de sa congénère. Elle commence par un fort article dont le bord inférieur est régulièrement convexe, tandis que le supérieur se montre divisé par trois ou quatre échancrures qui indiquent une tendance vers une séparation en articles qui n'a pu se réaliser complètement. A la suite de ce segment en viennent trois autres qui vont en diminuant régulièrement de grosseur. La rame dorsale est donc formée de quatre segments situés bout à bout. Elle est pourvue de cinq longues soies arquées dont la longueur dépasse la moitié de celle du corps et en atteint presque les deux tiers. Mais ces soies ne sont pas directement implantées dans les segments du membre. Elles s'unissent à eux, chacune par l'intermédiaire d'un petit article

comparable à un doigt, rétréci au milieu, large aux extrémités, et long seulement de 3  $\mu$ . Ces cinq petits articles s'attachent, les trois premiers à l'union de chacun des segments de la rame avec le suivant, dans une petite encoche située en dessous; le quatrième sur le milieu du segment terminal, et le cinquième à l'extrémité du même segment.

La *rame inférieure* est moins développée que la précédente. Elle est composée d'un seul segment correspondant au premier ou grand segment de l'autre rame, mais plus petit que lui. Il ne porte que trois soies insérées par l'intermédiaire d'autant de petits articles digitiformes, à l'extrémité tronquée de l'unique segment de la rame.

ε). *Deuxième paire de membres biramés.* — Elle ressemble (*Q* dans toutes les figures de la planche) à la première, mais avec des dimensions notablement inférieures. En outre, sa rame supérieure a un segment de moins et n'est munie que de quatre soies (fig. 2). La rame inférieure n'en a que deux. Les détails de conformation sont les mêmes que pour la paire de membres précédente.

La longueur totale des membres est la suivante : antennes, un tiers de la longueur totale du corps de l'animal; deuxième paire de membres biramés, un quart de la même longueur; première paire, moins d'un tiers et plus d'un quart de cette même dimension.

La longueur des soies des membres biramés est telle que, lorsque le Nauplius tient ces membres ramenés contre ses flancs, toutes ces soies, bien que nées à des hauteurs différentes, arrivent à la même distance, à peu près au niveau de l'extrémité inférieure du corps (fig. 2).

ζ). *Stylets abdominaux.* — Ce sont de véritables appendices (*L* dans toutes les figures de la planche), articulés à leur base avec l'abdomen. J'ai donné plus haut leurs dimensions. J'ajouterai qu'ils sont hérissés de petits poils courts et raides (fig. 2 et 3). Des poils analogues garnissent la partie inférieure du corps.

η). *Filaments sensoriels.* — Entre les bases des antennes, exactement

en avant de l'œil, se trouvent deux sortes de petits prolongements arqués d'apparence molle, de structure délicate, dirigés en bas et en avant (*t*, fig. 2 et 8). FRITZ MUELLER (XXIII) les assimile aux poils *olfactifs* des antennes de la seconde paire des Crustacés. Cette interprétation est très admissible. Ces filaments ne sont pas articulés avec le corps. Ce ne sont point des appendices, mais des prolongements du test, comme les cornes frontales, et, morphologiquement, ils représentent des poils. Leur longueur est de 4  $\mu$  environ. Ce sont évidemment des organes sensitifs, mais leur rôle pendant la phase nauplienne doit être nul, car le Nauplius ne recherche ni nourriture ni hôte pour se fixer. Il ne paraît avoir d'autre souci que de se porter vers la lumière, et, pour cela, son œil lui suffit.

b). *Conformation intérieure.* — Passons maintenant à l'examen de l'organisation intérieure du Nauplius. Nous aurons à examiner l'*ectoderme*, le *vitellus nutritif*, les *amas résiduels*, les *muscles*, les *glandes frontales*, l'*œil*, le *ganglion nerveux* et l'*ovaire*.

*a). Ectoderme.*—En mettant au point la surface de l'animal avec un bon objectif suffisamment fort, on voit, sans réactifs, que la couche superficielle du corps, immédiatement au-dessous de la mince enveloppe chitineuse, est constituée par une assise de larges et belles cellules nucléées (*e*, fig. 1 et 2). Leur contour est un peu indécis, ce qui tient à ce qu'elles n'ont point de membrane: mais leur noyau nucléolé, gros et bien rond, est très évident. Leur forme est polygonale, leur diamètre moyen est assez variable selon les différents points du corps. A la face antérieure de l'abdomen où elles sont surtout visibles, elles n'ont pas moins de 14 à 15  $\mu$ , leur noyau a près de 6  $\mu$  et leur nucléole 1  $\mu$ . Ce sont ces cellules que GERBE (XX) et plus tard BALBIANI (XXIX) ont prises pour un ovaire primitif, erreur que M. GIARD (XXXII) a réfutée d'après ses observations concordantes avec les observations antérieures de FRITZ MUELLER (XXIII). On les retrouve avec des caractères semblables sur toute la face ventrale ainsi que dans les membres. Du côté dorsal, on les

revoit encore, presque aussi grandes sur le contour marginal du corps; mais, plus loin, elles diminuent rapidement de volume et finissent par disparaître. Sur tout le milieu de la face dorsale, cette couche qui mérite le nom d'ectodermique manque complètement, et là se trouvent accumulées, sous la mince paroi chitineuse du corps, les grosses sphères du vitellus nutritif (F, fig. 1 et 4).

β). *Vitellus nutritif*. — Le vitellus nutritif n'occupe pas seulement la surface de la région dorsale, il forme une masse puissante qui s'avance profondément à l'intérieur du corps. Il faut bien que cette réserve nutritive soit considérable, car le Nauplius (comme plus tard la Cypris) est absolument privé de tube digestif. Il dépense et n'ingère rien; il se nourrit par *autophagie*, et sa provision de vitellus doit faire face à toutes les dépenses pendant toute la durée indéterminée de la vie libre. Aussi la verrons-nous diminuer continuellement de volume, en sorte que la Cypris est condamnée à mourir d'*athrepsie* si elle ne trouve à se fixer avant d'avoir épuisé sa réserve.

Le vitellus nutritif est formé de grosses sphères très réfringentes, de volume variable (de 3 à 20  $\mu$ . de diamètre) formant une masse presque égale à la moitié du volume total de la larve. Entre ces sphères qui, par elles-mêmes, sont incolores, se trouve répandue une matière pigmentaire d'une nuance très chaude de terre de Sienna brûlée. Çà et là se voient des amas presque noirs, et, sur le tout, un semis de granulations irrégulières, les unes rouge brique, les autres noires (fig. 1, 4 et 6). L'intérieur du corps, entre l'ectoderme et le vitellus, est occupé par les autres organes qui nous restent à décrire.

γ). *Amas résiduels*. — En examinant l'animal par la face ventrale, on voit sur les côtés, entre la première et la deuxième paire de membres biramés, une petite masse de fines granulations verdâtres (*p*, fig. 2 et 4). M. GIARD (XXXV) se demande si cela ne représente pas un *rein primitif*? Un rein est un organe. Or, ici, il n'y a ni organe ni cellules différenciées, mais seulement un amas de granulations. Je pense que ces grains représentent, en effet, un résidu

excrémentitiel, mais ils ne sortent pas d'un organe spécial qui les aurait sécrétés, et il n'y a rien qui mérite le nom de rein primitif.

2). *Muscles*. — Si l'on met au point la partie profonde des pattes, on voit que leur axe est occupé par quelques fibres musculaires striées qui se rendent aux articles terminaux pour les mouvoir les uns sur les autres (*m*, fig. 2). En outre, deux gros faisceaux musculaires, visibles du côté dorsal, s'insèrent sur la ligne médiane, un peu au-dessus du milieu du corps et se portent en divergeant à droite et à gauche vers les membres qu'ils servent à mouvoir dans leur ensemble. On voit sur la coupe représentée par la figure 3, en *m*, quelques fibres de l'un de ces faisceaux. Ces muscles sont faciles à voir dès la naissance. M. GIARD (XXXV) a pu les mettre en évidence au moyen de l'acide azotique et réfuter l'assertion de M. Ed. Van BENEDEX (XXI, p. 108) qui les nie et qui croit, à tort, que les mouvements sont dus aux cellules mêmes fusionnées en une masse contractile.

3). *Glandes frontales*. — Ce sont deux paires de petits organes piriformes (*G*, fig. 1 et 2), allongés, situés de chaque côté de la tête entre la base des premières paires de membres et les cornes frontales où elles aboutissent. Leur apparence est oléagineuse. Bien distincts au niveau de leur fond, ils paraissent se confondre à leur terminaison. Leur longueur est d'environ 4 centièmes de millimètre et leur largeur 1 1/2 centième de millimètre à la base. Elles sont plus rapprochées de la face dorsale que de la ventrale et, par conséquent, moins visibles de ce côté.

Je leur conserve le nom de glandes frontales, bien que leur nature glandulaire soit pour moi fort douteuse. Elles ne sont pas composées de une ou plusieurs cellules. Les cellules ectodermiques qui passent sur elles leur sont étrangères. Leur aspect est plutôt celui d'une matière sécrétée que d'un organe sécrétant. Leur masse se montre souvent fragmentée en morceaux polyédriques, mais dans ceux-ci je n'ai jamais pu découvrir de noyaux. Sur les coupes, là où tous les éléments sont colorés et montrent nettement leur

noyau, les prétendues glandes frontales restent incolores, homogènes, réfringentes, et gardent l'aspect de masses graisseuses fusionnées par l'action de l'alcool, comme on le voit en V, fig. 5. En un mot, sans vouloir demander à des preuves négatives plus qu'elles ne peuvent donner, je tiens ces prétendues glandes frontales pour des amas de substance sécrétée, accumulés dans des cavités piriformes communiquant avec l'extérieur.

On considère généralement cette sécrétion comme agglutinante. Chez les autres Cirripèdes, la chose est probable, mais chez les Sacculines, je n'ai jamais vu rien de pareil. On voit sourdre parfois de petites gouttelettes transparentes par les orifices des cornes frontales, mais les Nauplius ne se collent à quoi que ce soit, ni par ce point ni par un autre. Plus tard, nous verrons que les Cypris, au contraire, s'agglutinent souvent les unes aux autres. Mais c'est là un phénomène anormal qui a pour effet de nuire à leur développement ultérieur, sinon de l'empêcher tout à fait. Ce n'est pas une fonction, mais un accident fâcheux. Quand elles se fixent réellement, les Cypris le font par un tout autre procédé et sans l'intervention d'une sécrétion agglutinante quelconque. En outre, les Cypris anormalement réunies entre elles ne sont pas collées par le voisinage de l'embouchure de leurs cornes frontales. Elles adhèrent par un point quelconque de la surface de leur corps. Cette adhérence n'a aucune solidité, et si la sécrétion des glandes frontales y est pour quelque chose, ce ne peut être que par un liquide visqueux qui s'étale sur toute la surface du corps.

Je montrerai plus tard que ces prétendues glandes ne passent pas dans l'organisme de la Sacculine, en sorte que leur rôle chez l'animal reste entièrement inexpliqué. Elles ne sont sans doute, comme tous les organes inutiles, qu'une partie utile chez les ancêtres (ici les Cirripèdes) et qui n'a pas encore disparu par atrophie.

ζ). *Œil*.—L'œil (O, fig. 1, 2 et 8) est un organe impair, symétrique, médian, situé au centre de la région céphalique, bien plus près de

la face dorsale que de la ventrale, et cependant assez profondément enfoui sous les téguments. Il ne détermine donc aucun relief extérieur; ses dimensions sont de  $5 \mu$  environ dans tous les sens. Il a une forme quadrilatère échancrée au milieu des bords supérieur et inférieur, renflée au milieu des bords latéraux. Ce relief est déterminé par deux lentilles formées d'une substance réfringente incolore enfouie dans la masse pigmentaire de l'œil.

Ces deux lentilles sont hémisphériques. Leur convexité regarde, non directement en dehors, mais aussi un peu en arrière du côté dorsal. La matière pigmentaire, d'un rouge foncé presque noir, ne laisse libre que le sommet seulement de chaque lentille et forme sur le reste de son étendue un revêtement de plus en plus épais de dehors en dedans. Il en résulte que les lentilles sont presque cachées, et difficiles à voir; mais, sur les coupes, la structure devient évidente. La figure 18 représente la coupe d'un œil de Cypris, en tout semblable à celui du Nauplius.

$\eta$ ). *Ganglion nerveux*. — Le ganglion nerveux (*N*, fig. 2 et 8) est un amas bilobé de petites cellules que l'on n'entrevoit un peu distinctement que dans des conditions très favorables. J'ai pu voir, une fois, sur un Nauplius placé de profil, un prolongement se détacher de ce ganglion et se porter vers le filament sensoriel correspondant (fig. 8), en se renflant même au milieu de son trajet.

Je n'ai pu voir un nerf optique, et je pense qu'il n'en existe pas. La lumière concentrée par les corps lenticulaires agit sur la matière pigmentaire et lui fait subir sans doute quelque modification chimique qui excite directement les cellules nerveuses situées au contact. Cependant, ce n'est là naturellement qu'une hypothèse.

Ce système nerveux est trop profondément situé pour que l'on puisse bien voir sa structure à travers les tissus, et malheureusement je n'ai pu en obtenir de bonnes coupes. De face, on ne voit par transparence qu'une masse assez nettement limitée, se distinguant par une réfringence différente des tissus voisins; mais la structure

intime ne se laisse pas reconnaître. On ne voit que de petites formations arrondies qui ne correspondent peut-être pas aux cellules. Pour voir celles-ci, il faut examiner l'animal de profil après l'avoir comprimé (fig. 8). Elles sont petites, arrondies, de 2 1/2  $\mu$ . de diamètre, nucléées, toutes contiguës, sans pression réciproque.

9). *Ovaire*. — En examinant avec soin un Nauplius par la face ventrale, et en abaissant l'objectif un peu au-dessous de la surface, on entrevoit, dans l'espace limité par les filaments olfactifs en haut, par le rostre en bas, et par l'insertion des pattes sur les côtés, un amas volumineux de petites cellules arrondies (*Ov*, fig. 2). Mais, pour bien voir ces éléments, il faut avoir recours aux coupes.

Comme les coupes d'êtres aussi petits que des Nauplius de Saccule ne se font pas couramment, je crois utile d'indiquer le procédé que j'ai suivi pour arriver à les faire. Je l'ai appliqué également aux Cypris avec le même succès.

Je commence par réunir dans un petit espace une bonne quantité de Nauplius. Pour cela, je filtre sur un linge fin l'eau d'une cuvette qui en est remplie. Lorsque j'en ai réuni ainsi un nombre suffisant (plusieurs centaines), je les tue en les exposant aux vapeurs d'acide osmique, puis je fais un petit nouet au linge sur lequel ils sont réunis, de manière à les renfermer dans un étroit espace où ils devront subir toutes les manipulations ultérieures. Je traite le nouet de linge par les alcools de plus en plus forts, puis par les réactifs colorants (hématoxyline, carmin, etc.), en laissant agir chaque liquide pendant un temps proportionné à la petitesse des animaux à traiter. Je les fais passer ensuite dans l'alcool pour les laver, puis dans le chloroforme saturé de paraffine. Alors seulement j'ouvre le nouet, et, les ramassant avec le tranchant d'un scalpel, je les dépose dans la paraffine fondue, celle-ci doit être maintenue liquide pendant dix minutes ou un quart d'heure, afin que l'adhérence soit suffisante pour que le rasoir coupe les bestioles au lieu de les arracher. Les coupes sont faites naturellement au hasard et n'ont pas besoin d'être plus minces que 10 à 20  $\mu$ . Il est indispensable de faire des séries

plus ou moins longues, mais ininterrompues. Il est mieux de monter dans la glycérine.

Parmi les coupes innombrables de Nauplius ou de Cypris ainsi obtenues, beaucoup sont inintelligibles au premier abord, à cause de leur orientation irrégulière, mais il s'en trouve quelques-unes dont on peut tirer parti, et, avec quelque habitude, on arrive à pouvoir les interpréter presque toutes.

Sur les coupes ainsi faites (fig. 5), on trouve l'amas de cellules en question remplissant tout l'espace qui n'est pas occupé dans la tête, par les cellules ectodermiques (*e*), le vitellus nutritif (*V*), les muscles (*m*), les glandes frontales, l'œil ou le ganglion. Sa forme est cependant à peu près arrondie et assez bien délimitée. Nous le retrouvons plus distinct encore chez la Cypris. La coupe représentée par la figure 5 en montre une partie et fait voir qu'il est constitué (*Ov*) par de petites cellules qui se révèlent sur la figure par leur noyau arrondi de 3  $\mu$ . environ de diamètre. Ce noyau est limité extérieurement par un cercle de granulations et contient un point noir qui a la signification d'un nucléole. Le protoplasma des cellules n'est pas très distinct, mais il n'en existe pas moins, et la détermination des éléments visibles sur la coupe en tant que noyaux est justifiée par la manière dont ils sont colorés par les réactifs spéciaux et, en particulier, par le carmin au borax de Grenacher. Leur ensemble constitue un amas d'éléments figurés, occupant une bonne partie de l'intérieur du corps du Nauplius et groupés de manière à former un tout. Nous verrons que chez la Cypris il s'entoure même d'une membrane distincte.

Quant à la dénomination d'*ovaire*, que je donne à cet organe, elle est fondée sur ce que l'ovaire de la Sacculine adulte dérive directement de lui.

Il est juste d'ajouter que cet amas cellulaire se retrouvant chez tous les Nauplius, il est probable qu'il se transforme en testicule chez ceux qui deviendront des Cypris mâles ; mais je n'ai aucune observation positive sur ce point.

Tous les auteurs sont muets sur la nature et même sur l'existence d'un mésoderme et d'un endoderme chez les Nauplius quels qu'ils soient. N'ayant moi-même pas traité cette partie de la monographie, je me trouve embarrassé pour caractériser l'origine blastodermique de l'ovaire. Je ne puis donc rien affirmer, et je n'avance l'opinion suivante que sous bénéfice de vérification ultérieure. Je pense que, en raison de leur situation, les cellules de l'ovaire ont une origine mésodermique, et, sous les réserves faites, je les considérerai comme telles dans la suite de ce travail.

B. *Transformations du Nauplius.* — Nous venons de voir comment les Nauplius étaient constitués au moment de la naissance et après la première mue, qui a lieu presque en même temps que l'éclosion. Il ne faudra pas moins de trois nouvelles mues aux Nauplius pour devenir Cypris, soit, en tout, quatre mues. Chacune d'elles est une épreuve pénible pour eux. Un grand nombre restent incapables de se débarrasser chaque fois de leur ancienne carapace et meurent. Dans d'autres cas, ils continuent à vivre et accomplissent les nouvelles mues, mais toujours sans pouvoir se débarrasser de leurs carapaces de rebut, et j'en ai rencontré ainsi qui se trouvaient renfermés dans quatre carapaces emboîtées les unes dans les autres, la dernière étant celle de la Cypris. Inutile de dire que, dans ces conditions, l'éclosion de celle-ci n'a jamais lieu.

Pendant tout le premier jour qui suit la naissance, le seul phénomène qui se passe consiste dans une multiplication des cellules de la portion infracéphalique du corps. Cette multiplication est si active qu'il est rare de ne pas trouver, sur les coupes, des cellules à noyau ovalaire ou en biseau, ou à d'autres stades de la division (fig. 5). En se multipliant sur plusieurs couches, elles deviennent ainsi plus petites, et, à la fin du premier jour, l'ensemble offre l'aspect que présente la figure 3. Sur la face antérieure, elles forment jusqu'à six rangées longitudinales de chaque côté, au lieu de trois comme à

la naissance. Une ligne assez nette sépare celles du côté gauche de celles du côté droit, mais on n'observe encore aucune trace de segmentation transversale.

Vers le milieu du deuxième jour, la troisième mue a lieu, et l'animal se présente comme dans la figure 3, abstraction faite de la carapace extérieure qui a été rejetée. Dans la portion céphalique du corps, aucune modification notable n'a eu lieu.

Après cette troisième mue, la réserve nutritive a un peu diminué, et le volume total de la larve se trouve moindre qu'auparavant. Ce phénomène remarquable pouvait être prévu, puisque l'animal s'use et n'absorbe rien.

Il y a donc une différence bien marquée à établir entre ces *mues de perfectionnement* que l'animal fait aux dépens de sa propre substance, en diminuant de volume, et les *mues d'accroissement* que font les crustacés adultes, non pour modifier leur forme, mais seulement parce qu'ils ne peuvent augmenter de taille sans faire éclater leur carapace inflexible. L'une est un phénomène purement mécanique, l'autre est un processus évolutif.

Pendant la fin du deuxième jour et le commencement du troisième, des phénomènes remarquables se passent dans la masse cellulaire qui forme la portion infracéphalique du corps. On voit se former six sillons transversaux (fig. 4) déterminant sept segments superposés. De ces sept segments, les six premiers représentent le thorax, le dernier constitue, à lui seul, l'abdomen rudimentaire. Ces sillons commencent sur les parties latérales, en un point très net, plus marqué même que le reste du sillon, puis s'avancent vers le milieu en s'infléchissant de plus en plus vers le bas. Là, ils sont coupés, sur la ligne médiane, par le sillon vertical, médian que nous avons vu se former un peu auparavant et qui n'a fait que s'accentuer.

Il résulte de là que le tronc se trouve décomposé en sept paires de bourgeons symétriques dirigés obliquement en bas et en avant. Avant que leur séparation soit bien accentuée, on voit se dessiner

une ligne sinueuse qui descend de chaque côté de la ligne médiane en direction à peu près verticale, mais non rectiligne. Cette ligne ne coupe que les six segments thoraciques. Elle s'arrête au dernier sillon et n'entame pas l'abdomen. Elle se creuse peu à peu et finit par séparer chacun des six bourgeons latéraux en deux parties, une externe plus grande, une interne plus petite.

Le thorax du Nauplius se trouve alors muni de six paires de bourgeons bifides, symétriques, séparés, d'un côté à l'autre par le sillon médian qui va toujours en se creusant de plus en plus. Chacun de ces bourgeons est formé de cellules, et, au fur et à mesure que leur forme se dessine, leurs cellules constitutives se multiplient en diminuant de volume, comme on peut s'en assurer par la comparaison des figures 2, 3, 4, 6.

La région céphalique n'a subi encore aucune modification.

Le troisième jour a lieu une troisième mue, à la suite de laquelle le Nauplius, ayant acquis les caractères qui viennent d'être indiqués, se montre encore un peu plus petit que la veille et moins riche en vitellus nutritif.

Pendant le quatrième jour, on voit les bourgeons que nous avons vus se former, s'accentuer de plus en plus en forme de membres, et l'on devine qu'ils vont former les pattes thoraciques de la Cypris. Bientôt, en effet, on voit ces bourgeons se garnir de soies qui grandissent rapidement et qui, d'abord très pâles et peu visibles, deviennent peu à peu plus fermes et plus accusées.

Vers le milieu du quatrième jour, on a l'aspect représenté par la figure 6. Sous la carapace du Nauplius encore munie de ses appendices abdominaux vides, ramollis et souvent froissés, on voit nettement le corps de la Cypris. Le bord libre antérieur de sa carapace se voit en *C*, séparé de celui du côté opposé par un large espace dans lequel on voit les pattes biramées.

Celles-ci se présentent sous l'aspect de deux rangées de bourgeons

symétriques, bifides (*I*), munis à leur extrémité de soies si longues que celles des derniers membres, n'ayant pas assez de place pour se développer, se réfléchissent contre le fond de la carapace du Nauplius et remontent, la pointe tournée en haut. Chacun de ces moignons est encore obtus, presque informe. Les petites cellules qui les constituent n'ont guère que  $2\frac{1}{2}\mu$  de diamètre.

L'abdomen, qui est resté indivis jusqu'ici, commence à montrer une encoche qui le sépare en deux lobes symétriques, porteurs chacun d'une soie courte et grosse représentant les appendices abdominaux du Nauplius.

Dans la partie supérieure du corps, quelques changements se sont opérés. Les parties latérales de la tête se sont peu à peu séparées des cornes frontales et se terminent maintenant par une saillie mousse peu accentuée (fig. 9). Les filaments sensoriels n'ont pas subi de modification. Les pattes biramées du Nauplius se montrent seulement moins fermes et comme étiolées.

Dans les antennes, des changements importants sont survenus. Leur masse charnue, dont les cellules se sont multipliées et rapetisées comme partout, se détache peu à peu de l'enveloppe chitineuse et abandonne tout à fait l'article terminal. Bientôt un sillon se montre, qui monte obliquement en haut et en dehors et sépare la masse cellulaire qui remplit le grand article de l'antenne en deux lobes, un supéro-interne terminal, un inféro-externe basilaire qui rattache le premier au reste de l'antenne (fig. 10). La rétraction s'accroît peu à peu. La masse charnue abandonne bientôt les soies, qui ne restent plus implantées que dans la dépouille chitineuse destinée à être rejetée. Les parties molles s'affermissent en se contractant, le sillon oblique s'ouvre, le segment terminal, jusqu'ici repley en bas contre celui qui le porte, se déploie et se place sur le prolongement de celui-ci, et bientôt on a dans la carapace chitineuse de l'antenne du Nauplius un petit organe charnu qui rappelle tout à fait l'antenne de la Cypris (fig. 11).

Pendant que ces phénomènes se passent dans les antennes, les

pattes thoraciques de la Cypris achèvent de se former. A la fin de la journée, au lieu de moignons presque informes, elles constituent de petits appendices bifides, dont les segments terminaux, ovalaires, sont pourvus, le long de leur bord interne, de quatre petites encoches, dans lesquelles s'insèrent autant de fortes soies chitineuses (fig. 12).

Enfin, au matin du cinquième jour, la Cypris tout à fait reconnaissable, avec ses caractères définitifs, s'agite sous la carapace du Nauplius, et une quatrième et dernière mue a lieu, qui la met en liberté.

Pour bien comprendre comment une Cypris, si différente de forme d'un Nauplius, peut sortir du moule de celui-ci, il est nécessaire de bien expliquer quelle position elle occupe dans sa prison.

Par sa forme générale, la Cypris est un être plat, comprimé d'un côté à l'autre. Le Nauplius est plat aussi, mais c'est du dos au ventre qu'il est comprimé. Eh bien, tant qu'elle est contenue dans le Nauplius, la Cypris est, comme lui, comprimée d'avant en arrière.

Le Nauplius est entouré de tous côtés uniformément par sa carapace. La Cypris, au contraire, n'est revêtue par elle que sur le dos et sur les côtés. En avant, elle est ouverte dans toute sa hauteur. Tant qu'elle est renfermée dans le Nauplius, elle a sa carapace étalée, et sa face antérieure, qui plus tard sera réduite à une simple fente, est aussi large que son dos. Les bords libres droit et gauche de sa carapace sont écartés et répondent aux côtés homonymes de celle du Nauplius. La force qui la maintient ainsi déformée, malgré l'élasticité de ses tissus qui tend toujours à lui donner sa forme normale, n'est autre que l'inflexibilité du moule où elle est née. Aussi, dès que la mue a eu lieu, en un clin d'œil, la Cypris revient sur elle-même et prend la forme qui lui est propre.

Ces phénomènes remarquables ont été déjà bien compris et bien décrits par Fritz Mueller (XXIII); mais personne autre que lui ne les a vus, et l'on ne semble pas leur avoir accordé toute l'attention qu'ils méritent.

Avant de passer à la description de la Cypris, il est nécessaire d'indiquer comment se font les mues du Nauplius.

Ainsi que je l'ai fait remarquer, l'animal diminue de volume à chaque mue nouvelle, en sorte qu'au lieu de faire éclater son enveloppe en la distendant, il se rétracte à son intérieur, et c'est d'une tout autre façon que la mue a lieu.

Les mues sont si rapprochées que l'animal est toujours en train d'en préparer une. Il n'y a pas plus de quelques heures qu'il a mué, que l'on voit déjà sa carapace doublée en dedans par la couche chitineuse qui formera la nouvelle. L'animal se rétracte lentement, et peu à peu un intervalle appréciable se montre entre l'ancien tégument et le nouveau. Cet espace augmente, les appendices se dégagent, et bientôt le Nauplius est libre dans sa prison. Ces phénomènes se passent toujours facilement, mais c'est à ce moment que les difficultés commencent. Le Nauplius, qui, jusque-là, nageait, s'arrête; ses mouvements ressemblent à des accès convulsifs pendant lesquels il se secoue énergiquement sans se déplacer. Quand l'issue ne doit pas être favorable, ces mouvements finissent par l'épuiser, et il meurt sans avoir pu se dégager. Dans d'autres cas, il résiste, prépare une deuxième, une troisième mue sans pouvoir se débarrasser de ses dépouilles successives, et il m'est arrivé de rencontrer des Cypris parfaitement reconnaissables sous trois carapaces emboîtées de Nauplius.

Quand la crise doit avoir une issue favorable, on voit tout à coup la carapace se fendre en travers le long du bord supérieur de la tête, presque d'une corne frontale à l'autre. Une large ouverture est ainsi produite. Le Nauplius s'agite de plus en plus fort, il finit par dégager peu à peu sa tête, puis, lorsque le rostre a franchi l'ouverture, d'un seul bond, il achève de se mettre en liberté. C'est donc par la tête qu'il sort de sa prison. La fente de la carapace est produite sans doute par les tiraillements qu'il lui fait subir en s'agitant, en un *locus minoris resistentiæ*. Aussitôt libre, il nage vers la lumière, mais, sous peu, il lui faudra traverser une nouvelle crise.

La quatrième et dernière mue surtout est intéressante. J'ai expliqué comment la Cypris, étalée à plat dans son enveloppe nauplienne, se referme aussitôt après sa sortie. Il m'est arrivé d'en rencontrer une qui, pour une raison inconnue, n'avait pu se refermer ainsi et se montrait aplatie comme un Nauplius. Ces cas monstrueux doivent être rares.

Cette dernière mue se fait, comme les autres, par la tête. Mais les mouvements énergiques des pattes de la Cypris facilitent singulièrement la délivrance.

J'ai expliqué comment les pattes biramées thoraciques se forment, comment les antennes de la Cypris se développent des antennes du Nauplius. Mais que deviennent les pattes biramées de celui-ci? On sait que la Cypris n'a pas de membres qui leur correspondent. Lorsqu'approche le moment de la dernière mue, ces pattes se flétrissent peu à peu, leur contenu mou se rétracte, et il semble qu'une partie doit rentrer dans le corps. Mais ce n'est pas la totalité. Le reste s'atrophie plus ou moins, et ce qui reste en dernier lieu, au moment de l'éclosion de la Cypris, tombe avec la dernière dépouille.

Fritz Mueller (XXIII) avait déjà vu le fait. Je l'avais observé moi-même avant d'avoir connu sa découverte, et je l'avais formellement constaté par l'examen de la dépouille abandonnée. Cependant je dois dire que, quelques fois, la dépouille m'a paru entièrement vide.

## 2. *Stade Cypris.* (Pl. XXIII.)

Il est facile de concevoir que des êtres obligés de traverser autant de phases critiques ne sont pas faciles à élever. Tous les auteurs sont d'accord sur ce point.

A. *Historique.* — FRITZ MUELLER (XXIII) est le premier qui soit arrivé à ce résultat, et il a donné de la Cypris une description très substantielle, mais malheureusement un peu brève.

M. KOSSMANN (XXXIII) a parlé aussi de ces larves d'après une préparation mal conservée dans le baume qu'il tenait de Semper. Aux faits reconnus par Fritz Mueller, il n'a apporté qu'une modification. Il affirme que les Cypris ont deux yeux. C'est une erreur, elles n'en ont qu'un.

Que M. KOSSMANN ait commis une erreur d'interprétation en jugeant d'après une mauvaise préparation, la chose n'est pas surprenante; mais ce qui a lieu de nous étonner, c'est qu'il ait cru pouvoir opposer une observation faite dans des conditions si défavorables à toutes celles que Fritz Mueller avait faites sur des animaux vivants.

Voilà pourtant l'homme qui reproche si durement à M. HESSE la légèreté de ses jugements.

Enfin M. GIARD (XXXV) a obtenu aussi des Cypris, mais il n'a donné aucun renseignement sur l'organisation de ces larves; en outre, ce qu'il dit de la durée des transformations montre qu'il n'a jamais eu des éclosions tout à fait normales.

*B. Éducation des larves.* — Le problème de l'éducation des Cypris est assez difficile à résoudre pour qu'il ne soit pas déplacé de donner quelques indications sur les moyens qui m'ont réussi. M. GIARD, cependant, trouve la chose facile et estime qu'il suffit de couvrir les cuvettes et d'élever de temps en temps le niveau de l'eau. En agissant ainsi, sans autres précautions, on se ménage de nombreux succès. M. GIARD a pu réussir par son procédé à obtenir par hasard des Cypris, mais je crois pouvoir assurer qu'il n'en a pas obtenu à volonté.

J'ai naturellement employé son procédé, mais j'ai obtenu beaucoup plus d'insuccès que de réussites. Pensant alors que les Nauplius avaient peut-être besoin d'une eau plus fraîche ou plus aérée, ou d'un fond de sable, ou de l'obscurité, ou du soleil, etc., etc., je variaï à l'infini mes procédés. Tantôt j'aérais, par injection d'air, l'eau où ils vivaient sans la renouveler; tantôt je plaçais parmi eux des algues vertes qui leur fournissaient de l'oxygène; tantôt je les plaçais dans le parc du laboratoire, c'est-à-dire, en

pleine mer, au milieu d'une eau courante absolument pure, dans de grands cylindres de cristal ouverts aux deux bouts et fermés par une fine étamine de soie, etc., etc. Je n'en finirais pas si je voulais décrire les procédés variés que j'ai employés tour à tour. J'obtenais bien çà et là des Cypris, parfois même en nombre, mais jamais à coup sûr; et ce qui me désespérait, c'est que les expériences réussies paraissaient avoir été conduites absolument de la même manière que d'autres où je n'obtenais que des déceptions. Enfin, à force de noter les circonstances même les plus futiles en apparence, je parvins à dégager l'inconnue. Je suis en mesure aujourd'hui d'obtenir presque à coup sûr des Cypris, et tous ceux qui voudront suivre mes indications pourront être aussi heureux.

La chose importante, ce n'est pas la qualité de l'eau, ce n'est pas la nature des vases, ce n'est ni l'aération, ni la température, ni la lumière, ce n'est rien de tout cela, c'est la qualité des Nauplius.

Vous allez à la grève, vous cherchez des Crabes porteurs de Sacculines bien violettes, presque noires, par conséquent dont la ponte est aussi mûre que possible; vous en rapportez cinq, six, dix; vous les mettez dans des cuvettes pleines d'eau de mer et vous attendez l'émission des Nauplius. Évidemment, toutes ces Sacculines ne sont pas exactement au même degré de maturité, et cependant il leur arrivera le plus souvent d'émettre toutes leurs Nauplius en quelques heures. C'est ce fait qui éveilla le premier mon attention. Cela semble indiquer que le changement dans les conditions extérieures, si faible qu'il soit en apparence, influence fortement la Sacculine et la détermine à émettre ses larves plus tôt qu'elle n'aurait fait dans les circonstances normales.

Eh bien, toutes ces émissions prématurées sont des avortements. Les larves pourront être en apparence pleines de vie, mais vous aurez beau les entourer des soins les plus assidus, elles n'arriveront pas à bien. Or, sur vingt émissions de Nauplius obtenues expérimentalement, dix-neuf seront dans ce cas. Il est donc absolument nécessaire de savoir reconnaître les bonnes.

Pour multiplier les chances d'en obtenir, voici le moyen que je conseille : Cherchez à la grève des Sacculines aussi violettes que possible, et, quand vous en aurez recueilli trois ou quatre, hâtez-vous de rentrer, car c'est surtout le ballotement de la marche qui paraît provoquer l'avortement. Mettez-les dans l'eau bien pure, couvrez d'un verre et surveillez l'émission des Nauplius. Celles qui se feront vite, en quelques contractions du manteau, rejetez-les. Voilà une première épuration. Parmi celles qui se feront lentement, examinez avec attention le produit. Si, outre les larves en apparence bien vigoureuses, vous apercevez quelques débris de tubes ovigères, rejetez le tout ; si quelques Nauplius se reposent au fond, rejetez le tout ; si l'ensemble a une teinte rougeâtre, rejetez le tout. Il ne vous servirait de rien de trier les larves les plus vigoureuses pour les élever à part. Elles n'ont de sain que l'apparence.

Ne gardez que les cuvettes où les Nauplius, bien séparés les uns des autres, nagent tous dans l'eau, ont une teinte générale grise et se montrent très actifs.

Si, au bout de quelques heures ou le lendemain, se montre un des symptômes de mauvais augure qui ont été signalés, rejetez le tout.

Par une sélection méthodique habilement conduite, vous arriverez à ne garder que les essaims vraiment bien portants. Il faudra en sacrifier beaucoup pour cela. Mais les Sacculines sont si abondantes que cela a peu d'importance.

Après quelques essais, on arrive à reconnaître du premier coup d'œil les bonnes émissions des mauvaises à un je ne sais quoi que je ne puis décrire, mais qui se sent fort bien et que tout le monde peut arriver à reconnaître avec l'habitude.

Un essaim vraiment bon, né à point dans des conditions normales, est très facile à élever. Il suffit de tenir la cuvette couverte. La précaution d'élever le niveau de l'eau m'a paru plus nuisible qu'utile.

Dans ces conditions, les Nauplius ne tombent jamais au fond de l'eau, même pour muer. ou, du moins, ils le font isolément, et le

gros de l'essaim nage nuit et jour. La nuit, il se répand au hasard dans la cuvette; le jour, il se rassemble du côté de la lumière.

La durée totale des transformations est alors de quatre jours seulement. Lorsqu'elle s'élève à cinq, et surtout à six ou sept jours, l'évolution n'a pas été tout à fait normale, et les Cypris sont bien moins actives. C'est alors surtout qu'elles s'unissent les unes aux autres et forment des ilots flottants à la surface du liquide, et c'est ce qui me fait dire que M. GIARD n'a sans doute jamais eu d'éclosions de Cypris tout à fait saines.

C. *Description de la Cypris* (pl. XXIII, fig. 13 à 19). — Avant d'aborder l'étude détaillée des différentes parties, je crois utile de décrire rapidement la conformation générale de la larve.

a). *Conformation générale.*—La Cypris venant de naître (fig. 13) mesure 2 dixièmes de millimètre de long sur 8 centièmes de millimètre dans sa plus grande largeur de droite à gauche et autant ou un peu plus d'épaisseur, c'est-à-dire d'avant en arrière. Sa forme rappelle celle d'un jambon. Son bord dorsal ou postérieur est régulièrement convexe; son bord ventral est fortement convexe au niveau du tiers moyen, rectiligne en haut et concave en bas. Il rejoint le bord dorsal sous un angle presque droit en haut, très aigu en bas. Un simple coup d'œil sur la figure 13 en dit plus que toutes les descriptions.

Elle est revêtue d'une carapace formée de deux moitiés symétriques, continues et non articulées sur le dos. En avant, le bord libre des deux valves est séparé par un intervalle plus large en haut et surtout en bas qu'au niveau de la plus forte convexité. Entre ces deux valves, on voit sortir en haut deux antennes (*A*), en bas, six paires de pattes biramées (*I*) munies de soies, et, tout à fait à l'extrémité, une petite queue bifide (*D*).

Le corps est composé de trois segments : 1° une tête indivise, portant les antennes et formant au moins les deux tiers du volume total; 2° un thorax articulé avec la tête et composé de six articles

munis chacun d'une paire de pattes natatoires biramées; 3° enfin un *abdomen* tout à fait rudimentaire et soudé à l'extrémité du thorax dont il ne semble former qu'un appendice.

b). *Tête*. — La tête (fig. 13) est de beaucoup la partie la plus importante. La cavité du corps est tout entière creusée exclusivement dans le segment céphalique, en sorte que la tête contient tous les viscères de l'animal, tous ses organes essentiels : le reste de la réserve vitelline (*V*), les glandes frontales (*G*), l'œil (*O*), l'ovaire (*Ov*) et tout l'appareil musculaire et tendineux, qui sert à mouvoir les antennes et l'ensemble du thorax. En outre, la carapace est tout entière une dépendance du segment céphalique seul.

α). *Carapace et loge thoracique*. — Cette carapace revêt, en effet, toute la tête et lui adhère dans toute son étendue. En haut et en avant, elle ne dépasse pas ses limites; mais, du côté inférieur, elle se prolonge en arrière comme les pans de l'habit connu sous le nom de *frac* et circonscrit une cavité ouverte en avant où se loge le thorax. Cette cavité est limitée en haut par une surface plane inclinée en bas et en avant, dans toute l'étendue de laquelle le thorax s'articule avec la tête, en arrière et sur les côtés par le prolongement de la carapace. Elle est ouverte en avant dans toute sa hauteur, et c'est par cette ouverture que passent les pattes biramées et même le thorax entier dans certains mouvements qui seront décrits plus loin. Large en haut, elle se termine en pointe vers le bas. Le thorax n'est relié en aucun point à ce prolongement de la carapace; ses parties latérales et postérieure sont en rapport avec elle et la touchent, mais sans jamais s'unir à elle, et c'est ce qui permet de rapporter la carapace tout entière au segment céphalique seul.

β). *Antennes*. — Chaque antenne (*A* dans toutes les figures) est composée de trois articles. Le troisième ou article terminal, à peu près conique, est convexe en dessus et muni en dessous d'une encoche accentuée encore par la présence d'une sorte de talon situé au-dessous d'elle, tout près de l'articulation avec le segment précédant

(fig. 13 et 14). Dans cette encoche s'insèrent trois appendices. Le plus élevé (*b*) est biarticulé. Il est formé d'un article basilaire cylindrique, surmonté d'un petit segment terminal en forme de flamme de bougie. Le second (*f*) est uni-articulé, formé d'une grande feuille ovulaire sessile. Il est extrêmement délicat, si mince et si transparent qu'on ne le distingue que par son contour et par quelques rares granulations éparses au milieu. Le troisième (*s*) est uni-articulé également; il a la forme d'une sorte d'ergot recourbé. Il est, d'ailleurs, plus terrible en apparence qu'en réalité, car il n'est guère plus solide que l'appendice lancéolé. Il est souple, se plie et se retourne facilement. Ce n'en est pas moins un organe d'adhésion, mais parfaitement incapable de faire une blessure quelconque à des tissus un peu résistants. Il est probable que l'appendice foliacé et celui qui est biarticulé sont de simples organes tactiles. Les dimensions sont 15  $\mu$  pour l'appendice biarticulé, 18  $\mu$  pour le foliacé et 30  $\mu$  pour celui en forme de sabre ou d'ergot.

Le deuxième ou moyen article de l'antenne est allongé. Son bord supérieur ou postérieur (selon que l'antenne est dirigée en avant ou en haut) est convexe; son bord inférieur (ou antérieur) est légèrement excavé. Sa surface est chitinisée dans toute son étendue.

Le premier article ou article basilaire est conique, très évasé à la base, tronqué à son sommet par lequel il s'unit au précédent. Il n'est protégé qu'en avant par un tégument chitinisé. Le reste de ses parois est membraneux, et cette membrane se continue avec celle, tout aussi molle, qui revêt la face antérieure du corps entre les deux valves. Elle n'est pas, à proprement parler, articulée avec elle. Cet article est très évasé à la base; comme je l'ai déjà dit, son bord postérieur ou supérieur très court se relève presque aussitôt pour se perdre dans les téguments du corps; son bord inférieur ou antérieur, au contraire, est relativement très long. A sa base, au point où il s'insère sur le corps, il donne attache à un ligament qui se porte sur une pièce chitineuse en forme d'H (*h*) que l'on voit très facilement à travers la paroi du corps. Cette pièce est contenue dans l'intérieur du corps.

C'est une sorte de ligament chitineux, homologue de celui que Fritz Mueller (XXIII) a vu chez son *Lernæodiscus*. Il est formé de deux branches longues parallèles réunies par une branche courte transversale. La longue branche supérieure est libre en avant, et s'unit par son extrémité postérieure à celle du côté opposé. Les deux antennes prennent ainsi appui l'une sur l'autre. La longue branche inférieure s'insère en avant à la portion chitinisée des téguments du premier article de l'antenne par l'intermédiaire d'un court ligament, comme je l'ai expliqué plus haut; par son extrémité postérieure, elle donne naissance à un second ligament plus long, qui se porte en haut et en arrière et s'insère à la carapace. Le point précis de cette insertion est marqué par une petite dépression anguleuse, située près du bord dorsal, au-dessus de l'œil. Il y a là, de chaque côté, une petite apophyse d'insertion, qui se trouve masquée dans la figure 13 par le pigment, mais que l'on voit bien en *a* dans les figures 21 et 22.

Entre ses deux extrémités, la longue branche inférieure du tendon chitineux en H donne insertion, dans toute sa longueur, à un muscle large et plat (*r*) qui va s'insérer, d'autre part, en arrière et beaucoup plus bas à la carapace. C'est le *muscle rétracteur de l'antenne*. Il est nettement strié. Une longue fibre musculaire (*m''*) traverse toute la longueur de l'antenne et va s'insérer au sommet de l'article terminal qu'elle est chargée de mouvoir.

Les antennes sont sans cesse en mouvement comme pour saisir quelque objet. Je n'ai pas trouvé de muscle protracteur, il me paraît peu probable cependant que la protraction soit simplement l'état naturel, causé par l'élasticité des parties entrant en jeu dès que le muscle rétracteur cesse de se contracter. En tout cas, elle n'est pas énergique. La rétraction, au contraire, est très puissante. C'est le mouvement important pour la larve, car elle doit s'accrocher à sa victime après l'avoir trouvée.

γ. *Filaments sensoriels*. — Lorsqu'on examine avec soin une Cypris couchée sur le flanc, on voit parfois sortir de la carapace, au-dessous de chaque antenne, un filament (*l'*) mince et si délicat qu'il est à peine

visible. Ces filaments ont des contours si peu accentués, qu'on ne peut jamais voir à travers la carapace, à quel point ils se rendent pour s'insérer au corps. Fritz Mueller (XXIII) les a bien vus et les considère comme dérivés des filaments frontaux du Nauplius. La chose paraît probable. Cependant j'ai pu une fois les observer en entier, et ils m'ont paru avoir des rapports étroits avec les antennes. Ils semblaient s'attacher à elles, au point où le bord antérieur se perd dans les téguments de la face ventrale. Leur longueur totale est de 4 centièmes de millimètre. Chacun d'eux est formé d'une partie basilaire plus solide et d'un filament terminal extrêmement délicat. C'est sans doute un organe d'olfaction, tandis que les appendices sensoriels du bout de l'antenne sont des organes de tact.

On ne voit aucune trace des membres biramés du Nauplius.

L'organisation intérieure ne peut être reconnue par le seul examen par transparence. Il faut l'étudier, en outre, au moyen des coupes (V. p. 572).

δ). *Ectoderme*. — Dans toute la région céphalique du corps, la carapace chitineuse est doublée d'une couche continue de cellules qui représentent certainement l'ectoderme (*e*, fig. 16 et 17). Cette couche n'est plus, comme chez le Nauplius venant d'éclore, interrompue du côté dorsal, en arrière des globules vitellins. Elle est partout présente. Elle est formée de petites cellules cubiques nucléées de 5  $\mu$ . environ de diamètre. Le prolongement de la carapace qui forme la paroi de la loge thoracique est également doublé plus ou moins loin par cette assise cellulaire. Il est formé naturellement de deux lames chitineuses rapprochées. Vers le bas, ces deux lames ne sont point séparées par un intervalle appréciable, mais au voisinage de la tête il y a un certain espace entre elles et là se réfugient souvent des granulations pigmentaires ou des globules vitellins.

ε). *Œil*. — L'œil est l'organe intérieur qui s'aperçoit le plus facilement. C'est une tache foncée, de forme irrégulière située près du dos, beaucoup plus bas que chez le Nauplius. Il est médian et unique, quoi qu'en ait dit M. KOSSMANN (XXXIII). Sur les coupes

on reconnaît (fig. 18) qu'il est formé d'une masse pigmentaire dans laquelle sont noyées deux lentilles hémisphériques incolores tournées l'une à droite, l'autre à gauche.

ζ). *Vitellus et pigment.*—On voit avec la plus grande facilité un certain nombre de vésicules réfringentes (*V*), dernier vestige de l'abondante réserve vitelline du Nauplius. On en trouve un groupe de grosses, sur les côtés, en dehors de l'ovaire, au-dessus du thorax. Un autre groupe, plus petit, se voit plus haut, près du bord antérieur. D'autres, de moindre importance, se rencontrent vers le bas dans l'épaisseur des bords latéraux de la carapace très mince cependant à ce niveau. Elles sont noyées dans un pigment brun et terre de Sienne (*p*); souvent on trouve là une gouttelette réfringente d'un beau jaune d'or. Cette traînée pigmentaire se prolonge le long du bord libre de la carapace jusqu'à l'orifice des glandes frontales. Une autre occupe le haut du bord dorsal.

η). *Glandes frontales.*—Les glandes frontales (*G*) sont semblables à ce qu'elles étaient chez le Nauplius; mais, au lieu d'aboutir à un prolongement en forme de corne, elles s'ouvrent au ras des téguments, près du bord libre, à la réunion du tiers moyen avec le tiers supérieur, de chaque côté par deux petits orifices ovales, contigus, très nets (*g*). Je ferai, au sujet de ces prétendues glandes, les mêmes réserves que plus haut chez le Nauplius (p. 569).

En arrière et un peu au-dessous d'elles, on voit souvent un amas réfringent en forme de rosace irrégulière. Ce n'est là rien autre chose, à ce que je crois, que de la matière grasse vitelline qui a pris une forme bizarre (fig. 13, *V*, celui du haut).

θ). *Ganglion nerveux.* — Entre les antennes, au-dessus de l'œil, j'ai aperçu plusieurs fois une masse d'apparence cellulaire, pas très bien délimitée, qui m'a paru être le ganglion nerveux; mais je n'ose rien affirmer parce que je ne l'ai pas retrouvée sur les coupes.

ι). *Ovaire.* — Entre les glandes frontales en haut, le thorax en bas, les muscles rétracteurs des antennes en arrière, le bord libre du corps en avant, il reste encore dans la cavité céphalique un vaste

espace à peu près arrondi. Cet espace est occupé par une masse cellulaire plus ou moins sphérique qui est l'ovaire (*Or*, fig. 13, 16 et 17). C'est cette même masse que j'ai décrite plus haut chez le Nauplius et qui a passé dans la Cypris. Ses cellules s'entrevoient par transparence sur la Cypris vivante lorsqu'on l'examine avec un bon objectif à immersion; mais, sur les coupes, on la reconnaît avec la dernière évidence. On constate qu'elle est composée de petits corps arrondis, munis d'un point central foncé, qui sont, à n'en point douter, les noyaux nucléolés de cellules dont le corps protoplasmique est très réduit. Une membrane très fine, mais partout distincte, enveloppe le tout, et c'est là principalement ce qui permet de considérer l'ensemble comme un organe particulier et non comme un amas de cellules mésodermiques sans signification spéciale. D'ailleurs, de pareilles cellules mésodermiques se voient sur les coupes, entre l'ectoderme et l'ovaire, mais en dehors de la membrane de celui-ci. Quant à la désignation d'ovaire que je donne à cet organe, on verra plus loin comment je la justifie.

c). *Thorax*. — Le *thorax* (*T*, fig. 13, 16 et 17) est une masse pleine. La cavité du corps ne se prolonge pas à son intérieur. Il est divisé en six segments représentant autant d'anneaux et qui portent chacun une paire de membres biramés. Les six segments sont séparés les uns des autres par des lignes très nettes, mais ils ne sont pas articulés entre eux. Ils forment un tout solide, très mobile dans son ensemble, mais inflexiblement lié dans ses diverses parties.

Il s'unit par sa face supérieure large et plane, oblique en bas et en avant, à la face inférieure de la tête et forme avec elle une articulation très mobile. Son sommet, tourné en bas et en avant, donne insertion à l'abdomen (*D*). Sa face antérieure, plane, donne attache aux six paires de membres biramés (*I*). Ses bords dorsal et latéraux sont libres dans la loge formée par le prolongement de la carapace.

Il est formé de six segments superposés qui vont en diminuant de taille de haut en bas. Le premier est celui qui s'articule avec la tête,

et il a toute la largeur de cette surface d'insertion, soit 7 centièmes à 8 centièmes de millimètre. Le second arrive au même niveau en avant, mais il est en retrait du côté dorsal sur le précédent. Les suivants se comportent de même, chacun par rapport à celui qu'il suit, et le dernier n'a pas 1 centième de millimètre de largeur. Leur hauteur presque égale pour tous est de 8 à 9  $\mu$ . Chacun est formé de deux faisceaux divergents de fibres musculaires parallèles (*m'*), très nettement striées, qui prennent insertion à la partie supéro-dorsale du segment, descendent parallèlement à ses faces et se fixent en bas sur les membres biramés de la paire correspondante qu'ils sont chargés de mouvoir. Les segments sont séparés les uns des autres par des intersections chitineuses qui servent à l'insertion des muscles et qui dessinent à l'extérieur les limites des anneaux.

A la partie la plus élevée de la face par laquelle il s'articule avec la tête, le thorax donne insertion à un faisceau musculaire strié visible par transparence, mais qu'on ne distingue bien que sur les coupes. Fritz Mueller (XXII) l'avait déjà signalé sur son *Lernæodiscus*. Ce faisceau monte obliquement en haut et en arrière dans la cavité céphalique et va s'insérer à la face dorsale de la carapace en arrière de l'œil. C'est le *muscle rétracteur du thorax* (*r'*, fig. 13 et 16) dont nous étudierons un peu plus loin les fonctions.

*Membres thoraciques.* — Les six paires de pattes (fig. 15, et I, fig. 13) que porte le thorax sont disposées sur deux rangées symétriques. Chacune est formée d'une partie basilaire simple et de deux rames terminales.

La portion basilaire simple est formée d'un seul article dont le contour sinueux est agrémenté d'encoches et d'apophyses dont la figure 15 donne l'idée plus aisément qu'une description. Elle est surmontée de deux rames articulées avec elle et composées chacune de deux articles placés bout à bout. De ces deux articles le premier, élargi aux extrémités, rétréci au milieu, est surmonté d'une forte

soie rigide dirigée sur son prolongement. Cette soie n'existe qu'à la rame externe. L'article terminal est ovalaire, convexe en haut, rectiligne ou un peu concave en dessous et orné sur ce bord inférieur de quatre encoches profondes. Au fond de chacune d'elles s'insère une longue soie chitineuse. Les deux rames sont identiques sauf les dimensions un peu moins grandes de l'interne et l'absence de la forte soie rigide sur son article basilaire.

Il y a donc en tout six paires de ces soies ou plutôt de ces épines immobiles et vingt-quatre faisceaux de chacun quatre longues soies souples, mobiles avec les articles qui les portent et toujours dirigées parallèlement.

La longueur des membres est 2 centièmes de millimètre; celle des épines rigides un peu moins, et celle des longues soies 5 centièmes de millimètre ou un peu plus.

Outre ces membres, il m'est arrivé une ou deux fois de voir, sur des *Cypris* très étendues, au-dessus de la première paire de pattes thoraciques, une paire de petits appendices courts très rapprochés de la ligne médiane. — Je n'ai jamais pu les voir assez longtemps pour les dessiner. Un mouvement de l'animal les dissimulait aussitôt. Chez le *Nauplius*, après les premières mues, j'ai vu quelque chose de pareil. Il y a là certainement quelque appendice, mais ce que j'ai vu est trop vague pour que je puisse en parler aujourd'hui plus nettement.

Les mouvements du thorax et des membres sont très remarquables. Lorsque le muscle rétracteur du thorax est contracté, ce qui est fréquent lorsque la *Cypris* est au repos et obligatoire lorsqu'elle nage, le thorax est retiré dans sa loge qu'il emplit complètement (comme dans la figure 13). Mais, parfois, quand la *Cypris* est au repos, on voit le thorax basculer en haut et en avant en tournant lentement sur son articulation avec la tête et faire saillie au dehors. Dans ce mouvement, la face qui porte les pattes et qui est normale-

ment tournée en avant devient presque horizontale et regarde en haut. C'est là un mouvement naturel et assez fréquent. Quand la Cypris veut nager, elle commence par faire rentrer son thorax dans sa loge. Les membres biramés font seuls saillie hors de la carapace. Alors les muscles des segments thoraciques se contractent rythmiquement avec énergie, les rames battent l'eau toutes ensemble avec un accord parfait, et les soies, mues par elles, font progresser vivement l'animal.

La Cypris est beaucoup plus vive que le Nauplius et a une allure toute différente. Tandis que celui-ci nage par petits bonds fréquemment répétés, soit sur le ventre, soit sur le dos, la Cypris nage sur le côté et parcourt de longs espaces d'un trait. Un seul coup de ses vingt-quatre rames suffit pour lui faire parcourir plusieurs fois la longueur de son corps.

d). *Abdomen*. — La tête et le thorax ont été décrits, je n'ai plus à décrire que l'abdomen (*D*, fig. 13). Très rudimentaire, il forme à l'extrémité du thorax un simple appendice médian. Son volume n'est pas supérieur à celui d'un des membres thoraciques. Il est invariablement soudé au thorax, suit tous ses mouvements d'ensemble, sort avec lui de la loge de la carapace et y rentre avec lui. Il n'a pas de mouvements propres. Il a la forme d'un court prolongement conique, mais un peu étranglé au milieu. L'extrémité forme le sommet tronqué et porte une paire de petits appendices parallèles ou légèrement divergents, munis chacun de deux longues soies recourbées.

Il n'y a ni bouche, ni anus, ni tube digestif.

Telle est l'organisation de la Cypris des Sacculines. L'interprétation que j'ai adoptée relativement à la détermination des segments du corps n'est pas celle qu'avait préférée FRITZ MUELLER (XXIII). Ce savant comparait ce que j'ai appelé *abdomen* au *telson* des crustacés

supérieurs et à l'article précédent formant avec lui la nageoire caudale, et ce que j'ai appelé *thorax* au reste de l'*abdomen*. Le segment indivis que j'ai appelé *tête* représenterait en ce cas un *céphalothorax*. Après les travaux récents et surtout ceux de CLAUS (XLVI), l'interprétation que j'ai adoptée peut seule se soutenir.

### 3. *Stade kentrogone.*

(*Fixation de la Cypris et inoculation de la Sacculine.*)

(Pl. XXIII, fig. 20 à 29.)

Ce n'est pas tout de faire éclore des Cypris. Le point important est de les faire fixer et de voir comment elles se transforment en Sacculines. Du stade Cypris à celui de Sacculine jeune, tout est mystère, et je ne crains pas d'être démenti en disant qu'aucun zoologiste n'a encore soulevé le plus petit coin du voile. On ignore non seulement la fixation de la Cypris et ses transformations, mais jusqu'à l'existence même de la Sacculine larvaire et jusqu'au lieu où il faut la chercher.

Le problème est d'autant plus intéressant que la Sacculine, à l'âge où on la connaît, ne ressemble à rien, pas plus à sa larve cypridienne qu'à n'importe quel autre animal adulte ou non, excepté, bien entendu, au *Peltoaster* et aux genres voisins pour lesquels le problème se pose également. Les hypothèses hasardées pour combler ces lacunes sont inexactes; celles de M. KOSSMANN (XXXIII, XXXIV) en particulier n'ont d'autre mérite que de donner la mesure de l'imagination de leur auteur.

A. *Fixation de la Cypris.* — Ainsi que je l'ai déjà brièvement indiqué, la Sacculine, avant d'être externe, vit à l'intérieur du Crabe. En cherchant des Sacculines internes de plus en plus jeunes pour voir si les moins avancées ne montreraient pas quelque conformité d'organisation avec la Cypris, je remarquai qu'il existe un rapport frappant entre l'âge du parasite et celui de l'hôte. *Les plus jeunes Sacculines internes se trouvent toujours sur les plus petits Crabs.* Elles

ne sont pas rares sur ceux de 8 à 10 millimètres de diamètre. On en trouve sur ceux de 4 à 6 millimètres également, et même une fois j'en obtins une d'un Crabe de 2 millimètres et demi dans sa plus grande largeur.

Cette découverte me fut plus nuisible qu'utile. En scrutant minutieusement toutes les parties de l'animal infesté, je ne trouvai pas plus que sur des Sacculines plus grosses la moindre trace de Cypris, et je constatai que les racines du parasite avaient déjà envahi le corps tout entier du Crabe, jusqu'à l'article terminal de la première paire de pattes. Je me dis qu'une métamorphose si complète ne pouvait être l'œuvre d'un jour; que, d'autre part, il n'y avait pas longtemps qu'un si petit Crabe était encore Mégalope ou même Zoé, et, dépassant le but, je me persuadai que la fixation avait lieu sur les Crabes pendant la période larvaire.

On m'accordera, je pense, que cette erreur était bien naturelle. Pour l'excuser, je ne la déplore pas moins, car elle me porta à entamer de longues recherches pour la vérifier.

Il fallut chercher des Zoés et des Mégalopes. Je n'en trouvai point. On sait combien la pêche pélagique est inconstante. Ce qu'elle donne aujourd'hui à profusion, elle le refusera demain et, plus tard, pendant des semaines entières.

Je dus me résoudre à élever des Crabes femelles porteurs d'œufs et à attendre le bon vouloir de l'éclosion. Malheureusement, la saison était avancée, et ces Crabes eux-mêmes étaient rares.

Le lecteur me saura gré de lui faire grâce des difficultés de tout genre que je fus obligé de surmonter pour faire éclore les Zoés et les garder vivantes.

J'en obtins enfin ! Peine perdue !

J'eus beau les mettre en présence des Cypris dans toutes les conditions possibles d'âge, de lumière, d'aération, etc., jamais une Cypris n'attaqua une Zoé. Et cependant les essaims mélangés des deux larves dansaient ensemble dans la même cuvette, tous groupés vers la lumière, dans les meilleures conditions pour se rencontrer.

Il fallut abandonner cette idée. *La Cypris ne se fixe pas sur la Zoé.*

Se fixe-t-elle sur le Mégalope?

Il me fut impossible de m'en procurer. Je gardai pendant vingt-six jours des Zoés vivantes sans les voir muer et se transformer.

Songeant à ces difficultés, je fis enfin réflexion que deux larves pélagiques, l'une bien petite, l'autre microscopique, nageant dans l'Océan infini, devaient avoir bien peu de chance de se rencontrer, et j'en revins, fort heureusement pour moi, à l'idée de la fixation sur le jeune Crabe. Dans les petites flaques d'eau que laisse la mer en se retirant, les petits Crabes abondent, et les chances de rencontre sont bien plus grandes pour lui que pour le Mégalope ou pour le Zoé.

Je pris donc un jour de tout petits Crabes, de 4 à 8 millimètres de large, et les mis dans une cuvette pleine de Cypris qui venaient d'éclore.

Au bout de quelques heures, je les retirai, les ouvris, les examinai avec soin. Rien!

Mais les Crabes, qui fuient la lumière, se retiraient à l'endroit le plus obscur de la cuvette, tandis que les Cypris se rassemblaient au point le plus éclairé. C'était là peut-être la cause de l'insuccès.

Je forçai alors mes Crabes à rester au milieu de la foule des Cypris en les attachant par une patte au moyen d'un fil.

Je les vis dans ce cas, non sans irritation, saisir fort adroitement mes Cypris avec leurs pinces, les porter à leur bouche et les avaler par douzaines, et cela d'un mouvement si vif et si précis que mes Cypris diminuaient à vue d'œil. Le petit drame se passait juste à l'inverse de ce que j'avais espéré. Ce n'était pas les Cypris qui attaquaient mes Crabes, mais ceux-ci qui mangeaient mes Cypris. Si je ne fusse intervenu, celles-ci eussent été à la fin toutes dévorées.

J'amputai alors les Crabes de leurs grosses pinces.

Ils arrivèrent bien encore à saisir avec leurs pattes-mâchoires

quelques Cypris qui s'aventuraient trop près d'eux ou même à les pousser dans leur bouche par un mouvement d'ensemble de leurs huit pattes ambulatoires, mais la consommation fut tout au moins considérablement ralentie.

Après quelques heures, j'examinai mes Crabes. Aucune Cypris ne s'était fixée sur eux.

Je les sacrifiai. Je scrutai leur cavité générale. Rien!

J'ouvris alors le tube digestif et trouvai l'estomac plein de Cypris, mais bel et bien mortes et en partie digérées.

Cela me causa une certaine déception, car, en voyant les Crabes manger si gloutonnement les Cypris, je m'étais demandé si celles-ci ne pouvaient arriver presque intactes dans l'estomac et si l'inoculation n'avait pas lieu par cette voie.

Je me résignai alors à abandonner les petits Crabes à eux-mêmes, dans les cuvettes à Cypris et à les examiner de temps à autre, pensant que peut-être celles-ci devraient vieillir ou même subir quelque transformation nouvelle avant de se fixer.

Pendant trois jours, mes recherches furent vaines; mais, le matin du quatrième, je trouvai enfin des Cypris fixées, de la manière que je décrirai plus loin. Donc, c'était bien une question d'âge. *Les Cypris ne se fixent qu'après trois jours au moins de vie libre.*

Comme mes Crabes étaient épuisés, j'en mis de nouveaux dans la cuvette aux Cypris et les examinai dans l'après-midi et le soir. Aucun n'avait été attaqué. Mais, le lendemain matin, je les trouvai tous atteints et porteurs de une à huit ou dix Cypris parfaitement fixées. Donc *la fixation n'a lieu que la nuit*, et voilà la seconde condition nécessaire et suffisante pour que la fixation ait lieu.

Cette dernière circonstance me chagrinait, car, dès les premières heures de leur fixation, les Cypris subissaient des transformations remarquables, et je craignais de ne pouvoir les bien observer à la lumière artificielle.

Mais, sans doute, les Cypris ne supputent pas les heures, et c'est l'obscurité seulement qu'elles attendent pour se fixer.

Pour vérifier ce point, je pris des petits Crabes rapportés à l'instant de la grève et les mis dans la cuvette aux Cypris, alors âgées de cinq jours. Je couvris la cuvette d'une planche, et je mis sur le tout une épaisse étoffe noire.

Quatre heures plus tard, la fixation était faite.

Le problème était dès lors complètement résolu et il me fut facile de me procurer des Cypris fixées autant que j'en eus besoin. J'ai refait plusieurs fois l'expérience tout entière et toujours avec le même succès. Ceux qui voudraient vérifier mon travail pourront être aussi heureux s'ils suivent mes indications. Faire éclore des Cypris par des moyens indiqués plus haut (p. 581 à 584), les laisser vivre trois jours au moins, puis les mettre à l'obscurité en présence de Crabes de 3 à 12 millimètres de large.

Dès que la fixation est faite, il convient d'isoler les Crabes et de les élever avec soin pour savoir la date précise des transformations successives que subit la Cypris à partir de ce moment.

Une circonstance favorable, sans être nécessaire, est la mue du Crabe. Sur un Crabe qui venait de muer dans la cuvette aux Cypris, vingt-sept de celles-ci se fixèrent en une nuit; et je ne compte que celles que j'ai pu découvrir. Sur ses camarades à peau dure, un petit nombre seulement s'étaient attachées, généralement une à trois, souvent cinq à six, parfois dix à douze.

Les matériaux ne m'ont pas manqué, on le voit <sup>1</sup>, pour étudier les transformations que je vais décrire un peu plus loin. Mais je dois, avant d'en aborder l'étude, expliquer comment se fait la fixation.

La surface des téguments du Crabe est ornée presque partout de poils. Ces poils ont des dimensions diverses : les uns, petits, coniques, sont simplement plumeux, c'est-à-dire garnis de soies fines parallèles,

<sup>1</sup> Je ne saurais me dispenser de déclarer ici combien le concours dévoué que j'ai trouvé dans le personnel de la station m'a été utile. Sans lui, le temps matériel m'eût manqué pour mener de front la recherche des animaux, l'élevage des Cypris, les soins incessants à donner aux Crabes infestés, et les observations microscopiques.

dirigées comme les barbes d'une plume (fig. 24, à droite), les autres, beaucoup plus grands, sont garnis de soies qui sont elles-mêmes plumeuses (fig. 21). Les uns et les autres sont creux. Ils s'insèrent à la carapace dans des orifices dont celle-ci est percée. Ces orifices ont un diamètre supérieur à celui des poils qu'ils traversent, et l'espace annulaire non rempli par le poil est occupé par une membrane de même forme qui s'insère sur le poil par sa circonférence interne, et au pourtour de l'orifice par sa circonférence externe (fig. 23 et 44). C'est une sorte de membrane d'articulation qui donne au poil une certaine mobilité autour de son insertion sur les téguments. On va voir à quoi servent ces renseignements qui paraissent peut-être hors de saison.

Les Cypris, guidées sans doute vers les Crabes par leurs filaments olfactifs, les atteignent, tâtent avec leurs antennes sans cesse en mouvement et munies d'appendices tactiles, et finalement s'accrochent à un poil, tout près de sa base, par l'appendice en forme d'ergot de l'antenne. Les forts muscles rétracteurs se contractent alors et maintiennent la Cypris invariablement accrochée au point qu'elle a choisi. Une seule antenne, tantôt la droite, tantôt la gauche, s'accroche ainsi; l'autre reste libre. C'est dans cette position que l'on trouve les Cypris au moment même où elles viennent de se fixer.

C'est aux poils du dos et surtout des pattes qu'elles s'attachent le plus volontiers, surtout à ces derniers et principalement à ceux qui sont placés sur la membrane souple qui rejoint les parties dures au niveau des articulations. C'est en ce point qu'est fixée la Cypris représentée, grossie vingt fois, par la figure 20. *Jamais les Cypris ne se fixent à la face repliée de l'abdomen.*

B. *Transformations de la Cypris.* — Les Cypris qui ne trouvent pas à se fixer peuvent vivre longtemps sans perdre la faculté de se transformer dès qu'elles auront trouvé un hôte. Pour elles, c'est sans doute une question de réserve vitelline. Tant que cette réserve existe, les Cypris se nourrissent par autophagie et puisent dans la

consommation de leur vitellus les forces nécessaires pour nager à la recherche d'un Crabe. Mais quand cette réserve est épuisée, elles doivent mourir de faim, si elles n'ont trouvé un hôte, car elles n'ont ni bouche, ni anus, ni tube digestif. J'en ai conservé près de dix-sept jours ainsi. Elles paraissent n'avoir guère perdu de leur vigueur primitive, mais aucun changement ne s'était produit en elles, et il eût été impossible de les distinguer de Cypris écloses depuis vingt-quatre heures.

Chez quelques-unes, cependant, j'ai vu se former sous la carapace dorsale des poils courts et raides, dirigés obliquement la pointe en haut. C'est là un phénomène tératologique qui me paraît devoir s'interpréter ainsi. Les cellules ectodermiques, à cet âge, auraient depuis longtemps sécrété une et plusieurs cuticules chitineuses, comme on le verra plus loin, si les Cypris avaient trouvé à se fixer. La fixation n'ayant pas eu lieu, ces cellules, après une longue attente du moment propice, se décident à entrer en action; elles sécrètent ce qu'elles savent sécréter, c'est-à-dire de la chitine; mais, en raison des conditions anormales, elles le font mal et mal à propos. Ces poils sont, selon moi, l'équivalent tératologique de la couche chitineuse qui eût été sécrétée par la mue normale, si la Cypris se fût fixée.

a). *Première mue. Formation du sac* (fig. 21).—Dès que la fixation a eu lieu, immédiatement commence une série de transformations très remarquables qui ont pour but de mettre le parasite en état de percer les téguments de sa victime, chose pour lui impossible avec les faibles armes qu'il possède actuellement.

La Cypris commence par faire saillir son thorax hors de la loge de la carapace par ce mouvement de bascule que j'ai décrit plus haut. Mais le mouvement est, cette fois, beaucoup plus accentué. Le thorax (*T*), entraînant les pattes et l'abdomen, est complètement expulsé du corps, et bientôt on pourra constater qu'il s'est entièrement détaché.

Mais, pendant que ce phénomène se passe, d'autres non moins remarquables s'accomplissent ailleurs. On voit peu à peu le corps mou de la *Cypris* se contracter et se séparer de son enveloppe chitineuse comme pour une mue. En se retirant, il abandonne hors de lui les tendons chitineux en H (*h*) des antennes, lesquels, primitivement contenus à l'intérieur du corps, se trouvent ainsi rejetés au dehors. L'ectoderme (*e*) se montre nettement dessiné, surtout du côté dorsal, et forme une sorte de sac dans lequel les organes prennent un aspect de plus en plus confus. C'est à ce moment que le thorax achève de se séparer de la tête. En se détachant, il produit naturellement une large solution de continuité à la partie inférieure du sac ectodermique. C'est par ce vaste orifice que vont être expulsées toutes les parties dont le parenchyme du corps va se débarrasser pour épurer sa substance de tout ce qui est devenu inutile. Dès le commencement de la contraction, quelques vésicules de graisse ont été exprimées au dehors et sont sorties [en écartant les cellules mêmes du sac ectodermique; mais tout le reste va suivre la seconde voie.

J'ai dit que tous les organes contenus dans le sac ectodermique prennent une apparence de plus en plus indécise. Les glandes frontales en particulier semblent se dissoudre; les muscles disparaissent; le ganglion nerveux, déjà fort peu distinct auparavant, semble se fondre également. Seules, les sphères vitellines gardent toute leur netteté. Au-dessous de l'œil, on voit apparaître une grosse vésicule réfringente qui bientôt se montre sous l'aspect représenté dans la figure (*V*, celui du haut). Elle se fragmente par une sorte de cristallisation très régulière en masses disposées en cercle autour d'une d'elles qui reste centrale. Mais cette structure n'a aucune stabilité et disparaît parfois pour se reformer ensuite d'une manière plus ou moins semblable. Je considère cette masse comme formée par les éléments résiduels des glandes frontales et peut-être des muscles, liquéfiés et fusionnés avant d'être expulsés. D'autres vésicules de même nature, et sans doute ayant une origine analogue, se mon-

trent formées de petits grains réfringents rassemblés en une pelote sphérique.

En examinant avec attention, on voit tout cela descendre vers la solution de continuité de la partie inférieure. Les sphères vitellines descendent les premières, puis la ou les masses réfringentes, puis l'œil.

La figure 21 représente la [Cypris à ce moment de la transformation. On la voit accrochée par l'antenne gauche (A) à un poil. L'ectoderme (e) s'est détaché de la paroi chitineuse, et un espace notable existe déjà entre lui et l'ancienne carapace de la Cypris. Il se forme une sorte de sac allongé, peu régulier, terminé en haut par les deux lobes qui représentent les parties autrefois engagées dans les antennes, en train de rentrer dans la masse commune du corps. En bas, le thorax, en se détachant, a laissé une large plaie. En avant et surtout en arrière, les cellules ectodermiques se montrent très distinctes sur la coupe optique. Le plastron chitineux du premier article des antennes, les tendons chitineux en H (h), retenus en place par leur attache aux parties squelettiques, n'ont pu suivre le mouvement de retrait et se trouvent reléguées hors du sac. De nombreuses sphérules vitellines (V) ainsi que des parties pigmentaires (p) sont déjà tombées dans la carapace au-dessous de lui. Une d'elles est encore en train de sortir. La vésicule réfringente à éléments polyédriques suit de près. L'œil (O) est déjà descendu bien au-dessous de sa situation normale. Que reste-t-il dans le sac? Un amas de petites cellules (Ov) qu'il est facile de reconnaître pour celles que j'ai désignées sous le nom d'*ovaire* chez le Nauplius et chez la Cypris.

Dès que l'épuration est achevée, dès que tous les éléments de rebut, y compris l'œil, ont été éliminés, la solution de continuité du sac ectodermique se ferme. Cela a lieu si rapidement que je n'ai pu saisir le *modus agendi* du phénomène. Sans doute, les dernières cellules qui bordent l'orifice se rapprochent et se soudent ou bourgeonnent de nouvelles cellules qui comblent la lacune. Toujours est-il que bientôt le sac ectodermique est de nouveau complet, et

presque aussitôt il se secrète une nouvelle enveloppe chitineuse. La période de formation du sac est dès lors terminée. Tout cela a lieu si rapidement que j'ai parfois trouvé cet état complètement constitué moins de trois heures après la fixation.

Le sac ainsi formé (*S*, fig. 22) est notablement plus petit que n'était la *Cypris*. Cela se conçoit d'ailleurs, puisque de nombreux éléments de rebut ont été rejetés. Ses dimensions peu variables sont de 1 dixième de millimètre de longueur sur 3 centièmes de millimètre de largeur. Sa forme est cylindrique, un peu atténuée vers les extrémités.

En bas et sur les côtés, il est libre de toute adhérence avec l'ancienne carapace (*c*) de la *Cypris*; mais, en haut, il n'en est pas de même. Là, son enveloppe chitineuse est soudée avec la base du deuxième article des antennes, en sorte que sa cavité se continue à plein canal avec celle de ces appendices. Cette continuité ne s'aperçoit pas tout d'abord, mais sûrement elle ne s'établit pas après coup. Il est fort probable qu'en se retirant de la cavité des antennes, les cellules ectodermiques sécrètent dès ce moment une mince enveloppe de chitine qui tapisse toute la cavité intérieure de celles-ci. Cette couche, fort mince, n'est point tout d'abord apparente, mais elle se condense, devient visible et se trouve forcément, par son origine, en continuité avec l'enveloppe chitineuse du reste du sac. Quant à la carapace (*C*, fig. 22) du corps de la *Cypris*, elle n'est plus rattachée ni aux antennes ni au sac, et ne garde ses rapports avec eux que jusqu'au moment où un choc quelconque la fera tomber. Dès maintenant, elle est étrangère à l'organisme du parasite.

La constitution de la larve à ce moment, immédiatement après cette première mue, est celle que représente la figure 22 (sauf la petite pointe figurée en *K*, qui ne commence à se montrer qu'un peu plus tard). On voit en *Z* un fragment des téguments du Crabe; en *A* les antennes dont le deuxième article se continue, pour la droite comme pour la gauche, avec la paroi chitineuse du sac (*S*). Ce sac, fermé partout, est donc ouvert en haut, en deux points

situés côte à côte, de part et d'autre de la ligne médiane, et par chacun desquels il se continue avec l'antenne correspondante (V. fig. 25 pour ce détail de conformation). Le sac est encore contenu dans la carapace de la Cypris, mais rien ne le rattache à elle. Dans la cavité de cette carapace, au-dessous et en avant du sac, on voit les éléments vitellins (*V*), les masses pigmentaires (*p*) et l'œil (*O*), encore reconnaissables, mais déjà attaqués par les bactéries. Dans le haut et en avant, on voit les plastrons chitineux du premier article des antennes et les tendons chitineux en *H* (*h*) qui leur sont rattachés par un court ligament. Sur la carapace même, on reconnaît parfaitement les orifices (*g*) des glandes frontales disparues et les petites apophyses (*a*) d'insertion des ligaments antennaires. Mais tout cela est extérieur au sac. Le sac lui-même se montre, avec son enveloppe chitineuse (*S*), sa paroi cellulaire ectodermique (*e*) qui n'est plus très reconnaissable, son contenu de cellules formé sans doute exclusivement par l'ovaire de la Cypris, et, au fond, quelques sphérules vitellines et quelques amas pigmentaires (*p*) qu'il a retenus en se refermant sur eux.

b). *Seconde mue, formation du dard.*—*Larve kentrogone.*—Le sac a à peine fini de se constituer que déjà commence une nouvelle série de changements qui auront pour résultat de former un dard creux au moyen duquel le parasite percera les téguments de sa victime. Dans les cas les plus rapides et, par suite, sans doute, les plus normaux, cette phase commence quatre heures environ après la fixation et est achevée à la fin du second jour.

L'assise cellulaire ectodermique commence par sécréter une nouvelle cuticule chitineuse comme pour une mue. Cette nouvelle enveloppe ne se voit d'abord qu'à la partie supérieure du sac (fig. 22, au haut). En même temps, on voit se former au pôle supérieur une petite pointe (*K*), très pâle, dont le sommet se trouve engagé, dès sa formation, dans la cavité d'une antenne, tandis que sa base élargie se continue avec l'enveloppe chitineuse de nouvelle formation.

C'est le commencement du *dard*. A ce moment, il est si peu accentué qu'on ne peut distinguer sa conformation intérieure. Peu à peu, le contenu du sac chitineux se rétracte vers le fond. La moitié supérieure se déprime à son centre, où est implanté le dard, et s'enfonce peu à peu dans les parties profondes qu'elle déprime en s'invaginant. Il résulte de là une sorte d'entonnoir dont le sommet tourné en bas est occupé par le dard, tandis que la base établit la continuité entre la portion invaginée et celle qui n'a pas perdu ses rapports. Au fond de l'entonnoir s'insère le dard, qui a beaucoup grandi, en sorte que, malgré sa rétraction vers le fond, sa pointe se trouve presque aussi haut dans le sac qu'au début. Cet accroissement a lieu exclusivement par la base. Celle-ci, élargie en entonnoir, est noyée dans les tissus mous et s'accroît sans cesse par l'addition de nouvelles couches, tandis que le reste ne fait que se fortifier et prendre une structure plus solide, sans s'accroître dans aucun sens.

On a en ce moment l'aspect représenté par la figure 23. En *Z*, on voit un fragment des téguments du Crabe, hérissé de poils ; en *Y*, celui de ces poils auquel la Cypris s'est accrochée par une antenne (*A*), qui est ici la gauche. L'article terminal de cette antenne ne se voit pas d'ailleurs, à cause de l'opacité trop grande des parties situées au-dessous. Le sac se voit en *S*, suspendu aux antennes. Le plastron chitineux du premier article de celles-ci et le tendon chitineux en *H*, qui lui est rattaché (*h*), ne sont pas encore tombés et permettent d'orienter le sac. Il est vu ici par le côté gauche. La carapace de la Cypris (*C*) s'est complètement détachée. Elle ne tient à rien, et le moindre courant d'eau l'emportera avec les sphères vitellines (*V*), les masses pigmentaires (*p*) et l'œil (*O*) encore reconnaissable à sa teinte plus foncée. Dans le sac, on voit la masse parenchymateuse des cellules qui en forment la partie vivante, contractée et déprimée au centre, de manière que la moitié supérieure est comme invaginée dans l'inférieure, et que le pôle qui, morphologiquement, mérite le nom de supérieur, est refoulé presque au fond du sac. Le dard (*K*) émerge du fond de ce puits. Sa base seule est engagée dans la masse

cellulaire. Sa moitié inférieure se voit par transparence à travers la couche de cellules qui passe au-devant d'elle sans la toucher. Sa moitié supérieure n'est séparée de l'œil de l'observateur que par l'enveloppe chitineuse. Sa longueur, presque égale à celle du sac, atteint 7 centièmes de millimètre. Il est courbe, concave en avant, et son extrémité se dirige vers l'ouverture des cavités des antennes. On reconnaît en outre qu'il est creux, et sa pointe, taillée en biseau, ressemble à celle d'une canule de seringue hypodermique. Ce dard se montre fort, très accentué vers la pointe et de plus en plus pâle et délicat vers la base. C'est la meilleure preuve du mode de croissance que j'ai indiqué. Mais cette différence disparaîtra lorsqu'il aura fini de se développer. Le contenu du sac est toujours formé de cellules, mais très difficiles à distinguer. Le fond est plus ou moins masqué par les mêmes vésicules réfringentes et le même pigment qu'auparavant. Ces parties sont seulement mieux reléguées vers le bas.

Tel est l'état où l'on trouve les Cypris fixées depuis deux ou trois jours. Les différences individuelles sont notables et consistent surtout dans la profondeur de l'invagination. Très marquée chez les unes, elle l'est à peine chez les autres, et alors le dard se trouve naturellement beaucoup plus haut et engagé par sa pointe dans le canal d'une des antennes.

A ce moment, la larve est bien différente de la Cypris dont elle dérive. Elle est fixée et immobile, mais armée d'un dard, et mérite vraiment le nom de *Kentrogone* (*κέντρον*, dard; *γόνος*, larve), c'est-à-dire *Larve à dard*, que je lui ai assigné.

c.) *Dévagination du dard; perforation des téguments du Crabe; troisième mue.* — Lorsque le dard a fini de se développer, il doit, on le devine, perforer les tissus du Crabe et leur faire la plaie nécessaire à l'introduction du parasite. Mais comment ce mouvement, qui doit avoir une certaine énergie, se produit-il en l'absence de muscles?

J'ai montré que la seconde mue de la *Cypris* a eu pour résultat la formation à l'intérieur du sac (S), appendu aux antennes, d'un second sac dont la moitié supérieure, invaginée dans l'autre, se termine à sommet par le dard. Ce second sac, qui se trouve désigné par la lettre *S'* sur les figures 24 à 27, devient de plus en plus marqué, et se voit avec la dernière évidence sous l'aspect que représente la figure 24. On reconnaît aisément que la portion invaginée est ouverte à son sommet et se continue par les bords de son ouverture avec la base élargie du dard creux. Il en résulte que la cavité du dard est en continuité directe avec celle du sac intérieur (*S'*) (fig. 24 et 25). S'il en fallait une preuve plus certaine que l'aspect cependant très net des parties, on la trouverait dans ce fait qu'un certain nombre de petits globules réfringents, en tout semblables à ceux qui abondent dans le contenu du sac, sont passés dans la cavité du dard.

Peu à peu, la portion invaginée se dévagine par un phénomène de croissance et non de contraction, et soulève avec elle le dard. Celui-ci dépasse bientôt le sommet du sac extérieur (S) et s'engage dans la cavité de l'antenne qui a saisi un poil du Crabe. Guidé par elle, il arrive bientôt au contact des téguments de celui-ci et les atteint bien avant que la dévagination soit complète (fig. 24).

C'est ici le lieu de rappeler les détails que j'ai donnés sur le mode d'articulation des poils du Crabe avec les téguments. On doit se souvenir de cette membrane annulaire qui rattache la base du poil aux bords de l'orifice d'articulation. Conduit par l'antenne, le dard arrive forcément à la base du poil, glisse sur lui, rencontre la membrane articulaire, bien plus faible que les parties voisines encroûtées de calcaire, la perce et met ainsi la cavité du sac en communication avec l'intérieur du corps du Crabe (fig. 26). En appuyant sur la membrane pour la percer, le dard développe une certaine force qui suffirait pour séparer le parasite de l'hôte, si l'antenne ne les maintenait exactement rapprochés. C'est donc sur l'antenne fixée que le dard prend appui pour percer la membrane. C'est cette antenne qui maintient le sac attaché au Crabe et qui résiste à la réaction du dard,

dont la base tend à repousser le sac en arrière, tandis que sa pointe cherche à pénétrer en avant. Ce mouvement a lieu très lentement et, je le répète, par un phénomène d'accroissement et non par une contraction musculaire.

Je n'ai pas trouvé de Cypris dont le dard ait percé les tissus du Crabe avant le cinquième jour qui suit la fixation. Comme le dard n'est complètement formé qu'à la fin du deuxième jour, il s'ensuit qu'il faut deux jours et demi à trois jours pour que la dévagination s'opère et que la pénétration ait lieu.

Tous ces faits sont si remarquables, si inattendus, si étrangers à tout ce que l'on connaissait jusqu'ici, non seulement chez les Cirripèdes, mais dans le règne animal tout entier, que l'on m'excusera de vouloir affirmer qu'ils sont bien positifs. J'ai vu, non pas une fois, mais cinquante, le dard et son mode de formation; j'ai conservé des préparations convaincantes que je puis montrer à qui désirera les voir. Le fait de la pénétration du dard dans le Crabe n'est pas moins certain. Souvent on voit le dard dirigé perpendiculairement contre la carapace et terminé brusquement à sa rencontre, comme si la moitié ou les deux tiers étaient enfouis dans les tissus du Crabe. Il n'y a pas à douter qu'il en soit réellement ainsi; mais l'opacité de la carapace du Crabe empêche de voir la partie qui a pénétré. Une fois cependant, il m'a été possible, par une dissection bien minutieuse, d'enlever la Cypris avec le fragment transpercé, de renverser celui-ci sur sa face superficielle et de voir, avec la dernière netteté, le dard à l'intérieur du corps du Crabe. J'ai pu montrer la préparation et la dessiner. C'est elle que reproduit la figure 26, *qui n'a rien de schématique*. Les contours en ont été exactement copiés à la chambre claire. Malheureusement, on conçoit qu'une dissection aussi minutieuse est difficile à réussir. Je ne l'ai pas refaite, mais une démonstration aussi positive peut se passer de vérification.

Il arrive parfois, assez souvent même, que le dard s'engage dans

celle des deux antennes qui n'a pas saisi le poil. Dans ce cas, sa pointe rencontre la surface dure de la carapace, et glisse sur elle sans pouvoir l'entamer. Le parasite est destiné à mourir. On conçoit, en effet, que les cavités des deux antennes communiquant également avec le sommet du sac extérieur, il n'y a aucune raison pour que le dard s'engage dans l'une plutôt que dans l'autre. S'il existe quelque cause mécanique ou vitale qui dirige de préférence le dard vers l'antenne qui doit le conduire au but, je n'ai pu la découvrir.

Avant même que le dard ait pénétré, il s'est produit certains changements dans le sac *S'*. Son contenu s'est rétracté de manière à abandonner la paroi partout, excepté au niveau de la base infundibuliforme du dard à laquelle il reste adhérent. Il prend une forme plus allongée et se sécrète une paroi chitineuse si mince qu'on ne la voit qu'avec difficulté (*S''*, fig. 29). C'est la troisième et dernière mue de la Cypris, qui, ajoutée aux quatre mues du Nauplius, fait en tout sept mues. A ce moment, le parasite se compose (fig. 26 et 27) :

1° Du sac primitif (*S*) attaché par une antenne (*A*) à un poil;

2° Du sac interne (*S'*) remplissant presque entièrement le premier, invaginé à la partie supérieure, mais dans une petite hauteur et dont le sommet ouvert se continue avec le dard;

3° D'un dard chitineux (*K*), légèrement incurvé en avant, un peu conique, taillé en biseau à la pointe. Ce dard a 90 à 95  $\mu$  de longueur, 12 à 13  $\mu$  de largeur à la base, 5  $\mu$  de large au sommet. Il est creusé d'un canal dont les dimensions sont à peine inférieures aux précédentes, en raison de la faible épaisseur des parois (moins de 1  $\mu$ ), et qui, au point le plus rétréci, c'est-à-dire à la pointe, se termine par un orifice ovalaire de 3  $\mu$  de large sur plus de 6  $\mu$  de haut (fig. 28). Ce dard est engagé dans une partie de sa longueur (un demi ou deux tiers) dans le corps du Crabe, et sa pointe est libre dans les interstices musculaires qui font partie de la cavité générale;

4° D'une masse de cellules dans laquelle on reconnaît encore plus ou moins distinctement une couche pariétale (*e*) représentant

l'ancien ectoderme de la Cypris et une masse cellulaire centrale représentant l'ovaire (*Ov*) de la larve. Tout au fond du sac se trouvent encore, comme parties accessoires, un amas vitellin et pigmentaire ( $\nu$ ) et quelques globules réfringents fort petits. L'ensemble des parties renfermées dans le sac est revêtu d'une très mince enveloppe de chitine qui s'attache à la base infundibuliforme du dard.

Tel est l'état où toutes les Cypris arrivent après cinq ou six jours de fixation.

d). *Inoculation de la Sacculine*. — En continuant les observations, je m'attendais à voir au bout de peu de temps le contenu du sac s'engager dans la cavité du dard et passer de là dans le corps du Crabe. Cette issue des choses était infiniment probable, comme conséquence de l'enchaînement des observations. Pendant plusieurs jours, les choses restèrent dans le même état. Mes Cypris ne faisaient plus de progrès. Chez plusieurs d'entre elles, le contenu du sac prit un aspect ténu, clair, qui me parut être l'indice de la mort et d'une destruction commençante. La saison avancée (fin octobre), ou la température déjà froide, ou la captivité dans les cuvettes, ou plusieurs de ces causes réunies expliquent pourquoi l'évolution finit par traîner en longueur et par s'arrêter tout à fait. D'autre part, l'obligation de rentrer à Caen, où les cours allaient être rouverts, ne me laissait pas le temps de commencer une nouvelle série d'expériences aussi longues que difficiles.

Cependant l'évolution ne s'arrêta pas chez toutes mes Cypris. Plusieurs d'entre elles me montrèrent nettement le contenu cellulaire du sac engagé en colonnes serrées dans la portion infundibuliforme du dard. Une d'elles me montra même un état plus avancé encore. C'est celle que représente la figure 27. Cette Cypris, ayant été séparée du Crabe sur lequel elle était fixée, me mit sous les yeux les faits suivants. Le contenu du sac, bien fourni et légèrement réfringent, avait un air bien vivant et tout autre que cet aspect louche ou ténu des Cypris mortes. Il se montrait formé d'une ma-

tière sans doute protoplasmique peu abondante renfermant des globules arrondis, presque contigus, sombres et entourés d'un reflet annulaire plus clair. Je considère ces éléments comme des noyaux remplissant à peu près toute la cavité d'un corps cellulaire très réduit. Sur les bords, en certains points surtout (*e*), leur disposition en rangée épithéliale rappelait entièrement celle de l'ectoderme dans les stades moins avancés. Au milieu du sac, on voyait l'amas cellulaire central (*Ov*) représentant l'ovaire; et, au fond, les mêmes masses pigmentaires (*p*) que dans les stades précédents. Ça et là, parmi les cellules, de petits globules brillants de nature probablement grasseuse.

Ces éléments s'étaient engagés d'eux-mêmes dans la cavité du dard et se reconnaissaient, avec leur forme, jusqu'au milieu environ de celle-ci. Une légère pression exercée sur la lamelle fit cheminer la colonne plus avant dans le canal du dard, et bientôt je vis sortir par la pointe une petite masse d'apparence sarcodique. Une particule, sans doute détachée de cette masse, me montra des mouvements amiboïdes.

D'après ce qui précède, il me paraît évident que, dans les conditions normales, le sac se vide et fait passer son contenu à l'intérieur du Crabe sous la forme d'une petite pelote d'éléments figurés. Mais, pour pouvoir être tout à fait affirmatif, il faudrait soumettre les faits à une vérification nouvelle et, pour cela, attendre une année entière avant de publier ce travail. En attendant cette confirmation formelle, je ne crois pas trop m'avancer en disant que la larve Kentrogone inocule au Crabe son contenu cellulaire par le canal de son dard. S'il en était autrement, toutes les transformations précédentes de la larve deviendraient inexplicables.

Pourquoi la Cypris s'accrocherait-elle à l'extérieur du Crabe, si c'était d'une autre manière qu'elle dût attaquer sa victime?

Pourquoi choisirait-elle un poil pour s'accrocher, si ce n'était pour tirer parti de la faible résistance de la membrane d'articulation?

Pourquoi son ectoderme sécréterait-il un dard aigu, si elle ne devait s'en servir pour piquer?

Pourquoi ce dard serait-il creux, pourquoi sa cavité communiquerait-elle avec celle qui contient le corps cellulaire si celui-ci ne devait pas s'y engager?

Pourquoi le dard percerait-il les téguments du Crabe et donnerait-il la possibilité au contenu cellulaire du sac de passer, par son canal, dans le corps de la victime, si cette disposition ne devait pas être utilisée?

Toutes ces raisons ne valent pas, à coup sûr, une observation formelle du phénomène, mais ce serait aller trop loin que leur ôter toute valeur.

Il se peut qu'il y ait dans le *modus agendi* de ce passage du contenu du sac dans le Crabe quelque particularité qu'on ne puisse soupçonner, mais le fait du passage lui-même ne me paraît pas douteux. Je rappellerai que j'ai formellement observé que les cellules s'engagent au moins dans la partie inférieure du dard. Évidemment ce n'est point pour s'arrêter là. Un fait encore mérite d'attirer l'attention. Les cellules ectodermiques de la Cypris, de même que celles de l'ovaire, ont au début plus de 4  $\mu$ . de diamètre. Au moment de l'inoculation, elles n'ont plus les unes et les autres que 2  $\mu$  seulement. Cette diminution de volume, résultat de la division, est évidemment en harmonie avec l'étroitesse du calibre du dard. N'oublions pas non plus que les mouvements amiboïdes de ces cellules doivent faciliter le passage.

*En résumé*, et en renouvelant toutes les réserves déjà faites, voici comment se fait, selon moi, l'inoculation de la Sacculine. Le contenu du sac s'engage peu à peu dans la cavité du dard, en s'étirant, sans que ses cellules, au moins celles de l'ectoderme, perdent leurs rapports réciproques. Ce passage est facilité par l'allongement des cellules qui, étant amiboïdes, sont susceptibles de se déformer et de reprendre ensuite leur configuration première. Le contenu cellulaire

du sac passe ainsi dans le Crabe et se retrouve ensuite dans quelque interstice musculaire faisant partie de la cavité générale de celui-ci. La masse inoculée se compose de deux parties, une enveloppe extérieure de cellules ectodermiques et un amas intérieur de cellules d'origine probablement mésodermique qui n'est autre chose que l'ovaire primitif de la larve. Quant aux éléments musculaires, glandulaires et nerveux de celle-ci, j'ai montré qu'ils se sont dissous et ont été expulsés avant la fermeture du sac ectodermique.

Quelques mots avant de clore ce chapitre, sur certaines particularités de la fixation qui n'ont pu trouver place au cours des descriptions précédentes.

J'ai fait voir que les Cypris se fixaient de préférence sur les Crabes qui avaient mué depuis peu. La mollesse des téguments à ce moment est sans doute une des raisons de cette préférence, mais elle n'est pas la principale. La durée des transformations que subit la Cypris depuis le moment de la fixation jusqu'à celui de la pénétration du dard est au minimum de cinq jours. Si le Crabe vient à muer dans cet intervalle, la Cypris tombe avec sa dépouille. Il y a fixation, mais non inoculation, et le parasite périt sans laisser de progéniture. Plus un Crabe est près de la mue précédente, plus il est loin de la suivante et plus les Cypris qui se fixeront sur lui auront de temps pour parcourir les diverses phases de leurs transformations, inoculer leur contenu et auront de chances de perpétuer leur descendance. Les Crabes venant de muer et encore mous sont donc dans les conditions les plus favorables pour que l'inoculation réussisse. Les Cypris, averties de cet état de mollesse des tissus par les appendices tactiles de leurs antennes, se fixent de préférence sur eux.

Évidemment ce choix est purement instinctif, nullement conscient. Les Cypris ne savent pas pourquoi il est préférable pour elles de se fixer sur un Crabe mou; mais toutes celles qui ont agi ainsi ont, depuis des siècles, réussi à propager leur descendance, tandis que leurs voisines fixées sur des Crabes à carapace vieille et

dure étaient en grande partie détruites et mouraient sans postérité. C'est ainsi que la sélection naturelle a créé dans l'espèce un instinct inconscient, mais sûr de se fixer sur les Crabes mous, et fait agir ces bestioles dont la vie psychique est tout à fait rudimentaire, de la même manière que ferait un être doué de raison et parfaitement au courant de la biologie du Crabe.

Les petits Crabes, ai-je dit, sont les seuls qui soient attaqués par les Cypris. La raison en est facile à comprendre. Les gros Crabes ont les téguments trop résistants pour que le dard puisse percer aisément la membrane articulaire des poils et peut-être trop épais pour qu'il puisse la traverser. Mais on conçoit que la taille des Crabes susceptibles d'être attaqués avec succès n'est pas très fixe. C'est sur ceux qui mesurent de 2 à 12 millimètres dans leur plus grande largeur que la fixation se fait surtout. A cet âge, les organes génitaux sont encore à l'état d'ébauche et les fonctions sexuelles sont nulles. On voit ce que devient, d'après cela, l'affirmation de M. GIARD, que *la formation du parasite a lieu pendant l'accouplement des Crabes*.

Exceptionnellement, il peut arriver que la fixation ait lieu, surtout sur des Crabes mous, un peu plus tard que d'ordinaire, et cela expliquerait pourquoi l'on trouve parfois des Sacculines internes fort jeunes sur des Crabes relativement gros. Mais le fait est rare et son explication ne souffre aucune difficulté.

Un mot encore avant de passer à un autre sujet. J'ai expliqué plus haut qu'avant de connaître le mode de fixation des Cypris, je cherchais toujours les larves fixées dans les points que je supposais les plus exposés à leurs attaques. Ces points étaient au nombre de trois : 1° la face repliée de l'abdomen ; 2° la cavité intestinale ; 3° la membrane mince qui réunit la carapace au thorax et à la face dorsale de l'abdomen. J'étais, à cent lieues de me douter que la fixation pouvait avoir lieu par les pattes ou par la face dorsale de l'abdomen ou par tous autres points aussi efficacement protégés en apparence contre les attaques du parasite. Cela explique pourquoi,

au cours de mes longues recherches, *je n'ai jamais rencontré de Cypris fixées sur des Crabes pris à la grève*. Ce fait aurait une réelle importance et pourrait faire douter que les choses se passent dans la nature de la même manière que dans les conditions expérimentales, si l'observation des Crabes venant de la grève avait été faite dans de bonnes conditions. Mais c'est ici le lieu de répéter ce que j'écrivais plus haut, qu'en fait d'observations minutieuses, on ne voit que ce que l'on regarde. L'image frappe la rétine, mais elle n'éveille aucune sensation. Ce petit sac, visible seulement à un grossissement de 20 à 30 diamètres, attaché à un point quelconque du corps, et dont la forme n'a rien de commun avec celle de la Cypris, a pu cent fois frapper mes yeux sans que je le remarque.

Lorsque j'ai eu connu toutes les circonstances de la fixation, je me suis hâté de faire chercher des Crabes à la grève pour les examiner. Mais on se rappelle que c'était à la fin d'octobre, et je n'obtins aucun résultat. Les vingt-cinq ou trente Crabes que j'eus le loisir d'examiner ne me montrèrent aucune Cypris fixée. Mais ce résultat négatif ne prouve rien. Il s'explique aisément par la saison trop tardive où l'examen a été fait. Une autre année, j'aurai le loisir de me livrer de nouveau à cette recherche, et j'espère combler aisément cette petite lacune.

## SECONDE PARTIE.

PÉRIODE ENDOPARASITAIRE. — STADE DE SACCULINE INTERNE.

(Pl. XXIV et XXV.)

L'incubation met fin à la première phase embryogénique, à la *période larvaire*, et inaugure la seconde, la *période endoparasitaire*, dans laquelle l'animal peut recevoir le nom de Sacculine. Pendant une bonne partie de son existence parasitaire, la Sacculine est entièrement contenue dans le corps du Crabe et mérite le nom de SACCULINE INTERNE que je lui ai donné.

La Cypris se fixant en un point presque quelconque de la surface

du Crabe, la Sacculine interne se trouve, au début de sa formation, à l'intérieur de son hôte à une place tout à fait indéterminée. Si l'on se rappelle combien sa taille est minime à cet âge, on comprendra qu'il soit à peu près impossible de la trouver dès le début. Pour réussir dans cette recherche, il faudrait pouvoir faire vivre des Crabes sur lesquels on aurait noté la position de la Cypris fixée, et les examiner après l'inoculation. J'ai expliqué comment l'époque avancée de la saison ne m'avait pas permis de continuer cette recherche avec fruit. Quant à prendre des Crabes et à chercher au hasard les jeunes parasites dans leur corps, il ne faut pas compter sur ce moyen.

Mais, fort heureusement, la jeune Sacculine, à peine inoculée, s'accroît, et, se développant de plus en plus dans un sens déterminé, gagne la face antérieure du segment abdominal de l'intestin. Quel que soit le point de départ, le point d'arrivée est toujours le même. Ce qui était à peu près impossible, savoir : de trouver le parasite perdu dans le corps de l'hôte, devient relativement facile dès que l'on a un point de repère. Si, dans une localité où les Sacculines sont aussi abondantes qu'à Roscoff, on examine avec soin, à un grossissement de 150 à 200 diamètres, l'intestin d'une douzaine de petits Crabes, on est à peu près sûr de trouver une ou deux Sacculines internes jeunes.

Le temps nécessaire au transport de la Sacculine du point de départ au point d'arrivée ne doit pas être bien long, car la taille moyenne des Crabes sur lesquels les Cypris se fixent et de ceux dont l'intestin montre une jeune Sacculine est la même. Si court que soit ce temps, il suffit au jeune parasite pour grandir et se modifier. Néanmoins, ces modifications ne sont pas si profondes qu'il ne soit possible de rattacher un état à l'autre et de se rendre compte des modifications accomplies pendant la courte période qui échappe à l'observation.

Quant à la réalité du voyage que fait la jeune Sacculine à l'intérieur du Crabe, elle est démontrée par ce fait que le point d'arrivée diffère du point d'inoculation.

De nouvelles preuves, basées sur l'observation et non point d'ordre spéculatif, ressortiront de l'étude de la jeune Sacculine ; mais, dès à présent, je puis en donner une qui n'est pas sans valeur.

Il arrive parfois que la jeune Sacculine ne se développe pas normalement, de manière à transporter sa masse dans l'abdomen du Crabe. Elle reste alors au lieu où elle a été inoculée ou dans le voisinage et grandit. Si elle se fût transportée dans l'abdomen, les téguments peu résistants de la face ventrale eussent bientôt cédé sous sa pression, et une partie de son corps se fût montrée au dehors. C'est le développement normal. Mais, dans le lieu où elle est restée, il n'en est plus de même. Elle rencontre la carapace épaisse, solide, encroûtée de sels calcaires, ne peut la rompre et se trouve condamnée à mourir dans sa prison. C'est ainsi que j'ai trouvé des Sacculines internes dans la cavité du thorax, entre les apodèmes, tantôt près de la racine de l'abdomen, tantôt plus avant dans le corps. Une fois, j'en ai rencontré une dans l'article basilaire de la quatrième patte ambulatoire droite, et, une autre fois, dans celui de la deuxième patte ambulatoire gauche. Ces Sacculines, bien qu'encore internes, étaient d'âge adulte, bien plus grosses que les jeunes Sacculines externes, mais plus petites que les moyennes, et surtout tout autrement conformées. Ces cas, d'ailleurs, sont rares, car les Sacculines qui ne savent pas gagner la face antérieure de l'abdomen sont condamnés à rester internes et à mourir sans progéniture. Il s'exerce donc sur elles une sélection absolument rigoureuse, qui accumule dans l'espèce la tendance à un développement asymétrique qui transporte l'animal au point où il pourra terminer heureusement son évolution.

Une seule fois, j'ai rencontré une Sacculine qui avait fini par percer la carapace sur le dos de l'abdomen. Elle était petite, dure, ronde, et montrait par là qu'elle avait dû rester interne bien au-delà du temps normal avant de se faire jour au dehors. Sa cavité incubatrice était vide, et je ne sais si elle eût été capable de pondre normalement quand même elle eût vécu.

1. *Premier stade. Invagination ectodermique. Formation de la cavité périssomatique.* (Fig. 32, 33 et 36.)

Pour se procurer des Sacculines au stade que je vais décrire, il faut prendre des Crabes de 5 à 10 millimètres de largeur dans leur plus grand sens, recueillis en automne ou à la fin de l'été. On leur arrache l'abdomen avec des pinces fines et on le place, la face ventrale tournée en haut, sur une lame de verre, dans une grosse goutte d'eau de mer. Cela peut être fait à l'œil nu. Puis on porte la préparation sous une bonne loupe de Brücke, ou, mieux, sous le microscope de dissection, armé du prisme redresseur et muni d'un jeu de lentilles donnant un grossissement de 10 à 12 diamètres. Maintenant la pièce avec une pince sans offenser l'intestin, on sépare de deux coups d'aiguille le telson de l'article précédent en appuyant sur les extrémités de la ligne d'articulation, seuls points où l'union des deux articles soit solide. Puis, saisissant ce telson avec une pince fine, on le tire en arrière de manière à le séparer du reste de l'abdomen, maintenu en place avec l'autre pince. Le telson entraîne avec lui l'intestin, qui sort de l'abdomen comme d'un fourreau. On le sépare alors d'un coup de ciseaux, et l'on a ainsi la portion abdominale de l'intestin isolée et se montrant par sa face antérieure. On ajoute alors une goutte d'eau de mer propre ; on couvre d'une lamelle, de manière à ne pas trop comprimer, et l'on examine à un grossissement de 150 à 200 diamètres.

Il est bon de parcourir d'abord les bords de la préparation. Si l'intestin porte une Sacculine, il est rare que quelque racine ne se montre pas assez nettement pour faire reconnaître sa présence. Si l'on ne trouve rien, on cherche sur l'intestin lui-même. Parfois, la préparation est trop opaque. Il est nécessaire alors de vider l'intestin des matières qu'il peut contenir par une pression ménagée de haut en bas, ou même de reporter la préparation sous le microscope de dissection et de fendre avec de fins ciseaux l'intestin en long sur la

ligne médiane dorsale. L'opération ne laisse pas que d'être fort délicate. Cela fait, on étale l'intestin, qui, n'étant plus doublé, est plus transparent, et l'on recommence l'examen. Si l'on ne trouve rien, on passe à un autre Crabe.

Lorsque l'on a acquis, par la découverte des racines, la certitude qu'une Sacculine est présente, il reste à la trouver elle-même. Il faut pour cela se laisser conduire par les racines elles-mêmes, non en cherchant à en suivre une en particulier, ce qui est impossible, mais en examinant la région où on les trouve le plus grosses et le plus nombreuses. On arrive alors le plus souvent à découvrir une membrane unie, grenue, d'un aspect un peu trouble, que l'on reconnaît assez facilement lorsqu'on a acquis une grande habitude de cette recherche. Un novice la confondrait aisément avec l'intestin du Crabe sur lequel elle s'étale. En parcourant cette membrane, on finit par apercevoir en un point une sorte de tache arrondie plus claire, de 5 centièmes à 6 centièmes de millimètre de diamètre. Alors, plus de doute, on tient la Sacculine. Il reste à l'isoler pour l'étudier par transparence, ou, mieux, à séparer de deux coups de ciseaux un petit tronçon d'intestin au milieu duquel elle se trouvera et de le soumettre aux réactifs pour le débiter en coupes.

Pour des Sacculines internes à des stades plus avancés, la recherche est moins ardue et peut être faite à des grossissements moindres.

Parfois on trouve des racines et point de Sacculine. Il faut alors détacher la membrane musculo-cutanée qui forme la paroi antérieure de l'abdomen et l'examiner par sa face profonde. La Sacculine est, en effet, entre l'intestin et les téguments de la face ventrale. Plus adhérente au premier, elle est, en général, entraînée avec lui ; mais, parfois, elle reste attachée au second.

Enfin, dans certains cas, on ne la trouve pas du tout. Sans doute alors, elle n'a pas encore terminé le voyage qui doit la conduire à sa situation normale, et ses racines, qui l'ont précédée, y sont seules

encore parvenues. Mais où la chercher? Je l'ai tenté plusieurs fois sans succès.

Examinée en place sur l'intestin, la jeune Sacculine se montre conformée d'une façon singulière (fig. 32). Elle se compose essentiellement de quatre parties : une membrane mince, étalée, la *membrane basilaire*, émettant par ses bords les *racines*, renflée sur sa partie moyenne en une *tumeur centrale* relativement très volumineuse, au sein de laquelle se trouve la petite vésicule claire dont j'ai parlé, et que je nommerai, pour abréger, le *nucléus*.

Il faut étudier successivement toutes ces parties.

a) *Racines* (*R* dans toutes les figures des planches XXIV et XXV). — Déjà, à cet âge, elles sont si développées que le corps entier du Crabe en est envahi. Il m'est arrivé d'en rencontrer jusqu'au fond des pattes ambulatoires chez un Crabe de 6 millimètres. Elles naissent en grande majorité des bords déchiquetés de la membrane basilaire, dont elles ne sont que des prolongements ramifiés. Quelques-unes, très rares, naissent de la face profonde de la membrane, entre elle et l'intestin (fig. 34). Elles sont alors courtes et peu ramifiées. D'autres, plus nombreuses, partent de la face superficielle; quelques-unes même, très petites, de la surface de la tumeur centrale (fig. 32); mais, je le répète, la grande majorité se détache des bords. Les plus grosses ont de 5 centièmes à 8 centièmes de millimètre à leur origine; mais leur diamètre diminue à mesure qu'elles se ramifient, et les petites n'ont pas 2 centièmes de millimètre.

Leur conformation macroscopique est la même que chez l'adulte et se laisse ramener à une ramification arborescente extrêmement irrégulière, sans anastomoses entre les rameaux issus de branches différentes. Les plus grosses sont aplaties. Les moyennes et les petites sont tout à fait rondes. Leur structure est la même que chez l'adulte, mais les cellules pariétales sont plus rondes, les cellules centrales moins étoilées; en un mot, les transformations qu'elles subissent pour former le tissu caverneux sont moins avancées. Déjà à cet

âge, on observe les terminaisons lagéniformes dont j'ai parlé chez l'adulte et que j'ai décrites à ce moment par anticipation (V. p. 529 à 531).

b.) *Membrane basilaire* (*B* dans toutes les figures).—Bien que très variable dans sa forme, cette membrane présente deux particularités constantes et du plus grand intérêt (fig. 32). Le bord qui regarde du côté de l'anus du Crabe est uni, sans déchiqueture et n'émet point de racines; sa forme est assez régulièrement concave, et, par ces caractères, il se distingue très nettement de tous les autres. Sur les côtés seulement, il se prolonge en racines plus ou moins volumineuses. Le bord opposé, celui qui regarde du côté du corps du Crabe, est irrégulier dans sa forme. Lorsque la Sacculine a été enlevée sans précautions, il ne présente rien de particulier; mais sur les individus bien intacts, on constate le plus souvent qu'il se prolonge, soit vers le milieu, soit à l'un des angles, en une énorme racine (*p*) de même apparence que les autres, mais très volumineuse et aplatie. Ce prolongement émet quelques racines plus petites, mais il ne se ramifie pas à proprement parler. Il s'atténue légèrement à mesure qu'il s'éloigne de la Sacculine. Il y aurait un très grand intérêt à pouvoir le suivre dans le corps du Crabe, et je pense que, si l'on y arrivait, on le verrait se porter, en s'effilant de plus en plus, vers un point de la surface des téguments, le plus souvent vers une patte. Mais la chose est absolument impossible. La petitesse des parties, l'aspect pâle, l'absence de coloration spéciale fait que cela ne peut se voir qu'à la lumière transmise, sur un intestin isolé et avec un grossissement fort, toutes conditions impossibles à réaliser dans la dissection. On ne peut songer non plus à demander ce résultat aux coupes. Comment suivre un filament imperceptible dans une masse relativement aussi volumineuse que le corps du petit Crabe et composée de parties si inégalement résistantes?

Quoi qu'il en soit, la différence entre le bord distal (inférieur dans la figure) uni, régulier, concave et le bord proximal, prolongé en un

long processus qui se perd dans le corps du Crabe, tout cela semble être le résultat et la preuve de ce mouvement de translation de la Sacculine dont j'ai parlé précédemment.

Inoculée en un point quelconque du corps, une patte, je suppose, la Sacculine doit se rendre dans l'abdomen. Dépourvue de muscles et d'appendices locomoteurs, elle n'effectue pas évidemment ce voyage par un déplacement *in toto*. C'est par un accroissement lent, continu, mais prédominant dans un certain point, qu'elle peut seulement cheminer. Pour cela, il faut que son extrémité distale reste inerte, ce qui explique sa forme régulière, tandis que son extrémité proximale se développe rapidement, de manière à pousser le reste du corps toujours dans le même sens. Que le lecteur porte les yeux sur la figure 32; qu'il se représente l'accroissement fortement prédominant dans une zone transversale située à la réunion de la membrane avec son prolongement, et il se rendra compte que le pédoncule devra s'allonger et repousser sans cesse la Sacculine vers l'anus du Crabe. Cette interprétation, tout hypothétique qu'elle est, explique aisément tous les faits et concorde parfaitement avec ce que nous savons de l'histoire de la Sacculine. Il me semble difficile de lui en substituer une autre.

Mais je reviens à la membrane dont j'ai décrit seulement la forme. Les dimensions ne dépassent pas, à cet âge, un tiers de millimètre. Elle est étalée sur la face antérieure de l'intestin. Quelques racines rares, courtes, peu ramifiées, naissent de sa face adhérente. Toutes rampent exclusivement dans le tissu conjonctif gras qui entoure l'intestin. Aucune, là pas plus qu'ailleurs, ne pénètre dans les couches propres des organes.

En dehors de la tumeur centrale que je décrirai plus bas, l'épaisseur de la membrane varie de 2 centièmes à 1 dixième de millimètre. Sa structure est conforme à celle des racines et à celle de cette même membrane à l'état adulte. Les figures 34 et 35 la représentent à un âge un peu plus avancé. On voit qu'elle comprend, sous une mince membrane chitineuse de 2  $\mu$ . d'épaisseur environ, une couche de

cellules ( $\Delta$ ) à peu près cubique de 20  $\mu$ . environ, à protoplasma très finement granuleux, à noyau nucléolé de 10  $\mu$ . Cette couche forme un revêtement continu et sert de paroi à une cavité interposée remplie par des cellules plus petites, également nucléées, dont les bords s'étendent en prolongements ramifiés et anastomosés de manière à constituer, comme chez l'adulte, une sorte de tissu caverneux (*v*). La seule différence consiste en ce que les prolongements sont plus courts, moins ramifiés et qu'en un mot les cellules sont moins éloignées d'un état originel où elles devaient être toutes arrondies.

c). *Tumeur centrale* (*b*, fig. 32 et 34). — Mince et aplatie sur les bords, la membrane se relève brusquement au milieu de manière à former une tumeur régulièrement arrondie, aussi haute que large et qui a environ 2 dixièmes de millimètre dans tous les sens. Tout cela d'ailleurs est sujet à de nombreuses variations individuelles. Cette saillie est formée exclusivement aux dépens de la face superficielle de la membrane basilaire. La face profonde ou intestinale reste plane. La face cutanée seule se bombe. La structure intérieure est absolument la même que celle du reste de la membrane, mais ici le tissu caverneux est extrêmement abondant et forme une masse épaisse. La couche de cellules pariétales reste simple comme ailleurs. En un point de la tumeur se trouve logée, au sein du tissu caverneux, cette petite vésicule que j'ai désignée sous le nom de *nucléus*.

d). *Nucléus* (*O*, fig. 32, 34 et 35). — Il est situé tout près de la surface, presque immédiatement sous la couche des cellules pariétales, parfois au pôle même de l'hémisphère formé par la tumeur centrale, plus souvent un peu plus loin vers le bord distal, c'est-à-dire vers l'anus du Crabe.

Examiné à l'état frais à travers les tissus, il se montre sous l'aspect d'une petite tache claire, arrondie, de 3 centièmes de millimètre de diamètre environ. Si la Sacculine a été isolée, on constate, à un grossissement de 300 ou 400 diamètres, que cette tache claire se décom-

pose en plusieurs parties concentriques. Sur la coupe optique (fig. 33), on voit au centre un ovale (*O*) limité par une ligne nette, à grand axe orienté longitudinalement par rapport au Crabe. Autour de cette partie centrale se trouve un anneau ovalaire ( $\delta$ ) également limité aussi par une ligne nette parallèle à la première. Mais cette ligne extérieure n'est pas fermée, et, si la coupe optique passe bien par le centre, on constate qu'à un de ses pôles, celui qui regarde vers la base de la queue du Crabe, les deux moitiés de la courbe, au lieu de se rejoindre, se reportent un peu en dehors en remontant et disparaissent. La zone annulaire se continue donc, au niveau de sa base, avec les parties voisines, tandis qu'elle en est séparée dans le reste de son étendue par une ligne nettement dessinée. Enfin une seconde zone annulaire ( $\delta'$ ), concentrique à la première et à peu près de même largeur, entoure celle-ci de tous côtés, excepté à la base. Cette deuxième zone se distingue nettement des parties voisines par une teinte plus claire, mais elle n'en est pas séparée par une ligne nette. Dans les cas les plus favorables, on arrive à voir une traînée sombre (*c*) qui se détache du pôle fermé de la ligne ovalaire externe et se porte en serpentant vers la surface de la tumeur. Cette traînée a un double contour et représente un canal qui aboutit à un petit orifice (*p*) fort difficile à voir à la surface de la tumeur. Une bordure claire, continuation de la zone annulaire externe, accompagne ce canal de chaque côté jusqu'au près de la surface.

Voilà ce que montre la coupe optique médiane. Il suffit de faire mouvoir la vis micrométrique pour reconnaître que l'ovale central est une masse ovoïde et que les deux zones annulaires sont deux épaisses enveloppes concentriques qui entourent la masse centrale de tous côtés, excepté à l'un de ses pôles, ménageant là une sorte de pédoncule qui rattache l'ensemble aux tissus ambiants. Comme je l'ai fait remarquer, le nucléus est placé au sein du tissu caverneux de la tumeur, à peu de distance de la surface, et orienté de telle façon que le grand axe est parallèle à celui de l'intestin du Crabe et le pédoncule tourné vers la base de l'abdomen.

L'examen par transparence peut donner une idée de la disposition de l'ensemble, mais les coupes seules permettent de reconnaître la structure.

Une bonne coupe de la Sacculine à cet âge, faite sagittalement par rapport au Crabe, montre ce que représente la figure 36. La région du nucléus est seule représentée. Le reste serait à peu près comme sur la figure 34 qui représente, à un grossissement beaucoup plus faible, une coupé faite transversalement à un âge un peu plus avancé.

Sur la figure 36, on voit au centre une masse (O) à peu près arrondie de grosses cellules nucléées. Ces cellules ont 5  $\mu$  environ de diamètre et leur noyau 2 1/2  $\mu$ . à 3  $\mu$ . Elles sont un peu polyédriques par pression. Elles n'ont pas de membrane. Leur protoplasma est finement granuleux et si délicat que, sur les pièces traitées trop brutalement par les réactifs, on n'aperçoit plus que les noyaux. Une membrane mince, continue, entoure partout l'ensemble de ces cellules et en forme un tout distinct. Il représente la partie centrale de la figure 33, et sa membrane correspond à la ligne fermée qui la limite.

Autour de cette masse centrale se voit une double couche de cellules formant deux enveloppes concentriques. La couche interne ( $\zeta$ ) entoure partout la masse centrale, excepté à la partie pédonculaire que j'appellerai *supérieure*. A ce niveau, au lieu de se souder à elle-même pour compléter l'enveloppement, elle se détourne en dehors pour se continuer avec la couche externe ( $\zeta'$ ). Celle-ci, née, comme on le voit, de la précédente, au niveau du pédoncule, redescend parallèlement à elle pour former l'enveloppe extérieure. Entre ces deux couches existe un petit interstice destiné à prendre plus tard un grand développement et que je nomme la *cavité périsonatique* ( $\pi$ ).

Sur les coupes qui ne passent pas exactement par le point voulu, on voit cette couche extérieure se continuer avec elle-même au pôle inférieur ou antipédonculaire du nucléus et former en ce point une enveloppe complète. Mais si la coupe passe exactement

par le centre, comme dans la figure 36, on voit qu'à ce pôle inférieur les cellules de l'enveloppe externe ( $\Delta$ ) se détournent pour tapisser extérieurement un court canal sinueux ( $c$ ) qui va de la cavité périsomatique à la surface de la tumeur. La figure montre en ( $\Delta$ ) la couche pariétale de grosses cellules qui limitent partout le corps de la jeune Sacculine. Ces cellules sont à peu près cubiques, et leur diamètre est de 7 à 8  $\mu$ . Elles ont un gros noyau très évident de 4  $\mu$  avec un ou deux nucléoles. Leur base régulière, tournée vers le dehors, s'appuie sur la couche chitineuse superficielle de 1 1/2 à 2  $\mu$  qu'elles ont sécrétée, tandis que leur sommet s'atténue en prolongements ramifiés qui se continuent avec ceux des cellules voisines du tissu caverneux ( $v$ ). Dans le voisinage du nucléus, ces cellules s'allongent davantage; leur hauteur atteint et dépasse 12  $\mu$ ; elles se montrent en voie de division active. Exactement en face du nucléus, leur alignement, jusque-là parfaitement régulier, s'interrompt, et elles se continuent avec les cellules du canal dont je viens de parler.

Il est donc facile de comprendre que tout se passe *comme si* une invagination de la membrane cellulaire extérieure ( $\Delta$ ) s'était portée vers l'amas cellulaire central ( $O$ ) du nucléus et l'avait coiffé d'une double enveloppe restée ouverte en haut pour former le pédoncule et se continuant en bas avec la couche des cellules restées extérieures par le canal d'invagination. La lame interne ( $\delta$ ) de l'invagination forme l'enveloppe immédiate de la masse cellulaire centrale et correspond à la zone annulaire interne; la lame externe ( $\delta'$ ) forme l'enveloppe extérieure et correspond à la zone annulaire externe de la figure 33. On conçoit qu'une ligne nette sépare ces deux lames, tandis qu'aucune démarcation précise ne sépare la lame extérieure du tissu caverneux ambiant avec lequel elle a déjà contracté des relations intimes.

On remarquera que j'ai dit que les choses sont disposées *comme si* une invagination de la paroi était venue coiffer le nucléus. Je fais cette réserve parce que, l'état que je viens de décrire étant le plus

jeune que j'aie observé, je n'ai pas assisté à l'invagination; et surtout parce que je ne crois pas que ce soit une invagination, au sens étroit de ce mot, qui ait eu lieu. Je pense, au contraire, que c'est par un bourgeonnement actif, mais sans se détourner de leur situation, que les cellules pariétales de la tumeur ont donné naissance à une double lame cellulaire, d'abord plane, qui s'est enfoncée dans le tissu caverneux, a rencontré le nucléus et s'est appliquée sur lui de manière à l'envelopper partout, excepté au pôle supérieur. C'est, si l'on veut, une invagination, mais liée à un processus de bourgeonnement.

J'ai plusieurs raisons de croire que les choses se sont passées ainsi. D'abord, les cellules pariétales de la tumeur sont en voie de prolifération active dans la région du nucléus, et d'autant plus que l'on se rapproche davantage de lui. Ensuite, les cellules du canal de communication, de même que celles des deux enveloppes du nucléus, sont bien plus petites que celles qui forment la paroi de la tumeur. Leur volume total ne l'emporte pas sur celui du noyau de ces dernières (4  $\mu$  environ). Enfin, la couche chitineuse de la tumeur centrale ne m'a jamais paru se détourner pour tapisser le canal d'invagination. Elle semble passer au-devant de son orifice (*p*), en sorte que ce canal ne s'ouvre pas en réalité à l'extérieur, mais seulement sous la membrane chitineuse. Il n'y en a pas moins une mince lame de chitine qui tapisse le canal et toute la cavité périsomatique, mais c'est un produit de sécrétion des cellules limitantes. Au surplus, invagination proprement dite, ou invagination liée à un bourgeonnement, la double enveloppe du nucléus est, dans l'un et l'autre cas, une dépendance de la couche pariétale du corps, et c'est là le point important.

Voyons maintenant s'il est impossible de rattacher cet état où je retrouve la jeune Sacculine interne avec celui où j'ai laissé le contenu du sac larvaire au moment de l'inoculation.

La Cypris, quelques heures après qu'elle s'est fixée, lorsqu'elle

a épuré la substance de son corps et qu'elle a formé son sac, se montre formée essentiellement de deux parties : 1° un ectoderme (*e*) continu, formé d'une seule assise de cellules ; 2° un amas central de cellules arrondies qui, déjà chez la *Cypris* encore libre, formait une masse parfaitement distincte, entourée d'une membrane propre (l'ovaire) (*Ov*, fig. 13, 16 et 17). Peut-être quelques cellules mésodermiques du tissu conjonctif du corps sont-elles restées dans le sac, mais elles sont peu abondantes. Quant aux muscles, aux cellules nerveuses, aux glandes, etc., on se rappelle qu'ils ont disparu en tant qu'organes et éléments figurés et ont été dissous et évacués.

Pendant la formation du dard, et les différentes métamorphoses subies jusqu'à l'inoculation, les parties sont devenues moins distinctes, et, au dernier moment, il est devenu difficile de distinguer nettement l'ectoderme de l'ovaire. Mais il ne s'ensuit pas que tout se soit mélangé. Il n'est pas dans les mœurs des couches embryogéniques de se confondre de la sorte. Au milieu des changements de forme les plus variés, malgré la disparition des différences extérieures perceptibles à nos sens ou à nos réactifs, je suis convaincu que chaque cellule conserve les propriétés qu'elle doit à son origine, qu'elle garde son rang et son numéro et sait se retrouver à propos à sa place. Il est donc infiniment probable que, après l'inoculation, ce qui se retrouve dans le corps du Crabe, c'est une masse de petites cellules (l'ovaire), limitée par une fine membrane propre et renfermée dans une enveloppe de cellules continue (l'ectoderme) et, peut-être, entre les deux, quelques cellules mésodermiques, mais peu nombreuses. Tout ces éléments ont, au moment de ce retour à un état embryonnaire, des caractères semblables, mais les différences se montrent bien vite au cours du développement.

Pour comparer à la masse inoculée ainsi constituée la jeune *Sacculine* interne décrite plus haut, il faut commencer par rendre à la couche cellulaire formant la paroi de la tumeur centrale la double enveloppe du nucléus, qui n'en est qu'un diverticule. Supposons donc que la double coiffe invaginée ( $\delta'$  et  $\delta$ ) se rétracte peu à peu et

rentre dans l'assise cellulaire ( $\Delta$ ) dont elle dérive. Supposons en outre que les racines, qui ne sont que des expansions tubuliformes de la membrane basilaire, rentrent en elle. Que restera-t-il ? Un petit amas cellulaire arrondi, entouré d'une membrane propre, noyé dans un tissu de cellules étoilées anastomosées par leurs prolongements et, pour renfermer le tout, une assise de cellules contiguës.

La ressemblance n'est-elle pas parfaite avec le germe inoculé ?

N'a-t-on pas le droit de penser que la *couche de cellules pariétales* ( $\Delta$ , fig. 36) représente l'*ectoderme* (*e*, fig. 26) de ce germe et, par conséquent, celui de la Cypris, et que le *nucléus* (*O*, fig. 36) représente l'*ovaire* (*Ov*, fig. 2, 5, 13, 16, 17, 21, 24, 26 et 27) de la larve ? Quant au tissu caverneux (*v*) qui comble la cavité de la membrane et celle de la tumeur centrale, il provient certainement en majeure partie et peut-être exclusivement d'une prolifération de l'*ectoderme* dont les cellules sont toujours en voie de multiplication.

Je vais donc reprendre avec cette nouvelle donnée la description du germe inoculé au début et expliquer les modifications qu'il a subies suivant l'hypothèse la plus vraisemblable.

L'*ectoderme* est la partie presque seule active dans tous ces phénomènes. Il se développe partout, mais surtout dans une région restreinte au-dessus du nucléus, de manière à déterminer un mouvement d'ensemble du germe vers le lieu où il devra achever son développement. Par les différents points de sa surface, il donne naissance à des prolongements cylindriques qui poussent et se ramifient tout autour de lui (les *racines*). A sa face profonde, il forme, par division transversale de ses cellules, le tissu caverneux, et comme cette division est surtout active dans la région moyenne, la *tumeur centrale* se développe. Enfin, en face de l'ovaire, il bourgeonne en dedans une double lame cellulaire qui s'invagine vers celui-ci et le coiffe comme d'un bonnet de coton. L'ovaire, pendant ce temps, n'a fait rien autre chose qu'accroître le volume de ses éléments. Quant aux cellules mésodermiques, qui sont *peut-être* restées dans le sac, entre l'ovaire et l'*ectoderme*, il se peut qu'elles

aient contribué à la formation des tissus caverneux, mais je crois plutôt qu'elles sont restées inertes et que leur destinée est tout autre. Je reviendrai sur ce point un peu plus tard.

Tels sont les rapports de la jeune Sacculine interne avec la larve. Je crois qu'ils méritent une certaine confiance, bien que je n'aie pu les établir qu'au moyen de rapprochements hypothétiques en raison de la lacune qui se trouve dans la série de mes observations. Je n'aurai plus désormais à faire de semblables réserves, car j'ai pu suivre presque pas à pas toutes les transformations ultérieures du parasite. Malgré les différences profondes qui existent entre l'animal à cet âge et la Sacculine adulte, il est possible dès maintenant de les superposer, et c'est ce que je ferai pour soulager l'esprit du lecteur.

La *membrane basilair*e et les *racines* deviendront les parties homonymes de l'adulte. La *tumeur centrale* et l'*enveloppe externe du nucléus* formeront le *pédicule* et sa *bosse*. L'*enveloppe interne du nucléus* formera le *manteau*, la *cavité incubatrice* et la *paroi de la masse viscérale* par une série de délimitations successives. L'*ovaire* restera l'*ovaire* et ne formera rien autre chose. Les *muscles* et les *testicules* de l'adulte proviendront de certaines *cellules mésodermiques* (*m*, fig. 36) que l'on verra immigrer et envahir peu à peu les points où ces organes devront se développer. Enfin la *cavité périsomatique* n'aura qu'une existence transitoire : elle est destinée à s'ouvrir au moment où la Sacculine interne, devenue mûre, brisera les portes de sa prison pour se montrer en partie au dehors.

## 2. Deuxième stade. Isolement de la cavité périsomatique.

### *Formation du manteau.* (Fig. 37.)

Le pédoncule qui rattache l'ectoderme à l'enveloppe externe du nucléus ne persiste pas bien longtemps. Les cellules qui le constituent se détruisent ou perdent leur arrangement, l'ectoderme et l'enveloppe externe se complètent, et le nucléus, revêtu de sa double

enveloppe, se trouve complètement isolé dans le tissu caverneux, comme le montre la figure 37. La cavité périsomatique ( $\pi$ ), encore très réduite et même presque virtuelle, est alors complètement close comme celle d'un bonnet de coton. Plus tard, elle se mettra de nouveau en relation avec l'extérieur, mais tout à fait indépendamment du pédoncule d'invagination qui est détruit pour toujours.

Déjà, avant l'isolement de la cavité périsomatique, les cellules de l'enveloppe interne ( $\xi$ ) du nucléus commencent à se scinder par division transversale, de manière à former par délamination un troisième feuillet cellulaire ( $\xi_1$ ), concentrique aux deux premiers et situé entre l'ovaire et celui qui lui a donné naissance. Je le désignerai sous le nom de *feuillet palléal interne*, par opposition à celui qui l'a formé, et qui prendra le nom de *feuillet palléal externe*. La délamination commence autour du pédoncule. Elle a déjà commencé à s'opérer au stade de la figure 36; elle se propage en descendant vers le pôle inférieur du nucléus, et elle est presque complète au stade de la figure 37.

Au-dessus du pédoncule, là où l'ovaire est directement en rapport avec le tissu caverneux ambiant, on trouve déjà au stade de la figure 36 quelques cellules mésodermiques ( $m$ ) qui, au lieu d'être étoilées, ramifiées et anastomosées comme les voisines ( $v$ ), sont unies, ovales ou un peu losangiques et indépendantes les unes des autres. Elles ont une grande importance. Peu nombreuses encore, elles se multiplieront sans cesse jusqu'à la fin du développement et donneront naissance à des tissus variés. Pour le moment, on les voit s'insinuer entre les deux lèvres de la délamination palléale et s'avancer peu à peu vers le pôle inférieur (fig. 37). Un peu plus tard, quand la délamination sera achevée, elles se rejoindront et formeront entre les deux feuillets palléaux une couche qui s'épaissira beaucoup. Plus tard encore, on les verra s'allonger, s'unir par leurs extrémités, se grouper, et finalement elles formeront la *couche musculaire du manteau*.

Je suis fortement tenté de croire qu'il est resté, dans le sac de la

Cypris fixée, quelques cellules mésodermiques entre l'ovaire et l'ectoderme, et que ce sont ces cellules que nous retrouvons là, fonds commun d'où sortiront tous les tissus de l'adulte qui ont une origine analogue. Malheureusement, l'impossibilité de distinguer en catégories tranchées les éléments cellulaires qui constituent le germe avant l'inoculation empêche de vérifier ce point important. Je ne suis pas même certain qu'il reste dans le germe autre chose que l'ovaire et l'ectoderme, et l'opinion que j'ai émise est une simple hypothèse.

Pendant ce temps, l'enveloppe externe ( $\delta'$ ) du nucléus, celle qui forme la paroi externe de la cavité périsonatique, se modifie à peine. Ses cellules s'allongent, se ramifient par la pointe et s'unissent aux cellules du tissu caverneux environnant.

Les jeunes Sacculines au stade de la figure 37, ou un peu plus tard, montrent souvent un aspect que je n'ai pas représenté à un grossissement suffisant, et qui est fort singulier. La double enveloppe du nucléus descend beaucoup plus bas du côté distal (par rapport au Crabe) que du côté proximal et forme là une sorte de queue qui s'enfonce profondément dans le tissu caverneux. Dans cette partie, les cellules sont petites, serrées, cubiques. Des prolongements fibreux assez forts unissent les dernières aux cellules voisines du tissu caverneux. Du côté proximal, au contraire, les cellules, surtout celles de l'enveloppe extérieure, sont allongées, disposées sur plusieurs plans et imbriquées. Enfin, le tissu caverneux se montre rompu, déchiré (fig. 35), le long d'une traînée qui part du nucléus et remonte dans la membrane basilaire vers cette sorte de prolongement que nous avons vu (p. 621 et 622) se perdre dans le corps du Crabe. *Tout se passe comme si* l'ovaire, pour se rendre vers le point de l'ectoderme qui doit le coiffer de sa double enveloppe, avait traversé une partie du tissu caverneux et avait en même temps opéré sur lui-même un mouvement de rotation. Cela peut s'expliquer d'une manière qui me semble assez naturelle : l'ovaire restant toujours à la même distance de la paroi, l'ectoderme donne naissance en face de lui, par division transversale, aux nom-

breuses cellules qui doivent former la tumeur centrale de la membrane basilaire; il résulte de là un mouvement relatif qui éloigne l'ovaire de la face intestinale de la membrane basilaire, et la déchirure du tissu caverneux serait une sorte de sillage laissé par l'ovaire en arrière de lui. Quant au mouvement rotatoire, il paraît produit par ce fait que la multiplication cellulaire est plus active d'un côté que de l'autre, soit dans l'ectoderme, soit dans l'enveloppe de l'ovaire.

### 3. *Troisième stade, ou stade d'invagination nerveuse.* (Fig. 40.)

Lorsque la délamination palléale et la pénétration des cellules mésodermiques dans le manteau sont achevées, il se passe plusieurs phénomènes que je dois décrire successivement, bien qu'ils soient en partie simultanés.

a). *Formation de la fente de sortie.* — Les Sacculines dont le nucléus a 1 dixième de millimètre, ou un peu plus, ont leur ectoderme parfaitement continu. Leur nucléus est libre au sein du tissu caverneux de la tumeur, à peu de distance au-dessous de la membrane ectodermique (fig. 34 et 35). Chez celles dont le nucléus a 2 dixièmes de millimètre, ou un peu moins, ce qui correspond à une taille moyenne de 18 à 24 millimètres pour le Crabe, il n'en est plus de même. Si l'on examine la Sacculine par transparence, après l'avoir isolée sans la blesser, on constate que la tumeur est traversée par une ligne transversale par rapport au Crabe, un peu convexe vers l'extrémité distale de l'intestin et presque aussi large que la tumeur elle-même. Cette ligne, d'abord peu visible, s'accroît et, chez les Sacculines internes appartenant à des Crabs de 30 à 35 millimètres, elle est facile à voir.

La figure 39 représente la tumeur de la membrane basilaire vue par sa face superficielle à ce moment. Cette ligne donne la sensation d'un épaissement chitineux. Elle est assez régulière dans sa

forme générale, mais plus ou moins découpée, surtout aux extrémités.

Sur une coupe coronale de la Sacculine, c'est-à-dire faite perpendiculairement à cette ligne, il est facile de voir à quoi tient cette apparence. On trouve que la cavité périsonomatique s'est mise en communication avec l'extérieur par une longue fente dont toute la ligne en question n'est que l'aboutissant à la surface. Cette fente (fig. 40, *f*) est limitée par deux lames cellulaires qui rejoignent l'ectoderme ( $\Delta$ ) à la paroi externe ( $\hat{\zeta}$ ) de la cavité périsonomatique ( $\pi$ ). Sur la coupe, l'aspect est tout à fait le même qu'au moment de la pseudo-invasion ectodermique qui a donné naissance aux enveloppes du nucléus; mais, au lieu d'être limitée à un point, la communication s'étend dans toute la largeur de la tumeur centrale. Aussi, au lieu de la rencontrer sur la coupe médiane seulement, la trouve-t-on dans toutes les coupes parallèles au plan sagittal du Crabe, même au-delà des limites du nucléus. Les deux lames cellulaires qui limitent cette fente sont en tout semblables à celles de l'ectoderme, en sorte qu'il n'y a aucune différence entre les éléments de ces trois parties. Tout se passe comme si l'ectoderme s'était invaginé en dedans jusqu'à rencontrer la paroi externe de la cavité périsonomatique. Cette scissure, que j'appellerai la *fente de sortie*, se produit si rapidement que je n'ai pu voir comment elle se formait. Dès qu'elle existe, elle est déjà complète. Il est fort probable que c'est par un bourgeonnement de la membrane ectodermique qu'elle se forme, et non aux dépens de la paroi externe de la cavité périsonomatique. Je n'ai fait aucune observation à l'appui de cette manière de voir; mais je fonde mon opinion sur l'inertie complète de cette dernière membrane dans tout le cours du développement et sur l'activité extrême de l'ectoderme en face du nucléus. En outre, dans le voisinage de la scissure, on voit souvent des commencements d'invaginations ectodermiques qui semblent indiquer des tentatives avortées de faire de nouvelles scissures à côté de la principale.

Les cellules des deux lames limitantes de la fente sécrètent rapi-

dement entre elles une lame de chitine qui se met en rapport, en dehors avec celle qui recouvre la Sacculine entière, en dedans avec celle qui limite la cavité périsonomatique. C'est cette lame chitineuse qui, plus tard, se fendra et formera un large orifice par où sortira le corps contenu dans la cavité périsonomatique, c'est-à-dire toute la partie externe de la future Sacculine adulte. Mais, longtemps encore, cette fente doit rester fermée; je dirai en temps et lieu quand et comment s'accomplit ce phénomène.

b). *Formation de la paroi de la masse viscérale et de la cavité incubatrice.* — Au moment où j'ai laissé la Sacculine, la cavité périsonomatique, encore à peine dessinée, contenait l'ovaire entouré seulement de deux feuilletts palléaux entre lesquels s'étaient insinuées les cellules mésodermiques chargées de former la couche musculaire du manteau. Le même processus qui a donné naissance au feuillet palléal interne aux dépens de la lame interne, primitivement unique, de l'invagination, va se répéter sur lui et former la *paroi de la masse viscérale*, constituée pour le moment par l'ovaire seul. J'appellerai, pour abrégé, cette membrane, le *feuillet périviscéral* ( $\tilde{\varepsilon}_2$ ). Puis, entre les deux feuilletts délamérés, va se sécréter une couche de chitine qui se fendra et créera la *cavité incubatrice* (I). Ce mode de formation apparaît avec la dernière évidence sur les Sacculines de l'âge de celles que représente la figure 40. Leur nucléus a environ 2 dixièmes de millimètre de diamètre, et on les trouve dans les Crabes de 18 à 20 millimètres de largeur. On constate, en effet, que les cellules de la couche nouvellement formée ( $\tilde{\varepsilon}_2$ ) correspondent exactement une à une à celles du feuillet palléal interne ( $\tilde{\varepsilon}_1$ ), ce qui n'arriverait pas dans le cas d'une invagination ou d'une formation indépendante. En outre, la lame chitineuse qui s'est fendue pour former la cavité incubatrice, ne s'est pas partout exactement séparée. Dans certains points, on trouve des filaments qui s'étendent de l'une à l'autre moitié en traversant la cavité incubatrice encore presque virtuelle. On les voit bien au bas de la figure 40 et en divers points de la figure 41.

c). *Formation du mésentère.*— Cette délamination, qui a pour effet de doter l'ovaire (et plus tard la masse viscérale) d'une membrane d'enveloppe, ne s'opère pas partout. Le long d'une ligne verticale située du côté droit par rapport au Crabe, elle n'a pas lieu. Là, le feuillet *péri-viscéral* reste uni au manteau. Le feuillet formateur et le feuillet délaminé ne se séparent pas, et ainsi se trouve formé le *mésentère*.

On peut dès lors orienter la Sacculine, puisque l'on connaît son extrémité supérieure (le pédoncule) et son bord ventral (le mésentère). Celle que représente la figure 40 est vue en coupe coronale, l'extrémité supérieure en haut, le côté gauche (celui qui regarde le sternum du Crabe) à gauche, et le droit (celui qui regarde l'anus du crabe) à droite. La coupe ne passe pas d'ailleurs à égale distance des bords ventral et dorsal; elle est plus rapprochée du premier en bas et un peu oblique.

d). *Invagination nerveuse.* — Sur la face gauche, on voit qu'il y a aussi un point où la délamination n'a pas eu lieu. Là, le feuillet palléal interne ( $\delta_1$ ) reste uni pour un certain temps au feuillet périsviscéral ( $\delta_2$ ) et se prolonge à l'intérieur de la masse viscérale en une membrane cellulaire qui entoure un amas fusiforme de belles et grosses cellules ( $N$ ) à noyau très évident. Ces cellules, polyédriques par pression, n'ont pas moins de 40  $\mu$ . de largeur; leur noyau arrondi a 7 à 8  $\mu$ . et est muni d'un gros nucléole très accentué, de 3  $\mu$ . environ. Leur ensemble forme une masse fusiforme qui s'enfonce dans la masse viscérale au-dessous de l'ovaire et est entourée par la gaine de petites cellules que j'ai mentionnée. Le feuillet palléal externe ( $\delta$ ) forme à ce niveau une inflexion vers le dedans. En ce point ( $n$ ), les éléments mésodermiques renfermés dans l'épaisseur du manteau sont absents. Plus tard, cette inflexion s'effacera, les cellules mésodermiques achèveront d'envahir cette place, la délamination achèvera de séparer le feuillet palléal externe du feuillet *péri-viscéral*, et toute trace de l'ancien état de choses disparaîtra; mais, dans la masse viscérale,

restera l'amas fusiforme de grosses cellules. C'est le rudiment du *ganglion nerveux*.

Il n'est point douteux, d'après ce qui précède, que le ganglion nerveux ne se forme par une invagination du feuillet palléal externe dans la masse viscérale, à travers les feuillets palléal interne et péri-viscéral dont la séparation se trouve ainsi retardée.

Le feuillet palléal externe provenant d'une invagination de l'ectoderme, le ganglion nerveux se trouve avoir ainsi une origine ectodermique. Mais le feuillet péri-viscéral dérivant par délamination du palléal interne, et celui-ci provenant de la même manière du palléal externe, le système nerveux aurait pu se former tout aussi bien par une invagination du feuillet péri-viscéral. Son origine n'en eût pas moins été ectodermique. Mais il semble que les centres nerveux soient des organes trop nobles pour se contenter d'une origine détournée. Les feuillets se donnent la peine de s'écarter pour permettre à une invagination plus directement ectodermique de leur donner naissance. Ces faits singuliers me semblent mériter toute l'attention des embryogénistes. Je reviendrai plus loin sur leur interprétation.

On remarquera, en outre, que l'invagination nerveuse se fait vers l'extrémité inférieure, près du mésentère, le plus souvent sur la face gauche, parfois sur la droite. Je reviendrai sur ce point en traitant de l'orientation logique du parasite.

e). *Immigration des éléments mésodermiques dans la masse viscérale.*—

Au stade précédent, l'ovaire et son enveloppe étaient en contact immédiat. A mesure que la cavité incubatrice se formait, les cellules mésodermiques, toujours nombreuses au niveau du pédicule de la Sacculine, celles qui ont déjà fourni la couche moyenne du manteau, ont continué à se multiplier et se sont insinuées entre l'ovaire et le feuillet qui l'entoure immédiatement, entre celui-ci et le système nerveux, partout enfin dans l'intérieur de la masse viscérale. Elles sont devenues si nombreuses en se multipliant sans cesse

qu'elles ont bientôt occupé une place presque égale à celle de l'ovaire lui-même. Elles se sont glissées entre lui et la paroi, entre lui et le système nerveux, ont entouré celui-ci de tous côtés, et, finalement, en s'accumulant dans le plan sagittal, ont fini par déterminer la bilobation de l'ovaire. La mince membrane propre de celui-ci reste néanmoins toujours continue et se plie à toutes les inflexions. Cette bilobation de l'ovaire se voit bien sur la figure 40. Une coupe plus reculée vers le bord dorsal montrerait comment ces deux lobes (*K*) restent réunis entre eux par une large communication qui deviendra le *canal médian* de l'ovaire.

Les cellules mésodermiques en question (*m*), en se multipliant, se groupent et finissent par former deux systèmes, l'un parallèle au feuillet péri-viscéral, l'autre transversal qui donneront : celui-ci, les plans musculaires transversaux de la masse viscérale ; celui-là, le système musculaire tangentiel de la paroi.

Enfin, les cellules les plus voisines des lobes ovariens s'appliquent sur eux, se soudent en membrane par leurs bords et forment de bonne heure autour de la glande une membrane continue (*e*) qui double extérieurement sa membrane hyaline propre et qui deviendra la *tunique endothéliale* des tubes ovariens.

f). *Formation des canaux déférents.* — A la fin de ce stade, on voit se former, de chaque côté du corps, au sommet de la cavité incubatrice, une invagination (*D, D*) des feuillets qui tapissent cette cavité. C'est l'origine des *canaux déférents*. Ils ne sont donc autre chose que des diverticules de la cavité incubatrice. Quant aux cellules sécrétantes des testicules (*T*), elles ont une origine mésodermique que j'expliquerai plus loin.

La figure 40 montre qu'à ce moment le pédicule de la masse viscérale n'est pas sur le prolongement de celui du manteau. Le premier regarde l'intestin du Crabe ; le second est tourné vers la base de l'abdomen. Plus tard, cette situation se régularisera par un mou-

vement de rotation de la masse viscérale autour d'un axe horizontal situé dans le plan sagittal.

4. *Quatrième stade. Formation de l'atrium et des glandes cémentaires. Formation des testicules. Ramification de l'ovaire.* (Fig. 41).

La figure 41 montre nettement les modifications accomplies dans ce stade.

L'assise cellulaire ( $\delta'$ ) formant la paroi externe de la cavité périsomatique n'a subi aucune modification importante. La *cavité périsomatique* elle-même ( $\pi$ ) s'est agrandie, et la fente ( $f$ ) qui la fait communiquer avec le dehors s'est perfectionnée. Une partie seulement de cette fente a été représentée pour ne pas exagérer les dimensions de la figure.

Le *pédicule* de la masse viscérale et celui du manteau se sont mis sur le prolongement l'un de l'autre.

Au-dessus de ce pédicule, on voit les *cellules mésodermiques* ( $m$ ), sœurs de celles qui se sont insinuées dans le manteau et dans la masse viscérale qui ont augmenté de nombre et forment une masse importante. Elles sont orientées en traînées compactes bien différentes du tissu caverneux ambiant ( $v$ ) à cellules étoilées et anastomosées.

Le *feuillet palléal externe* ( $\delta$ ) n'offre rien de particulier. Les cellules commencent à s'allonger pour se mettre en relation, à travers la couche mésodermique, avec celles du feuillet palléal interne et former avec elles les gerbes de *fibres épithélio-conjonctives* décrites chez la Sacculine adulte.

Les *cellules mésodermiques du manteau* ( $m$ , entre les lettres  $\delta$  et  $\delta_1$ ) s'allongent dans le sens tangentiel et s'anastomosent pour former les muscles. Dans le point où sera plus tard le *sphincter cloacal* ( $m$ , au-dessus de la lettre  $C$ ), elles s'accumulent en nombre plus considérable qu'ailleurs.

Le *feuillet palléal interne* ( $\delta_1$ ) s'est allongé plus vite que l'externe et

dans certains points forme des replis (au niveau de la lettre *I* à gauche). Ses cellules commencent à se modifier dans le même sens que celles du feuillet externe, mais le travail est moins avancé.

La *cavité incubatrice* (*I*) est tout à fait dessinée. Cependant, çà et là, on voit des tractus qui la traversent, derniers vestiges de la soudure primitive des deux lames chitineuses qui la tapissent. Vers le haut, au niveau du futur cloaque, elle est très haute et forme une sorte de dôme.

Le *feuillet péri-viscéral* ( $\delta_2$ ) s'est aussi trop allongé et forme des replis dont un, constant, s'avance profondément dans la masse viscérale entre la région ovarique et la région testiculaire. Dans les points où il ne s'est pas formé de replis, les feuillets limitants de la cavité incubatrice sont restés contigus, et leurs cellules se correspondent encore une à une.

L'*invagination nerveuse* (*n*) est encore très visible, et la continuité des deux feuillets palléal interne et péri-viscéral ne s'est pas encore détruite. Sur toute une circonférence horizontale passant par l'invagination nerveuse, ils restent d'ailleurs longtemps contigus. La cavité incubatrice semble ne pouvoir se décider à s'ouvrir sur cette ligne; mais, nulle part ailleurs qu'au point précis d'invagination, il n'y a soudure réelle. Les feuillets restent longtemps rapprochés, mais ils sont aussi distincts que dans les autres points. L'inflexion du feuillet palléal externe en face de l'invagination s'est effacée. Sur la coupe, on voit l'origine du nerf viscéral gauche.

Les *cellules mésodermiques de la masse viscérale* (*m*, celui de gauche au haut) ont augmenté de nombre, et leur orientation a fait des progrès, mais nulle part encore les fibres musculaires ne sont formées.

a.) *Formation de l'atrium et des glandes cémentaires*. — Déjà, au stade précédent, sur les coupes passant par le point voulu, on pouvait remarquer, de chaque côté de la masse viscérale, juste en face du lobe ovarique correspondant, une petite dépression du feuillet péri-viscéral. Cette dépression s'accroît, s'approfondit, les cellules

deviennent plus hautes à ce niveau; elles font fortement saillie en dedans, et l'ovaire se creuse pour leur faire place. Il est probable que les bords de l'invagination se rapprochent, que l'orifice se ferme, et que la continuité du feuillet péri-viscéral se rétablit; car, un peu plus tard, il est de nouveau régulièrement convexe, et l'on trouve (A, fig. 41) en dedans de lui une sorte de poche cellulaire creuse. Cette poche est fermée en dehors et indépendante de la paroi, tandis qu'en dedans elle est largement ouverte dans l'ovaire. Je n'ai malheureusement pas pu observer comment se produit cet état de choses; mais, d'après la manière dont l'évolution a commencé, il est permis de supposer que l'invagination du feuillet péri-viscéral, en s'isolant entre ce feuillet et l'ovaire, a constitué en ce point une poche cellulaire creuse complètement fermée, et que cette poche s'est ultérieurement ouverte dans l'ovaire et mise en continuité avec ses parois. Une mince membrane continue extérieurement sur elle la membrane hyaline de l'ovaire. Cependant, n'ayant pas observé le mode de formation de ce diverticule, je dois dire qu'il y a place pour une autre hypothèse. Au stade de la figure 40, on constate que les cellules de l'ovaire sont disposées à peu près irrégulièrement dans chaque lobe (K), excepté contre la paroi externe, où elles sont arrangées assez régulièrement en série épithéliale. Il se peut qu'un pincement circulaire isole cette partie externe et en forme une sorte de diverticule de l'ovaire. Mais il faudrait alors que le commencement d'invagination que j'ai positivement observé s'efface sans avoir servi à rien.

Quoi qu'il en soit, au stade de la figure 41, on trouve contre la paroi externe de chaque lobe ovarique une sorte de poche cellulaire fermée en dehors, ouverte dans l'ovaire en dedans, et qui est la première ébauche de l'*atrium*. Dans la dernière hypothèse, l'*atrium* et, comme on va le voir, la glande cémentaire, auraient une origine commune avec l'ovaire et, par conséquent, mésodermique, ce qui est peu probable; dans la première, ces mêmes organes auraient une origine indirectement ectodermique.

L'*atrium*, à ce moment, constitue une large cavité (A) tapissée de

cellules prismatiques de 12 à 13  $\mu$ . de longueur sur 3 à 4  $\mu$ . seulement de largeur, contenant un noyau ovale. Au niveau de l'orifice, légèrement rétréci, qui fait communiquer l'atrium avec l'ovaire, les cellules changent insensiblement de forme et se continuent avec celles de l'ovaire, plus grosses et plus rondes, de 5 à 6  $\mu$ . de diamètre, avec un gros noyau. Dans la cavité atriale se trouvent toujours quelques cellules ovariennes égarées.

Sur sa partie centrale, la paroi de l'atrium, en dehors, n'a qu'une couche de cellules; mais, sur les parties latérales, une prolifération cellulaire active a lieu et détermine la formation de prolongements cylindriques pleins qui poussent en divergeant et s'insinuent entre l'ovaire et le feuillet péri-viscéral. Ce sont les premiers rudiments des culs-de-sac glandulaires. D'abord pleins, ils se creusent peu à peu d'une cavité centrale en communication avec celle de l'atrium. Le processus est centrifuge.

La figure 41 montre une coupe coronale de la Sacculine à ce moment. Elle n'est pas exactement perpendiculaire au milieu du plan sagittal; elle est un peu oblique et passe par le milieu de l'ovaire du côté droit (situé à gauche sur la figure), et au-delà du milieu, vers le bord ventral, du côté gauche. A gauche, la coupe a rencontré un de ces gros bourgeons cylindriques (*G*) qui rayonnent autour de l'atrium. On voit les nombreuses couches cellulaires qui le forment et la cavité qui commence à se creuser à son centre. De même, les testicules ont été coupés en deux points différents. Le droit est tranché transversalement vers son extrémité, tandis que le gauche est coupé très obliquement à l'endroit où le canal déférent se détourne pour se jeter dans la cavité incubatrice. Ce devrait être le contraire, et cette anomalie tient à ce que le testicule gauche s'avavançait, chez l'individu qui a fourni la coupe, moins loin que le droit, vers le bord dorsal.

b). *Formation des testicules.* — En même temps que les glandes élémentaires, se montre l'ébauche des testicules. Autour des canaux déférents (*D, D*) dont j'ai expliqué la formation au stade précédent, on

voit des cellules mésodermiques arrondies et plus volumineuses que celles qui formeront les muscles, se grouper, se multiplier, et former à ces conduits une gaine de plusieurs assises cellulaires ( $T, T$ ). Ces cellules ont 6  $\mu$ . environ et un noyau de 4  $\mu$ . Elles sont un peu polyédriques par pression réciproque et se distinguent nettement, par leur aspect plus sombre et leur groupement irrégulier, des cellules du canal déférent, hautes, claires et bien rangées sur un seul rang autour du canal central. Déjà au stade précédent (fig. 40), on pouvait remarquer autour du canal déférent quelques cellules mésodermiques ( $T$ ) plus grosses que les autres; c'étaient les premières cellules testiculaires. Mais c'est seulement au stade actuel qu'elles se multiplient sensiblement et forment autour du canal excréteur une gaine complète à plusieurs assises. Cette origine mésodermique des éléments sécréteurs du testicule explique pourquoi ces cellules sont toujours parfaitement distinctes des cellules d'origine ectodermique du canal excréteur. Elle explique aussi cette particularité singulière de l'organisation de la Sacculine externe, chez laquelle existe une transition insensible entre les cellules sécrétantes de la glande et le tissu conjonctif ambiant (comp. fig. 53, 53). Une origine commune rapproche ces deux sortes d'éléments, et il est facile de comprendre que la transformation d'éléments primitivement indifférents en cellules sécrétantes d'un côté, en fibres conjonctives de l'autre, ait pu s'établir sans limites bien tranchées.

Un autre fait très remarquable doit attirer notre attention, c'est l'apparition tardive de la glande mâle par rapport à l'origine si précoce de la glande femelle. Mais je me réserve de revenir sur ce point au chapitre des *Considérations générales* et d'en tirer des conclusions inattendues.

e). *Ramification de l'ovaire.* — Sous la poussée des cellules mésodermiques qui se multiplient, s'allongent, se groupent, pour se transformer plus tard en faisceaux musculaires, l'ovaire, très plastique, recule, se creuse, se ramifie en lobes qui s'insinuent là où ils

trouvent de la place. Dans ces transformations, sa membrane hyaline propre se plie docilement à toutes les inflexions, reste toujours continue, et la couche endothéliale qui la double extérieurement s'accroît en même temps, sans se rompre, et lui reste toujours accolée.

Les ramifications ainsi formées ne sont pas, comme on pourrait le penser, irrégulières. L'ovaire, sphérique au stade de la figure 37, a commencé à se diviser, comme on l'a vu, en deux lobes symétriques réunis par le *canal médian*. C'est à cet état qu'on le trouve au stade d'invagination nerveuse, représenté par la figure 40. Puis, chacun de ces lobes se ramifie parallèlement à celui du côté opposé et donne : 1° des prolongements verticaux, les uns ascendants, les autres descendants : les uns et les autres se ramifiant peu ; 2° une paire de larges et courts prolongements symétriques, l'un en avant, l'autre en arrière, qui se ramifient chacun d'abord en trois lobes, puis ceux-ci en ramifications variables (V. p. 471, 472). Les figures schématiques 30<sub>\*</sub> et 31 donnent une bonne idée de cette forme. Dans la première, le lobe ovarien (*K*) est vu latéralement par la face externe. Sur lui on voit s'appuyer l'atrium avec les ramifications naissantes de la glande cémentaire (*G*) qui commencent à pousser tout autour. La figure 31 représente la masse viscérale vue de dos. La moitié dorsale de la paroi est supposée enlevée, et les organes sont isolés et vus en perspective. Cette figure donne une bonne idée des rapports des lobes latéraux de l'ovaire (*K*) avec le canal médian (*J*) et avec les atrium (*G*). Dans le bas, on voit le ganglion nerveux (*N*), et, vers le haut, en perspective, les deux testicules (*T*).

##### 5. Cinquième stade. — Formation du cloaque.

*Achèvement des organes.* (Fig. 42 à 45.)

Au fur et à mesure que la Sacculine interne avance en âge, le rapport du volume de son corps proprement dit (masse viscérale et manteau) avec la tumeur qui le contient augmente continuelle-

ment. Le nucléus, au début, formait à peine 1 centième du volume total du parasite, sans même compter les racines (fig. 32 et 34). Au point où nous en sommes, il en forme plus de la moitié. Sa longueur (fig. 42) atteint 3 quarts de millimètre et sa largeur près de 1 demi-millimètre. Les dimensions correspondantes de la tumeur centrale qui le renferme sont à peine le double des précédentes. La membrane basilaire s'étend sur une largeur de 2 millimètres environ et sur une longueur de 1 1/2 millimètre. Ces nombres sont d'ailleurs, on le conçoit, variables avec l'âge et avec les individus.

Les modifications accomplies dans les *racines* et dans le *tissu caveux* sont insignifiantes. Les premières ont poussé et ont augmenté le nombre de leurs ramifications; dans le second, les cellules étoilées (fig. 43) ont encore développé leurs prolongements aux dépens de leur corps; en outre, les canaux lacunaires (*l*, fig. 32 et 42), déjà visibles antérieurement, se sont agrandis; mais ils sont restés irréguliers et dépourvus de paroi propre.

Dans la cavité périsomatique ( $\pi$ ), la Sacculine est suspendue parallèlement à la membrane basilaire, le pédoncule toujours tourné vers la base de l'abdomen du Crabe. Cette position est constante et explique l'attitude inclinée des Sacculines devenues externes depuis peu de temps. Dans la cavité incubatrice, la masse viscérale a la même situation que le corps entier dans la cavité périsomatique.

Pour suivre le progrès des modifications de structure survenues depuis le stade précédent, on peut prendre pour guide la figure 42.

L'*ectoderme* ( $\Delta$ , fig. 42 et 43) se montre formé par une couche de cellules prismatiques de 20  $\mu$  de long sur 12 à 13  $\mu$  de large, munies d'un gros noyau arrondi de 5 à 6  $\mu$ , contenant un ou deux nucléoles punctiformes. Par leur base aplatie, ces cellules sont en rapport avec la membrane chitineuse, qu'elles ont sécrétée et qui revêt toute la surface du corps. Cette lame de chitine a 6 à 7  $\mu$  d'épaisseur.

La *cavité périsomatique* ( $\pi$ ) agrandie est partout tapissée d'une couche de chitine de 1  $\mu$  d'épaisseur sur la face externe et de 1/2  $\mu$  seulement sur l'interne. Elle a pour paroi interne le manteau (*M*)

et pour paroi externe l'ancien feuillet externe ( $\delta'$ ) de l'invagination ectodermique par laquelle le développement a commencé. Cette paroi externe (fig. 42 et 44) est formée d'une couche continue de cellules prismatiques, en tout semblables à celles de l'ectoderme, mais un peu plus petites (18  $\mu$  de long sur 7  $\mu$  de large). Elles renferment un gros noyau arrondi de 6  $\mu$  contenant un ou deux nucléoles punctiformes. De même que celles de l'ectoderme, elles sont en rapport, par leur base aplatie, avec la lame chitineuse qu'elles ont sécrétée, tandis que leur sommet, effilé ou même ramifié, s'unit aux prolongements des cellules étoilées du tissu caveux.

Le *tissu caveux* (*v*, fig. 42 à 45) est formé des cellules déjà décrites, mais dont le corps est maintenant presque réduit à leur noyau de 3  $\mu$  de diamètre et à de forts prolongements fibreux.

La *fente de sortie* (*f*, fig. 42 et 44), située en face du milieu de la face gauche du corps, en travers par rapport à l'axe du Crabe, est plus large que le corps proprement dit du parasite. Elle réunit l'ectoderme à la paroi externe de la cavité périsomatique, en traversant le tissu caveux, moins épais en ce point que partout ailleurs. Les cellules qui la bordent ont sécrété entre elles une lame de chitine, qui se continue en dehors avec celle qui recouvre extérieurement la tumeur, en dedans avec celle qui tapisse la paroi externe de la cavité périsomatique. Cette lame de chitine s'est fendue dans toute son étendue, excepté à ses limites intérieure et extérieure. Cette dernière barrière se brisera plus tard, et la scissure s'ouvrira un peu avant le moment où la Sacculine devra se montrer au dehors.

Le *manteau* (*M*) achève de se constituer. Son épaisseur totale atteint 6 à 8 centièmes de millimètre. La lame palléale externe ( $\delta$ , fig. 42 et 43), autrefois purement cellulaire, s'est fortement modifiée. Les cellules, jadis prismatiques et en palissade, sont presque devenues des fibres. Leur base aplatie est appuyée sur la paroi chitineuse interne de la cavité périsomatique. Leur portion moyenne renflée contient un

noyau arrondi de 6  $\mu$ , muni d'un ou de deux nucléoles. Leur sommet tourné en dedans s'effile en un long prolongement qui tend vers celui des cellules correspondantes de la lame palléale interne et se porte à sa rencontre. De leur union naîtront les éléments épithélio-conjonctifs groupés en gerbes que j'ai décrits chez l'adulte. Le feuillet palléal interne ( $\delta_1$ , fig. 42 et 43) est formé d'éléments semblables aux précédents, mais plus petits (4 à 5  $\mu$  de large). Ses cellules, bien que provenant par délamination de celles du feuillet opposé, ne leur correspondent plus, parce que cette délamination est ancienne et que chaque couche a suivi de son côté un développement indépendant. Les cellules du feuillet péri-viscéral ( $\delta_2$ ), au contraire, provenant de celles du feuillet palléal interne par une délamination encore récente, leur correspondent exactement une à une sur presque tous les points.

Dans le manteau, entre les deux parois, se trouvent les cellules mésodermiques ( $m$ , fig. 42 et 43) immigrées par le pédicule. Elles sont allongées, mais dans le sens tangentiel. Leur corps fusiforme a environ 18 à 20  $\mu$  et contient au milieu un noyau arrondi de 4 à 5  $\mu$ , muni d'un nucléole. Les extrémités effilées commencent à s'unir entre elles pour former les faisceaux musculaires. Vers la périphérie, quelques-unes d'entre elles, moins allongées, s'insinuent entre celles de la couche épithélio-conjonctive et formeront sans doute la *membrane endothéliale*.

Le *cloaque* (C, fig. 42) s'est formé au pôle inférieur du manteau, non exactement à l'antipode du pédoncule, mais un peu sur la face gauche tournée vers la paroi antérieure de l'abdomen du Crabe. Il s'est formé par deux replis des feuillets palléaux interne et externe qui se sont portés l'un vers l'autre jusqu'à se toucher et se souder. Mais la lame chitineuse est restée intacte du côté de la cavité périsonmatique, et là le cloaque est encore fermé. Il ne s'ouvrira qu'assez longtemps après que la Sacculine sera devenue externe.

Des éléments mésodermiques accumulés en plus grand nombre autour de l'orifice donneront naissance au *sphincter cloacal*.

La *cavité incubatrice* (I, fig. 42 et 43), bien que très étroite, est maintenant complète partout (excepté au niveau du pédicule et du mésentère, comme chez l'adulte). L'adhérence de ses parois entre elles au point où a eu lieu l'invagination nerveuse s'est entièrement effacée, et il ne reste aucune trace de ce processus.

La *masse viscérale* (du  $\mathfrak{z}_2$  de gauche au  $\mathfrak{z}_2$  de droite dans la figure 43) achève de se constituer. La différenciation des éléments mésodermiques est plus avancée chez elle que dans le manteau. Ceux de la périphérie, qui donneront les faisceaux du système musculaire tangentiel ( $m, m$ ) ne sont guère plus avancés que dans cette membrane, mais les cordons transversaux, ceux qui donneront naissance aux faisceaux musculaires intérieurs, sont parfaitement dessinés. Ils ont perdu le caractère de cellules pour prendre celui de fibres musculaires disposées parallèlement en faisceaux anastomosés et entre-croisés; mais la striation transversale n'apparaîtra que bien plus tard.

Aux limites des deux systèmes musculaires tangentiel et transversal, on voit nettement certaines cellules pliées presque à angle droit, qui établissent les échanges de l'un à l'autre. Les prolongements des cellules épithélio-conjonctives du feuillet péri-viscéral ont déjà pris de notables proportions. Certains d'entre eux ont déjà effectué leur union avec les fibres musculaires et pris par là leur caractère de fibres tendineuses.

Les éléments mésodermiques qui doivent former le *système endothélial* des gerbes conjonctives et des faisceaux musculaires sont aussi beaucoup plus différenciés que dans le manteau. Chaque faisceau du système musculaire transversal a déjà sa gaine endothéliale ( $e$ ) complète, bien reconnaissable. Quant au revêtement endothélial des ramifications ovariennes, j'ai montré que son apparition était encore bien plus précoce.

L'*ovaire* est complètement divisé en lobes ramifiés, cylindriques, qui, sur les coupes, se manifestent par des îlots irréguliers de volume très variable. Dans chacun de ces îlots (L, fig. 43), les cellules ovariennes

se montrent avec une forme irrégulièrement arrondie. Celles de la périphérie sont disposées côte à côte, en rangée épithéliale. Celles du centre sont pêle-mêle. Chacune possède un gros noyau arrondi de 3 à 4  $\mu$ , contenant un nucléole volumineux ; autour du noyau se montre un corps cellulaire de 6 à 7  $\mu$  de large, très délicat, finement granuleux. Le contenu est limité par une ligne fine assez accusée, mais qui ne me paraît pas être une membrane cellulaire.

Le *système nerveux central* (*N*, fig. 42), libre désormais de toute attache avec la paroi du corps, se montre avec la dernière netteté. Son volume est relativement bien plus grand que chez l'adulte. Il n'a pas moins de 4 à 5 centièmes de millimètre. Il ne fera donc guère que doubler, tandis que celui du corps entier deviendra trente et quarante fois plus considérable. Sur les coupes, on peut déjà suivre à quelque distance l'origine des principaux nerfs. Au point de vue histologique, le ganglion se compose de l'amas central de grosses cellules déjà décrites et d'une couche superficielle de petites cellules ; mais celles-ci ont déjà commencé à se multiplier et à pénétrer dans l'intérieur du ganglion, où on les retrouve plus tard, mêlées aux grosses cellules. L'origine des unes et des autres ne doit pas être oubliée. Les grosses proviennent du feuillet palléal externe, et les petites du feuillet péri-viscéral. Elles ont donc les unes et les autres une origine ectodermique, mais cette origine est plus directe chez les grosses que chez les petites.

Les *testicules* (*T*, fig. 42) se montrent déjà constitués à peu près comme chez la Sacculine jeune. Les cellules sécrétantes sont très faciles à distinguer, par leur aspect granuleux et leur disposition irrégulière, des cellules claires, prismatiques et bien rangées du *canal déférent*. Celui-ci est absolument obstrué par l'enduit chitineux qui le tapisse et qui est un produit de sécrétion de ses cellules. Il est à remarquer que, dès le moment de sa formation, il débouche dans la cavité incubatrice, exactement dans l'angle que forme la paroi palléale avec la paroi viscérale, tandis que chez l'adulte le

pore mâle descend sur cette dernière et se trouve à l'union de la masse viscérale avec son pédicule particulier.

Enfin les *glandes cémentaires* (autour de l'atrium A, fig. 42) prennent peu à peu les caractères qu'elles montreront chez la Sacculine externe. Les bourgeons pleins s'allongent, se ramifient, se creusent, les cellules propres se disposent sur une seule couche qui deviendra l'épithélium sécréteur, tandis que les cellules mésodermiques environnantes s'uniront pour former autour de la glande, comme autour du ganglion nerveux, ce tissu conjonctif spécial que j'ai décrit ailleurs (comp., fig. 50, j). Quant à la *vulve*, elle n'existe pas encore et ne s'ouvrira qu'après que la Sacculine sera devenue externe.

## VII

### COMMENT LA SACCULINE INTERNE DEVIENT EXTERNE.

Au point où je l'ai laissée, la Sacculine ne diffère de ce qu'elle sera à l'âge adulte par aucun trait essentiel sous le rapport de la structure des organes. La dernière modification qui va s'accomplir consistera dans l'achèvement des faisceaux musculaires et conjonctifs et dans l'arrangement de ces derniers en gerbes telles que je les ai décrites dans la première partie de ce travail.

A partir de ce moment, la Sacculine ne fait plus que grandir jusqu'à ce qu'elle ait atteint la taille où elle doit devenir externe.

L'opération est double. La partie qui doit faire issue au dehors est seulement composée de la masse viscérale et du manteau. Or cette partie est renfermée dans la cavité périsomatique. Pour apparaître au dehors, elle doit donc : 1° sortir de la cavité périsomatique ; 2° rompre les téguments de l'abdomen du Crabe. Ces deux opérations ont lieu successivement dans l'ordre où elles sont indiquées.

a). *Sortie du corps hors de la cavité périsomatique.* — L'issue a lieu

par la fente que j'ai décrite précédemment. La lame chitineuse qui réunit les deux lames cellulaires qui la limitent s'est déjà fendue dans sa partie moyenne au stade précédent (fig. 42 et 44). La séparation s'achève, et les deux lèvres de la fente s'écartent lentement l'une de l'autre. L'accroissement rapide du corps est sans doute une des causes du phénomène. Les lèvres de la fente se rétractent peu à peu chacune dans la moitié de la tumeur dont elle dépend. Leur face externe et leur face interne, jadis presque parallèles, se placent sur le prolongement l'une de l'autre et la paroi externe de la cavité périsonomatique se trouve faire partie de la surface générale de l'animal. Le corps destiné à devenir extérieur est désormais libre dans la cavité générale du Crabe, couché entre la membrane basilaire et les téguments de l'abdomen.

La tumeur centrale se trouve perdue, par suite de ces changements, beaucoup de son volume. Cependant, au-dessus du pédicule du corps, la membrane basilaire est encore notablement plus épaisse que dans les autres points. C'est là le dernier vestige de la forte saillie que faisait la tumeur centrale, mais ce vestige ne doit pas disparaître immédiatement, et j'indiquerai un peu plus loin sous quelle forme on le retrouve encore chez la Sacculine externe.

b). *Sortie du corps hors du Crabe.* — Bien longtemps avant que les choses en soient arrivées à ce point, les téguments du Crabe, comprimés par le parasite, ont commencé à s'atrophier.

La Sacculine interne jeune est séparée du dehors : 1° par la couche des muscles fléchisseurs de l'abdomen ; 2° par la couche choriale des téguments ; 3° par la couche chitineuse. Je compte pour rien la chaîne ganglionnaire, qui est vite détruite si elle n'est refoulée de côté. La couche musculaire se détruit la première. Déjà, au stade bien jeune que représentent les figures 34 et 38, elle est complètement atrophiée en face de la tumeur centrale. La couche choriale résiste plus longtemps ; mais ses cellules finissent par devenir indistinctes, et, de bonne heure, on ne trouve plus sous la couche chiti-

neuse qu'une matière granuleuse sans éléments histologiques distincts. La couche chitineuse, ainsi privée de ses éléments nourriciers, subit une dégénérescence lente, qui lui fait perdre peu à peu sa résistance. Jamais la Sacculine ne serait en état de la percer, si elle gardait sa solidité normale ; mais, dépourvue de ses éléments nourriciers, elle se ramollit peu à peu, et, à la fin, toute la partie comprimée cède et ouvre au parasite la dernière porte de sa prison.

Qu'on le remarque bien, il n'y a pas déchirure, ni rupture, ni écartement de lambeaux. Toute la partie située en face du corps destiné à devenir extérieur est enlevée *comme à l'emporte-pièce* et ouvre une issue d'emblée assez large pour que le corps puisse passer. En un mot, la Sacculine agit sur les téguments qui s'opposent à sa sortie par *compression*, et ceux-ci sont détruits par *nécrose*.

Quelques questions secondaires se rattachent à celle de la sortie de la Sacculine et doivent être traitées ici.

La pièce chitineuse enlevée reste blanche ou peu colorée. On trouve souvent, sous l'abdomen des Crabes, une saillie noirâtre recouvrant une sorte de papille blanche. Il ne faudrait pas prendre cela pour une Sacculine en train de sortir. C'est, tout au contraire, le reste d'une Sacculine adulte morte, dont le corps est tombé.

e). *Situation de la jeune Sacculine externe.* — On a dit que le pédoncule de la Sacculine traversait les téguments du Crabe au niveau de la jonction de deux articles. C'est une rare exception. La Sacculine sort par un point quelconque, et, de préférence, entre deux articles.

C'est ici le cas de rappeler que la Sacculine interne est suspendue dans l'abdomen du Crabe, parallèlement à l'intestin, le cloaque du côté de l'anus, le pédoncule vers la base de l'abdomen, la face droite regardant l'intestin, la gauche tournée vers le dehors. C'est dans cette position qu'elle devient externe, et ce n'est qu'après être sortie qu'elle se redresse peu à peu et fort lentement. Cela explique pour-

quoi les jeunes Sacculines externes ont, comme je l'ai dit ailleurs, une direction oblique, l'extrémité cloacale penchée du côté de l'anus du Crabe (fig. 47, pl. XXVI).

d). *Bosse du pédicule.* — Une autre particularité de la jeune Sacculine externe trouve son explication dans les faits qui viennent d'être exposés. La portion de la Sacculine qui devient externe n'est pas seulement le manteau et son contenu, mais aussi toute cette partie renflée de la membrane basilaire, qui surmonte le pédicule et qui est le dernier vestige de la tumeur centrale.

Reportons-nous à la figure 42<sup>1</sup> et représentons-nous la fente de sortie (*f*) largement ouverte. Tout ce qui est compris à droite d'une ligne qui rejoindrait la lettre *x* à la lettre *y* fera partie du corps extérieur du parasite. Le lambeau compris entre la fente de sortie (*f*), largement ouverte, et la lettre *y'* est résorbé dans la partie de la membrane basilaire à laquelle elle tient ; le lambeau compris entre le même point *f* et le point *x'* est de même résorbé dans la tumeur qui surmonte le pédicule, en sorte que toute la partie comprise entre *y'* et *x'*, en passant par le point *f*, se trouve supprimée. Eh bien, la portion restante comprise entre *x'* et *y*, vestige encore important de la tumeur centrale, sortira hors du Crabe avec le corps proprement dit et se trouvera naturellement au milieu de la face gauche du pédicule. Une circonférence, à peu près verticale sur la figure, passant par les points *x* et *y*, représente exactement la future ligne d'insertion du pédicule.

<sup>1</sup> Les lettres *x*, *x'*, *y*, *y'*, indispensables pour l'intelligence de ce qui suit, ont été oubliées par le graveur. Le lecteur pourra les rétablir d'après les indications suivantes : la lettre *x* est au fond du cul-de-sac supérieur de la cavité périsomatique du côté gauche de la figure ; la lettre *x'* est au fond du cul-de-sac supérieur correspondant du côté droit ; la lettre *y* est à la partie supérieure droite de la figure, au point où le contour verticalement descendant sur la membrane basilaire se détourne à angle droit vers la droite, pour passer sur la tumeur centrale ; la lettre *y'* est au point correspondant en bas, c'est-à-dire à l'endroit où le contour verticalement ascendant de la membrane basilaire se détourne vers la droite pour passer sur la tumeur et suivre une direction verticalement descendante.

Il résulte de ce qui précède que nous devons trouver au milieu du pédicule de la jeune Sacculine externe, sur la face gauche, une forte saillie arrondie. Or cette saillie existe en fait, et c'est elle que j'ai décrite en temps et lieu (V. p. 532) sous le nom de *bosse* du pédicule (*b*, fig. 47 et 48). Cette bosse ne s'efface que lentement et se retrouve souvent, plus ou moins reconnaissable, chez la Sacculine adulte (*z*, fig. 68).

e). *Moment et durée de la sortie.* — Au moment de devenir externe, le corps proprement dit de la Sacculine a environ 2 millimètres de longueur. A peine devenu libre au dehors, il grossit rapidement, comme si les tissus comprimés se mettaient à l'aise, et les plus jeunes Sacculines externes que l'on rencontre n'ont pas moins de 3 millimètres de longueur.

La sortie de la Sacculine met peu de temps à s'accomplir. Un Crabe que j'élevais, et sur lequel j'avais reconnu la présence d'une Sacculine interne, m'a permis de m'en assurer. Un matin, il m'a montré sa Sacculine devenue complètement externe, tandis que, la veille au soir, les téguments étaient parfaitement intacts. Le phénomène s'était entièrement accompli en quelques heures.

Il est à noter que la Sacculine ne choisit pas le moment où un Crabe va muer pour perforer la carapace de remplacement et se trouver naturellement au dehors lorsque l'ancienne sera tombée. Le 29 avril 1883, je capture un Crabe de 31 millimètres prêt à muer. A travers ses téguments, j'aperçois une Sacculine interne. J'enlève la carapace, et, sous la nouvelle, bien formée et molle, la Sacculine se voit encore interne. Elle ne sortira que plus tard, sans avoir utilisé le moment où la carapace, encore molle, offre peu de résistance.

f). *Bourrelet chitineux d'insertion.* — Lorsque la Sacculine vient de sortir, la membrane de chitine qui tapisse son manteau et son pédicule est très mince. Son épaisseur ne dépasse pas celle des

parties restées à l'intérieur; mais elle augmente rapidement sur les parties extérieures, tandis qu'elle reste invariable sur la membrane basilaire. L'épaississement porte surtout sur la région supérieure et en particulier sur la circonférence d'insertion du pédicule. Là, au contact du Crabe, la couche chitineuse devient très épaisse, et ainsi se constitue cet *anneau chitineux* dont on a beaucoup parlé sans trop le comprendre. Son origine est des plus claires, grâce aux notions précédentes. Le fait le plus remarquable, c'est que cet anneau (fig. 58, *b*, fig. 68, et *s*, fig. 48), ou plutôt cette base épaissie du revêtement chitineux du pédicule, refoule l'orifice taillé dans la membrane chitineuse de l'abdomen du Crabe et s'enchâsse dans son bord libre par une sorte de sertissure qui devient peu à peu très solide. Il se forme dans ce bord libre une gorge circulaire, plus large au fond qu'à l'entrée. La membrane de chitine du pédicule remplit cette rainure par un bourrelet circulaire et établit ainsi une soudure des plus solides entre la victime et le parasite. Au-dessus de l'insertion, au contraire, la couche de chitine reste mince et lisse et se continue avec ce caractère sur la membrane basilaire.

## VIII

## MALES LARVAIRES.

Partis de la Sacculine externe, nous voilà revenus au point de départ après avoir parcouru toutes les phases embryonnaires. L'histoire anatomique et embryogénique de ce singulier parasite serait terminée, s'il ne restait à parler des *petits mâles*, ou *mâles larvaires*, *mâles complémentaires*, *mâles pygmées*, comme on les a appelés tour à tour.

Les faits que je vais exposer appartiennent à l'histoire de la Sacculine jeune. Ils auraient pu être décrits au quatrième chapitre de ce travail, mais j'ai préféré en renvoyer ici l'exposition, parce que, pour les bien comprendre, il était nécessaire de connaître l'organisation de la Cypris.

Au moment où la jeune Sacculine devient externe, son cloaque est fermé. Non seulement les lèvres en sont rapprochées, mais la couche de chitine qui forme le revêtement extérieur du manteau passe au-devant de lui sans l'interrompre. Elle est même, en face de l'orifice, particulièrement épaisse et résistante et forme là une sorte de *disque obturateur*.

Au bout de quelque temps, les choses ont changé d'aspect (fig. 48, 49 et 51). Le revêtement chitineux du manteau n'est plus lisse et continu. On trouve une fine membrane qui s'insère au pourtour du disque cloacal et s'étend autour de lui sous la forme d'une *collerette* flottante, plissée, déchiquetée sur les bords (*m*, fig. 49). Cette membrane est aussi de nature chitineuse. Le disque obturateur (*t*, fig. 51) se continue par ses bords, profondément avec la couche chitineuse du manteau et superficiellement avec la collerette nouvellement apparue. Ces deux membranes se réunissent donc circulairement à angle aigu autour de l'orifice cloacal et ferment là toute communication de la cavité incubatrice avec l'extérieur. Mais la barrière est, en ce point, bien moins épaisse qu'en face même de l'orifice.

Dans l'angle formé par les deux membranes, on trouve une ou plusieurs Cypris dont le corps est libre sous la collerette, tandis que les antennes sont profondément engagées dans les téguments au sommet même de l'angle.

Leur nombre est variable. Rarement on en trouve une seule. Plus souvent, il y en a trois ou quatre, fréquemment cinq; une fois, j'en ai trouvé jusqu'à douze.

Elles sont là, rangées circulairement autour du cloaque, sans symétrie, couchées les unes sur le flanc gauche, les autres sur le droit. D'ailleurs, elles sont toujours mortes. Leur carapace est seule présente, mais très reconnaissable par tous ses détails de conformation. Les pattes, le squelette du thorax, les antennes (*j*, fig. 51, pl. XXVII) et leurs tendons en H (*z*), les orifices des glandes frontales (*y*), tout est là; mais il n'y a aucune trace de dard ni d'une formation

comparable quelconque. En avant du thorax, on voit souvent une masse granuleuse formée de petits points arrondis. Cette masse occupe la même place que l'ovaire chez les Cypris ordinaires. Çà et là, dans le corps, se rencontrent des gouttelettes de graisse et des granulations pigmentaires.

Un peu plus tard, ces squelettes sont tombés. On ne voit plus que la portion des antennes engagée dans les téguments, trop solidement fixée pour être enlevée par les frottements extérieurs. Plus tard enfin, la fente qui a donné naissance à la collerette péri-cloacale se prolonge et achève de détacher le disque obturateur qui tombe et ouvre le cloaque. Toute trace de Cypris fixée disparaît alors, et rien de cela ne se reproduira désormais.

Tous ces phénomènes sont constants. Aucune Sacculine externe n'échappe à ce rapprochement.

Tels sont les faits. Voyons maintenant quelles peuvent être leur cause et leur signification.

Déjà en 1861, LILLJEBORG (XVIII) avait vu, fixé au cloaque d'un jeune Peltogaster, le squelette d'une Cypris et l'avait pris pour la dépouille de la larve qui, en se fixant, avait produit le jeune parasite.

En 1863, FRITZ MUELLER (XXIII), sans avoir eu connaissance des travaux de LILLJEBORG, revit le même fait, et, aidé dans l'interprétation par la découverte de deux ou trois squelettes fixés au même cloaque, comprit que ce n'était pas là une dépouille de la larve mère du parasite, mais bien des mâles complémentaires venus à la rencontre du jeune parasite pour le féconder. Pas plus que LILLJEBORG, il ne réussit à voir ces Cypris vivantes. C'est sur le genre *Lernæodiscus* qu'il fit ses observations. Les Cypris mâles du genre *Sacculina* n'ont jamais encore été vues.

Parmi les auteurs récents qui ont écrit sur les Rhizocéphales, M. KOSSMANN n'a pas vu les petits mâles et n'en parle point. GIARD (XXXII) ne les pas vus non plus et nie leur existence ou les interprète

comme des larves fixées par erreur sur un individu de leur espèce et mortes victimes de leur méprise.

La collerette chitineuse qui borde le cloaque fermé de la jeune Sacculine n'a été signalée par aucun auteur. Il est possible que, chez les *Peltogaster* et les autres genres, elle n'existe pas. Sa formation est due à une sorte de mue incomplète. La couche chitineuse externe du manteau se scinde dans le sens de l'épaisseur en deux lames parallèles. Sur les toutes jeunes Sacculines externes, il est facile de les observer au moyen des coupes. La lame profonde est forte et épaisse ; la superficielle, mince et délicate, est séparée de la précédente par un espace qui va toujours en s'accroissant jusqu'au moment où, tirillée par l'accroissement rapide du corps, elle se déchire sur une ligne circulaire qui a le cloaque pour centre. C'est ainsi que se forme la *collerette*, comparable, on le voit, à la *volva* de certains champignons. Les *Cypris* arrivent à ce moment, s'insinuent sous elle et s'attachent par leurs antennes au sommet de l'angle qu'elle forme avec le disque obturateur. Sur les coupes on constate que les antennes se sont engagées sous le disque et ont pénétré dans l'intérieur du corps (fig. 51).

Il faut que les *Cypris* accomplissent bien rapidement leur fonction et meurent immédiatement après pour que je n'en aie jamais rencontré une qui ne fût déjà morte sur le grand nombre de celles que j'ai examinées.

Aucun observateur n'ayant vu les spermatozoïdes, on ne peut rien affirmer sur la nature des *Cypris* fixées au cloaque des jeunes Sacculines, mais les considérations suivantes rendront, je l'espère, au moins très probable la théorie que je vais proposer et qui est conforme à l'opinion de FRITZ MUELLER.

La manière dont a lieu le développement du parasite met à néant l'hypothèse de LILLJEBORG, qui ne puisait quelque apparence de possibilité que dans la manière dont on concevait à son époque la

fixation du parasite. D'ailleurs, le fait reconnu par FRITZ MUELLER, qu'il peut se rencontrer plus d'une Cypris fixée, suffit à lui seul pour cela. L'hypothèse de GIARD que ces Cypris sont des larves ordinaires qui se sont attachées par erreur à une jeune Sacculine, croyant sans doute se fixer au Crabe, n'est pas plus soutenable. M. GIARD a prononcé un jugement sur des faits qu'il n'avait pas observés. S'il avait vu ces nombreuses Cypris fixées toutes de la même manière à une place déterminée; s'il avait constaté que toutes les jeunes Sacculines en sont munies à un moment donné, il aurait parlé autrement.

Si donc ces Cypris viennent du dehors, si elles ne viennent pas par hasard, si elles ont une fonction à remplir, quelle peut être cette fonction, sinon celle d'un mâle?

J'ai retourné la question sur toutes ses faces sans réussir à imaginer une autre explication.

Il est vrai que les spermatozoïdes n'ont pas été vus, mais je ne doute guère qu'on ne les voie le jour où l'on pourra observer les Cypris au moment où elles viennent de se fixer. La rapidité avec laquelle elles accomplissent leurs fonctions, la brièveté de leur existence lorsque ces fonctions sont remplies, peuvent expliquer pourquoi on n'a pu observer encore la fécondation. La matière granuleuse que j'ai rencontrée chez quelques Cypris, fixées à la place où se trouve ordinairement l'ovaire, ne serait-elle pas un reste de l'organe mâle après qu'il a accompli ses fonctions?

J'ai montré (V. p. 506, 508 et 548) que, chez la Sacculine adulte, pendant tout le temps que la ponte est contenue dans la cavité incubatrice, les testicules sont fermés par la sécrétion chitineuse de leur canal déférent. C'est seulement au moment d'une ponte nouvelle que la mue de la cavité incubatrice les débouche et permet aux spermatozoïdes d'arriver jusqu'à l'ovaire. Chez la jeune Sacculine externe, il en est de même. Les testicules sont absolument obturés par un bouchon chitineux plus épais encore que chez l'adulte. Aucun spermatozoïde ne peut sortir du testicule avant qu'une mue de la cavité incubatrice n'ait eu lieu. Mais cette mue n'a lieu qu'après la première

émission de Nauplius. Donc, la jeune Sacculine ne peut féconder elle-même sa première ponte. De là, la nécessité d'une intervention étrangère. Ce sont précisément les Cypris mâles qui seraient chargées de cette intervention.

On peut dire, il est vrai, qu'une mue de la cavité incubatrice peut avoir lieu avant la première ponte, pour les besoins mêmes de cette première fécondation. Je n'ai jamais observé cette mue, et, jusqu'à ce qu'on l'ait vue, on n'est pas en droit de s'en servir comme d'un argument pour battre en brèche le raisonnement précédent. Il est, d'ailleurs, peu probable qu'elle ait lieu. Elle est provoquée chez l'adulte par un réflexe nutritif dont la cause réside dans la présence des œufs dans la cavité incubatrice. Or cette cause n'existe pas chez le jeune.

On sait aussi que, chez les animaux un peu élevés en organisation, l'autofécondation est une cause de dépérissement et que l'espèce a besoin de se retremper de temps à autre dans la fécondation par un individu différent qui lui apporte un regain de force et de vie.

La plus grande difficulté dans la théorie des mâles cypridiens, c'est que les œufs ne sont pas mûrs au moment de leur approche. FRITZ MUELLER l'a bien compris et, dans une lettre qu'il m'a écrite après avoir lu mes communications préliminaires à l'Académie des sciences <sup>1</sup>, il me suscite une idée ingénieuse. Les Cypris mâles, pense-t-il, donnent peut-être naissance, après s'être fixées, à un mâle pygmée de forme qui peut être toute différente. Ce mâle descendrait dans la cavité incubatrice de la Sacculine et y attendrait le moment de la maturité de la première ponte, tandis que sa dépouille seule resterait à la porte et tomberait plus tard. Après y avoir bien réfléchi, je ne crois pas que cette hypothèse soit exacte.

Si un mâle se formait ainsi dans le corps de la Cypris, il faudrait qu'il passât par la cavité de l'antenne dans le corps de la Sacculine, puisque c'est la seule voie de communication ouverte entre la

<sup>1</sup> Voir *Compt. rend. Acad. sc.*, t. XCVII, séances des 29 octobre, 5 et 19 novembre 1883.

Sacculine et la Cypris fixée. Or ce qui est admissible pour un corps formé d'éléments cellulaires à l'état embryonnaire (comme cela a lieu dans l'inoculation sur le Crabe) ne l'est plus pour un animal tout formé avec ses tissus différenciés. Ce mâle pourrait, il est vrai, passer dans la Sacculine sous la forme d'un simple amas de cellules (comme dans l'inoculation sur le Crabe) et subir dans la Sacculine un second développement. Mais il est difficile de comprendre qu'un développement aussi complet ait le temps de se faire dans les quelques semaines qui s'écouleront jusqu'à la première ponte.

Enfin, et cet argument est le plus fort à mes yeux, je n'ai jamais rencontré le mâle pygmée en question, et cependant j'ai examiné et coupé bien des jeunes Sacculines, et souvent sans perdre une seule coupe. Un animal d'un volume un peu notable n'aurait pu m'échapper, tandis que de simples spermatozoïdes devaient passer inaperçus.

Il me paraît plus probable que le mâle cypridien évacue par le canal de ses antennes des spermatozoïdes ou peut-être des spermatophores capables d'attendre, dans un milieu favorable, la maturité des œufs de la première ponte

Sur mes coupes de cloaques porteurs de Cypris, il ne m'a pas été possible de voir nettement si le bout de l'antenne était libre dans la cavité incubatrice ou s'il était fixé dans la chair même du cloaque. Dans le premier cas, les spermatozoïdes arriveraient aux œufs par la vulve. Dans le second, ils y parviendraient par l'intérieur du corps, en cheminant dans les lacunes du cloaque et dans le canal du mésentère. Contre la première manière de voir, il y a ce fait qu'au moment de l'arrivée des Cypris la vulve est encore fermée et que les spermatozoïdes devraient attendre quelque part le moment de son ouverture. Contre la seconde, il y a celui-ci, que la membrane propre de l'ovaire doit barrer le passage aux éléments fécondateurs. D'autre part, on trouve constamment à cet âge, dans les lacunes du cloaque et dans la terminaison du canal du mésentère, une matière granuleuse en apparence semblable à celle que contient la dépouille des Cypris fixées.

Tout cela est bien vague, bien hypothétique, et des recherches ultérieures sont nécessaires pour expliquer comment se fait la fécondation de la première ponte. Mais ce qui me paraît désormais établi, c'est qu'il existe des mâles cypridiformes qui viennent se fixer au cloaque des jeunes Sacculines externes et qui ont pour fonction de féconder la première ponte.

Au chapitre des *Considérations générales*, j'exposerai quelques réflexions qui me paraîtraient moins à leur place ici.

## IX

### BIOLOGIE DE LA SACCULINE.

Au chapitre de la *Physiologie spéciale de l'adulte*, j'ai traité des fonctions de la Sacculine considérée en elle-même. Ici, je dois envisager plus spécialement ses rapports avec le monde extérieur et en quelque sorte la *Physiologie de l'espèce*, opposée à la *Physiologie de l'individu*.

#### 1. *Rapports avec l'hôte.*

a). *Nature de l'hôte.*— C'est sur le *Carcinus maenas* (Leach) que vit la *Sacculina carcini* (Thomps.). Voilà la règle générale. Mais cette règle est-elle absolue ?

Toutes les fois que l'on rencontre une Sacculine semblable à la *Sacculina carcini* sur un hôte différent, doit-on la considérer comme appartenant à la même espèce que la *Sacculina carcini*, parce qu'elle lui est semblable doit-on la considérer comme nécessairement distincte par le seul fait qu'elle habite sur un hôte différent ? Selon moi, la question ne peut se résoudre *a priori*, car on trouve des parasites qui ne peuvent prospérer que sur un certain hôte toujours le même, tandis que d'autres s'accommodent d'espèces ou même de genres différents.

D'autre part, la solution *a posteriori* n'est pas facile. En présence d'êtres qui ont subi, à partir de l'état larvaire, des métamorphoses

régressives, qui sont arrivés à n'avoir plus ni forme parfaitement définie, ni membres, ni appendices dont la figure précise pourrait fournir des éléments de distinction, on reste forcément dans le doute. Je conçois parfaitement que deux Sacculines d'espèce voisine, parties de Nauplius légèrement différents, puissent arriver à se ressembler assez à l'état adulte pour ne pouvoir être distinguées par des caractères macroscopiques. Les Nauplius, au contraire, ayant une forme fixe, des appendices munis de segments, de soies dont le nombre et le contour sont parfaitement déterminés, la moindre différence doit sauter aux yeux. Il faudrait donc, pour pouvoir affirmer que les espèces sont distinctes ou identiques, les avoir étudiées à fond dans tous les détails de leur structure intime ou avoir vu leurs larves. Or c'est ce que je n'ai pu faire, parce qu'on ne se procure que de rares exemplaires.

Conformément à ces réserves, je dirai, sans me prononcer autrement, que j'ai trouvé des Sacculines impossibles à distinguer par des caractères saillants de la *Sacculina carcini* et vivant sur des hôtes divers. J'en ai rencontré une à Luc sur un *Stenorhynchus longirostris* (Fabr.) pris à la grève; une autre sur un *Portunus pusillus* (Leach), et un troisième sur un *Stenorhynchus* que je n'ai pas déterminé spécifiquement: ces deux derniers dragués à 1 ou 2 milles au large de Roscoff. A cette liste d'hôtes nouveaux il faut ajouter: *Portunus marmoreus*, *Portunus hirtellus*, *Xantho florida*, *Galathea squamifera*, *Hyas aranea*, cités par d'autres auteurs.

M. Joubin, préparateur au laboratoire de Banyuls-sur-Mer, m'a envoyé d'Erquy (Côtes-du-Nord) deux petits *Tourteaux* (*Platycarcinus pagurus* [M. Edw.]) porteurs de Sacculines. Ces parasites ne diffèrent pas à l'œil nu des Sacculines ordinaires de taille moyenne. Le fait que les *Tourteaux* sont très communs à Roscoff dans la région même où abondent les Sacculines tendrait à prouver qu'il s'agit ici d'une espèce particulière, car, s'il en était autrement, pourquoi la plupart des *Tourteaux* ne seraient-ils pas infestés? Cependant, ce n'est pas là une raison suffisante, car les conditions de la réussite peuvent

être difficiles à remplir chez le Tourteau, ce qui expliquerait la rareté des individus atteints. Si, à Erquy, les Tourteaux étaient fréquemment infestés, il y aurait là une bonne raison de croire qu'il s'agit d'une espèce particulière. S'ils le sont rarement, le fait n'a pas grande signification. M. Joubin n'a pu me donner ce renseignement.

M. KOSSMANN désigne sous le nom de *Sacculina triangularis* cette Sacculine du tourteau. Mais, comme il la caractérise seulement par son hôte, cette espèce ne doit être acceptée que sous bénéfice des réserves faites plus haut.

J'ai reçu du laboratoire Arago, par suite des ordres donnés par M. de Lacaze-Duthiers, un *Pisa Gibsii* ♂, pêché au chalut, porteur d'une Sacculine sur laquelle je ferai les mêmes remarques que sur celle du Tourteau. M. HESSE (XXVI) l'avait déjà trouvée aux environs de Brest et considérée, sans raison suffisante selon moi, comme une espèce particulière (*Sacculina Gibsii* [Hesse]).

b). *Situation sur le Crabe.* — La situation du parasite sur son hôte est parfaitement déterminée. Le pédoncule s'insère à la face ventrale de l'abdomen, sur la ligne médiane, à la réunion du tiers proximal avec le tiers moyen. Telle est la règle.

Assez souvent l'insertion se déplace, soit latéralement, soit en hauteur, et se trouve reléguée plus ou moins loin, sur les côtés, ou vers l'anus, ou vers la base de l'abdomen. Parfois, la Sacculine est tout à fait sur le bord. Enfin, deux fois je l'ai trouvée insérée sur la face dorsale de l'abdomen, dans un cas sur le bord, dans l'autre au milieu. Ces deux Sacculines étaient dures et petites, bien qu'assez âgées en apparence. Elles avaient évidemment passé à l'état interne une longue existence et n'étaient parvenues qu'à la longue à s'ouvrir une porte à travers les téguments endurcis de la face dorsale de l'abdomen. Généralement, plus une Sacculine s'éloigne de sa situation normale, plus elle est mal formée.

c). *Nombre des Sacculines fixées sur un même Crabe.* — Le plus souvent,

un Crabe infesté ne porte qu'une Sacculine; assez fréquemment on en trouve deux; rarement il y en a trois; une seule fois, j'en ai rencontré quatre. Quand il y en a plus d'une, elles ne sont généralement pas très déformées par la compression, mais leur taille est au-dessous de la moyenne. Toujours elles sont à peu près de même âge et de même grosseur. Je les ai constamment trouvées parfaitement distinctes, et je ne doute pas que leurs racines ne forment des systèmes absolument indépendants. Mais la vérification de ce fait est à peu près impossible. M. HESSE (XXV) affirme avoir rencontré une Sacculine greffée sur le pédicule de l'autre. D'après le mode de développement du parasite, on voit que la chose est impossible. Il y avait sans doute rapprochement très serré; ou peut-être M. HESSE aurait-il pris pour une jeune Sacculine un de ces Isopodes si déformés qui vivent en parasites sur la Sacculine, et que GIARD (XXXVI) a nommés *Cryptoniscus larvaformis*. Lorsque le parasite est encore petit, la confusion est possible pour un observateur non prévenu.

Je dois dire cependant que j'ai rencontré une fois, dans le tissu caverneux d'une jeune Sacculine interne, à côté du nucléus bien reconnaissable, une autre masse cellulaire de même volume, qui était peut-être un second nucléus. L'ovaire de la larve serait-il capable, dans quelques cas anormaux, de se scinder et de donner naissance à deux corps de Sacculine sous la même enveloppe ectodermique? La préparation n'était pas assez bonne pour que je puisse affirmer; et, en l'absence de preuve positive, je crois prudent de repousser une hypothèse si peu en rapport avec les faits généraux du développement.

d.) *Influence de la Sacculine sur le Crabe.* — Les auteurs se sont en général exagéré la nocuité de la Sacculine par rapport au Crabe. M. HESSE (XXIV), qui croyait à une succion active opérée par le pédicule, pensait que cette succion était douloureuse pour le Crabe. Il lui semblait que les Crabes infestés vivaient à l'écart et manifestaient par des mouvements énergiques la douleur que leur causait le parasite

quand on vient à le toucher. J'ai toujours constaté, au contraire, que les Crabes porteurs de Sacculines vivent réunis entre eux et avec ceux qui n'en ont pas. Dans l'*haber* (près de Roscoff), on les trouve par douzaines sous les mêmes rochers. Je ne sais pas, d'autre part, jusqu'à quel point on est fondé à interpréter comme des signes de douleur les mouvements que fait le Crabe lorsqu'on le saisit et que l'on manie sa Sacculine. Il est possible que la compression de la chaîne ganglionnaire, tant qu'elle n'est pas détruite, cause quelque douleur. Quant à une succion active de la part de la Sacculine, on sait qu'elle n'a pas lieu.

BELL (VII) pense que la Sacculine, par sa position et par son volume, oppose un obstacle invincible à l'imprégnation. GIARD (XXXVI) avance que le parasite provoque mécaniquement et histologiquement la stérilité du Crabe qui le porte. A cela je répondrai que la chose n'est au moins pas absolue. J'ai rencontré une fois une grosse Sacculine chez un Crabe ♀, au milieu de la touffe d'œufs qu'il portait entre ses fausses pattes abdominales. Cette Sacculine était trop grosse pour avoir pu devenir externe après l'imprégnation, surtout à l'époque de l'année où je l'ai rencontrée (mois de mai). Il n'y avait donc eu pour ce Crabe ni déchéance histologique des glandes génitales ni obstacle mécanique à l'accouplement.

Les organes génitaux des Crabes sacculinés sont indemnes.

Une grosse Sacculine est peut-être une gêne mécanique dans l'acte de la copulation, mais elle n'est pas un obstacle invincible. Quant aux petites, elles ne constituent même pas une gêne.

Cependant, je crois que les Crabes infestés s'accouplent en effet rarement. Mais il en faut chercher la cause dans ce fait qu'ils sont placés par leur parasite dans un état correspondant à celui de l'alimentation insuffisante, ce qui éloigne d'eux le besoin de se reproduire.

La vraie action de la Sacculine sur le Crabe est tout autre, et je m'étonne que personne encore ne l'ait reconnue.

*La Sacculine externe empêche le Crabe de muer en l'empêchant de grossir.*

C'est en cherchant à reconnaître de quelle manière pouvait s'accomplir la mue chez les Crabes porteurs d'une Sacculine externe que je suis arrivé à reconnaître ce fait auquel je ne m'attendais nullement. Jamais, parmi les milliers de Crabes infestés que j'ai maniés, je n'en ai rencontré un seul muant ou mou et venant de muer. Jamais sur les carapaces de Crabes ayant mué, qui abondent toujours à la plage, je n'ai rencontré la trace d'une Sacculine. Bien plus, j'ai cherché, sans pouvoir y arriver, à faire muer des Crabes infestés en les gorgeant de nourriture pendant des semaines entières.

La raison de ce fait est facile à comprendre.

C'est une véritable infortune pour un Crabe, animal famélique, souvent soumis à de longs jeûnes et ne rencontrant jamais une proie de quelque importance sans qu'une nuée de ses pareils ne vienne la lui disputer, que de porter un parasite énorme, d'une activité vitale et extraordinaire, et qui se nourrit exclusivement à ses dépens. Tant que la Sacculine est interne, sa consommation est relativement faible ; mais dès qu'elle est devenue externe et qu'elle commence à pondre, la dépense devient subitement beaucoup plus forte, et c'est le Crabe qui en fait tous les frais. Aussi, dès ce moment, ne peut-il plus consommer assez d'aliments pour grossir et muer. Il mange assez pour entretenir sa vie, mais non pour augmenter de volume et muer. D'ailleurs, bon gré mal gré, la Sacculine partage avec lui la bonne et la mauvaise fortune et modère forcément sa nutrition lorsque les vivres deviennent rares, de sorte que le Crabe ne meurt pas d'inanition.

En résumé, la Sacculine ne tue point le Crabe, elle ne le rend même pas malade ; mais, à partir du moment où elle est devenue externe, elle l'empêche de muer.

## 2. *Extension géographique.*

La Sacculine paraît exister sur toutes les côtes occidentales de l'Europe avec une abondance variable selon les points.

M. HESSE (XXIV) l'a trouvée aux environs de Brest. Elle existe à la *pointe de la Chèvre*, entre la rade de Brest et la baie de Douarnenez. Elle se rencontre à Arcachon, où M. PÉREZ (XXXIX) a pu l'étudier. M. GIARD (XXXVI) la signale comme rare sur les côtes du Boulonnais et de la Flandre depuis le cap Gris-Nez jusqu'à Dunkerque, mais comme très commune à Ostende, où P.-J. Van Beneden l'avait déjà signalée. M. KOSSMANN (XXXIII) la trouve très abondante à Helgoland.

Sur la plage normande, à Luc, elle est très rare. Je n'en ai trouvé que cinq ou six exemplaires dans l'espace d'une année, mais, non loin de là, à Grandcamp et à Barfleur, elle est très commune. M. Bigot m'assure qu'elle existe à Cherbourg.

Le docteur P.-P.-C. HOEK<sup>1</sup> l'a trouvée pendant l'expédition de l'*Argus* sur les points suivants : Côtes de Walcheren : Veergat, Roompot vis-à-vis de 's Gravenhoek, Hammen devant Koudekerke, Engelsek Vaarwater vis-à-vis de Zandkreek, rade de Zierikzee, Vlye jusque dans le Brabantsch Vaarwater, Zandkreek, Keeten vis-à-vis du fort de Stavenisse, Brabantsch Vaarwater et près de Verseke. Il la signale, en outre, dans l'Escaut et pense que l'on pourrait peut-être l'utiliser pour combattre la multiplication des Crabes qui ravagent les huîtres.

Enfin à Roscoff, où je l'ai observée pendant trois années consécutives, elle est si abondante que je doute qu'il puisse y en avoir davantage dans d'autres localités.

M. GIARD (XXXII) représente la proportion des Crabes infestés aux Crabes indemnes, à Roscoff, par la proportion deux tiers. Ce rapport, bien que fort élevé, est encore au-dessous de la vérité, du moins pour certains points particuliers de la côte. D'après la statistique que l'on va lire, dans la région la plus riche, et à l'époque de l'année la plus favorable, il y a plus de quatre Crabes porteurs de Sacculine pour un qui n'en a pas. Il faut, pour atteindre cette proportion, chercher dans l'*haber*, grande baie de sable située à l'ouest

<sup>1</sup> SCHAALDIEREN VAN DE OOSTERSCHELDE, *Crustacés de l'Escaut de l'Est*. (Extrait de *Tijdschr. Ned. Dierk. Vereen.*, Supplémentdeel I, Afl. 2, 1884.)

de Roscoff, aux environs des rochers nommés *Roc'h-ar-Gaurec*, *Fornic*, *Peraridie*. En outre, il faut, comme de juste, ne tenir compte que des Crabes de moyenne taille. Les petits ne sont pas en âge d'avoir des Sacculines externes, et les plus gros en sont guéris lorsqu'ils en ont eu.

J'ai remarqué que la Sacculine était surtout abondante en face des points où de l'eau douce s'écoule dans la mer. Ainsi, à Roscoff, la proportion des Crabes infestés est beaucoup plus grande dans *l'haber*, où se déverse un ruisseau, et à *Pempoull*, où aboutit la rivière de *Penzée*, que dans les points intermédiaires. Une petite quantité d'eau douce n'est pas nuisible aux Nauplius ; une grande quantité les tue. Mais il ne peut y avoir aucune connexité entre ces faits et le précédent.

### 3. *Rapports avec le temps et les saisons.*

a). *Statistique.* — J'arrive maintenant à la statistique de la Sacculine selon les époques de l'année. Pendant une année entière, j'ai fait chaque mois le dénombrement des Crabes recueillis dans une région restreinte toujours la même, en notant avec soin le nombre des individus porteurs de Sacculines, celui des individus non atteints, l'âge et l'état de l'hôte et du parasite et toutes les circonstances qui m'ont paru dignes d'être mentionnées. Voici le tableau qui résume tous ces résultats. On verra plus loin les conclusions qui résultent de leur comparaison.

La comparaison des nombres de ce tableau révèle plusieurs faits intéressants. Je ferai d'abord remarquer qu'il ne faut tenir compte que des grandes oscillations, car les nombres ne représentant pas des mesures rigoureuses, les petites différences peuvent tenir à des circonstances tout à fait accidentelles. Pour faire cette statistique, j'ai fait ou fait faire (pendant l'hiver) par les marins du laboratoire deux ou trois sorties tous les mois. Dans ces excursions, tous les Crabes en âge d'avoir des Sacculines externes étaient indistincte-

ment recueillis, et le dénombrement des individus infestés et des individus indemnes était opéré sur place ou au retour. Il est évident qu'en procédant de cette manière les chances diverses de la chasse

*Tableau statistique des Crabes du Fornic pendant une année  
(novembre 1882 à novembre 1883).*

MOIS.	Nombre total des Crabes recueillis en âge d'avoir des Sacculines externes.	Nombre des Crabes sans Sacculines externes.	Nombre des Crabes avec Sacculines externes.	Rapport transformé en centièmes du nombre des Crabes porteurs de Sacculines au nombre total des crabes en état d'en avoir.	Rapport transformé en centièmes du nombre des crabes porteurs de Sacculines à celui des Crabes dépourvus de parasites.	Nombre des Sacculines violettes.	OBSERVATIONS.
1	2	3	4	5	6	7	8
Janvier...	76	64	12	pour 100. 16 <sup>1</sup>	pour 100. 19	0	Toutes ces Sacculines volumineuses.
Février...	77	62	15	19	24	0	Id.
Mars.....	132	113	19	14	17	0	Id.
Avril.....	51	20	31	61	153	1	Beaucoup de Sacculines très petites sur des Crabes de 30 à 40 millimètres.
Mai.....	72	18	54	73	300	0	Id.
Juin.....	242	93	149	60	160	47	Beaucoup de Sacculines moyennes et petites.
Juillet....	83	16	69	81	431	11	»
Août.....	186	51	133	72	265	46	Parmi ces 16 violettes, beaucoup sont relativement petites. Les violettes des mois précédents étaient très grosses.
Septembre	113	29	84	74	290	10	»
Octobre...	103	28	77	74	275	9	»
Novembre	107	63	42	39	63	3	On trouve un certain nombre de Crabes portant les traces d'une Sacculine détruite.
Décembre.	36	47	9	16	19	0	Id.

<sup>1</sup> Comme l'approximation n'a pas besoin d'être très exacte, j'ai supprimé les décimales quand elles n'atteignaient pas la valeur de 1/2; j'ai forcé le chiffre des unités lorsqu'elles dépassaient cette valeur.

peuvent modifier notablement la proportion des uns et des autres. Mais les grandes oscillations correspondent nécessairement à des faits réels.

Suivons la colonne 6, où est exprimé le rapport réduit en cen-

tièmes des Crabes infestés à ceux qui ne le sont point. Les chiffres de la colonne 3, exprimant le rapport des Crabes infestés au nombre total de ceux en état de l'être, donneraient des renseignements analogues, mais sous une forme moins saisissante.

En janvier, février et mars, on trouve en moyenne 20 à 25 Crabes infestés pour 100 qui ne le sont pas, soit environ 1 pour 4 ou 5. En avril, la proportion se renverse brusquement et monte à 155 pour 100, soit environ 3 Crabes infestés pour 2 qui ne le sont pas, et l'on remarque en même temps que beaucoup de Sacculines externes sont toutes petites, tandis que les mois précédents elles étaient toutes très volumineuses. La conclusion naturelle de ces faits est que les Sacculines internes commencent à devenir externes au mois d'avril.

Jusqu'au mois de juillet inclus, la proportion continue à augmenter et monte à 431 pour 100, soit plus de 4 Crabes infestés contre 1 qui ne l'est pas. En outre, tandis qu'en avril on ne trouvait que des Sacculines très grosses ou toutes petites, on en rencontre en juin et juillet de toutes les tailles intermédiaires. Evidemment les Sacculines internes continuent à devenir externes jusqu'en juillet, et celles qui sont devenues externes en avril et mai ont déjà grossi et commencé à prendre les caractères de l'adulte.

La série est parfaitement continue. Seul, le mois de juin fait tache en ramenant à 160 pour 100 la proportion qui était de 300 pour 100 en mai et qui remonte à 431 pour 100 en juillet. C'est évidemment là le résultat de quelque influence accidentelle. Dans ce mois de juin, il n'avait été fait qu'une seule sortie. Le nombre des Crabes trouvés en quelques heures a été énorme (242). Il est possible que des pluies ou quelque autre cause ait déterminé les Crabes du haut de l'*haber*, où la proportion des infestés est beaucoup plus faible qu'au *Fornic*, à descendre et à se mêler à ceux parmi lesquels je faisais habituellement mes recherches.

Au mois d'août, la proportion commence à diminuer. On ne trouve plus que 265 Sacculinés contre 100 qui ne le sont pas,

soit environ 2 à 3 contre 1. Mais le fait intéressant n'est pas là.

Dans les mois précédents, toutes les Sacculines violettes, c'est-à-dire contenant des pontes mûres, étaient fort grosses. Au mois d'août, on en trouve de moyennes qui sont dans cet état (1 à 1 1/2 centimètre de large). Evidemment, ce sont là les Sacculines devenues externes en avril qui ont grandi de mai à juillet, ont pondu et sont prêtes à faire leur première émission de Nauplius. Ce sont des primipares. Elles n'auront guère le temps de mettre au monde plus d'une ou deux portées avant que l'hiver vienne mettre fin à la maturation des pontes.

En septembre et octobre, la proportion se soutient encore assez bien, mais en novembre elle baisse brusquement et tombe à 65 pour 100, soit environ 2 Crabes infestés pour 3 qui ne le sont pas. En décembre, le rapport tombe à 49 pour 100, soit environ 1 Crabe atteint pour 5 indemnes, et cette proportion se maintient à peu près tout l'hiver. Cela tient à ce qu'à l'approche de la mauvaise saison, nombre de Sacculines vieilles meurent de leur mort naturelle, après avoir pondu à peu près tous les œufs que leur ovaire contenait. On trouve en effet, dès le mois d'octobre, des Sacculines très grosses, mais flasques, plates, dont le manteau est souvent déchiré. Parfois la masse viscérale, très aplatie, est réduite à une matière pulvérulente. Certains Crabes n'ont plus de Sacculines et montrent sous leur abdomen une petite papille blanche, souvent recouverte d'une sorte de membrane gangrenée noirâtre. C'est le pédicule en train de s'atrophier d'une Sacculine dont le corps est tombé. A partir de ce moment, le Crabe, n'étant plus gêné dans son accroissement, pourra muer, et la prochaine carapace ne montrera pas trace de la présence du parasite. Il m'est arrivé de rencontrer un gros Crabe dont les téguments étaient absolument intacts, qui ne contenait pas de Sacculine interne, et dont l'intestin était garni de racines jaunâtres et en voie de dégénérescence graisseuse.

Théoriquement, la proportion des Crabes porteurs de Sacculines

internes doit être égale au maximum de celle des Crabes affectés d'une Sacculine externe, car toute Sacculine externe a été interne lorsqu'elle était plus jeune, et, d'autre part, la durée de la vie à l'état interne est à peu près égale (comme je le montrerai plus loin) à celle de l'existence ectoparasitaire. Dans la pratique, cependant, on ne trouve jamais le nombre indiqué par la théorie. Cela tient à deux causes. D'abord, beaucoup de Sacculines internes échappent à la recherche, soit par leur petitesse, soit par leur situation anormale, tandis que toutes les externes sont reconnues sans difficulté. En second lieu, lorsqu'on recherche les plus petites Sacculines internes et que l'on s'adresse pour cela aux Crabes de 5 à 12 millimètres, une nouvelle cause d'erreur vient diminuer la proportion. Un Crabe pouvant être inoculé jusqu'à l'âge où sa taille atteint 12 millimètres et plus, lorsque vous examinez un Crabe de 8 millimètres, par exemple, s'il n'a pas de Sacculine, vous le comptez comme indemne. Mais rien n'empêche que, plus tard, il ne subisse l'inoculation, et, lorsque sa Sacculine sera devenue externe, vous le compterez comme infesté. On éviterait cette cause d'erreur en ne cherchant que sur les Crabes de 2 ou 3 centimètres de diamètre, mais ce serait perdre bien du temps pour un minime résultat. J'ai fait le dénombrement en question en recherchant les Sacculines internes pour me procurer des matériaux d'étude, et j'ai eu plus souvent besoin d'en chercher de toutes jeunes que des grandes.

Pour toutes ces raisons, la proportion la plus élevée de Sacculines internes que j'aie obtenue est seulement de 1 Crabe infesté pour 3 ou 4 indemnes. La taille du parasite est proportionnelle à celle du Crabe qui le porte. On trouve de nombreuses Sacculines internes très jeunes sur des Crabes de 6 à 12 millimètres vers le mois de septembre. La proportion augmente en octobre sur des Crabes un peu plus gros. A la même époque, les Crabes de 25 à 30 millimètres fournissent de très nombreuses Sacculines internes, beaucoup plus avancées (malheureusement je n'en ai pas fait le dénombrement). Pendant tout l'hiver, les choses restent dans le même état. En mars, les Sac-

culines internes grosses et moyennes sont très fréquentes ; mais, en avril, la proportion baisse brusquement, parce qu'un grand nombre passe à l'état externe. Pendant tout l'été, les Crabes de 20 à 30 ou 35 millimètres montrent toujours des Sacculines internes plus ou moins fréquentes, mais les petits Crabes n'en donnent presque pas. Enfin, en septembre, on recommence à trouver de tout jeunes endoparasites sur les tout petits Crabes, et le cycle recommence.

b). *Époques biologiques.* — Avec les données qui précèdent, il devient très facile d'établir le développement de la Sacculine dans ses rapports avec le temps et les saisons de l'année.

La sixième colonne du tableau de la page 670 nous montre que c'est principalement de juin à octobre que l'on trouve les Sacculines violettes. Mais, comme on le verra plus loin, ce sont surtout les Nauplius éclos à partir du mois d'août qui donneront naissance aux Sacculines ; quatre à cinq jours après, ces Nauplius sont Cypris ; quatre jours plus tard, celles-ci peuvent se fixer, et huit à dix jours après tout au plus, l'inoculation est sans doute un fait accompli. Mais il faut un certain temps au germe inoculé pour gagner l'abdomen de l'hôte, le seul point où il soit possible de reconnaître sa présence. Cela explique pourquoi on ne commence guère qu'au mois de septembre à trouver quelques Sacculines sur l'intestin des tout petits Crabes. Pendant tout l'hiver, elles restent internes, et, pas plus que les Crabes, elles ne font grand progrès. Au printemps, elles commencent à grandir en même temps que leurs hôtes, et, vers l'automne, elles auront pris à peu près leurs caractères définitifs, tandis que les Crabes auront atteint la taille de 3 à 4 centimètres. Pendant le second hiver, nouvelle pause dans l'accroissement des unes et des autres, et, au printemps de la seconde année, lorsque les Sacculines auront un an et neuf mois environ, elles commenceront à devenir externes. Les Crabes auront à ce moment 3 à 5 centimètres de largeur et ne grandiront plus désormais jusqu'à ce qu'ils aient été débarrassés de leur parasite.

On objectera peut-être à cela que la taille des Crabes porteurs de Sacculines peut être plus considérable. Je répondrai que les très gros Crabes n'en ont presque jamais et que les rares exceptions (que j'ai moi-même observées) peuvent recevoir une explication très satisfaisante. La Sacculine peut, (en effet, ou bien se fixer tardivement, ou bien, une fois inoculée, ne pas trouver rapidement sa place normale dans l'abdomen. Dans ce cas, elle reste interne beaucoup plus longtemps et peut même ne jamais se montrer au dehors. J'en ai cité plus haut quelques exemples. Rien n'empêche le Crabe de muer et de grossir bien au-delà de la taille que ses pareils ont le temps d'atteindre avant la sortie du parasite. Ces exceptions sont rares d'ailleurs et ne peuvent nullement contredire la règle, qui est celle-ci :

*La Sacculine devient externe à l'âge de vingt à vingt-deux mois sur des Crabes âgés eux-mêmes de vingt-quatre à vingt-huit mois, larges de 3 à 4 centimètres, rarement 5, et qui vieillissent ensuite sans grandir jusqu'à la mort de leur parasite.*

Une fois devenues externes, les Sacculines grossissent rapidement, et c'est en août que les plus précoces commencent à devenir violettes. Il leur faut donc quatre mois environ pour qu'elles puissent mûrir leur première ponte. Les émissions de Nauplius sont séparées les unes des autres par un intervalle de quatre à cinq semaines. Les Sacculines les plus précoces auront donc le temps d'en faire deux ou trois au plus, et les retardataires une seule. Elles ont alors deux ans environ.

Pendant l'hiver, les pontes vont être arrêtées. Les Crabes se retirent sous les pierres ou s'enfouissent dans le sable. Aux premières chaleurs du printemps, les grosses Sacculines externes, âgées maintenant d'un peu moins de trois ans, deviennent de nouveau violettes, pondent pendant toute la belle saison et, dès le mois d'août, commencent à mourir, comme le montre leur diminution subite à cette époque. La mortalité s'accroîtra sur elles en octobre et surtout en novembre, et, *au retour de l'hiver, les vieilles Sacculines, âgées*

*alors de trois ans ou trois ans et quelques mois, seront toutes mortes.* Il disparaît, en effet, autant de Sacculines d'octobre à décembre qu'il en avait apparu d'avril à juillet. Logiquement, on devrait trouver en hiver moitié autant de Sacculines qu'en été, puisque la moitié seulement des Sacculines externes atteint à ce moment sa limite d'âge. Si la proportion est inférieure, cela tient sans doute à ce que quelques Sacculines d'un an périssent aussi et à ce que les Crabes qui portent les autres se cachent plus profondément dans le sable que les Crabes indemnes, plus alertes et plus vigoureux.

Si les choses se passent telles que je les indique, les oscillations du tableau se trouvent expliquées ; mais il est bon de faire remarquer qu'il en est de même, quel que soit le nombre d'années que l'on intercale entre le moment de l'inoculation et celui où le parasite devient externe, ou entre ce dernier et celui de la mort. Le tableau indique l'époque de l'année où les phénomènes ont lieu, mais non l'âge absolu des Sacculines. Si celles-ci devenaient externes au printemps qui suit l'inoculation, au lieu d'attendre une année entière, ou si, au contraire, elles passaient deux ou trois ans de plus à l'état interne, les nombres du tableau ne seraient pas changés. Pourquoi donc ai-je admis que la Sacculine restait interne un an et neuf mois, et non neuf mois seulement, ou deux, trois, quatre ans et neuf mois?

J'ai deux raisons pour cela.

Premièrement, on trouve assez souvent, en hiver et même en automne, des Sacculines internes très développées, ayant acquis tous leurs caractères définitifs, sur des Crabes de 25 à 30 millimètres de diamètre. Évidemment, ces Sacculines n'ont pu être inoculées depuis trois ou quatre mois seulement, et les Crabes qui les portent n'ont pu passer dans le même temps de la taille de 12 à 13 millimètres à celle de 25 à 30 millimètres. Donc, la Sacculine ne devient pas externe au printemps qui suit son inoculation. Elle reste interne au moins un an de plus.

En second lieu, les Sacculines qui deviennent externes d'avril à

juillet se montrent sur des Crabes de 30 à 40 millimètres de large. Selon moi, ces animaux doivent être âgés d'environ deux ans et doivent avoir vécu trois à quatre mois avant d'être inoculés. Ce qui donne bien un an et neuf mois pour l'âge moyen de la Sacculine qu'ils nourrissent. Les auteurs sont malheureusement presque tous muets sur la rapidité de l'accroissement des Crabes ; mais voici ce que j'ai observé. L'accouplement des Crabes a lieu vers l'automne. La femelle pond ses œufs entre ses fausses pattes abdominales au commencement de l'hiver. Au printemps, l'éclosion commence. Elle continue tout l'été et est à peu près terminée à la fin d'août. Les œufs d'un Crabe femelle ne deviennent pas mûrs tous en même temps. Les Zoés éclosent par petits essaims, ce qui allonge la durée de la production des jeunes Crabes. On ne sait pas combien les Zoés et les Mégalopes vivent à l'état larvaire. J'ai conservé des Zoés vivantes, sans les nourrir, il est vrai, pendant trois semaines, et n'ai pu les voir muer. Cependant, comme on ne saurait admettre que les phases Zoé et Mégalope durent un an, et que, d'autre part, c'est vers la fin de l'été que commencent à apparaître les petits Crabes de 3 à 5 millimètres de diamètre, je pense que les métamorphoses ne durent qu'un ou deux mois. Les Crabes de 3 à 12 millimètres sur lesquels se fait l'inoculation, et que l'on rencontre si abondants en automne, sont donc, selon toute probabilité, âgés de trois à quatre mois. D'autre part, nous savons que la Sacculine devient externe en avril sur des Crabes de 35 millimètres en moyenne. Est-il possible d'admettre que ces Crabes de 35 millimètres sont ceux qui avaient 12 à 15 millimètres au plus au mois d'octobre précédent? Est-il croyable que ces animaux aient plus que doublé de volume dans l'espace de six mois appartenant à la saison froide, où ils ne prennent presque aucune nourriture?

De là résulte qu'au moment de la sortie de la Sacculine, les Crabes ont au moins deux ans, et leur parasite environ un an et neuf mois.

Peut-on admettre maintenant qu'ils aient trois ou quatre ans ou plus, et le parasite deux ou trois ans et neuf mois ou plus? Je n'ai

pas de nombres précis à donner ; mais, d'après la rapidité de la mue des Crabes, d'après le rapport de leur volume avant et après la mue, rapport sur lequel j'ai fait des observations suivies, je crois que le premier chiffre avancé par moi est le vrai. Les Crabes inoculés ont environ 20 millimètres au printemps de l'année qui suit l'inoculation, et il me paraît infiniment probable qu'il ne leur faut pas plus d'un an pour atteindre la taille de 35 à 45 millimètres.

En résumé, la durée du développement de la Sacculine concorde avec celle de l'accroissement du Crabe pour me faire admettre un an et neuf mois pour l'âge moyen des Sacculines au moment où elles apparaissent au dehors.

La question de savoir combien de temps la Sacculine vit à l'état externe est plus difficile à résoudre. Le tableau nous indique qu'elles meurent aux premiers froids, mais rien de plus.

En premier lieu, il est certain qu'elles ne sont pas emportées ainsi l'année même de leur apparition, car, d'une part, pendant tout l'hiver on trouve de grosses Sacculines adultes, et, d'autre part, au printemps on en trouve également de grosses au moment où les jeunes font leur apparition avec une taille de 3 millimètres seulement. La Sacculine externe vit donc au minimum un an et huit ou dix mois. Mais vit-elle deux, trois ans et huit ou dix mois ou même plus ? La remarque suivante fournira la réponse à cette question. Si les Sacculines meurent, comme je l'ai admis, à la fin de la seconde année de leur existence à l'état externe, la moitié des Sacculines externes disparaîtra à chaque hiver. Si elles ne mouraient qu'à la fin de la troisième ou de la quatrième année, il n'en disparaîtrait chaque hiver que le tiers ou le quart du nombre total. Or la colonne 6 du tableau nous montre que la proportion moyenne des Crabes infestés s'abaisse en hiver bien au-dessous même de la moitié de ce qu'elle était en été. Les Sacculines meurent donc au plus tard à la fin de la deuxième année. Nous devrions même dire, d'après ce qui précède, qu'elles n'atteignent pas cet âge si les

preuves données plus haut ne nous montraient d'une manière encore plus positive que la durée de leur vie ne peut être moindre.

Nous admettons donc que la Sacculine meurt à l'âge de trois ans et huit ou dix mois, à l'entrée de l'hiver.

Délivré par la mort naturelle de son parasite, le Crabe peut désormais grossir et muer, et il achève son existence sans avoir à redouter de nouveau les atteintes du parasite. Ce n'est pas la maladie antérieure, mais l'âge qui lui confère une immunité absolue.

#### 4. *Sexualité des pontes. Ses relations avec l'âge et les époques biologiques de la Sacculine.*

Nous avons vu que, peu de temps après que la Sacculine est devenue externe, des Cypris s'approchent d'elle et se fixent par leurs antennes autour de son cloaque au nombre de trois à six en moyenne, souvent plus.

Ces Cypris ne diffèrent par aucun caractère extérieur de celles qui s'attachent sur les Crabes. Mais le fait qu'elles ne développent point de dard et que leur sort ultérieur est tout à fait différent ne permet point de douter qu'elles ne soient distinctes dès l'origine. Il y a donc des Cypris ♂ et des Cypris ♀, et probablement chez les Nauplius les sexes sont déjà distincts.

Il serait intéressant de savoir comment les ♂ et les ♀ sont distribués dans les pontes, s'il y a des pontes entièrement ♂ et d'autres entièrement ♀ ou si elles sont hermaphrodites; si une même Sacculine donne toujours des ♂ ou toujours des ♀ ou s'il y a quelque relation entre le sexe des larves et l'âge des parents ou l'époque de l'année. En l'absence de caractères distincts apparents sur les larves, le tableau de la page 670 nous permet quelques conjectures intéressantes.

Et, d'abord, il est certain que les Cypris ♂ ne peuvent en aucun cas provenir de Sacculines devenues externes dans l'année. C'est d'avril à juillet que se montrent les Sacculines externes, c'est donc

d'avril à juillet que les Cypris ♂ s'attachent sur elles ; or, à ce moment, il n'y a que les Sacculines adultes externes depuis un an qui soient en état de pondre et de fournir des Cypris. Par contre, lorsque les Sacculines de l'année seront en état de faire leur première émission de larves, ce qui arrive en août seulement, comme le montrent les colonnes 7 et 8 du tableau, à ce moment il n'y a plus de Sacculines en état de recevoir les mâles. Elles ont toutes été pourvues et se féconderont désormais elles-mêmes.

Voici donc deux faits certains :

1° *Il n'y a aucune utilité à ce que les pontes des Sacculines devenues externes dans l'année contiennent des mâles ;*

2° *Il est indispensable qu'il se trouve des mâles dans les pontes des Sacculines externes depuis l'année précédente.*

En l'absence de preuves directes, peut-on conclure que cette relation entre le sexe des larves, d'une part, et l'âge des parents et les saisons, d'autre part, existe réellement ?

L'économie de la nature dans les moyens qu'elle emploie pour arriver au but par les voies les moins dispendieuses est un fait parfaitement vrai. Les zoologistes modernes ont trouvé dans la sélection naturelle la raison de cette loi anciennement connue et n'ont fait que la confirmer en l'expliquant. Or cette économie veut qu'il ne se produise pas de mâles à une époque où ils ne sauraient être utiles. Il est certain que si des mâles se rencontraient dans les pontes des Sacculines devenues externes dans l'année, ces mâles, destinés à périr sans avoir rempli leur fonction, annihileraient sans résultat une partie de la ponte et diminueraient, pour la Sacculine qui les aurait intempestivement produits, les chances de laisser une postérité. La sélection naturelle intervenant aurait sans doute fini par ne laisser subsister que les Sacculines qui auraient produit seulement des femelles.

J'ajouterai que cette production des mâles exclusivement par les femelles externes depuis au moins un an concorde avec d'autres faits bien connus chez les Arthropodes. On sait que, chez certains

Pucerons, les mâles n'apparaissent qu'à la fin de l'année lorsque les femelles se trouvent épuisées par une longue série de générations parthénogénésiques. Toutes les causes qui accroissent cet épuisement, qui diminuent l'intensité de la vie (absence de nourriture, température basse), favorisent la production des mâles; toutes les causes qui agissent en sens inverse la retardent au contraire. De même les Sacculines jeunes, bien nourries, vigoureuses, produiraient exclusivement des larves ♀, tandis que les larves ♂ apparaîtraient dans les pontes qui suivent immédiatement la longue abstinence de l'hiver. Cette abstinence est moins rigoureuse sans doute pour la Sacculine que pour le Crabe, mais il est bien certain que les sucs aspirés par le parasite chez un hôte qui jeûne depuis plusieurs mois doivent être moins abondants et moins riches que pendant le reste de l'année.

Il paraît donc très rationnel d'admettre :

1° *Que les Sacculines ne produisent que des larves ♀ dans les pontes de l'année où elles sont devenues externes*, parce qu'elles sont jeunes, vigoureuses, bien nourries, qu'elles ont reçu l'impulsion énergique d'une fécondation étrangère et, surtout, parce que les mâles nés à cette époque ne serviraient à rien ;

2° *Que les Sacculines produisent CERTAINEMENT des mâles dans la ou les premières pontes qu'elles font l'année suivante au retour de la belle saison*, parce que l'abstinence et les mauvaises conditions supportées pendant l'hiver favorisent la production des mâles et, surtout, parce qu'il apparaît à ce moment des mâles qui ne sauraient venir d'ailleurs ;

3° *Que ces mêmes pontes où il y a CERTAINEMENT des mâles sont même PROBABLEMENT composés exclusivement de mâles*, parce que les larves ♀ qui naîtraient à cette époque ne rencontreraient pas de petits Crabes sur lesquels elles pourraient se fixer.

Quant aux dernières pontes faites par les vieilles Sacculines avant de mourir à partir du mois d'août, il est assez naturel de penser qu'elles contiennent surtout, sinon exclusivement, des larves ♀.

Il existe encore, au sujet de ces mâles cypridiformes si singuliers, si énigmatiques, une dernière manière de voir qui renverserait toutes les précédentes en leur substituant une conception nouvelle. Mais ces considérations seront mieux à leur place dans le dernier chapitre de ce travail.

Ce que je dois faire ici, c'est de résumer, pour soulager la mémoire du lecteur, le cycle évolutif de la Sacculine dont les éléments se trouvent un peu dispersés.

### 5. *Résumé du cycle évolutif de la Sacculine.*

Un Nauplius naît au mois d'août, je suppose, d'une Sacculine devenue externe vers le mois de mai, fécondée peu de temps après par des mâles cypridiformes et faisant à ce moment sa première émission de larves. En quatre ou cinq jours, il devient Cypris, et peu après se fixe à un petit Crabe âgé de trois à quatre mois et large de 4 à 12 millimètres. Là, la Cypris se transforme en larve kentrogone, rejette son thorax et son abdomen, épure sa substance, sécrète son dard et s'inocule par le canal de cet instrument. Arrivée dans les tissus de son hôte, elle grandit et se transporte peu à peu à la face antérieure de l'intestin abdominal. C'est là qu'on la retrouve de septembre à octobre. Pendant ces deux mois, elle se développe et arrive avant l'hiver au stade de la figure 36 (pl. XXIV). Pendant l'hiver, elle fait peu de progrès. Toute l'année suivante, elle reste à l'état interne et achève de se développer. Au commencement du second hiver, elle a acquis à peu près les caractères définitifs propres à cet état. Elle passe l'hiver sans se modifier beaucoup. Vers les mois d'avril à juillet de la seconde année, lorsqu'elle est âgée d'un an et huit à dix mois, elle devient externe. Le Crabe a alors un peu plus de deux ans et une taille de 3 à 4 1/2 centimètres. A partir de ce moment, il ne pourra ni muer ni grandir.

Peu après être devenue externe, la Sacculine subit l'approche de mâles cypridiformes, qui viennent au nombre de trois à six s'atta-

cher à son cloaque pour féconder sa première ponte encore non mûre. Vers le mois d'août, lorsqu'elle a deux ans, elle commence à pondre et à émettre des Nauplius d'où sortiront des Cypris ♀ destinées à produire de nouvelles Sacculines. Elle fait ainsi deux à trois pontes, puis vient l'hiver, pendant lequel elle reste dans l'inaction et subit une abstinence relative. Au printemps suivant, étant alors âgée de deux ans et huit mois, elle recommence à pondre, et des Nauplius qu'elle émet sortent des Cypris exclusivement ♂ qui vont féconder les Sacculines âgées d'un an de moins au moment où elles viennent de devenir externes. Dans les pontes suivantes, les ♂ deviennent de plus en plus rares et finissent sans doute par disparaître tout à fait vers le mois d'août. Après avoir pondu en tout quatre à cinq fois pendant cette dernière année, la Sacculine meurt de vieillesse au commencement de l'hiver, à l'âge de trois ans et deux ou trois mois. Délivré de son parasite, le Crabe peut recommencer à muer et à grandir sans avoir à craindre de nouvelles atteintes.

Tel est le cycle évolutif de la Sacculine, tel qu'il est permis de le déduire en partie d'observations positives, en partie des conjectures les plus plausibles que l'on puisse former.

#### 6. *Parasites et maladies de la Sacculine.*

La Sacculine ne meurt pas toujours de vieillesse. Elle est sujette à plusieurs maladies, pour la plupart parasitaires, et dont l'une est mortelle.

Son principal ennemi devrait être son hôte, et cependant elle n'a rien à redouter de lui. Le Crabe n'aurait qu'à saisir son parasite avec ses robustes pinces et à l'arracher, mais il ne sait pas faire cela. Lorsqu'on le prend à la main, cherchant au hasard avec ses pinces, il la saisit quelquefois et la maltraite rudement ; mais, abandonné à lui-même, il n'y touche jamais.

a). *Parasites.* — M. JOURDAIN (XL) a reconnu, dans les racines

de certaines Sacculines atrophiées et revêtues d'un enduit furfuracé, noirâtre, un *Saccharomyces*, qui émet à chaque pôle un filament mycéliorme. Je n'ai pas remarqué ces cellules dans les racines ; mais j'ai vu, dans le corps même plus ou moins endommagé de la Sacculine, des sortes de branches ramifiées brunes qui partent de la surface et s'engagent plus ou moins profondément dans les tissus. Je ne sais s'il y a un rapport entre ces productions et les cellules vues par M. JOURDAIN. Cette maladie est mortelle pour la Sacculine, qui s'atrophie rapidement, se réduit à un petit tubercule et finit par disparaître. Les racines résistent plus longtemps à la dégénérescence, mais elles finissent par être envahies et par se détruire.

Le même auteur parle de psorospermies qu'il aurait rencontrées associées aux cellules du Champignon. Je n'en ai jamais trouvé à cette place. On trouve fréquemment dans le tissu conjonctif péri-intestinal du Crabe des kystes blancs ou bruns, dont quelques-uns laissent échapper, quand on les écrase, des corpuscules falciformes très reconnaissables ; mais c'est là un parasite du Crabe, et non de la Sacculine.

J'ai rencontré une fois dans la glande cémentaire et deux fois dans l'intérieur même du corps de petits bâtonnets cylindriques ou en biscuits, longs de 10  $\mu$ , larges de 3 à 4  $\mu$ , à l'intérieur desquels on voyait vers chaque extrémité trois ou quatre points brillants. Ils n'avaient pas de noyau. J'ai considéré ces organites comme appartenant à quelque Schizomycète. La Sacculine n'en paraissait pas plus mal portante.

M. GIARD (XXXVI) a donné le nom de *Cryptoniscus larvæformis* à un gros parasite de 1 centimètre de long, contourné et moniliforme, que l'on trouve parfois fixé à la Sacculine, non pas toujours, comme il le pense, sur le pédicule, mais en un point quelconque du corps, souvent même près du cloaque. J'ajouterai que le parasite est fixé dans l'épaisseur du manteau par sa tête, que terminent quatre appen-

dices contournés, deux longs et deux courts. Je n'insiste pas sur cet animal, me réservant d'en parler plus en détail dans un autre travail. M. GIARD dit avoir trouvé le mâle dans la cavité palléale de la Sacculine. J'ai été moins heureux que lui. Il est regrettable que, l'ayant vu, il ne l'ait ni dessiné ni décrit.

Une seule fois, j'ai trouvé dans un tube évaginé de la glande cémentaire un parasite vermiforme, de couleur rouge, long de 3 dixièmes à 4 dixièmes de millimètre, large de 1 dixième de millimètre environ. Il était formé de onze anneaux dont le premier, probablement céphalique, était gros et conique, les suivants courts et les derniers de plus en plus étroits en se rapprochant de l'extrémité postérieure. Celle-ci était contournée. Le dernier anneau portait deux tubercules divergents. Il n'y avait pas trace d'appendices. Malgré sa situation, qui conviendrait à un mâle complémentaire, je le considère comme un parasite à cause de son extrême rareté. Il faudrait le retrouver et pouvoir le soumettre à l'étude pour se prononcer sur sa nature et ses affinités. J'en ai pris un croquis.

Les larves de l'*Entoniscus Carolinii* (Fraisie), isopode parasite du Crabe, attaquent parfois la Sacculine, et j'en ai trouvé de complètement engagées dans les tissus de celle-ci. Elles étaient mortes d'ailleurs, victimes de leur méprise.

Fréquemment, autour du cloaque, prospèrent des bouquets de Vorticelles et, sur divers points du corps, de très petites Eponges, des Algues minuscules, parfois des Spirorbes, etc. Toutes recherchent plutôt le Crabe que la Sacculine. Elles ne s'attachent à elle que parce qu'elle se trouve là, ne lui empruntent qu'un point d'appui (sauf peut-être les Vorticelles, qui profitent des courants d'eau qui traversent le cloaque) et ne méritent pas d'être considérées comme des parasites de la Sacculine. M. GIARD (XXXVI) dit avoir constaté à Wimereux et à Ostende que la Sacculine était fréquemment étouffée

par l'accumulation des Moules, des Bryozoaires, des Éponges, etc., retenus par les colonies de *Molgula socialis*.

b). *Maladies non parasitaires*. — Outre ces affections parasitaires, la Sacculine est sujette à une véritable maladie, assez commune et qui devient parfois grave.

Dans tous les points du corps, surtout dans le pédicule, on rencontre parfois de véritables perles chitineuses, plus ou moins rondes, formées de couches concentriques.

Fréquemment, dans le manteau, se trouvent accumulés de gros nodules chitineux qui ne sont autre chose que des *retinacula* hypertrophiés et monstrueux qui sont restés dans les tissus. J'en ai représenté deux (fig. 83 et 84, pl. XXIX).

On voit que ce sont des rétinacles monstrueux dans lesquels la vésicule chitineuse, au lieu de former à son intérieur les bouquets de fuseaux barbelés (v. p. 498), a démesurément grossi et formé une série de vésicules concentriques. Celui de la figure 84 montre trois groupes de petites papilles qui représentent des fuseaux barbelés mal développés.

Toutes ces maladies sont peu sérieuses. Il n'en est pas de même de la dernière, qui consiste en une hypersécrétion de chitine liquide dans l'épaisseur du manteau. Le liquide s'accumule dans cette membrane et forme un kyste volumineux. Tant que la paroi est intacte, la chitine reste liquide; dès qu'on pique le kyste, la liqueur s'écoule et, si on la reçoit sur une lame de verre, on constate qu'elle se solidifie en quelques instants. La croûte ainsi formée résiste à l'action de la potasse concentrée bouillante. Le kyste est toujours unique, et sa grosseur peut atteindre celle du corps. A ce degré de développement, il comprime la masse viscérale, qui se trouve réduite à un petit volume et sans doute plus ou moins altérée.

Il est à remarquer que toutes les maladies non parasitaires de la Sacculine se rattachent à une sécrétion anormale ou exagérée de chitine.

## 7. Usages de la Sacculine.

Le Crabe sur lequel la Sacculine vit en parasite étant à peine comestible, celle-ci ne peut être considérée comme un animal nuisible. D'autre part, elle ne paraît pas pouvoir être directement utilisée. Mais ne serait-il pas possible d'en tirer parti d'une manière détournée? P.-P.-C. HOEK<sup>1</sup> a pensé que l'on pourrait peut-être se servir de la Sacculine pour combattre les Crabes dans les lieux où ils ravagent les huîtres. Là où elle n'existe pas, on pourrait l'ensemencer, et, dans les localités où elle se rencontre, on respecterait les Crabes porteurs de Sacculines dans la chasse que l'on fait à ceux qui attaquent l'huître. La chose paraît logique, puisque la Sacculine, si elle ne tue pas le Crabe, contrarie au moins sa reproduction pendant près de deux ans. Cependant, je crois qu'il y a peu à compter sur ce moyen, car les Crabes sont extrêmement communs à Roscoff et dans certains autres points où la Sacculine abonde.

## X

## CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS.

J'ai décrit les faits relatifs à l'histoire de la Sacculine, j'ai discuté l'interprétation des points particuliers, je dois maintenant me placer à un point de vue plus élevé et envisager l'ensemble. Qu'est-ce que la Sacculine par rapport à sa larve? Comment cet être si déformé par le parasitisme se rattache-t-il aux formes libres dont il descend? Quelle est la signification, quelle est la valeur morphologique de ses organes, si différents par leur groupement et par leur structure de ceux des Crustacés normaux? Enfin, s'il n'est pas trop hardi, dans l'état actuel de nos connaissances, d'aborder un sujet si difficile, quel est le *pourquoi* des modifications si profondes imprimées à l'organisme tout entier? A quoi sont dues les déviations si singulières de son développement?

Telles sont les questions auxquelles je vais tenter de répondre.

<sup>1</sup> *Loc. cit.*, p. 9 (V. p. 668, note).

#### 1. *Morphologie générale du parasite.*

Sauf l'absence complète de bouche, d'anus et de tube digestif, le Nauplius de la Sacculine est construit sur le modèle habituel des larves d'Entomostracés. Il ressemble particulièrement à celles des Cirripèdes par ses cornes frontales et les glandes qui leur sont annexées et par le double appendice qui termine l'abdomen. La Cypris qui dérive de ce Nauplius se rattache aussi sans difficulté à celle qui provient de la larve nauplienne des Cirripèdes normaux. L'absence de ventouses et d'appareil digestif, le développement énorme de l'ovaire ne sont pas des caractères suffisants pour empêcher les deux êtres de se superposer. Ils diffèrent, mais ils sont construits sur le même plan.

Mais, à partir de ce stade, les différences s'accroissent, les développements divergent au lieu de rester parallèles, et la comparaison de formes adultes montre des différences fondamentales. Le Cirripède adulte normal, Anatife ou Balane, dérive de sa larve par des métamorphoses graduelles, et à la suite de chacune d'elles l'animal ressemble un peu plus à ce qu'il doit être à la fin. La filiation est directe dans ses moindres détails. Non seulement le corps entier de l'adulte provient du corps entier de la larve, mais les organes, les systèmes et les tissus de celle-ci se transforment respectivement en les organes, les systèmes et les tissus de celui-là. Chez la Sacculine, rien de pareil. Le corps entier de l'adulte représente seulement une région du corps de la Cypris et, sauf l'ovaire, aucun organe, aucune partie de l'organisme ne provient directement des parties homologues de la Cypris. Tous les tissus se fondent à un certain moment, et le développement recommence pour former un édifice entièrement nouveau dont la Cypris a fourni seulement les matériaux.

Nous avons vu que le corps du Nauplius se compose de trois régions : une supérieure, qui se termine en rostre et porte trois

paires d'appendices, les deux premières représentant les antennes, la troisième correspondant aux mandibules : c'est la tête; une inférieure, qui commence au rostre et qui n'est formée au début que de cellules : c'est le *thorax*, contenant en puissance la troisième région, l'*abdomen*. Jamais, dans le cours des transformations qui donneront naissance à la *Cypris*, il n'y aura intercalation d'anneaux nouveaux entre les appendices céphaliques. La tête ne s'augmentera pas; mais la masse cellulaire située au-dessous va se segmenter et donner naissance à un thorax formé de six anneaux portant six paires de membres locomoteurs, et à un abdomen réduit à un petit moignon muni de deux appendices.

Une particularité remarquable est à signaler chez la *Cypris* de la *Sacculine* : la cavité du corps ne s'étend pas dans le thorax. Celui-ci est formé d'une masse compacte constituée par les muscles moteurs des membres et par les pièces chitineuses qui leur servent de soutien. Il en résulte que les viscères, qui trouvent place d'ordinaire dans la cavité thoracique, sont ici refoulés dans la tête.

Chez les autres *Cirripèdes*, pareil fait arrive pour l'ovaire; mais l'intestin et la chaîne ganglionnaire trouvent place dans le thorax. Chez la *Sacculine*, qui n'a ni chaîne ganglionnaire ni intestin, il ne reste rien dans le thorax. L'ovaire, énorme, est refoulé dans la tête. C'est aussi de la tête seule que dépend le bouclier protecteur du corps. Ce bouclier recouvre le thorax, mais ne lui est point attaché.

Cela posé, examinons ce qui va se passer.

Après la fixation, nous avons vu que le thorax se détache et tombe, entraînant l'abdomen avec lui. La tête reste donc seule, et, quelles que puissent être les modifications ultérieures, la *Sacculine* ne peut provenir que de la tête de sa larve et représente uniquement une tête de *Cypris* ou de *Nauplius*.

A la vérité, il pourrait se former plus tard d'autres anneaux par une sorte de bourgeonnement; mais le fait n'a pas lieu, et nous pouvons écrire :

1. *La Sacculine adulte représente seulement une tête de Crustace privée de ses appendices.*

Ajoutons que, dans cette tête, s'est réfugié un organe qui régulièrement appartient au thorax, l'*ovaire*. Quant aux membres, nous avons vu que la deuxième paire d'antennes et les mandibules sont tombées au moment de la transformation du Nauplius en Cypris, et que la première paire d'antennes est rentrée dans le corps à la première mue de la Cypris.

J'ai montré comment, pendant la formation du sac et avant sa fermeture, le corps de la larve s'épure, comment son œil, son vitellus nutritif, la majeure partie de son pigment sont éliminés, comment ses muscles, son tissu conjonctif, son ganglion nerveux, en un mot, tout ce qui était organisé en tissu, se fond et s'écoule au dehors, pour ne laisser autre chose que des éléments anatomiques non différenciés, qui sont : l'enveloppe cellulaire extérieure représentant l'*ectoderme*, l'*ovaire*, amas de cellules d'origine probablement mésodermique, et sans doute aussi quelques *éléments mésodermiques* non groupés. A part l'*ovaire*, il n'y a plus d'organes.

2. *Après l'inoculation du parasite, le développement doit recommencer au moyen d'éléments cellulaires à peine plus différenciés que ne sont ceux qui constituent le blastoderme de l'œuf immédiatement après la segmentation.*

L'épuration du corps de la larve avant la fermeture du sac n'est peut-être pas sans analogie, au moins physiologique, avec l'expulsion des globules polaires de l'œuf, et rend ainsi la ressemblance encore plus frappante.

## 2. *Morphologie spéciale des diverses parties du corps.*

En se reportant au développement que j'ai décrit avec soin dans toutes ses phases, il est facile de se rendre compte des relations qui rattachent chaque partie de l'adulte aux parties fondamentales de la larve.

Retraçons rapidement le développement de la Sacculine interne.

Au début, elle se compose d'une membrane cellulaire fermée, l'ectoderme, contenant un noyau cellulaire distinct, l'ovaire, dont elle est séparée par un tissu caverneux, formé aux dépens de l'ectoderme, et sans doute un petit amas de cellules mésodermiques. L'ectoderme s'invagine et fournit à l'ovaire une enveloppe formée de deux lames cellulaires, séparées par un espace, la *cavité périsomatique*. La Sacculine se compose en ce moment de trois parties essentielles : l'ectoderme proprement dit, l'ectoderme invaginé et l'ovaire. Ainsi que nous l'avons vu, l'ectoderme proprement dit formera la paroi de la membrane basilaire. Dans l'ectoderme invaginé, la lame externe formera la couche de fibres nucléées épithélio-conjonctives du pédicule, la lame interne formera la couche superficielle de fibres nucléées épithélio-conjonctives du manteau, et aucune limite nette n'existera entre ces parties.

Ainsi, nous pouvons écrire :

3. *La paroi cellulaire de la membrane basilaire représente seule l'ectoderme primitif.*

4. *La paroi du corps extérieur de la Sacculine (couche superficielle de fibres nucléées épithélio-conjonctives du pédicule et du manteau) est d'origine indirectement ectodermique ; elle provient d'une lame cellulaire dérivée de l'ectoderme primitif par invagination ou bourgeonnement. Ce sera, si l'on veut, un DEUTÉRODERME. La paroi du pédicule représente la lame superficielle, la paroi externe du manteau, la lame profonde de cette invagination.*

5. *La cavité périsomatique, formation larvaire transitoire, est une portion de l'espace environnant, enclose dans le corps par le processus d'invagination et qui retourne à l'espace ambiant lorsque la Sacculine devient externe.*

Les racines, chez la Sacculine interne, se forment par une extension, un bourgeonnement de la paroi ectodermique du corps. Le tissu caverneux se prolonge à leur intérieur. Elles sont donc une

dépendance de la surface totale de la paroi externe *primitive* du corps entier. A ce titre, le nom de *dermorhizes* pourrait leur convenir. Comme la Sacculine n'est au fond que la tête de sa Cypris; comme son enveloppe cutanée *primitive* (je dis primitive pour exclure la paroi du pédicule et du manteau) n'est en définitive que la peau de sa tête, le nom de *céphalorhizes* pourrait leur être donné. Pour la même raison, celui de *rhizocéphales* pourrait être appliqué à l'animal entier. Mais comme ces noms ont été donnés dans une tout autre acception, il faut les rejeter sous peine de confusion. Ceux qui ont fait les mots *Rhizocéphales* et *Céphalorhizes* n'ont point voulu dire *animal réduit à une tête pourvue de racines*, ni *racines nées d'un animal réduit à une tête*; mais bien *animal muni de racines sur une partie de son corps, qui est la tête*, et *racines nées du corps en un point spécial, qui est la tête*. Or, dans ces derniers sens, ces dénominations sont inexactes, et il vaut mieux les rejeter que de changer leur acception.

Le terme *stomatorhizes*, employé par M. JOURDAIN (XL), doit être également mis de côté. Il ne saurait être question de *racines buccales* chez un animal qui n'a point de bouche et qui n'en a eu à aucun moment de son existence.

Tenons-nous-en donc au mot *racines*, qui a le mérite d'être français, clair, exact et qui, ne préjugeant de rien, peut convenir à toutes les théories.

Quel que soit le nom employé, on peut formuler, relativement à la signification embryogénique de ces organes, la proposition suivante:

6. *Les racines sont d'origine indirectement ectodermique; ce sont des prolongements de l'ectoderme primitif nés par bourgeonnement et représentant une extension de cette membrane.*

Cela s'applique à leur paroi cellulaire seulement, car leur intérieur contient un tissu caverneux identique à celui de la membrane basilaire et qui a la même origine.

L'opinion de GIARD (XXXII), qui les assimile à la *couche interne du pied des Anatifes*, ne repose sur rien.

Nous avons vu que la couche cellulaire externe du manteau (feuillet palléal externe) donne naissance à la couche cellulaire interne du même organe (feuillet palléal interne) par délamination. Plus tard, ces deux lames s'écartent pour faire place aux éléments mésodermiques qui doivent former la couche musculaire. Il résulte de ce mode de formation que :

7. *Le prétendu manteau n'est nullement un repli extérieur des téguments, et le nom qui lui a été appliqué ne doit lui être conservé que sous la réserve expresse qu'il n'implique aucune assimilation avec l'organe homonyme des Cirripèdes et des Mollusques.*

Enfin, la couche épithélio-conjonctive interne du manteau étant produite par une délamination de la couche externe, qui provient elle-même de l'ectoderme primitif, dérive indirectement de cet ectoderme, mais, en quelque sorte, au troisième degré. Le nom de *tritoderme* pourrait lui convenir. Nous pouvons donc formuler les propositions suivantes :

8. *La couche interne de fibres nucléées épithélio-conjonctives du manteau est d'origine indirectement ectodermique, elle provient de la couche externe par délamination. Elle dérive de l'ectoderme au troisième degré et peut recevoir le nom de TRITODERME.*

9. *La couche musculaire du manteau est d'origine mésodermique. Elle provient d'éléments cellulaires mésodermiques situés au-dessus du pédoncule du corps et qui ont émigré dans le manteau.*

La lame cellulaire interne du manteau (feuillet palléal interne) donne naissance, comme nous l'avons vu, à la couche épithélio-conjonctive de la paroi de la masse viscérale (feuillet péri-viscéral). Cette couche dérive donc du *tritoderme* directement et de l'ectoderme primitif au quatrième degré. Elle peut donc être désignée sous le nom de *tétartoderme*. En donnant ces dénominations barbares, je n'entends nullement imposer un nom nouveau à des parties suffisamment dénommées par leur situation chez l'adulte, mais seulement préciser leur origine embryonnaire et éviter une périphrase à

celui qui veut les désigner en visant spécialement cette origine.

Les deux membranes délaminiées se séparent et créent entre elles la *cavité incubatrice*. Mais, le long d'une ligne verticale, la séparation n'a pas lieu, et ainsi se trouve formé le *mésentère*. Par conséquent :

10. *La couche de fibres nucléées épithélio-conjonctives formant la paroi de la masse viscérale est d'origine indirectement ectodermique. Elle provient par délamination de la couche interne du manteau. Elle dérive donc de l'ectoderme primitif au quatrième degré et mérite le nom de TÉTARTODERME.*

11. *La cavité incubatrice est l'espace créé par la délamination du tritoderme pour donner naissance au tétartoderme.*

12. *Le mésentère est un lien réservé entre le tritoderme et le tétartoderme sur une ligne où la délamination n'a pas lieu.*

Il suffit de rappeler les développements donnés aux pages 634 et 637 pour ajouter :

13. *Les éléments musculaires de la masse viscérale et ceux de sa paroi sont d'origine mésodermique. Ils se forment comme ceux de la couche musculaire du manteau et dans le même lieu et se rendent comme eux à leur situation définitive par une émigration active.*

Et la proposition suivante s'applique aux divers tissus dont je viens de rappeler l'origine :

14. *Les éléments musculaires ou conjonctifs de l'adulte n'ont aucune relation d'origine avec ceux qui existaient chez la larve. Ils sont tous de nouvelle formation et proviennent de cellules mésodermiques non différenciées qui existaient peut-être sous cette forme chez la larve.*

Le mode de développement des testicules et des canaux déférents a été complètement décrit aux pages 638 et 642. Quant aux glandes cémentaires, elles n'ont aucun rapport d'origine avec celles des cornes frontales de la larve, et nous avons vu que leur formation, assez tardive, a lieu (sauf les réserves faites à la page 641) par une invagination de la paroi de la masse viscérale. Par suite :

15. *Les canaux déférents sont d'origine indirectement ectodermique.*

*Ils proviennent d'une invagination des parois de la cavité incubatrice au sommet de cette cavité dans l'angle où le feuillet palléal interne se continue avec le feuillet péri-viscéral.*

16. *La partie sécrétante des testicules est d'origine mésodermique et provient d'une transformation spéciale et du groupement autour des canaux déférents de cellules mésodermiques, sœurs de celles qui forment les parties musculaires de la masse viscérale.*

17. *Les atriums sont d'origine indirectement ectodermique. Ils proviennent d'une invagination du tétartoderme dans la région moyenne de la masse viscérale. Les culs-de-sac sécréteurs des glandes cémentaires sont aussi d'origine indirectement ectodermique. Ils naissent par bourgeonnement des parois de l'atrium.*

Sans revenir sur des développements donnés à la page 629, nous pouvons dire :

18. *L'ovaire est probablement d'origine mésodermique. Son apparition est extrêmement précoce. Il existe déjà chez le Nauplius à sa naissance. Il n'éprouve dans tout le cours du développement aucune modification fondamentale et ne subit d'autres changements que des perfectionnements dans sa forme et dans sa structure.*

Enfin, le mode de formation du système nerveux, étudié à la page 636, permet d'ajouter :

19. *Le système nerveux est réduit à un ganglion unique et simple. Il n'a aucune relation d'origine avec celui de la larve. Il se reforme de toutes pièces chez la Sacculine interne aux dépens d'une nouvelle invagination ectodermique. Cette invagination se fait aux dépens de la lame profonde du deutéroderme (feuillet palléal externe), ce qui rattache cet organe important presque directement à l'ectoderme primitif.*

### 3. Orientation de la Sacculine.

Cette formation d'un nouveau système nerveux indépendant de celui de la larve est, je crois, un fait encore sans précédent dans les

Annales de la zoologie. Chez les Insectes, dans les métamorphoses qu'ils subissent pour passer de l'état de larve à celui d'*imago*, WEISSMANN, GRABER, VIALANNES, ont montré qu'il y avait un certain retour des éléments (surtout des éléments musculaires) à l'état embryonnaire. Mais combien ces transformations sont moins profondes que chez la Sacculine. Jamais le système nerveux ne prend part au renouvellement. Malgré toutes les modifications, il n'y a aucune difficulté à superposer l'insecte parfait à sa larve; il y a correspondance exacte des parties de l'un et de l'autre.

Chez la Sacculine, rien de pareil. Il n'y a aucune ressemblance entre l'adulte et l'embryon. Il n'y a pas de superposition possible. Non seulement tous les tissus sont de formation nouvelle; non seulement l'arrangement des organes est tout différent, mais l'orientation même du corps est impossible à retrouver.

Actuellement, connaissant à fond la Cypris et la Sacculine, je me déclare incapable de dire : Tel côté de celle-ci correspond à tel côté de celle-là.

Est-ce simplement parce que cette correspondance est voilée et difficile à retrouver sous les profondes modifications de forme subies par le parasite?

Non!

On trouvera peut-être que je vais trop loin; mais, après y avoir longtemps réfléchi, je reste convaincu que cette correspondance n'existe pas. Je ne crois pas qu'un certain côté de la Sacculine corresponde à un certain côté, toujours le même, de sa larve cypridienne. Je ne crois pas, par exemple, que, eût-on la connaissance complète de tous les faits, on puisse dire, en montrant un point de l'ectoderme de la Cypris : C'est ici que se formera l'invagination palléale; c'est là que se formera l'invagination nerveuse. Je crois, au contraire, que, pendant le stade kentrogone, sauf la distinction de la membrane ectodermique et du noyau ovarien, tout est confondu, et que, plus tard, c'est en un point quelconque de l'ectoderme que se forment les invaginations palléale et nerveuse.

Je me trompe, ces points ne sont pas quelconques ; mais ils sont déterminés par les rapports de la Sacculine avec le Crabe, et non par ceux de la Sacculine avec la Cypris.

La Cypris se fixe tantôt par une antenne, tantôt par l'autre ; elle est tournée par rapport au Crabe d'une façon quelconque, je m'en suis assuré ; le lieu de fixation est absolument variable ; la route suivie par le germe inoculé n'est pas deux fois la même. Comment concevoir que l'accroissement qui conduit la Sacculine à sa situation définitive sache se plier à toutes ces variations et se modifier dans chaque cas de manière à conduire toujours à la même place le point prédestiné où devrait se faire l'invagination palléale ? Or il faudrait qu'il en fût ainsi, puisque c'est toujours sur la face opposée à l'intestin, au milieu de la tumeur, en face de l'ovaire, que se fait cette invagination. Il est bien plus naturel de penser que l'orientation de la Sacculine est déterminée par la réaction mécanique et physiologique du Crabe sur son parasite.

Que, dans l'abdomen du Crabe, la Sacculine soit tournée comme on voudra par rapport à sa situation antérieure dans la Cypris, il est clair que la face qui regarde l'intestin n'est pas dans des conditions identiques avec celle qui regarde le dehors ; et, comme la Sacculine n'aura chance de devenir externe et de propager sa descendance que si elle sait porter son noyau ovarien vers cette face, et former là son invagination palléale, on conçoit comment le choix de ces points a pu devenir dans la suite des temps un fait nécessaire du développement normal. En résumé, et si l'on accepte les considérations précédentes,

20. *Il n'y a aucune raison d'orienter la Sacculine d'une manière plutôt que d'une autre, en se fondant sur les rapports de l'adulte avec la larve.*

Y a-t-il au moins quelque raison d'orienter le parasite d'une manière déterminée en se fondant sur les relations plus ou moins artificielles que l'on peut établir entre la Sacculine adulte et les Cirripèdes adultes ? Ici, nous serons peut-être plus heureux, mais il faut avouer que les raisons de cet ordre sont bien moins fortes que celles qui s'appuieraient sur l'embryogénie.

La réponse dépend de la manière dont on comprend la Sacculine. La plupart des auteurs la considèrent comme formée d'une tête et d'un corps dépourvus de membres et pensent que le pédicule représente la bouche ou tout au moins la région du vertex. Pour eux donc l'extrémité pédonculaire est supérieure et l'extrémité cloacale inférieure. En outre, ils comparent le manteau à la carapace de la Cypris et, comme la Cypris est attachée à sa carapace sur la ligne dorsale, ils considèrent comme dorsal le bord mésentérique de la Sacculine. Pour eux donc, le parasite est fixé sur le Crabe, le dos tourné vers le côté droit de celui-ci, la face gauche regardant l'abdomen et la droite le sternum.

J'ai montré que la Sacculine entière représente seulement la tête de la Cypris, que le manteau n'a aucune relation d'origine avec la carapace. Il ne reste donc aucune raison d'adopter la manière de voir qui vient d'être énoncée.

J'ai fait voir que la Sacculine, dans les transformations qu'elle subit pour arriver à s'inoculer, perd toute conformité d'organisation avec la Cypris et qu'il n'est plus possible de l'orienter par rapport à sa larve. Si au moins, en recommençant pour ainsi dire *ab ovo* son développement, elle prenait de nouveau les caractères d'un articulé, il deviendrait possible de l'orienter rationnellement par rapport au type idéal de l'articulé. Malheureusement, il n'en est rien et, dans la Sacculine soit interne, soit externe, il est impossible de retrouver, à un moment quelconque, le plan de structure de l'arthropode. L'absence de membres, de tube digestif, de chaîne nerveuse rend toute superposition impossible. Seule, la formation du ganglion nerveux par une invagination ectodermique est conforme au développement habituel de cet organe et peut servir de point de repère.

21. *L'invagination ectodermique qui donne naissance au système nerveux étant ventrale chez tous les Annelés, on est fondé à considérer comme ventral chez la Sacculine le point où se fait l'invagination nerveuse, c'est-à-dire le voisinage du bord mésentérique.*

Nous avons vu, en effet, que cette invagination se fait tout près du mésentère, tantôt d'un côté, tantôt de l'autre, ce qui fait que le plan sagittal embryogénique croise toujours le plan du mésentère sous un angle très aigu et que l'on peut sans erreur sensible considérer ce plan mésentérique comme sagittal. Nous savons en outre que, chez l'adulte, tous les organes sont symétriques par rapport à ce plan. Donc, dans ce plan sagittal, le bord mésentérique doit être considéré comme ventral et le bord libre de la masse viscérale comme dorsal. En d'autres termes, la Sacculine a le dos tourné vers le côté gauche du Crabe et le ventre vers le côté droit, à l'inverse de ce qu'ont admis tous les auteurs.

Reste à distinguer les extrémités supérieure et inférieure.

Si l'invagination nerveuse donnait naissance à plusieurs ganglions, on pourrait avoir quelque chance de distinguer celui qui représenterait le cerveau, même en l'absence du tube digestif. Mais il n'en est rien.

22. *Le fait que la Sacculine entière représente seulement une tête de Crustacé explique pourquoi il n'existe et ne peut exister qu'un seul ganglion nerveux.*

En l'absence de repères morphologiques pour distinguer les pôles oral et aboral du parasite, il faut cependant prendre une décision. La remarque suivante peut servir de guide.

Si l'on considère un Cirripède adulte, on constate que, dans la tête, c'est la région du vertex qui est le plus développée. Dans un Anatife, les glandes cémentaires, l'ovaire, sont refoulés dans cette région, au-delà du cerveau. Celui-ci est placé entre les organes précédents et le thorax. En d'autres termes, le ganglion cérébral est placé, dans la tête, au voisinage de son extrémité thoracique.

De même, dans la Cypris de l'Anatife, le ganglion cérébroïde est placé dans la tête tout près de son articulation avec le thorax. On a donc quelque raison de considérer, dans la Sacculine, l'extrémité du corps où se trouve le ganglion nerveux comme étant celle où s'adapterait le thorax, si celui-ci était présent. Il y a donc quelque fondement à

considérer, comme on le fait habituellement, mais pour des raisons différentes, l'extrémité pédonculaire comme supérieure ou orale et l'extrémité cloacale comme aborale ou inférieure<sup>1</sup>.

Par suite, la Sacculine peut être considérée comme fixée au Crabe de la manière suivante :

23. *Le dos de la Sacculine regarde le côté gauche du Crabe, son ventre le côté droit. L'extrémité pédonculaire est supérieure, l'extrémité cloacale est inférieure*<sup>2</sup>. *Sa face gauche est en rapport avec le sternum du Crabe, sa face droite avec l'abdomen.*

C'est ainsi que j'ai orienté la Sacculine dans toutes les descriptions anatomiques.

Des deux éléments de l'orientation ainsi comprise, l'une, celle qui distingue les bords dorsal et ventral, est déterminée par des raisons embryogéniques sérieuses et mérite d'être acceptée. L'autre ne repose que sur une simple analogie, n'a qu'une faible valeur scientifique et ne doit être adoptée que faute de mieux.

#### 4. *Causes de la situation de la Sacculine par rapport au Crabe.*

Cette orientation de la Sacculine en travers sur le Crabe et toujours dans le même sens a lieu de nous étonner. M. KOSSMANN (XXXIII), qui l'a découverte presque en même temps que M. Giard, n'en donne aucune explication.

De fait, le Crabe et la Sacculine étant symétriques à tous les moments de leur existence, on ne conçoit pas comment le côté droit du Crabe peut exercer une attraction prépondérante sur l'un des bords de son parasite.

<sup>1</sup> Dans mes communications préliminaires à l'Académie des sciences (voir *Comptes rendus Ac. sc.*, Paris, vol. XCVII, séances des 29 octobre, 5 et 19 novembre 1883), j'avais orienté autrement la Sacculine, parce que je n'avais pas encore reconnu les faits embryogéniques sur lesquels s'appuie la manière de voir que je viens d'exposer.

<sup>2</sup> Je rappellerai que, suivant une habitude qui devrait se généraliser, je place toujours les animaux soumis à la description anatomique la tête en haut et la face dorsale en arrière.

La Cypris est symétrique. Elle nage indifféremment sur l'un ou l'autre côté. Elle se fixe indifféremment par l'une ou l'autre antenne. Il y a autant de fixation d'un côté que de l'autre sur le Crabe. Le Crabe est également à peu près symétrique dans toutes ses parties. Comment donc se fait-il que la Sacculine ne soit pas tournée tantôt d'un côté, tantôt de l'autre, sur l'abdomen où on la trouve attachée?

M. GIARD (XXXII) prétend avoir trouvé la solution du problème et dit : « Je crois être en mesure d'en donner une explication suffisante par la théorie de la descendance modifiée, en considérant le Brachyure et sa Sacculine comme dérivés graduellement d'un Anomoure porteur d'un *Peltogaster*. » L'explication a ceci de séduisant qu'elle rend compte d'un état dont on ne peut trouver les raisons dans les conditions actuelles, par des causes qui ont agi autrefois et qui ont cessé d'exister.

Mais de grosses objections s'élèvent.

Il est possible que la Sacculine dérive du *Peltogaster*, mais rien ne le prouve, car celui-ci est tout aussi éloigné du type cirripède ancestral que celle-là. Je croirais même qu'il en est plus éloigné et que c'est le contraire qui a pu avoir lieu.

En outre, il ne suffirait pas, pour que l'explication fût bonne, que le Brachyure descendît d'un Anomoure : il faudrait qu'il descendît du Pagure ou de tout autre Anomoure asymétrique. Sur un Pagure, à l'abdomen contourné, la situation constante du parasite peut à la rigueur se comprendre, mais sur un Anomoure symétrique, tel que la Porcellane, par exemple, elle serait aussi difficile à expliquer que sur le Brachyure. Il faut donc, pour que l'explication porte, faire descendre les Brachyures des Pagures. Or je demande quel est l'embryogéniste qui admettra cela. Il n'existe dans le développement des Brachyures aucun fait qui permette de croire qu'ils descendent d'un ancêtre à abdomen déformé. Tout porte à croire que les Brachyures descendent des Macroures, ou peut-être des Anomoures réguliers, tout comme les Pagures. On sait que les

Pagures naissent symétriques et que leur abdomen ne se déforme qu'assez tard.

Je pense que la cause de l'orientation singulière de la Sacculine doit être cherchée ailleurs.

On se rappelle (v. p. 632 et fig. 35, pl. XXIV) que, tout à fait au début du développement endoparasitaire, on trouve dans le tissu caverneux une sorte de traînée ou plutôt de trouée le long de laquelle ce tissu est déchiré sur une largeur correspondante au diamètre de l'ovaire. Cette trouée, produite par l'ovaire, dans son mouvement pour se rapprocher de la surface, descend des parties les plus élevées de la membrane basilaire et arrive jusqu'au voisinage de l'ovaire. Dans la plus grande partie de son trajet, elle est rectiligne; mais, près de sa terminaison inférieure, elle se détourne et décrit autour de lui une courbe de  $\frac{1}{4}$  de cercle environ, dans un plan parallèle à la membrane basilaire. Cette disposition tient certainement à ce que l'ovaire a décrit un mouvement de rotation autour d'un axe perpendiculaire au plan de la membrane basilaire. La disposition des cellules dans les feuilletts invaginés montre également la réalité de ce mouvement. Or si l'on fait décrire, par la pensée, à l'ovaire entouré de ses enveloppes cellulaires une rotation en sens inverse, de manière à redresser la courbe en question, on amène le plan de sagittal du parasite à coïncider avec celui du Crabe. Dans la Sacculine ainsi redressée, le mésentère et l'invagination nerveuse, au lieu d'être du côté droit du Crabe, se trouvent au milieu de la face qui regarde son sternum. Le plan sagittal du Crabe passe alors par le mésentère de la Sacculine, coupe le *canal médian* et laisse un des lobes de l'ovaire et un testicule à sa droite et les autres à sa gauche. Il est évident que c'est là la situation primitive du parasite et que sa situation définitive en travers est due à un mouvement de rotation de  $\frac{1}{4}$  de cercle effectué au début du développement (aux stades des figures 36, 37 et 40).

Il reste à savoir quelle peut être la cause ce mouvement de rotation. Voici une observation qui pourrait peut-être l'expliquer.

L'intestin du Crabe, au point où il passe du thorax dans l'abdomen,

est loin de remplir toute la largeur de l'orifice qui fait communiquer les cavités de ces deux régions du corps. Sur les côtés principalement, il reste un espace notable. Mais, à gauche, l'intestin porte un long cæcum pelotonné qui forme une sorte de bouchon, tandis qu'à droite la communication est tout à fait libre. Lorsque les racines de la Sacculine se développent, elles remontent sur les côtés de l'intestin, et l'on comprend qu'elles doivent arriver bien plus vite à droite qu'à gauche dans la cavité thoracique, où elles trouveront, dans le liquide de la cavité générale et dans les lobes du foie, une nourriture abondante. Le côté de la Sacculine correspondant à la droite du Crabe sera donc plus largement nourri que le côté opposé. Est-il donc impossible que cette alimentation plus abondante détermine un accroissement plus rapide de la moitié droite du parasite, d'où résulterait un mouvement de rotation dans le sens indiqué? Nous pouvons donc écrire :

24. *Primitivement, le plan sagittal de la Sacculine coïncide avec celui du Crabe ou lui est parallèle. La situation du parasite en travers sur le Crabe est due à un mouvement de rotation effectué au début de la vie endoparasitaire. Ce mouvement de rotation paraît provenir de ce que le côté droit reçoit plus de nourriture que le gauche et s'accroît plus rapidement que lui.*

##### 5. *Mâles primordiaux et testicules complémentaires.*

Nous avons vu que l'ovaire de la Sacculine apparaît d'une manière très précoce dans le développement. Déjà chez le Nauplius, on peut le reconnaître. Les testicules, au contraire, ne se forment que tardivement, plusieurs mois après l'ovaire. La distinction entre les individus ♂ et les individus ♀ se fait aussi de très bonne heure. Il est possible que la différence des sexes existe déjà chez le Nauplius et, en tout cas, elle est manifeste chez la Cypris, puisque les mâles ne développent jamais un dard comme les femelles. En somme, la distinction des Cypris en mâles et en femelles est un phénomène du

début du développement, tandis que l'apparition des glandes mâles chez ces dernières n'a lieu que beaucoup plus tard. Il est donc permis de penser que, dans la phylogénie de l'espèce, les choses se sont passées comme dans le développement ontogénétique et qu'au début les Sacculines étaient des animaux à sexes distincts dont les femelles sont devenues hermaphrodites beaucoup plus tard. La distinction des sexes devait exister dès l'origine et a dû exister longtemps seule, et c'est plus tard seulement que les femelles se sont *complétées* en se munissant de glandes sexuelles mâles. L'épithète de *complémentaires* donnée aux mâles cypridiens est donc contraire à la vérité, car ce sont eux bien plutôt qui sont *primordiaux*, tandis que les testicules de la femelle sont des organes *complémentaires*. Je suis pleinement convaincu que, lorsque l'on aura étudié d'une manière complète le développement des *Peltogaster* et, en général, de tous les Crustacés hermaphrodites (les Cirripèdes), on trouvera des faits analogues. Done,

25. *La séparation des sexes chez la Sacculine et probablement chez tous les Crustacés hermaphrodites est l'état primitif dans le développement ontogénétique et phylogénétique. Les mâles pygmées ou larvaires méritent le nom de MALES PRIMORDIAUX. Les glandes mâles de l'animal hermaphrodite sont, au contraire, d'apparition tardive et méritent le nom de TESTICULES COMPLÉMENTAIRES.*

L'apparition de l'hermaphroditisme est certainement un fait d'adaptation, les glandes ♂ s'étant développées parce que la fécondation des œufs par les individus ♂ ne pouvait s'opérer assez facilement. Le parasitisme de la femelle, sa taille disproportionnée lorsqu'elle est adulte, comptent sans doute parmi les causes qui ont gêné la fécondation par les mâles.

Les spermatozoïdes des mâles primordiaux n'ont encore été vus par aucun observateur. Cela tient sans doute à ce que ces mâles n'ont jamais été rencontrés que lorsqu'ils étaient déjà morts. Si par hasard, lorsque l'on aura pu les observer vivants, on constatait l'ab-

sence réelle d'éléments fécondateurs, la chose pourrait s'expliquer facilement par la substitution graduelle des testicules complémentaires aux mâles primordiaux.

Autrefois, les mâles fécondaient toutes les pontes des femelles. Aujourd'hui, nous voyons qu'ils fécondent au plus une seule ponte. Ils ont donc été peu à peu remplacés par les testicules de la femelle devenue hermaphrodite, et rien n'empêche qu'un jour la substitution ne devienne complète, et que les mâles ne s'éteignent peu à peu. Mais, avant de disparaître tout à fait, ils continueront à vivre, devenus inféconds, pendant de longues générations, comme un organe inutile qui ne disparaît pas du jour où il a cessé de servir. Si, comme j'en prévoyais le cas, on arrivait à constater actuellement l'absence d'éléments fécondateurs chez nos Cypris ♂, cela prouverait seulement que nous sommes actuellement dans la période transitoire dont je viens de parler.

Si vraiment les mâles larvaires sont destinés à disparaître, les zoologistes qui auraient étudié les Kentrogonides seulement après la disparition de ces mâles auraient eu bien plus de peine à s'expliquer l'hermaphroditisme de l'espèce, et l'apparition tardive des testicules chez l'embryon aurait seule pu les mettre sur la voie de la vérité.

#### 6. *La Sacculine est un endoparasite.*

La Sacculine, ai-je dit, vit, en moyenne, un peu plus de trois ans. Sur ces trois années, elle en passe plus d'une et demie entièrement renfermée dans la cavité générale du Crabe, et, pendant le reste de son existence, elle n'est externe qu'en partie seulement. Elle est donc *endoparasite* pendant une moitié de son existence, et, pendant l'autre moitié, elle n'est qu'en partie *ectoparasite*. J'ajouterai même que l'endoparasitisme est l'essence de sa manière d'être, et que l'ectoparasitisme n'est que l'accident.

La Sacculine est endoparasite pour vivre et ectoparasite pour assurer la conservation de sa progéniture.

L'appellerait-on ectoparasite, si elle ne communiquait avec le dehors que par son orifice cloacal situé à fleur de peau du Crabe ? Non certes ! Eh bien, au fond, la situation n'est pas différente. Dit-on que le ténia est partiellement ectoparasite, parce qu'il émet au dehors ses œufs contenus dans les cucurbitains ?

La Sacculine ne montre au dehors sa masse viscérale et son manteau que parce que ces organes sont trop gros pour rester contenus dans le Crabe, et parce que les Nauplius doivent, à leur naissance, pouvoir nager librement dans la mer. En somme :

26. *La Sacculine est endoparasite par essence et ectoparasite partiellement et accessoirement par des raisons mécaniques et pour les nécessités de la reproduction.*

#### 7. *Position taxonomique de la Sacculine. — Ordre des Kentrogonides.*

Par les caractères de leur larve nauplienne, les Kentrogonides se rattachent aux Cirripèdes de la manière la plus évidente. Tant que l'on a cru que leur développement était direct et comparable à celui des Lépadides, on était parfaitement autorisé à les considérer comme une simple subdivision de cet ordre.

Aujourd'hui, la chose n'est plus possible.

Le fait que les Nauplius sont privés de tube digestif, celui que, dès les premières transformations de la Cypris, le développement suit une marche toute différente, montrent que le groupe des Kentrogonides doit être élevé à la hauteur de celui des Cirripèdes et constituer un ordre distinct. On a bien fait des Cirripèdes un ordre spécial à côté des Copépodes, bien qu'ils descendent certainement de ceux-ci. Or je ne crains pas d'être démenti en disant que les Kentrogonides diffèrent plus des Cirripèdes que ceux-ci des Copépodes, aussi bien par leur organisation que par leur développement.

Je propose donc de créer à côté des Cirripèdes, pour les Kentrogonides, un ordre distinct. Voici la caractéristique :

L'ordre ne contenant que la famille des Sacculidiens, la même caractéristique s'applique à l'ordre et à la famille. Il serait temps de faire dans la caractéristique de l'ordre les restrictions nécessaires le jour où l'on trouverait des Kentrogonides nouveaux assez différents de ceux que l'on connaît aujourd'hui pour légitimer la création d'une seconde famille.

ORDRE DES KENTROGONIDES ET FAMILLE  
DES SACCULIDIENS.

Animal passant par les états successifs d'œuf, de Nauplius, de Cypris, de larve armée (kentrogone), de parasite interne de la cavité générale et de parasite en partie interne, en partie externe.

Nauplius muni de deux cornes frontales, de deux appendices abdominaux spiniformes et de deux filaments frontaux sensoriels, renfermant l'ovaire de l'adulte sous la forme d'une masse cellulaire distincte, dépourvu de bouche, d'anus et de tube digestif.

Cypris ♀ munie d'antennes sensorielles et préhensiles par lesquelles elle se fixe à l'hôte, de six paires de membres natateurs biramés et d'un abdomen rudimentaire pourvu d'un appendice bifurqué, contenant l'ovaire de l'adulte sous la forme d'une masse cellulaire distincte logée dans la région céphalique du corps.

Larve kentrogone dérivant du segment céphalique seul de la Cypris, constituée par une enveloppe chitineuse en forme de sac, prolongée en un dard creux, par lequel s'inocule dans l'hôte le contenu composé de l'ovaire et d'une membrane ectodermique, tous les autres organes et tissus larvaires ayant été, au préalable, fondus et évacués.

Larve endoparasite reformant, aux

ORDO KENTROGONIDA ET FAMILIA  
SACCULINACEA.

*Animal vicissim per status transiens ovi, Nauplii, Cypridis, pulli armati (Kentrogoni) parasiti interni cavitatis generalis et parasiti partim interni, partim externi.*

*Nauplius in capite duobus cornibus lateralibus, sub abdomine duabus appendicibus spiniformibus et in fronte duobus filis ad sensum aptis munitus, continens ovarium adulti sub formâ massæ cellularis distinctæ, sine bucca, ano et digestivo tubo.*

*Cypris ♀ instructa antennis ad sensum et ad prehensionem aptis per quas hospiti adhæret, sex paribus membrorum biramium ad natandum et inchoato abdomine quod appendice bifurca munitur, continens ovarium adulti sub forma massæ cellularis distinctæ et positæ in regione corporis cephalica.*

*Pullus Kentrogonus derivatus ex sola parte cephalica Cypridis, constitutus involucro chitinoso, sacciformi, in cavum aculeum prolongato per quem inoculatur in hospitem contentia sacci ex ovario et ectodermica membrana composita, cæteris organis et pulli textibus primum solutis et ejectis.*

*Animal per endoparasitum statum refi-*

dépens des parties cellulaires inoculées, ses nouveaux organes et ses nouveaux tissus et se nourrissant au moyen de racines qui partent de la surface de son corps.

Adulte formé par une membrane munie de racines absorbantes située à l'intérieur de l'hôte, par un pédicule et par un corps charnu extérieur. Celui-ci formé de la masse viscérale et d'une enveloppe improprement appelée *manteau*, limitant une cavité incubatrice, qui communique avec le dehors par un cloaque et entourant la masse viscérale. Masse viscérale comprenant un ovaire bilobé, deux testicules, deux glandes cémentaires et un ganglion nerveux unique d'où partent des nerfs pour la masse viscérale et pour le manteau.

Ni membres, ni tube digestif, ni organes des sens.

La première ponte fécondée par des mâles cypridiens qui s'attachent au cloaque des jeunes hermaphrodites et se distinguent des Cypris femelles en ce qu'ils ne développent point de dard.

Il est à peine possible de douter que les genres voisins de la *Sacculine*, ceux qui composaient l'ancienne famille des *Rhizocéphales*, ne se développent d'une manière analogue. En tout cas, si l'on venait à constater qu'il n'en est point ainsi, il serait temps alors de modifier la caractéristique de la famille ou de les en retirer et de les traiter comme il conviendrait.

L'ordre des *Kentrogonides* se compose donc, pour le moment, des genres suivants :

Classis :	Ordo :	Fam. :	} <i>Sacculina</i> (genus princeps).		
				} <i>Peltogaster</i> .	
Crustacea . . . . .	} <i>Kentrogonida</i> .	} <i>Sacculinacea</i> .	} <i>Apeltes</i> .		
				} <i>Cirripedia</i> , etc.	} <i>Clistosaccus</i> .
} <i>Parthenopea</i> .					

*ciens, cellularium partium inocularum impensis, sua nova organa suosque novos tactus, et vescens per radices ex corporis superficie proficiscentes.*

*Adultus e membrana in hospitis interiore cavitate sita et radicibus suctoriis munita, pedonculo et corpore crasso exteriori constat. Quod corpus crassum formatur massa viscerali et involucri improprie pallio vacato, circumscribente incubatricem cavitalen, quæ cum exteriori spatio per cloacam communicat, et circumstante visceralem massam. Massa visceralis complectens ovarium bilobum, duos testes, duas glandulas cementarias et ganglion nervosum unicum unde proficiscuntur nervi qui pallio et massæ viscerali prosint.*

*Nulla membra, nullus digestivus tubus, nulla sensuum organa.*

*Ova primum parva a maribus cypridiformibus fecundata qui cloacæ juniorum hermaphroditorum adherent et a Cypridibus ♀ distinguuntur eo quod nullum aculeum producant.*

Je donnerai seulement la caractéristique des genres *Sacculina* et *Pellogaster*.

*Genre Sacculine.*

Cloaque situé à l'opposé du pédicule. Le plan sagittal de symétrie disposé en travers sur celui de l'hôte.

Des glandes cémentaires plus ou moins développées fournissant les enveloppes des poutres, non par une sécrétion visqueuse qui prend de la consistance, mais par une mue de la cuticule des culs-de-sac glandulaires.

Parasite sur les Décapodes brachyures.

*Genre Pellogaster.*

Corps allongé en forme de boudin. Cloaque situé à une extrémité. Pédicule situé, non à l'opposé du cloaque, mais sur la ligne de courbure correspondant au mésentère. Glandes cémentaires absentes.

Parasite sur les Pagures.

(Les autres genres insuffisamment caractérisés.)

*Genus Sacculina.*

*Cloaca pedunculo opposita. Planities sagittalis symetriæ in hospitis planitie sagittali in transversum ordinata.*

*Glandulæ cementariæ, plus minus amplæ, involucra avorum præbentes non viscosa secretionè quæ ad duritiem venit, sed per cuticulam glandularium cæcorum defluvio ejectam.*

*Sub abdomine Crustaceorum decapodorum degens.*

*Genus Pellogaster.*

*Corpus botelliforme. Cloaca ad unam extremitatem sita. Pediculus non cloacæ oppositus, sed in curvaturæ linea quæ mesenterio respondet situs. Glandulæ cementariæ nullæ.*

*Sub abdomine Pagurorum degens.*

*(Cætera genera non satis dilucide insignata.)*

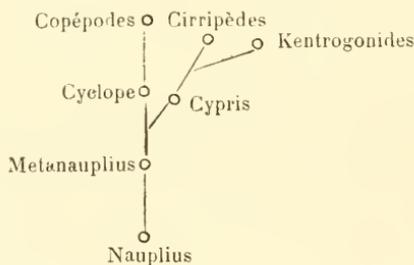
Quant au nom de *Kentrogonides*, il est facile de le justifier. J'ai suffisamment expliqué à la page 692 pourquoi le nom de *Rhizocephales* ne devait pas être conservé. L'ancien nom de *Suctorina* pourrait, il est vrai, être rétabli; mais on n'est pas tenu au même respect pour les dénominations de groupes que pour les noms d'espèces ou de genres.

La même raison qui a paru bonne à FRITZ MUELLER pour remplacer le nom de *Suctorina* par celui de *Rhizocephala* m'autorise à substituer à ce dernier celui de *Kentrogonida*. Lorsque FRITZ MUELLER a découvert que les *Suctorina* de LILLJEBORG avaient des racines à la tête, il les a appelés *Rhizocephala*, et cependant ils n'en étaient pas moins suceurs. A plus forte raison, puis-je renverser le nom de *Rhizocephala*, puisque ce nom est impropre. Je propose de le remplacer par un

nom nouveau rappelant le trait le plus remarquable de l'organisation des êtres en question. Or ce trait, c'est certainement la présence d'un dard chez la larve, car ce dard n'existe chez les larves d'aucun autre Crustacé, et, sans lui, le développement ne pourrait se poursuivre. Ce mot nouveau est celui de **KENTROGONIDES**, *Kentrogonida* (de  $\zeta\acute{\epsilon}\nu\tau\epsilon\rho\omega\nu$ , dard, et  $\gamma\acute{\epsilon}\nu\omega\varsigma$ , progéniture), qui signifie *larve munie d'un dard*.

### 8. *Phylogénie.*

La ressemblance du Nauplius des Kentrogonides avec celui des Cirripèdes prouve amplement que les premiers descendent des seconds. Mais le fait que, dès leur naissance, les Nauplius des Kentrogonides sont privés du tube digestif prouve qu'ils ont dû se séparer des Cirripèdes peu de temps après que ceux-ci se sont eux-mêmes séparés des Copépodes. C'est seulement pour traduire cette idée que je trace le fragment ci-dessous de l'arbre généalogique des Entomostracés :



### 9. *Causes des particularités du développement des Kentrogonides.*

Les Kentrogonides dérivent des Cirripèdes normaux, la chose n'est point douteuse. S'ils ne sont point les descendants directs des Anatifes et des Balanes, ils sont au moins leurs cousins, et en tout cas descendent d'une forme qui vivait comme eux fixée à la surface de corps inertes.

Quelles sont les causes qui ont pu faire d'un Cirripède un Kentrogonide ?

Pourquoi et comment le parasite externe est-il devenu endoparasite ?

Pourquoi et comment le développement qui était direct et continu s'est-il scindé par l'intercalation entre la larve et l'adulte d'une nouvelle phase embryonnaire à partir de laquelle l'animal doit reformer tous ses organes comme s'il sortait de nouveau d'un œuf ?

Tels sont les problèmes qu'il faudrait maintenant résoudre, problèmes si intéressants au point de vue de l'origine des formes organisées nouvelles à la surface du globe, mais si difficiles dans l'état actuel de nos connaissances, que j'ose à peine entreprendre de les aborder.

Non seulement tout est hypothèse dans l'explication de ces phénomènes, mais le terrain lui-même sur lequel nous les édifions se dérobe à chaque instant sous nos pieds. Nous avons, dans la notion de la descendance découverte par notre grand Lamarck, un guide sûr pour interpréter d'une manière rationnelle les causes de la conformité d'organisation des êtres vivants. Nous avons dans le parallélisme de l'ontogénie et de la phylogénie un aide puissant dans la reconstruction de leur arbre généalogique. L'adaptation aux conditions extérieures, la sélection naturelle nous permettent, dans quelques cas, de deviner à peu près comment les formes nouvelles ont pu se dégager des types primitifs. Mais, dès que nous voulons entrer dans le détail, ces guides deviennent incertains et nous marchons dans les ténèbres, conduits seulement par la conception rationnelle du monde que nous ont acquise les travaux modernes, et par cette vague intuition du probable que nous devons à l'observation longue et attentive des êtres actuellement vivants. Seule, la découverte des restes des formes éteintes pourrait nous donner des renseignements certains, mais, le plus souvent, ces restes ne sont pas conservés ou resteront éternellement enfouis dans le sol, et il faut nous résigner à rester peut-être toujours dans l'incer-

titude sur les formes successives qu'ont revêtues les êtres avant d'arriver à celle que nous leur voyons aujourd'hui.

Il est à croire que le premier Cirripède qui s'engagea dans la voie qui devait aboutir aux Kentrogonides fut celui qui se fixa sur un être vivant quelconque au lieu de s'attacher à une épave ou à un rocher. De nos jours, certains Lépadides se trouvent dans ce cas. Tels sont les *Alepas*, qui vivent sur les Coraux, sur les Échinodermes et même sur les Crustacés.

Pour un animal ainsi fixé sur un être vivant, les chances de manquer des aliments nécessaires sont bien plus grandes, s'il ne demande à son hôte que de le soutenir ou de le transporter avec lui que s'il arrive à lui emprunter de la nourriture. Le développement de racines pouvant absorber par endosmose les sucs nutritifs de l'hôte s'étant trouvé compatible avec son organisation, ces racines se sont formées, et l'on conçoit qu'une modification si avantageuse, dès qu'elle a été commencée, a dû devenir rapidement complète et être fixée dans l'espèce par la sélection naturelle. C'est ainsi qu'ont dû se développer les filaments radiciformes d'*Anelasma squalicola* (Lóvén), si vraiment ils sont, comme le dit M. KOSSMANN (XXXIV), non pas des racines inertes, mais des tubes succurs.

Mais admettons qu'un *Anelasma* se fixe sur un Crabe ou sur tout autre Crustacé décapode, admettons que ses racines soient capables de perforer sa carapace et de s'introduire dans ses tissus, une nouvelle circonstance apparaît qui s'oppose au développement du parasite. Avant que ses racines aient pu prendre un grand développement, le Crabe muera, et le parasite, mutilé, tombera avec la dépouille.

C'est, je crois, par la réaction l'une sur l'autre de ces deux circonstances incompatibles, d'une part la nutrition du parasite en partie aux dépens de son hôte, d'autre part la mue périodique du Crabe, qu'ont été provoquées peu à peu les modifications qui ont amené le parasite à s'insinuer à l'intérieur de l'hôte pour s'y développer tranquillement à l'abri de l'influence des mues.

Bien longtemps peut-être, l'ancêtre de la Sacculine, rejeté avec la mue et subitement privé du complément alimentaire fourni par ses racines, s'est vu obligé d'achever son existence, fixé à une carapace abandonnée, en se nourrissant lui-même au moyen de ses organes digestifs non encore atrophiés. Comment la Cypris est-elle arrivée, en s'attachant à des Crabes de plus en plus jeunes, à surmonter une difficulté si grave, à développer cet instrument merveilleux, ce dard creux avec lequel elle perce le Crabe, à s'insinuer, par le canal de ce dard, à l'intérieur de son corps? Les causes générales de ces adaptations si ingénieuses se laissent entrevoir, mais les causes prochaines nous resteront longtemps, sinon toujours inconnues.

Ce qu'il y a de certain, c'est que ce dard est une formation purement chitineuse, en tout morphologiquement équivalente à ces épines, à ces poils qui hérissent partout le corps des Arthropodes et souvent sans utilité bien manifeste. Au surplus, cette adaptation si singulière n'a pas lieu de nous surprendre plus que celle qui a doté les Cypris des Balanes et des Anatifes des ventouses par lesquelles elles se collent à des corps inertes.

La formation de ce dard, la nécessité pour le contenu du sac de s'inoculer par son étroit canal jettent une vive lumière sur des particularités en apparence inexplicables de la suite du développement. Tout s'explique par la nécessité pour le parasite de se faire petit et malléable pour passer plus facilement par un canal étroit dont les dimensions sont réglées par celles de l'orifice où le dard doit s'engager. Il se débarrasse de ses membres, de son thorax et de son abdomen, dont il n'aura que faire désormais, et qui ne pourraient plus que le gêner. L'épuration de ce qui reste, par l'élimination de la réserve vitelline, des muscles, du système nerveux même, reconnaît la même cause. Le parasite rejette son vitellus, parce qu'il trouvera dans son hôte une nourriture abondante; il élimine ses muscles, parce qu'il n'aura pas à se mouvoir de longtemps; il se

dépouille de son système nerveux, parce que les mouvements, les sensations même seront abolis chez lui et que sa vie va rester pendant longtemps purement végétative; et parce que, dans la situation où il se trouve, tout ce qui ne lui est pas indispensable lui est nuisible.

La Cypris est dans les mêmes conditions qu'un aéronaute dont le ballon a perdu une partie de son gaz, et qui, devant à tout prix remonter, s'allège en lançant dans l'espace tout ce qui n'est pas indispensable à l'intégrité de son appareil.

Enfin, c'est pour cela aussi qu'après l'épuration complète, les cellules se divisent pour diminuer individuellement de volume et se mettre en état de passer par l'étroit canal du dard sans perdre, autant que possible, leurs rapports fondamentaux.

A partir du moment où elle est devenue interne, la Sacculine n'a plus qu'à se nourrir, à s'accroître et à assurer la conservation de son espèce. Pour cela, il lui faudra des organes, des fibres conjonctives, des tendons, des muscles, des spermatozoïdes, des œufs, des cellules nerveuses et des nerfs. Tout cela, elle l'a eu et ne l'a plus, mais elle a conservé de quoi le refaire, savoir : un ovaire, un ectoderme et peut-être quelques cellules mésodermiques indifférentes, et c'est pour cela que le développement doit recommencer *ab ovo*.

Dans ce développement nouveau, tout sera subordonné à l'évolution du précieux ovaire : il se formera des muscles pour le comprimer et en faire sortir des œufs mûrs, un système nerveux pour recevoir les réflexes et les transmettre; des glandes cémentaires pour engainer la ponte; une cavité incubatrice pour la recevoir et la protéger; un manteau pour provoquer l'éclosion des Nauplius; enfin, mais plus tard, des testicules pour remplacer les mâles devenus rares ou insuffisants ou inhabiles à trouver les femelles.

Le but à atteindre est tout différent de celui d'un jeune Cirripède, le point de départ diffère également; il est donc bien naturel que le processus du développement soit tout autre.

La Sacculine a été amenée à faire en quelque sorte table rase de son passé immédiat et, dans son second développement, elle se conforme seulement aux grandes lois embryogéniques de l'embranchement des Annelés en formant au moyen de son ectoderme la couche superficielle de sa peau et de ses divers replis tégumentaires et surtout son système nerveux central.

Quant à l'absence de tube digestif chez la Cypris et le Nauplius, elle ne peut évidemment pas provenir de l'absence de cet appareil chez les ancêtres à cet âge, mais elle s'explique aisément par la *loi de l'anticipation*.

Telle est, selon moi, l'histoire phylogénétique de la Sacculine et des Kentrogonides, telle au moins qu'il est possible de l'entrevoir dans l'état actuel de nos connaissances. Elle est, hélas ! hypothétique dans ses grands traits, inconnue dans ses détails. Le problème se dérobe par sa nature même à une solution complète et certaine. C'est donc sous toutes réserves que je résumerai dans une dernière proposition dogmatique la théorie que je viens d'exposer.

27. *Les différences qui existent dans l'organisation et le développement, entre les Kentrogonides et les Cirripèdes dont ils descendent, ont pour cause première la nécessité où s'est trouvé le parasite de se réfugier à l'intérieur de l'hôte pour éviter d'être éliminé au moment des mues. D'autre part, le parasite, ne pouvant pénétrer dans le corps du Crabe que par le canal d'un dard dont les dimensions restreintes sont réglées par celles du point qu'il peut perforer, doit se réduire autant que possible pour effectuer ce passage. Cela explique pourquoi il se débarrasse de tous les organes qui ne lui sont pas actuellement indispensables et pourquoi il doit, dans un second développement, reformer à nouveau les tissus et les organes qui lui seront nécessaires à l'âge adulte.*

10. *Ce qui est fait et ce qui reste à faire.*

Telle est l'histoire de la Sacculine telle que trois années d'études laborieuses me l'ont fait connaître. On voit combien elle diffère de

ce qu'avaient supposé les zoologistes dans des spéculations hasardées sans le secours de l'embryogénie.

Dans le corps du mémoire, je n'ai pas fatigué le lecteur de revendications personnelles : qu'il me soit permis de rappeler en peu de mots les faits principaux que j'ai mis en lumière. Je citerai, pour ne parler que de ceux qui me paraissent les plus importants :

La présence de l'ovaire chez le Nauplius :

L'organisation de la Cypris ;

La fixation du parasite ;

Les modifications qui préparent et rendent possible son inoculation ;

L'existence d'un stade d'endoparasitisme complet, celui de Sacculine interne ;

Le développement de la Sacculine interne ;

Le développement des organes de l'adulte :

La structure des différents organes de l'adulte ;

L'existence et le développement des rétinales :

L'existence du système nerveux ;

La présence de l'endothélium qui tapisse les lacunes ;

L'origine de l'enveloppe de la ponte et le mode de fonctionnement des glandes cémentaires ;

Les mues périodiques de la cavité incubatrice et les conditions de l'autofécondation ;

La biologie de la Sacculine, ses rapports avec les Crabes, suivant les saisons et suivant l'âge de l'hôte et du parasite ;

Les mâles cypridiens, leurs rapports avec les Sacculines à un âge déterminé, toujours le même, et leur valeur de mâles primordiaux opposée à l'hermaphroditisme complémentaire des femelles ;

Enfin, si toutefois l'on accorde quelque confiance aux inductions théoriques appuyées sur des faits positifs, la conception nouvelle de la Sacculine et du développement phylogénétique des Kentrogonides.

Plusieurs points restent encore à élucider, ce sont :

L'origine de l'ovaire chez le Nauplius par rapport aux membranes blastodermiques ;

L'état exact du contenu du sac au moment où l'inoculation va avoir lieu ;

Le développement du parasite depuis le moment de l'inoculation jusqu'à celui de la première invagination ectodermique ;

Enfin l'organe sexuel des mâles cypridiens et la manière dont ils peuvent féconder une ponte qui n'arrive à maturité que plusieurs mois après leur mort.

Je suis convaincu que ce n'est pas en étudiant la Sacculine que l'on trouvera facilement la réponse à ces diverses questions. Je l'ai scrutée, je crois pouvoir le dire sans vanité, avec assez de persévérance pour rendre la tâche difficile à ceux qui voudraient aller plus loin. Mais, tel fait difficile à découvrir dans un animal est facile à voir dans une espèce ou dans un genre voisin. Celui qui voudrait reprendre, avec les notions nouvelles puisées dans la lecture de ce travail, l'étude des *Peltogaster* arriverait sans doute à éclaircir les points restés obscurs dans l'histoire des Kentrogonides.

Ce sera un travail fructueux, et je termine en souhaitant bonne chance à celui qui l'entreprendra.

---

## EXPLICATION DES PLANCHES.

## PLANCHES XXII ET XXIII.

*Embryogénie: Phase larvaire.*

Lettres communes à toutes les figures des planches XXII et XXIII (fig. 1 à 29).

- A*, antennes du Nauplius ou de la Cypris;  
*C*, carapace de la Cypris;  
*D*, abdomen de la Cypris;  
*F*, cornes frontales du Nauplius;  
*G*, glandes frontales du Nauplius et de la Cypris;  
*I*, bourgeons des pattes du Nauplius segmenté et pattes thoraciques de la Cypris;  
*K*, dard de la larve *kentrogone*;  
*L*, appendices abdominaux du Nauplius;  
*N*, ganglion nerveux;  
*O*, œil du Nauplius et de la Cypris;  
*Ov.*, ovaire de la future Sacculine dans le Nauplius, dans la Cypris et dans la larve *kentrogone*;  
*P*, première paire de membres biramés du Nauplius;  
*Q*, deuxième paire de membres biramés du Nauplius;  
*R*, rostre du Nauplius;  
*S*, sac chitineux externe de la larve *kentrogone*;  
*S'*, sac chitineux interne de la larve *kentrogone*;  
*T*, thorax de la Cypris;  
*V*, globules graisseux du vitellus nutritif;  
*Y*, poil auquel s'est fixée la Cypris;  
*Z*, portion de la carapace du Crabe à laquelle appartient le poil *Y*.
- a*, deux petites apophyses pour l'insertion sur la carapace des tendons chitineux (*h*) des antennes de la Cypris;  
*b*, appendice sensoriel biarticulé des antennes de la Cypris;  
*e*, ectoderme;  
*f*, appendice sensoriel lancéolé des antennes de la Cypris;  
*g*, orifice extérieur des glandes frontales *G* du Nauplius et de la Cypris;  
*h*, tendons chitineux en forme d'H des antennes de la Cypris;  
*l*, lentille de l'œil;  
*m*, muscles moteurs des membres biramés du Nauplius;  
*m'*, muscles moteurs des pattes thoraciques de la Cypris;  
*m''*, fibre musculaire destinée à mouvoir le dernier article des antennes de la Cypris;  
*p*, pigment;  
*r*, muscle rétracteur des antennes de la Cypris;  
*r'*, muscle rétracteur du thorax de la Cypris;  
*s*, appendice sensoriel en forme d'ergot des antennes de la Cypris;  
*t*, filaments sensoriels frontaux du Nauplius;  
*t'*, filaments sensoriels correspondants (?) chez la Cypris.

## PLANCHE XXII (FIG. 1 A 12).

*Stade Nauplius.*

FIG. 1. Nauplius immédiatement après la ponte, vu de dos. Le corps a commencé à se rétracter dans la carapace pour préparer la première mue, et, dans les appendices courts *L*, on voit les futurs appendices spiniformes de la figure suivante. [ $\times 350$ ] (V. p. 562.)

2. Nauplius après la première mue qui suit ou accompagne l'éclosion, vu

de devant. A la partie inférieure du corps, les parties molles ont commencé à se séparer de la carapace pour préparer la seconde mue. En *Ov.*, on aperçoit par transparence les cellules de l'ovaire de la future Sacculine. [× 350] (V. p. 562.)

3. Nauplius un peu plus avancé (fin du premier jour) : partie inférieure du corps, représentant le thorax et l'abdomen confondus, dans laquelle les cellules qui formeront les bourgeons des pattes thoraciques ont commencé à se segmenter. Sur la ligne médiane apparaît le sillou qui sépare la série droite de membres de la série gauche. [× 350] (V. p. 574.)
4. Nauplius un peu plus avancé encore (commencement du troisième jour) : partie inférieure du corps vue de profil. Sous la carapace se dessine nettement la double série de bourgeons *I*, premier indice des pattes biramées. La deuxième mue a eu lieu ; la troisième se prépare. [× 350] (V. p. 575.)
5. Nauplius à un état d'avancement intermédiaire à celui des figures 2 et 3 : partie moyenne du corps en coupe sagittale pas tout à fait médiane. On voit nettement les cellules en voie de division des futurs bourgeons des membres. En *Ov.*, les cellules de l'ovaire. [× 350] (V. p. 573.)
6. Nauplius, le quatrième jour après l'éclosion : partie inférieure du corps, montrant, nettement dessinés sous la carapace, les membres biramés *I* de la future Cypris. Les soies implantées dans ces membres descendent en s'entre-croisant d'un côté à l'autre et, n'ayant pas un espace suffisant pour se développer, se réfléchissent contre le fond de la carapace et ont leur pointe tournée en haut. On voit en *C* le bord antérieur libre de la carapace de la Cypris. [× 350] (V. p. 576.)
7. Le même : partie supérieure du thorax vue de profil. En *C*, on voit encore le bord libre de la carapace de la Cypris. [× 350] (V. p. 576.)
8. Le même : partie latérale de la tête vue de profil, montrant les relations des filaments sensoriels (*t*) avec le ganglion nerveux (*N*). [× 350] (V. p. 572.)
9. Le même : partie latérale de la tête vue de face pour montrer la conformation réelle des cornes frontales. On voit la paroi latérale de la tête de la future Cypris, qui a commencé à se détacher. [× 350] (V. p. 577.)
10. Antenne du même, montrant l'antenne biarticulée de la Cypris encore repliée dans l'antenne droite du Nauplius. [× 350] (V. p. 577.)
11. Antenne un peu plus avancée : le mouvement de retrait s'est accentué, et l'article terminal s'est relevé. [× 350] (V. p. 577.)
12. Pattes biramées de la future Cypris, sous la carapace du Nauplius, quelques heures avant l'éclosion. Les soies ne sont représentées que dans une faible partie de leur longueur. [× 350] (V. p. 578.)

## PLANCHE XXIII (FIG. 13 A 29).

*Stade Cypris* (fig. 13 à 21); *stade Kentrogone* (fig. 22 à 29).

- Fig. 13. Cypris venant d'éclore, vue de profil par le côté gauche. En *Ov.*, l'ovaire de la future Sacculine se voit par transparence. [ $\times 350$ ] (V. p. 584.)
14. Antenne de la même, détachée pour montrer les tendons chitineux en forme d'*H* (*h*), le filament sensoriel (*t'*), le muscle rétracteur (*r*), et les trois appendices sensitifs (*b*), (*f*), (*s*). [ $\times 350$ ] (V. p. 585, 587.)
15. Une des pattes thoraciques I de la figure 13, plus grossie, vue du côté externe. Les soies chitineuses ne sont représentées que dans une faible partie de leur longueur. [ $\times 900$ ] (V. p. 591.)
16. Partie moyenne du corps en coupe sagittale, pour montrer la disposition de la cavité dans laquelle se retire le thorax, les muscles *r* et *r'* et l'ovaire (*Ov.*) de la future Sacculine, entouré d'une membrane propre. [ $\times 350$ ] (V. p. 585, 590.)
17. Coupe transversale de la partie moyenne du corps, pratiquée suivant un plan qui passerait à peu près par les lettres *V* et *Ov.* de la figure 13. On voit nettement l'ovaire et sa membrane, le thorax et la cavité dans laquelle il se retire lorsque le muscle *r'* (fig. 13 et 16) est contracté. [ $\times 350$ ] (V. p. 585, 590.)
18. L'œil avec sa double lentille, pris sur une coupe coronale de Cypris. [ $\times 350$ ] (V. p. 588.)
19. Les glandes frontales d'une Cypris de douze jours non encore fixée. [ $\times 350$ ] (V. p. 589.)
20. Cypris (*C*) fixée à un poil d'une patte d'un jeune Crabe, non loin de l'articulation. Dans la carapace de la Cypris, on aperçoit le sac. Cette Cypris correspond à peu près au stade des figures 22 ou 23. [ $\times 28$ ] (V. p. 599.)
21. Cypris trois heures après la fixation. Elle est accrochée par une antenne à un poil de la carapace *Z* du Crabe. Le thorax (*T*) s'est fortement projeté en avant et s'est détaché. Par l'orifice qu'il a laissé derrière lui dans les téguments, la majeure partie du vitellus (*V*) et du pigment (*p*) a été expulsée; l'œil (*O*) a commencé à descendre et ne tardera pas à sortir par la même voie. La paroi molle du corps (*e*) s'est rétractée comme pour une mue et a abandonné la carapace et les tendons chitineux (*h*) des antennes. Elle va bientôt sécréter une nouvelle couche de chitine qui formera la paroi du sac (*S* dans les figures suivantes) de la larve *kentrogone*. [ $\times 350$ ] (V. p. 600.)
22. Larve *kentrogone* venant de se former (douze heures environ après la fixation.) Elle est encore contenue dans l'ancienne carapace (*C*) de la Cypris qui lui a donné naissance, et à laquelle elle n'adhère plus que faiblement. Dans cette carapace, on voit les résidus vitellins (*V*), l'œil (*O*) et les tendons chitineux des antennes (*h*). Le dard (*K*) commence à se former. [ $\times 350$ ] (V. p. 604.)
23. Larve *kentrogone* plus avancée (fin du deuxième jour). La carapace (*C*) de

la Cypris n'adhère plus et se détache. Le dard (K) est presque complètement formé. [ $\times 350$ ] (V. p. 603.)

- Fig. 24. Larve *kentrogone* complètement formée (troisième ou quatrième jour après la fixation). La carapace de la Cypris est tombée, la seconde mue s'est effectuée à l'intérieur du sac (S) et a donné lieu à la formation du sac interne (S'), qui établit une continuité parfaite entre la base du dard et l'enveloppe du contenu cellulaire du sac. Le dard (K) a commencé à se dévagner et a pénétré dans l'antenne qui doit le conduire à la membrane qu'il va percer. [ $\times 350$ ] (V. p. 607.)
25. Détail de la disposition des membranes au niveau de la base en entonnoir du dard (K). [ $\times 350$ ] (V. p. 607.)
26. Le dard s'est complètement dévagné et a percé la carapace du Crabe. Il a pénétré dans l'intérieur de celle-ci (cinquième ou sixième jour après la fixation). [ $\times 350$ ] (V. p. 607, 608.)
27. Le dard a percé la carapace. Le contenu cellulaire du sac interne (S') a commencé à s'engager dans la base de celui-ci. Une légère pression l'a fait parvenir jusqu'à la pointe par où il sort en partie. [ $\times 350$ ] (V. p. 610, 611.)
28. La pointe du dard, de face, extrêmement grosse. [ $\times 2000$ ] (V. p. 609.)
29. Le contenu du sac interne. Ce sont des noyaux arrondis, séparés par une faible quantité de protoplasma où l'on n'aperçoit point les limites des cellules. Les noyaux formant la rangée pariétale sont disposés en série comme dans un épithélium. Ceux du milieu sont disposés irrégulièrement. [ $\times 1400$ ] (V. p. 610, 611.) (Le graveur en lettres a mis par erreur S au lieu de S'.)

## PLANCHES XXIV ET XXV.

*Embryogénie : Phase de Sacculine interne.*

Lettres communes aux figures des planches XXIV et XXV (fig. 30 à 46).

- |   |  |
|---|--|
| A, atrium (carrefour commun à l'oviducte et à la glande cémentaire);  | K, masse latérale de l'ovaire;   |
| B, membrane basilaire contenant, au sein d'un tissu caverneux, le corps extérieur de la future Sacculine externe; | L, tubes contournés de l'ovaire;   |
| C, cloaque;   | M, manteau;  |
| D, canal déférent;  | N, ganglion nerveux;   |
| E, canal en entonnoir (portion de l'oviducte intermédiaire à l'ovaire et à l'atrium);                             | O, ovaire;   |
| G, glande cémentaire;   | P, pédicule de la Sacculine;   |
| H, orifice du testicule;  | R, racines;  |
| I, cavité incubatrice;  | T, testicule.  |
| J, canal médian de l'ovaire, réunissant les deux moitiés de la glande;  | $\Delta$ , ectoderme;  |
|   | $\pi$ , cavité périsomatique;  |
|   | $\delta'$ , lame externe de l'invagination ectodermique;                             |
|   | $\delta$ , lame interne de l'invagination ectodermique, et feuillet palléai externe; |

- |  |                                    |
|--|------------------------------------|
| $\delta_1$ , feuillet palléal interne délaminié du précédent ( $\delta$ ); | <i>e</i> , endothélium;            |
| $\delta_2$ , feuillet périviscéral délaminié du précédent ( $\delta_1$ );  | <i>f</i> , fente de sortie;        |
| <i>b</i> , tumeur centrale de la membrane basilaire;                       | <i>i</i> , intestin du Crabe;      |
|  | <i>l</i> , lacunes;                |
|  | <i>m</i> , cellules mésodermiques; |
|  | <i>v</i> , tissu caverneux.        |

PLANCHE XXIV (FIG. 30 A 39).

*Sacculine interne : Embryogénie.*

FIG. 30. Figure demi-schématique représentant une des moitiés de l'ovaire d'une jeune Sacculine interne, vue par la face externe. Au milieu se voit le rudiment de la glande cémentaire. [ $\times 70$ ] (V. p. 471, 644.)

31. Figure demi-schématique représentant la masse viscérale d'une jeune Sacculine interne, vue de face, par le bord dorsal. La moitié antérieure de la paroi est excisée. Les viscères sont supposés libres dans la cavité de la masse viscérale, supposée débarrassée de tous les tissus conjonctifs et musculaires dans lesquels ils sont noyés. Vers le haut, on voit les testicules (*T*) plongeant en avant et se perdant au fond dans l'ombre. Dans le bas, se voit le ganglion nerveux (*N*), et, au milieu, l'ovaire composé de deux moitiés réunies par le canal médian (*J*). Sur la face externe de chacune de ces moitiés se voit la glande cémentaire (*G*) encore peu développée. Les bords donnent naissance aux troncs d'origine des tubes (*L*) œaux de la glande. [ $\times 70$ ] (V. p. 471, 644.)

Cette figure, ainsi que la précédente, est reconstituée idéalement d'après des séries complètes de coupes et est destinée à montrer le mode de ramescence de l'ovaire. L'une et l'autre se rapportent à des Sacculines au stade de la figure 42.

32. Fragment de l'intestin d'un jeune Crabe sur lequel s'étale une très jeune Sacculine interne, au stade de la figure 36. Le parasite se voit en entier, sauf les racines qui s'étendent dans tout le corps du Crabe. On voit la membrane basilaire (*B*) émettant par ses bords les racines (*R*), terminée en bas par un bord libre régulièrement concave, et se prolongeant en haut en une sorte de queue (*p*) qui se perd au delà dans le corps du Crabe et vient sans doute du point où a eu lieu l'inoculation. Sur le milieu de la membrane basilaire s'élève la bosse (*b*) dans laquelle se voit par transparence une petite tache ovale (*O*) qui représente tout ce qui deviendra Sacculine externe. [ $\times 30$ ] (V. p. 620.)
33. Portion de la figure précédente, très grossie, pour montrer plus nettement l'ovaire de la future Sacculine externe et la double invagination ectodermique qui le coiffe. En (*c*) on voit le canal de l'invagination et en (*p*) l'orifice de celui-ci. [ $\times 230$ ] (V. p. 623.)
34. Coupe transversale de l'abdomen d'un jeune Crabe porteur d'une Sacculine interne, pour montrer la situation du parasite dans son corps.  
c, carapace de la face ventrale de l'abdomen du Crabe.

*h*, couche choriale sous-jacente, plus ou moins atrophiée, surtout en face du point que la Sacculine comprime pour sortir.

*k*, muscles de l'abdomen du Crabe.

*q*, tissu conjonctif graisseux entourant l'intestin et dans lequel serpentent les racines.

Toute la partie dorsale de l'abdomen a été supprimée. Cette Sacculine est à peu près au stade de la figure 37. [× 45] (V. p. 622.)

- FIG. 35. Jeune Sacculine interne un peu plus avancée que la précédente, montrant une sorte de prolongement qui part de l'invagination périovarienne et se rend dans une suite de lacunes (*l*) produites par déchirure dans le tissu caverneux (*v*) de la membrane basilaire. Cela semble être l'indice d'un voyage effectué par l'ovaire, pour se rendre des parties profondes vers la superficie. [× 30] (V. p. 632, 702.)
36. Jeune Sacculine interne, au stade de la figure 32: coupe de l'ovaire, de l'invagination et de la région avoisinante. Le reste est supprimé. On voit que les cellules du feuillet  $\delta$  commencent à se diviser pour produire par délamination le feuillet  $\delta_1$ . [× 480] (V. p. 625.)
- c*, canal d'invagination.
- p*, orifice de l'invagination.
37. Coupe de la même région chez une Sacculine un peu plus avancée. Le canal d'invagination a disparu. La lame  $\delta$  s'est délaminiée pour produire la lame  $\delta_1$ . Les cellules mésodermiques (*m*) ont commencé à envahir l'espace compris entre ces deux membranes, où elles formeront plus tard la couche musculaire du manteau. [× 350] (V. p. 630.)
38. Coupe de la même région chez une Sacculine un peu anormale. La carapace du Crabe (*c*) est en place. En *h* on voit sa couche choriale atrophiée. Le parasite est comprimé dans un pli que formait la peau de l'abdomen à ce niveau. [× 350] (V. p. 632.)
39. Surface de la bosse d'une Sacculine interne prête à sortir, montrant en *f* la fente par où elle sortira de la cavité périsonatique. Stade des figures 41 ou 42. [× 14] (V. p. 633.)

PLANCHE XXV (FIG. 40 A 46).

*Sacculine interne* : *Embryogénie* (suite).

- FIG. 40. Jeune Sacculine interne : coupe de la même région que celle des figures 36 et 37, mais à un stade un peu plus avancé. La coupe, un peu oblique, passe par l'invagination nerveuse et par le milieu du pédicule. Le canal médian n'est pas dans le plan de la coupe. La lame  $\delta_1$  a donné naissance par délimination à la lame  $\delta_2$  qui s'est séparée partout, excepté au point (*n*) où a eu lieu l'invagination nerveuse. Les cellules mésodermiques (*m*) ont envahi la masse viscérale. Les canaux déférents (*D*) sont formés : les cellules testiculaires (*T*) commencent à se grouper autour d'eux. Le premier rudiment de la glande cémén-

taire (G) commence à apparaître du côté gauche de la figure. [ $\times$  230] (V. p. 633.)

FIG. 41. La même coupe sur une Sacculine encore un peu plus avancée. La coupe passe par le canal médian (J). Les cellules mésodermiques ont beaucoup proliféré. Le cloaque (C) commence à se former. Le pédicule de l'invagination nerveuse (n) ne s'est pas encore rompu. Les glandes cémentaires (G) sont plus avancées, et celle du côté gauche de la figure est déjà en communication avec l'ovaire. L'atrium (A) s'est formé. Les cellules testiculaires (T) se sont groupées autour des canaux déférents (D). L'un des testicules est coupé transversalement près de sa terminaison. La coupe de l'autre passe par l'axe de la terminaison du canal déférent. [ $\times$  160] (V. p. 639.)

42. Coupe coronale d'une Sacculine interne prête à sortir, entière (sauf les racines) et en place sur l'intestin du Crabe. La coupe étant coronale pour la Sacculine est sagittale pour le Crabe, et l'intestin de celui-ci se trouve coupé longitudinalement. Le pédicule de l'invagination nerveuse s'est rompu, et la cavité incubatrice (I) est tout à fait libre. Les atriums (A) sont complètement formés. La fente du cloaque (C) s'est produite, mais le cloaque est encore fermé, et les vulves sont encore imperforées. [ $\times$  50] (V. p. 644.)

*q*, tissu conjonctif grasseux péri-intestinal du Crabe.

*r*, couche musculaire circulaire de l'intestin.

43. Une partie de la coupe précédente plus grossie, montrant, de droite à gauche, une partie du tissu caverneux (*v*), la lame externe ( $\delta'$ ) de l'invagination ectodermique, la cavité périssomatique ( $\pi$ ), la lame interne de l'invagination ( $\delta$ ) formant la couche épithélio-conjonctive externe du manteau, la couche musculaire (*m*) du manteau, en train de se former, la couche épithélio-conjonctive interne du manteau constituée par la lame  $\delta_1$  délaminiée de  $\delta$ . La cavité incubatrice (*I*), la couche épithélio-conjonctive ( $\delta_2$ ) de la paroi de la masse viscérale formée par la lame  $\delta_2$  délaminiée de  $\delta_1$ , la couche musculaire tangentielle (*m*) de la même paroi, encore à l'état de cellules, la couche musculaire transversale de la masse viscérale, déjà organisée en faisceaux entre lesquels se voient les tubes (*L*) de l'ovaire, enfin la paroi de la masse viscérale, la cavité incubatrice et le commencement du manteau du côté opposé [ $\times$  350]. (V. p. 644.)

44. Une autre partie de la figure 42, grossie pour montrer le détail de la fente de sortie. On voit que la lame chitineuse (*f*), sécrétée entre les deux lames cellulaires, a commencé à se fendre. C'est à ce stade que correspond la figure 39. [ $\times$  160] (V. p. 644.)

45. Une autre partie de la figure 42 plus grossie, pour montrer le tissu caverneux de la bosse et ses rapports avec les cellules de l'ectoderme. [ $\times$  170] (V. p. 644.)

46. Un follicule lagéniforme en coupe. La section passe par l'orifice.

*l*, cavité lagéniforme.

*o*, son orifice.

c, couche des cellules du follicule.

p, couche des cellules pariétales de la racine.

Au centre se voit un magma de matière coagulée. [ $\times 350$ ] (V. p. 530.)

Les coupes 36, 37, 40, 41, 42 montrent la série ininterrompue des transformations de la Sacculine interne.

PLANCHES XXVI A XXX<sup>1</sup>.

*Sacculine interne jeune* (fig. 47 à 58). *Sacculine adulte* (fig. 59 à 101).

Lettres communes à toutes les figures des planches XXVI à XXX.

- |  |  |
|--|--|
| <i>A</i> , atrium (carrefour commun à l'oviducte et à la glande cémentaire);                                       | <i>K</i> , masse latérale de l'ovaire;   |
| <i>B</i> , membrane basilaire, prolongeant le pédicule à l'intérieur du Crabe, émettant les racines par ses bords; | <i>L</i> , tubes contournés de l'ovaire;   |
| <i>C</i> , cloaque;  | <i>M</i> , manteau;  |
| <i>D</i> , canal déférent;   | <i>N</i> , ganglion nerveux;   |
| <i>E</i> , canal en entonnoir réunissant l'atrium à la masse latérale correspondante de l'ovaire;                  | <i>O</i> , ovaire;   |
| <i>F</i> , pontie contenue dans des tubes qui occupent la cavité incubatrice;                                      | <i>P</i> , pédicule de la Sacculine;   |
| <i>G</i> , glande cémentaire;  | <i>Q</i> , pédicule particulier de la masse viscérale;   |
| <i>H</i> , orifice du testicule;   | <i>R</i> , racines;  |
| <i>I</i> , cavité incubatrice;   | <i>S</i> , masse viscérale contenant l'ovaire, les testicules, les glandes cémentaires, le ganglion nerveux, des muscles et des nerfs; |
| <i>J</i> , canal médian de l'ovaire;   | <i>T</i> , testicule;  |
|  | <i>U</i> , mésentère;  |
|  | <i>V</i> , vulve.  |

PLANCHE XXVI (FIG. 47 A 58).

*Sacculine externe jeune.*

FIG. 47. Une jeune Sacculine devenue externe depuis peu de temps, représentée de grandeur naturelle. Elle est vue par le côté mésentérique ou ventral, en place sur l'abdomen du Crabe. Cet abdomen appartenant à un jeune Crabe ♀ a été fendu sur la ligne médiane. La moitié droite a été enlevée. L'intestin (*i*) a été laissé entier dans la moitié gauche. On voit

<sup>1</sup> On remarquera que, contrairement à la convention habituelle, les figures représentant des préparations vues à la lumière réfléchie sont ombrées, comme si la lumière venait d'en bas et de droite, obliquement à 45 degrés.

Cela tient à ce que, en étudiant l'organisation de l'adulte, j'avais cru devoir orienter la Sacculine le cloaque en haut, en raison de la situation du ganglion nerveux. Ces planches étaient entre les mains du graveur lorsque l'embryogénie m'apprit que cette orientation devait être renversée. J'ai donc été obligé de retourner la planche de haut en bas. Cela explique aussi pourquoi les numéros des figures vont en croissant de bas en haut.

Pour saisir le relief des dessins, il suffit de regarder la planche à l'envers.

La même observation s'applique aux planches XXIV et XXV.

la Sacculine (*s*) dans sa position normale, c'est-à-dire renversée sur son côté droit, vers l'anus (*a*) du Crabe. On voit son pédicule, muni de sa bosse (*b*) saillante sur le côté, perforer les téguments du Crabe. La membrane basilaire (*B*) s'étale sur l'intestin et, sur celui-ci, on entrevoit les racines. [ $\times 1$ ] (V. p. 531, 633.)

Fig. 48. Une jeune Sacculine externe, peu de temps après sa sortie. Coupe coronale passant un peu en arrière du bord libre du mésentère. L'intestin (*i*) du Crabe se voit en partie, coupé longitudinalement. Dans le tissu grasseux (*g*) qui l'environne, la membrane basilaire (*B*) étale ses racines (*R*). Plus bas, on voit le pédicule (*P*) très gros pour cet âge avec la bosse (*b*) saillante sur son côté gauche, représentant la tumeur centrale de la membrane basilaire de la Sacculine interne (*b*, fig. 32 et 34, pl. XXIV). Plus bas encore se voit le manteau (*M*) et, dans sa cavité, la masse viscérale montrant les testicules (*T*), l'ovaire avec ses tubes contournés (*L*) et son canal médian (*J*), les atriums (*A*), les glandes cémentaires (*G*) et le ganglion nerveux (*N*). Les vulves sont encore imperforées. Le cloaque (*C*) est fermé par une membrane sous laquelle s'est accrochée une Cypris (*p*). [ $\times 28$ ] (V. p. 636 et *passim*.)

*c*, couche chitineuse externe du manteau.

*c'*, couche chitineuse interne du manteau.

*c''*, couche chitineuse qui revêt la masse viscérale.

*h*, sphincter du cloaque.

*j*, gerbes épithélio-conjonctives du manteau.

*j'*, faisceaux épithélio-conjonctifs de la masse viscérale.

*l*, lacunes creusées dans la masse du pédicule.

*l'*, lacunes du manteau.

*l''*, lacunes de la masse viscérale.

*m*, couche musculaire du manteau.

*m'*, couche musculaire tangentielle de la masse viscérale.

*m''*, couche musculaire transversale de la masse viscérale.

*s*, insertion de la membrane chitineuse du pédicule, sur la couche chitineuse de l'abdomen du Crabe.

49. Cloaque d'une jeune Sacculine externe, vu à plat. [ $\times 85$ ] (V. p. 636.)

*o*, orifice du cloaque.

*m*, membrane qui la ferme. (Comp. fig. 48 et 51.)

*p*, Cinq cadavres de Cypris ♂ fixées par leurs antennes sous la membrane *m*.

(Les petites sphères réfringentes que l'on voit dans le corps des Cypris sont formées de graisse et de pigment.)

50. Partie de la figure 48, plus grossie pour montrer la disposition exacte et la structure des parties. [ $\times 230$ ] (V. p. 485 et *passim*.)

*e*, endothélium revêtant les tubes de l'ovaire.

*c*, petites cellules du ganglion nerveux (*N*).

*g*, grosses cellules du même.

*j*, tissu conjonctif lâche dans lequel les organes sont noyés.

*l*, espace entre le ganglion nerveux, et

- p*, son enveloppe.  
*r*,\*nerf viscéral commun.  
*s*, nerf viscéral superficiel.  
*t*, nerf viscéral profond.  
*u*, nerf palléal.

PLANCHE XXVII (FIG. 51 A 53).

*Sacculine externe jeune.*

FIG. 51. Portion inférieure de la figure 48, plus grossie, pour montrer la structure du cloaque. [× 160] (V. p. 656.)

- c*, couche chitineuse externe du manteau.  
*c'*, couche chitineuse interne du même.  
*m*, couche musculaire du même. (Cette lettre a été oubliée par le graveur.)  
*g*, portion étranglée des gerbes conjonctives.  
*f'*, fibres épithélio-conjonctives.  
*f*, pied de ces fibres à leur insection sur la couche chitineuse.  
*n*, noyau qu'elles contiennent près de leur base.  
*e*, endothélium revêtant les faisceaux musculaires et conjonctifs.  
*v*, voûte endothéliale s'étendant d'une gerbe à la voisine.  
*l*, lacunes limitées par la couche endothéliale.  
*a*, magma coagulé contenu dans ces lacunes.  
*h*, branche du nerf palléal.  
*s*, sphincter cloacal.  
*t*, bouchon chitineux obturateur du cloaque.  
*x*, Cypris ♂ fixée sous le précédent.  
*j*, son antenne.  
*y*, l'ouverture de ses glandes frontales.  
*z*, un tendon chitineux en *H* de ses antennes.

52. Jeune Sacculine externe, ovaire; portion plus grossie de la figure 48. [× 350] (V. p. 474.)

*a*, *c*, *e*, *f*, *n*, *v*, comme dans la figure précédente, en substituant au mot *manteau* le mot *paroi de la masse viscérale*.

*m*, couche musculaire tangentielle.

*m'*, couche musculaire transversale.

*y*, branche du nerf viscéral superficiel entouré de sa membrane endothéliale munie à ce niveau d'un noyau.

53. Jeune Sacculine externe, testicules; portion supérieure gauche de la figure 48, plus grossie. [× 350] (V. p. 503.)

*c*, couche chitineuse qui revêt la masse viscérale.

*c'*, couche chitineuse qui revêt la face interne du manteau (entre l'une et l'autre se trouve le cul-de-sac de la cavité incubatrice).

*e*, *f*, *m*, *m'*, comme dans les deux figures précédentes.

*r*, tissu caverneux du pédicule.

- d*, couche de chitine qui tapisse le canal déférent (*D*).  
*c* (celui de droite), couche épithéliale du canal déférent.  
*b*, couche de cellules testiculaires.  
*a*, couche de transition se continuant à la périphérie avec les cellules de  
*v*, tissu caverneux.

## PLANCHE XXVIII (FIG. 54 A 64).

*Sacculine externe jeune* (fig. 54 à 58); *Sacculine adulte* (fig. 59 à 64.)

- Fig. 54. Coupe de la partie moyenne du testicule. [ $\times 350$ ] (V. p. 504.)  
*a*, *b*, *c*, *d*, comme dans la figure précédente.
55. Coupe de la région profonde du testicule. [ $\times 350$ ] (V. p. 503.)  
*a*, zone où les cellules se multiplient.  
*b*, zone centrale où se forment les granulations spermatiques.  
*n*, noyau dont la membrane a éclaté et laissé échapper les granulations spermatiques.  
*e*, zone extérieure établissant la transition entre la couche *a* et le tissu conjonctif voisin.  
 (Du côté droit, on voit le commencement du testicule du côté opposé.)
56. Coupe du manteau presque parallèle à la surface, montrant presque en plan les différentes zones. La coupe ne va pas au-delà des premiers faisceaux de la couche musculaire. [ $\times 350$ ] (V. p. 458.)  
*c*, couche chitineuse externe (elle n'est pas figurée dans toute son épaisseur).  
*f*, pied des fibres épithélio-conjonctives externes.  
*n*, zone des noyaux des précédentes.  
*f'*, coupe des fibres après la zone des noyaux.  
*f''*, zone où les fibres commencent à se grouper en faisceaux dans la région de la voûte endothéliale.  
*f'''*, zone où les faisceaux sont isolés et forment des gerbes.  
*m*, commencement de la couche musculaire formant un réseau dans les mailles duquel passent les faisceaux conjonctifs.  
*g*, *g*, *g*, coupe des gerbes de fibres conjonctives.  
*p*, *p*, coupe des fibres dans les gerbes *g*.  
*e*, *e*, *e*, endothélium.  
*q*, *q*, membrane endothéliale qui entoure les faisceaux.  
*v*, voûte endothéliale.  
*l*, lacunes.  
*a*, magma coagulé contenu dans les lacunes *l*.  
 Comparez à la figure 51.
57. Membrane basilaire et racine, portion plus grossie de la coupe représentée par la figure 48. [ $\times 350$ ] (V. p. 528.)  
*c*, couche chitineuse qui limite la membrane basilaire.  
*a*, cellules pariétales de celle-ci.  
*b*, tissu caverneux à cellules étoilées.

*d*, tissu conjonctif graisseux péri-intestinal du Crabe.

Dans la racine *R* se voit un magma coagulé.

FIG. 58. Coupe de l'insertion de la couche chitineuse du pédicule de la Sacculine sur celle de l'abdomen du Crabe. [ $\times 85$ ] (V. p. 532.)

*a*, couche chitineuse du pédicule de la Sacculine.

*b*, couche chitineuse de revêtement de l'abdomen du Crabe.

*c*, mince vernis chitineux qui continue la couche *a* et se prolonge sur la membrane basilaire et sur les racines.

*d*, couche chorale plus ou moins dégénérée des téguments du Crabe.

(Cette figure a été placée horizontalement pour trouver place dans la planche. Il faut la supposer verticale, l'extrémité gauche tournée en haut.)

*Sacculine adulte.*

FIG. 59. Un paquet de racines. [ $\times 350$ ] (V. p. 527.)

60. Extrémité d'une racine avec son follicule lagéniforme. [ $\times 350$ ] (V. p. 529.)

*l*, cavité du follicule.

*o*, son orifice.

*c*, couche de cellules tapissant la cavité.

*p*, cellules pariétales de la racine.

*e*, cellules du tissu caverneux central du tube.

*g*, gouttelettes huileuses situées dans les interstices des précédentes.

La racine est vue en coupe optique, excepté à l'extrémité où sa surface a été mise au point pour montrer l'orifice *o*. (Comparez avec la figure 46, pl. XXV.)

61. Coupe d'une racine. [ $\times 350$ ] (V. p. 528.)

*p*, *e*, *g*, comme dans la figure précédente.

*a*, lacune centrale plus grande, origine d'une cavité intérieure.

62. Fragment de mésentère dédoublé, montrant une moitié d'une gerbe de fibres épithélio-conjonctives. L'autre moitié serait semblable. [ $\times 350$ ] (V. p. 454.)

*c*, couche chitineuse.

*f*, fibres à leur insection sur la précédente.

*n*, noyaux des fibres.

*e*, une cellule du revêtement endothélial.

63. Système musculaire du manteau. Lambeau représentant la couche musculaire dans toute sa hauteur, mais dans une faible partie seulement de sa largeur. Les deux lames chitineuses ont été enlevées, et l'on a fait abstraction des couches conjonctives. On voit quelques-uns des faisceaux parallèles longitudinaux qui descendent en se ramifiant et s'anastomosant. Les plus gros faisceaux seulement ont été représentés. [ $\times 10$ ] (V. p. 455.)

*m*, faisceaux dilateurs du cloaque.

*s*, sphincter cloacal.

La préparation est vue par la face interne, en sorte que le sphincter recouvre le dilateur. (Comp. fig. 69, pl. XXIX.)

FIG. 64. Spermatogénèse. [ $\times 480$ ] (V. p. 513.)

*a*, granulation spermatique, venant de sortir du noyau où elle s'est formée. (Comp. fig. 73, pl. XXIX.)

*b*, elle se conforme en fuseau.

*c'*, un fuseau qui va peut-être se diviser en deux.

*c''*, le fuseau s'allonge.

*d*, l'allongement s'accroît.

*e*, le spermatozoïde ne montre plus qu'un léger épaissement au milieu.

*f*, spermatozoïde mûr.

PLANCHE XXIX (FIG. 65 A 84).

*Sacculine adulte* (suite).

FIG. 65. Le parasite entier contenant sa ponte, vu par la face gauche, en place sur l'abdomen détaché du Crabe. [ $\times 2$ ] (V. p. 441).

*a*, abdomen du Crabe.

*i*, intestin du Crabe.

*m*, trace de l'insertion du mésentère sur le manteau.

66. Le même détaché de l'abdomen du Crabe, après que la moitié gauche du manteau a été enlevée pour montrer la ponte dans la cavité incubatrice. Le cloaque a été fendu en deux moitiés. [ $\times 2$ ] (V. p. 444.)

*a*, bord libre du mésentère.

*b*, couche chitineuse externe du manteau.

*c*, couches choriale et chitineuse interne réunies.

67. Le même, après que la ponte a été enlevée du côté gauche pour montrer la masse viscérale et ses orifices naturels, la cavité incubatrice, le mésentère, etc. Le cloaque (*C*) n'a pas été fendu et l'on voit en *s* la saillie que fait son sphincter dans la cavité incubatrice (*I*). La ponte (*F*) se voit en partie dans la moitié droite de la cavité incubatrice. La couche chitineuse du pédicule a été fendue pour montrer comment elle s'attache à celle de l'abdomen (*b*) du Crabe, et laisser voir la portion molle du pédicule (*P*). Une partie des téguments du Crabe a été excisée pour laisser voir la membrane basilairé (*B*) et les racines (*R*) qui en partent, rampant sur l'intestin (*i*). [ $\times 2$ ] (V. p. 444 et *passim*.)

*u*, mésentère.

*m*, son insertion sur le manteau vue par transparence.

*a*, son bord libre servant de ligament à la masse viscérale.

L'orifice  $\sigma$  ne se voit pas à un si faible grossissement, il est exactement au point où s'arrête le trait de la lettre *H*.

68. Sacculine fendue perpendiculairement au plan sagittal de symétrie, suivant un plan coronal passant par les deux vulves et par le milieu du pédicule, et disséquée pour montrer le système nerveux. La figure repré-

sente la moitié ventrale vue de face par la tranche de section. Le bord libre du mésentère a été excisé en partie pour montrer les nerfs du sphincter cloacal. La ponte étant presque mûre, la couche chitineuse qui revêt la cavité incubatrice est soulevée par places. [× 7] (V. p. 517 et *passim*.)

*a*, couche chitineuse externe du manteau.

*b*, son insertion sur

*c*, la membrane chitineuse de l'abdomen du Crabe.

*d*, couche choriale du manteau se divisant à l'origine du pédicule en deux lames, l'une qui remonte dans le pédicule, l'autre qui se détourne et redescend pour former l'enveloppe de la masse viscérale et de son pédicule particulier.

*e*, couche chitineuse de revêtement de la cavité incubatrice, soulevée par places.

*f*, sphincter du cloaque en coupe.

*g*, orifice du cloaque.

*h*, enveloppe de la masse viscérale.

*i*, muscles transversaux de celle-ci.

*j*, fissure séparant les deux moitiés de l'ovaire.

*k*, canal du mésentère à sa terminaison inférieure.

*l*, canal du mésentère à son origine dans la cavité du pédicule.

*m*, cavité du pédicule.

*n*, diverticule de cette cavité, remontant entre les deux testicules dans le pédicule de la masse viscérale.

*o*, orifices conduisant de la cavité du pédicule dans les lacunes du manteau.

*p*, petits orifices fissiformes, conduisant de la cavité du pédicule dans les lacunes de celui-ci.

*q*, petits orifices conduisant de la cavité du pédicule dans les lacunes de la membrane basilaire et des plus grosses racines.

*r*, nerf viscéral commun.

*s*, nerf viscéral superficiel.

*s'*, sa branche ascendante.

*t*, nerf viscéral profond.

*t'*, branche qu'il fournit en face de la glande cémentaire.

*u*, nerf palléal.

*v*, nerf cloacal moyen.

*x*, nerf cloacal antérieur.

*y*, petite branche viscérale fournie par le nerf palléal.

*z*, bosse du côté gauche du pédicule, dernier reste de la saillie considérable qui existait chez le jeune en ce point (*b*, fig. 48, pl. XXVI).

FIG. 69. Ensemble du système nerveux, vu d'en haut. La Sacculine repose sur la partie la plus inférieure de son bord ventral, de manière à tourner vers l'observateur le bord libre de son mésentère (*a*, dans la figure 67). Ce bord libre a été excisé, le cloaque a été rabattu en arrière (en bas sur la figure) et la masse viscérale en avant, après avoir été fendue

comme dans la figure précédente pour enlever toute sa moitié dorsale. La membrane chitineuse qui revêt intérieurement le cloaque a été enlevée pour montrer les muscles et les nerfs sous-jacents. La masse viscérale a été à peine indiquée et seulement pour préciser les rapports. [ $\times$  7] (V. p. 520.)

*r, s, s', t, t', u, v, x, y*, comme dans la figure précédente.

*a*, faisceaux descendants du système musculaire du manteau, convergeant vers le cloaque pour former son muscle dilatateur (Comp. fig. 63, pl. XXVIII.)

*b*, sphincter du cloaque.

*c*, orifice du cloaque, au centre duquel on voit la membrane chitineuse de la cavité incubatrice coupée au point où elle se réfléchit pour se continuer avec celle qui revêt extérieurement le manteau.

*d*, bord libre du mésentère excisé.

*e*, cavité du canal du mésentère.

*z*, nerf cloacal antérieur.

FIG. 70. Testicules. La masse viscérale a été coupée horizontalement, près de la base, un peu au-dessous des testicules. Dans la moitié ventrale (inférieure dans la figure), les tubes de l'ovaire ont été enlevés avec ménagement, de manière à laisser une partie des faisceaux musculaires transversaux qui les séparaient. Dans la moitié dorsale, les uns et les autres ont été laissés en place. Le testicule droit (à gauche, dans la figure) est un peu plus volumineux que le gauche et le recouvre en partie, ce qui ne permet pas de bien voir la soudure des deux glandes dans leur partie moyenne. Sa paroi a été en partie excisée pour faire voir la structure intérieure. Le gauche n'a été traité ainsi qu'à sa terminaison. Au milieu, se voit le diverticule que la cavité du pédicule envoie entre les deux canaux déférents. Au bas de la figure, une partie du manteau, très épais à ce niveau, a été laissée en place ainsi que la portion correspondante du mésentère. L'action du réactif (acide azotique) a fait soulever la membrane chitineuse de la cavité incubatrice et cette membrane est ployée çà et là. Dans les points où elle s'est détachée (à droite), elle laisse voir la structure réticulée de la couche musculaire du manteau. Un fragment de tube ovifère est resté en place, retenu par son rétinacle. [ $\times$  7] (V. p. 502.)

*a, e, b, i, n*, comme dans la figure 68.

*d*, couche chorale du manteau se divisant en deux lames dont l'interne se détourne pour former le mésentère.

*f*, faisceaux musculaires du manteau.

*k*, canal du mésentère.

*p*, un tube ovifère.

*r*, lambeaux faisant saillie dans la cavité du testicule (région déchiquetée).

*s*, niveau où les deux testicules sont soudés et où leurs cavités communiquent entre elles.

*u*, mésentère.

- FIG. 71. Revêtement chitineux intérieur du canal déférent arraché avec un lambeau de la membrane chitineuse de la cavité incubatrice. [× 80] (V. p. 508.)
72. Coupe de la région profonde du testicule. [× 35] (V. p. 511.)  
*a*, couche formatrice.  
*b*, couche des cellules sécrétantes.  
*c*, cavité centrale remplie des éléments du sperme.  
*d*, couche superficielle se continuant avec le tissu conjonctif ambiant.
73. Portion plus grossie de la coupe de la figure précédente. [× 350] (V. p. 511.)  
*a, b, c, d*, même signification.  
*g*, globules de graine.  
*n*, noyaux continuant les granulations spermatiques orientées.  
*m*, nucléoles.  
*s*, granulations spermatiques.
74. Coupe des deux testicules dans la région déchiquetée au niveau où ils sont soudés et où leurs cavités communiquent entre elles. [× 35] (V. p. 509.)  
*a*, tissu conjonctif ambiant.  
*b*, couche des cellules testiculaires.  
*c*, cloison de séparation des deux testicules.  
*s*, point où cette cloison est perforée.  
*r*, lambeaux flottants dans la cavité des testicules.
75. Portion plus grossie de la coupe précédente. [× 350] (V. p. 509.)  
*a, b, r*, même signification.  
*c*, cellule dont le noyau commence à former des granulations spermatiques.  
*d*, vernis chitineux qui revêt toute cette région du testicule et qui, par places, a été décollé par la brutalité du rasoir.
76. Coupe du testicule dans la région terminale. [× 350] (V. p. 507.)  
*a, b*, comme dans la figure 74.  
*c*, cellules du canal déférent.
- (Au centre, le calibre de ce canal est obstrué par une épaisse sécrétion chitineuse.)
77. Rétinacle commençant à se former. [× 480] (V. p. 499.)
78. Rétinacle bien développé, vu de profil. [× 480] (V. p. 451.)  
*a*, papille qui le porte.  
*b*, fuseaux barbelés.  
*c*, débris de la paroi d'un tube ovifère resté accroché au rétinacle après sa rupture.  
*d*, couche chitineuse de la cavité incubatrice.  
*e*, trace du pied des fibres épithélio-conjonctives qui s'inséraient sur elle.
79. Fuseau barbelé d'un rétinacle. [× 1 000] (V. p. 451.)
80. Rétinacle vu de face, montrant son bouquet terminal de fuseaux barbelés et, en projection, la papille qui le porte. [× 480] (V. p. 450.)
81. Rétinacle en voie de formation. Sous la couche chitineuse ancienne (*a*), ployée sur sa face superficielle, portant un rétinacle bien développé (*b*);

on en voit un (*c*) de nouvelle formation, encore contenu dans sa vésicule. La couche chitineuse de remplacement n'est pas encore formée. En *d*, on voit les pieds des fibres épithélio-conjonctives sous-jacentes, avec leurs noyaux. [ $\times 480$ ] (V. p. 500.)

- FIG. 82. Rétinacle en voie de formation, encore contenu dans la vésicule où il est né à la surface de la couche chitineuse de remplacement, ployée sur sa face adhérente. [ $\times 480$ ] (V. p. 500.)
83. Rétinacle anormal dans lequel la vésicule, au lieu de former à son intérieur les fuseaux barbelés habituels, a sécrété de nombreuses couches de chitine qui ont fini par remplir presque complètement sa cavité. [ $\times 160$ ] (V. p. 501, 686.)
84. Rétinacle monstrueux, dans lequel la vésicule, au lieu de former les fuseaux barbelés, a sécrété une succession de vésicules emboîtées dont quelques-unes ont formé à leur surface de petits bouquets de papilles, qui rappellent de loin les fuseaux barbelés habituels. [ $\times 160$ ] (V. p. 501, 686.)

PLANCHE XXX (FIG. 85 A 101).

*Sacculine adulte* (suite).

- FIG. 85. Lambeau de la membrane chitineuse de revêtement de la cavité incubatrice, montrant la situation des rétinales au centre de groupes circulaires de petites figures polygonales formées par l'insertion des fibres épithélio-conjonctives disposées en gerbes régulières. [ $\times 100$ ] (V. p. 450.)
86. Extrémité du tube ovifère fixée à son rétinale, montrant l'arrangement intérieur des œufs dans leurs logettes chitineuses. [ $\times 35$ ] (V. p. 496.)
87. Coupe transversale de la masse viscérale, à la hauteur de la partie moyenne des glandes cémentaires. La coupe passe par la vulve du côté droit, et un peu au-dessus du côté gauche. La moitié postérieure a été seule représentée. [ $\times 28$ ] (V. p. 473, 488.)
- a*, couche épithélio-conjonctive de la paroi de la masse viscérale.  
*c*, couche musculaire tangentielle de la même.  
*d*, muscles transversaux.  
*s*, sphincter de la glande cémentaire.  
*t*, épithélium des tubes de l'ovaire indistinct à un si faible grossissement.
- f*, œufs à demi développés. (Comp. *f*, fig. suivante).  
*g*, œufs bien développés. (Comp. fig. 89.)  
*h*, bouchon chitineux qui obture la vulve.
- Dans les tubes de la glande cémentaire, la cuticule chitineuse s'est séparée de l'épithélium pour former les tubes ovifères. (Comp. fig. 93.)
88. Ovaire. Portion plus grossie de la coupe précédente. [ $\times 230$ ] (V. p. 474, 478.)
- d*, deux fibres musculaires des faisceaux transversaux de la masse viscérale.  
*e*, endothélium revêtant ces faisceaux, ainsi que

*p*, la paroi propre des tubes de l'ovaire.

*t*, épithélium ovarique.

*f*, œufs à demi développés, réunis par groupes de deux, trois, quatre, le plus souvent deux, dont l'un joue le rôle de *cellule polaire*.

FIG. 89. Fragment d'une coupe d'ovaire montrant un œuf mûr. [ $\times 230$ ] (V. p. 480, 483.)

*p*, *t*, comme dans la figure précédente.

*g*, un œuf mûr montrant

*h*, sa vésicule germinative entourée des globules du vitellus nutritif.

*j*, œufs jeunes jouant le rôle de *cellules polaires*.

90. Portion d'un œuf mûr isolé, montrant en coupe optique la vésicule germinative au niveau de laquelle la membrane vitelline forme un enfoncement en forme de puits. [ $\times 350$ ] (V. p. 483.)

91. Portion du même, montrant en coupe optique la cellule polaire. [ $\times 350$ ] (V. p. 482.)

92. Coupe du ganglion nerveux passant par l'origine d'un des nerfs qui en partent. [ $\times 350$ ] (V. p. 523.)

*p*, enveloppe conjonctive du ganglion.

*l*, espace interposé, occupé par quelques cellules ramifiées à prolongements anastomosés.

*c*, petites cellules périphériques.

*g*, grosses cellules centrales. (Comp. fig. 50, pl. XXVI.)

93. Histologie de la glande cémentaire. Portion plus grossie de la figure 87. [ $\times 350$ ] (V. p. 491.)

*a*, cellules épithéliales de l'atrium.

*b*, couche chitineuse qui le revêt, non encore détachée.

*c*, cellules épithéliales des tubes de la glande cémentaire.

*d*, couche chitineuse qui les revêtait et qui s'est séparée et isolée pour former un tube ovifère.

*e*, tissu conjonctif ambiant.

94. Fragment d'un tube de la glande cémentaire dissocié dans le picrocarmine.

La paroi épithéliale (*c*) a été fendue et s'est étalée; elle se voit à plat par sa face interne du côté droit, et de profil du côté gauche. Au centre, on voit le revêtement chitineux intérieur (*d*), formé de prismes accolés, et comme gaufrés à la surface par l'impression des cellules épithéliales sur lui. A la partie supérieure du dessin, on voit en perspective son extrémité coupée. [ $\times 350$ ] (V. p. 490.)

95. Quatre cellules de la glande cémentaire, isolées avec les prismes chitineux correspondants. [ $\times 700$ ] (V. p. 490.)

96. Ensemble de la cuticule chitineuse formant le revêtement intérieur de la glande cémentaire, séparé de la couche épithéliale qui l'a sécrété. La préparation est vue par la face interne. Comparez à la figure 101, qui montre les mêmes tubes lorsqu'ils ont été remplis par les œufs. [ $\times 20$ ] (V. p. 495, 488.)

*e*, couche de chitine qui revêtait le canal en entonnoir.

*a*, point où celle-ci s'unit à celle de l'atrium et où se fait la rupture au moment de l'expulsion.

Fig. 97. Portion de la même préparation vue par la face externe, pour montrer les extrémités des tubes reployés en dehors. ( $\times 20$ ) (V. p. 489.)

*e, a*, comme dans la figure précédente.

98. Tubes ovifères venant de sortir par la vulve, hors de la glande cémentaire qui les a formés par une mne intérieure, et qui ont été à demi remplis par les œufs. La ponte n'a pas été achevée et les extrémités des tubes sont encore vides. La partie vide des tubes rappelle la figure 96, et la partie pleine, la figure 101. [ $\times 8$ ] (V. p. 552.)

*o*, point où la membrane chitineuse de l'atrium s'est séparée de celle de l'entonnoir.

99. Portion plus grossie d'une partie de la figure précédente. [ $\times 30$ ] (V. p. 552.)

*a*, portion encore vide.

*b*, portion dilatée par les œufs.

100. Portion encore plus grossie d'un autre point de la figure 98. [ $\times 160$ ] (V. p. 552.)

*a*, portion encore vide et gaufrée. (Comp. fig. 94.)

*b*, portion dilatée par les œufs, ceux-ci sont tombés.

*c*, portion intermédiaire commençant à se déplisser.

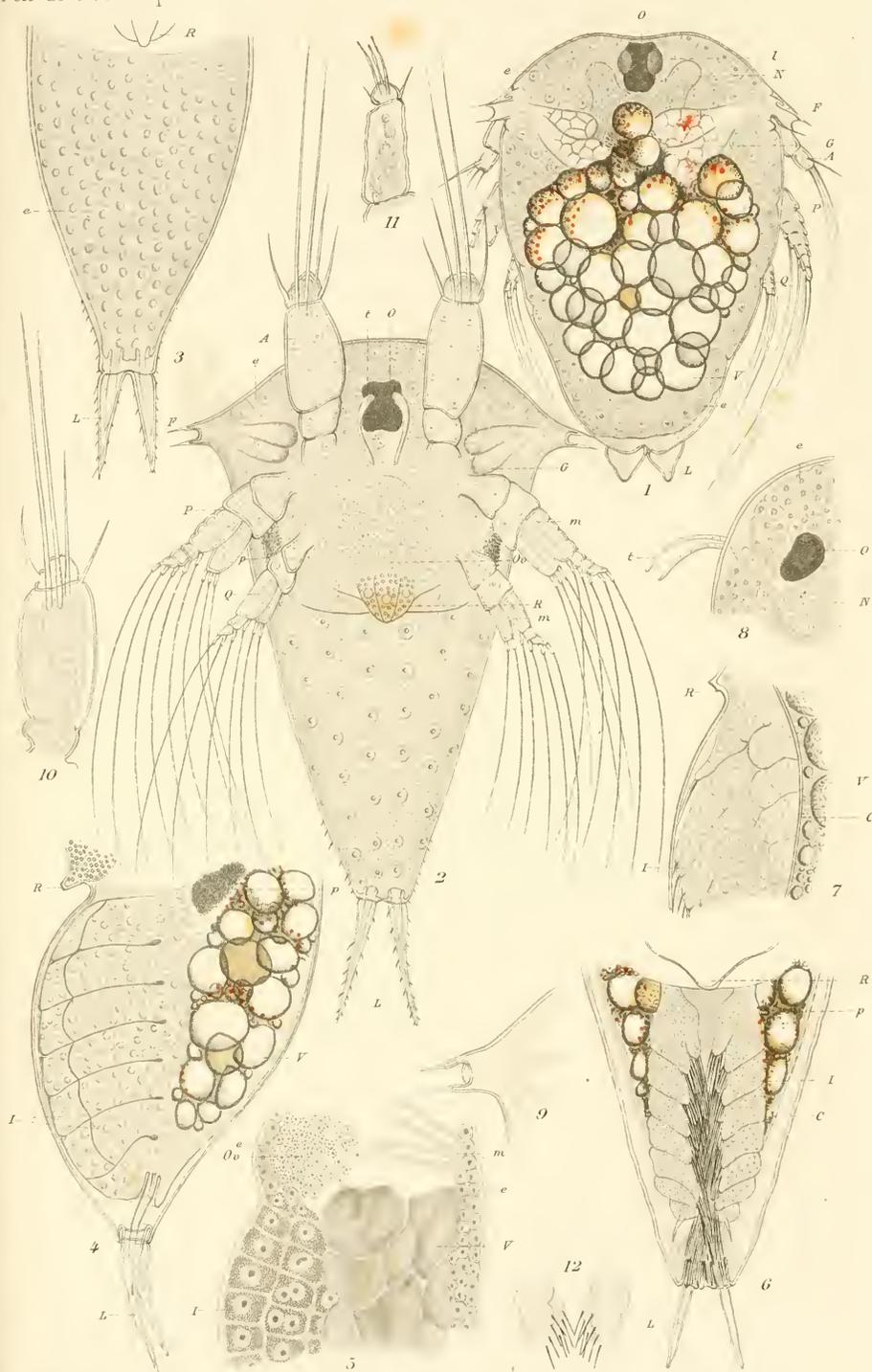
101. Ponte entière de l'une des moitiés de la cavité incubatrice, isolée et vue par la face interne, appartenant à une Sacculine de petite taille. (Comp. fig. 96 et 98). [ $\times 3$ ] (V. p. 494.)

*a*, portion centrale, correspondant à l'atrium. Au centre, on voit l'orifice, désormais fermé, qui conduisait dans l'entonnoir.

*b*, tubes ovifères correspondant aux tubes de la glande cémentaire.

## TABLE DES CHAPITRES.

	Pages.
I. INTRODUCTION .....	420
II. Bibliographie .....	421
Index bibliographique.....	433
III. Plan du travail .....	437
IV. Organisation de la Sacculine à l'état parfait.....	437
V. Physiologie spéciale de l'individu à l'état adulte.....	538
VI. Embryogénie.....	555
VII. Comment la Sacculine devient externe.....	650
VIII. Mâles larvaires.....	655
IX. Biologie de la Sacculine.....	662
Tableau statistique.....	670
X. Considérations générales et conclusions .....	487



*Frès Delage ad nat del.*

SACCULINE (EMBRYOGÉNIE)  
(Stade Nauplius)

*Pierre sc*



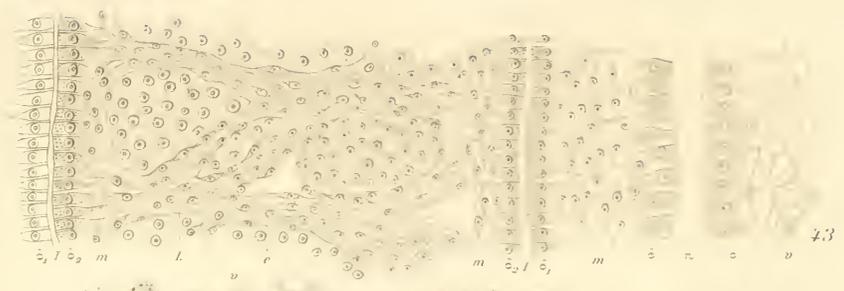


Vies Delage ad nat del

Imp Ch Chardon aize

Pierre sc

SACCOLINE INTERNE (Development)



43



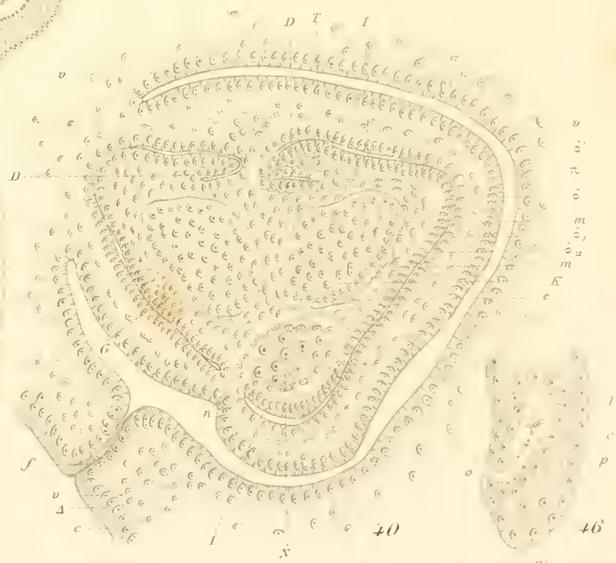
42



41



44



40

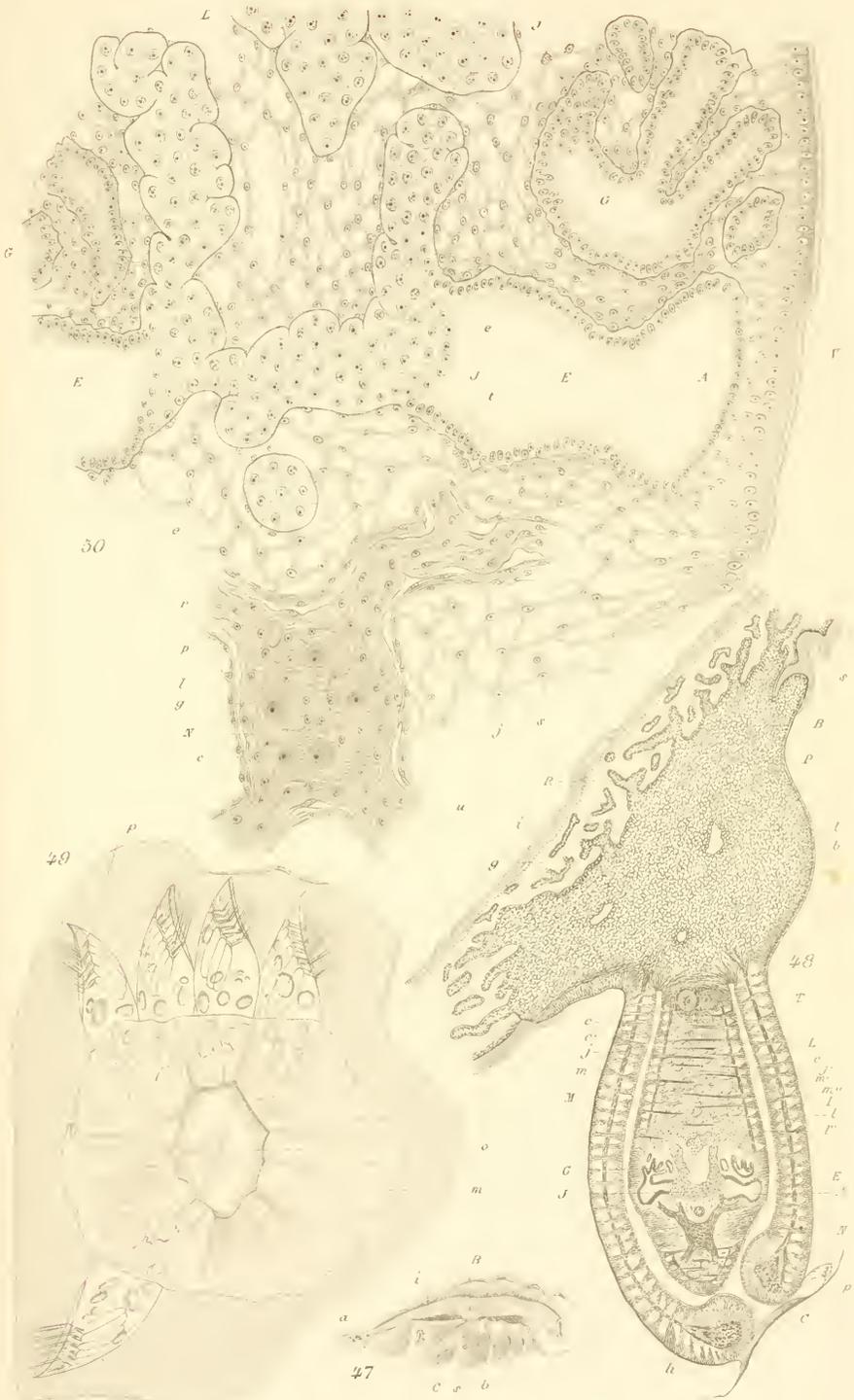
46

Mrs Delage ad nat del

Imp Ch Chardon ainv

Pierre sc

FACCULINE INTERNE (Developpement)



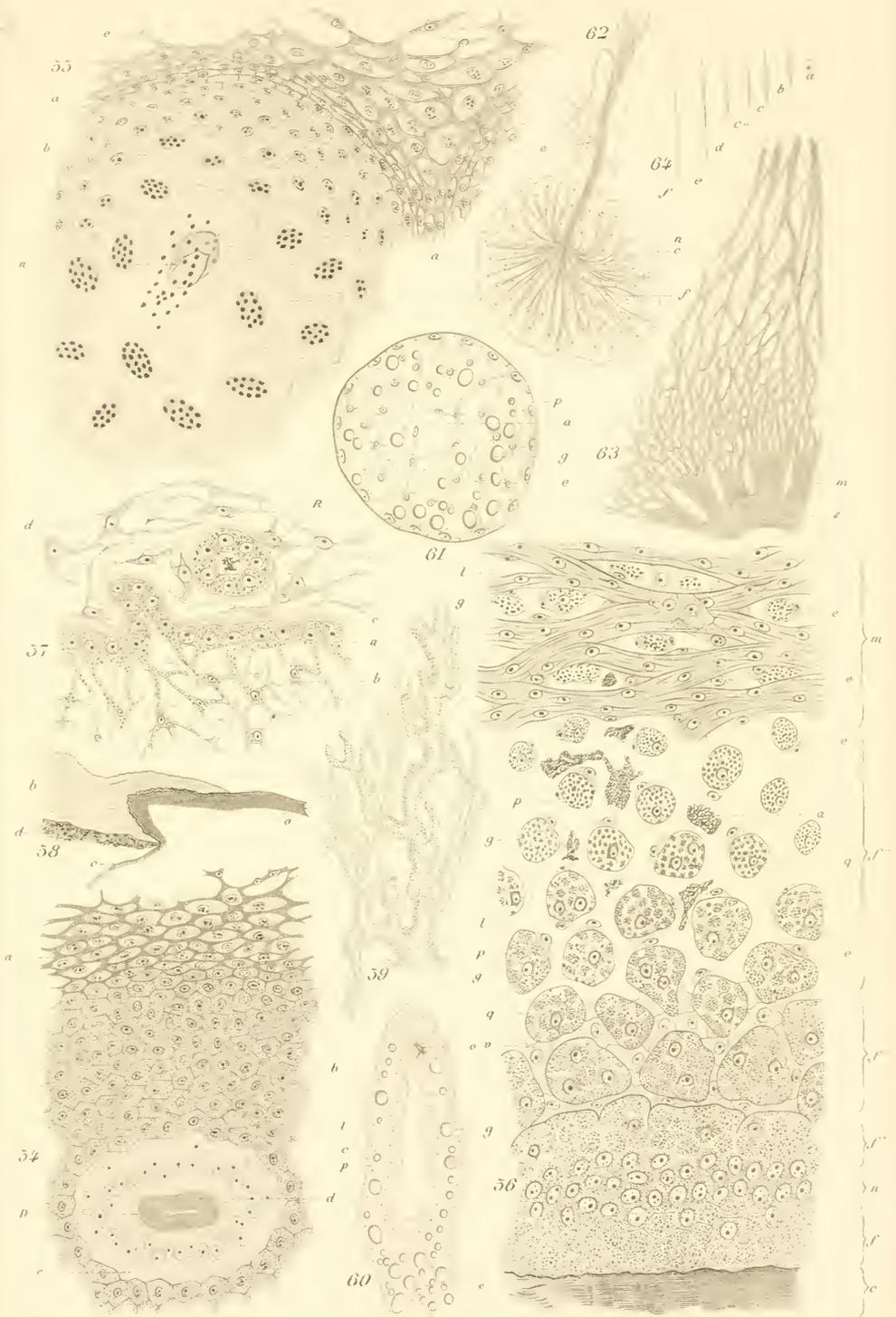
Yves Delage ad nat. del.

Imp Ch. Charbon ané.

Picart sc.

SACCULINE EXTERNE JEUNE (Organisation.)





Vives Delage ad nat. del.

Imp. Ch. Chardon auct.

Picart sc.

SACULINE EXTERNE JEUNE (Organisation)





Tues Delage ad nat. del

Imp Ch Charbon aine

Picart sc