

ÉDOUARD VAN BENEDE

(1870)

Le 16 décembre 1868, l'Académie Royale de Belgique couronnait un travail répondant à la question de concours : « Faire connaître la composition anatomique de l'œuf dans les différentes classes du règne animal, son mode de développement et la signification des diverses parties qui le constituent ». L'auteur était un jeune homme de 22 ans, Édouard van Beneden. Le mérite de ce mémoire était si éminent qu'il lui valut d'être élu membre correspondant de l'Académie en 1870.

Ainsi débutait une carrière dont l'ascension fut extrêmement rapide. Nommé chargé de cours de notre Université en 1870, Éd. van Beneden devint professeur extraordinaire en 1871, membre titulaire de la Classe des Sciences en 1872 ; il fut promu à l'ordinariat en 1874 (1). Il fut l'un des professeurs les plus brillants de notre Université. Le succès de son enseignement était universellement reconnu et il exerça une influence profonde sur le développement de l'Université par la part prépondérante qu'il prit dans quelques unes des réformes les plus heureuses : l'introduction de la biologie générale dans les études médicales, la création des laboratoires et l'érection des nouveaux instituts de la Faculté des Sciences. Le rectorat lui fut offert à deux reprises. Il refusa parce que cette charge ne comportait pas à cette époque l'indépendance d'action qu'il considérait comme indispensable et que l'avenir devait partiellement conférer à nos recteurs actuels.

Il fut l'objet des plus hautes distinctions scientifiques. Il n'en reçut jamais d'autres et c'étaient les seules qui comptassent à ses yeux. A trois reprises, en 1871, 1887 et 1891, il obtint le prix quinquennal des Sciences. En 1882, l'Institut de France lui décerna le Prix Serres. Il fut deux fois directeur de la Classe des Sciences de l'Académie de Belgique, qu'il présida en 1902. Il était docteur honoris causa des Universités d'Iéna, de Leipzig, d'Oxford, de Cambridge, d'Édimbourg et de Bruxelles ; membre correspondant de l'Institut de France, des Académies des Sciences de Berlin, de Vienne et de Strasbourg, associé étranger de l'Accademia dei Lincei à Rome, membre des Académies de Munich, Lisbonne, Bologne, Philadelphie, Copen-

(1) Il était chargé de faire les cours suivants : Éléments de zoologie. Zoologie. Anatomie et physiologie comparées. Embryologie.

hague, de l'Institut national de Genève, de l'Academia Leopoldiana-Carolina des Curieux de la Nature à Halle, membre d'honneur de la Société de Biologie de Paris, de la Société impériale des Naturalistes de Moscou, de l'Institut Senkenberg à Francfort, etc.

Ces succès s'expliquent à la fois par les qualités éminentes de l'homme et par l'importance de son œuvre scientifique.

Chez Éd. van Beneden, tout était empreint de noblesse. Son port était altier, ses traits énergiques. Sa voix grave imposait l'attention ; son langage, sans être éloquent, était toujours d'une clarté, d'une sobriété et d'une précision parfaites. Il possédait au suprême degré l'art du professeur. Sans quitter le terrain des faits observés, il conduisait sans difficulté son auditoire dans le champ des plus vastes conceptions générales. Ce talent lui valut le succès prodigieux qu'il obtint auprès des nombreuses générations d'étudiants pour lesquels il resta le maître idéal, comme auprès d'auditoires moins avertis. On rencontrait encore il y a peu d'années quelques-uns de ces instituteurs devant lesquels il donna un cours élémentaire de zoologie en 1882. Leur enthousiasme était demeuré vivant. Ils avaient emporté de ces brèves leçons de faits une illumination durable et conservé pour la vie une révélation de la valeur spirituelle de la science pure. Son influence sur ses disciples a été énorme. Il a formé une véritable école et les travailleurs admis dans son laboratoire de recherches, bien qu'ayant ultérieurement parcouru des carrières très diverses, se reconnaissent à un respect absolu des faits et à une rigueur scientifique particulière.

Ces qualités s'acquéraient par la méthode de travail imposée par Éd. van Beneden. Il exigeait une extrême concentration du travail et une séparation absolue de l'observation et des interprétations.

Cette caractéristique se retrouve dans toute son œuvre. On y trouve peu de notes courtes, relations d'observations occasionnelles. La plupart de ses travaux sont étendus et se rapportent aux plus grandes questions de la biologie générale.

Il est remarquable qu'Édouard van Beneden, darwinien de la première heure, n'ait jamais rien publié sur la doctrine de l'évolution. Beaucoup, qui ne connaissent pas son enseignement, se refusent à croire que dans ses cours les aspects théoriques de cette question n'étaient jamais traités. Le fait de l'évolution résultait nettement, pour chacun de ses auditeurs, des notions établies sur le mode de reproduction et de multiplication des cellules, le développement et la différenciation de l'embryon, la comparaison des types et des structures anatomiques. Sur le mécanisme de cette évolution, il n'a jamais émis d'opinion. On peut croire qu'en l'absence de faits décisifs, il estimait prématuré de se prononcer.

On trouve encore moins dans son œuvre ces essais destinés au grand public, où, sous prétexte de philosophie scientifique, tant de biologistes ont érigé de nouveaux dogmes. Éd. van Beneden n'avait rien d'un pamphlétaire. Certes, il fut engagé dans des polémiques parfois très vives. Mais elles n'eurent jamais pour objet que les faits observés.

C'est là ce qui donne à l'œuvre scientifique d'Éd. van Beneden une valeur durable. Elle offre aussi une remarquable unité, parce qu'elle se rattache tout entière à une idée fondamentale qu'il faut mettre en relief pour en indiquer la portée.

Comme il a été dit plus haut, Éd. van Beneden avait été saisi dès le début de sa carrière par l'œuvre de Darwin. Sa position a été prise à une époque où la doctrine de l'évolution donnait lieu à des controverses et à des discussions extrêmement âpres. Ces disputes se sont aujourd'hui éteintes et l'on peut affirmer sans crainte de se tromper que tous les biologistes actuels sont évolutionnistes. Mais on n'a pas assez remarqué que l'unanimité d'opinion n'a pas été créée par les arguments généralement apportés comme preuve de l'évolution et tirés de la systématique, de la distribution des animaux, de la paléontologie, de l'embryologie et de l'anatomie comparée, et dont le faisceau impressionnant et chaque jour plus serré ne crée cependant qu'une probabilité et n'apporte pas une certitude.

Le fait de l'évolution a été universellement reconnu lorsque fut établi le mode exact de la formation de l'individu, c'est-à-dire quand fut observé le mécanisme de la division cellulaire et de la fécondation de l'œuf. Ce sont là les deux découvertes fondamentales auxquelles Éd. van Beneden prit la plus grande part. Elles sont annoncées dans son mémoire de 1868.

A ce moment, il règne encore sur l'origine de l'œuf et sur la formation de l'individu des idées imprécises où se retrouve l'ancienne conception de la génération spontanée. Le fondateur de la théorie cellulaire voit dans le noyau, la première indication de la formation de la cellule. Celle-ci s'organise dans une masse sans structure, un blastème ; elle s'individualise par une sorte de cristallisation autour du noyau. Cette conception est rappelée par Th. Schwann lui-même dans l'analyse critique qu'il fait du mémoire de 1868. Éd. van Beneden constate que l'œuf est une cellule détachée de l'ovaire maternel, un élément vivant d'un organisme antérieur.

Cette notion de la continuité de la vie a causé la transformation radicale dans l'attitude des biologistes relativement à la plus importante des questions biologiques : le problème des origines.

Pour montrer qu'Éd. van Beneden était pleinement conscient de l'importance de sa découverte, il suffit de citer le passage suivant du discours « Sur la reproduction des animaux et la continuité de la vie » qu'il a pro-

noncé comme directeur de l'Académie en 1902, véritable testament scientifique, où, dans un style d'une admirable clarté, dans une forme réellement classique, il a synthétisé une dernière fois les conclusions générales de toute son œuvre biologique : « Rien de ce qui vit ne prend naissance par génération spontanée ; toute unité vitale procède d'une unité vitale antérieure ; l'organisation et la vie ne commencent ni ne s'interrompent ; leur durée est à la fois continue et indéfinie ; elles sont continues en ce que le seul mode de reproduction des unités vivantes est la division ; indéfinies grâce à la syncytose. La doctrine de l'évolution est donc seule conforme aux principes des sciences positives ; elle nous apparaît comme la conséquence nécessaire des lois de la propagation des êtres » (page 1087).

Cette notion de la continuité vitale est déjà explicitement exprimée dans le travail de 1868. Mais Éd. van Beneden consacra toute son existence à l'établir par chacun de ses travaux cytologiques, embryologiques et zoologiques.

Éd. van Beneden conçoit cette continuité de la vie comme la persistance d'une organisation. Morphologiste, il s'attache surtout aux faits de structure. Dans cette attitude se manifeste une de ses caractéristiques principales. Éd. van Beneden était un visuel et tous ceux qui ont suivi son enseignement vantent les admirables croquis dont il illustrait ses leçons, comme la précision de ses descriptions anatomiques. Même dans un âge avancé, son œil avait conservé un étonnant pouvoir de définition. Il fut des premiers à se servir des microscopes perfectionnés et s'intéressa toujours aux questions de la technique microscopique.

Actuellement les problèmes fondamentaux de la biologie sont repris à la lumière de la physico-chimie. Il serait souverainement injuste de reprocher à Éd. van Beneden de les avoir abordés dans leur aspect morphologique, puisqu'en 1870, la notion de colloïde commençait à peine à être entrevue et que l'analyse des complexes albuminoïdes n'était pas entamée.

Remarquons d'ailleurs que les deux conceptions ne sont pas opposées, mais simplement complémentaires. L'être vivant n'est pas une simple masse d'une substance, ou un mélange de substances, de propriétés physico-chimiques complexes. C'est toujours un organisme, c'est-à-dire qu'il possède une structure définie. Organisation et constitution physico-chimique sont des attributs, des propriétés également nécessaires et caractéristiques de la vie.

Exposer les principales découvertes morphologiques d'Édouard van Beneden dépasserait le cadre de cette notice. Le travail a été fait par Rabl, Brachet et H. de Winiwarter. Il faut se borner ici à montrer que son œuvre est tout entière consacrée à développer cette notion de la continuité de structure des organismes.

Le but de son travail de 1868 est de démontrer que la formation de l'œuf n'est pas une génération, c'est-à-dire la création d'une individualité cellulaire entièrement nouvelle. L'œuf est une cellule détachée de l'organisme maternel, rendue capable d'accroissement et de multiplication par le phénomène de la fécondation. Telle est la conception qu'il enseigne dans ses cours dès 1877 et qu'il démontre par son mémoire de 1883.

Celui-ci prouve que l'œuf, cellule initiale, n'est pas une simple masse protoplasmique individualisée autour d'une vésicule nucléaire. Pour Éd. van Beneden, la cellule vivante est douée de contractilité et celle-ci est en relation avec une structure réticulaire orientée par rapport à un élément organique qu'il a découvert : le centrosome. Elle possède une constitution bilatérale essentielle. Un plan passant par le centrosome divise la cellule et le noyau en deux moitiés, qui, tout au moins virtuellement, sont symétriques parce que fournies de chromosomes en nombre égal. Cette proposition n'est pas démontrable dans l'immense majorité des cellules. Elle est une réalité dans l'œuf fécondé de l'*Ascaris* mégalocéphale, où ce caractère double du noyau a été constaté par Éd. van Beneden.

Sur la signification de cette dualité du noyau et, partant, sur la cause profonde de la structure bilatérale de la cellule, Éd. van Beneden s'est exprimé d'une manière catégorique. Chacun de ces deux noyaux représente l'apport nucléaire d'un des deux parents : l'un appartient en propre à l'œuf, mais c'est un noyau réduit de moitié ; l'autre est apporté par le spermatozoïde lors de la fécondation. Il est également un demi noyau. Ces éléments nucléaires diminués, Éd. van Beneden les appelle les pronuclei et il les dénomme respectivement pronucleus mâle et pronucleus femelle.

L'origine double du noyau de l'œuf fécondé est un fait universel. Mais la nature sexuelle des deux pronuclei est une interprétation et elle est présentée comme telle par Éd. van Beneden. Elle ouvrit la voie à d'innombrables recherches, et si actuellement de nombreux biologistes cherchent l'interprétation du phénomène de la sexualité dans une différence des propriétés chimiques, une autre école, développant les conceptions de van Beneden sur l'individualité des chromosomes, croit la trouver dans une structure différente du noyau mâle et du noyau femelle, dans la présence dans l'un et l'autre sexe de chromosomes caractéristiques.

L'œuf, élément polarisé, donne naissance à l'embryon par une série continue de divisions cellulaires karyokinétiques. Est-il possible de rapporter à l'organisation de l'œuf, celle de l'individu auquel il donne naissance ? C'est poursuivre le problème de la continuité morphologique. Par là, les

travaux embryologiques de Édouard van Beneden prolongent ses travaux cytologiques.

Pour cela, il faut préciser la répartition des territoires cellulaires au cours de la segmentation. Dans le mémoire de 1868, Éd. van Beneden montre que, chez un petit crustacé commun de nos eaux douces, *Gammarus locusta*, les faces droite et gauche, ventrale et dorsale de l'embryon sont indiquées dès les premières phases de la division de l'œuf. Mais il trouve chez les Ascidies le matériel le plus propre à établir la corrélation structurelle entre l'œuf et la larve. Chez ces organismes dont il a contribué à préciser les affinités avec les Vertébrés, on peut suivre pas à pas la marche de la segmentation et constater que « l'un des traits les plus caractéristiques de l'organisation de l'adulte, la symétrie qui le caractérise, se trouve indiqué dans l'œuf dès le moment où les premiers indices de la segmentation se dessinent ; chaque partie de l'œuf a dès ce moment, sa destination marquée dans l'édition de l'animal qu'il doit engendrer ».

Ce travail, publié en collaboration avec Ch. Julin, est le premier en date de ces nombreuses recherches embryologiques où se sont précisées les localisations germinales de l'œuf. A ce titre, il offre un intérêt considérable. Il a ouvert la voie à l'étude causale du développement, l'analyse des facteurs internes et externes qui amènent la réalisation de ses potentialités.

L'étude de cette extériorisation des structures contenues en germe dans l'œuf offre le plus d'intérêt chez les Mammifères, groupe auquel l'homme appartient. Ainsi s'explique la préférence avec laquelle Éd. van Beneden a étudié les premiers stades de développement de ces organismes, et l'histoire des efforts qu'il y a consacrés offre un intérêt réellement dramatique.

Dans son mémoire couronné, auquel il faut toujours revenir pour suivre les traces de sa pensée, Éd. van Beneden a publié les premières images authentiques de la division et des premiers stades de développement de l'œuf des Mammifères. Son choix s'était déjà arrêté aux Chauves-souris et à la Lapine qui vont demeurer son matériel d'étude constant dans le cours de ses travaux embryologiques.

Il reprend ce même sujet en 1880 et donne une description minutieuse de la formation de l'embryon didermique. Ses figures admirables sont devenues classiques et ont été immédiatement reproduites dans tous les traités d'embryologie de l'époque. L'interprétation qu'il en donne a été aussi immédiatement adoptée. Les deux feuillets de l'embryon sont assimilables à l'ectoderme et à l'endoderme des Coelenterés. La vésicule embryonnaire à paroi double du Lapin est comparable à une gastrula, forme larvaire qui se reproduit dans le cours du développement de très nombreux animaux supérieurs. Éd. van Beneden lui donne le nom de métagastrula.

Cependant, ce résultat ne satisfait pas Éd. van Beneden. Tandis que son opinion triomphe, il entrevoit que les faits sont chez les Mammifères particulièrement compliqués. Un travail fait en collaboration avec Ch. Julin, des recherches personnelles (1886 et 1888), les investigations faites sous ses yeux par P. Nolf, nous le montrent préoccupé de la formation des annexes embryonnaires. Il soupçonne que les nécessités de la nutrition très spéciale d'un embryon parasite précoce de la muqueuse utérine, ont modifié profondément le cours du développement de l'œuf des Mammifères.

Il reprend donc la question de la gastrulation chez le Lapin et le Murin et se livre de 1885 à 1895 à un travail formidable de récolte et d'étude. Dès 1886, il arrive à une conception entièrement nouvelle qu'il expose en 1888, avec les dessins à l'appui, à la réunion de l'Anatomische Gesellschaft à Wurzbourg.

L'importance de ce progrès ne fut perçue que par quelques esprits de grande valeur. Rabl notamment s'y rallia dès l'année suivante. Mais, résumée dans une note brève, quoique claire, la conception nouvelle n'eut pas le retentissement qu'elle méritait. Et, fait étonnant, les plus grands embryologistes, les ouvrages les plus sérieux d'embryologie, demeurèrent attachés à la première interprétation d'Édouard van Beneden, tandis que lui-même enseignait dans son cours de candidature en médecine des conceptions qui ne sont devenues classiques qu'après sa mort.

C'est dans cet enseignement qu'Éd. van Beneden se montrait surtout professeur incomparable. Unique en son genre, son cours, tout en étant complet, se constituait presqu'entièrement des résultats de ses recherches personnelles et de celles de ses élèves. Dès le début, l'auditeur était saisi par le caractère objectif de l'exposé. En se servant de grandes planches murales extraites de son mémoire inédit, van Beneden décrivait méthodiquement, presque heure par heure, les transformations de l'embryon du Lapin. On assistait pour ainsi dire à la division de l'œuf en deux, quatre cellules ou blastomères, à la formation de la vésicule blastodermique, sphère creuse d'abord constituée d'une seule couche cellulaire, au dédoublement de cette couche et à la constitution d'un stade didermique. Prévenu par ses études zoologiques antérieures, l'élève s'attendait à entendre les mots significatifs d'ectoderme et d'endoderme ; mais il restait en suspens, car, contre toute attente, les faits se compliquent : une couche intermédiaire s'interpose, puis localement, la couche externe disparaît. Voilà que, dans la couche moyenne superficielle, un bouton épaisse se forme, c'est le nœud de Hensen, qui se prolonge en une bande médiane, le prolongement céphalique, qui se creuse en un canal, et, subitement, comme un accord puissant dans une symphonie de Beethoven, un nom éclate qui frappe

l'esprit. Ce prolongement céphalique de la ligne primitive est l'ébauche archentérique.

Désormais tout s'éclaire. Les faits antérieurs et subséquents prennent leur pleine signification. Sans erreur possible, l'interprétation exacte des faits embryologiques apparaît : chez le Mammifère, la gastrulation est retardée par les nécessités particulières créées à l'œuf par la vie intra-utérine.

Cette conception est aujourd'hui admise. Des travaux importants sur le développement des Reptiles, une étude plus approfondie de l'embryologie des Sélaciens et des Amphibiens, avaient créé un terrain favorable lorsque la publication *in extenso*, annoncée par Éd. van Beneden dès 1888, vit le jour, en 1911 et 1912. A ce moment, Éd. van Beneden était mort. Il n'a jamais pu se décider à publier ce monument de faits qu'il n'a cessé d'accroître pendant 20 ans. Son œuvre embryologique principale n'a paru que grâce à la piété de ses élèves et tout particulièrement de A. Brachet, l'embryologiste belge qui a le plus approché du mérite du maître. On a pu dire que, retardée de vingt ans, cette publication est venue à son heure.

Cette œuvre embryologique formidable se présente actuellement comme une de ces cathédrales gothiques d'autant plus émouvantes qu'elles sont inachevées. Chaque partie en est admirable et s'articule fortement sur les assises antérieures, en apportant des éléments constructifs nouveaux et imprévus. Elle se développe à travers cinquante années de labeur continu vers un état final dont le maître d'œuvre a tracé le détail ultime, mais dont il n'a pas vu la réalisation intégrale. Sa beauté résulte à la fois de la solidité des observations sur lesquelles elle repose, de l'infinie diversité de détails révélés et de l'unité de la conception qui lui a donné naissance. L'idée maîtresse qui l'ordonne est la conception de la continuité vitale. Appliquée à l'étude de l'origine des Vertébrés, donc de l'Homme, elle considère les transformations de l'embryon comme des documents significatifs de l'histoire de l'espèce. Dans ce domaine, l'œuvre embryologique d'Édouard van Beneden nous apparaît comme l'effort conscient le plus formidable réalisé pour la connaissance du passé lointain de l'Homme.

Le même caractère s'attache aux travaux zoologiques d'Éd. van Beneden. Ils ont avec ses recherches cytologiques et embryologiques des rapports intimes et les prolongent en les développant. Car tous s'attachent à deux des énigmes les plus importantes de l'histoire des organismes : le passage des protozoaires aux métazoaires et l'origine des Vertébrés. Nous y retrouvons donc les mêmes questions : l'origine des feuillets et l'établissement du type Chordé.

De là viennent ses études sur les Mésozoaires, les Ascidiés et les Cérianthaires. On ne pourrait, sans entrer dans des détails trop spéciaux, en dis-

cuter les résultats. Le choix même de ces sujets et la persévérance avec laquelle ils ont été poursuivis suffisent à montrer qu'aux yeux d'Éd. van Beneden, l'une des plus grandes énigmes de l'histoire de l'homme consiste dans l'établissement, l'élaboration du type morphologique des Chordés, dont il représente la forme la plus évoluée. Le mode de formation et la situation primitive des premiers organes embryonnaires : l'origine de l'endoderme, la formation du système nerveux, de la notochorde ou squelette primitif, du mésoderme, ne cesse de le préoccuper. Les Mésozoaires lui paraissent fournir les renseignements essentiels quant au passage des protozoaires aux métazoaires et il n'a cessé de les considérer comme des formes intermédiaires entre les animaux monocellulaires et les sociétés cellulaires différenciées que constituent les animaux supérieurs. Il a abordé les Ascidiés avec l'espérance d'y trouver la solution du problème de l'origine des Chordés. Ses recherches ont contribué à démontrer qu'elles constituent une branche en quelque sorte dégradée de ce phylum. La même préoccupation l'a conduit à diriger les recherches de ses élèves vers l'étude des Tuniciers et de l'Amphioxus. Et enfin, ses dernières années passées apparemment dans la retraite, ont en fait été consacrées à l'élaboration de sa conception de l'origine coelenterienne des Vertébrés. Cette conception finale, à laquelle il n'a pas donné sa forme définitive, constitue aux yeux de tous ceux qui l'ont entendue exposer par Éd. van Beneden lui-même, l'un des efforts les plus puissants et les mieux coordonnés pour résoudre la question complexe de l'origine des Vertébrés.

Considérée dans son développement, l'œuvre scientifique d'Édouard van Beneden offre un aspect profondément émouvant. Elle porte entièrement sur les questions les plus importantes de la biologie moderne. Elle sort tout entière de la personnalité de son auteur, sans emprunter aucun élément essentiel aux travaux contemporains. Son unité est frappante et les variations mêmes des conceptions exposées ne sont que l'expression d'un effort sincère vers la recherche de la vérité et la découverte des grandes lois biologiques. Par la multiplicité des faits nouveaux qu'elle révèle, comme par la fécondité des vues qu'elle contient, elle a suscité une foule de recherches nouvelles et placé le nom d'Édouard van Beneden au premier rang des biologistes modernes.

D. DAMAS.

PUBLICATIONS

1868. Sur un Scolex de Cestoïde trouvé chez un Dauphin. (Extrait d'une lettre à M. Coste. — Paris).

Résumé d'un mémoire sur le mode de formation du blastoderme dans quelques groupes de Crustacés. (En collaboration avec E. BESELLES). (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 2^e S. T. 25.).

Le genre Dactylocotyle, son organisation et quelques remarques sur la formation de l'œuf des Trématodes. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 2^e S. T. 35).

Recherches sur l'embryologie des Crustacés : I. Développement de l'Asellus aquaticus. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 2^e S., T. 28).

1869. Mémoire sur la Formation du Blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copépodes. En collaboration avec E. BESELLES. (*Mém. cour. et Mém. Sav. étr. Acad. roy. Belg.* T. 34).

Recherches sur l'embryogénie des Crustacés : II. Développement des Mysis. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 2^e S. T. 28).

Sur une nouvelle espèce de Grégarine désignée sous le nom de Gregarina gigantea. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 2^e S., T. 28).

Sur le mode de formation de l'œuf et le développement embryonnaire des Sacculines. (*C. R. des séances de l'Acad. des Sc. Paris.* LXIX).

1870. Recherches sur la composition et la signification de l'œuf, basées sur l'étude de son mode de formation et des premiers phénomènes embryonnaires (Mammifères, Oiseaux, Crustacés, Vers.) (*Mém. cour. et Mém. des Sav. étr. Acad. roy. de Belg.* T. 34).

Recherches sur l'Embryogénie des Crustacés : III. Développement de l'œuf et de l'embryon des Sacculines. (*Sacculina carcinii Thomps.*). — Développement des Genres Anchorella, Lerneopoda, Brachiella et Hessia. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 2^e S., T. XXIX).

Étude zoologique et anatomique du genre Macrostomum, comprenant la description de deux espèces nouvelles. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 2^e S. T. 30).

Réponse à quelques-unes des observations de M. Balbiani sur l'œuf des Sacculines. (*C. R. des séances de l'Acad. des Sc. Paris.* LXX).

On the Embryonic form of Nematobothrium filarina v. Ben (*Quart. Journ. of Microsc. S. N. S.*, T. X.)

On a new species of Gregarina to be called Gregarina gigantea. (*Quart. Journ. of Microsc. Sc. N. S.*, T. X.).

1871. Recherches sur l'Évolution des Grégarines. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.*, 2^e S. T. 31).

Note sur la conservation des animaux inférieurs. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.*, 2^e S. T. 32).

Deux procédés pour durcir et conserver les animaux mous. (*Bull. de la Soc. Entom. de Belg.* oct. 1871).

De la place que les Limules doivent occuper dans la classification des Arthropodes d'après leur développement embryonnaire. (*Bull. de la Soc. Entom. de Belg.*, nov. 1871)

Researches on the Development of the Gregarinae. (*Quart. Journ. of Micr. Sc. N. S. T. XI*).

1872. Recherches sur l'Évolution des Grégaries. (*Journ. de Zool.* 1, 2).

Note sur la Structure des Grégaries. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 2^e S. T. 33).

Remarks on the Structure of the Gregarinae. (*Quart. Journ. of Micr. Sc. N. S. T. XII*).

1873. Rapport sommaire sur les résultats d'un voyage au Brésil et à la Plata. (*Bull. Acad. roy. de Belg.* 2^e S. T. 35).

1874. Mémoire sur un dauphin nouveau de la Baie de Rio de Janeiro, désigné sous le nom de *Sotalia Brasiliensis*. (*Mém. de l'Acad. roy. de Belg.* XLI).

De la distinction originelle du Testicule et de l'Ovaire. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 2^e S. T. 37).

1875. La maturation de l'œuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des Mammifères, d'après les recherches faites chez le Lapin. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 2^e S. T. 40).

1876. Contribution à l'histoire de la vésicule germinative et du premier noyau embryonnaire. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 2^e S. T. 41).

Contributions to the history of the Germinal Vesicle and of the first Embryonic Nucleus. (*Quart. Journ. of micr. Sc. N. S. T. XVI*).

Recherches sur les Dicyémides, survivants actuels d'un embranchement des Mésozoaires. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 2^e S. T. 41 et 42).

1877. Contribution à l'histoire du développement embryonnaire des Télostéens. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 2^e S. T. 44).

Researches on the Dicyemidae. (*Quart. Journ. of micr. Sc. N. S. T. XVII*).

1878. A contribution to the History of the embryonic Development of the Teleoteans. (*Quart. Journ. of micr. Sc. N. S. XVIII*).

1880. Recherches sur l'embryologie des Mammifères. — La formation des feuillets chez le lapin. (*Arch. de Biol.* Vol. 1).

Contribution à la connaissance de l'ovaire des Mammifères. (*Arch. de Biol.* Vol. 1).

Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf chez les Chiroptères. En collaboration avec Ch. JULIN (*Arch. de Biol.* Vol. 1).

Recherches sur la structure de l'ovaire, l'ovulation, la fécondation et les premières phases de développement chez les Chiroptères. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 2^e S. T. 49).

Relation d'un cas de Tuberculose cestodique, suivie de quelques observations sur les œufs de *Toenia mediocanellata*. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 2^e S. T. 49).

Note sur un Cténide originaire du Brésil, trouvé à Liège. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 2^e S. T. 49).

Sur l'existence d'un double appareil et de deux liquides sanguins chez les Arthropodes inférieurs. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 2^e S. T. 49).

De l'existence d'un appareil vasculaire à sang rouge dans quelques Crustacés (*Zool. Anz.* V. 47, 48).

1881. Recherches sur le développement embryonnaire de quelques Ténias. (*Arch. de Biol.* II).

Existe-t-il un coelome chez les Ascidiés ? (*Zool. Anz.* 88).

Sur l'appareil urinaire et les espaces sanguino-lymphatiques des Platodes. (*Zool. Anz.* 88).

Recherches sur l'organisation et le développement des Ascidiés simples et sociales. (*C. R. des séances de l'Acad. des Sc. Paris.* XVII).

1882. Contribution à l'histoire des Dicyémides. (*Arch. de Biol.* III).

Recherches sur l'oreille moyenne des Crocodiliens et ses communications multiples avec le pharynx. (*Arch. de Biol.* III).

Discours prononcé aux funérailles de M. Th. Schwann au nom de l'Académie royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 3^e S. T. 3).

1883. Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation. *Ascaris megalocephala*. (*Arch. de Biol.* IV).

L'Appareil sexuel femelle de l'Ascaride mégalocéphale. (*Arch. de Biol.* IV).

La Biologie et l'Histoire naturelle. — Discours prononcé à la séance publique de la Classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 3^e S. 6).

Additions à la Faune Ichthyologique des Côtes de Belgique. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 3^e S. 5.)

Compte-rendu sommaire des recherches entreprises à la station biologique d'Ostende pendant les mois d'été 1883. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 3^e S. 6.).

1884. Recherches sur la formation des annexes foetales chez les Mammifères (Lapins et Cheiroptères). Avec Ch. JULIN. (*Arch. de Zool.* V.)

Le système nerveux central des ascidiés adultes et ses rapports avec celui des larves urodèles. Avec Ch. JULIN. (*Arch. de Biol.* T. V.)

La segmentation chez les Ascidiens dans ses rapports avec l'organisation de la larve. Avec Ch. JULIN. (*Bull. Acad. roy. de Belg.* 3^e S. 7).

Recherches sur le développement postembryonnaire d'une Phallusie: *Phallusia scabroïdes*, n. sp. Avec Ch. JULIN. (*Arch. de Biol.* T. V.).

La spermatogenèse chez l'Ascaride magalocéphale. Avec Ch. JULIN. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 3^e S. 7).

Sur la présence à Liège du *Niphargus puteanus* Sch. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 3^e S. 8).

Sur quelques animaux nouveaux pour la faune littorale belge, formant une faune locale toute particulière au voisinage du banc de Thornton. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 3^e S. 8).

1886. Sur la présence en Belgique du *Botriocephalus latus*, Bremser. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 3^e S. 9).

Sur l'évolution de la ligne primitive, la formation de la notochorde et du canal chordial chez les Mammifères (Lapin et murin). (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 3^e S. 12).

Sur le canal notochordial et la gastrulation des Mammifères. (*Tagebl. der 59 Vers. deut. Naturf.* Berlin).

Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Avec Ch. JULIN. (*Arch. de Biol.* VI).

1887. Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Avec Adolphe NEYT. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 3^e S. 14).

Note pour servir à la classification des Tuniciers. — Les genres *Ecteinascidia* Herd., *Rhopalea* Phil. et *Sluiteria* nov. gener. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 3^e S. 14).

1888. De la fixation du Blastocyste à la muqueuse utérine chez le Murin (*Vespertilio murinus*). (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 3^e S. 15).

De la formation et de la constitution du placenta chez le Murin. (*Vespertilio murinus*). (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 3^e S. 15).

Kopulation der Geschlechproducte, die Reifung des Eies, den Befruchtungsvorgang und die Mitose bei Ascaris megaloccephala. (*Anat. Anz.* III, 1888).

Sur la fécondation chez l'Ascaride mégalocéphale. (*Anat. Anz.* III, 1888).

Untersuchungen über die Blätterbildung, den Chordakanal und die Gastrulation bei den Säugetieren. (*Anat. Anz.* III, 1888).

1889. Sur la notion de sexualité. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 3^e S. 17).

Monsieur Guignard et la découverte de la division longitudinale des anses chromatiques. (*Arch. de Biol.* IX).

1890. Les Anthozoaires pélagiques recueillis par le Prof. Hensen dans son expédition du Plankton. I. — Une larve voisine de la larve de Semper. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 3^e S. 20). et (*Arch. de Biol.* X).

Seconde réponse à M. Guignard au sujet de la division longitudinale des anses chromatiques. (*C. R. des séances de la Soc. de Biol. févr.*) et (*Zool. Anz.* n° 331, 1890).

La réplique de M. Guignard à ma note relative au dédoublement des anses chromatiques. (*Arch. de Biol.* X).

1891. Recherches sur le développement des Arachnactis. Contribution à la morphologie des Cérianthides. (*Arch. de Biol.* XI) et (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 3^e S. 21).

1895. Le Phreoryctes menkeanus dans les provinces de Liège et de Limbourg. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 3^e S. 29).

Un court-vite : *Cursorius Isabellinus* (Meyer) tiré en Belgique (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 3^e S. 29).

1897. Sur deux points de l'histoire des globules polaires. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 3^e S. 34).

Die Anthozoen der Plankton Expedition. (*Plankton Expedition*).

1899. Recherches sur les premiers stades du développement du Murin (*Vesperilio murinus*). (*Anat. Anz.* XVI).

Sur la présence, chez l'homme, d'un canal archentérique. (*Anat. Anz.* XV).

1901. Sur les corps jaunes du Rhinolophe et la présence constante d'un ovaire unique chez les grands Fer à cheval. (*C. R. de l'Assoc. des Anat.*, Lyon).

1902. La reproduction des animaux et la continuité de la vie (*Discours à l'Académie royale de Belg.*)

OUVRAGES POSTHUMES :

1911. Recherches sur l'embryologie des Mammifères : I. — De la segmentation, de la formation de la cavité blastodermique et de l'embryon didermique chez le Murin. (*Arch. de Biol.* XXVI).

1912. Recherches sur l'embryologie des Mammifères : II. — De la ligne primitive, du prolongement céphalique, de la notochorde et du mésoblaste chez le lapin et le murin. (*Arch. de Biol.* XXVII).

1924. Travaux posthumes d'Ed. van Beneden sur les Cérianthaires.

