

ANNALES
DE LA
SOCIÉTÉ ROYALE ZOOLOGIQUE ET MALACOLOGIQUE
DE
BELGIQUE

ANNALES
DE LA
SOCIÉTÉ ROYALE
ZOOLOGIQUE ET MALACOLOGIQUE
DE BELGIQUE

MORPHOLOGIE DES PROTOZOAIRE

PAR
Ad. KEMNA (Anvers)

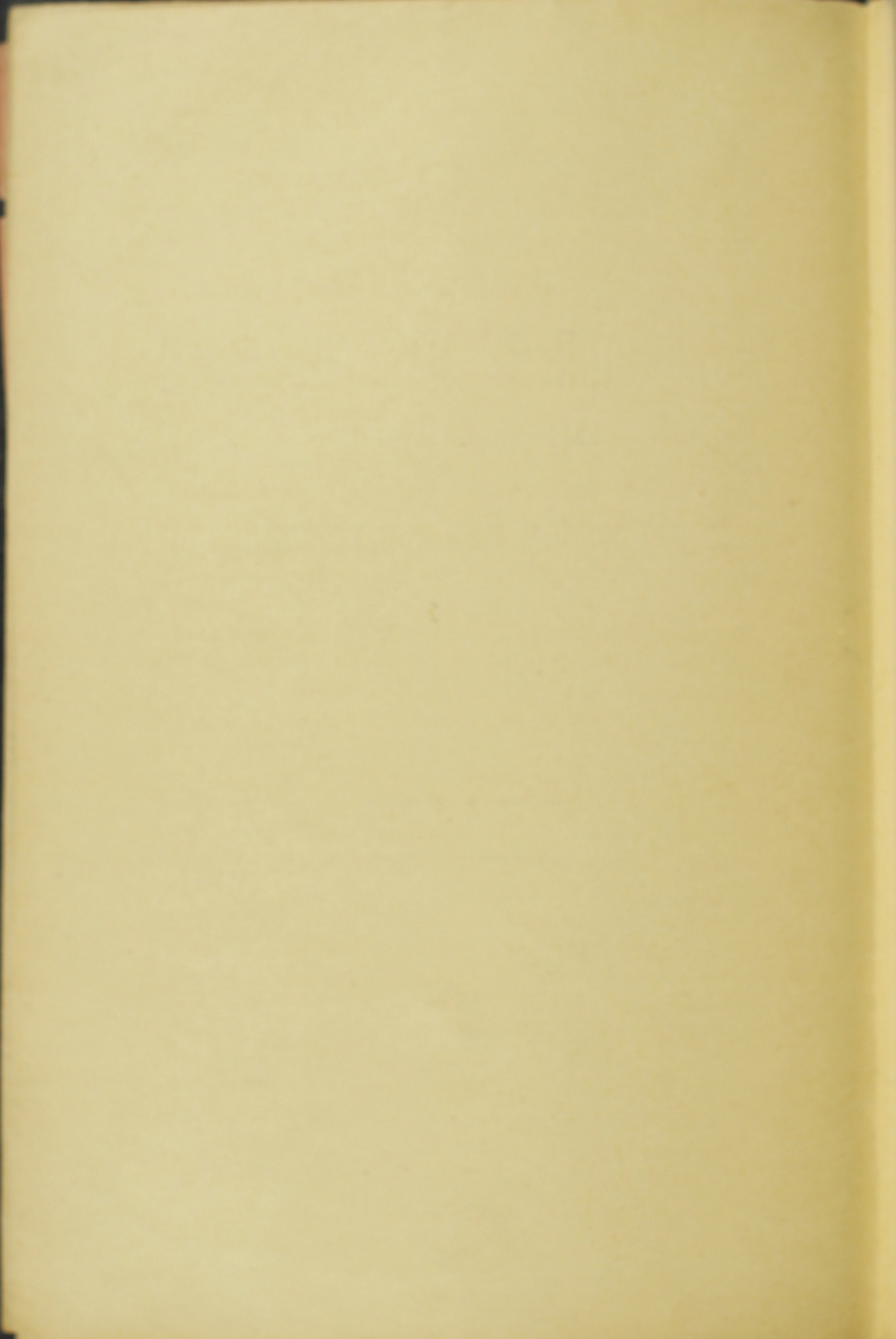
76 planches hors texte.

Supplément au Tome XLIX (1913)

BRUXELLES
SOCIÉTÉ ANONYME
M. WEISSENBRUCH, IMPRIMEUR DU ROI
49, rue du Poinçon, 49

1914





PRÉFACE

Ceux qui veulent faire de la zoologie une étude spéciale et quelque peu approfondie ont, à leur disposition, comme première initiation, un certain nombre de traités : *Cambridge Natural History* de HARMER, *Zoologie concrète* de DELAGE et HÉROUARD, le traité de RAY LANKESTER, le *Tierreich* de BRONN ; sans compter les ouvrages de moindre envergure, comme CLAUS et beaucoup d'autres. Malheureusement, les traités de DELAGE et de LANKESTER semblent arrêtés ; le *Tierreich* progresse avec une lenteur désespérante ; HARMER seul a réussi à terminer. Mais tous ont les Protozoaires au complet ; pour ce groupe, il y a aussi à mentionner le *Lehrbuch der Protozoenkunde* de DOFLEIN, dont la dernière édition date de 1911. Un recueil des plus importants, centralisant les travaux dans ce domaine spécial, est l'*Archiv für Protozoenkunde* fondée par SCHAUDINN en 1902.

Dans tous ces ouvrages, l'exposé des faits est le principal ; dans des mesures différentes, les auteurs s'efforcent de mentionner le plus possible ; le *Tierreich*, par exemple, vise à être absolument complet ; DOFLEIN développe le côté médical. Il est certain qu'une pareille documentation est de la plus haute valeur.

La science comporte non seulement la connaissance objective des détails, mais aussi, au même titre, et tout aussi essentiellement, l'organisation en un corps de doctrine. La comparaison réunit les faits semblables, dégage les principes généraux et les lois ; le simple énoncé des faits est insuffisant, il faut tenter de les expliquer, au besoin en comblant les lacunes par des hypothèses. Ce côté théorique n'est pas négligé dans les grands traités, mais forcément il n'y occupe qu'une place accessoire.

Or, ces questions générales sont les seules qui intéressent le lecteur général, non spécialiste. L'ingénieur, le médecin, l'avocat même comprennent la valeur d'une pareille connaissance ; on sait, dans ces milieux, que la zoologie a révolutionné la pensée humaine par la notion de l'évolution ; on voudrait bien en savoir un peu plus ; mais on n'a pas le temps d'aller fouiller dans la vaste accumulation des faits reportés.

D'un autre côté, le simple énoncé de ces généralités est absolument insuffisant. Ces notions sont une conséquence des faits et elles sont incompréhensibles sans cette base concrète ; les lois paraissent arbitraires, les hypothèses trop en l'air ; il faut partir des faits. Mais il est inutile de citer par exemple les 4,000 espèces de Radiolaires ; il suffit de quelques exemples pour satisfaire l'esprit.

La zoologie est en somme l'étude de l'évolution, des changements subis par les organismes. Ces changements sont graduels et constituent des séries évolutives, dans lesquelles chaque terme a sa valeur, comme résultat ou descendant de ce qui le précède, comme cause ou ascendant, ancêtre, de ce qui le suit. Dans ces conditions, il est d'ordinaire très difficile d'élaguer ; la série vaut, principalement parce qu'elle est complète et bien jalonnée ; il faut tout donner. Nous allons jusqu'aux genres, parfois même jusqu'aux espèces individuelles.

Il en résulte, pour les divers groupes, un traitement fort inégal ; les uns semblent trop négligés, traités sommairement ; c'est quand ils ne donnent rien de saillant comme idée générale ou comme explication ; les autres reçoivent une attention qui peut sembler au premier abord disproportionnée ; mais ces groupes ont donné lieu à des discussions théoriques importantes et c'est le fondement concret de ces discussions qui est donné.

Des vues historiques font partie du plan de l'ouvrage. Cet historique est en grande partie une exhumation d'affirmations et d'interprétations erronées. Nos connaissances actuelles ont été acquises, lentement, graduellement, péniblement ; mais précisément le laborieux de ce progrès fait la valeur des résultats acquis et pour une bonne compréhension, il importe de connaître la genèse. On remarquera

que, contrairement à l'usage, l'exposé historique vient généralement à la fin ; les faits sont alors connus, des noms ont été mentionnés occasionnellement : l'historique devient compréhensible, intéressant et utile comme récapitulation.

Les faits concrets n'admettent pas de divergences ; mais les choses sont compliquées, les observations difficiles, les erreurs possibles ; elles se rectifient à la longue. L'interprétation est naturellement encore beaucoup plus variable ; sous ce rapport, la zoologie est loin de réaliser l'accord parfait des esprits. Les diverses interprétations ont été mentionnées et l'auteur a fait un choix ; il a pris parti pour l'un ou pour l'autre ; même, dans plusieurs cas, des interprétations nouvelles lui ayant paru plus rationnelles ou faciliter la compréhension, il les a introduites et utilisées — moins comme l'exercice d'un droit, que par obligation morale vis-à-vis du lecteur —, mais il avait en même temps le devoir de signaler où il s'écartait des idées admises, pour que le lecteur ne se méprenne pas et ne considère pas des vues personnelles, comme l'expression de la science reçue et consentie.



TABLE DES MATIÈRES

PROTOZOAIRES

PREMIERS ANIMAUX

| | Pages. |
|--|--------|
| 1. — <i>Amibe</i> . — Les premiers micrographes; RÆSEL VON ROSENHOF. Nomenclature, synonymie. Locomotion par pseudopodes. Nature animale | 1 |
| 2. — <i>Nutrition</i> . — Ingestion de proies, vacuole nutritive. Caractères volontaires de l'opération. Ingestions artificielles; insuffisance des explications « causalmécanisch » | 2 |
| 3. — <i>Excrétion</i> . — Vacuole contractile; fonctions excrétrice et respiratoire. Localisation des vacuoles contractiles, canaux permanents. Vacuolisation pour flottaison. Radiolaires. | 4 |
| 4. — <i>Reproduction</i> . — Multiplication par division; complexité des phénomènes nucléaires. Gamogénèse et reproduction agame. Soma mortel, immortalité des Protozoaires (WEISMANN). Nécessité d'un rajeunissement par conjugaison; sa généralité | 5 |
| 5. — <i>Absence de différenciation</i> . — Complication des animaux ordinaires, spécialisation physiologique et différenciation anatomique, complication graduelle, série organique. Influence de EHRENBURG. Complications chez les Protozoaires | 8 |
| 6. — <i>Théorie cellulaire</i> . — Historique: HOOKE, GREW et MALPIGHI, MIRBEL. Noyau de BROWN. Théorie cellulaire de SCHLEIDEN pour les végétaux; son extension aux animaux par SCHWANN; force vitale. Unicellularité des Protozoaires. | 9 |
| 7. — <i>Sarcode et protoplasme</i> . — Membrane des cellules végétales, osmose. Sarcode animal de DUJARDIN; protoplasme végétal de MOHL; leur identité tard reconnue. Protoplasme terme collectif. | 11 |
| 8. — <i>Composition du protoplasme</i> . — Composition chimique, propriétés des éléments. État physique semi-liquide, structure vacuolaire émulsive ou colloïde, travaux de BÜTSCHLI | 13 |

| | Pages. |
|---|--------|
| 9. — <i>Métabolisme</i> . — Assimilation et désassimilation. Plasmophagie animale et plasmodomie végétale; leurs caractères thermochimiques. La plasmodomie est un mode particulier de nutrition, secondairement acquis. | 15 |
| 10. — <i>Organisations animale et végétale comparées</i> . — Préhension animale, particulière et par ingestion; gastréa métazoaire unique et à influence unitaire; mobilité des animaux capteurs. Aliments des végétaux gazeux ou dissous, entrant par osmose; fixation; éparpillement des organes. Simplicité des plantes aquatiques. Flagellés chlorophyllés avec bouche rudimentaire | 17 |
| 11. — <i>Phénomènes nucléaires de la division cellulaire</i> . — Karyokinèse; anses chromatiques. Maturation des produits sexuels; fécondation, hérédité. Différenciation des produits sexuels chez les Métazoaires, entre eux et des autres cellules somatiques | 18 |
| 12. — <i>Phénomènes nucléaires dans la multiplication des Protozoaires</i> . — La sexualité est originelle chez les Protozoaires; conséquences de leur unicellularité. Variations des conditions protoplasmiques accessoires. Évolution de l'isogamie à l'anisogamie. Variations dans le moment ontogénique de la copulation. | 21 |
| 13. — <i>Monères</i> . — Organismes prénucléaires; stade supposé analogue de l'œuf fécondé; applicabilité de la loi biogénétique d'hérédité. Découverte ultérieure des noyaux. Chromidies; dispersion chromatique secondaire et primitive; terminologie. | 23 |

Sarcodiales lobés.

| | |
|--|----|
| 14. — <i>Diverses formes d'amibes</i> . — Méthode d'exposition, mise en évidence des questions théoriques. Allures différentes des pseudopodes. Caractère aléatoire des distinctions spécifiques. Conjugaison chez les parasites. Groupe des Lobés | 24 |
| 15. — <i>Entamoeba coli</i> . — Intestin de l'homme; ontogénie. Particularités : séparation incomplète des jeunes pour gamètes et des zygotes. Parasitisme : pouvoir de multiplication, hermaphrodisme. Raccourcissement de l'ontogénie | 26 |
| 16. — <i>Entamoeba tetragena</i> . — Paroi intestinale. Ontogénie; suppression d'une division. Raccourcissement, continuation de l'évolution de l'espèce précédente. Autogamie | 28 |
| 17. — <i>Thécambies</i> . — Enveloppe ou coquille. <i>Diffflugia</i> , <i>Euglypha</i> , <i>Arcella</i> | 30 |
| 18. — <i>Morphologie de la coquille</i> . — Nature histologique de l'enveloppe; protection; kyste fermé; coquille pylomée ou perforée. Coquilles agglutinantes; ciment calcaire; coquilles exclusivement minérales. Arran- | |

| | |
|---|--------------|
| gement spontané des matériaux. Foisonnement protoplasmique au moment de la lorication | Pages. 18 |
| 19. — <i>Bathybius</i> . — HUXLEY 1868; analyse chimique. Dépôt de sulfate de chaux gélatineux. Protobathybius de BESSELS. Concrétions calcaires, leur nature d'algue cuirassée. | 34 |
| 20. — <i>Héliozoaires</i> . — Axopodes; leurs rapports constants avec un élément nucléaire. Vacuolisation du protoplasme; flottaison. <i>Wagnerella</i> . Variété des productions squelettiques | 36 |

Sarcodiaires rhizopodes.

| | |
|--|----|
| 21. — <i>Le genre Allogromia</i> . — Synonymie. Coquille pylonée; recouvrement de protoplasme à l'extérieur. Rhizopodie ou réticulation des pseudopodes, adaptation benthonique marine. Podostylie, son importance. | 38 |
| 22. — <i>Le genre Lieberkuhnia</i> . — Flexostylie; permanence du podostyle. Rapports avec la coquille. Signification de la podostylie et de ses deux aspects : orthostylie, flexostylie. Possibilité de développement ultérieur de la flexostylie seule | 39 |

Foraminifères imperforés.

| | |
|---|----|
| 23. — <i>Le genre Peneroplis</i> . — Description. Variabilité. Flexostylie de la loge centrale primitive. Perforation occasionnelle de cette loge; sa signification | 42 |
| 24. — <i>Dimorphisme</i> . — Différences de taille de la sphère centrale et de la coquille complète, perforations occasionnelles. Nummulites tertiaires par couples. Résultats des reproductions agame et sexuée; signification de la perforation et de l'orthostylie | 44 |
| 25. — <i>Formes cycliques</i> . — <i>Orbiculina</i> , cloisons supplémentaires. Diverses espèces d' <i>Orbitolites</i> . Habitat côtier; adaptations; aplatissement, fragilité, incubation | 46 |
| 26. — <i>Formes miliolides</i> . — <i>Cornuspira</i> , <i>Ophthalmidium</i> , <i>Spiroloculina</i> , <i>Biloculina</i> ; formes microsphériques quinque- et triloculines; morphologie de la languette du pylome. | 48 |
| 27. — <i>Le groupe des Imperforés</i> . — Signification claire des faits; deux séries évolutives; emplacement d' <i>Orbitolites tenuissima</i> ; interprétations aberrantes de RHUMBLER. | 50 |

Foraminifères arénacés.

| | |
|---|----|
| 28. — <i>Le genre Astrorhiza</i> . — <i>Astrorhiza limicola</i> , <i>Haechelina gigantea</i> , <i>A. Arenaria</i> , <i>A. Angulosa</i> , formes distylopodes, fractionnement. | 53 |
|---|----|

| | |
|--|--------------|
| 29. — <i>Le genre Rhabdammina; comparaison des deux genres.</i> — Description des espèces; parallélisme des deux genres; influence du ciment sur la morphologie. Primitivité; réduction du nombre des podostyles jusqu'à deux minimum; les formes considérées comme « Neulinge » RHUMBLER. | Pages. 54 |
| 30. — <i>Divers polystylopodes.</i> — <i>Placopsilina</i> ou <i>Tholosina</i> ; influence de la fixation. <i>Haliphysema</i> et <i>Prophysema</i> . <i>Thurammina</i> . <i>Saccammina</i> . Monopodostylaires tubulaires | 57 |
| 31. — <i>Le groupe des Arénacés.</i> — Polystylopodie, caractère benthonique primitif. Accroissement pachystylaire, conséquence de l'agglutination. Fixation, cause de différenciation, podostyle apical; port arborescent de <i>Haliphysema</i> ; collagénolite et perforations de <i>Thurammina</i> . Arénisation secondaire de flexostyles. | 60 |

Foraminifères perforés.

| | |
|---|----|
| 32. — <i>Principaux types de Perforés.</i> — <i>Lagena</i> ; concomitance des trois caractères orthostyle, vitreux et perforé. <i>Nodosaria</i> . Formes spiralées; leur orthostylie. Valeur systématique des perforations, leur origine. . | 63 |
| 33. — <i>Eozoon.</i> — Description; interprétation comme foraminifère perforé, ou comme formation minéralogique inorganique. | 65 |

Foraminifères flottants.

| | |
|---|----|
| 34. — <i>Conditions de flottaison.</i> — Intérêt d'une étude plus détaillée; méthode. Conditions négatives. Exemple des Hélozoaires. Importance des communications protoplasmiques avec l'extérieur, leur raison d'être; répartition variée des adaptations | 66 |
| 35. — <i>Le genre Globigerina.</i> — Flottant dominant; description des espèces; groupes multi-mono- et parapyloqués. <i>Orbulina</i> . <i>Globigerina</i> ooze | 68 |
| 36. — <i>Autres formes flottantes.</i> — <i>Pulvinulina</i> , <i>Sphaeroidina</i> , <i>Candeina</i> , <i>Pullenia</i> . <i>Cymbalopora</i> , flottaison temporaire et ses causes. Loges incubatrices. <i>Cymbalopora</i> et ses adaptations benthoniques. | 71 |
| 37. — <i>Historique des Foraminifères.</i> — Nummulites de grande taille, dans l'antiquité et à la renaissance. « Tableau méthodique » de D'ORBIGNY, 1826. DUJARDIN, 1835, organisme sarcodaire. MAX SCHULTZE, 1854, sarcode et protoplasme. CARPENTER et consorts, 1862, « Introduction », classification, darwinisme. Monères et polythalamie. Isomorphes triples; familles de BRADY, 1885. NEUMAYR, 1887, RHUMBLER, 1895 | 73 |
| 38. — <i>Evolution des Foraminifères.</i> — Flexostylie et orthostylie. Arénisation. Série flexostyle imperforée; série flexostyle perforée; modification en croissant de la première loge. La série arénacée; segmentation des monostylopodes tubulaires | 77 |

Radiolaires.**Acanthaires.**

Pages.

39. — *L'organisme acanthaire*. — Description. Morphologie de la capsule centrale. Algues symbiotiques 79
40. — *Piquants*. — Composition chimique. Nombre, loi de MÜLLER; forme et orientation, POPOFFSKY; évolution. Coquille apophysaire 81
41. — *Principaux types d'Acanthaires*. — *Lithoptera*, *Amphilonche*; formes à coquille : *Dodecapsa*, *Sphaerocapsa*; type hexalaspide *Hexaconus*, *Diplocalpus*. 83

Péripylés.

42. — *Le genre Actissa*. — Description, signification du caractère péripylé; absence de squelette; vacuolisation intra-capsulaire. Réalité du genre. Rapports des axes capsulaires, leur importance. Groupe des Péripylés. 85
43. — *Péripylés sans coquille*. — Perfectionnement de la vacuolisation; squelette spiculaire, formation du spicule tétraradié. Formes coloniales, leur évolution. Coquille exceptionnelle. 88
44. — *Première coquille sphéroïde*. — Coquille maillée hexagonale à barres minces, sa signification morphologique. Épaississement graduel des travées. Confirmation de la direction d'évolution. 91
45. — *Coquilles multiples*. — Fixité de la coquille, incapable de suivre l'accroissement. Nouvelle coquille concentrique sus-calymmaire; épines de soutien. Coquilles incomplètes. Accroissement de la capsule centrale; résorption des coquilles internes; leur situation intracapsulaire. Maillage des coquilles successives. 93
46. — *Stylosphérides*. — Division des Sphéroïdes. Deux piquants égaux : *Xiphosphaera*, inégaux *Xiphostylus*. Nature des inégalités, leur sériation concordante avec celle du maillage. Relations phylétiques. Piquants accessoires 95
47. — *Staurosphérides*. — Réduction des stades de maillage; spongomodification 98
48. — *Cubosphérides*. — *Hexastylus* simples; coquilles multiples, anomalies dans la succession du maillage; coquilles calymmaires et coquilles apophysaires. 98
49. — *Astrosphérides*. — Réduction de volume de la coquille interne; précocité des enveloppes apophysaires. *Octodendron* 100
50. — *Rapports des groupes Sphéroïdes*. — Homaxonie de la capsule centrale. Coquille calymmaire glabre, son rôle. Épines et piquants. Généalogie, groupes parallèles. Coquille apophysaire et distance des piquants. 101

51. — *Prunoides*. — Description de types : *Druppula*, *Prunocarpus*, *Cromyotractus*, *Panartus*. Sphéricité de la coquille interne. Formes à deux piquants; capuchons polaires, étranglement. Changement d'orientation de l'axe principal; lorication annulaire précoce. 103
52. — *Discoïdes*. — Réduction de l'axe principal; symétrie stauraxone. Enveloppes équatoriales à maillage interne serré. Rayons et zones interradiaires; leur origine différente. 107
53. — *Porodiscides* et *Pylodiscides*. — Formation précoce d'anneaux équatoriaux. *Triolena*, sa simplification secondaire; nouvelle évolution, ses principes. 109
54. — *Larcoïdes*. — Orientation des axes. Les trois anneaux successifs. Comparaison avec les *Prunoides* et les *Discoïdes*. Formation successive adaptative à l'accroissement. *Larnacilla*; son évolution parallèle à celle des *Pylodiscides*. 111
55. — *Tholonides* et *Lithélides*. — Fermeture précoce des anneaux en loges. Formes spirales par précocité d'une seule lame. Possibilités de la spiralisation. Croissance centripète des piquants connecteurs. Polythalamie. 113

Monopylés.

56. — *Structure monopylée*. — Concentration des perforations en une plaque; podocone. Formes nues; trois types squelettiques, leurs relations. Importance de la régression; morphologie des coquilles coniques et des coquilles continues simples. 115

Tripylés.

57. — *Structure tripylée*. — Astropyle et parapyles de la capsule centrale; double membrane. Phæodium, ses diverses interprétations. Variations du squelette; origine de sa structure tubulaire creuse. 118
58. — *Squelette spiculaire*. — Formes nues. *Dictyocha*; Cémentellides; Cannoraphidés; Aulacanthidés; formation tubulaire. 119
59. — *Coquille continue*. — Sagosphérides, Aulosphérides; Cannosphérides à deux coquilles. Coquilles diatomacées pylonées : Phæogromides; Challengérides, Médusettides. Coquilles maillées; Castanellides. Circoporides, Tuscarorides. 121
60. — *Capsule centrale, organe de flottaison*. — Vacuolisation et hypertrophie de la capsule centrale; ses conséquences; phæodium extérieur, résorption de la coquille, squelette phæodaire, *Planktonetta*, *Nationalletta*, *Atlanticella*. Formes diverses. 124
61. — *Coquille bivalve*. — Structure phæoconche; galéa, son rôle mécanique supposé; son utilisation secondaire comme réceptacle du phæodium. 126

| | |
|---|---------------|
| 62. — <i>Rapports phylogéniques; formation de la coquille.</i> — Tableau des structures; primitivité des formes nues. Multiplicité des formations squelettiques d'après HAECKEL. Importance des formes agglutinantes. Signification du filament axial | Pages. 128 |
| 63. — <i>Phylogénie de la coquille pylomée.</i> — Oblitération des secondes gaines et des mailles; disparition ontogénique des aiguilles. Pylome. Situation des Cannosphérides et des Aulosphérides, Phæoconches. Tableau | 130 |
| 64. — Radiolaires : généralités, historique | 134 |

Flagellés.

| | |
|--|-----|
| 65. — <i>L'organisation flagellée.</i> — Flagelle locomoteur, organe constant. Métabolisme de déformation. Évolution de la bouche. Variations du mode fondamental de nutrition. Multiplication. Stigmate, sa répartition, signification du pigment rouge | 136 |
| 66. — <i>Choanoflagellés.</i> — Collerette, historique; pseudopode capteur hypertrophié, adaptation à la fixation et au régime microphage. Rapports avec les Éponges. Progression renversée | 139 |
| 67. — <i>Parasitisme.</i> — Stades successifs. Types de flagellés parasites; polyphylétisme. Développement de l'appareil locomoteur. Morphologie de la membrane ondulante | 141 |
| 68. — <i>Spirochètes.</i> — Description. Affinités trypanosomes; rôle pathologique et médication arsénicale. Affinités avec les microbes. Rôle des intermédiaires pour la transmission des hémoparasites. | 144 |

Chlamydomonades.

| | |
|---|-----|
| 69. — <i>Description des genres.</i> | 146 |
| 70. — <i>Origine de la forme tabulaire.</i> — Importance de la série évolutive; constance du caractère biflagellé, arrangement tabulaire primitif, conséquence de la fixation; formation coloniale encroûtante, stade phylogénique | 148 |
| 71. — <i>Modification de la forme tabulaire.</i> — Morphologie des formes en couronne; répartition générale des cellules. Incurvation, procédé de raccourcissement ontogénique. Forme massive, ses inconvénients pour la nutrition végétale. Tableau. Analogies métazoaires trompeuses. | 150 |

Dinoflagellés.

| | |
|--|-----|
| 72. — <i>Les formes primitives.</i> — <i>Prorocentrum</i> ; caractères généraux du groupe. <i>Podolampas</i> . Théorie de la migration; théorie du retournement. | 153 |
|--|-----|

| | |
|---|---------------|
| 73. — <i>Péridiniens et Dinophysides</i> . — <i>Ceratium</i> ; situation phylogénique intermédiaire; migration en avant après retournement. <i>Gymnodinium</i> . Rainures de <i>Podolampas</i> . Dinophysides, développement des crêtes . . . | Pages. 155 |
| 74. — <i>Rapports avec les Radiolaires et les Diatomées</i> . — <i>Monaster</i> , <i>Gymnaster</i> , <i>Amphitholus</i> (Schütt). Squelette; spore gymnodinide des Radiolaires. Variations au stade larvaire et pédogénèse. Spores de <i>Phæoconches</i> comme origine des Dinoflagellates. | 158 |
| 75. — <i>Genre de vie</i> . — Rôle planctonique. Répartition dans les courants tropicaux (CHUN); adaptation à la viscosité de l'eau. Phosphorescence. | 159 |
| 76. — <i>Cystoflagellés</i> . — <i>Noctiluca</i> ; sporulation localisée. Phosphorescence périodique. <i>Septodiscus</i> et <i>Craspedotella</i> ; rôle de la face concave et du velum. | 161 |

Sporozoaires.

| | |
|---|-----|
| 77. — <i>La structure grégarine</i> . — <i>Monocystis</i> ; locomotion. Particularités de la reproduction en rapport avec le parasitisme | 163 |
| 78. — <i>Répartition et classification des Grégarines</i> . — Ubiquité des Sporozoaires; limitation des Grégarines aux Invertébrés, des Grégarines composées aux Arthropodes. <i>Ophryocystis</i> ; Anisogamie; <i>Aggregata</i> ; origine de la migration parasitaire | 165 |
| 79. — <i>Coccidies</i> . — Station intracellulaire permanente; simplification de l'organisation. Mouvements. Action pathologique et reproduction. Anisogamie | 168 |
| 80. — <i>Hémosporides, malaria</i> . — Parasitisme sanguin intraglobulaire; sporulation simultanée et accès fébrile; conjugaison chez <i>Anopheles</i> , infectiosité de l'insecte; immunité par infection répétée; récidives par parthénogénèse; moyens prophylactiques. | 170 |
| 81. — <i>Divers types d'Hémosporides</i> . — Répartition; absence de kystes; <i>Babesia</i> | 172 |
| 82. — <i>Cnidosporides</i> . — Télsporides et Néosporides; spores pluricellulaires; cellules urticantes; <i>Nosema</i> ; action pathologique. | 174 |
| 83. — <i>Affinités des Sporozoaires</i> . — Affinités impossibles : champignons, métazoaires, infusoires, foraminifères. Théorie euglénoïde et théorie amœboïde. Néosporides d'amœboïdes. Polyphylétisme des Télsporides. | 176 |

Ciliés.

| | |
|--|-----|
| 84. — <i>L'organisation ciliée</i> . — <i>Paramœcium</i> ; "infusoires"; évolution des cils; bouche; fixation. | 179 |
| 85. — <i>Divers ordres de Ciliés</i> . — Holotriches, hétérotriches, péritriches. Rapports des groupes | 181 |

| | |
|--|---------------|
| 86. — <i>Origine des Péritriches.</i> — Théorie de BÜTSCHLI; fixation ventrale d'hypotriche; orientation de la division. Dérivation par FAURÉ-FRÉMIET. | Pages. 182 |
| 87. — <i>Évolution du pédoncule.</i> — Bouquets de cils fixateurs; ventouse entourante; sécrétion de tubes chitineux. Structures successives. Cercle cilié revenant chez la microgamète de <i>Vorticella</i> | 184 |
| 88. — <i>Acinètes.</i> — Description; divers types; morphologie des tentacules; théorie hélizoaire et théorie de ciliaires | 186 |
| 89. — <i>Origine des Ciliés.</i> — Nature de la ciliation; rapports avec flagellés, <i>Multicilia</i> . Simplicité secondaire d' <i>Opalina</i> . Type chasseur primitif; absence de descendance | 189 |

Protozoaires en général.

| | |
|---|-----|
| 90. — <i>Classification.</i> — Organes de locomotion, de nutrition et de reproduction. Série évolutive, sarcodinaire, flagellé, cilié. | 191 |
| 91. — <i>Ontogénie.</i> — Stades divers. Ontogénie récapitulative des métazoaires, ses conditions; différence avec les protozoaires. Les mastigamibes pris comme point de départ. Stades secondairement intercalés et stades d'hérédité | 193 |
| 92. — <i>Forme primitive.</i> — Amibe ou microbe. Origine de la vie, notre ignorance absolue. Génération spontanée; spores météoriques. Formations répétées. La vie est un mystère | 195 |

PROTOZOAIRE

PREMIERS ANIMAUX

1. — *Amœba*. — L'invention du microscope a permis la découverte d'un monde nouveau, celui des infiniment petits. Parmi ces objets, il y a beaucoup d'êtres vivants. Le plus célèbre des premiers observateurs est ANTON VAN LEEUWENHOEK (Amsterdam, 1632-1723), bientôt suivi par un grand nombre de travailleurs. L'état rudimentaire de la science ne permettait pas des interprétations exactes et rationnelles; souvent même l'esprit scientifique faisait quelque peu défaut; mais l'incitation de la simple curiosité a pourtant amené l'accumulation des faits. Ces amateurs qui regardaient au microscope pour leur amusement ont préparé les matériaux pour l'avenir.

Un exemple typique est ROESEL VON ROSENHOF, naturaliste amateur, micrographe et artiste, au XVIII^e siècle. Il a publié, sous le titre : *Insektenbelustigung*, des observations microscopiques qu'il illustrait lui-même. Dans le troisième fascicule paru à Nuremberg en 1755, il décrit un objet trouvé parmi les débris de plantes aquatiques : une goutte de matière gélatineuse granuleuse, changeant constamment de forme par l'émission de lobes ou digitations et se déplaçant comme par un lent mouvement de reptation. ROESEL donne dix-neuf figures colorisées des états successifs d'un même individu.

Quand les naturalistes se mirent à découvrir des animaux nouveaux, non connus du vulgaire, ils durent bien leur donner des noms. TREMBLEY, découvrant, en 1740, dans les fossés du château de Sorgvliet près de La Haye, un petit polype, le désigna, en 1744, comme « polype d'eau douce à bras en forme de cornes »; c'était un peu long. ROESEL donna à son être le nom de « kleine Proteus », du Protée de la mythologie grecque, lequel avait aussi la faculté de changer de forme.



L'accumulation des connaissances rendit indispensable une nomenclature plus précise et un recensement exact; les deux nécessités sont connexes. La gloire de LINNÉ (1707-1778) consiste en la création de la nomenclature scientifique et la confection d'un catalogue, le célèbre *Systema Naturæ*. Le principe de la nomenclature est binaire et fondé sur la notion de l'espèce. « L'espèce est ce qui a été créé », dit LINNÉ; les espèces ayant un certain degré de ressemblance sont réunies en une catégorie supérieure, le genre. Ainsi, le genre *Equus* comprend les espèces *E. caballus*, le cheval; *E. Asinus*, l'âne. LINNÉ dénomma l'organisme de ROESEL *Volvox Chaos* en 1760.

Mais, en 1766, le naturaliste PALLAS le nomma *Volvox proteus*; LINNÉ, 1767, *Chaos protheus*; MÜLLER, 1786, *Proteus diffluens*. Toutes ces dénominations rappellent la même idée, la variabilité de la forme, en langue latine. Les dénominations qui suivirent sont encore la même chose, mais en grec. BORY DE SAINT-VINCENT, dans le *Dictionnaire classique d'Histoire naturelle*, en 1824, dit *Amibe*, permutation, changement; pour des raisons de purisme linguistique EHRENBURG, 1831, dit *Amæba*, nom qui est resté.

C'est là ce qu'on désigne comme synonymie, l'absurdité de plusieurs noms pour le même objet, sans autre résultat que la complication et la confusion.

La masse gélatineuse de l'Amibe montre dans son intérieur des courants, visibles par les granules entraînés; ces courants déforment le contour et produisent les prolongements ou digitations. Leurs bouts s'attachent au support, puis par une contraction attirent le reste du corps, dans lequel ils disparaissent. Ces prolongements temporaires servent à la locomotion et on les a nommés pseudopodes (ressemblant à des pieds, en allemand « Scheinfüßchen »). — Fig. 1.

La faculté de mouvement spontané, avec, pour conséquence, la locomotion, le déplacement, est, pour le vulgaire, la caractéristique de l'animalité, se distinguant non seulement du règne minéral, mais aussi du règne végétal. L'Amibe a donc immédiatement été considérée comme un animal.

2. — *Nutrition*. — Quand l'Amibe rencontre des débris ou d'autres organismes microscopiques, tels que Diatomées (algues brunes à

carapace siliceuse), filaments d'algues vertes, microbes, les pseudopodes peuvent s'attacher à ces objets et par leur contraction, les introduire dans la masse, où ils subissent des modifications qui les rendent méconnaissables; l'Amibe augmente graduellement de taille. Cette ingestion est une préhension d'aliments; l'objet ingéré est une proie, la modification qu'il subit est une digestion.

Généralement, il y a autour de la proie capturée une cavité; c'est de l'eau ingérée en même temps ou un liquide séparé de la masse, formé par sécrétion; c'est un suc digestif agissant sur la proie. Ces cavités sont les vacuoles nutritives. Comme dans toute digestion, la proie ne disparaît pas entièrement; il y a un résidu, qui est expulsé par une véritable défécation.

Les Amibes sont parfois d'une voracité étonnante. NERESHEIMER (Munich, 1905) a suivi la lutte d'Amibes contre des Nématodes (vers à mouvements très énergiques, comme les Anguillules du vinaigre); le Nématode succombe presque toujours; quand il a le malheur de toucher un pseudopode, il est pris. L'Amibe semble procéder par des efforts saccadés et le ver finit par être entièrement englobé; il est digéré en moins d'une heure. La tactique pour l'ingestion d'un long filament d'algue a été expliquée par RHUMBLER. — Fig. 2.

Quelques-uns de ces phénomènes ont pu être reproduits artificiellement. Un très mince filament de verre enduit de vernis shellac est ingéré par une goutte de chloroforme et expulsé quand le vernis est dissous; un fil de shellac seul, sans verre, est également ingéré et roulé en peloton. Or, avec du chloroforme, il ne peut être question d'une action vitale; c'est de la physique pure. La similitude avec les procédés de l'Amibe est certes remarquable; mais comme le fait observer NERESHEIMER, il y a chez l'Amibe une volonté, une spontanéité manifestes. Ces expériences ne sont pas la vie; elles démontrent uniquement que les phénomènes vitaux sont régis par les lois de la physique: dans le cas actuel, les lois de la tension superficielle des liquides. Elles ont pourtant une signification importante. Les fonctions de préhension paraissent au premier abord très compliquées, de nature psychique et le résultat d'une longue accoutumance, graduellement perfectionnée par une lente évolution physiologique. Les expériences démontrent au contraire que ces fonctions sont simplement des

conséquences de la structure semi-liquide de la matière vivante. Celle-ci n'a pas dû apprendre à ingérer; elle l'a fait tout de suite, toute seule. La remarque est de RHUMBLER.

Il faut insister sur le fait que ces explications mécaniques, physiques et chimiques sont insuffisantes; elles ne couvrent pas tout le phénomène; ces explications « causalmechanisch » nous font certainement mieux connaître le fonctionnement des êtres vivants, mais ne nous rapprochent pas de la solution intégrale du problème de la vie.

3. — *Excrétion.* — Dans la couche claire non granuleuse qui constitue la zone externe de l'Amibe, il se forme une petite cavité grossissant rapidement jusqu'à faire une forte saillie à la surface. Cette vésicule crève brusquement et expulse son contenu liquide à l'extérieur. C'est la vacuole contractile ou pulsatile. Au bout de peu de temps, les phénomènes se répètent.

Mesurant le diamètre de la vacuole et multipliant par le nombre de pulsations, on peut calculer le volume évacué en un temps donné. Les chiffres diffèrent beaucoup; il y a des différences entre les espèces, entre les individus et chez un même individu, suivant les conditions du moment; une température plus élevée augmente le nombre des pulsations. En tout cas, la quantité de liquide semble considérable: le volume du corps en une heure.

Chez les Protozoaires d'eau douce, la vacuole contractile est très constante. Cette constance, son activité, tendent à lui faire attribuer un rôle important. Elle évacue l'eau ingérée avec la proie, l'eau introduite par osmose pour la respiration, et dissous dans ces eaux, les matériaux azotés de la décomposition de la matière vivante, ce qui en ferait l'analogue de la fonction urinaire des animaux supérieurs. Cette eau tiendrait également en dissolution l'acide carbonique produit par la respiration. Toutes ces attributions sont plausibles, même probablement exactes; mais elles n'ont pas été démontrées expérimentalement; par exemple, l'urée n'a pas pu être reconnue par réaction chimique. C'est que l'expérimentation sur ces organismes microscopiques est difficile; pour l'urée, l'insuccès peut tenir à la forte dilution dans la grande masse d'eau évacuée.

Chez l'Amibe, la vacuole contractile participe aux courants inté-

rieurs, dans ce sens qu'il n'y a pas d'emplacement fixe. Chez les Protozoaires plus perfectionnés, recouverts d'une membrane et ayant par suite une forme déterminée, la vésicule contractile occupe toujours la même situation. Il peut y en avoir plusieurs, mais le nombre est assez limité. Chez les Protozoaires supérieurs, les Ciliés ou Infusoires proprement dits, il y a souvent des canaux d'amenée, régulièrement disposés, qui se déversent dans la vacuole contractile; il y a un système de drains permanents, mais non comme canaux avec parois distinctes, de simples lacunes dans la masse gélatineuse.

Outre les vacuoles contractiles, il peut y avoir aussi des vacuoles liquides plus permanentes; quand elles sont nombreuses, elles transforment la portion de matière gélatineuse en une mousse. Tel est le cas pour la zone externe chez certains Protozoaires flottants, surtout chez les formes marines. Chez les formes marines, il n'y a pas de vacuole contractile; on explique (plus ou moins!) cette absence par la densité plus grande de l'eau de mer, due aux sels dissous, ce qui change les conditions de l'osmose.

Cette vacuolisation abondante serait aussi en rapport avec l'excrétion; le liquide serait une dissolution de l'acide carbonique produit par la respiration. La généralité de la vacuolisation chez les formes flottantes suggère également une adaptation à la flottaison.

La matière vivante est plus lourde que l'eau de mer; mais la solution carbonique dans les vacuoles est moins dense (poids moléculaire de CO_2 44, NaCl 58), ce qui permet la flottaison (K. BRANDT, Kiel, 1895). L'éclatement de quelques vacuoles amène la descente de l'organisme; la formation à nouveau de vacuoles le remonte.

Le groupe le plus essentiellement flotteur est celui des Radiolaires; ils ont aussi la plus forte vacuolisation et, en même temps, la plus énergique respiration; leur consommation d'oxygène (à poids égal d'animal) est quarante fois celle de la grenouille.

Tous ces faits se tiennent logiquement et cette respiration exagérée peut être considérée comme une adaptation à la flottaison, pour fournir l'acide carbonique en quantité suffisante pour le fonctionnement des vacuoles.

4. — *Reproduction.* — Par suite d'une alimentation amenant plus

de matériaux qu'il n'en faut pour compenser les pertes, il y a augmentation de la matière vivante, accroissement de taille. Arrivé à une certaine dimension, l'Amibe s'allonge, s'étrangle au milieu et se divise en deux. Les deux moitiés se séparent, continuent à vivre, s'accroissent et se divisent de nouveau. Le phénomène est donc la production de nouveaux individus, la multiplication caractéristique de tout être vivant. Cette multiplication peut aussi être considérée comme un accroissement au delà de la limite de l'individu. Le nombre des individus croît en progression géométrique : 2, 4, 8, 16, 32, 64, etc.

L'opération paraît extrêmement simple. Mais parmi les nombreuses inclusions de l'Amibe (granules divers, vacuoles nutritives, vacuoles contractiles), il y a une masse nettement délimitée de matière vivante, qui se distingue généralement par une plus grande réfringence, résultant d'une densité plus grande; et surtout par son affinité pour certaines matières colorantes (carmin, couleurs d'aniline) : c'est le noyau ou nucleus. La division débute par le noyau et avec des détails très compliqués.

Chez les animaux supérieurs, la reproduction exige le concours de deux individus; ou pour exprimer autrement, la fonction de reproduction a été différenciée et spécialisée sur deux individus : l'un mâle, producteur de spermatozoïdes; l'autre femelle, producteur d'œufs; la reproduction est dite sexuée. Mais outre cette reproduction par œuf fécondé, il y a dans les groupes inférieurs aussi multiplication par division ou par bourgeonnement; c'est le mode asexué ou agame. Elle supplémente la multiplication sexuée mais ne la remplace pas; toujours après quelques générations asexuées, il y a formation d'éléments sexuels et production de nouveaux individus par conjugaison de ces deux éléments.

OEuf et spermatozoïde sont seulement une partie et même une infime partie du corps des conjoints; et dans cette partie seule se trouve la faculté de constituer un nouvel individu, de continuer la vie indéfiniment; ces produits sont donc, par leur effet, immortels. Le reste du corps, au contraire, a une existence limitée, temporaire, terminée par la mort; le corps (soma) est mortel et reste comme cadavre. Dans le cas de l'Amibe, l'intégralité du corps passe aux

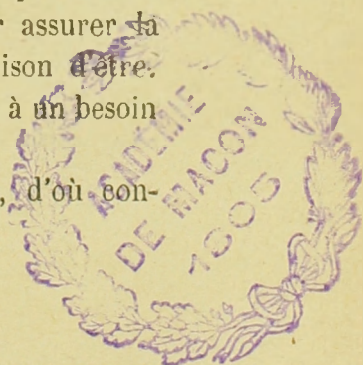
descendants, il n'y a pas de soma distinct restant comme cadavre. Les Protozoaires sont immortels. Dès lors, la mort n'est pas une conséquence nécessaire de la vie; la mort n'existe pas chez les Protozoaires, elle existe chez les Métazoaires (méta, après, animaux supérieurs aux Protozoaires); elle a donc été acquise secondairement et pareille acquisition n'est possible que si elle est avantageuse. L'avantage consisterait dans l'élimination régulière des individus fatigués, infirmes ou éclopés, l'espèce restant représentée par les individus les plus sains et les plus vigoureux. Toutes ces considérations sont de AUG. WEISMANN (Fribourg).

Des expériences de culture continue avec des Infusoires (Ciliés) ont montré des altérations, interprétées comme vieillesse, sénilité; non dans le cours de l'existence d'un individu, mais dans le cours d'une série de générations par division (BÜRSCHLI, 1882). A ce compte, l'espèce serait bientôt éteinte et le Protozoaire ne serait pas d'essence immortel. Mais on constate aussi la réunion de deux Infusoires, la conjugaison, avec des échanges nucléaires comme pour l'œuf et le spermatozoïde des Métazoaires; après quoi les Infusoires redeviennent normaux (MAUPAS, Alger, 1888).

Ces expériences de cultures prolongées ont été assez souvent répétées et ont d'abord confirmé les résultats de BÜRSCHLI et de MAUPAS. Plus récemment, les résultats ont été contradictoires. Une série de deux mille générations pendant quarante et un mois de *Paramecium aurelia* n'a montré aucune tendance à la dépression sénile et à la conjugaison (WOODRUFF); les résultats antérieurs seraient la conséquence d'altérations par les conditions artificielles défavorables, toujours le même milieu de culture; en variant les liquides, on maintient la santé. D'autres expériences semblent démontrer des influences de variétés ou de races différentes. La question n'est donc pas définitivement résolue.

Mais il y a une considération d'ordre général : si la reproduction par voie agame, par simple division, était suffisante pour assurer la perpétuité de l'espèce, la conjugaison n'avait pas de raison d'être. Or, elle existe, même elle est générale, elle répond donc à un besoin réel, essentiel.

On a créé toute une nomenclature (même plusieurs, d'où con-



fusion) pour ces phénomènes. Les conjoints sont dits gamètes (gameo-mariage); quand ils sont égaux, ce sont des isogamètes; quand ils sont inégaux, des anisogamètes; alors distingués en macrogamètes grands (l'œuf) et microgamètes petits (le spermatozoïde). Le produit de la conjugaison est un zygote (réunion).

5. — *Absence de différenciation.* — Les animaux supérieurs, qui seuls fixent l'attention du vulgaire, sont composés d'un très grand nombre d'organes différents, accomplissant chacun une fonction spéciale; la vie résulte du fonctionnement harmonique de tous ces organes. Il y a, au point de vue physiologique, spécialisation des fonctions, se traduisant par des différenciations anatomiques. L'idée d'animal comporte une structure très compliquée; dans le langage ordinaire, les termes animal et organisme sont synonymes.

La spécialisation physiologique des fonctions correspond à la division du travail dans l'industrie et dans les sociétés. Elle est l'efficacité plus grande, le progrès, la supériorité; elle n'est possible que par le concours de nombreux individus, groupés en agglomérations compactes.

Aucune de ces conceptions n'est applicable à l'Amibe. Sauf le noyau, il n'y a aucune différenciation anatomique, aucun organe délimité; l'être est une simple gouttelette de matière gélatineuse, d'apparence homogène, sans aucune structure; la forme même, constamment modifiée par les pseudopodes, n'a aucune fixité. L'être est unique, non composé de parties. Et pourtant cette masse accomplit toutes les fonctions vitales et dans chacune de ses portions.

On reconnaissait bien des degrés dans la complication des animaux; une des principales préoccupations des zoologistes de la première moitié du XIX^e siècle, était l'établissement de la série animale, de l'échelle organique; on essayait de ranger les êtres de façon qu'une forme était plus compliquée que la précédente, plus simple que la suivante; l'homme occupait naturellement le sommet; il y avait simplification graduelle. Mais poussée à un degré tel, comme chez l'Amibe, la vie devenait difficile à concevoir. Les naturalistes, qui sont en somme de leur temps et influencés par les idées régnantes, partageaient ce sentiment. La reconnaissance

de cette simplicité extrême a eu beaucoup de mal à s'implanter.

Une circonstance a contribué à retarder. La plus haute autorité en microscopie de 1830 à 1860 était EHRENBERG (Berlin). Travailleur infatigable, il avait examiné les dépôts marins, les couches géologiques, les poussières de l'air, la faune microscopique des eaux douces et des mers, décrivant une infinie variété de formes. Malheureusement, les interprétations étaient défectueuses; les diverses vacuoles et inclusions étaient des estomacs multiples, des glandes génitales, des organes sensoriels. Le titre d'un de ses principaux ouvrages est à lui seul un programme : *Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen*, 1838. La difficulté des observations microscopiques explique bien des erreurs, pourtant EHRENBERG donnait un peu trop de part à l'imagination. Mais ce qui était plus grave, c'était son entêtement devenu proverbial; tous les autres travaux, surtout quand ils étaient en contradiction avec les siens, il les ignorait systématiquement; rien ne pouvait le faire revenir d'une opinion une fois formée. Il a beaucoup fait connaître, mais il a aussi beaucoup embrouillé.

L'organisme protozoaire est pourtant susceptible de plusieurs perfectionnements. Une enveloppe membraneuse donnant une forme fixe a déjà été mentionnée; elle peut s'imprégner de substances minérales, calcaire ou silice, donc un squelette conservable comme fossile; dans les groupes des Foraminifères calcaires et des Radiolaires siliceux, ces squelettes sont variés à l'infini, et vont jusqu'à une grande complication. Les pseudopodes temporaires deviennent des appendices permanents, des fouets ou flagelles; ou une couverture de cils vibratiles, lesquels peuvent se grouper en bouquets, en lames, en cirrhes. Un orifice permanent dans la membrane sert de bouche pour l'ingestion de la nourriture. La complication du système excréteur a déjà été mentionnée. Le noyau peut se différencier en deux parties, l'une dirigeant les phénomènes de nutrition, l'autre présidant aux mouvements et à la reproduction. L'Amibe est parmi les formes les plus simples et que, pour cette raison, on peut considérer comme primitives.

6. — *Théorie cellulaire.* — L'examen microscopique des tissus

végétaux a montré dès le début qu'ils n'étaient pas homogènes. En 1667, ROBERT HOOKE (mathématicien, physicien, de son état architecte; après l'incendie de 1666, Londres a été rebâti sur ses plans) publia des dessins de minces tranches de liège; la masse était creusée de cavités assez régulièrement disposées; il compara l'ensemble à un gâteau de cire d'abeille et les cavités du liège aux cellules du gâteau.

GREW et MALPIGHI (1671) généralisèrent cette observation, mais modifièrent l'interprétation : l'élément essentiel est, non une masse homogène creusée de cavités, mais des vésicules ou utricules à parois propres, se soudant. Ces idées restèrent courantes durant tout le XVIII^e siècle. MIRBEL, au commencement du XIX^e siècle revint à l'idée et au mot de HOOKE; les opinions furent assez partagées; la notion de vésicules distinctes finit par prévaloir, mais par une inconséquence, le terme cellule fut conservé.

Les premiers observateurs, par exemple LEEUWENHOEK (globules sanguins des Poissons), avaient vu occasionnellement dans l'intérieur une petite masse distincte. Le botaniste anglais ROBERT BROWN (1831) montra la généralité du fait chez les végétaux et donna à cette inclusion le nom de noyau (grec « Karyon », noix).

La marche des idées est : découverte d'un fait isolé; plus tard reconnu fréquent et généralisé; mais la compréhension n'en est pas avancée; c'est toujours un détail, mais répété mille fois. Les théories viennent donner aux faits leur valeur et leur signification.

Le botaniste SCHLEIDEN (1838) considéra tous les tissus végétaux comme un assemblage de cellules plus ou moins modifiées, et le végétal lui-même comme une colonie de cellules, toutes provenues d'une cellule originelle unique, dans la graine, par des divisions répétées. Le noyau de BROWN est un élément essentiel; il se forme par condensation dans une masse homogène nommée blastème. Une mince membrane le recouvre; en un point, du liquide se loge sous cette membrane et la soulève; par augmentation de cette humeur interposée, la cellule se constitue en vésicule, avec le noyau accolé à la paroi.

La composition cellulaire et par conséquent l'unité histologique

(histologie, science des tissus) étaient donc la caractéristique des végétaux. Les tissus animaux paraissaient à SCHLEIDEN plus compliqués et non ramenables aux modifications d'un élément unique ; les animaux étaient donc caractérisés par la pluralité originelle des tissus. Mais dès l'année suivante, un jeune assistant du célèbre JOHANNES MÜLLER, de Berlin, THÉODORE SCHWANN (plus tard professeur à Louvain et à Liège) démontrait aussi la composition cellulaire des tissus animaux. La théorie cellulaire s'appliquait donc à tous les êtres vivants.

A cette époque régnait dans la science, et spécialement en médecine, la notion de force vitale, une force immatérielle réglant le fonctionnement harmonique des divers organes et étant l'unité psychique de l'individu ; en somme, c'était l'âme des théologiens. Mais si l'animal est une colonie et chaque cellule une individualité vivante, il faut une force vitale distincte pour chaque cellule, ce qui est une réduction à l'absurde. SCHWANN considérait ce résultat de la théorie cellulaire comme le plus important au point de vue philosophique.

Les animaux et les plantes supérieurs réalisent donc, par la multiplicité de leurs éléments constitutifs, la condition pour la division du travail et la spécialisation des fonctions. Mais que sont alors les Protozoaires ? Le nom avait été créé par GOLDFUSS en 1820 ; immédiatement après la théorie cellulaire, en 1841, SIEBOLD les considère comme unicellulaires, comparables par conséquent à la première cellule des animaux, à l'œuf fécondé. Il y a pourtant des Protozoaires composés de plusieurs cellules, parfois nombreuses, mais ce sont des colonies sans différenciation, tous les individus étant semblables et accomplissant les mêmes fonctions. Mais c'est par le groupement en colonies que les Protozoaires ont pu évoluer en Métazoaires à cellules différenciées.

7. — *Sarcode et protoplasme.* — Une particularité des cellules végétales est l'épaisseur et la netteté de la membrane et une forte vacuolisation du contenu, qui refoule la matière gélatineuse réellement vivante et le noyau, contre la paroi. C'est pourquoi la théorie cellulaire a d'abord été appliquée aux végétaux.

L'osmose est le passage des solutions à travers les membranes et le choix que ces membranes semblent exercer, laissant passer certaines substances, arrêtant les autres. Les faits principaux ont été signalés par l'abbé NOLLET au milieu du XVIII^e siècle, PARROTT en 1815, FISCHER en 1822. En 1827, le médecin français DUTROCHET fit de nombreuses expériences. Des membranes et des liquides de composition différente se trouvent partout chez les organismes; les phénomènes d'osmose doivent donc jouer un rôle considérable. DUTROCHET y vit l'explication, l'essence même de la vie; c'est la première des exagérations « causal-mechanisch »; elle a eu pour résultat de mettre en évidence, au point de vue physiologique, les membranes déjà très apparentes anatomiquement. Les membranes ont donc joué un rôle prépondérant au début de la théorie cellulaire.

Le naturaliste français DUJARDIN, étudiant, en 1835, les Foraminifères (voisins des Amibes), reconnut clairement l'absence de toute organisation; la substance vivante, à l'état pur et d'extrême simplicité, fut désignée par lui comme sarcode (grec « chair ») à cause de sa contractilité productrice de mouvement. L'idée est donc la même que pour les désignations de ROESEL « der kleine Proteus » ou d'Amibe. DUJARDIN eut le mérite de voir que cette simplicité pouvait s'allier avec une complication parfois considérable. Les coquilles enroulées des Foraminifères étaient considérées par tous les zoologistes comme des Céphalopodes, c'est-à-dire des Mollusques supérieurs, parents des Nautilus et des Ammonites fossiles. DUJARDIN ayant examiné des exemplaires vivants, les déclara sarcodiales. Il sut aussi se garder contre les exagérations d'EHRENBERG, qui a naturellement été son constant adversaire.

Nous avons vu que par suite des grosses vacuoles, la substance vivante des cellules végétales est refoulée contre la paroi, où elle avait échappé à l'attention. Le botaniste HUGO VON MOHL (1846) la reconnut et constata sa généralité. Cette couche était d'autant plus épaisse que la cellule était plus jeune et même au début elle existe seule avec le noyau. C'est elle qui produit la membrane; la membrane est une utricule secondaire, cette couche est l'utricule primordiale et sa substance est le protoplasme (première substance formée).

Évidemment, le protoplasme de MOHL est la même chose que le

sarcode de DUJARDIN; pourtant les deux notions coexistèrent longtemps sans se confondre; c'est une conséquence de la spécialisation excessive des études, de l'absence de vues d'ensemble. L'identité a enfin été reconnue par MAX SCHULZE (1854) et de nouveau par l'étude des foraminifères. La constatation du mouvement circulatoire dans le protoplasme végétal est une ressemblance très frappante avec les animaux.

En bonne justice, le terme sarcode, ayant la priorité, aurait dû être retenu et le terme protoplasme devait tomber en synonymie; c'est au contraire ce dernier qui a prévalu. L'influence prépondérante de l'Allemagne dans la zoologie scientifique y est pour quelque chose; les Français et les Anglais utilisent encore parfois le mot sarcode; les Allemands sont plus exclusifs; le plus récent et le meilleur traité sur les Protozoaires (DÖRFLER, 1911) ne le mentionne même pas.

Il importe de prémunir contre une erreur. Sarcode et protoplasme sont des termes collectifs; tous deux désignent des choses assez semblables, mais en réalité ces choses sont fort différentes. Le protoplasme est dans un cas, par exemple, une amibe, dans un autre cas, un œuf de mammifère; les produits de ces deux protoplasmes seront aussi différents que possible, dans les limites de la vie. Nous n'avons par la moindre idée de la nature de ces différences.

8. — *Composition du protoplasme.* — Outre beaucoup d'eau, l'analyse décèle C, N, H, O, et de petites quantités de P et S. La nature réelle de la combinaison, la formule de structure est fort incomplètement connue; elle est en tout cas fort compliquée; ce sont des albuminoïdes extrêmement instables, de natures diverses et mélangés.

HERBERT SPENCER a essayé de mettre les particularités de la matière vivante en rapport avec les propriétés des éléments composants. Il signale par exemple l'antithèse des propriétés: C infusible, les autres gazeux incoercibles; l'activité réactionnelle de O et l'inertie de N; la tendance à des réarrangements atomiques démontrée par les états allotropiques. En somme, l'argument revient à attribuer l'instabilité de la matière vivante à la dissemblance des éléments et leur tendance

à des changements; mais ces rapports ne sont pas logiquement évidents.

On peut faire une autre remarque. Les éléments sont les premiers termes des familles des métalloïdes; les éléments accessoires S et P sont les deuxièmes termes, de même que Si très répandu comme silice. Cette répartition des éléments de la matière vivante dans la classification chimique n'est probablement pas une coïncidence fortuite, mais nous ignorons absolument sa signification.

L'état physique du protoplasme est difficile à déterminer exactement; on le définit d'ordinaire comme semi-liquide, mais cela ne correspond pas à une conception bien précise et représentable. Quant à la structure anatomique, les opinions les plus diverses ont été émises : structure granulaire, fibrillaire, etc., avec une abondance de termes grecs. BÜTSCHLI (Heidelberg, 1895) a mis un terme à toutes ces discussions en démontrant la généralité de la structure alvéolaire et sa nature d'émulsion : le mélange intime de deux liquides non solubles l'un dans l'autre. Un des liquides est divisé en gouttelettes réparties dans la masse de l'autre; celui-ci apparaît donc comme un réseau dont les lames ou cloisons délimitent les vacuoles.

Les lames liquides ont été l'objet de travaux remarquables (Jos. PLATEAU, Gand, 1860). Les lames se rejoignent par trois, sous des angles de 120 degrés; elles travaillent en tension comme des membranes élastiques, d'où résulte la solidité de l'ensemble; tout cela se voit bien sur les mousses d'eau de savon ou de bière. Le mélange d'huile et de vinaigre, la « mayonnaise » de la cuisine, est d'autant plus ferme qu'elle est plus « travaillée », c'est-à-dire que la division a été poussée plus loin. Tout en donnant par leur union une masse bien délimitée, quasi solide, chacun des éléments garde complètement sa nature liquide; de là résultent la mobilité des parties, la possibilité de courants intérieurs, de déformations de l'ensemble quand en un des points la tension superficielle vient à changer. Ce chapitre nouveau de la physico-chimie est la chimie des colloïdes (WILH. OSTWALD, Leipzig).

Dans le protoplasme, le réseau est la coupe optique des lames; les fibres résultent de l'alignement des vacuoles; les granulations sont dans les nœuds du réseau. La structure alvéolaire se voit non seule-

ment sur les préparations, mais souvent aussi sur le vivant, sans aucun traitement; elle n'est donc pas un produit artificiel, causé par les réactifs. — Fig. 3.

Avec de l'huile et du savon, BÜTSCHLI a fait des émulsions à vacuoles microscopiques, en palissade à la surface, formant à l'intérieur un réseau; de petites parties de cette émulsion mises dans l'eau émettent des prolongements pseudopodiques temporaires et se déplacent comme une Amibe. L'imitation est réellement remarquable.

Il importe de ne pas confondre ces vacuoles ou alvéoles constitutives du protoplasme, vacuoles d'émulsion, avec les autres vacuoles contractiles, nutritives, etc., beaucoup plus grandes.

9. — *Métabolisme*. — Au point de vue mécanique et chimique, la vie est la production de forces par l'oxydation de la matière vivante; conformément aux tendances des éléments composants, cette respiration destructive du protoplasme produit CO_2 , H_2O , des produits ammoniacaux NH_3 sous forme d'urée. Toutes ces substances doivent constamment être éliminées (excrétion).

Un être vivant ne pourrait se maintenir s'il ne réparait pas ces pertes, s'il n'avait pas le pouvoir de transformer en sa propre substance, des matières étrangères, les aliments (nutrition). Sous l'apparence de la fixité, il y a donc un changement continu dans la substance d'un être vivant; des parties sont détruites, des parties sont reconstituées. Ce double mouvement d'assimilation et de désassimilation, qui est l'essence même de la vie, a été nommé métabolisme (grec « changement »).

Il faut signaler de suite, pour éviter la confusion, que ce même terme a été appliqué aux déformations passagères de quelques organismes flagellés, entourés d'une enveloppe non rigide; ces organismes n'ont plus le protoplasme nu des Amibes; leur coquille n'est pas minéralisée, elle est restée membraneuse et suit les mouvements du protoplasme intérieur. Le terme métabolisme a donc deux sens tout à fait différents.

La nourriture des animaux est du plasma déjà formé; la proie est composée d'autres animaux (régime carnivore) ou de plantes (régime herbivore, phytophagie). Le stock disponible de protoplasme ne tar-

derait pas à s'épuiser s'il n'était constamment renouvelé. Les plantes assurent ce renouvellement ; reprenant l'acide carbonique, la vapeur d'eau, les composés azotés ammoniacaux, elles les ramènent à des combinaisons plus compliquées, capables d'être facilement transformées en protoplasme.

Au point de vue mécanique, ou plus exactement thermo-chimique, la réunion des éléments en protoplasme ou en les albuminoïdes qui le constituent, est une opération endothermique, qui absorbe de l'énergie. La destruction du produit, sa transformation en composés plus simples est, au contraire, une opération exothermique, libérant la même quantité d'énergie ; il s'y ajoute la chaleur de combustion pour former CO_2 et H_2O . La source de l'énergie vitale des animaux réside donc dans leur plasmophagie, et est facile à comprendre. Mais il n'en est pas de même de l'activité des végétaux ; l'énergie qu'ils accumulent à l'état potentiel dans la formation de protoplasme doit venir de quelque part. La force utilisée est la lumière solaire ; l'appareil pour l'utiliser est une portion de protoplasme de la cellule végétale, coloré en vert ; la substance colorante est la chlorophylle, la masse colorée est désignée comme chloroplaste. Le végétal édifie du protoplasme ; il est plasmodome.

Le métabolisme du protoplasme végétal n'est pourtant pas différent de l'animal ; il subit également une oxydation destructive et pendant la nuit, quand les plantes ne sont pas illuminées, elles dégagent CO_2 . La différence porte uniquement sur la fonction de nutrition ; le végétal a une nourriture toute particulière, des substances inorganiques, oxydées, qu'il désoxyde ; l'oxygène qu'il dégage est un résidu de cette digestion. Pratiquement toutefois, les animaux plasmophages et les végétaux plasmodomes sont antithétiques et complémentaires ; ils se nourrissent l'un de l'autre, car les produits de l'oxydation du protoplasme sont précisément les composés repris par les végétaux.

Laquelle de ces deux fonctions est la primitive ? La plasmodomie végétale est productrice de matière vivante et semblerait donc antérieure, mais cette plasmodomie est un mode de nutrition, une particularité accessoire et non un procédé vital essentiel. La répartition de la fonction chlorophyllienne chez les Protozoaires tend très nette-

ment à la faire considérer comme une modification d'organismes plasmophages, comme une faculté acquise après. Le règne végétal n'est donc pas le tronc primitif de l'arbre généalogique des êtres vivants; il serait au contraire, une branche latérale, mais très ancienne, tout près de la base.

10. — *Organisations animale et végétale comparées.* — L'exemple de l'Amibe montre que la nourriture est composée de matériaux solides mécaniquement ingérés. Nous avons déjà constaté chez les Protozoaires à enveloppe, la différenciation d'un orifice buccal. Le traitement chimique solubilisateur est intra-cellulaire.

La différenciation qui élève les colonies de Protozoaires au grade supérieur de Métazoaire consiste en la formation d'une cavité pour la réception, l'accumulation et le traitement des aliments solides, à l'état particulaire. La paroi délimitant cette cavité est une double membrane de cellules juxtaposées, l'ectoderme externe, l'endoderme interne sécrétant les sucs digestifs pour le traitement extra-cellulaire de la nourriture et l'absorption du liquide en résultant. Au premier stade métazoaire, ce sac digestif gastréa est tout l'organisme; la cavité est l'archenteron ou intestin primitif. Dans toute la série des Métazoaires et malgré toutes les complications ultérieures, le sac ou le tube digestif reste unique; un animal avec plusieurs tubes intestinaux serait un contresens, même pour le vulgaire. C'est aussi un organe unitaire, car la formation de cette cavité a amené la colonie de protozoaires à constituer une nouvelle individualité, une unité d'ordre supérieur. — Fig. 4.

La nourriture solide des animaux, quand elle est végétale doit être cherchée; quand elle est animale c'est une proie qui fuit et qui doit être poursuivie, qui se défend et se débat et doit être maîtrisée. L'animal mangeur, brouteur ou chasseur, doit être mobile, actif, avoir des organes sensoriels qui le renseignent, être intelligent.

La nourriture des végétaux est gazeuse (CO_2 et H_2O dans l'air) ou dissoute dans l'eau du sous-sol (composés azotés); elle n'est jamais en morceaux et pénètre dans l'organisme par diffusion à travers les minces membranes des feuilles ou par les extrémités des radicelles. Comme adaptation à ce mode spécial de préhension des aliments, la

plante augmente ses surfaces absorbantes; elle développe une couronne de feuillage et un chevelu de racines. C'est tout ce qu'elle a à faire, car les vents, les courants et la diffusion, lui amènent sa nourriture. Il lui faut pourtant réaliser quelques conditions mécaniques. Le développement de la frondaison expose une large surface au vent et nécessite une tige rigide bien fixée; les racines, en étendant et enfonçant la zone de contact avec le sol pour augmenter la surface d'absorption, assurent en même temps l'ancrage. La tige développe un système de vaisseaux pour réunir l'aliment fourni par les racines avec celui fourni par les feuilles et pour répartir dans toute la plante les produits élaborés dans les chromoplastes des feuilles.

Toute cette organisation s'est développée quand la plante a quitté le milieu aquatique primitif pour le milieu aérien, c'est-à-dire quand elle a émigré de l'eau sur la terre ferme. Dans le milieu aquatique, les conditions sont plus simples; il n'y a pas la distinction entre l'aliment gazeux et l'aliment liquide dissous. Les plantes aquatiques primitives sont des filaments allongés ou des feuilles en larges lames, flottantes ou simplement ancrées, sans racines absorbantes et sans système vasculaire.

La nourriture animale ou végétale particulière a amené la concentration des éléments cellulaires, l'unité de l'organisme animal; la nourriture gazeuse ou dissoute du végétal a amené la multiplicité des parties et leur éparpillement; tout spécialement l'osmose généralisée, ne comporte pas un orifice d'ingestion unique et localisé, une bouche. Or, beaucoup de Flagellates chlorophyllés ont une bouche plus ou moins rudimentaire; ceci indique clairement que le mode primitif de nutrition était particulier animal, et que la plasmodomie chlorophyllienne est une modification secondaire.

Le peu de fixité de la limite entre animaux et végétaux, la transition fréquente et graduelle d'un mode de nutrition à l'autre, a été un des étonnements des naturalistes du commencement du XIX^e siècle.

11. — *Phénomènes nucléaires de la division cellulaire.* — On avait constaté depuis longtemps que la division cellulaire commençait par le noyau; on se représentait le phénomène comme simplement un étranglement de la masse nucléaire homogène et la séparation

des deux moitiés. Ce procédé existe, mais au lieu d'être la règle, il est l'exception. Le noyau subit toute une série de changements (karyokinèse ou mouvements du noyau, SCHLEICHER, 1878, étudiant à Gand, plus tard médecin à Anvers). La substance protoplasmique phosphorée fortement colorable, la chromatine, peut se trouver à divers états dans le noyau : diffuse, en granules, en un long cordon pelotonné (mitose, filament, FLEMMING). Pour la division, ce filament se coupe en fragments : chromosomes; lesquels se recourbent en anses et se mettent dans un plan équatorial : plaque équatoriale. A chaque pôle du noyau apparaît un granule brillant, le centrosome, d'où partent des vacuoles alignées en rayons protoplasmiques : asters. Les anses chromatiques se sont fendues en long et les deux moitiés de la plaque semblent tirées vers les pôles. La membrane nucléaire a disparu et il s'en reforme une autour de chaque groupe d'anses. Le protoplasme se divise à son tour. Ce procédé dans son ensemble est dit mitotique; l'autre, plus simple, est l'amitose. — Fig. 5.

Le nombre des chromosomes ou des anses est fixe pour toutes les cellules d'un animal, mais varie d'une espèce à l'autre. Ce nombre est toujours pair. Quand le nombre des anses est quelque peu élevé, les phénomènes sont difficiles à suivre; le grand Ver du cheval, *Ascaris megalcephala* a seulement quatre anses et est donc un excellent objet d'études (ED. VAN BENEDEN, Liège, 1883).

Les cellules dans les organes génitaux commencent par suivre la règle; mais à un moment donné, il se produit une division cellulaire, sans que les anses soient fendues; elles restent entières et sont réparties entre les deux cellules filles, dont chacune a par conséquent seulement la moitié du nombre normal, soit deux chez l'*Ascaris*. Cette division réductrice est caractéristique pour la maturation des produits sexuels. — Fig. 6.

La fécondation est l'union d'un spermatozoïde avec un œuf; les deux demi-noyaux en se réunissant, rétablissent le nombre normal des chromosomes; de par le mode de formation du nouveau noyau, ce nombre est nécessairement toujours pair. Il est évident également que les chromosomes sont les porteurs de l'hérédité. Le schéma montre que les anses restent distinctes, de sorte qu'on peut recon-

naître (parfois réellement) les chromosomes paternels et les chromosomes maternels. La réunion subséquente en un seul filament pourrait amener le mélange, mais les détails rendent probables que la fragmentation par coupure transversale sépare de nouveau les chromosomes primitifs.

Outre le petit nombre d'anses, l'*Ascaris* a encore la particularité de présenter ses œufs en une seule colonne; au même endroit, tous les œufs sont au même stade; ce qui a permis de suivre avec certitude la série des phénomènes de la maturation et de la fécondation.

Les éléments sexuels des métazoaires sont différenciés en œufs et en spermatozoïdes. Pour l'œuf, les deux divisions sont inégales, produisant trois cellules très petites et une seule très grande, ayant conservé la plus grande partie du protoplasme. Les trois petites cellules (globules polaires, corpuscules de rebut) disparaissent. L'œuf continue à s'accroître et en outre se charge de substances nutritives; le jaune d'un œuf de poule est la cellule-œuf hypertrophiée. Le spermatozoïde au contraire est beaucoup plus petit dès le début et les deux dernières divisions sont égales; son protoplasme est réduit à une mince couche et à un appareil locomoteur, la queue. De ces faits on peut déduire des conséquences importantes. Le protoplasme ne joue aucun rôle; la fécondation est un phénomène purement nucléaire; l'égalité des deux demi-noyaux ou pronucleus démontre l'influence égale des deux éléments. La différenciation est clairement une adaptation au sort ultérieur du zygote, dont le développement est assuré par l'accumulation dans un des éléments, d'une forte réserve nutritive. Cet élément est par là alourdi et rendu inerte; par compensation, l'autre élément est devenu d'autant plus actif.

Par sa généralité chez les Métazoaires, cette différenciation des éléments sexuels apparaît comme très importante; pourtant elle n'est qu'accessoire, facilitant la rencontre grâce à la mobilité du spermatozoïde, assurant le sort futur du zygote, mais ne touchant pas à l'acte essentiel, la constitution du nouveau nucleus. Cette remarque est nécessaire pour la saine interprétation des phénomènes et pour la compréhension de ce qui se passe chez les Protozoaires.

Les éléments reproducteurs ne sont qu'une partie des cellules qui composent l'organisme polycellulaire métazoaire; c'est la distinction

de WEISMANN en soma et en plasma germinatif, celui-ci logé dans les cellules sexuelles.

Les phénomènes de la fécondation dans le règne végétal sont identiques à ceux des animaux.

12. — *Phénomènes nucléaires dans la multiplication des Protozoaires.* — Cette identité des phénomènes dans les deux règnes ne se comprend que comme un héritage d'un ancêtre commun, qui ne peut être qu'un protozoaire. La sexualité s'étendrait donc également à ce groupe primitif; elle serait une loi, une nécessité de la matière vivante. La conjugaison déjà mentionnée est en effet déjà à première vue, quelque chose de comparable à l'union du spermatozoïde et de l'œuf. L'étude plus détaillée confirme cette impression; pendant leur conjonction temporaire, les Infusoires ciliés échangent des portions de noyau; de façon que le nouveau noyau de chacun des deux individus est composé d'une partie ancienne, lui appartenant en propre, et d'une partie fournie par l'autre conjoint.

Si donc on retrouve chez les Protozoaires la conjugaison nucléaire, ce sera toutefois avec certaines modifications; ou plus exactement, les phénomènes seront plus simples, plus primitifs; notamment tout ce que la pluricellularité de l'organisme métazoaire y a ajouté de complications, est naturellement impossible chez le protozoaire unicellulaire. C'est ainsi que la distinction en soma et plasma germinatif n'existe pas; les éléments copulants ne sont pas seulement des parties de l'organisme, c'est l'être unicellulaire tout entier.

On conçoit que pour toutes les circonstances accessoires, il puisse y avoir dans les divers groupes zoologiques, et même chez des formes voisines, des différences considérables. Nous avons vu que les protoplasmes sont secondaires; ainsi s'expliquent beaucoup d'apparentes anomalies. Tantôt, les deux individus copulants confluent entièrement, confondant leurs protoplasmes en un zygote unique; d'autre fois, le rôle du protoplasme est absolument nul, le phénomène se limitant strictement à un échange nucléaire, comme chez les Ciliés.

Dans tous les groupes, il y a des variations entre les deux éléments copulants et le groupement de ces différences en une série évolutive montre partout la même marche : de l'isogamie à l'anisogamie de

plus en plus prononcée, jusqu'à des états où les termes d'œuf et de spermatozoïde sont parfaitement appropriés. Cette spécialisation, cette différenciation des éléments, la caractéristique de la sexualité, n'est donc nullement une acquisition limitée aux Métazoaires; elle s'est déjà produite chez les Protozoaires et même plusieurs fois, d'une façon indépendante, sous l'empire des mêmes nécessités, agissant sur des organismes fort semblables et encore voisins. Comme pour les grandes lignes de l'organisation cellulaire, les Métazoaires sont les héritiers, les continuateurs directs des Protozoaires, continuateurs très conservateurs, nullement progressistes, car il est remarquable combien peu ils ont perfectionné ou innové. Au contraire, on ne trouve pas chez eux ces cellules compliquées à nombreux organelles accomplissant une variété de fonctions; sous ce rapport, il y a même rétrogradation. Les groupes protozoaires très perfectionnés et spécialisés n'ont pas évolué en métazoaires; ceux-ci proviennent de formes simples, primitives et le perfectionnement a consisté à répartir les diverses fonctions sur les diverses cellules de la colonie, chaque cellule ne faisant plus qu'une seule chose et restant elle-même relativement simple, tandis que c'est l'ensemble qui devient plus compliqué.

Tous les organismes passent dans le cours de leur vie individuelle par des états successifs différents; le jeune est différent de l'adulte, ne fût-ce que par la taille; cette évolution personnelle se nomme ontogénie, par opposition à l'évolution de la race dans les temps géologiques, qui est dénommée phylogénie, l'évolution de la branche (HAECKEL). Chez les Métazoaires, l'état ontogénique terminal, l'état adulte, est caractérisé par l'acquisition de la taille définitive et par le pouvoir reproducteur, la maturité sexuelle. Pour le vulgaire, cela semble tout naturel, parce que c'est le cas le plus fréquent; mais il y a des larves de Batraciens sexuées; et chez les Protozoaires, la conjugaison ne semble plus liée à un stade ontogénique déterminé. Souvent elle se produit avant une division multiple en spores très petites; d'autres fois au contraire, ce sont les produits de pareille sporulation qui conjuguent. A certains moments, l'organisme passe à l'état de vie latente sous une enveloppe protectrice, le kyste, avec ou sans multiplication. On a copieusement discuté sur les rapports entre ces divers phénomènes et, en somme, sans aucun résultat; il n'y

a pas de règle générale; mais il y a de nombreuses adaptations aux conditions particulières de chaque espèce, ce qui rend cette étude intéressante et d'une grande importance pour la bonne compréhension des formes. L'essentiel, c'est que dans un cycle ontogénique, la copulation se produise une fois.

13. — *Monères*. — Le noyau est une différenciation du protoplasme; il a une structure relativement compliquée et ses modifications successives témoignent d'une haute spécialisation. Ce ne peut donc être un état primitif, originel, et on peut concevoir un état antérieur plus simple, sans noyau. Ce sont les *Monères* de HAECKEL (*moneros*, simple) dont cet auteur a décrit de nombreux exemples (1866).

Pendant longtemps on a cru que l'œuf, après la fécondation, perdait son noyau par confusion dans la masse du protoplasme; les organismes à cellules nucléées commenceraient donc leur ontogénie en rétrogradant au stade monère plus primitif. De cette façon, il y avait rappel complet du développement progressif de la race dans les anciennes générations successives; l'ontogénie était un raccourci de la phylogénie, par rappel héréditaire (loi biogénétique de HAECKEL). C'était très beau.

C'était trop beau. Dans beaucoup de ces prétendues monères, les méthodes histologiques perfectionnées de coloration ont montré le noyau. Dans les œufs fécondés, la disparition du noyau était uniquement la dissolution de la membrane nucléaire et les couleurs d'aniline ont révélé les pronucleus. Les faits affirmés étant inexacts, naturellement les conclusions basées sur ces prémices erronées ne peuvent plus tenir. C'est ce qu'on n'a pas manqué de faire ressortir, dans les polémiques passionnées soulevées par les théories de HAECKEL; mais de ce que dans ce cas la loi biogénétique d'hérédité n'est pas applicable ou a été mal appliquée, il ne s'ensuit nullement qu'elle est totalement erronée. Elle domine l'ontogénie des Métazoaires; son applicabilité aux Protozoaires a été contestée à cause surtout de leur unicellularité; nous rencontrerons plusieurs cas où elle se manifeste clairement.

Les recherches histologiques des quinze dernières années ont consi-

dérablement modifié notre conception de la constitution du noyau : il n'a pas le monopole de la chromatine; cette substance est très fréquemment dispersée dans le reste du protoplasme, à l'état de grains isolés ou plus groupés; on l'a alors distinguée comme chromidies, « chromidial Apparat », existant conjointement avec un noyau. Si la dispersion est totale, on tombe dans le cas des Monères, mais sans la signification de primitivité et d'antériorité phylogénique, car l'éparpillement est secondaire et résulte du fractionnement d'un noyau unique préexistant. Cette interprétation paraît exacte dans beaucoup de cas.

Mais il y en a d'autres où l'état dispersé semble primitif; ce sont les microbes et les oscillaires ou algues bleues. HAECKEL aurait donc quand même raison; c'est l'opinion de spécialistes comme R. HERTWIG et DOFLEIN (1911).

Il y a cependant une différence. La conception de HAECKEL est une seule substance, exerçant toutes les fonctions vitales; or, chez les microbes et les oscillaires il y en a deux, le protoplasme ordinaire et la chromatine; au point de vue physiologique, la différenciation est déjà réalisée. Il manque uniquement, par rapport à la cellule ordinaire, la concentration de la chromatine en un noyau délimité. On peut considérer cette concentration comme un perfectionnement important; mais il est certainement de nature plutôt anatomique que physiologique.

ED. VAN BENEDEN (1870) a essayé de mettre plus de précision dans les termes; la substance vivante avec la chromatine est désignée comme plasson; après la différenciation, il distingue cytoplasme et nucléoplasme. Toutes ces distinctions sont logiques, mais pas toujours facilement applicables, d'autant plus qu'il y a entre les termes extrêmes, toutes les gradations possibles.

Sarcodiaires lobés.

14. — *Diverses formes d'Amibes.* — Les pages qui précèdent sont une introduction, donnant une vue d'ensemble et une première orientation. Quelques faits essentiels ont permis de se faire une conception suffisamment adéquate des objets réels, concrets et ont servi

de base pour exposer les tentatives d'explication, les hypothèses et les grandes questions soulevées. En dehors du naturaliste professionnel, pour le lecteur général, ce sont surtout ces questions générales et ces explications qui sont intéressantes et auxquelles nous nous attachons. La revue systématique des divers groupes sera donc guidée par ce but spécial; des groupes même étendus, mais qui ne disent rien, seront traités sommairement ou passés sous silence; dans d'autres cas, pour démontrer un principe ou exposer une série évolutive, nous irons jusqu'aux détails des espèces. Cette irrégularité de traitement déforme assez notablement le tableau zoologique; les proportions peuvent être rétablies en donnant la valeur comparée des groupes.

Pour des organismes dont la caractéristique est l'absence de forme propre, de contour fixe et déterminé, il semble à première vue impossible qu'on puisse distinguer des espèces. Mais un examen comparatif montre bientôt des différences dans les allures des pseudopodes.

Les figures 1 et 2 pour *Amœba proteus* et *A. verrucosa* montrent bien ces différences: des lobes assez longs et comme digités, ou bien des expansions plus larges, moins saillantes; ces deux espèces sont répétées figures 7 C et E. *A. limax* A doit son nom à sa forme de limace et aussi à son mouvement de glissement continu; l'ectoplasme externe, clair, dépourvu de granulations, constitue au bord antérieur un pseudopode en forme de croissant, toujours renouvelé et par conséquent permanent. *A. radiosa* montre un autre extrême; les pseudopodes sont longs et grêles, beaucoup plus persistants et rayonnant autour de la masse du corps; la forme se trouve souvent flottante et ces caractères sont des adaptations assez rudimentaires mais pourtant déjà nettes, à ce genre de vie spécial.

Ces différences d'allures sont-elles suffisamment constantes pour justifier la création d'espèces pouvant être considérées comme bien distinctes? Il y a des changements pendant la croissance et *A. limax*, par exemple, renferme probablement des formes jeunes de plusieurs autres espèces; un changement dans la composition chimique du milieu influe sur l'aspect des pseudopodes, par exemple, une légère alcalinité amène le type *radiosa*. En outre, beaucoup de Protozoaires

des groupes supérieurs passent par un stade amibe. En somme, il y a certainement des types différents, mais les distinctions sont assez aléatoires.

On a assez souvent observé la division, plus rarement la sporulation avec ou sans enkystement, plus rarement encore la conjugaison; des spécialistes se lamentent parce que pendant dix ans de recherche ils n'ont pas eu la chance de la constater. Il est remarquable que chez les Amibes parasites, cette constatation est beaucoup plus facile; or, on ne voit pas pourquoi, dans ce cas, il y aurait conjugaison plus que dans les autres groupes; la conjugaison n'est pas une particularité restreinte aux formes parasites, mais on peut plus aisément suivre le cycle ontogénique complet du parasite, confiné dans un autre organisme, généralement présent en nombreux exemplaires, que pour les formes libres et dispersées dans une énorme masse d'eau. La généralité de la conjugaison chez les parasites est une preuve de sa généralité dans tout le groupe.

Les Amibes peuvent occuper toutes les eaux, la mousse humide; un grand nombre sont parasites dans les animaux les plus divers et on a multiplié les espèces, d'après les divers hôtes.

L'allure des pseudopodes permet de distinguer les espèces et caractérise aussi le groupe dans son ensemble. Tous les animaux à pseudopodes sont dits Sarcodaires; ceux qui viennent d'être décrits sont le sous-groupe des Sarcodaires lobés.

15. — *Entamoeba coli*. — L'espèce habite chez l'homme le commencement du gros intestin (colon) où les matières sont encore liquides et de réaction alcaline; il n'est jamais dans la paroi même. Sa présence est fréquente, mais les recherches systématiques donnent des résultats fort différents; à Berlin, dans une série, 20 p. c. d'individus infectés; dans une autre série, 2 p. c. Le parasite ne cause pas de trouble et ne peut être considéré comme pathogène.

La taille est de 30 microns (millièmes de millimètre, l'unité microscopique). La masse est nettement alvéolaire, peu granuleuse et, au repos, la même partout. Les pseudopodes sont de larges lobes d'ectoplasme clair, peu réfringent, donc peu dense. — Fig. 8.

Le développement, suivi par SCHAUDINN, est schématisé figure 9.

Le jeune (1) s'accroît en adulte (2 et 3) et il y a multiplication agame (3a). Le noyau se divise en huit noyaux-filles, autour desquels le protoplasme se groupe et forme huit spores amœboïdes. Tous ces stades se trouvent au commencement du gros intestin et périssent s'ils vont plus loin, à moins qu'ils ne subissent les changements ultérieurs. Il y a d'abord accroissement considérable de la spore en une masse non amœboïde, c'est-à-dire ne poussant pas de pseudopodes (6). Le noyau se divise (7); le protoplasme aussi, mais incomplètement par un simple espace clair et les noyaux lui abandonnent des éléments chromidiens (8 et 9) se groupant ultérieurement en petits globules (10). Les deux masses protoplasmiques se confondent, en même temps que les deux noyaux se divisent (11); il se forme aussi une membrane épaisse, un kyste. Chacun des noyaux de 12 résulte de la fusion de demi-noyaux et est donc d'origine mixte. Ces noyaux se divisent et en donnent huit (13); à ce stade, le parasite est généralement évacué avec les excréments. Quand ce kyste est avalé par un autre hôte, sa membrane s'ouvre et les huit spores sont libérées.

L'interprétation de ces divers stades n'est pas douteuse. Il y a une copulation avec échange de demi-noyaux (11). Cette conjugaison semble totale. Auparavant, il y a eu multiplication agame par division (3a) et par sporulation (4) modérée, seulement huit spores, oligosporie (*oligo*, peu); plus tard, il y a de nouveau oligosporie. Tout ceci est en somme normal.

Mais il y a aussi des anomalies. Les gamètes ou éléments copulants sont deux cellules provenant d'une division incomplète, encore partiellement réunis comme des frères siamois (10). Le zygote résultant de cette conjugaison (12) n'est pas non plus régulier; les protoplasmes sont confondus, mais il y a deux noyaux nouveaux, mixtes, comme chez les Infusoires; ce sont donc en réalité deux individus, bien distincts par leur noyau, mais pas séparés par leur protoplasme. Ces particularités seraient-elles en rapport avec le genre de vie spécial, le parasitisme?

La condition primordiale pour un parasite est de rencontrer l'hôte approprié; les chances d'une pareille rencontre doivent être fort minimes; cela est d'ordinaire compensé par le nombre formidable d'œufs. Pour le Ténia, P.-J. VAN BENEDEN (1850) disait que

l'étonnant était, non l'infection, mais la possibilité de rester indemne ; et que des Vers, doués d'un tel pouvoir de multiplication, étaient les derniers organismes qu'on aurait dû invoquer en faveur de la génération spontanée, encore discutée à cette époque. La faculté de multiplication paraît, au contraire, ici nullement exaltée, dans les deux cas de sporulation (5 et 13) il y a oligosporie et un individu peut produire au maximum $8 \times 8 = 64$ spores.

Quand un parasite a eu la chance de se loger, il s'agit d'utiliser au maximum cette chance. Tous sont doués d'un formidable pouvoir de multiplication agame, pour envahir l'hôte tout entier, c'est la division (3a) indéfiniment répétée, qui est probablement la plus efficace.

L'étude des parasites montre pour la reproduction sexuée, une tendance marquée à l'hermaphroditisme ; le parasite est à la fois mâle et femelle et féconde ses propres œufs. Si les sexes étaient séparés, tous les hôtes infectés par un individu seulement seraient inutiles pour la propagation de l'espèce. Et les chances d'une double infection avec la diversité sexuelle voulue sont pratiquement trop minimes. Les stades binuclées 7 à 10 sont en réalité hermaphrodites, les deux gamètes se trouvant réunies dans un même individu. La rencontre de conjugaison se trouve ainsi absolument assurée. Il y a encore un autre avantage : un raccourcissement des procédés : les gamètes au lieu de se séparer puis de se réunir, restent réunies. C'est aussi un raccourcissement que la non séparation des zygotes en 12, la masse protoplasmique commune se fractionnant directement en les huit spores. Probablement la durée de résidence du parasite dans l'intestin est limitée ; il est entraîné avec le contenu et l'ontogénie doit se faire pendant cette durée.

16. — *Entamoeba tetragena*. — Cette espèce diffère de la précédente anatomiquement par le développement de l'ectoplasme toujours bien distinct même au repos, beaucoup plus réfringent, indice d'une densité plus considérable. Ces particularités sont en rapport avec le genre de vie : au lieu d'être dans la cavité du tube intestinal, l'espèce actuelle pénètre dans l'épaisseur de la paroi, détruisant les tissus et provoquant par des infections secondaires, des ulcérations. L'orga-

nisme est donc pathogène et cause la dysenterie tropicale. — Fig. 10.

L'ontogénie est indiqué dans la figure 11 et se comprendra facilement par comparaison avec l'espèce précédente (fig. 9). Le premier terme représenté (*a*) est l'adulte normal, avec assez nombreuses chromidies extra-nucléaires, les taches noires dans le protoplasme. Le noyau se divise (*b*), mais ses produits se rapprochent de nouveau (*c*) et conjuguent en un nouveau noyau (*d*). Par deux divisions successives (*e* et *f*), il se forme quatre noyaux, qui deviendront autant de spores. Ce nombre quatre est constant et caractéristique (*tetragena*) et différencie d'avec *E. coli* où le kyste contient huit spores. Les figures sont réelles, non schématisées; le cycle n'est pas représenté complet; toute la partie de multiplication agame préalable à la maturation reproductrice manque.

L'émission de chromidies (stade *a* pour *E. tetragena*, stade 8 pour *E. coli*) équivaut à une réduction chromatique, préparant la maturité sexuelle. Chez *E. coli*, elle se produit après la première division; chez *E. tetragena*, elle se produit avant, elle est donc plus précoce.

Une différence importante réside dans le nombre de noyaux produits par un individu sexuellement mûr, ou ce qui revient au même, dans le nombre de divisions. Chez *E. coli* la division du stade 7 produits deux individus complets, avec leurs noyaux et même plus tard une tentative ou un rappel de séparation protoplasmique; leurs noyaux sont complets, non encore réduits, les chromidies sont séparées plus tard et en 11 il y a encore une division réductrice. Au contraire le stade *b* d'*E. tetragena*, qui est la première division, donne des éléments nucléaires ayant la valeur de demi-noyaux, puisqu'ils peuvent immédiatement conjuguer. Il y a donc une division, celle du stade 7, qui manque; par conséquent il y a un seul individu au lieu de deux, quatre spores au lieu de huit. Naturellement aussi la maturation par émission chromidiale (partielle?) semble plus précoce.

L'évolution de *E. coli* par rapport aux Amibes normales était déjà un raccourcissement; celle d'*E. tetragena* est ce même raccourcissement, poussé plus loin encore; au lieu d'une séparation réduite à une ébauche, il y a suppression complète. Or, la raison de cette hâte n'est ici pas apparente; pour un parasite logé à demeure dans les tissus,

il semble que le temps ne presse pas si fort. En tout cas, *E. tetragena* a continué à évoluer dans la direction où s'était engagée l'espèce précédente; le sens de l'évolution n'est en effet pas douteux : *E. tetragena* peut être dérivée de *E. coli*, mais on ne peut faire l'inverse, ce qui constituerait un allongement de l'ontogénie.

La concentration des phénomènes de production des gamètes et de leur conjugaison finit par simuler une autofécondation d'une cellule unique; on a distingué ce procédé comme autogamie, en lui attribuant une certaine importance. Son évolution graduelle, très claire pour les deux *Entamoeba*, montre qu'il y a là une modification secondaire et nullement une manifestation de l'activité naturelle de la cellule. Le cas démontre aussi le caractère tout à fait accessoire du protoplasme dans la conjugaison.

17. — *Thécamibes*. — Les formes étudiées jusqu'ici sont nues; le protoplasme est partout en contact direct avec l'eau. D'autres formes ont une enveloppe protectrice membraneuse, bien distincte : thèque ou coquille.

Le genre *Diffugia* (latin : *diffluo*, couler, à cause des pseudopodes) a la structure normale d'une Amibe et ses pseudopodes rappellent *A. proteus*. L'animal se nourrit de débris de toute sorte qu'il trouve dans le sable du fond; et les mêmes éléments disparates sont incrustés dans la membrane sécrétée, la coquille. Les deux individus unis par l'orifice ont été considérés d'abord comme en conjugaison; mais l'étude des phénomènes nucléaires a montré que c'était une simple division. Le protoplasme gonfle de façon à remplir entièrement la coquille (ce qui n'était pas le cas) et à déborder encore du double de son volume primitif (12b). Le noyau s'est divisé et l'un d'eux émigre dans la masse externe. Du sable et d'autres débris, accumulés et comme enmagasinés dans le protoplasme, émigrent aussi, se portent à la surface et les grains s'arrangent de suite en une couche continue. — Fig. 12.

Le genre *Euglypha* (grec : « bien sculpté ») a une carapace formée de plaques rondes, imbriquées, se recouvrant en partie de façon à former un dessin hexagonal. La substance est de la silice SiO_2 , mais non cristallisée, monoréfringente, soluble dans la potasse chaude,

tous caractères que n'offre pas le quartz, mais qui sont distinctifs pour la silice sécrétée par les organismes. — Fig. 13.

L'examen de la figure montre que la division se fait essentiellement comme chez *Diffugia*, mais avec une particularité remarquable. Chaque plaque de la coquille a sa courbure spéciale, comme les plaques d'une coque de navire; elles sont toutes préparées d'avance pour la nouvelle coquille et il faut bien que chacune d'elles se mette à sa place et pas à une autre.

Il y a aussi une particularité pour les pseudopodes; ils rappellent quelque peu *A. radiosa*, mais sont plus longs, plus grêles et surtout divisés, branchus. On distrait souvent *Euglypha* des Sarcodaires lobés ou amibes, pour en faire un groupe distinct, les filopodes (filaments).

Le genre *Arcella* (arche flottante) a une coquille de matière cornée, la chitine (grec : vêtement, enveloppe) comme la carapace des Insectes. Elle est d'ordinaire décrite comme composée de deux lames réunies par des travées délimitant des prismes hexagonaux; le dessin est comme le guillochage sur un couvercle de montre. Ces prismes sont creux ou du moins pas remplis de matière solide; la démonstration est intéressante : la coquille, saturée de carbonate de soude, puis traitée par un acide, a tous ses prismes remplis de gaz. — Fig. 14.

Cette façon de décrire la coquille doit donner l'impression d'une structure continue, bien différente de celle de *Diffugia* ou d'*Euglypha*, composée de matériaux disjoints et, pour cette raison, dites en mosaïque. La description n'est pas matériellement inexacte, mais pourtant la conclusion quant à la formation continue, d'une seule pièce, est fausse. La coquille jeune est simplement membraneuse; le protoplasme sécrète ensuite des granules, qui passent à travers cette membrane, surtout au sommet, et qui de là se répandent en traînées sur toute la surface, se mettent régulièrement les uns à côté des autres et se transforment en prismes creux. La coquille est donc aussi une formation en mosaïque; les éléments sont sécrétés par le protoplasme, mais au lieu d'être des plaques siliceuses, comme chez *Euglypha*, ce sont des granules chitineux.

La forme de la coquille est un dôme, avec une face plane percée d'un orifice; comme c'est presque toujours le cas, le protoplasme ne

remplit pas toute la coquille et est attaché par des brides. Les pseudopodes sont comme chez *Diffugia*, franchement digités et pas filamenteux. Il y a une particularité remarquable dans le genre de vie : la sécrétion occasionnelle de vacuoles gazeuses, en une couronne périphérique, ce qui amène la flottaison. C'est donc un cas de flottaison vraiment par gaz, pneumatique ; le gaz est probablement CO_2 , ce qui met ici aussi la flottaison en rapport avec la respiration.

18. — *Morphologie de la coquille.* — Ce tout premier perfectionnement de l'organisme amœboïde mérite l'attention, d'autant plus que ce nouvel élément morphologique va largement être utilisé par l'évolution et n'est ici que le début d'une longue et variée série phylogénique.

Au point de vue histologique, on peut concevoir plusieurs espèces différentes d'enveloppes. Une modification directe de la couche externe du protoplasme lui-même donnera suivant l'épaisseur affectée, soit une couche continue, la pellicule tout à fait externe des vacuoles en palissade, soit aussi ces vacuoles elles-mêmes ; ou bien la substance vivante sécrète une membrane distincte, qui peut alors avoir une composition chimique différente (cellulose des cellules végétales). En plus, dans tous ces cas, ces membranes chimiquement organiques peuvent devenir l'endroit de dépôt de substances plus dures, il peut y avoir minéralisation ; les composés presque exclusifs sont la silice et le carbonate de chaux ou calcaire ; dans un cas, du sulfate de strontium. Toutes ces distinctions sont fort logiques, mais dans la pratique il est généralement impossible de déterminer le cas avec précision ; il n'est donc pas nécessaire ici de donner la nomenclature appropriée.

Le but évident est de soustraire l'organisme à l'action directe du milieu. Cela est surtout clair pour les kystes surtout généralisés chez les formes d'eau douce comme protection contre le dessèchement périodique des mares et des flaques d'eau ; dans ces conditions, on comprend que la protection soit totale, c'est-à-dire que l'enveloppe soit continue, sans aucun orifice. Mais cette suppression de tout rapport avec le monde extérieur n'est possible qu'à l'état de vie latente ; le kyste est l'organisme au repos, dans un profond sommeil. Pour

la vie manifestée, active, l'animal doit par exemple pouvoir émettre ses pseudopodes; il doit rester en contact direct avec le milieu et une porte de communication doit être réservée. Les trois genres de Thécamibes décrits ont un tel orifice, nommé pylome (porte). Mais un autre dispositif encore est concevable: un grand nombre d'orifices de dimension beaucoup moindre, juste suffisante pour laisser passer des pseudopodes grêles; au lieu d'une coquille pylomée, on aura une coquille perforée comme un crible; un grand pylome offre l'inconvénient de ne pas exclure les intrus, et même les Thécamibes paraissent avoir leur parasites; très souvent on observe une tendance à l'obturation partielle du pylome ou en la transformation de l'orifice circulaire en une fente longue, mais étroite; la perforation a le même avantage.

Les Thécamibes nous présentent dès le début la particularité de la coquille en mosaïque, soit par agglutination de matériaux étrangers, soit par utilisation de pièces secrétées par le protoplasme. On remarquera que chez *Diffugia*, les matériaux utilisés sont, en somme, ce que l'animal a pris en se nourrissant: diatomées, sable avalé en même temps. On a donc considéré la formation de la coquille comme en rapport avec la nutrition: le dépôt à la surface comme renforcement de la coquille membraneuse, des résidus de la digestion.

On a prétendu que les plaques d'*Euglypha* n'étaient pas réellement un produit de sécrétion de l'organisme, mais des carapaces de diatomées, fortement altérées et rendues méconnaissables; des cas de transition ont été signalés. Bütschli (1880) considérait cette explication comme nullement improbable; mais elle n'est certainement pas prouvée à suffisance. Elle ferait rentrer le cas d'*Euglypha* dans celui de *Diffugia* et permettrait de comprendre le singulier mode de formation chez *Arcella*, comme rappel d'une méthode agglutinante primitive.

Dans ces coquilles avec matériaux étrangers, la membrane fondamentale sert pratiquement de ciment; sa calcification donnera plus de dureté, et permettra une diminution graduelle et finalement l'abandon des éléments divers, peu adaptables, tandis qu'une sécrétion permet des structures beaucoup plus délicates et compliquées. L'anatomie comparée et la paléontologie sont d'accord pour faire

admettre dans plusieurs groupes cette dérivation des coquilles purement calcaires.

Les matériaux les plus divers sont utilisés : diatomées, diverses autres coquilles, grains de sable gros ou fin, particules de vase, spicules d'éponges, et souvent caractéristiques pour l'espèce. L'intelligence de l'agencement a frappé ; par exemple, un petit grain de sable dans l'interstice de plusieurs grands. Mais la tension superficielle, tendant à réduire au minimum la surface liquide, amène ce résultat.

Une remarque à utiliser dans la suite, est la taille trop grande de la coquille. Au moment de lorication (*lorica*, carapace) il y a un foisonnement, un boursoufflement du protoplasme, un agrandissement rapide et temporaire de volume, qui doit résulter d'une vacuolisation ou d'une absorption d'eau plus intenses, avec, comme conséquence, une diminution de la densité.

19. — *Bathybius*. — Les échantillons des sondages profonds pour le câble transatlantique (1857) furent examinés quelques années plus tard par HUXLEY. Il y trouva une matière gélatineuse, en une couche continue, sans noyaux, mais avec concrétions calcaires microscopiques. Il interpréta comme du protoplasme sans noyau (Monère), mais avec ces concrétions calcaires. Tandis que les Monères de HAECKEL étaient des masses isolées de fort petite taille, il y aurait ici une couche de matière vivante continue, recouvrant de vastes espaces des grands fonds. HUXLEY donna le nom de *Bathybius*, vivant dans la profondeur (1868).

Dans cette même année (croisière du *Porcupine*) la substance fut retrouvée au nord de l'Écosse et on y constata des courants. Des échantillons furent envoyés à Iéna et HAECKEL confirma toutes les observations de HUXLEY.

Une analyse chimique de GÜMBEL (1870) donna 3 p. c. de matières organiques, 20 de silice, pas d'acide sulfurique.

Naturellement, le *Bathybius* figurait au programme de la grande expédition du *Challenger* (1872-1876) ; il n'a pas été retrouvé ; comme le disait plus tard HUXLEY, son filleul le *Bathybius*, cité à comparaître, faisait défaut : il était fugitif et latent. Mais les natura-

listes du *Challenger* avaient fait une autre constatation : l'addition d'alcool à l'eau de mer précipite le sulfate de chaux à l'état gélatineux ; ce serait le *Bathybius* ! L'analyse de GUMBEL montre, en effet, bien peu de matière organique, mais pas d'acide sulfurique ; seulement la silice, aussi présente dans l'eau de mer, peut également précipiter à l'état gélatineux.

BESSELS (expédition américaine du *Polaris*, 1878) annonça la découverte d'un organisme analogue : un réseau avec de beaux mouvements amœboïdes, circulation des granules, absorption de particules de carmin, sans noyaux ni concrétions calcaires. Ce dernier caractère lui parut une plus grande simplicité et pour cette raison, il donna le nom de *Protobathybius*.

L'opinion unanime des naturalistes est aujourd'hui contre la nature organique du *Bathybius*. Pour la découverte de BESSELS (observateur compétent) la question est plus douteuse. Il y a des organismes qui se mettent ainsi en réseau à un certain stade de leur existence ; BÜTSCHLI estime que c'est peut-être le cas. Bien certainement, l'importance théorique a été surfaite ; nous ne sommes pas en présence de la substance vivante primitive, encore amorphe et non fragmentée, réalisant le « *Urschleim* » de OKEN et des « philosophes de la nature » du commencement du XIX^e siècle, en Allemagne.

Les concrétions calcaires, étant la seule différenciation du *Bathybius*, ont naturellement été étudiées avec attention. HUXLEY a décrit des coccolithes (avec noyau, mais pas dans le sens histologique) et des cyatholithes (coupe à boire) ; le naturaliste autrichien O. SCHMIDT y ajouta, en 1870, des rhabdolithes (bâtons). — Fig. 15.

Des concrétions identiques existent en grand nombre dans la craie (EHRENBERG, 1836) ; cela montrait l'existence du *Bathybius* aux époques géologiques. On aurait pu songer aussi aux expériences de HARTING (Utrecht, 1873), obtenant des formes analogues par précipitation de carbonate de chaux dans un liquide gélatineux.

En réalité, on avait tous les éléments pour une interprétation exacte. Dès 1860, les coccolithes avaient été trouvés en quantité considérable, aggrégés en petites sphères flottantes dans les couches supérieures de l'océan (WALLICH) ; mais cette observation passa inaperçue. Quand elle fut rappelée comme objection contre le

Bathybius, on se mit à discuter sur leur nature. Chaque pièce ou coccolithe fut regardée comme une algue imprégnée de calcaire et leur ensemble, la sphère comme un gros corps reproducteur ou sporange (CARTER, WYVILLE THOMSON). JOHN MURRAY (*Challenger*) regarde, au contraire, la sphère comme un individu unique, une algue avec cuirasse de plaques et de piquants; il signale la grande abondance de ces organismes. — Fig. 16.

Chose curieuse, une expédition allemande ayant spécialement pour but l'étude des organismes flottants, la *Plankton Expedition* de V. HENSEN (navire *le National*, 1889) ne trouva rien et HENSEN révoqua en doute, tout au moins la grande abondance de ces organismes.

Les recherches ultérieures (spécialement LOHMANN, Kiel) ont donné complètement raison à MURRAY : les filets de HENSEN n'étaient pas assez fins pour retenir ces très petits organismes. L'individu est bien la sphère. Ces algues sont très répandues en pleine mer, loin des côtes, là où les diatomées siliceuses sont rares ; à leur mort, leurs éléments squelettiques isolés tombent au fond. Ces algues jouent le même rôle dans l'économie de l'océan que les diatomées ; comme végétaux, ils sont plasmodomes et fournissent la nourriture primitive à tous les animaux plasmophages.

20. — *Héliozoaires*. — C'est un petit groupe d'organismes avec pseudopodes longs et grêles, non branchus ni confluent et partant de tous les points du corps ; d'où la comparaison avec un soleil (*helios*) et la fréquence du terme *actino* (rayon) dans les désignations génériques.

Les pseudopodes ont une structure remarquable : ils ont une tige axiale rigide (axopodes) temporaire. Un pseudopode commence par une légère saillie à la surface du protoplasme ; en même temps, depuis ce point de la surface jusqu'au noyau, les vacuoles constitutives du protoplasme s'arrangent en une colonne ; par adossement des parois latérales de ces vacuoles, il se forme une traînée continue de protoplasme, et c'est dans cette matrice que la tige apparaît par une condensation rapide. Elle disparaît aussi rapidement quand le pseudopode se contracte. — Fig. 17.

Chez *Actinosphaerium*, l'espèce représentée, il y a de nombreux noyaux épars dans le protoplasme (probablement en suite de la forte taille, environ 1 millimètre); les tiges axiales pseudopodiques s'insèrent sur l'un ou l'autre de ces noyaux. Quand le noyau est unique, tous les axes s'insèrent sur lui et il est en position centrale, le caractère rayonné est alors fort apparent. Il y a des cas où le noyau est placé excentriquement, mais alors il y a au centre de la cellule un granule, colorable comme la chromatine et par conséquent de substance nucléaire, sur lequel se fixent tous les axes; dans la division cellulaire il se divise en premier lieu, constituant le centre des asters; il se comporte donc comme un centrosome. Le fait important est la relation constante entre la tige axiale du pseudopode et le noyau ou un dérivé spécialisé du noyau; il s'établit un rapport anatomique de contiguité ou de contact de la première différenciation pseudopodique avec le noyau.

Une autre particularité des Héliozoaires est la vacuolisation du protoplasme; combiné avec la forme sphérique et la répartition des pseudopodes régulièrement sur toute la surface du corps, ce caractère de la vacuolisation indique la vie flottante, ce qui est en effet le cas pour la plupart des Héliozoaires; beaucoup cependant sont fixés, mais par une longue tige grêle, qui les élève au-dessus du fond, au milieu de l'eau. Le cas le plus curieux et où la fixation a amené des modifications plus profondes est *Wagnerella*; la tige est très longue et n'est pas simplement une enveloppe sécrétée inerte, mais renferme du protoplasme, réunissant une masse basale avec la tête. Le noyau proprement dit est dans le pied, le centrosome est dans la tête et en rapport avec les axopodes. Quand l'animal se multiplie par division, le noyau émigre au préalable dans la tête. — Fig. 18.

Certains Héliozoaires sont nus; d'autres sécrètent des parties dures, siliceuses, sous diverses formes : des spicules longs, placés radiairement, comme sur la tête de *Wagnerella*; leurs fonctions possibles et probables sont la protection et la flottaison; — des spicules en aiguilles plus petites, à la surface de la masse protoplasmique et plus ou moins parallèles à cette surface, donc tangentiels; — une coquille continue, mais en réseau à larges mailles, pas une membrane complète comme chez les Thécambies; cette structure en

réseau peut être mise en rapport avec la vacuolisation ectoplasmique, les barres du réseau se formant dans les travées protoplasmiques entre les vacuoles. Une coquille maillée continue pourrait aussi résulter de la soudure régulière des spicules tangentiels; ce mode de formation se trouve fort nettement chez beaucoup de Protozoaires; mais ce ne semble pas être le cas ici. Les Héliozoaires sont tout spécialement intéressant par la variété primordiale de leurs formes squelettiques; quelques-uns sécrètent une épaisse couche gélatineuse superficielle. — Fig. 19.

Sarcodaires rhizopodes.

21. — Le genre « *Allogromia* ». — DUJARDIN avait donné, en 1835, le nom de *Gromia* (grec: « sac ») à un organisme sarcodaire à enveloppe membraneuse pylomée; RHUMBLER (1903) a fait observer que le genre réunissait des formes à pseudopodes filamenteux et à pseudopodes réticulaires; il a séparé ces derniers comme *Allogromia* (*allo*, autre). C'est un changement justifié. — Fig. 20.

La membrane enveloppante n'est pas très rigide et suit les mouvements du protoplasme intérieur; c'est un cas de métabolisme mécanique (§ 9, p. 15), mais ce terme est généralement réservé pour les Flagellés. Il y a d'ordinaire une couche de protoplasme étalée à la surface externe de la coquille et c'est de cette couche que partent de tous côtés les pseudopodes. On a attribué une grande importance morphologique à ce recouvrement et on a, de ce fait, considéré la membrane, non comme une formation externe superficielle, mais comme intraplasmique. Il s'agit tout simplement d'un étalement secondaire et seulement temporaire du protoplasme, ou d'une confluence de la base des pseudopodes, dont l'importance a été exagérée.

L'allure des pseudopodes est caractéristique; au lieu de lobopodes, filopodes ou axopodes, nous avons maintenant un réseau tout à fait irrégulier de filaments de toute grosseur, subdivisés, mais pouvant aussi confluer; on a comparé au chevelu des racines d'un arbre, d'où le nom de rhizopode. Cette dénomination a des sens très divers, tantôt restreinte à quelques formes, tantôt au contraire avec un sens

beaucoup plus étendu et synonyme de Sarcodinaire; on a donc aussi dénommé réticulaires, pseudopodes en réseau irrégulier.

De par sa répartition zoologique, la rhizopodie semble être une adaptation à la vie du fond (benthonique) et tout spécialement marine; la vase du fond de l'océan est supposée beaucoup plus pauvre en débris organiques que celle de l'eau douce et l'appareil pseudopodique capteur se développe en conséquence (F. E. SCHULZE, 1877). Le régime peut aussi y être pour quelque chose; beaucoup de Rhizopodes prennent, au lieu de débris organiques ou de plantes inertes, d'autres animaux, même de petits crustacés vivants, qu'il faut maîtriser par une concentration rapide de protoplasme, ce que permet la confluence des filaments.

L'examen des figures montre pour *Allogromia* une particularité: l'existence d'une tige protoplasmique, dont le bout seul émet les pseudopodes; cela se voit nettement dans les n^{os} 19 à 21 de la figure 20. Quand le protoplasme ne remplit pas toute la coquille (n^o 19), cette tige est très distincte; quand l'enveloppe est entièrement remplie, la tige se voit encore, par suite d'une invagination du pylome qui forme gaine autour d'elle (n^o 20). Ce qui est surtout remarquable, c'est le maintien de cette tige pendant la contraction de l'animal (n^o 21). Nous avons donc un organe distinct, permanent, anatomiquement isolé du reste du protoplasme. RUMBLER l'a dénommé « Pseudopodienstiel », ce qu'on peut traduire par podostyle.

Il y a là incontestablement une différenciation; chez *A. dubia* (n^o 19) le protoplasme du corps est fortement granuleux et opaque, le podostyle est clair. On n'a pas attaché beaucoup d'importance à cette structure; elle est toujours mentionnée comme un détail. Pourtant, comme première manifestation de formation d'organe chez les Sarcodinaires, elle mérite l'attention. En réalité, la podostylie a eu une influence prépondérante pour l'évolution phylogénique; cette notion permet de comprendre le groupe si important des Foraminifères.

22. — Le genre « *Lieberkühnia* ». — La seule différence avec *Allogromia* est la course du podostyle; terminal et rectiligne, ortho-

style chez *Allogromia*, il est latéral et infléchi, flexostyle chez *Lieberkühnia*. — Fig. 21.

PÉNARD (Genève, 1907) a fait une étude détaillée de deux espèces. Le podostyle est une formation constante, existant chez tous les individus; remarquablement tenace, se maintenant pendant la contraction, même quand l'animal est en train de s'enkyster, se formant de nouveau immédiatement chez un individu écrasé.

Lieberkühnia est assez allongée, de sorte que le podostyle est presque droit, la flexostylie est peu marquée; mais qu'on suppose une forme sphérique, alors le podostyle doit décrire une portion de circonférence et il justifiera la dénomination de flexostyle.

Les observations précises et minutieuses de PÉNARD ont montré que des objets captés par les pseudopodes passent avec une vacuole par le podostyle, comparé pour cette raison à un œsophage, mais comparé également au raphé des graines de plantes supérieures; les deux comparaisons n'ont rien de morphologique et sont pour le moins inutiles, si pas nuisibles en donnant des idées inexacts. Le podostyle est un organe de Sarcodaire et comme tel n'a pas d'homologue chez les organismes pluricellulaires.

Il y a plusieurs vacuoles contractiles se déplaçant suivant une route constante; elles finissent par arriver près de l'angle formé par le podostyle et la masse protoplasmique et se déversent au dehors en cet endroit.

Les rapports du podostyle avec l'enveloppe ne sont pas très clairement déterminés. Sur les dessins, le pylome est assez rétréci et occupé par un bouchon protoplasmique, le bouton terminal quelque peu renflé du podostyle. Le pylome n'est pas exactement terminal, mais un peu de côté; on attache généralement de l'importance à des détails de ce genre parce qu'ils déterminent la symétrie géométrique de la coquille; le déplacement latéral du pylome transforme en effet la symétrie monaxone cylindrique en une symétrie bilatérale; mais le plus souvent, l'importance morphologique est très minime. Le podostyle paraît libre dans l'intérieur de la coquille; en tout cas, il n'y a pas un dispositif spécial, un canal tout à fait distinct et à parois propres.

La signification de la podostylie ne ressort pas clairement; étant

une différenciation anatomique, il est probable qu'elle correspond à une spécialisation physiologique; le fait est que le bout du podostyle a le monopole de l'émission des pseudopodes; mais il y a toujours les courants protoplasmiques qui brassent toute la masse, de sorte que si la structure podostylaïre est permanente, la substance qui constitue l'organe ne l'est pourtant pas.

On peut se figurer la modification podostylaïre débutant par la formation d'une tige saillante sur une masse protoplasmique sphérique ou ovale; une enveloppe ou coquille sera alors comme un flacon, avec panse et col; c'est la structure lagénoïde; la disposition est orthostyle; il est très important de se rappeler que ce tout premier stade phylogénique est caractérisé par l'orthostylie.

Tout organe saillant donne prise à l'ennemi; un nombre très considérable de faits dans tout le domaine de la zoologie, sont expliqués par la tendance à pallier cet inconvénient; les Crabes peuvent amputer leurs membres (*Autotomie*, LÉON FRÉDÉRICQ); mais surtout il y a transformation de l'organe saillant, morphologiquement externe, en un organe topographiquement interne, par exemple, les branchies des crustacées cachées sous une extension de la carapace thoracique. Le pylome invaginé d'*Allogromia* et la flexostylie de *Lieberkühnia* sont des faits du même ordre: le podostyle, de saillant externe, est devenu interne.

L'orthostylie primitive terminale, saillante, avait encore un autre inconvénient: son développement était limité; une carafe avec un col démesurément long est pratiquement impossible. L'orthostylie invaginée ne supprime pas cette limitation de développement; l'invagination consiste à creuser dans la masse protoplasmique, un puits au fond duquel s'élève le podostyle; au grand maximum, ce puits ne peut pas être même aussi long que le corps.

Il en est tout autrement pour la flexostylie. Le podostyle peut s'accroître indéfiniment sans faire saillie; contournant constamment la masse protoplasmique, il peut trouver sur elle un appui. La seule condition pour cette hypertrophie, tout en maintenant son intégrité anatomique d'organe distinct, c'est que l'enveloppe forme une bride entre le protoplasme et le podostyle, et continue ce canal pour séparer les divers tours. Déjà le flexostyle de *Lieberkühnia* est

beaucoup plus long; nous allons le voir s'accroître démesurément.

La flexostylie dérive de l'orthostylie par le déplacement graduel, dans le cours de la phylogénie, de l'insertion terminale en une situation latérale, de plus en plus rapportée en arrière.

Formanifères imperforés.

23. — *Le genre Peneroplis.* — Ce nom, donné par DENYS DE MONTFORT, en 1808, signifie pauvrement organisé, par comparaison avec les coquilles plus grandes et plus parfaites des Céphalopodes (Nautilé et Ammonites).

L'animal est un rhizopode réticulaire typique, mais avec une coquille calcaire, blanche comme de la porcelaine, composée d'une série de loges en spirale plate; la paroi externe porte des crêtes assez serrées. — Fig. 22.

La paroi terminale de la dernière loge est percée d'orifices en une seule rangée (pylome subdivisé § 18, p. 33). La coquille s'accroît par addition de nouvelles loges; les anciennes parois terminales deviennent ainsi des cloisons internes perforées d'orifices assez nombreux. Or, dans les coquilles de Céphalopodes avec lesquelles les anciens naturalistes comparaient, les cloisons internes ont un seul trou, occupé par une tige, le siphon, traversant tous les compartiments. De là, une distinction en Siphonifères, les véritables Céphalopodes et Foraminifères, reconnus plus tard comme sarcodaires. — Fig. 23.

Peneroplis montre une variété extraordinaire de formes; pour *P. pertusus*, tout un volume leur a été consacré (DREYER, 1898; il y a des considérations théoriques étranges; le darwinisme est nommé: la maladie anglaise!). Parmi ces variétés, il y a des formes droites; les nouvelles loges, au lieu de s'étendre en ruban, sont hémisphériques et empilées régulièrement. Il est de toute évidence que ces formes droites ou en crosse, sont une modification secondaire des formes enroulées. — Fig. 24.

Toutes les formes étudiées antérieurement avaient la coquille en une loge unique: monothalame; maintenant, nous avons une coquille

à plusieurs loges : polythalamie, mais par additions successives et en spirale; au centre, nous devons donc trouver une coquille primitive monothalamie, qui a été le premier stade ontogénique, c'est-à-dire le jeune, tout au début. Les figures 23 et 24 montrent, en effet, cette loge centrale initiale, et on a pu suivre le développement. Mais celui-ci présenterait une anomalie: tous les auteurs sont d'accord pour dire que le jeune a une coquille « à deux loges ». L'anomalie consiste dans une mauvaise façon de s'exprimer; le jeune a une coquille sphérique, avec un canal de sortie contourné; le protoplasme est une masse sphérique, avec une tige contournée remplissant ce canal; c'est aussi nettement qu'on peut le désirer, la structure flexostyle; le jeune *Peneroplis* est tout simplement comme une *Lieberkühnia* calcifiée. Cet arrangement est général pour tous les Foraminifères porcellaniques. Ce groupe est le développement du sarcodinaire flexostylaire; le podostyle est devenu comme un stolon prolifère de plante, produisant par ses boursoufflements successifs, une série de loge et constituant un organisme polythalamie. En vertu de la flexostylie initiale, les formes droites doivent être secondaires.

Les parois latérales de la coquille de *P. pertusus* sont pleines, c'est-à-dire non traversées par des perforations; ce qui est conforme à la continuité de la membrane enveloppante des podostylaires primitifs. Ce détail acquiert une certaine importance à cause de l'existence de toute une série de Foraminifères où, au contraire, la paroi est toujours perforée; de sorte qu'on a divisé le groupe en Imperforés, porcellaniques (flexostyles) et Perforés, vitreux (orthostyles). Or, la sphère centrale et son canal flexostyle sont perforés chez *Peneroplis* (RHUMBLER, 1894; LISTER, 1903; AWERINZEW, 1903). Mais, d'après AWERINZEW, la perforation ne serait pas constante; il y aurait des exemplaires à sphère centrale non perforée; d'autres où les perforations sont des puits dans la couche calcaire, mais non percés d'outre en outre. Dans d'autres genres, il y a la même anomalie: des espèces à sphère perforée, des espèces voisines à paroi pleine. L'observation d'AWERINZEW pour les puits non percés, confirmée par RHUMBLER (1911), permet de comprendre les perforations comme approfondissement graduel, jusqu'à percement complet, de dépressions superficielles de la paroi calcaire. RHUMBLER a suggéré, comme

cause de ces dépressions, une action de la base des pseudopodes émis par le protoplasme externe (comme chez *Allogromia*) se ménageant une plus grande surface d'implantation.

Dans ces conditions, les perforations dans le groupe des porcellaniques flexostyles et imperforés, ont le caractère d'une modification secondaire, occasionnelle, irrégulièrement répartie, limitée à la première loge et n'affectant pas les loges suivantes. Il y avait donc toutes les raisons pour ne pas leur accorder une signification phylogénique considérable. RHUMBLER n'en a pas moins conclu à la réforme de l'ancienne classification et il a mélangé perforés et imperforés ; la plus grande partie des naturalistes ont suivi. Le caractère flexostyle ou orthostyle avait passé inaperçu ; il ajoute un caractère morphologique important et doit faire restaurer l'ancienne classification.

24. — *Dimorphisme*. — Les deux dessins de la figure 23 montrent une différence considérable pour le volume de la sphère centrale ; des différences du même genre se rencontrent chez beaucoup d'autres espèces ; on distingue donc, dans une même espèce, des individus macrosphériques et des individus microsphériques.

Il y a en même temps et d'une façon constante, une notable différence de taille de l'ensemble, de la coquille complète, mais elle est en sens inverse : les individus à macrosphère sont petits, les individus à microsphère sont beaucoup plus grands.

Il y a aussi pour les Foraminifères porcellaniques, une troisième différence : la macrosphère est flexostyle, la microsphère est orthostyle.

La différence de taille de la coquille entière est le phénomène le plus apparent et c'est aussi celui qui a d'abord attiré l'attention ; mais il était pour dire masqué par le fait que les deux formes étaient considérées comme espèces distinctes. Les Nummulites (Perforés) par leurs nombreuses variations, servent de fossiles caractéristiques pour les couches tertiaires ; les géologues avaient fini par remarquer qu'elles vont par couple : dans chaque étage, une grande espèce et une petite, très semblables pour tous les autres caractères ; l'étude d'exemplaires coupés a ensuite fait découvrir les différences concomitantes des sphères centrales.

L'explication de ces faits singuliers réside dans l'existence chez les Foraminifères, des deux modes ordinaires de reproduction : agame et sexuée. Dans les deux cas, il y a sporulation ; mais les spores agames sont assez grandes et donnent les macrosphères ; les spores sexuées se conjuguent et malgré ce doublement de leur volume, n'ont que la taille de la microsphère. L'explication pour la taille des sphères primitives est donc des plus simples.

La conjugaison rétablit la taille réduite des Infusoires (Maupas) et des Diatomées ; c'est un fait du même genre, que la plus grande taille des Foraminifères microsphériques, issus de copulation.

Reste la différence d'allures du podostyle. RHUMBLER rejette la notion de flexostylie phylogénique, entre autres à cause de l'orthostylie des formes microsphériques ; l'anomalie est même plus grave que ne pense cet auteur. Car partout en zoologie c'est le développement par œuf fécondé (sexuel) qui donne les renseignements exacts, qui est un rappel de la phylogénie, tandis que les bourgeons agames ont un développement trop modifié par raccourcissement.

Dans la figure 23 la forme microsphérique (en bas) a dix-huit loges avec un seul trou, le pylome normal, dans la cloison ; la forme macrosphérique n'en a que six ; le stade à pylome unique, non encore subdivisé, est donc notablement raccourci dans la forme agame, ce qui est normal.

Nous avons insisté sur le fait que l'orthostylie d'*Allogromia* est primitive par rapport à la flexostylie de *Lieberkühnia* (§ 22, p. 94). Or, la génération sexuelle microsphérique répète ce stade primitif orthostyle ; la génération macrosphérique agame ne le répète pas. Cette différence s'interprète de nouveau comme une altération, un raccourcissement de la génération agame.

La forme de génération sexuée commence donc par le rappel du stade primitif orthostyle, ce qui est régulier ; mais déjà, à ce premier état ontogénique, elle calcifie sa coquille, ce qui fait que ce stade est conservé. Maintenant, le stade flexostyle devrait suivre ; mais il y a évidemment ici la double impossibilité de remanier la coquille déjà calcifiée, ou de faire une autre sphère flexostyle, laquelle d'ailleurs ne serait plus ni centrale ni primitive. Le rappel et la fixation par calcification du stade orthostyle ne permet plus la structure nettement

flexostyle ; mais la flexostylie s'affirme par la disposition spiralée des loges suivantes.

Prises ensemble, les deux formes micro- et macrosphériques rappellent donc très complètement la phylogénie du groupe, allant de l'orthostylie à la flexostylie, de la monothalamie à la polythalamie spiralée. Les faits sont même remarquablement clairs et les anomalies apparentes s'expliquent facilement. La flexostylie reste bien le caractère dominant du groupe des Imperforés.

La reconnaissance des couples de Nummulites comme stades différents d'un même cycle biologique, entraîne la réduction du nombre des espèces, de moitié. Alors se pose la question : lequel des deux noms faut-il conserver, et lequel doit tomber en synonymie ? La nomenclature n'a pas encore réussi à se tirer de cette impasse ; la question, du reste, n'intéresse que les spécialistes.

25. — *Formes cycliques.* — Supposons les loges rubannées de *Peneroplis* continuant à s'allonger de façon à former tout le pourtour du cercle : à la croissance spiralée se sera substituée la structure cyclique ; *Orbiculina*, avec sa partie centrale pénéroplide, montre nettement cette évolution. — Fig. 25.

Il y a aussi une autre complication : des cloisons calcaires relient les parois plates de la coquille et subdivisent la loge en logettes ; les cloisons accessoires sont percées d'un trou à leur base, près de la face terminale de la loge précédente. C'est une consolidation de la coquille ; cette tendance a été érigée par RHUMBLER en principe directeur de toute l'évolution des Foraminifères.

Le même auteur explique aussi le détail des cloisons et leur perforation basale. Lors du foisonnement de lorication, le protoplasme sort des orifices terminaux et s'unit de suite en un bourrelet unique sur lequel se moule la matière calcaire, en une loge continue chez *Peneroplis* ; mais chez *Orbiculina*, le dépôt calcaire se ferait avant la confluence des gouttelettes sur toute leur épaisseur ; entre deux gouttelettes, il se dépose donc une cloison accessoire, arrêtée là où les gouttelettes sont unies. C'est un bon exemple d'explication « causal-mechanisch », très ingénieux, mais peu probant.

Orbiculina montre la distinction en macro- et microsphériques ; la

macrosphère et son canal spiral sont souvent perforés, mais pas toujours.

Orbitolites marginalis montre autour de la sphère centrale, le canal flexostyle faisant trois quarts de tour et terminé par un pylome unique; il y a ensuite trois chambres simples (marquées 3); la quatrième est subdivisée par une cloison; x indique le commencement de la croissance cyclique. — Fig. 26.

Chez *O. duplex*, le canal flexostyle entoure entièrement la sphère et communique par un pylome unique avec une chambre normale; la chambre suivante est déjà divisée (A''). — En A, le canal hypertrophié, sans pylome rétréci, communique directement par trois orifices avec autant de logettes. — A' a encore exagéré et le flexostyle communique directement avec six logettes. — Fig. 27.

O. complanata a poussé l'hypertrophie de la partie supérieure du canal, jusqu'à en faire une cavité entourant toute la sphère, sauf tout juste ce qu'il faut pour l'attache. Les premières logettes font un cercle complet; en d'autres termes: la première loge est déjà cyclique.

O. tenuissima émet un canal flexostyle contournant huit fois la petite loge centrale; ce canal est irrégulièrement constricté; puis vient un arrangement pénéroplide et finalement un arrangement cyclique des loges.

Le tableau suivant donne quelques dimensions en millimètres :

| ORBITOLITES | Diamètre. | Épaisseur. | Macro-sphère. | Micro-sphère. | PERFORATION DE LA MACROSPHÈRE. |
|----------------------------|-----------|------------|---------------|---------------|--------------------------------|
| <i>O. marginalis</i> . . . | 5 | 0.15 | 0.04 | 0.018 | Occasionnelles. |
| <i>O. duplex</i> | 7 | 0.30 | 0.07 | 0.020 | Puits non percés. |
| <i>O. complanata</i> . . . | 25 | 2.50 | 0.10 | 0.017 | Rien. |
| <i>O. tenuissima</i> . . . | 30 | 0.08 | 0.03 | ? | ... |

Les loges sont subdivisées en logettes comme chez *Orbiculina*, mais les orifices de communication sont au bout opposé des cloisons; dans l'explication de RUMBLER, il faudrait admettre que les gouttelettes auraient conflué d'abord à leur sommet, laissant des vides à leur base, hypothèse fort peu probable. — Fig. 30.

La distinction pour la taille générale en macro- et microsphériques est très nette; les microsphériques, de grande taille, pour toutes les espèces se ressemblent beaucoup et aussi à *Orbiculina* et même *Peneroplis*; les formes macrosphériques, au contraire, sont fort différentes.

Les trois premières espèces occupent les côtes des zones chaudes, abondant parmi les débris de sable corallien, fixées sur des algues (RHUMBLER). Seul *O. tenuissima* fait exception; cette espèce habite les grands fonds où l'eau est très froide.

L'aplatissement discoïde est une adaptation aux conditions spéciales de l'habitat côtier: peu de prise à l'entraînement par les courants. La fragilité en est une conséquence; on trouve beaucoup d'exemplaires brisés, mais réparés; le bris est donc un moyen de multiplication; *O. duplex* résorbe sa coquille suivant certaines lignes, préparant la fracture (RHUMBLER). Comme pour régénérer un débris, il doit toujours contenir un noyau, les *Orbitolites* sont devenus polynucléés.

Beaucoup de formes côtières sont incubatrices, vivipares, aussi pour éviter aux trop jeunes larves l'entraînement par les courants. Les *Orbitolites* émettent les jeunes, comme « formes à deux loges ». Chez *O. marginata*, ils remplissent les deux ou trois cercles externes de logettes, non autrement modifiées; chez *O. duplex*, il y a déjà des cavités plus grandes; chez *O. complanata* microsphérique, le bord est fortement épaissi et ondulé (variété *laciniata*), formant de grandes chambres dans lesquelles tout le protoplasme s'accumule pour se diviser en spores, laissant le reste de la coquille vide.

26. — *Formes miliolides*. — Le genre *Cornuspira* s'interprète naturellement comme résultant de la croissance continue du podostyle; elle montre bien l'influence de la flexostylie; supposez cette spire déroulée, devenue rectiligne, la forme serait pratiquement impossible. Elle existe cependant, mais chez des genres ayant abandonné la vie libre et soudés à leur support; alors la croissance peut, sans inconvénient, devenir irrégulière. — Chez l'espèce représentée, chaque tour s'assied largement sur le précédent, par une face quelque peu excavée qui embrasse l'appui: caractère embrassant. Dans d'autres espèces, le tube est au contraire muni d'une lame

saillante externe, qui maintient les nouveaux tours à distance : caractère caréné. — Fig. 31.

On reconnaît immédiatement que *Ophthalmidium* est la continuation d'une cornuspire carénée, avec une nouvelle modification : après quelques tours réguliers cornuspires, il se forme des renflements séparés par des étranglements en segments irréguliers, plusieurs par tour de spire. — Fig. 32.

De même *Spiroloculina* est un ophthalme allongé, avec régularisation des segments, chacun occupant exactement un demi tour de spire. C'est probablement l'allongement qui a déterminé cette régularité, par la nécessité d'avoir toujours le pylome en position terminale; comme conséquence, à chaque nouvelle formation de loge le pylome change de pôle; il est reporté à l'autre bout de l'axe de longueur. — Fig. 33.

Toutes les formes décrites jusqu'ici sont plates; *Biloculina* est sphérique, comparable à un grain de mil (*Miliolides*). La coquille semble composée de deux moitiés, calottes hémisphériques inégales, l'une débordant l'autre et la plus grande portant un pylome partiellement obturé par une languette, attachée au bord interne; souvent la languette soude aussi son bord externe et subdivise alors le pylome en deux orifices. — Fig. 34.

Une coupe médiane orientée par le pylome montre plusieurs enveloppes et les orifices de communication, les pylomes successifs, alternativement en haut et en bas, caractère spiroloculine. Supposez les loges tubulaires élargies et étalées transversalement, on aura les hémisphères biloculines. Un changement considérable dans l'aspect général résulte donc d'une modification très simple et déjà indiquée chez *Cornuspira*, car cet étalement en largeur n'est autre chose que le caractère embrassant. — Fig. 35.

Les Biloculines macrosphériques ont les loges biloculines typiques, c'est-à-dire élargies jusqu'au diamètre de la coquille, par conséquent étalées sur une moitié de la sphère et alors seulement deux de visibles, dès le début, c'est-à-dire immédiatement après la sphère centrale primitive flexostyle. Il en est autrement pour les formes microsphériques; les premières loges sériées ne sont élargies que jusqu'au cinquième de la circonférence et la coquille montre donc

cinq loges : arrangement quinqueloculine; l'élargissement augmente jusqu'au tiers: triloculine; finalement jusqu'à la moitié de la circonférence: biloculine. L'étalement en largeur a donc été graduel exactement comme l'allongement (stades successifs ophthalmide et spiroloculine). Il est de nouveau intéressant de constater que ces formes intermédiaires quinqué et triloculines existent comme genres distincts. — Fig. 36.

La loge nouvelle, la dernière formée, s'appuie sur la précédente, mais sans confondre les substances; il reste une ligne de suture nettement visible; seul la « deuxième chambre », c'est-à-dire le canal flexostyle, fait exception; ses parois sont d'une venue avec la paroi de la sphère centrale (fig. 35). SCHLUMBERGER, l'auteur de ces coupes, a parfaitement signalé ce détail, resté pour lui incompréhensible; la notion de podostyle l'explique tout de suite.

La languette dans le pylome a donné lieu, de la part de RHUMBLER, à d'intéressantes considérations morphologiques. La carène de quelques cornuspirides serait un squelette supplémentaire, sécrété par le protoplasme externe. Nous ne connaissons pas son utilité et son rôle, mais bien certainement il y a un changement radical quand une nouvelle loge se met sur l'ancienne, au contact; car alors la carène vient à l'inférieur, ou bien elle doit être résorbée comme devenue inutile. D'après RHUMBLER, la languette serait un reste de la carène; elle est en effet dans la situation voulue: sur la paroi externe de la loge de dessous, la suture distincte. Les organes ayant perdu leur fonction disparaissent, à moins qu'ils ne puissent être utilisés pour autre chose; tel a été le cas pour le bout terminal de la carène, devenu appareil protecteur et obturateur du pylome.

27. — *Le groupe des Imperforés.* — Les paragraphes précédents ont été essentiellement uniquement l'exposé de faits, dont la connaissance préalable est nécessaire pour comprendre les considérations générales. C'est une erreur de la plupart des traités classiques de commencer par ces généralités.

Mais les faits sont ici tellement clairs, que des conclusions importantes sur leur signification, leurs rapports et leur filiation, viennent d'elles-mêmes. Un coup d'œil sur une coupe d'Imperforé décèle la

structure flexostyle et explique toute l'évolution ultérieure du groupe, l'antériorité des formes spiralées, la formation des coquilles droites par redressement secondaire. On ne peut désirer des séries plus claires et mieux graduées que *Peneroplis* et les diverses espèces d'*Orbitolites*, les diverses étapes depuis *Cornuspira* jusqu'à la structure biloculine. Dans ces conditions, les généralités ne sont plus qu'une répétition; mais il reste l'avantage de les présenter en un ensemble coordonné.

Par opposition à l'orthostylie, la flexostylie permet la croissance continue, l'augmentation de taille, condition primordiale pour le perfectionnement structural. *Cornuspira* représente le cas le plus simple de la croissance continue du flexostyle; mais ensuite il y a remplacement par la croissance saccadée, des périodes de repos entre deux moments de lorication, la constitution de segments ou loges successives, d'abord irrégulières, puis se régularisant. La série biloculine est sous ce rapport très instructive; les formes microsphériques répètent mieux les divers stades phylogéniques; les formes macrosphériques de génération agame ont leur ontogénie déformée par raccourcissement, suppression des stades à cinq et à trois loges sur le pourtour. Dans cette série cornuspire-biloculine, la segmentation en loges est assez tardive; les stades primitifs non segmentés, en spirale flexostyle continue, finissent cependant par être éliminés et disparaissent de l'ontogénie des formes supérieures; les Biloculines ne les rappellent plus.

Ils sont absents aussi chez *Peneroplis* et les espèces d'*Orbitolites* et l'on peut se demander si c'est également par disparition secondaire ou par défaut primitif; il est possible que le flexostyle oligospire primitif ait donné directement des loges. Mais chez *O. tenuissima*, qui fait bande à part, l'état pénéroplide est précédé d'un état polyspire de cornuspire et d'ophthalmide.

Dans les limites du genre *Orbitolites* et pour les trois autres espèces, l'évolution a porté sur les parties centrales, qui restent intactes chez tous les autres Foraminifères. La sphère centrale augmente de volume; mais c'est surtout le bout terminal du flexostyle qui a été colossalement hypertrophié. En outre, la croissance cyclique est de plus en plus précoce, supprimant tous les stades antérieurs. C'est ontogé-

niquement, encore une fois un raccourcissement ; et on comprend que les formes macrosphères, où existe cette tendance, aient été affectées et aient évolué, de préférence aux formes microsphères sexuées, plus conservatrices. La taille aussi est allée graduellement en augmentant.

A cause du rappel ontogénique plus complet, on pourrait considérer *O. tenuissima* comme microsphérique ; la grande taille de la coquille entière serait conforme ; mais elle peut être un cas de gigantisme des formes d'eau froide. La sphère centrale a trente microns, ce qui est peu pour une macro-, beaucoup pour une microsphère. En outre, tous les exemplaires connus (il est vrai, seulement cinq) sont tous de même et à cause de la rareté des microsphériques, ce sont probablement des macrosphériques.

Un caractère perdu ne reparait pas. Dans la lignée *Peneroplis* et *O. complanata*, le stade plurispiralé est perdu et, par conséquent, *O. tenuissima* ne peut pas être intercalé. Il faut le rattacher à l'ancêtre de *Peneroplis*, comme une branche spéciale, mais qui a subi une évolution parallèle et est arrivée d'une façon indépendante au même résultat. Le genre *Orbitolites* serait donc diphylétique (LISTER).

L'application du principe de la plus grande résistance (*Festigkeitsauslese*) a amené RHUMBLER à des vues très particulières sur la phylogénie. La structure biloculine, à cause de la plus grande portée des voûtes, est considérée comme la plus fragile, donc la plus primitive ; la série évolutive irait de la structure biloculine à la quinqueloculine, la plus solide. L'ontogénie montre exactement le contraire ; mais les modifications nouvelles, progressives, se manifesteraient d'abord sur les premières parties, au début de l'ontogénie ; ces premières loges ne rappelleraient pas le passé, mais présageraient le futur de la race ; par exemple, les formes en crosse seraient en voie de se courber. RHUMBLER invoque la succession géologique qui montrerait dans certains cas l'antériorité des formes droites.

La notion de la plus grande solidité est souvent exacte ; mais c'est de l'exagération que de lui subordonner toutes les autres considérations ; la paléontologie est manifestement insuffisante. Malgré le talent incontestable avec lequel RHUMBLER défend sa thèse, vouloir faire de l'embryologie à rebours, la considérer comme prophétique au lieu d'historique, est difficile à admettre.

Foraminifères arénacés.

28. — Le genre « *Astrorhiza* ». — SANDAHL (Stockholm, 1857) a décrit comme *Astrorhiza limicola* un organisme nettement foraminifère par sa nature purement protoplasmique et ses pseudopodes réticulés; par agglutination de vase, il forme un disque peu rigide d'environ 5 millimètres de diamètre, d'où partent de nombreux rayons. — Fig. 37.

BESSELS (1875) trouva, dans le courant froid longeant la côte atlantique des États-Unis, une forme très semblable, mais avec du gros sable solidement cimenté. La coquille est tellement dure qu'elle se laisse difficilement entamer, le scalpel glisse en grinçant, « knirschend abrutscht », dit BESSELS. Il la nomma *Hæckelina gigantea*, mais, considérée plus tard comme identique avec la précédente, ce nom tomba; le terme « *limicola* » s'applique pourtant mal à une forte coquille arénacée. — Fig. 38.

Le protoplasme dans le disque de *Hæckelina* est blanc grisâtre; il s'engage dans les tubes et se prolonge même au delà en tiges d'un brun foncé, molles, flexibles, non contractiles; même des courants d'induction assez forts ont peu d'action. Mais du bout de ces tiges et uniquement de ces bouts, partent les pseudopodes.

Des fragments détachés de protoplasme (les phénomènes nucléaires non suivis, 1875!) se meuvent comme des amibes par des pseudopodes coniques; au bout de quatre jours, quelques-uns de ces pseudopodes deviennent cylindriques et de leur extrémité partent alors les filaments réticulaires.

L'importance (non reconnue) des observations de BESSELS consiste en la démonstration nette de la podostylie. L'organisme est polystylopode.

L'expédition du *Challenger* a fait connaître un nombre considérable de formes nouvelles, qui ont donné une grande importance aux arénacés.

A. arenaria est composée de sable fin, lâchement agglutiné, en masse plus épaisse surtout dans les angles rentrants qui sont en partie comblés. — On décrit comme variété une forme où la chambre centrale s'est transformée en un tube, du bout duquel partent les

rayons ou gaines podostylaires. — Un détail à noter : dans les deux variétés, les bouts de ces gaines sont d'ordinaire bouchés par du sable, encore plus lâchement soudé ; les pseudopodes passent à travers les interstices. Cette obturation partielle limite la longueur du podostyle protoplasmique. Considérant la coquille, elle est devenue continue, mais composée de régions différentes : le disque est impénétrable aux pseudopodes ; mais les bouts des gaines sont pratiquement perforés par un grand nombre d'orifices, du diamètre réduit des filaments pseudopodiques. — Fig. 39 et 40.

Astrorhiza angulosa se comprend aisément comme une forme à trois rayons, à parois épaisses. On a distingué comme espèce distincte *A. furcata* aux rayons inégaux ; en même temps, les angles sont inégaux, les deux branches les plus courtes se sont rapprochées et forment un angle plus aigu. — Fig. 41 et 42.

Il y a plusieurs autres espèces, mises dans le même genre à cause des matériaux finement arenacés et du ciment non durci. La forme est cependant assez différente : ce sont des tubes ouverts aux deux bouts, à parois épaisses, montrant par place des indications d'étranglement ; assez fréquemment chez une des espèces (BRADY, matériel du *Challenger*) il y a au milieu de la longueur un renflement sphérique, que BRADY compare à la chambre centrale réduite de *A. arenaria*, variété étoilée. Si cette assimilation est morphologiquement exacte, alors les deux moitiés du tube sont des gaines podostylaires hypertrophiées et l'organisme est un distylopode.

RHUMBLER (matériel de l'expédition antarctique, *Gauss*, 1905) a trouvé *A. angulosa*, avec un rayon très long ; il croit que ce tube, détaché et continuant à grandir, donne une de ces formes tubulaires : *A. granulosa*. C'est fort possible et BRADY avait déjà senti quelque chose d'analogue ; mais, renversant les rapports, il avait parlé de *A. angulosa* « comme d'une variété à trois orifices d'*A. granulosa* ». — Fig. 43.

29. — Le genre « *Rhabdammina* » ; comparaison des deux genres. — Ce genre est aussi caractérisé par la nature des matériaux ; du gros sable réuni par du ciment dur.

La série commence par *Rh. abyssorum* tristylopode. — *Rh. linea-*

ris est un distylopoïde ; la dérivation, de l'espèce précédente, a été démontrée par CARPENTER (1881). Quand les trois rayons sont inégaux, les angles le sont aussi, et les deux gros rayons se mettent en ligne ; il y a toutes les gradations, souvent encore le troisième rayon simplement comme un tubercule. — Des tubes irrégulièrement segmentés et sans chambre renflée médiane sont considérés par RHUMBLER comme détachés de *Rhabdammina* triradiées. — Fig. 44 et 45.

La parallélisme avec *Astrorhiza* est complet, sauf pour le premier terme, le polystylopoïde *A. limicola* ; mais si on enlève *Haeckelina* fortement arénacée d'avec ses similaires vaseux pour la mettre avec *Rhabdammina*, où est sa vraie place, tout rentre dans l'ordre.

Alors aussi apparaît encore mieux l'illogisme des dénominations ; astre pour des tubes, bâton pour un polystylopoïde discoïde ; c'est peut-être cette anomalie qui a caché les rapports pourtant si clairs de *Haeckelina*. Si le nom devait mettre en évidence le caractère générique, au lieu d'« *Astrorhiza* », on dirait logiquement « *Limicola* » et pour le nom spécifique de la première forme, le polystylopoïde, « *L. astrorhiza* » serait parfait, et juste l'inverse de la nomenclature actuelle.

Les différences entre les deux genres résultent de la nature différente des matériaux et du ciment. Avec de la vase ou du sable très fin, lâchement uni, une certaine solidité ne peut être obtenue que par l'épaississement de la paroi ; les longs tubes ne sont possibles que comme distylopoïdes, pouvant rouler, mais pas comme tristylopoïdes ; *A. angulosa* est empâtée. Chez *Rhabdammina*, au contraire, la dureté du mortier permet les parois minces et les tubes longs.

Plusieurs auteurs (BESSELS, EIMER et FICKERT) ont comparé *A. limicola* à une amibe recouverte de sable, comparaison pas exacte. Peu de choses sont aussi claires en zoologie que les rapports des deux genres ; pourtant RHUMBLER, dans sa révision des Arénacés, place les deux genres fort loin l'un de l'autre, laisse *Haeckelina* parmi *A. limicola* ; pour l'énumération des espèces, chez *Astrorhiza* il part des formes étoilées, chez *Rhabdammina* des formes tubulaires. L'arrangement adopté ici n'est qu'un développement des idées déjà anciennes de CARPENTER et de BRADY, avec addition de la notion de podostylie.

Comme formes arénacées, agglutinantes, les deux genres sont à un

stade primitif; mais si la stylopodie est un perfectionnement, ils sont au-dessus des Amibes, ce qui ressort du reste de leur ontogénie par BESSELS. La multiplicité des podostyles est aussi un caractère primitif; leur arrangement, bien exactement tous dans un même plan, sur le bord du disque, est une adaptation à la vie benthonique; les pseudopodes se trouvent ainsi au meilleur emplacement pour fonctionner et notamment pour fixer l'organisme et l'empêcher d'être entraîné par les courants.

La réduction du nombre des podostyles s'accompagne de leur développement; comme chez les flexostyles, l'accroissement de l'individu a porté sur l'hypertrophie du podostyle, son épaississement, pachystylie; naturellement avec réduction de leur nombre et aussi résorption du disque central. Cette réduction va jusqu'à la distylopodie, jamais jusqu'à la monopodie; l'obturation de l'un des bouts d'une forme tubulaire ne donnerait pas un monostylopode, car la chambre centrale resterait au milieu. On pourrait à la rigueur, songer à la résorption d'un seul des deux podostyles restants, en somme, la continuation du procédé qui a déjà réduit à deux; mais chez le distylopode tout est devenu symétrique et homologue et les deux rayons sont affectés de même. On connaît des formes à bout rétréci et courbé: les deux rayons montrent les mêmes particularités.

Il importe de remarquer que la pachystylie s'accompagne d'une réduction du disque, de sorte que le résultat final est une diminution de masse, et morphologiquement une simplification; ces modifications sont régressives au lieu de progressives; les formes distylopodes sont dans une impasse phylogénique et n'ont plus rien produit.

RHUMBLER a, aussi au sujet de ces formes, des idées particulières; il reconnaît leur caractère primitif, mais en même temps il conteste leur ancienneté, à cause de l'absence de fossiles; ce seraient des formes fraîchement évoluées en Foraminifères protégés, d'origine récente, des nouveaux venus (*Neulinge*) sans passé paléontologique. Cette idée a rencontré un partisan; *Cornuspira* existe dans le carbonifère et dans le jurassique, pas dans les couches intermédiaires; il y aurait eu extinction après le carbonifère et création à nouveau au jurassique (KURT HUCKE, 1907).

30. — *Divers polystylopodes*. — Le genre *Placopsilina* avait été créé pour quelques formes arénacées, fixées au support; c'était des formes polythalamies, les premières loges régulièrement spirales, mais les suivantes irrégulières; cette irrégularité est une conséquence fréquente, on pourrait même dire constante, de la fixation. Il y avait, en outre, un revêtement arénacé; au-dessus de la coquille calcaire normale, ou y incorporé, il y avait du sable. Mais dans le même genre étaient confondues des formes monothalamies beaucoup plus simples, que RHUMBLER (1895) a séparées comme genre distinct *Tholosina*.

Th. vesicularis s'interprète de suite comme un polystylopode soudé au support par ses gaines podostylaires; à cause du soutien, ces gaines ont pu devenir plus grêles et se ramifier; mais elles semblent aussi avoir acquis la faculté de reproduire de jeunes sphères; l'espèce est sur la voie de la formation coloniale, consécutive à la fixation; l'organe fixateur, ici la gaine podostylaie, sert aussi de stolon reproducteur. — Fig. 46.

La seconde espèce *Th. bullæ* plus renflée et régulière a seulement deux orifices basaux opposés, non prolongés en gaine. Toutes ces particularités peuvent être mises en rapport avec un habitat spécial: la fixation sur des tiges cylindriques, dans le cas figuré, sur un tube de *Rhabdammina*. Les deux seuls podostyles conservés et encore seulement comme simple orifice, sont dans l'axe de la tige; les autres n'auraient pas trouvé place pour se développer. Cette espèce pourrait donc parfaitement être un simple facies de croissance sur un support spécial.

EIMER et FICKERT font de *Th. vesicularis* le point de départ de la série évolutive de tous les Foraminifères; ils trouvent le caractère de simplicité primitive dans l'irrégularité des tubes podostylaires; ce qui est manifestement une modification secondaire par la fixation. On peut s'imaginer ce que doit être une phylogénie établie sur de pareilles bases.

Le genre *Haliphysema* est une tige dressée, élargie en cône et agglutinant des spicules d'éponge, groupés en bouquet. La tige ne se fixe pas directement, mais par l'intermédiaire d'un renflement hémisphérique, une coquille de grains de sable fortement cimentés

et dont la cavité est subdivisée par des cloisons radiaires irrégulières. Le ciment est dur, sauf au point d'attache de la tige; cette circonstance, jointe à la forme conique, ne semble pas calculée pour la solidité; aussi on trouve parfois la chambre seule, avec un orifice au sommet, et cela a été décrit comme forme distincte. Il y a peut-être là une fragilité acquise, dans un but reproducteur; alors la base restée en place doit produire un nouveau cône; la partie détachée doit pouvoir se fixer ailleurs, à moins que sa substance n'ait été employée à une sporulation; on connaît trop peu du genre de vie pour répondre à ces questions. — Fig. 47.

L'interprétation la plus plausible est celle de polystylopode fixé, les gaines podostylaires, au lieu de se développer au dehors, sont rentrées à l'intérieur pour constituer les cloisons radiaires. Les podostyles basaux ont été déclassés quand le cône s'est développé et a monopolisé la fonction de préhension des aliments.

Ce cône est aussi un podostyle, colossalement hypertrophié et occupant une situation spéciale: au lieu d'être basal, de faire partie de la couronne garnissant le bord du disque (chez les polystylopodes normaux), il est au sommet du disque, en situation apicale. Par là, affranchi du contact avec le sol et de la fonction de fixation, il a pu se spécialiser comme appareil capteur. Des organes homologues ont ici subi des sorts très différents, parce qu'il y a eu des différences d'emplacement.

Haliphysema a eu une certaine célébrité parce que HAECKEL y a décrit et figuré des couches cellulaires régulières, différenciées en ecto- et endoderme, des cellules avec de beaux noyaux. Pour un organisme protoplasmique, l'erreur était trop forte. HAECKEL a prétendu (1889), qu'à côté de l'organisme protozoaire, dont il admet l'existence, il y en a un autre, de même aspect extérieur, mais avec la structure plus compliquée qu'il a décrite. L'explication a été reçue plutôt avec scepticisme. Un pareil organisme a pourtant été signalé à Bergen, Norwège (N. LÉON, 1903); pour distinguer, on l'a nommé *Prophysema*; ce serait le plus simple des Métazoaires.

Thurammina compressa (0.5 millimètre), a une coquille membraneuse, peu arénacée, en sphère aplatie avec nombreux rayons courts sur le bord du disque. — Fig. 48.

Th. papillata (0.4 à 1.3 millimètre) a la coquille dure, sphérique, les tubes courts répartis sur toute la surface et souvent obstrués par du sable (comme *Astrorhiza arenaria*). Les deux espèces sont libres, mais parfois la seconde est fixée et développe alors une gaine podostylaire en situation apicale. Une autre particularité est parfois la présence d'une coquille interne plate avec longs rayons au pourtour. — Fig. 49 à 51.

Saccamina sphaerica au premier stade, fixé sur le parent, est finement arénacé; puis il s'ajoute des spicules d'éponge; plus tard le matériel est changé: gros grains de quartz, structure rugueuse; ce stade était nommé *Psammosphæra*. Il est généralement fixé, sans pylome ni tubes podostylaires; les pseudopodes filamenteux doivent donc sortir entre les grains ou entre la coquille et le support; mais des expériences, pourtant fort ingénieuses, n'ont pas décelé de perforations. — Fig. 52.

Il y a un nouveau changement: les matériaux sont plus réguliers et la construction est plus soignée; la coquille est lisse et pylomée: c'est le stade définitif *Saccamina*. On peut suivre toutes ces modifications sur les figures, à la fois chez le parent et chez le jeune, celui-ci naturellement toujours en retard. Ces modifications n'ont toutefois pas pu être suivies par l'observation continue d'un même individu; le travail de RHUMBLER est basé sur la comparaison d'un grand nombre d'exemplaires et la succession des divers stades a été inférée d'après la taille. Les résultats ne sont donc pas absolument certains, mais ils ont le degré de certitude ou de probabilité compatible avec ce genre de recherches.

L'accroissement ultérieur n'est pas moins curieux. Par désaggrégation d'une portion assez limitée de la paroi, il se forme une ouverture; par celle-ci et non par le pylome, sort un gros lobe protoplasmique qui va cueillir les grains et s'en recouvrir; la coquille a alors une excroissance. Puis toute la coquille est désaggrégée et les matériaux, tant anciens que neufs (sur l'excroissance) sont réarrangés pour constituer une coquille régulière plus grande.

Si tout cela se confirme, les psammosphères sont des jeunes et le genre est à rayer.

Il y a une assez grande variété des formes semblables, monotha-

lames, souvent allongées. Il y a aussi des formes tubulaires rappelant *Astrorhiza* et *Rhabdammina*, mais avec une seule ouverture, le bout fermé renflé en chambre (genre *Hyperammina*).

31. — *Le groupe des Arénacés.* — Les premières formes mentionnées sont nettement caractérisées par la polystylopodie, entièrement inconnue chez les calcaires imperforés et du reste incompatible avec la flexostylie. Les formes sont rayonnées, libres, benthoniques; l'adaptation au milieu se manifeste par l'aplatissement et par la localisation des podostyles en une couronne marginale.

Ces formes doivent être considérées comme primitives, en ce sens que la multiplicité des pseudopodes ne semble pas résulter de la division ou de la répétition de cet organe d'abord unique, Il n'y a aucun rapport avec *Allogromia* ou *Lieberkühnia*. Les observations de BESSELS sur l'ontogénie de *Haeckelina* montrent que c'est directement des amibes qu'il faut dériver, comme une branche distincte, dont nous avons les tout premiers représentants, encore au stade agglutinant et de coquille en mosaïque. Ils jouent aussi leur rôle d'ancêtre, rappelé dans l'ontogénie de leurs descendants: la coquille embryonnaire de *Thurammina papillata* est entièrement de structure de *limicola* primitive.

La particularité la plus remarquable de ces formes a été l'accroissement des podostyles, la pachystylie. Nous avons suivi l'évolution qui en est résulté et la constitution de formes distylopodés, tubulaires, sans avenir phylogénique.

Les formes tubulaires mentionnées en dernier lieu comme ayant à un bout une chambre fermée (*Hyperammina*), ne rentrent pas dans cette catégorie, mais dérivent de monostylopodés normaux; seulement, chez eux aussi l'accroissement s'est fait par la méthode de pachystylie.

Il y a lieu d'examiner la raison d'être de ce singulier mode de croissance, qui pratiquement semble amener une réduction de masse. L'augmentation de volume d'une enveloppe protectrice peut se faire par croissance intercalaire continue et c'est même le mode le plus naturel, le plus pratique; l'enveloppe suit constamment et régulièrement l'accroissement de la masse interne. Tel semble être le cas

pour toutes les coquilles membraneuses et notamment pour les formes initiales de *Allogromia* et *Lieberkühnia*. Comme conséquence de et correctif à cet accroissement indéfini, ces coquilles se divisent.

En y réfléchissant, un tel mode de croissance est impossible avec une coquille en mosaïque. Les éléments toujours quelque peu disparates se sont arrangés sous l'influence de la tension superficielle, avec le minimum de surface libre; ce qui fait que tous sont solidaires et que l'introduction d'un seul grain change tout l'ensemble. Le cas de *Saccamina* a été donné en détail parce qu'il montre bien l'importance des moments de lorication.

Or, en reportant la croissance sur l'extrémité des gaines podostylaires, la coquille peut également suivre les variations de volume du protoplasme, régulièrement, sans à-coup et par conséquent supprimer ces multiples désaggrégations totales, suivies de réarrangements. Même dans le groupe flexostyle, l'évolution a consisté dans l'accroissement, uniquement du podostyle; le premier terme après *Lieberkühnia* est *Cornuspira*; on comprend encore mieux son utilité chez une forme arénacée.

La pachystylie aurait donc eu pour but de supprimer les lorications; tout au moins les crises de lorication semblent absentes chez ces formes et la multiplication se fait par simple fragmentation des tubes trop longs. Il y a aussi la preuve inverse: la réduction des podostyles ramène les lorications successives; les coquilles emboîtées de *Thurammia* se comprennent comme la conservation anormale de la coquille primitive, au lieu de sa dissolution.

Contrairement à ce qui se passe d'ordinaire, la fixation peut devenir pour les polystylopodes, une cause de progrès. Quand la fixation intéresse aussi les gaines podostylaires, son effet est nul (*Tholosina*); mais quand les gaines restent libres, la fixation permet le licenciement de la couronne podostylaïre, la répartition de ses éléments sur toute la surface, d'où résultent des différences d'emplacement. La situation apicale semble surtout importante pour amener la différenciation du podostyle y localisé, d'avec ses homologues: *HaliPHYSEMA*, *Thurammia*.

Dans la première de ces formes, il y a aussi pachystylie, épanouis-

sement conique; une autre espèce, *H. ramulosum* a ramifié cette tête; morphologiquement, l'animal a assumé le port arborescent, il est devenu végétal et là se termine son histoire phylogénique.

Thurammina est un polystylopode réduit, très primitif *Th. compressa*; la dureté plus grande permet la sphéricité de *Th. papillata*, la suppression d'un bord, lieu d'élection pour les podostyles et conséquemment leur répartition égale sur toute la surface. Un disque tombe toujours à plat; le point de contact d'une sphère avec le sol est quelconque, mais il faut toujours à proximité un nombre suffisant de podostyles. La fixation occasionnelle développe ici aussi le podostyle apical, non par pachystylie, mais d'une façon modérée, comme un col lagénoïde; les autres podostyles, du reste, continuent à fonctionner, ce qui a probablement empêché l'hypertrophie trop accentuée de l'apical.

L'obturation de ces gaines podostylaires rappelle *Astrorhiza arenaria*, mais avec cette différence qu'au lieu de tubes saillants où un bouchon sableux lâche peut facilement se maintenir, il y a ici des orifices, simples trous à ras de la surface. L'attention des auteurs n'a pas été attirée sur ces tout petits détails, mais il semble que comme dureté de ciment (à en juger par la couleur brun foncé du ciment ferrugineux), le bouchon ne diffère pas du reste de la coquille. On aurait alors, épars sur toute la surface, des zones perforées.

Il y a aussi un grand nombre d'Arénacés flexostyles, mais ressemblant de si près à des formes calcaires, que d'ordinaire on ne les distingue pas génériquement, sans toutefois suivre une règle bien précise; ainsi *Cornuspira* calcaire a son isomorphe (semblable) arénacé dans *Ammodiscus*. On a appliqué à ces cas le principe de l'antériorité des formes arénacées, en s'appuyant aussi sur la paléontologie. Il semble beaucoup plus adéquat de considérer les Imperforés comme résultant de la calcification directe d'une membrane continue, sans passer par un stade agglutinant intermédiaire; les flexostyles arénacés auraient été secondairement ensablés, d'abord comme recouvrement superficiel, une accumulation grossière à l'extérieur de la coquille (alors souvent fixation), puis par incorporation graduelle dans la paroi même.

Foraminifères perforés.

32. — *Principaux types de Perforés.* — Le genre *Lagena* (flacon) est, comme forme, le plus simple des Foraminifères : une panse monothalame surmontée d'un col unique, droit, orthostylie ! La matière calcaire de la coquille est tout à fait transparente, « vitrée ». Outre le pylome terminal au bout du col, la paroi est traversée par un grand nombre de pores très fins. Ces trois caractères : orthostylie, matière vitreuse et perforations, vont toujours ensemble ; de même que pour le premier groupe les caractères de flexostylie, matière porcellanique et parois pleines non perforées. — Fig. 53.

Le genre *Lagena* peut varier par une infinité de décorations superficielles, quelques-unes probablement comme squelette accessoire, sécrété par le protoplasme externe. Deux modifications seulement ont une valeur morphologique ; il y a parfois un deuxième orifice pylomique, à l'autre bout de l'axe principal (distomie) ; il peut aussi y avoir un col invaginé, entosolénie (*Solen*, tube).

Le genre *Nodosaria* polythalame peut se définir une colonie linéaire de *Lagena*, les loges sur le col les unes des autres. Quand un article se détache, il entraîne le col de la loge précédente, lequel fait saillie à l'intérieur ; ce serait la forme entosolène (RHUMBLER). Comme une conséquence nécessaire de l'orthostylie, les formes linéaires sont ici primitives. — Fig. 54.

Le genre *Rotalia* est une forme spiralée, comme une coquille de limaçon, c'est-à-dire en spirale élevée ; l'ensemble est conique ; les loges de la base, les dernières formées et les plus grandes peuvent ne pas se rejoindre au centre et laisser un creux, l'ombilic. La spirale peut aussi être plate ; des formes de grande taille sont alors comme les grands Imperforés (*Orbitolites* imperforé, *Cycloclypeus* perforé, un couple isomorphe). Les Nummulites fossiles du tertiaire sont en spirale plate ; de là leur nom : pièce de monnaie. — Fig. 55.

Généralement dans les formes spirales des deux types, le squelette extérieur est fortement développé et constitue un système de canaux compliqués. Il y a quelques formes fixées à croissance irrégulière et quelques formes flottantes, celles-ci toutes rotaloïdes, à spirale conique.

L'ontogénie de quelques espèces a été suivie, principalement par

SCHAUDINN et par LISTER. Chez *Polystomella* rotaloïde la spore sphérique forme une coquille pylomée; puis après, en un second temps, une première chambre en croissant; la figure 56 est aussi nette qu'un dessin schématique. Quand on compare avec la « Miliolide à deux loges », on voit de suite la différence, la flexostylie de l'une, l'incurvation résultant de la courbure du podostyle (marqué 2), tandis que chez *Polystomella* cette partie est droite, orthostyle et la courbure résulte de l'étirement en croissant de lune de la première chambre (3). — Fig. 56 et 57.

Les isomorphes *Cyclocypeus* et *Orbitolites* ont été étudiés par LISTER dans un même travail (1895) et l'auteur insiste sur la ressemblance des parties centrales; nos figures 28 et 57 sont empruntées à ce mémoire, et la différence est frappante; la chambre circum-ambiante est chez *Cyclocypeus* la première chambre sériée, le n° 3 du schéma; et cette chambre communique avec la sphère centrale primitive par un court canal droit, orthostyle. Dans le traité de 1903, LISTER répète que les disques se ressemblent « mais sont différemment constitués », et il signale pour *Cyclocypeus* l'incurvation de la première chambre. — Fig. 58.

La constance et la généralité des perforations en fait un caractère primordial des Orthostyles; ce n'est pas un creusement secondaire; souvent chaque pore est percé dans un prisme hexagonal calcaire sécrété par la base du filament pseudopodique. Mais cette disposition n'est pas générale; le prisme semble être du squelette supplémentaire, sur la coquille primitive, également perforée.

Les perforations ne peuvent servir qu'aux échanges protoplasmiques et leur rôle est accessoire, supplantant l'action du pylome; on en a conclu que ce n'était pas un caractère important et l'ancienne subdivision en Imperforés et Perforés a été abandonnée. Mais si les perforations sont tellement inutiles, leur constance ne se justifiant pas par leur fonction, ne peut s'expliquer que comme l'héritage d'un ancêtre commun. Ce serait le cas d'organes rudimentaires, inutiles, mais si importants pour déterminer les affinités. L'erreur de raisonnement consiste à confondre importance fonctionnelle physiologique et importance morphologique et systématique.

En l'absence de toute tentative d'expliquer la perforation, le cas de

Thurammia peut être retenu ; le bout des gaines podostylaires raccourcies a été ramené dans la surface générale de la coquille, comme des aires perforées ; l'extension de ces aires jusqu'à confluence donne une perforation généralisée.

33. — *Eozoon*. — Dans les couches précambriennes laurentiennes du Canada, sir WILLIAM LOGAN, directeur du service géologique et W. DAWSON ont signalé des masses noduleuses, parfois grosses comme la tête, composées de couches irrégulièrement parallèles, alternativement de calcaire et de serpentine verdâtre (silicate de magnésie hydraté). — Fig. 59 à 62.

Cette structure fut interprétée comme suit : les bandes calcaires sont les parois des loges d'un foraminifère fixé ; les bandes de serpentine sont de la matière minérale étrangère, le remplissage des loges pendant la fossilisation. Dans les bandes calcaires, on distingue deux zones : tout contre la serpentine, une portion striée, — en dehors, une couche traversée par des canaux. Les stries sont en réalité des pores très fins, remplis de serpentine, de même que les canaux. Ces deux parties seraient, l'une la coquille primitive de la loge avec ses fines perforations, l'autre le squelette supplémentaire canaliculé. Les lignes obliques sont des plans de clivage. CARPENTER, à cette époque la plus haute autorité, conclut formellement à la nature foraminifère (1865).

Il y eut immédiatement contradiction. KING et ROWNEY (1866) affirmèrent la nature purement minérale. En Allemagne, MOEBIUS (1878), spécialiste en foraminifères et ayant entrepris une étude avec l'idée que CARPENTER avait raison, arriva pourtant à la conclusion contraire. La discussion porte sur des points tout à fait spéciaux de minéralogie ; un des arguments est que la couche finement striée est composée de cristaux prismatiques, étroitement juxtaposés en contact direct et sans substance intermédiaire ; ce ne sont donc pas des perforations injectées.

BÜTSCHLI (*Bronn's Tierreich*, 1880) donne un exposé impartial, ajoutant que personnellement il se rallie à MOEBIUS. CARPENTER (*The Microscope*, 1891) maintient énergiquement son opinion et cite, comme la partageant, les géologues GEIKIE et BONNEY. DAWSON (1906)

restait convaincu de la nature organique. Le professeur RENARD (Gand) minéralogiste, mais connaissant les foraminifères par l'étude des dépôts marins du *Challenger*, déclarait ne pas pouvoir se prononcer (communication verbale).

On comprend que la question ait vivement intéressé; les couches laurentiennes dépourvues de toute trace de vie, complètement azoïques, donnaient un fossile! C'était l'aurore de la vie: *Eozoon*. Dans le musée de l'École des Mines, à Jermyn street (Londres), un bloc envoyé du Canada, figurait à la place d'honneur, juste devant l'entrée; il est maintenant relégué à l'étage, dans un coin de galerie. De même, le fossile a graduellement disparu des traités, et l'ouvrage de DOFLEIN sur les Protozoaires (1911) ne le mentionne même pas. Il est certain que la conservation du seul *Eozoon* dans des couches où tout le reste a été métamorphisé et a disparu, constitue une anomalie. D'un autre côté, tout cet ensemble de structures simulant jusque dans les détails une organisation de foraminifère et de manière à tromper complètement les spécialistes les plus compétents, serait bien étrange pour une formation purement minérale, et n'est d'ailleurs nullement bien expliquée à ce point de vue.

Foraminifères flottants.

34. — *Conditions de flottaison.* — Les Foraminifères constituent un groupe essentiellement benthonique: 1,980 espèces sur 2,000. La réticulation des pseudopodes a déjà été considérée comme une adaptation (p. 87); la coquille calcaire, dense, cloisonnée, souvent renforcée par un squelette supplémentaire est une protection contre le bris par choc ou l'écrasement par des mollusques rampants (RHUMBLER).

Les vingt espèces flottantes (1 p. c.) constituent donc une remarquable anomalie. Le changement d'habitat résulte en dernière analyse de la lutte pour l'existence, poussant chaque groupe animal à se répandre, à envahir d'autres milieux. Comme cette tendance est générale, il faut poser en principe que toutes les espèces ont essayé; 99 p. c. n'ont pas réussi: c'est évidemment parce qu'elles n'ont pas pu s'adapter au changement; 1 p. c. ont réussi: c'est que leur struc-

ture première était modifiable et adaptable. Par la comparaison des deux groupes, on doit pouvoir déterminer quels sont les dispositifs ayant permis la flottaison.

Parmi les espèces flottantes, il n'y a aucun imperforé, aucun monothalame, aucun nodosaire, aucune forme cyclique discoïde; toutes appartiennent au groupe rotaloïde, à coquille spiralée conique, ombiliquée. Elles sont réparties en six genres, dont cinq ont aussi des espèces benthoniques normales; c'est surtout cette comparaison qui sera intéressante. Cette répartition démontre déjà que les formes flottantes ne constituent pas un groupe naturel.

Cette étude comporte naturellement l'examen de détails minutieux, sortant du cadre d'un traité sommaire; mais elle doit naturellement aussi faire ressortir la relation étroite et directe entre ces détails infimes de la structure et un genre de vie tout nouveau. Ce grand intérêt la justifie amplement.

La méthode logique serait d'exposer d'abord les structures, les faits, pour en induire les généralités; mais il est beaucoup plus court de donner d'abord les conditions de flottaison; ensuite les descriptions très sommaires viennent comme preuve ou comme application. Nous sommes arrivés assez loin, dans l'étude des foraminifères, pour pouvoir adopter cette méthode sans inconvénient.

Comme conditions négatives, il est clair que toutes les structures rendant difficiles la flottaison, sont par elles-mêmes contre-indiquées, en premier lieu, tout ce qui alourdit trop: coquille trop épaisse, abondant squelette supplémentaire.

Les Héliozaïres nous ont déjà montré quelques adaptations structurales à la flottaison: forme sphérique homaxone (d'où exclusion des formes bacillaires et discoïdes), appendices radiaires, piquants et pseudopodes allongés — vacuolisation de la couche externe du protoplasme.

La forme conique de la coquille, quand le cône est surbaissé et les loges du dernier tour fortement boursoufflé, se rapproche suffisamment de la forme sphérique; il s'agit de réaliser, non l'homaxonie morphologique, mais une approximation. Le boursoufflement des loges réduit d'ailleurs aussi le poids de la coquille.

Un caractère très important, et auquel on ne songerait pas tout

d'abord, est la facilité des communications entre le protoplasme intérieur et la couche à l'extérieur de la coquille. Les dispositifs les plus divers sont réalisés : perforations agrandies, pylomes parfois énormes, pylomes des loges anciennes restant libres, s'ouvrant directement à l'extérieur, la nouvelle loge s'arrangeant de façon à ne pas le recouvrir, orifices accessoires ménagés sur la ligne d'attache d'une loge sur l'autre. Dans le même ordre d'idées, il y a des dispositifs pour héberger de grandes quantités de protoplasme à l'extérieur; et ici vient en première ligne la cavité ombilicale; c'est plus que probablement pour cette raison que tous les foraminifères flottants sont des rotaloïdes; il y a également des rainures profondes, sutures entre les loges, excavées et partiellement recouvertes pour protection. Tous ces détails, par leur répartition chez les espèces flottantes, comparées aux benthoniques, sont très nettement en rapport avec la flottaison.

Ils se comprennent facilement. Toutes les adaptations structurales mentionnées en premier lieu (sphéricité, pseudopodes, vacuoles, — y ajouter enveloppes mucilagineuses sécrétées) sont des fonctions du protoplasme extérieur, dont la quantité est accrue proportionnellement à l'accroissement des fonctions. Probablement la fonction de préhension des aliments est-elle aussi quelque peu modifiée, car même une proie inerte comme les diatomées, est pourtant libre et flottante, au lieu d'immobile, comme pour les formes benthoniques. Aussi chez les foraminifères flottants captant des crustacés vivants, ces caractères sont développés au maximum.

La répartition de ces caractères est assez irrégulière; c'est telle aptitude dans un cas, telle autre dans un autre cas, qui développée, a amené l'espèce à flotter. Les caractères se compensent entre eux, un seul exagéré dispensant des autres et même palliant des conditions nettement défavorables. Chaque espèce y est allée à sa façon propre, et conformément à sa structure primitive.

35. — *Le genre Globigerina.* — La vingtaine d'espèces flottantes de foraminifères compose environ la moitié du plancton et a donc, dans l'économie de la nature, un rôle aussi important que toutes les autres espèces benthoniques ensemble. Utilisant aussi la troisième

dimension de l'espace, pouvant se multiplier dans une couche épaisse d'eau, ces espèces flottantes existent en innombrables individus. A son tour, le genre *Globigerina* est de loin dominant.

Une forme assez peu modifiée est *Gl. cretacea* très fréquente dans la craie. On remarque de suite la grande taille de l'ombilic. Les pylomes de toutes les loges débouchent directement dans cet ombilic (ce détail n'est pas visible sur la figure). Les loges, au lieu d'être des rubans assez minces, sont des sphères renflées en globes distincts (d'où le nom générique). Dans l'exemplaire figuré (fossile) il y a dix-neuf loges, dont sept visibles par en dessous. — Fig. 63.

BRADY (*Challenger*) n'a pas trouvé de représentant exactement semblable dans la faune actuelle. La comparaison des deux figures est des plus instructives : hypertrophie des loges, d'où résulte la diminution de leur nombre, huit en tout, dont cinq visibles par en dessous ; surtout les quatre du deuxième tour de spire sont agrandies. — Fig. 64.

L'espèce de loin la plus répandue est *Gl. bulloides*, les trois ou quatre dernières loges encore plus fortement renflées en bulles. Ici, il y a probablement des individus benthoniques et d'autres planctoniques, avec pylome plus grand. Comme dans l'espèce précédente, tous les pylomes débouchent dans l'ombilic. Très fréquemment, les exemplaires flottants sont hérissés de longs piquants calcaires. — Fig. 65 et 66.

Les deux espèces précédentes font partie d'un groupe dit multipylomé. Chez d'autres, les pylomes individuels ne sont pas libres, le pylome de la loge terminale seul s'ouvre au dehors (groupe des monopylomés) ; par rapport aux autres genres, cette structure paraît plus normale. La seule espèce exclusivement benthonique appartient à ce groupe ; *Gl. pachyderma* n'a pas d'ombilic, le pylome unique est fort petit, la coquille épaisse, les pores seulement $2\frac{1}{2}$ microns, le chiffre le plus bas de tout le genre ; c'est une accumulation de caractères défavorables. *Gl. inflata*, du même groupe, a ses loges renflées et le pylome très grand. — Fig. 67 et 68.

Les formes avec orifices accessoires sont dites parapylomées. *Gl. conglobata* a une coquille très épaisse, mais le pylome est grand, il y a les orifices accessoires et les perforations ont 8 à 10 microns

de diamètre; c'est un bon exemple de compensation de caractères. La forme est sphérique, parce que la dernière loge est posée de travers sur les autres. — Fig. 69.

Gl. æquilateralis a les tours de spire libres, d'où résultent deux ombilics confluent et l'arrangement planospiral; mais le boursoufflement des loges en largeur donne la sphéricité. — Fig. 70.

Hastigerina pelagica est exclusivement pélagique. Les tours de spire sont au contact, les perforations très fines, seulement 3 microns, mais la coquille est excessivement mince et le pylome est énorme. Un individu de cette espèce a été dessiné avec tous ses piquants, ses pseudopodes et ses vacuoles; ces cas sont excessivement rares, la capture et les manipulations faisant immédiatement disparaître ces structures délicates. — Fig. 71 et 72.

Gl. bulloides s'entoure parfois d'une sphère énorme, avec deux sortes de pores, les uns de 5 microns nombreux, quelques-uns de 20; en outre parfois, un orifice encore plus grand, assez irrégulier, à bords rugueux, sans col, un simple trou dans la paroi; morphologiquement, ce n'est pas un pylome. Les loges internes de *Gl. bulloides* sont résorbées, de façon que la sphère reste seule. Elle a été nommée *Orbulina*. — Fig. 73.

On a naturellement commencé par la prendre pour une forme distincte, monothalame, homaxone et par conséquent très éloignée de *Globigerina*. Quand on a trouvé les loges intérieures, une interprétation malheureuse a embrouillé. SCHLUMBERGER a considéré *Orbulina* comme une macrosphère, formant dans son intérieur les tours de spire de la microsphère. Nous avons vu que la tendance du genre est de renfler rapidement les dernières loges; la sphère orbuline peut être considérée comme une manifestation extrême de cette tendance. Morphologiquement, cette homologation n'est pas tout à fait exacte; ce n'est pas réellement une loge sériée, mais plutôt une cavité incubatrice; nous aurons à revenir sur cette question.

Le rôle géogénique des foraminifères flottants est en rapport avec leur nombre considérable dans les mers chaudes et tempérées; il est beaucoup plus considérable que celui des organismes benthoniques; dans la figure 74, il n'y a, comme originaires du fond, que le piquant d'oursin et *Uvigerina*. Le « *Globigerina ooze* » (boue) occupe

d'immenses espaces; mais dans les très grandes profondeurs, les formes calcaires manquent : par redissolution, car la faune superficielle est aussi calcaire. — Fig. 74.

36. — *Autres formes flottantes.* — Le genre *Pulvinulina* est tellement varié que BRADY ne donne pas une diagnose précise; sur vingt-sept espèces, six sont flottantes.

La structure est plus normale et *P. menardii*, la principale espèce flottante, ne s'écarte des autres que par le gonflement de la face inférieure des chambres et la formation de légères carènes protectrices au-dessus de l'ombilic, assez creux. — Fig. 75.

P. micheliniana a évolué davantage dans la même direction; le renflement des loges a réduit leur nombre et donné à l'ensemble une forme conique; mais le cône est inverse du cône rotaloïde : le sommet est plat, la base est pointue. — Fig. 76.

Le genre se nourrit de diatomées, tandis que *Globigerina* prend des crustacés.

Le genre *Sphaeroidina* n'a que deux espèces. *Sph. bulloides* à loges renflées, sphérique, coquille mince, mais avec pylome obstrué par une languette et pores de seulement $2\frac{1}{2}$ microns, ne flotte pas. *Sphaeroidina dehiscens* a une coquille beaucoup plus lourde, mais des pores de 10 microns. — Fig. 77 et 78.

En *Candeina nitida*, nous avons un cas des plus curieux : une forme flottante, entièrement apylomée, mais avec des orifices accessoires dans toutes les sutures, les dernières loges renflées et l'ensemble sphérique. — Fig. 79.

Le genre *Pullenia* a trois espèces. *P. quinqueloba* a les loges en spirale plane comme *Hastigerina*, mais non renflées, le pylome en une fente longue et mince; elle ne flotte pas. *P. sphaeroides* est sphérique, mais ses pores ont 1 micron; elle ne flotte pas. *P. obliquiloculata* a ses loges plus boursoufflées, le pylome plus grand, des pores de 6 microns : elle flotte. — Fig. 80 et 81.

Cymbalopora a une coquille composée de nombreuses loges, en spirale rotaloïde autour d'une grande cavité ombilicale, dans laquelle débouche tous les pylomes. Cet ombilic est recouvert par une enveloppe sphérique énorme, percée de gros orifices ourlés et ayant

souvent un seul col entosolène (MOEBIUS, 1880). Il y a en réalité deux enveloppes, une interne lisse avec quelques plis méridiens et le col invaginé (EARLAND, 1902); tout cela se voit nettement sur les figures de BRADY, mais n'est pas mentionné dans le texte. — Fig. 82.

Dans le *Challenger Report*, il est dit que les coquilles de grande taille semblaient vides; mais un des naturalistes du bord, JOHN MURRAY, ajoute une note : « Dans chaque exemplaire capturé à la surface, j'ai « trouvé la coquille remplie de petits corps monadiformes. » Ce sont évidemment des zoospores.

Les dragages dans la même station, à faible profondeur, ont donné des *C. bulloïdes* ordinaires, et d'autres avec des traces du ballon ou sans rien que les loges. Tous ces faits peuvent très rationnellement s'interpréter à peu près comme le fait MURRAY : la coquille a normalement l'ombilic libre et vit au fond. Arrivé à une certaine taille, l'individu forme le ballon, devient flottant et sporule; après la sporulation, le ballon se détruit, l'individu retombe au fond, se remet à s'accroître; et quand sa taille est devenue beaucoup plus grande, il sporule de nouveau et flotte. L'espèce est benthonique pendant les deux périodes de croissance, planctonique pendant les deux périodes de sporulation; les individus planctoniques sont donc de deux tailles différentes, sans intermédiaires; les petits sont les plus nombreux, étant les plus jeunes. Tout s'explique parfaitement.

Le ballon ne serait pas morphologiquement une dernière loge; suivant RHUMBLER (PLANKTON, 1911) plusieurs chambres spirales produisent simultanément de nouvelles loges, irrégulièrement massées dans l'ombilic; les cloisons mitoyennes sont résorbées et les parois externes constituent la sphère; RHUMBLER ne semble pas connaître le travail de EARLAND.

En résumé, *Cymbalopora* montre : 1° un foisonnement considérable du protoplasme, préparatoire à la sporulation et probablement une réduction de densité, qui amène la flottaison; 2° une lorication à ce moment; 3° des pores spéciaux (sortie des spores?). La flottaison est seulement temporaire, mais on peut facilement la concevoir de durée de plus en plus longue. L'*Orbulina* a la même structure de pores. Des loges terminales modifiées se trouvent chez quelques autres espèces. — Fig. 83 et 84.

Cymbalopora est une forme côtière des récifs coralliens ; elle est multiplylomée ; une autre espèce, jamais flottante, a des orifices accessoires (parapylomie). Tous ces caractères, comme l'ombilic, les nombreux pores marginaux d'*Orbitolites* sont des adaptations à l'ancre, comme protection contre les courants, des adaptations à la vie benthonique, celle que l'animal mène ; il ne pourrait du reste pas en être autrement. Mais ces caractères sont aussi utilisables pour la flottaison et permettent le changement de milieu.

37. — *Historique des Foraminifères.* — Dans la plupart des traités, on commence par l'histoire ; comme le lecteur ne connaît encore aucun des organismes, aucune des questions, cet historique est parfaitement incompréhensible. Au contraire, venant après, il intéresse et est une recapitulation. Il a surtout l'avantage de montrer la marche lente et pénible de la science, rendant plus certains les résultats acquis, — de montrer la voie suivie, qui est toujours une excellente école de logique.

La taille microscopique de la plupart des Foraminifères les a soustraits à la connaissance du vulgaire. Pourtant, les grandes Nummulites fossiles avaient été remarquées, parce qu'elles sont nombreuses dans la pierre de l'une des grandes pyramides d'Égypte. Le géographe grec STRABON, aux premières années de l'ère chrétienne, rapporte la croyance populaire que c'était les lentilles, données comme nourriture aux esclaves ; il déclare ne pas y croire.

Pendant tout le moyen-âge, il n'y a naturellement rien ; ce n'est que vers la fin du XVII^e siècle que l'intérêt reprend, et toujours pour les Nummulites. LANCISI (1654-1720), médecin du pape, en fait des plaques d'oursin ; BOURQUET (1678-1742), des opercules d'Ammonites ; BRUCHMANN, des mollusques bivalves comme les huîtres ; SCHEUCHZER (le célèbre auteur de l'homme témoin du déluge, qui était une salamandre), en 1726, des Ammonites. Toutes ces interprétations sont encore erronées, mais elles ne sont pas ridicules.

Comme dans plusieurs autres départements, les amateurs de curiosités microscopiques ont accumulé des matériaux. Le médecin hollandais BREYN (1732) décrit nos organismes et emploie déjà le terme de polythalamies. L'ouvrage le plus célèbre par le nombre des

planches est celui du moine SOLDANI (1789-1798), malheureusement, la nomenclature linnéenne n'est pas employée. Pour les naturalistes, l'interprétation reste toujours celle de SCHEUCHZER, la nature céphalopode, plus spécialement le Nautilé. LINNÉ, PALLAS, LAMARCK, CUVIER étaient de cet avis. Seuls les grands Orbitolites étaient des squelettes de polypes.

ALCIDE D'ORBIGNY avait fait une spécialité de l'étude des Foraminifères; c'est lui qui a introduit ce nom, par opposition de Siphonifères pour les autres Céphalopodes. Son grand travail d'ensemble, *Tableau méthodique de la classification*, est de 1826. Le groupe est subdivisé d'après l'arrangement des loges : Monostègues, les Monothalamés; Stichostègues, l'arrangement nodosaire; Hélicostègues, les coquilles spiralées; Agathistègues, les Biloculines; en 1852, addition des Cyclostègues pour *Orbitolites*. La classification justifiait son titre; elle était extrêmement méthodique, elle avait la rigueur apparente de la géométrie. D'ORBIGNY mit dans le commerce des modèles en plâtre, qui figurèrent bientôt dans tous les musées, et contribuèrent à répandre son système.

En 1821, DE BLAINVILLE examine une Miliolide vivante; en 1825, sans formuler des conclusions définitives, il émit des doutes sur l'assimilation avec un groupe aussi élevé que les Céphalopodes. DUJARDIN (1835) appliqua immédiatement sa notion de sarcode. EHRENBURG (1838) en fit des polypes Bryozoaires et créa sur cette idée erronée, une classification.

Il était très important pour la nouvelle idée de sarcode, de pouvoir s'appliquer à un groupe comme les Foraminifères; le développement de l'appareil pseudopodique est remarquable; le contraste entre la simplicité structurale du protoplasme et la régularité géométrique, la variété des coquilles, est frappant.

C'est aussi l'étude des Foraminifères qui a amené, en 1854, MAX SCHULTZE à identifier le sarcode animal de DUJARDIN avec le protoplasme végétal de MOHL, mettant fin à cette singulière séparation de vingt ans entre deux notions identiques.

Dans cette première période de connaissance vraiment scientifique, les noms français prédominent. De 1855 à 1860, débutent en Angleterre une série de travailleurs. WILLIAMSON inaugure la méthode des

coupes pour l'étude des coquilles et signale les caractères porcellanique et vitreux. W. B. CARPENTER, W. K. PARKER, T. R. JONES, travaillent le plus souvent de concert; plus tard s'y adjoint BRADY. L'ouvrage capital est l'*Introduction to the Study of the Foraminifera*, par les trois premiers (1862). CARPENTER étudia les *Orbitolites* du *Challenger*; la belle série évolutive a été signalée par lui. BRADY (1884) étudia l'ensemble de la récolte; ce sont les *Reports*, qui forment encore aujourd'hui la base de nos connaissances. Il faut y ajouter le *Report on deep-sea deposits* de MURRAY et RENARD.

L'« Introduction » a signalé le squelette supplémentaire, les caractères perforé et imperforé, et avec les caractères porcellanique et vitreux a fondé la classification en Imperforés et Perforés. Le paléontologiste viennois REUSS avait, en 1861, classé les fossiles d'après le même principe. Cet accord spontané entre la zoologie proprement dite et la paléontologie prouve en faveur du caractère naturel de cette classification.

Le 19 novembre 1859, DARWIN envoyait à CARPENTER un exemplaire de l'*Origine des espèces*, lui demandant son avis : « Par vos « connaissances étendues, votre habitude d'investiguer la vérité, et « vos capacités, j'estimerai votre opinion de la plus haute valeur. » CARPENTER publia, en avril 1860, dans un journal médical, un article favorable. Mais ce qui est plus important : tout le travail préparatoire à l'« Introduction » a été influencé par les idées nouvelles; le groupe des Foraminifères est le premier qui ait fait l'objet d'une monographie détaillée, conçue dans l'esprit transformiste. « La « notion ordinaire d'espèce est tout à fait inapplicable à ce groupe; « même si les limites de pareilles associations étaient étendues jusqu'à « inclure ce que partout ailleurs on distinguerait comme genres, il « resterait encore une liaison si étroite par des gradations insensibles, qu'il est impossible de tracer une ligne de démarcation « nette. » CARPENTER revient sur ce sujet en 1883 : tout passe dans tout (*everything passes into everything else*), dit-il; et il déclare que ses trois amis partagent cette opinion.

Les Foraminifères ont aussi joué un rôle comme « monères », jusqu'à la découverte du noyau; plus tard, la question de leur individualité a souvent été discutée; elle se résume dans une interpréta-

tion de la polythalamie, considérée comme forme coloniale ou simplement comme répétition d'organes. Les conditions nucléaires ne sont pas favorables à la théorie plurale ou coloniale; le noyau est souvent unique; quand il y a un plus grand nombre de noyaux, il n'y a aucune régularité dans leur répartition par rapport aux loges. D'ailleurs, ces questions sur l'individualité sont de la philosophie, par conséquent vagues et embrouillées, et insolubles de leur essence; chez les animaux inférieurs, par exemple les Siphonophores, elles ne mènent exactement à rien.

Le parallélisme dans les formes Imperforées et Perforées n'avait pas manqué d'intriguer; déjà, en l'absence du caractère flexostyle ou orthostyle non reconnu, les cas d'isomorphie étaient gênants pour la classification. Or, un des principaux résultats du *Challenger* a été la découverte de nombreux arénacés; les uns tout à fait particuliers, comme les formes étoilées et tubulaires et fort difficiles à caser convenablement; les autres ressemblant à des formes déjà connues, mais tout aussi gênantes, car il y avait ici une double isomorphie, avec les Perforés et les Imperforés. Surtout pour les isomorphes arénacés des Perforés, il y avait l'anomalie d'une grande irrégularité dans la perforation. Dans le *Challenger Report*, BRADY a abandonné ce caractère comme norme principale, déterminant la première subdivision du groupe. En fait, la classification n'avait guère changé. La famille des Miliolides a pour premier caractère « test imperforé » et correspond exactement à l'ancien groupe des Imperforés. Puis il y a les Arénacés spéciaux; puis, cinq autres familles ont le caractère perforé constant; un certain nombre des isomorphes arénacés forment des familles où le caractère de la perforation est mélangé. En somme, BRADY a supprimé la division primaire pour passer directement aux familles.

Le changement introduit par NEUMAYR (1887 et *Stämme des Tierreichs*, 1889) a été plus radical. Il y a plusieurs lignées, commençant par des Arénacés et évoluant en calcaires purs, perforés et imperforés. Les lagénoides monothalames proviennent de Nodosaires, par réduction graduelle du nombre des loges à une seule. NEUMAYR, comme paléontologiste, donne à la succession géologique des formes une influence démonstrative prépondérante, presque exclusive et qui est certainement exagérée.

RHUMBLER est arrivé à des idées analogues; la paléontologie joue encore un grand rôle, mais le principe dominant est la *Festigkeitsauslese* (la conservation du plus solide 1895). Sur l'origine de la polythalamie, RHUMBLER a également des idées spéciales; les formes tubulaires sont primitives et leur segmentation secondaire graduelle, arrive à la structure nodosaire, laquelle par fractionnement mécanique, donne la forme lagenoïde monothalame. Le fractionnement des rayons chez certaines *Astrorhiza* et *Rhabdammina*, la segmentation rudimentaire chez des Arénacés monostylopodés tubulaires, la rupture comme procédé quasi-normal chez quelques Nodosaires sont en effet très frappants; mais ce sont des cas de reproduction par division, compliqués ici par la présence d'une coquille, et de la même nature que la fragmentation chez *Orbitolites*; ils peuvent avoir joué un certain rôle, mais leur importance a été exagérée. L'antériorité des formes droites chez les Imperforés et l'inversion des phénomènes embryologiques que comporte cette hypothèse, vont directement à l'encontre des faits.

38. — *Évolution des Foraminifères.* — La notion de flexostylie et d'orthostylie (1903) fournit un caractère réellement morphologique, affectant la sphère centrale primitive; ce caractère est constant, l'exception apparente des formes microsphériques chez les Imperforés trouvant une explication rationnelle dans le rappel du stade orthostyle antérieur. Les isomorphes les plus ressemblants, tels qu'*Orbitolites* et *Cycloclypeus*, restent parfaitement distincts; il y a une seule exception: *Spirillina* perforée est tout à fait comme *Cornuspira*. En tout cas, la réunion de formes présentant ces différences morphologiques pour le podostyle n'est pas justifiée. La notion de podostyle permet, comme on l'a vu, un groupement rationnel et des dénominations plus logiques; mais, au fond, c'est l'ancienne classification en Imperforés et Perforés, qui était exacte. Les isomorphes arénacés ont subi un ensablement secondaire, qui n'a perforé aucun flexostyle, mais a obturé les perforations chez quelques orthostyles, dont la répartition zoologique est très irrégulière, comme toutes les modifications accidentelles.

Le groupe flexostyle a pour forme initiale *Liebkühnia*. Il n'y a

aucune raison pour intercaler un stade arénacé; la calcification a pu se faire directement par dépôt dans la membrane. La flexostylie a imposé d'abord des formes spiralées; les formes droites sont produites par redressement secondaire graduel, dont les stades successifs ont été conservés.

Le groupe orthostyle a comme progéniteur une forme lagénoïde; alors que *Cornuspira* joue chez les Imperforés un rôle phylogénique si important, il est remarquable que son isomorphe perforé, si étroitement ressemblant, *Spirillina*, soit resté isolé; c'est ce qui permet de le considérer comme une modification secondaire aberrante. Chez les Perforés, un stade préalable arénacé polystylopode fournirait une explication rationnelle des perforations. Comme pour le groupe précédent, la monothalamie est primitive, la polythalamie secondaire, une répétition de parties permettant l'augmentation de taille et sans la signification coloniaire.

En vertu de l'orthostylie, les premiers polythalamies sont droits (Nodosaires) ou légèrement courbés comme une dent d'éléphant (*Dentalina*); mais la disposition spiralée résulte d'autre chose: l'incurvation en croissant de la première loge sériée. Cette modification affecte donc la partie la plus ancienne, la partie la première formée dans l'ontogénie; et, il semble, graduellement seulement, les parties plus récentes; dans les formes intermédiaires, en crosse, les loges les plus récentes sont restées droites; ce qui fait que ici, pour les Perforés, l'interprétation paradoxale de RHUMBLER est en somme exacte: la forme future se manifeste d'abord sur les parties les plus anciennes. La forme en croissant de lune de la première loge sériée se présente, non comme un changement graduel phylogénique, mais comme une modification brusque d'un stade ontogénique.

Tout le monde est d'accord pour constituer en un groupe distinct, les Arénacés rayonnés et tubulaires; les faits sont du reste trop évidents. Ce groupe est des plus simples comme organisation. Les considérer, ainsi que le fait RHUMBLER, comme des *Neulinge* (des nouveaux-venus), est une façon de reconnaître cette simplicité, tout en lui contestant la primitivité, de façon à écarter ces formes, d'une phylogénie où pour eux il n'y a pas de place et qu'ils viendraient bouleverser. Dans le système exposé ici, ils ont leur place natu-

rellement marquée, comme polystylopodes initiaux, agglutinants. Leur évolution ultérieure est claire. Seul, le groupe des Monostylopodes tubulaires peut prêter au doute; l'interprétation de RHUMBLER sur leur segmentation graduelle amenant une polythalamie peut trouver ici une application rationnelle et limitée. Pareille segmentation doit fournir des formes rappelant les Nodosaires, mais assez vaguement et sans les perforations; c'est le cas pour le genre arénacé *Rheophaea*.

Les Foraminifères seraient donc un groupe diphylétique : les flexostyles d'un côté, de l'autre les arénacés, ceux-ci ayant donné les perforés orthostyles, mais aussi un certain nombre de formes autonomes simulant des perforés.

Radiolaires.

Acanthaires.

39. — *L'organisme acanthaire*. — L'organisme est microscopique, marin, flottant. Une membrane, la capsule centrale, délimite une masse protoplasmique interne et une couche protoplasmique extra-capsulaire. Dans l'exemplaire figuré, le protoplasme intra-capsulaire est creusé de grandes cavités, de sorte que le protoplasme forme une masse centrale, contenant le noyau (peu net sur la figure), une couche corticale contre la membrane, et des travées radiaires suivant des piquants et des pseudopodes. Les corps ronds dans la couche corticale sont des algues parasites, ici à l'intérieur de la capsule centrale. — Fig. 85.

Le protoplasme extra-capsulaire est fortement vacuolisé, transformé en une enveloppe mousseuse qu'on distingue comme calymma (enveloppe). Aux piquants, cette enveloppe forme un bouquet de fibres contractiles, cils (nom mal choisi), myonèmes (filaments musculaires), myophrisques (cils musculaires); leur contraction soulève la calymma. — Fig. 86.

La capsule centrale est une membrane sans aucune grande ouverture, donc non pylomée; mais elle est percée d'un grand nombre de fines perforations, disposées par traînées ou par aires; cette disposition est dite « actipylée » c'est-à-dire rayonnée (*acti*); l'utilisation

du terme « pylée » pour ces fines perforations n'est pas logique.

Le squelette se compose de vingt piquants radiaires, perçant la capsule et se réunissant au centre par simple juxtaposition. Les pseudopodes sont longs, radiaires, variqueux, avec une tige plus solide; ce sont des axopodes, comme chez les Héliozoaires; leur tige va aussi jusque dans la capsule centrale.

La reproduction se fait parfois par simple division en deux, plus généralement par sporulation, intéressant le noyau et uniquement le protoplasme de la capsule centrale. Les phénomènes nucléaires sont remarquables par le nombre très considérable des chromosomes, ce qui a fait considérer le noyau comme composé (polyénergide).

Quelle est la signification de ces particularités? La capsule centrale, par sa constance absolue chez les Radiolaires, est devenue l'organe caractéristique. Chez les Acanthaires, elle contient les algues parasites, mais dans les autres groupes de Radiolaires, ces algues sont en dehors et alors la capsule centrale est pratiquement l'organe spécialisé de la reproduction; le noyau peut devenir énorme.

Le protoplasme extra-capsulaire est clairement spécialisé comme organe de flottaison; il sécrète des masses mucilagineuses qui se vacuolisent. La flottaison n'est pas ici exceptionnelle zoologiquement, c'est-à-dire l'exception, et pour quelques espèces, comme chez les Foraminifères; elle est générale; sur 4,000 espèces, il y en a une seule, *Podactinelius*, fixée. La flottaison n'est pas occasionnelle et temporaire, elle est permanente. C'est, sous ce rapport, le groupe le plus exclusif, le plus homogène de tout le règne animal.

La situation de la membrane capsulaire au milieu du protoplasme, est évidemment une adaptation à la flottaison; nous avons vu chez les Foraminifères, le rôle important du protoplasme externe pour la flottaison. Pour les Radiolaires, on s'est demandé si cette situation est primitive, c'est-à-dire si la membrane s'est formée dans la masse ou bien à sa surface, comme une enveloppe générale homologue à la coquille des Thécamibes et secondairement recouverte de protoplasme. Si on dérive d'une forme nue, mais avec protoplasme déjà vacuolisé, comme les Héliozoaires, la formation au milieu, à la limite entre les deux protoplasmes est plus probable que la formation tout à fait superficielle; mais cela ne constitue nullement une différence mor-

phologique essentielle; la coquille externe et la capsule centrale sont des formations indépendantes, mais semblables.

Les algues parasites vivent aux dépens de l'acide carbonique et des produits azotés évacués par l'animal, les retransforment en produits organiques (amidon) et libèrent l'oxygène, de nouveau utilisés par l'animal. Ce n'est donc pas du vrai parasitisme, mais une association à bénéfice mutuel : symbiose (vie ensemble). Une condition nécessaire est que la lumière arrive jusqu'à l'algue; l'animal est transparent. Il faut aussi qu'il y ait de la lumière : alors que les Acanthaires de la surface sont pleins d'algues, ceux des grandes profondeurs en sont dépourvus. Une conséquence est que l'animal, trouvant sa nourriture dans les produits de l'algue, peut se soutenir sans autre nourriture; la plupart des Radiolaires captent pourtant des crustacés ou des algues, qu'on trouve à moitié digérés dans la calymma.

La composition cellulaire de l'algue étant assez nette, tant que sa nature d'organisme indépendant n'était pas reconnue, le Radiolaire devait être pris pour un organisme pluricellulaire. La notion de symbiose a donc eu pour conséquence importante, la reconnaissance de la nature unicellulaire, protozoaire du Radiolaire. Pourtant STIASNY (Trieste, 1910) veut voir dans ces cellules, non des algues, mais des stades dans la reproduction du Radiolaire.

Ces algues sont généralement jaunes : zooxanthelles; quand elles sont vertes : zoochlorelles.

40. — *Piquants*. — JOHANN MÜLLER (1855) constate que les piquants résistent à la calcination et les considère comme siliceux. HAECKEL (1862) trouve, au contraire, qu'ils sont détruits et les considère comme une matière cornée « acanthine ». Le fait est généralisé par HERTWIG (1879) et devient un caractère distinctif pour les Acanthaires, tous les autres Radiolaires étant siliceux. BRANDT (1881) constate la dissolution dans du chlorure de sodium à 40 p. c., comme les axopodes des Héliozoaires. L'absence complète d'Acanthaires fossiles et même dans les dépôts actuels s'explique.

SCHEWIAKOFF (1902) a essayé une analyse plus complète; le résultat est imprévu : silicate de chaux et d'alumine hydraté. A la calcination,

il se forme des bulles de gaz (matière organique ?) L'analyse donnait une perte de 30 p. c. ; elle était donc insuffisante.

BÜTSCHLI (1906-1907) a utilisé les grands et nombreux piquants de *Podactinelius* fixé (expédition antarctique allemande, 1901-1903). La matière est du sulfate de strontium, la célestine (flamme rouge); des essais directs avec la substance minéralogique ont montré la destruction par calcination et la solubilité. Cet historique n'est pas pour donner une haute idée de la chimie physiologique.

Les Acanthaires sont les seuls organismes utilisant le sulfate de strontium; la substance faisant défaut dans la nourriture, doit être prélevée à l'eau de mer.

Actinelius a environ deux cents piquants tous semblables et également répartis. *Astrolophus* a ses nombreux piquants de trois tailles différentes : la plupart petits, quelques-uns moyens, de 16 à 20-30 beaucoup plus grands. Tous les autres Acanthaires ont vingt piquants en cinq cercles de latitude : un équatorial, puis de chaque côté, un tropical et un polaire. La situation des piquants est alterne, les tropicaux entre les équatoriaux. Cet arrangement est la « loi de MÜLLER » (HAECKEL, 1858); il détermine la monaxonie et l'animal flotte, son axe polaire vertical. Dans l'exemple figuré, vu de l'un des pôles, on remarque que les piquants *plats*, sont à l'équateur, vus par la face plate, au cercle polaire par leur tranchant, au cercle tropical dans une situation intermédiaire. Dans ces conditions, les piquants équatoriaux retardent la chute; deux des polaires présentent leur face plate aux courants horizontaux et produisent donc l'entraînement latéral. — Fig. 87.

Jamais les piquants des Acanthaires ne sont triangulaires sur la coupe, fait d'autant plus remarquable que le stylet triangulaire est la forme normale dans tous les autres groupes. La coupe est souvent en croix, quatre arêtes saillantes, mais, par rapport à l'animal, orienté avec son axe polaire vertical, en croix couchée, dite de Saint-André (X) et non en croix dressée, latine (+). Grâce à cet arrangement, les courants frappent le creux et non l'arête, d'où une plus grande efficacité. L'interversion des pôles, le renversement de l'animal, ne change pas ces rapports; il n'en serait pas de même avec des piquants triangulaires; par exemple, pour les courants ascendants ou

pour retarder la chute, la situation des piquants équatoriaux Λ est efficace; l'autre situation Υ ne l'est pas. Un piquant en situation exactement polaire (non sur le cercle mais sur l'axe même) serait sans action; il n'existe pas.

Ces intéressantes relations, signalées par POPOFFSKY (Acanthaires de la *Plankton Expedition*, 1904) démontrent que les piquants, pour leur nombre, leur situation, leur forme, ont évolué sous l'influence directe de la flottaison; et cependant le piquant plonge sur sa plus grande longueur, souvent entièrement, dans la calymma.

L'évolution des piquants est un bon exemple de parties primitivement nombreuses et semblables, devenant inégales, réduisant leur nombre et arrivant à un nombre fixe. L'inégalité anatomique a probablement pour conséquence l'inégalité fonctionnelle et d'efficacité; la réduction se produit par la suppression des moins efficaces; comme pour les organismes eux-mêmes et la lutte pour l'existence, il y a une compétition entre parties ou organes (Roux); les vingt piquants de MÜLLER sont probablement plus efficaces que les deux cents d'*Actinelius*.

L'évolution peut continuer et toujours par le même procédé; quand les piquants de MÜLLER deviennent inégaux, ce sont toujours les équatoriaux qui commencent.

Les piquants se réunissent au centre par simple contact ou par soudure; le piquant acquiert ainsi la stabilité nécessaire, antagoniste à la contraction des fibres lors de la tension de la calymma.

Comme adaptation principale à la flottaison, beaucoup moindre ou nulle à la protection, l'élément squelettique est radiaire, probablement une tige axopodique minéralisée. Le piquant peut produire des apophyses, se compliquant par croissance dans le réseau protoplasmique à la surface de la calymma et par leur rencontre, arrivant à former une coquille continue, irrégulièrement maillée et dont généralement les vingt plaques sont encore distinctes. Après une période de croissance, une deuxième série d'apophyses peut se développer sur la nouvelle surface calymmaire et produire une coquille plus grande. Parfois il y a le commencement d'une troisième série.

41. — *Principaux types d'Acanthaires.* — Le genre *Lithoptera*

a les quatre piquants équatoriaux avec des apophyses se soudant en un cadre carré; les tropicaux sont moins compliqués, les polaires plutôt réduits. L'organisme s'est aplati et la capsule centrale est étirée suivant les quatre piquants équatoriaux. Il ne peut se former de coquille, car les apophyses sont des lames radiaires, dans le plan des piquants. — Fig. 88.

Le genre *Amphilonche* a les piquants équatoriaux inégaux, deux plus longs et fortement carénés en croix; ils sont même dissemblables entre eux. Tous les autres piquants sont réduits. L'organisme est devenu cylindrique; l'axe de longueur est un des axes équatoriaux. Chez les Acanthaires, l'axe polaire ne peut pas s'allonger, étant dépourvu de piquant. — Fig. 89.

Le genre *Dodecapsa* a une coquille; les vingt plaques maillées sont soudées par des bouts légèrement renflés. Près de chaque suture, il y a deux épines, parallèles à leur piquant principal (détail important pour plus tard); les deux épines voisines sont donc divergentes. — Fig. 90.

Sphærocapsa est une forme aberrante; la coquille est composée de nombreuses plaques soudées, chacune avec un seul pore; les piquants arrivent juste à la surface de la coquille, à laquelle ils sont soudés. La forme est toujours sphérique. — Fig. 91.

Le genre *Hexaconus* montre six piquants en un cercle, ce qui paraît irréalisable avec la symétrie de MÜLLER. Dans la figure, le plan équatorial est vertical et dirigé vers l'observateur; il comprend les deux grands piquants *cc*; un troisième, très petit, un peu à gauche du centre; le quatrième, analogue, est de l'autre côté, caché. Les pôles sont donc à droite et à gauche. Celui de droite montre ses quatre piquants *a*, dont deux plus grands. Les six piquants hypertrophiés sont donc quatre polaires et deux tropicaux, sur un même méridien. Les formes sont aplaties suivant ce méridien, qui est donc devenu pratiquement un nouvel équateur. Le résultat de cette modification est de porter sur ce nouveau plan équatorial horizontal, six piquants au lieu de quatre. A remarquer les crêtes saillantes autour des six piquants, formant une gaine. — Fig. 92.

Avec six éléments semblables on peut s'attendre à des différenciations; comme pour *Amphilonche*, deux piquants vont s'hypertrophier

et ce sont toujours les deux morphologiquement équatoriaux primitifs, *c* de la notation de HAECKEL; ils ont une tendance à garder une certaine prééminence et, même chez *Hexaconus* (fig. 92), ils sont un peu plus grands que les quatre polaires. Mais il y a, avec *Amphilonche*, une différence importante : la présence d'une coquille et la gaïne autour des piquants, caractéristique pour tout le groupe des Hexalaspides. BÜRSCHLI avait considéré les gaines comme résultant de la confluence de quelques-uns des piquants de MÜLLER; les nombreuses formes de transition fournies par le *Challenger* ne laissent pas de doute sur leur nature : ce sont des crêtes accessoires ou des épines analogues à celles de *Dodecapsa*. Dans plusieurs cas, tous les vingt piquants de MÜLLER sont présents et en même temps il y a des gaines bien développées; ces piquants montrent tous les degrés de réduction. — Fig. 93.

La plupart de ces formes sont très rares; beaucoup de déterminations reposent sur des exemplaires uniques. POPOFFSKY a montré qu'il y a eu souvent rupture des piquants grêles, aussi dissolution partielle et que les gaines se développent graduellement dans le cours de l'ontogénie. De là, d'assez nombreuses corrections dans les déterminations de HAECKEL, intéressantes pour les spécialistes, mais qui n'affectent pas la conception générale du groupe, ni sa remarquable évolution.

Péripylés.

42. — *Le genre « Actissa ».* — Le mot signifie : rayonnant. Allant du centre à la périphérie, les parties sont : nucléole, noyau, protoplasme vacuolisé, capsule centrale, couche protoplasmique extra-capsulaire émettant les pseudopodes et sécrétant une couche gélatineuse calymmaire. Une particularité exceptionnelle est la vacuolisation affectant le protoplasme intra-capsulaire au lieu de la calymma. — Fig. 94.

La capsule centrale est dépourvue d'ouverture principale, de pylome; les nombreuses perforations ne sont pas groupées en aires ou traînées, mais réparties également sur toute la surface : caractère péripylé.

HAECKEL attribue à *Actissa* une importance considérable, comme la forme la plus simple et la plus primitive de tous les Radiolaires, l'ancêtre du groupe (y compris les Acanthaires). Il se base surtout sur la simplicité, géométrique, sphéricité, homaxonie, et sur le caractère péripylé. Mais le cas des Foraminifères perforés nous a amené à considérer la répartition égale des perforations comme résultant de la confluence d'aires perforées, correspondant chacune à un podostyle rentré; et même il y a des Foraminifères arénacés où les sommets de ces podostyles, par conséquent les régions perforées, sont étirés en crêtes allongées. A ce compte le caractère actipylé serait plus primitif que le caractère péripylé; dans son ensemble, le groupe des Acanthaires, même dans ses complications extrêmes, reste inférieur; les coquilles sont toutes (*Sphaerocapsa*?) apophysaires, dérivées de piquants radiaires; les Péripylés au contraire, développent un tout autre système de squelette. Mais le raisonnement n'est valide, que si la notion de podostyle est applicable aux Radiolaires et cela est fort douteux, surtout quand on prend comme ancêtre un Héliozaire primitif. Alors il semble en effet que le caractère péripylé soit plus primitif. L'argument de HAECKEL peut donc être retenu, mais sans lui donner la valeur décisive.

Tous les Acanthaires avaient un squelette, d'abord simples piquants nombreux, puis régularisés pour le nombre et la situation, puis diversifiés; il y avait aussi formation d'une enveloppe apophysaire; on pourrait donc dériver d'un Héliozaire à piquants, si la différence fondamentale dans la composition chimique (sulfate de strontium au lieu de silice) n'empêchait toute homologation phylogénique; le piquant de célestine est une formation nouvelle, spéciale à l'Acanthaire; l'héliozaire ancestral n'avait pas de squelette, mais ce stade primitif nu n'a pas été conservé dans le groupe acanthaire. Il est représenté dans le groupe des Péripylés par *Actissa* et quelques formes voisines.

Il y a une autre conséquence tout aussi importante. Les Péripylés nus ont nettement la structure péripylée et diffèrent sous ce rapport des Acanthaires; les squelettes se sont développés, après que le groupe des Radiolaires s'était différencié en Acanthaires actipylés et en Péripylés; et il en est de même pour les autres groupes. Les sque-

lettes sont donc des formations phylogéniquement indépendantes et peuvent donc être morphologiquement différents, ce qui est en réalité le cas.

Nous avons signalé que la capsule centrale et son contenu arrivent à être l'organe spécialisé de la reproduction, par abandon graduel des autres fonctions; toutefois chez les Acanthaires, nous trouvons encore une fonction nutritive, par la localisation intra-capsulaire des zooxanthelles, les algues symbiotiques; chez *Actissa*, il y a autre chose : la vacuolisation du protoplasme intra-capsulaire. C'est donc un caractère primitif de grande valeur.

La place attribuée à *Actissa* par HAECKEL semble donc justifiée. On a objecté que cette primitivité pourrait être simplement ontogénique; les *Actissa* seraient les jeunes d'autres espèces plus compliquées, ce que BRANDT a démontré être vrai dans plusieurs cas. Mais HAECKEL a décrit des *Actissa* avec noyaux multiples et avec le contenu de la capsule centrale entièrement fragmenté en zoospores flagellées, c'est-à-dire qu'il y a reproduction, par conséquent état adulte. Il n'y a d'ailleurs aucune incompatibilité entre ces deux observations; on peut parfaitement admettre l'existence simultanée d'une forme primitive indépendante, et de formes semblables, stades dans le développement individuel de genres plus évolués; ces coexistences sont fréquentes en zoologie. Même si le genre *Actissa* devait disparaître entièrement, comme n'étant qu'une réunion de formes larvaires, ce stade ontogénique aurait encore une grande valeur phylogénique, exactement la valeur que lui attribue HAECKEL.

Cet auteur distingue plusieurs espèces d'*Actissa*, se distinguant entre autres caractères, par la forme de la capsule centrale. La capsule peut être sphérique, les trois axes égaux; un axe plus long que les deux autres, donne une forme cylindrique; un axe plus court, une forme aplatie discoïde; tous les axes inégaux donnent un disque en ellipse. Ces variations ont simplement la valeur de différences spécifiques, dans les limites d'un même genre; elles n'altèrent en rien les autres caractères et on ne voit pas en quoi elles pourraient notablement influencer l'activité vitale et la morphologie; ce sont des modifications tout à fait accessoires.

En réalité, elles sont d'une importance capitale; indifférentes

encore pour les formes primitives et simples de la coquille, elles deviennent absolument déterminantes pour ses complications ultérieures et dirigent toute son évolution. La reconnaissance de ce principe et sa démonstration détaillée, fait du *Challenger Report* sur les Radiolaires de HAECKEL, une œuvre géniale.

La subdivision des Péripylés est basée sur ces relations des axes. Il y a un premier groupe de formes nues ou avec squelette spiculaire non en coquille cohérente, puis les groupes suivants :

| AXES. | FORME. | NOM. |
|---------------|-----------|-------------|
| Tous égaux. | Sphère. | Sphéroïdes. |
| Un long. | Cylindre. | Prunoïdes. |
| Un court. | Disque. | Discoïdes. |
| Tous inégaux. | Ellipse. | Larcoïdes. |

43. — *Péripylés sans coquille*. — Un certain nombre de formes se rattachent à *Actissa* par l'absence de tout squelette; elles en diffèrent par la complication et la localisation du système vacuolaire.

Toutes les vacuoles sont des inclusions, c'est-à-dire entourées de toutes parts de protoplasme; mais cet environnement immédiat peut se différencier comme membrane plus ou moins distincte. Le contenu peut être aqueux, gélatineux, albumineux; souvent il y au centre un globule huileux, réserve alimentaire et appareil flotteur. Grâce à leur membrane, ces vacuoles ont une certaine indépendance et peuvent être isolées; leur examen microscopique direct, sans réactifs colorants, les a fait prendre pour des cellules, et par conséquent le Radiolaire lui-même, pour un organisme polycellulaire. Quand la vacuolisation ainsi perfectionnée affecte le protoplasme intérieur, la capsule centrale peut acquérir des dimensions considérables. Nous avons déjà mentionné que la tendance est vers la localisation des vacuoles dans le protoplasme extra-capsulaire et la calymma sécrétée.

HAECKEL a aussi utilisé comme caractère distinctif, les allures du noyau, tantôt sphérique, tantôt irrégulier, ramifié, recouvert de papilles renflées; il est assez douteux que ces particularités histolo-

giques, peut-être transitoires et temporaires, justifient des distinctions spécifiques et surtout génériques.

Le squelette apparaît comme des spicules isolés; il y a avec les Acanthaires trois différences essentielles : au point de vue chimique, la substance est de la silice; au point de vue de la forme, ce n'est pas un piquant, mais des aiguilles simples ou branchues et fort variées; au point de vue de la position, ces spicules ne sont pas radiaires, leur tendance est plutôt vers la position tangentielle; au point de vue de la localisation, ils peuvent se trouver dans toute l'épaisseur de la masse calymmaire ou former une couche dans la zone périphérique. Les spicules ne se soudent jamais en une coquille cohérente. — Fig. 95.

Dans la figure 95, en bas un peu à gauche, il y a un grand spicule; une tige, avec trois branches à chaque bout; plus haut, il y en a un avec quatre branches, se réunissant au même point, comme les axes d'un tétraèdre. Ces formes tétraradiées sont fort répandues (par exemple chez les éponges calcaires) et ont donné lieu à une intéressante théorie. Tout d'abord, on remarquera que le spicule du bas représente deux bouquets de trois branches, et qu'on peut le considérer comme deux spicules tétraradiés soudés; il y a des particularités qui rendent cette interprétation plausible.

Quand on met en contact quatre sphères, trois en bas, et une en haut, sur l'ombilic délimité par les inférieures, l'espace entre les sphères est de forme tétraédrique; supposons au lieu de sphères quelconques, des vacuoles avec du protoplasme interposé, le spicule à quatre rayons s'explique par la forme du protoplasme dans lequel il s'est déposé (DREYER). L'arrangement des sphères, vacuoles ou cellules, détermine la forme des spicules.

Une particularité du groupe nu ou spiculé est la formation de colonies. Les individus produits par génération agame restent unis. Chez les formes nues, il y a souvent une modification de la capsule centrale; elle est allongée en un boudin contourné et pelotonné, renfermant une rangée de globules huileux; la limitation de cette modification aux formes nues s'explique peut-être par l'obstacle que les spicules mettent à l'allongement.

L'union des individus élémentaires présente des différences; dans

la mesure ou cette union devient plus intime, l'individualité des éléments s'atténue, mais celle de l'ensemble devient plus apparente. Ce procédé va assez loin; ces colonies sont de grande taille (plusieurs millimètres) et elles ont été connues assez tôt; leur composition pluricellulaire a aussi contribué à maintenir l'erreur sur la nature protozoaire des Radiolaires.

Il serait intéressant de suivre le développement graduel de l'individualité de la colonie, mais nous devons nous borner à quelques indications générales. Les éléments composants peuvent être bien distincts, ce qu'on pourrait prendre pour l'état le plus primitif; mais cet isolement comporte la formation d'une membrane à la surface de la calymma; d'autres fois, les calymmas sont confondues et la colonie se compose d'une masse unique parsemée de capsules centrales. L'état flottant impose une certaine régularité de la forme et empêche le manque de symétrie qui se présente souvent dans les colonies fixées; la forme est souvent sphérique, les individus généralement à la périphérie; il y a un genre où la colonie est cylindrique annelée (*Collozoum*). — Fig. 96.

Pour les formes spiculées, les spicules peuvent rester groupés autour des capsules individuelles, ou former une couche générale. De cette façon, le système squelettique cesse d'être un organe de chaque élément pour devenir un organe de l'ensemble, tout comme la masse calymmaire centrale dans l'arrangement périphérique des capsules. Dans la figure 96, le gros globule huileux au centre avec son gros réseau protoplasmique, est également un organe général.

Cette figure 96 montre encore une autre particularité : la coquille est une enveloppe continue, cohérente, avec nombreux orifices circulaires et des pylomes en nombre variable, avec un canal en cheminée entaillée, ou une couronne d'épines. Il y a une assez grande variété de formes. Il ne semble pas que cette coquille cohérente résulte de la fusion de spicules; elle ne peut pas non plus se rattacher à l'un ou l'autre des groupes de Péripylés (à cause des pylomes); faute de mieux, à cause de la formation coloniale, on les range ici et on considère la coquille comme une formation indépendante dans ce petit groupe.

44. — *Première coquille sphéroïde.* — Pour se reconnaître dans les centaines d'espèces, il faut ordonner en séries évolutives, c'est-à-dire déterminer la nature des modifications qui ont amené pareille diversité et surtout déterminer le stade initial.

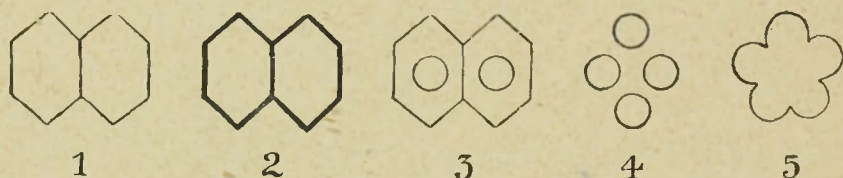
La coquille la plus simple est *Conosphæra primordialis*; c'est une enveloppe sphérique, à larges mailles hexagonales, délimitées par des barres siliceuses très minces; il faut un assez fort grossissement (300) pour les voir; la sphère a environ 120 microns de diamètre. L'enveloppe externe de la figure 97 en donne une idée suffisamment exacte. — Fig. 97.

Il importe de bien préciser la nature morphologique de cette enveloppe. Elle n'est pas de nature spiculaire, résultant de parties distinctes secondairement réunies; sa structure est continue et tout d'une venue. Elle n'est pas non plus, comme l'appareil des Acanthaires, un système de piquants radiaires émettant des apophyses; dans la figure 97 il faut pour le moment faire abstraction de tout ce qui n'est pas uniquement la couche externe; il n'y a que celle-là, sans rien à l'intérieur, sans rien à l'extérieur. La coquille est la silicification du réseau protoplasmique à la surface de la calymma; le protoplasme y est en une couche ininterrompue, continue, mais dans l'interstice des vacuoles, dans les vallées entre les sphères, il est accumulé en travées plus épaisses et c'est là que se forment les barres siliceuses du réseau. La seule formation analogue que nous ayons rencontrée jusqu'ici, serait la coquille maillée de quelques Héliozaïres, par exemple *Clathrulina*. Les deux formations ne dérivent nullement l'une de l'autre, mais elles sont la même chose, formées de la même façon, donc morphologiquement identiques tout en étant d'origine indépendante.

Comment d'un mot, caractériser cette structure? Ce n'est pas une coquille continue, comme celle des Foraminifères imperforés et des Thécamibes; elle est plus orifice, c'est-à-dire rien du tout, du vide, que de la paroi réelle. Elle ne peut pas davantage être comparée avec un Foraminifère perforé, car les énormes lacunes n'ont rien de commun avec les orifices formés par les filaments pseudopodiques et calculés sur leur faible dimension. Elle ne peut pas être dite pylomée, car la notion de pylome comporte l'idée d'orifices princi-

paux, en nombre unique ou très limité. Le terme le plus adéquat est : coquille maillée, en réseau.

Nous désignerons comme n° 1 ou premier stade, la coquille de *C. primordialis*, à mailles larges et à barres minces. — La coquille interne de la figure 97 a un tout autre aspect, il y a de grosses barres, bien solides; la maille est restée hexagonale. Ce réseau hexagonal à barres épaisses sera notre n° 2. — Le maillage précédent a été conservé, mais l'orifice est devenu circulaire; il y a donc un orifice rond avec cadre hexagonal : n° 3 et fig. 98. — Au stade suivant, le cadre hexagonal, rappel des états primitifs, a disparu; les orifices sont circulaires : n° 4. — Parfois le contour de l'orifice devient irrégulier, lobé; probablement par confluence de plusieurs orifices : n° 5 et fig. 99.



HAECKEL a certainement reconnu cette série; la dénomination de *C. primordialis* le prouve et il dit d'ailleurs explicitement que c'est la forme la plus simple, primitive, ancestrale, d'où toutes les autres sont dérivées. Toujours les diverses formes sont énumérées dans l'ordre indiqué ici, et cela d'une façon si constante et si systématique, qu'il faut exclure le hasard et admettre le système. Mais chose singulière, nulle part il ne signale cette succession comme une série phylogénique, comme une loi.

Dans ces stades, il y a encore des degrés; HAECKEL mentionne dans la diagnose des espèces, l'épaisseur de la barre en fonction du diamètre de la maille. La série elle-même montre la réduction graduelle de l'orifice et nous rencontrerons des cas où cette réduction est allée jusqu'à transformer le maillage en une fine perforation, rappelant celle des Foraminifères perforés.

La sériation établie ici ne ressort pas avec évidence; on pourrait renverser l'ordre. Dans le genre *Cenosphaera*, en l'absence de toute autre structure, il n'y a pas les éléments pour confirmer la série.

Mais l'enveloppe se complique par l'addition d'épines externes (fig. 97, la coquille interne), qui peuvent devenir inégales. Dans tout un groupe, il y a deux piquants, qui peuvent se compliquer, devenir inégaux jusqu'à la disparition de l'un ; la figure 99 est un de ces termes extrêmes et c'est aussi lui qui présente le terme extrême de modification des orifices. On pourrait citer de nombreux exemples analogues ; la série est très bien établie.

45. — *Coquilles multiples*. — La coquille une fois formée est fixe, invariable et ne peut suivre la croissance ; de là toute une série de phénomènes : désagrégation de l'ancienne coquille et réarrangement des matériaux chez les Thécamibes arénacés, polythalamie des Foraminifères, dans les deux groupes, boursoufflement au moment de la lorication pour faire l'enveloppe assez grande et suffisante pour quelque temps, répétition des apophyses sur les piquants chez les Acanthaires.

Par suite de l'accroissement, la première coquille, de sus-calymmaire devient intra-calymmaire et moins efficace comme protection. De son côté, en s'accroissant, la capsule centrale vient buter contre la coquille. Il est intéressant de voir comment ces deux difficultés ont été tournées et quelles conséquences morphologiques il en est résulté.

Pour le premier cas, la surface calymmaire, le moyen le plus simple et d'ailleurs le seul concevable, est la formation d'une nouvelle coquille plus grande, sur la nouvelle surface. Mais ici se présente une difficulté subsidiaire ; le caractère liquide du protoplasme, son manque de consistance, ne maintiendraient pas à distance les deux coquilles concentriques. La formation d'une nouvelle enveloppe est toujours accompagnée de la formation d'épines sur la première, interne (fig. 97), et toujours sur les nœuds du réseau hexagonal, là où trois barres se rencontrent ; les deux coquilles sont ainsi maintenues en place l'une par rapport à l'autre, elles sont reliées et solidaires.

A la coquille maillée, élément essentiellement tangentiel, s'ajoute l'épine, élément radiaire. Mais l'épine n'est pas, comme le piquant des Acanthaires, un élément autonome et indépendant ; l'épine est une formation superficielle de la coquille ; jamais elle ne se prolonge à

l'intérieur. Quand elle s'hypertrophie jusqu'à devenir piquant et se complique par carénation, sa section n'est jamais carrée ou en croix, comme chez les Acanthaires; quand elle n'est pas simplement ronde, elle est toujours triangulaire, malgré le désavantage de cette forme; c'est que son rôle n'est pas de support dans la flottaison, mais simplement de consolidation ou de protection. La forme triangulaire lui vient de la forme triangulaire du nœud lui-même, qui la produit et la porte.

L'opération peut se répéter et on connaît des genres avec cinq ou six coquilles successives. Les dernières ne sont pas toujours complètes; on peut admettre qu'on saisit l'individu à l'époque de la lorication et aussi que pour ces dernières coquilles, la lorication n'est plus momentanée, simultanée sur toute la surface. En effet, les ébauches sont toujours en connection avec les piquants et, pour cette raison, on les a considérées comme des apophyses. Mais alors, ces coquilles seraient morphologiquement semblables à celles des Acanthaires et différentes des coquilles plus internes tangentielles. Il faut les considérer comme des formations tangentielles, comme les coquilles primitives, mais l'activité du réseau protoplasmique sus-calymmaire débute près des piquants, qui agissent, non comme agents formateurs, mais simplement comme excitants, comme centres de cristallisation. La distinction paraît subtile; mais on ne tardera pas à voir son importance et son bien-fondé.

Quand la capsule centrale vient buter contre la coquille, sa croissance semble devoir être arrêtée. Un moyen radical serait la résorption de la coquille interne, et ce moyen semble être employé. Il y a quelques cas où la coquille, contrairement à la règle absolue, présente deux ou quatre piquants internes, n'arrivant pas au contact réciproque, mais s'arrêtant à des distances égales du centre; la coquille primitive, qui les portait, a disparu par résorption; l'explication est de HAECKEL. Cette notion de résolution est également très importante.

Généralement, la difficulté est tournée d'une autre façon. La capsule centrale pousse des hernies à travers les mailles de la coquille; les sommets des hernies se soudent et reconstituent une membrane continue. La coquille est devenue intra-capsulaire.

Toutes ces coquilles successives et concentriques sont maillées et les types de maillage peuvent être différents. Or, il y a une régularité dans la succession de ces types, une véritable loi : allant de l'extérieur, de la coquille la plus jeune, la plus récente, vers l'intérieur, vers la coquille la plus vieille, la plus primitive, les maillages sont comme nos types, de 1 à 4. Dans la figure 97, la coquille externe est à mailles hexagonales larges et barres minces (type 1), la coquille interne à mailles hexagonales avec barres épaisses (type 2). Le genre *Caryosphæra* a cinq enveloppes ; la plus externe a les mailles hexagonales régulières et des barres très minces (type 1) ; la seconde a les mailles hexagonales quatre fois plus larges que les barres (type 2) ; la troisième a les pores ronds trois fois la largeur des barres, avec cadre hexagonal (type 3) ; les deux coquilles internes ont les pores ronds deux fois plus larges que les barres (type 4).

Il est singulier que cette régularité n'ait pas attirée l'attention ; aucun auteur ne la signale. Elle est cependant importante : les diverses coquilles d'un même individu, répètent la série évolutive phylogénique des coquilles isolées.

Mais elles semblent répéter la série à rebours. La coquille la plus interne, au lieu d'avoir le caractère archaïque (le type 1), a, au contraire, le type le plus évolué ; c'est la coquille externe qui a le maillage primitif. Le cas serait analogue à l'interprétation de RHUMBLER pour les Foraminifères. L'anomalie peut facilement s'expliquer en se rappelant que la coquille interne la première formée est aussi la plus ancienne, ontogéniquement et phylogéniquement, donc a eu plus de temps et de chance de se modifier. Si la modification est ontogénique, toutes les coquilles se forment d'abord suivant le type 1 et se modifient graduellement pendant la croissance ; cela est fort possible, mais on ne sait rien du développement. On peut aussi concevoir le procédé phylogéniquement : *Liosphæra* (fig. 97) n'aurait formé sa seconde enveloppe qu'après avoir déjà évolué au deuxième stade de maillage.

46. — *Stylosphérides*. — Voici les subdivisions du groupe des Sphéroïdes :

A. — *Collosphérides*, formes coloniales à coquille continue (fig. 96)

dans le cas où on voudrait les inclure dans le groupe, ce qui est l'opinion de HAECKEL ;

B. — **Liosphérides** (*lio*, lisse) comme *Cenosphaera* sans épines ou avec nombreuses épines toutes semblables ;

C. — **Stylosphérides** avec deux grands piquants ;

D. — **Staurosphérides** avec quatre piquants en croix ;

E. — **Cubosphérides** avec six piquants orientés comme les axes du cube ;

F. — **Astrosphérides** avec un plus grand nombre de piquants.

Le groupe des Stylosphérides débute par le genre *Xiphosphaera*, caractérisé par l'égalité des deux piquants. HAECKEL énumère les espèces exactement dans l'ordre du maillage : 1, 3, 4, 5 ; la figure représente le stade 3 ; le stade 2, maille hexagonale à barre épaisse n'existe pas. — Fig. 100.

Le genre *Xiphostylus* est caractérisé par l'inégalité des deux piquants ; le maillage des espèces est suivant les types 3 (fig. 101), 4 et 5 (fig. 102 et 103). Le cas de la figure 103 est particulièrement intéressant ; la formation du pore lobé par confluence de pores circulaires est ici prise sur le fait ; les orifices sont subdivisés par de minces travées, isolant encore les pores associés. — Fig. 101, 102 et 103.

L'inégalité des piquants peut consister en une simple différence de taille ; tel est le cas pour la figure 101, où le piquant a la structure primitive normale triangulaire, seulement un peu fortement carénée et les carènes avec bord assez épais, non tranchant. Dans la figure 102, l'inégalité est double ; le piquant long est rond, flexueux ; le piquant court a ses trois carènes élargies. Dans la figure 105, chaque carène s'est subdivisée en lames et cette modification est plus accusée sur le piquant court.

Une singulière modification est *Saturnalis*, un anneau entoure à distance la sphère et s'attache à l'extrémité des deux piquants ; la structure semble être une double apophyse d'un seul piquant, à en juger par quelques formes intermédiaires. — Fig. 104 et 105.

Les divers groupes de Stylosphérides diffèrent par le maillage et par les piquants et il est possible d'établir des séries évolutives,

d'après les variations de ces deux éléments. Or, les séries ainsi établies sur des bases différentes coïncident exactement ; dans les figures 101 à 103, le piquant le plus simple correspond au maillage le plus primitif ; de même chez *Saturnalis*, l'espèce à anneau lisse est au stade de maillage 3, l'espèce à anneau orné au stade 4. Le choix de la direction d'évolution n'est donc plus arbitraire comme chez les Liosphérides, mais nettement déterminé par les variations concomitantes d'un autre élément morphologique.

Ces séries évolutives sont multiples ; nous trouvons la même chose dans tous les genres considérés et d'autres cas pourraient être cités, nombreux. Le premier *Xiphosphæra*, au stade 1, ne peut être rattaché qu'à *Cenosphæra primordialis* au même stade et les autres formes de maillage du genre *Xiphosphæra* ne peuvent être alors que le résultat d'une évolution indépendante, particulière à ce genre, mais exactement parallèle à celle de *Cenosphæra* ; la seule différence est l'absence du stade 2, lequel est simplement un épaississement et non un changement de forme comme les autres stades.

Il faut évidemment dériver de *Xiphosphæra* les formes à piquants inégaux ; *Xiphostylus* débute avec le maillage 3, les stades 1 et 2 ont disparus ; cela revient à dire que ce genre peut être rattaché au stade 3 de *Xiphosphæra*. Les genres plus compliqués ne répètent plus toute la série et toujours par la disparition des premiers stades de maillage.

Dans les figures 102 et 103, il y a eu, pour les épines, changement de taille et aussi de forme et c'est la petite épine qui a le plus modifié sa forme ; sans être général, le cas est fréquent. Il en est de même pour une autre particularité : des épines accessoires ; elles sont généralement sur les nœuds autour du piquant court. La même chose a lieu chez les Prunoïdes (capsule centrale à un axe long). Parfois, le groupe a pour centre le piquant le plus long, mais alors l'autre piquant est beaucoup plus modifié quant à la forme. On peut donc dire que le groupement des piquants accessoires se fait autour du piquant le plus court ou le moins modifié. La cause et la signification de ce fait sont inconnues, mais un effet possible a une certaine importance : l'extension graduelle de pareils piquants sur toute la surface de la coquille.

Les Stylosphérides ont aussi des formes avec plusieurs coquilles.

47. — *Staurosphérides*. — Il y a quatre piquants en croix (*stauro*). Les mêmes variations se produisent comme dans le groupe précédent; mais l'addition d'une paire de piquants permet à l'inégalité de ces éléments de se manifester pour la taille, de deux manières: un seul piquant plus grand, ou deux plus grands.

Dans les formes à une seule coquille, il n'y a plus un seul exemple de maille hexagonale large, stade 1; la maille hexagonale à barre épaisse, stade 2, est fort rare; de même le stade 3, le pore rond avec cadre hexagonal; la grande majorité des espèces est au stade 4, pore rond.

Cette impression est confirmée par l'étude des coquilles multiples. Il a quelques cas de maillage différent, la coquille externe au stade 1, comme chez le Liosphéride *Caryosphæra* (§ 45, p. 95), et conforme à la règle de succession. Mais là, parfois, toutes les enveloppes sont à pores ronds; l'évolution est plus rapide, le développement est raccourci par la suppression des premiers stades.

Staurocaryum en est un exemple. Les six coquilles concentriques ont toutes le même maillage, les pores ronds, stade 4. Les piquants sont égaux et traversent cinq des coquilles pour s'insérer à la surface de la plus interne; sur ce parcours ils sont lisses; sur leur partie libre, ils sont fortement rugueux. — Fig. 106.

Les coquilles sont complètement dépourvues d'épines ou de piquants supplémentaires; mais la coquille externe développe à chaque nœud une épine qui se ramifie en bouquet et constitue une enveloppe comme spongieuse. C'est ce qu'on peut nommer la spongomodification; elle existe déjà chez les Liosphérides à coquille unique; cette modification est toujours terminale, après elle il n'y a plus rien et on ne voit pas, en effet, qu'elle puisse fournir encore d'autres modifications; elle constitue une impasse pour l'évolution.

Les piquants sont beaucoup plus variables que dans le groupe précédent; pourtant l'anneau saturnial n'existe pas.

48. — *Cubosphérides*. — Six piquants en trois axes de cube ou d'octaèdre. Le groupe commence par des coquilles simples: *Hexatylus* dont plusieurs espèces sont figurées. — Fig. 107.

Les n^{os} 2 à 5 montrent une bonne série pour le maillage; n^o 8

recommence au stade 1, mais avec épines; n° 11 est au stade 3 avec les piquants tordus. Les n°s 1 et 7 ont également des complications des pores et des piquants.

Beaucoup de coquilles multiples suivent la règle du maillage, mais nous rencontrons ici pour la première fois des anomalies.

Hexacontium a les deux coquilles internes, ici intracapsulaires, au stade 1, ou 1 et 2; la coquille externe est au stade 3, déjà presque 4; la règle est donc violée, les rapports sont intervertis. — Fig. 108.

H. axotrias a la coquille interne (peu visible) à pores ronds, la seconde avec cadre, stade 3, donc la succession est conforme à la règle; mais l'enveloppe externe a de nouveau les pores ronds, ce qui est une anomalie. — Fig. 109.

Mais cette troisième enveloppe présente encore d'autres anomalies : elle est incomplète; elle n'est pas continue, mais formée de six plaques distinctes largement maillées; ces plaques sont des formations des piquants. Nous avons admis la possibilité qu'une enveloppe sus-calymmaire, tangentielle et normale, puisse commencer sa formation autour des piquants (§ 45, p. 211); elle n'en reste pas moins morphologiquement de même nature que les précédentes, elle continue la série et la règle du maillage doit lui être applicable. Mais il y a également la possibilité d'une origine apophysaire, morphologiquement différente, quelque chose de nouveau et non la continuation de la série et par conséquent non soumise à la règle de succession. Ainsi s'expliqueraient les anomalies : l'inversion de l'ordre, le caractère particulier du maillage. Toutefois, l'influence de la calymma se manifeste encore, par la forme sphérique de l'enveloppe, la régularité des mailles rondes.

Dans la figure 110, la coquille la plus interne a les pores ronds, stade 4, la suivante les pores irrégulièrement polygonaux (stade 2?); toutes deux sont sphériques. La troisième enveloppe continue est tout à fait irrégulièrement maillée et avec des faces plates non sphériques; elle est d'origine apophysaire, comme deux autres encore incomplètes. La distinction entre ces enveloppes d'origine différente est nette. Comme chez les Acanthaires, les apophyses sont surtout sous l'influence du piquant et elles tendent à se rencontrer par le plus court

chemin, la ligne droite ; l'influence du réseau protoplasmique suscalymmaire n'agit plus seule. La calymma elle-même est influencée par les piquants, elle est octaédrique.

La forme de la figure 111 n'a que deux coquilles, octaédriques, à larges mailles très irrégulières.

Il y a là une série évolutive des plus nettes. Aux enveloppes calymmaires normales s'ajoutent à l'extérieur des enveloppes apophysaires. Les deux formations sont d'origine différente et n'obéissent pas aux mêmes lois. Un autre phénomène vient simplifier la structure et compliquer le problème ; la diminution du nombre des enveloppes ; cela se fait toujours par résorption des coquilles les plus internes ; ainsi disparaissent successivement les coquilles à pores ronds, puis celles avec cadre hexagonal et il ne reste plus que les calymmaires externes aux stades 2 et 1 ; tel est peut-être le cas pour *Hexacantium sceptrum* (fig. 108) et *Hexacaryum* (fig. 110). Mais ces coquilles aussi peuvent disparaître et alors il ne reste que des coquilles apophysaires ; tel est certainement le cas pour *Hexadendron*. Le procédé revient au déplacement des coquilles calymmaires par des enveloppes apophysaires. Pour expliquer les différences (mais sans préciser leur nature ni serrer les faits de près), HAECKEL invoquait la situation intracapsulaire ; elle ne semble avoir aucune action et être simplement une question de topographie, résultant secondairement de l'accroissement de la capsule centrale.

49. — *Astrosphérides*. — Le groupe est caractérisé par le nombre plus grand des piquants, ce qui ne permet pas la distinction d'axes orientés les uns par rapport aux autres. Il y a cependant le cas de huit piquants aux angles du cube, mais ce cas peut être considéré comme extrême ; d'autres formes ont des épines à chaque nœud du réseau, ce qui est morphologiquement le maximum.

Les formes à mailles hexagonales larges sont nombreuses, tant pour les coquilles simples que pour les coquilles composées. C'est un caractère primitif, mais aussi peut-être le résultat de la disparition précoce ou du non-développement (suppression dans le cours de la phylogénie) des coquilles plus internes, sans que l'on puisse,

pour un cas particulier, déterminer laquelle des hypothèses est applicable.

Il y a une tendance à réduire le volume de la coquille la plus interne, même dans les formes où la sériation du maillage est normale.

Il y a aussi précocité des enveloppes apophysaires; des formes à une seule coquille aux stades de maillage 1 ou 3 ont déjà les piquants fortement hypertrophiés et avec apophyses; ainsi se produisent des formes à deux coquilles. HAECKEL les réunit en un groupe des Disphérides et signale ici nettement l'origine apophysaire de l'enveloppe externe, mais sans établir le contraste avec l'origine calymmaire de l'interne; il insiste sur la situation intracapsulaire de l'interne.

Octodendron cubocentron est une espèce bien dénommée; c'est la forme à huit piquants sur les angles d'un cube central, réduit aux seules arêtes comme un modèle cristallographique. La nature apophysaire de la coquille externe, d'ailleurs encore incomplète, n'est pas douteuse. Mais le cube interne? Les douze arêtes correspondent aux trois apophyses que pourrait émettre chaque piquant. Mais considérons une coquille calymmaire à mailles hexagonales larges, une coquille primitive ou aussi la dernière la plus externe d'une série; réduisons la taille (tendance générale des Astrosphérides) tout en maintenant la dimension des mailles, et on obtient facilement la forme cubique. Des formes voisines rendent même cette interprétation probable. — Fig. 112.

50. — *Rapport des groupes sphéroïdes.* — Les éléments morphologiques à la disposition de l'évolution ne sont guère nombreux. La capsule centrale reste remarquablement uniforme; les seules différences sont ses rapports de situation avec les coquilles, mais nous avons vu que cela n'exerce aucune influence. Les parties molles ne comptent donc pas; du reste elles ne sont connues que pour un nombre très restreint de formes. Leur seule influence, mais elle est générale et domine toute l'architecture de la coquille, est l'homaxonie, déterminée par la sphéricité de la capsule centrale et par le caractère péripylé. Cette homaxonie limite beaucoup les possibilités

de variation; cependant les sphéroïdaires seuls sont 107 genres et 650 espèces (HAECKEL, 1887). On a vu par quels moyens cette grande variété est réalisée : forme des pores, épines ou piquants, nombre des piquants, multiplicité des coquilles.

Toute la morphologie comparée repose sur les parties squelettiques et il n'y a à distinguer que deux éléments : la coquille calymmaire tangentielle, primordiale et essentielle; le piquant radiaire formé secondairement à sa surface et intervenant par des excroissances apophysaires. On a pu constater combien cette distinction facilite la compréhension. La primitivité d'une coquille glabre est une anomalie, étant donnée la tendance de toutes les formes flottantes à produire des éléments radiaires; les Acanthaires se conforment à cette règle; tous les autres Radiolaires font exception. C'est probablement le développement rapide de la calymma comme organe spécial de flottaison qui a permis de se passer de piquants. Le mailage large doit réduire l'effet protecteur au minimum, la gracilité des barres doit de même réduire l'effet de consolidation; probablement la coquille ne sert au début qu'à donner une certaine rigidité, suffisante pour maintenir la forme sphérique et le volume de la calymma, malgré les variations de la vacuolisation. L'action serait analogue à celle des piquants et des fibres musculaires des Acanthaires : points d'attache pour les travées protoplasmiques supposées contractiles.

Il est également assez difficile de se prononcer sur l'utilité fonctionnelle des épines, au début, étant donné leur gracilité et leur faible longueur; leur accroissement en piquant est l'expression anatomique d'un rôle physiologique plus considérable; mais leur développement ultérieur reste dominé par leur origine première et leur nature morphologique comme saillie des points nodaux en stylets triangulaires; il manque les adaptations étroites à la flottaison, qui donnent au piquant acanthaire tout son intérêt.

Il n'y a pas de doute sur le caractère primitif des Liosphérides glabres, non plus sur la dérivation directe des formes épineuses. Ensuite, l'évolution suit la voie classique : les parties vont devenir dissemblables, leur nombre va se réduire et devenir fixe. Les Astrosphérides sont le commencement, les Stylosphérides le terme extrême

de cette série évolutive; dans les tableaux généalogiques du *Challenger Report*, HAECKEL admet cette filiation.

Mais quand on entre quelque peu dans le détail, les choses ne semblent plus du tout aussi claires. Presque tous les groupes commencent avec des formes à maillage primitif; ce sont des *Cenosphæra* avec addition de piquants; deux, quatre, six ou un plus grand nombre; on les réunirait toutes dans un même genre, ces différences de nombre justifiant tout au plus des distinctions spécifiques, de même que les variations des axes de la capsule centrale n'ont pas empêché d'inclure des types divers dans le seul genre *Actissa*. C'est leur développement phylétique ultérieur qui les a fait séparer. Au lieu de groupes successifs, descendus les uns des autres, nous aurions donc des groupes ayant tous une origine commune et des développements plus ou moins parallèles.

Un fait saillant est la complication croissante en allant des Stylosphérides aux Astrosphérides. Il s'agit ici non de complication anatomique, mais de degré d'évolution; le cube central de *Octodendron* est plus évolué que la coquille à perforations plus compliquées. Mais les premiers dans chaque groupe étant simples, la remarque pour la complication ne peut s'appliquer qu'aux termes ultimes. Il semble que le nombre des éléments détermine les possibilités de complication; notamment pour les coquilles apophysaires, il faut au moins six piquants. Ces coquilles n'existent pas chez les Stylo- et les Staurosphérides, elles commencent chez les Cubosphérides, elles sont surtout nombreuses, développées et précoces chez les Astrosphérides. HAECKEL, qui admet la sériation phylétique des Astro- vers les Stylosphérides, suit dans la description des groupes, l'ordre inverse, influencé probablement par le degré de complication. Probablement pour réaliser une coquille par rencontre d'apophyses, faut-il une limite de distance entre les piquants. Cela expliquerait aussi les coquilles des Acanthaires, avec leurs vingt piquants.

51. — *Prunoïdes*. — Le deuxième groupe des Péripylés est caractérisé par la longueur plus grande de l'un des axes de la capsule centrale, d'où une forme cylindrique ou comme une prune (prunoïde). Le premier genre *Cenellipsis* a une coquille maillée du

stade 1, les mailles très larges, glabre; c'est la reproduction exacte des premiers sphéroïdes.

L'intérêt morphologique réside surtout dans l'influence de cet axe principal, différencié par sa taille des deux autres; quelques exemples montreront cette influence.

Le genre *Druppula* est à deux coquilles, toutes deux aux pores circulaires, mais l'externe avec cadre hexagonal; la succession du maillage est donc normale. La coquille centrale est sphérique, non prunoïde; deux forts piquants la rattachent à la coquille externe prunoïde, suivant un des courts axes. — Fig. 113.

Chez *Prunocarpus*, les trois coquilles ont toutes les pores circulaires, l'externe très inégaux; il n'y a donc pas succession de différents stades de maillage, mais il n'y a pas non plus inversion, la règle n'est donc pas violée. La coquille interne est sphérique, la deuxième prunoïde; les deux sont réunies par plusieurs piquants; la troisième est aussi prunoïde, rattachée à la seconde par seulement deux piquants; ces piquants sont sur le grand axe de la deuxième coquille et suivant un court axe de la troisième. — Fig. 114.

Comme type de forme à plusieurs coquilles, *Cromyotractus* a deux coquilles à pores ronds, la troisième avec cadre hexagonal, puis deux avec grandes mailles hexagonales, puis deux incomplètes, rattachées aux deux seuls piquants et que, pour cette raison, on pourrait croire apophysaires. Mais elles ont le même maillage que les autres et sont sous ce rapport la continuation de la série; il y a cependant une différence: entre toutes les autres coquilles il y a des piquants connectifs nombreux, qui manquent à la surface de la cinquième. L'interprétation la plus rationnelle semble être de considérer les coquilles incomplètes non comme morphologiquement apophysaires, mais comme calymmaires, commençant leur formation sous l'influence et au contact des piquants; c'est la distinction signalée § 45, p. 94; en outre, ce serait conforme au principe de l'impossibilité d'enveloppes apophysaires sur des piquants trop distants (§ 50, p. 103). — Fig. 115.

Chez *Peripanartus*, il y a deux coquilles internes sphériques à pores ronds, la troisième a un cadre hexagonal et est prunoïde, étranglée au milieu; puis il y a une enveloppe incomplète en deux

capuchons polaires et sur l'inférieur, des épines grêles soutenant un mince réseau à larges pores ronds (pas marqués sur le dessin). Sur le côté droit, il y a une formation analogue appuyée sur la troisième coquille. — Fig. 116.

Le mot « panartus » signifie ressemblant à un pain ; « peri » a été ajouté pour le genre avec la cinquième enveloppe. C'est encore une forme relativement simple, car il n'y a qu'un seul capuchon à chaque pôle et l'ébauche d'un deuxième ; mais le nombre peut augmenter jusqu'à dix à chaque pôle. Qu'on se figure ces dix enveloppes, complètes aussi dans la région équatoriale étranglée : il y aurait une accumulation de parois ; ces nombreuses enveloppes ne sont possibles que moyennant d'être suffisamment espacées et comme capuchons incomplets, polaires.

La plus grande anomalie est la sphéricité de la première ou même des deux premières coquilles ; les cas sont même plus nombreux que constatés ; car quelques formes à une seule enveloppe prunoïde ont des piquants internes (deux ou quatre), signe qu'une coquille interne a été résorbée ; les quatre piquants s'arrêtent également loin du centre ; la coquille qui les portait était donc probablement sphérique ; pour la preuve absolue, il faudrait six piquants. Faut-il accorder à ces faits une portée phylogénique et y voir un rappel ontogénique du stade sphéroïdaire primitif ? Et alors, comment est, à ce stade, la capsule centrale : sphérique aussi, la symétrie monaxone prunoïde ne se manifestant qu'assez tard dans l'ontogénie ?

Une modification tout indiquée est la présence de deux piquants dans l'axe principal, ce qui rapproche des Stylosphérides ; les deux formes sont confondues sur les planches du *Challenger*. Il y a la même série : inégalité des piquants, étalement des crêtes, piquants sur les nœuds autour du pôle. Comparativement à cet axe principal, les deux autres axes sont réduits : absence de piquants, piquants plus petits, aussi probablement l'étranglement de l'une des coquilles dans la zone équatoriale (*Peripanartus*, fig. 116), l'avortement des coquilles suivantes dans la même zone c'est-à-dire la formation de capuchons polaires. La distance plus grande de ces capuchons montre que la croissance est plus active aux pôles, d'où des formes cylindriques très longues.

HAECKEL décrit ces formes de *Peripanartus* d'une façon singulière. Il considère la coquille étranglée et ses deux capuchons comme une enveloppe unique divisée par trois étranglements en quatre loges. Cela n'est pas matériellement inexact, mais certainement morphologiquement erroné. L'interprétation des capuchons comme enveloppes incomplètes est beaucoup plus rationnelle.

Les changements dans la direction de l'axe principal des coquilles successives sont des plus curieux. Le grand axe de la coquille interne avec ses deux grands piquants, devient un des axes courts de la coquille suivante. Ce changement ne se produit qu'une seule fois et toujours la capsule centrale se trouve entre les deux coquilles différemment orientées; par exemple, les deux premières coquilles de *Prunocarpus* (fig. 114) sont intracapsulaires. Le changement a pour effet de donner, sur l'axe principal de la nouvelle coquille, plus d'espace entre les deux enveloppes.

On peut se demander, comme pour la sphéricité de la coquille interne, comment se comporte la capsule centrale, si elle change son orientation. HAECKEL a constaté des étranglements de la capsule correspondant à ceux de la coquille, trois chez le groupe « panartus »; il suggère qu'il y a là une tentative avortée de multiplication par division incomplète, hypothèse peu plausible. Il y a peut-être une autre explication. La capsule centrale est d'abord sphérique quand elle est à l'intérieur de la première coquille (hypothèse probable); elle englobe cette coquille par des hernies et devient aussi prunoïde. La calymma est influencée de même et forme à sa surface une coquille prunoïde, la deuxième enveloppe. La capsule centrale continue à s'accroître et arrive au contact avec cette deuxième coquille; ce contact s'établira en premier lieu sur la zone équatoriale, la distance étant moindre. On peut donc admettre une formation herniaire précoce dans une zone équatoriale; cela peut donner une forme discoïde, mais pas une inversion de l'axe principal; l'explication n'est donc pas adéquate.

Admettons qu'à ce même stade se constitue la troisième enveloppe; elle est calymmaire, mais elle part des deux piquants axiaux de la coquille prunoïde *c*, laquelle rappelle sous ce rapport les Stylosphérides. Admettons qu'au lieu d'une formation continue, il y

ait d'abord une zone allant d'un piquant à l'autre, analogue à l'anneau de *Saturnalis*, aussi Stylosphéride; soit *a* cet anneau. On voit de suite, surtout sur la coupe, que l'équateur de *c* a sur un de ses diamètres, dans son voisinage immédiat, cet anneau *a*, ce qui doit gêner le développement des hernies; l'autre diamètre au contraire est libre, la capsule centrale se développera dans cette direction et le changement d'axe est réalisé. — Fig. 117.

La formation de la zone annulaire est précoce, c'est-à-dire que la formation de la coquille est retardée sur le reste de la surface de la calymma, cette calymma continuant à s'accroître. Quand se fait ensuite la lorication complète, il doit en résulter une coquille, étranglée dans le plan des deux piquants de *c*.

L'hypothèse consiste donc à supposer, pour la formation de la troisième enveloppe, une lorication annulaire précoce, au moment où la capsule centrale dépasse la deuxième coquille. Elle explique à la fois : 1° l'étranglement de la troisième coquille; 2° la situation constante de la capsule centrale entre les coquilles à axes invertis; 3° le changement des axes. Elle explique donc d'un seul coup toutes les particularités.

52. — *Discoïdes*. — Un axe est plus court que les deux autres; la forme est un disque, une lentille plus ou moins aplatie, mais circulaire. La série commence par des formes à une seule coquille simple, sans piquants (*Cenodiscus*) à pores ronds; les premiers stades du maillage ne sont donc plus reproduits. Chez les formes à plusieurs coquilles, il y a quelques cas de cadre hexagonal ou de maille polygonale irrégulière à barres épaisses, mais plus aucun stade 1.

La réduction de l'axe principal revient pratiquement à l'hypertrophie des deux autres axes et est analogue aux Staurosphérides; il y a quatre piquants en croix, dans le même plan, qui est le plan équatorial morphologique et probablement aussi le plan horizontal de flottaison. Par leur nombre plus grand et leur rôle physiologique, il est à prévoir que les piquants joueront un rôle plus considérable que chez les Prunoïdes. — Fig. 118.

Dans l'espèce représentée, la coquille interne est sphérique; nous avons donc la même anomalie que chez les Prunoïdes. Les piquants

entre les deux coquilles sont ronds ; leur partie saillante est carénée ; la modification connue de l'étalement des trois crêtes, dans plusieurs modalités, est plus fréquente dans ce groupe que dans les autres ; de par leur situation équatoriale, marginale par rapport au disque horizontal, les piquants interviennent ici plus activement dans la flottaison ; la multiplication des crêtes pourrait être un moyen de pallier l'inconvénient de la section triangulaire. L'attention des descripteurs n'a pas porté sur cette connexion possible.

Appliquant, comme chez les Prunoïdes, le principe de la plus grande vitalité des axes principaux dans la formation des enveloppes successives, nous aurons des coquilles incomplètes, pas comme capuchons polaires sur un axe unique, mais comme anneaux autour des deux axes équatoriaux. Au lieu d'un allongement de la coquille, nous aurons son élargissement. — Fig. 119 et 120.

Ces enveloppes sphériques équatoriales offrent un aspect particulier. Dans la figure 119, le rayon saillant inférieur et le segment contigu à gauche ont été dépouillés de la carapace superficielle, pour mettre à nu les parties squelettiques intérieures. Les barres circulaires concentriques sont le bord des coquilles successives ; les barres radiaires sont les épines ou piquants connectant les enveloppes successives ; la multiplicité de ces éléments les rapproche et produit un réseau quadrangulaire homogène de petites cellules, souvent en étages (fig. 120, coupe).

Ces enveloppes concentriques incomplètes, réduites à la zone équatoriale, deviennent à leur tour le siège de différenciations, par accroissement plus rapide suivant certains rayons, dont le nombre est variable, souvent trois, de façon que la symétrie stauraxone est abandonnée. Le disque est ainsi subdivisé en régions alternativement saillantes et le maillage interne est différent ; dans la figure 119, il y a exactement deux enveloppes concentriques dans le rayon, pour une enveloppe dans la région interradiaire ; et, comme les barres radiaires semblent se conformer à la même règle, le maillage du rayon est plus serré.

Il n'est nullement certain que le phénomène ait pour cause essentielle des différences de croissance. Il y a toujours une coquille initiale sphérique, puis une deuxième coquille discoïde ; mais de

cette formation centrale, peuvent alors partir les rayons seuls. Ces formes sont même considérées comme primitives et la formation des zones interradiaires serait une addition secondaire. Les faits semblent le mieux s'accorder avec cette manière de voir. On n'a pas réussi à trouver une raison plausible à ces singulières modifications.

53. — *Porodiscides et Pylodiscides*. — Dans les formes précédentes, il y a d'abord un certain nombre de coquilles complètes, saillantes au centre du disque; les anneaux équatoriaux viennent ensuite. Supposons cette formation d'anneaux précoce, immédiatement après la première coquille sphérique: le résultat sera un disque uniformément maillé. C'est le groupe des Porodiscides, dominant parmi les Discoïdes actuels et fossiles (plus de 30 genres avec 200 espèces). Cette grande variété résulte des variations des piquants, du développement des anneaux suivant trois ou quatre rayons (comme la figure 119) et du groupement des anneaux ou de leurs segments. Ceux-ci chevauchent parfois à leur point de rencontre (fig. 122) et alors une vue oblique donne l'illusion d'une spirale continue (BÜTSCHLI); tous les Porodiscides spiralés sont donc à reviser. — Fig. 121 et 122.

Le genre *Triolena* (trois bras) a une coquille sphérique avec trois ailes. Cette structure anatomiquement simple, est morphologiquement assez compliquée. C'est un discoïde, avec une deuxième enveloppe incomplète, représentée par les trois bras. On ne peut comparer qu'avec la partie centrale d'un Porodiscide, à structure rayonnée très précoce; la simplicité anatomique est donc secondaire et le résultat d'une longue évolution. HAECKEL ayant qualifié de « pylomes » les lacunes entre les bras, le groupe a été dénommé pylodiscides. — Fig. 123.

Triopyle se distingue du genre précédent par une lame équatoriale réunissant les ailes. — Fig. 124.

Archidiscus peut être considéré comme dérivant directement de *Triolena* par le recouvrement des pylomes. Ce recouvrement est à maillage hexagonal, contrastant avec les pores ronds des bras et indiquant une formation récente, si on applique le principe du maillage pour les coquilles successives. HAECKEL met le genre comme

tout premier terme des Porodiscides (d'où le nom); mais sur la planche 48 du *Challenger Report*, il se trouve à côté de *Triopyle*. Il est probable que dans le cours du travail, HAECKEL a changé d'opinion; sa première idée était la bonne.

Triodiscus dérive aussi directement de *Triolena* par la formation d'une enveloppe nouvelle à mailles hexagonales. Elle s'appuie sur les extrémités des ailes, mais passe au-dessus de leurs lames plates et entoure tout le reste du système triolène à distance, constituant une enveloppe continue. — Fig. 126.

Pyrolena a une coquille centrale triolène; des sommets de la sphère primitive partent trois ailes, formant un deuxième système. — Fig. 127.

Pylodiscus est le genre précédent, avec une nouvelle enveloppe générale à mailles hexagonales, comme la figure 126. — Fig. 128.

Le point essentiel pour la compréhension de cette évolution est de considérer exactement le terme initial *Triolena*, comme la continuation de la série porodiscide; ce n'est pas la structure qui a été héritée, car il y a une simplification considérable, mais c'est principalement la tendance à certaines modifications qui a été transmise et qui a dirigé toute l'évolution ultérieure; ainsi se comprend la symétrie triradiaire, déjà fortement ancrée chez les Porodiscides, aussi la répétition de la structure triolène, répétition qui n'est que la formation d'enveloppes concentriques successives, aussi le rattachement des ailes directement sur les pôles de la sphère primitive ce qui est simplement une conséquence de la symétrie discoïde.

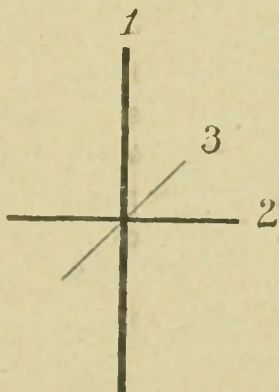
Chez *Pyrolena* (fig. 127) il y a deux séries de bras; un nom mieux approprié serait donc « hexalena » ou « ditriolena »; les deux séries prennent appui directement sur la sphère primitive; il n'y a jamais plus de deux séries dans ces conditions. Les enveloppes suivantes ne viennent plus au contact avec cette sphère, même quand elles sont complètes, elles l'entourent à distance. Le lieu d'origine de ces formations nouvelles est l'extrémité des bras, et cela est déjà le cas pour la ceinture équatoriale de *Triopyle* (fig. 124). Plus que probablement, cette ceinture continue résulte de l'étalement des bras et de la rencontre des saillies, tout comme la coquille continue apophysaire dans les groupes précédents. Ce mode de formation

n'est pas démontré ici, mais il est général dans le groupe suivant.

La réapparition du maillage hexagonal typique est des plus curieuses. *Triolena* est une forme simplifiée à l'extrême et qui recommence l'évolution, tout comme une forme primitive et suivant les mêmes lois; le maillage primitif est reproduit dans les modifications immédiates. Toutes ces nouvelles enveloppes sont calymmaires; le rôle des piquants est nul ou tout à fait accessoire; la cohérence des enveloppes successives est assurée par leur contact avec l'extrémité des bras; quand il y a plusieurs enveloppes continues, par exemple une autre coquille enveloppante autour de *Pylo-discus* (fig. 128), alors il y a des piquants connecteurs.

54. — *Larcoïdes*. — Les trois axes sont inégaux; *Cenolarcus* est la plus simple coquille du type; deux de ses espèces ont les pores ronds avec cadre hexagonal.

Les modifications sont au fond très simples, mais elles se produisent par rapport à ces trois axes, non simultanément pour tous les axes, mais successivement; de là une complication apparente; il est facile d'en sortir, à condition de bien se figurer ces axes, c'est à-dire d'orienter convenablement la coquille. Nous mettrons l'axe le plus long (1) vertical — le moyen (2) horizontal transversal — le plus court (3) horizontal aussi, mais dirigé vers l'observateur.



Monozonium est une coquille *cenolarcus* avec des ailes, attachées aux extrémités de l'axe court 3, contournant à distance l'axe moyen 2 et formant donc un cercle équatorial. Il est important de remarquer que, à ses deux extrémités, cet anneau a une tendance à s'élargir vers les pôles de l'axe long 1. — Fig. 129.

Dizonium est le résultat du développement de ces excroissances jusqu'à leur rencontre aux pôles de l'axe 1; il y a donc, outre l'anneau primitif équatorial, un anneau méridien. — Fig. 130.

Trizonium est de nouveau la même chose; le deuxième anneau forme un troisième anneau, méridien aussi, mais dans un plan

perpendiculaire au précédent. Le mode de formation, par lames allant à la rencontre l'une de l'autre, est ici évident, l'exemplaire étant encore incomplet. — Fig. 131.

Au lieu de considérer les points d'attache, considérons les parties libres; chaque anneau est alors une coquille incomplète, formant calotte au-dessus des deux extrémités d'un axe. Le premier anneau, celui de *Monozonium* est alors les calottes polaires de l'axe 2, plus grand que 3; les calottes sont donc aux pôles de l'axe le plus grand. De même le deuxième anneau, celui de *Dizonium*, forme capuchons sur l'axe 1, plus grand que 2. C'est donc en principe exactement la même chose que les calottes sur l'axe principal plus grand des *Pru-noïdes*, ou les anneaux équatoriaux sur les deux axes équatoriaux plus grands des *Discoïdes*. Les particularités des *Larcoïdes* rentrent donc dans la règle; elles sont déterminées par l'inégalité des trois axes.

Reste le troisième anneau, celui qui transforme la structure dizone en trizone. Les conditions sont ici autres, car il part de l'axe le plus long 1 pour contourner l'axe le plus court 3. C'est ici que se manifeste un autre principe, déjà opérant aussi pour les deux premiers anneaux: la formation non simultanée (comme chez *Triolena*) mais successive, qui n'est probablement qu'une adaptation de la lorication à un accroissement rapide des parties molles: chaque anneau est plus grand que son prédécesseur.

Supposons le troisième anneau, celui qui fait la forme trizone, se complétant de façon à envelopper toutes les parties antérieures; ou, ce qui revient au même, l'anneau méridien dizone, au lieu de former des saillies polaires, s'élargissant sur tout son pourtour. Il en résulte une coquille complète, formée des deux anneaux méridiens confondus; le premier anneau, l'équatorial, reste à l'intérieur, avec la sphère primitive. Au point de vue descriptif, on aura deux enveloppes complètes, la sphère interne et la sphère externe, réunies par quatre lames maillées, qui sont l'anneau méridien. C'est le genre *Larnacilla*. Anatomiquement, cela est simple; c'est une double coquille, les connectifs étant des lames au lieu de tiges; on ne soupçonnerait guère la complication morphologique réelle: une coquille et trois anneaux successifs. Mais cela ressort nettement de la comparaison avec les formes antérieures encore zonaires; ces interprétations de

HAECKEL sont remarquables par leur perspicacité. — Fig. 132.

Ces premiers Larcoïdes ont une ressemblance superficielle avec les Pylodiscides, par suite de la formation d'anneaux ou de zones, laissant des espaces libres, les « pylomes ». Morphologiquement, ces anneaux incomplets ne sont, ni absolument identiques, ni absolument différents; mais ils déterminent des évolutions semblables ou parallèles : le recouvrement des pylomes, la constitution d'une enveloppe continue. Il y a une autre ressemblance encore : la répétition des anneaux. Chez les Pylodiscides, la triade peut être répétée une fois, donnant deux systèmes; ici elle peut être répétée deux fois, donnant trois systèmes; puis viennent des enveloppes continues.

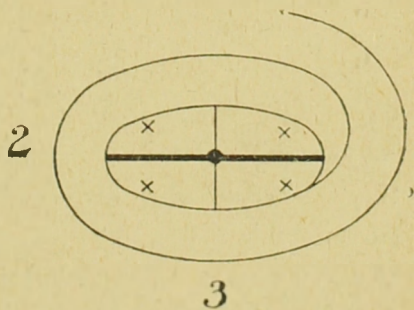
Ces répétitions se font aussi, pour un système, successivement pour ses trois éléments; chacun de ces stades existe comme genre distinct.

55. — *Tholonides et Lithélides*. — Revenons à la forme primitive monozonide (fig. 129); la fermeture précoce des pylomes par l'accroissement des bords de l'anneau donnera de chaque côté une loge latérale; il y aura trois loges. C'est le genre *Tholartus* (coupole et pain). C'est l'analogue de *Archidiscus* (fig. 125). — Fig. 133.

Ces loges sont au bout de l'axe transverse 2. La modification suivante doit être dizone : un anneau de l'axe 2 vers l'axe 1, que la tholonisation transforme aussi en deux loges : donc quatre loges accolées à une centrale. De même il se formera deux loges sur l'axe 3 : six loges autour de la sphère primitive. L'ensemble est à près peu sphérique. C'est la première triade.

Il peut se former une deuxième série de trois anneaux, aussi tholonisés; la forme aura treize loges : $2 \times 6 +$ la centrale.

Les anneaux commencent par quatre saillies isolées (fig. 131). Soit, vue d'en haut, sur l'axe long 1, le gros point dans le diagramme, une sphère primitive; des places marquées \times vont partir des lames; leur développement sera arrêté par leur rencontre deux à deux pour constituer les demi-anneaux. Mais supposons qu'une des lames soit plus

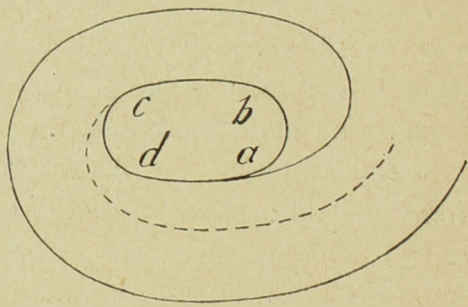


précoce, elle continuera à se développer en spirale, empêchant les trois autres de se produire.

La forme représentée est presque comme le schéma. C'est la modification lithélide (soleil pierreux). La raison de la modification est probablement encore une fois la tendance à fermer les pylomes et à réaliser une forme sphérique; la précocité est plus grande: elle porte non sur le premier anneau, mais sur une seulement des quatre lames. La modification peut toutefois être retardée et affecter seulement le deuxième ou le troisième anneau; les formes sont très semblables, mais les spirales tournent autour d'axes différents. Chez *Pylospira*, le premier anneau est représenté par une seule lame, à droite; elle produit à son extrémité le deuxième anneau, méridien, qui devient spiralé. Mais toutes ces lames sont de la deuxième série, car à l'intérieur il y a une coquille larnacilla, qui représente un premier système. — Fig. 134 et 135.

On peut déterminer théoriquement les possibilités de la spiralisation. Le développement simultané des quatre lames donne les deux demi-anneaux typiques, mais ne peut produire des spirales; de même les deux lames d'un anneau *ab* ou *cd*; de même encore *ad* ou *bc*; toujours il y aurait conflit par rencontre et arrêt des spirales.

Il en est autrement pour *ac*. Cette double spiralisation est parfaitement réalisée; la forme représentée est au stade monozonide; il n'y a pas à l'intérieur de coquille larnacille. — Fig. 136.



Contrairement à ce qui vient

d'être dit, *Spironium* a développé autour d'une coquille larnacilla, les deux spirales *ad*, déclarées incompatibles; la difficulté a été tournée de la façon la plus simple et la plus ingénieuse: les lames se sont mises obliquement; elles évitent le trajet équatorial où il y aurait collision; l'une se met au-dessus, l'autre au-dessous du plan équatorial. — Fig. 137.

Ces lames spirales en s'allongeant deviennent de plus en plus fra-

giles, attachées seulement à leur point de départ; il y a donc développement de piquants connecteurs. La situation de ces piquants semble déterminée par la spirale, comme cela ressort clairement des figures. Pour *Lithelius solaris* (fig. 136), il y a un détail montrant la formation du piquant allant de la spirale vers le centre; dans la lame en bas, à droite, il y a, en effet, une épine infléchie vers l'intérieur.

La modification tholonide, au lieu d'enveloppes concentriques, produit des loges; dans la figure 137, on remarque la même tendance, par boursoufflement intermittent des spirales. Cette tendance s'accroît chez les Lithélides et finit par donner des formes rappelant les Foraminifères polythalamés.

Monopylés.

56. — *Structure monopylée.* — Les perforations de la capsule centrale sont localisées en une plaque; conjointement, il y a une modification du protoplasme intra-capsulaire en un cône fibreux, reposant par sa base sur la plaque et considéré comme en rapport avec les pseudopodes ou les courants protoplasmiques; c'est le podocone. Ce serait quelque chose d'analogue à un podostyle rentré, mais sans équivalence morphologique. Les Monopylés dérivent probablement des Péripylés par concentration des pores. — Fig. 138.

Il y a deux genres dépourvus de tout squelette et ayant la même signification que les Sphérellaires nus: la séparation des grands groupes des Radiolaires au stade presquelettique et l'indépendance des formations squelettiques.

Le squelette de la figure 138 est un spicule unique: une barre en contact avec la plaque perforée de la capsule centrale porte à une extrémité (à gauche) deux piquants dirigés vers le bas, à l'autre un seul piquant; le tout formant un trépied. Le type est très répandu; il se complique par de nouvelles apophyses, dans la figure, deux ascendantes autour de la capsule.

Dans la figure 139, nous avons une coquille continue à mailles hexagonales, avec un pylome correspondant à la plaque perforée de la capsule centrale.

Dans la figure 140, la capsule serait dans le petit anneau, son aire poreuse en bas. Dans beaucoup de cas, cet anneau existe seul; le deuxième anneau transversal est donc déjà une complication.

Il existe donc trois formes très simples: le spicule triradié, la coquille continue, l'anneau; elles semblent irréductibles, donc primitives. Dans le seul groupe des Monopylés, il y aurait donc eu trois formations indépendantes de squelettes.

Mais voici, figure 141, une forme avec un trépied (les barres *p* et *c*) et un anneau (*r*). En outre, la figure 138 n'a plus beaucoup à faire pour réunir (à gauche) ses deux piquants ascendants en un anneau continu. Beaucoup de coquilles continues, comme figure 139, ont à l'intérieur, souvent libre, un anneau typique. Il faut donc bien prendre en considération la dérivation possible des types l'un de l'autre.

A tour de rôle, chaque type a été pris comme point de départ; cela fait trois interprétations; l'indépendance, l'originellité des formes, c'est-à-dire le polyphylétisme du squelette en est une quatrième. HAECKEL les a successivement professées toutes. R. HERTWIG et BÜTSCHLI partent de l'anneau. BÜTSCHLI fait remarquer l'absence des spicules comme fossiles. Ces opinions datent d'avant le *Challenger*.

Celui-ci a augmenté la confusion, en révélant des formes intermédiaires, mais dans toutes les directions. Il s'en dégage pourtant une conclusion: le mélange des caractères, dans toutes les combinaisons possibles, rend improbable l'indépendance de trois lignées distinctes. Puisqu'il faut donc bien choisir, le spicule radié semble le point de départ le moins mauvais; les formations spiculaires sont en général primitives.

HAECKEL fait observer avec raison que dans chacune de ces dérivations monophylétiques, on est amené à faire jouer un rôle considérable à la régression destructive. Suivant le point de départ, le trépied spiculaire a perdu l'anneau, ou l'anneau a perdu le trépied. Ce n'est pas impossible, mais il est pourtant singulier que la régression se soit exercée si tôt, sur des formes encore assez simples.

L'importance de la régression est démontrée pour les coquilles continues. Dans la forme représentée, la zone moyenne a à l'intérieur un anneau complet avec piquants inférieurs en trépied et également

des piquants à la partie supérieure de l'anneau; toutes ces parties sont devenues des loges continues par des étalements différemment maillés d'après les zones. La partie moyenne se nomme la tête; au-dessus est la galéa ou casque, au-dessous le thorax. — Fig. 142.

Les dimensions réciproques de ces trois régions peuvent varier. Le casque est rarement aussi grand que dans la figure 142. La région thoracique peut énormément s'hypertrophier et alors, par balancement organique, les autres parties se réduisent; la tête devient un bourgeon à peine apparent; toute la coquille n'est plus qu'un seul cône treillissé, dont la base est tout à fait ouverte. Mais il y a un détail qui permet l'identification morphologique: à l'intérieur, au sommet, il y a quelques barres en croix. Quand on compare la figure 143, représentant une de ces formes, avec la figure 141, on voit de suite qu'il y a quatre orifices semblables, déterminés par la rencontre d'un anneau horizontal et de l'anneau vertical type avec des apophyses.

Ces éléments sont en rapport constant avec la capsule centrale; l'anneau l'entoure, le trépied spiculaire est à sa base; l'interprétation ci-dessus comporte donc la situation de la capsule dans cet espace apical, réduit comme dimensions, alors au contraire qu'on peut s'attendre à une augmentation de volume de la capsule centrale.

Dans la figure 144, le thorax conique est représenté par les longs piquants branchus, la galéa est absente et c'est la petite tête qui contient la capsule centrale; mais celle-ci a poussé, à travers chacun des orifices basaux, une grosse hernie; il y en a donc quatre, dont trois avec un globule huileux. Contrairement à ce qui se passe chez les Péripylés, ces hernies ne confluent jamais. — Fig. 144.

La signification de ces barres est une des belles choses de l'anatomie comparée. Mais ces barres sont bien minces; elles se sont maintenues dans le cours d'une longue évolution, mais on ne peut les considérer comme éternelles; si elles disparaissent, il ne reste plus rien qu'une enveloppe continue. Les coquilles simples régulièrement maillées, auraient, d'après BÜRSCHLI, cette origine compliquée; il est probable qu'elles sont homologues non à la tête, mais au thorax, ce qui expliquerait leur pylome.

Le groupe des Monopylés est des plus importants; HAECKEL énumère 26 familles, avec 317 genres et près de 2,000 espèces.

Tripylés.

57. — *Structure tripylée.* — La figure 145 représente un Radio-laire d'assez forte taille. La capsule centrale porte à sa partie inférieure une plaque à stries rayonnantes, avec, au centre, un tube saillant ouvert; cette plaque est l'astropyle. A l'autre pôle, il y a deux orifices plus petits, les parapyles. Ces trois orifices sont la seule communication avec le dehors; on en a vu sortir de fortes tiges protoplasmiques. HERTWIG croyait ce nombre trois, constant; pour plusieurs groupes HAECKEL n'avait pas vu les parapyles, mais dans plusieurs de ces cas, ils ont été retrouvés depuis; le cas de deux parapyles est de loin le plus fréquent; parfois il y en a plus. Comme toujours, la capsule centrale renferme le noyau (divisé sur la figure).

La membrane de la capsule centrale est épaisse et il y a une deuxième membrane interne plus mince. Sur le vivant, ces deux membranes sont au contact ou du moins fort rapprochées; dans les préparations, la membrane interne suit les contractions du protoplasme (voir la figure 145). On a donné une certaine importance à cette seconde membrane comme caractère distinctif des Tripylés; ce n'est qu'un détail histologique, indiquant un perfectionnement de la capsule.

Le tube de l'astropyle plonge dans une masse grossièrement granuleuse, fortement pigmentée, le phæodium (signifie brun noirâtre) dont la présence est constante (*Pheodaria* HAECKEL, synonyme de Tripylés). Ces granulations sont amorphes ou nettement cellulaires. Leur rôle physiologique a donné lieu aux interprétations les plus variées, c'est-à-dire qu'on n'en sait rien. On a parlé d'algues parasites, analogues aux Zooxanthelles, les remplaçant, car les zooxanthelles font défaut chez les Tripylés. La pigmentation sombre a fait songer à un rôle photosensoriel. C'est surtout avec la nutrition qu'on a cherché des rapports: ferments élaborateurs commençant comme granules intra-capsulaires, résidus de digestion, produits de désassimilation (acide urique pas trouvé).

Dans le matériel de la *Valdivia*, VAL. HAECKER (1907) a signalé une forme sans spicules, *Phæocolla*, pêchée dans l'Océan Indien entre 1,000 et 1,700 mètres. Il y a deux capsules centrales (division?); sous les astropyles, il y a des fragments d'algues et de diatomées, à nu dans la masse protoplasmique; plus bas, ces fragments sont inclus dans des grains fortement colorables *a*, qui se vacuolisent *bc*; les réactifs plissent leur membrane *d*; il y aurait une circulation comme chez l'Amibe. Le phæodium serait digestif. Il finit par exercer une influence sur la structure de la coquille, car dans les groupes les plus élevés, il y a des formations spéciales pour le contenir. — Fig. 146.

La capsule centrale varie peu; c'est le cas de tous les groupes de Tripylés. Par contre, le squelette se montre extrêmement variable; la variété des formes est donc beaucoup plus grande que dans les autres groupes et les rapports sont très compliqués. Il y a quelques formes nues primitives; quelques autres agglutinant des matériaux étrangers; des formes avec spicules tangentiels isolés ou avec spicules radiaires (c'est le cas de la figure 145). Puis il y a une grande variété de coquilles continues. Deux modifications sont spécialement remarquables : les orifices ou mailles de la coquille se rétrécissent jusqu'à ressembler à des perforations : structure diatomée; — la coquille est composée de deux pièces distinctes : bivalve.

L'indépendance du squelette tripylé se manifeste dans la composition chimique : la silice est généralement fortement imprégnée de matières organiques, d'où noircissement à la calcination. Il se distingue surtout par son caractère histologique : il est creux; le piquant à droite, coupé (fig. 145), montre ce détail.

L'origine phylogénique de la structure creuse peut être expliquée par les formes agglutinantes. Les diatomées allongées sont recouvertes d'une couche de silice sécrétée (IMMERMANN, PLANKTON, 1904); si le Radiolaire cesse de prendre des matériaux étrangers tout en continuant la sécrétion, il formera un piquant tubulaire creux. — Fig. 147.

58. — *Squelette spiculaire*. — Les formes nues dont l'existence a été mentionnée ci-dessus, constituent le groupe des Phæodinides de

HAECKEL; il n'y aurait que deux genres, dont l'un *Phæocolla* est caractérisé par l'absence des parapyles, caractère douteux. Pourtant la forme nue de V. HAECKER (fig. 146) et trouvée en nombreux exemplaires, n'a pas de parapyles et est dénommée par lui « *Phæocolla* » et la figure ne montre pas de parapyles. HAECKER considère aussi la possibilité que c'est une forme jeune, n'ayant pas encore formé ses piquants.

Des anneaux siliceux fenestrés, comme ceux parsemant la calymma dans la figure 148, avaient été décrits par EHRENBURG (1828), comme diatomées ou spicules d'éponge; HERTWIG les a trouvés à la surface de la calymma de Tripylés; HAECKEL les représente comme répartis avec une grande régularité. On les a donc considérés comme formés par le Radiolaire, d'autant plus que les barres sont creuses comme les éléments squelettiques des Tripylés. Cette confirmation de la nature des Dictyocha (filet de pêcheur à cause du réseau) était un des résultats intéressants du *Challenger*.

BORGERT (PLANKTON, 1891) a considérablement modifié cette conception. L'anneau fenestré serait le squelette d'un flagellé siliceux, organisme indépendant à nutrition de végétal, peut être parasite du Radiolaire, ou symbiotique; ou bien le radiolaire utiliserait les restes de ces organismes et nous aurions le cas d'un squelette formé par agglutination de matériaux étrangers.

L'agglutination a ensuite été rencontrée assez fréquente et portant sur une grande variété d'objets: coquilles d'autres radiolaires, diatomées (tous corps siliceux). Les Radiolaires, strictement flottants, ne peuvent utiliser que des squelettes d'organismes planctoniques; or, les diatomées flottantes ont une tendance marquée à l'allongement et tel est spécialement le cas pour *Rhizosolenia*. Les éléments longs sont arrangés radiairement; les éléments plus petits forment un revêtement tangentiel; les premiers seuls ont une couverture de silice, sécrétée par le Radiolaire.

BORGERT avait réuni toutes les formes agglutinantes en un groupe des Cémentellides; mais il a constaté lui-même (1911) que l'agglutination se manifeste dans diverses familles de Tripylés; par conséquent ce groupe ne pourrait pas être maintenu. Il envisage aussi la possibilité que ces formes sont des jeunes, et, d'après ses figures,

elles sont, en effet, généralement de petite taille. Plus tard, les matériaux étrangers seraient abandonnés et remplacés par des éléments squelettiques sécrétés.

Le groupe des Cannoraphidés (aiguilles tubulaires) a été créé pour des formes à spicules siliceux isolés, toujours placés tangentielllement; la couche est plus ou moins épaisse suivant les espèces et aussi, paraît-il, suivant l'âge. Ces éléments sont sécrétés et creux; il faudrait donc aussi les considérer comme dérivés de l'enveloppe de matériel étranger, malgré l'observation de IMMERNANN que les éléments placés tangentielllement ne sont pas recouverts.

Le groupe des Aulacanthides (piquants tubulaires) comprend les formes avec piquants radiaires; il peut aussi y avoir en même temps des spicules tangentiels, généralement beaucoup plus petits. La figure 145 représente un Aulacanthide sans spicules, uniquement avec des piquants radiaires.

VAL. HAECKER a signalé chez beaucoup de Radiolaires, la taille plus considérable des exemplaires des grands fonds; le genre *Aulacantha* en fournit des exemples. Le cas est analogue à *Orbitolites tenuissima*, le plus grand des Foraminifères et aussi de mer profonde. — Fig. 149.

Chez les Cannoraphidés et les Aulacanthidés, tous ces éléments squelettiques spiculaires sont préformés comme un cordon de substance organique; c'est, du reste, le cas le plus fréquent, par exemple pour les coquilles. La minéralisation se fait par imprégnation, c'est-à-dire par dépôt dans la masse organique. Ici, elle se fait à la surface des cordons et donne le tube.

59. — *Coquille continue*. — Les Sagosphérides (*sago*, armure) sont régulièrement sphériques; le maillage est large, le plus souvent triangulaire; sur les nœuds s'élèvent des tiges qui se rejoignent en pyramides. Les barres sont minces, pleines, non creuses, ce qui est une exception à la règle des Phaeodaires.

Les Aulosphérides ont également une coquille continue, à larges mailles. *Aulonía* est la coquille simple à grandes mailles hexagonales, tout à fait comme la *Cenosphaera* primitive, sans épines ni piquants, mais l'histologie des barres est différente. La variation des

formes résulte de modifications qu'on peut considérer comme des complications du maillage : la subdivision de la maille hexagonale en des triangles (fig. 150). Dans certains cas, les épines très ornées sont uniquement sur le nœud central et alors l'arrangement hexagonal ressort encore avec netteté. — Les tubes sont creux, mais au milieu il y a un filet axial de silice et aux points nodaux, des cloisons perforées. Les épines sur les points nodaux se prolongent quelquefois un peu à l'intérieur, en dessous de la surface de la coquille.

Les Cannosphérides (sphères à tubes) ont deux coquilles. L'externe est maillée et a la structure histologique du groupe précédent ; le maillage est généralement beaucoup plus compliqué et plus serré que dans l'espèce figurée. La structure de la coquille interne est matière à discussion : perforation (HERTWIG) ; parfois tantôt solides, tantôt fenestrées (HAECKEL) ; pores constants à la base des piquants (HAECKER, *Valdivia*, 1908) ; ces pores peu nombreux et seulement occasionnels (BORGERT, PLANKTON, 1909). De la coquille interne partent des piquants creux, avec filament axial ; la coquille externe (surtout dans l'espèce figurée, la plus simple, trouvée par BORGERT) semble résulter de la division des piquants. La particularité la plus remarquable de la coquille interne est la présence d'un grand pylome. — Fig. 151.

Maintenant vient une série de familles à coquille unique pylomée, de texture plus serrée donnant l'aspect d'une paroi continue, comme la coquille interne des Cannosphérides ; HAECKEL a comparé avec la membrane de *Gromia* d'où le nom de Phaeogromides. — Fig. 152.

Dans la première famille, les Challengérides, la structure de la coquille rappelle tout à fait celle des Diatomées ; il y a un réseau hexagonal (fig. 152) résultant de la juxtaposition serrée de pores très fins un peu renflés au milieu (fig. 153). Les modifications ont porté sur le pylome, garni d'appendices, généralement sur un seul côté ; sur la forme de la coquille, généralement aplatie ; sur la formation d'épines, toujours suivant un méridien et chez les formes aplaties, toujours sur la tranche, et alors fréquemment plus développé au pôle aboral (fig. 152). HAECKER (1906) y voit une adaptation aux migrations verticales, la série d'épines agissant comme étrave pour fendre l'eau et faciliter le déplacement (au lieu de retarder la chute

pour la flottaison). Dans la figure 152 et avec l'orientation donnée, admettons que les piquants inférieurs facilitent la descente; la remonte ne saurait l'être que si l'animal se retournait (BORGERT, 1911). La capsule centrale est au fond de la coquille, l'astropyle tourné vers le pylome; le phæodium occupe la zone moyenne. — Fig. 153.

La structure diatomacée de la coquille peut aussi s'exprimer comme alvéolaire: dans l'épaisseur de la paroi, des cavités ou alvéoles, percées d'un trou ou pore externe et interne. Dans la famille des Médusettidés, les alvéoles sont irrégulières et les pores variables: externes, internes ou absents. Le pylome est énorme et souvent occupé par le phæodium. Le pylome est entouré de longs bras creux, subdivisés par des cloisons transversales percées d'un seul pore. La structure de ces bras se comprend comme la continuation de la paroi de la coquille, les alvéoles en arrangement linéaire régulier par suite de l'allongement. — Fig. 154.

Les Castanellidés (châtaigne, à cause des piquants) ont la coquille comme enveloppe plus largement maillée. Les barres du réseau ont une structure assez compliquée. Par la comparaison d'un grand nombre d'exemplaires, VAL. HAECKER (1907) a établi une série, probablement ontogénique: d'abord il se forme des aiguilles isolées tangentielles, sans ordre, qui se groupent ensuite en un réseau rendu continu par des cordons gélatineux; la silicification superficielle de ces cordons donne des tubes creux en une coquille cohérente, pylomée. — Fig. 155 et 156.

La famille des Circoporidae peut se dériver de la précédente par l'obturation de toutes les mailles du réseau, sauf celles autour de la base des piquants. Le genre *Haeckeliana* est sphérique et a les pores au ras de la surface. Tous les autres genres sont polyédriques et la base perforée de piquants s'élève au-dessus de la surface. Les piquants sont creux avec filament axial. Le pylome est au milieu d'une face et échancré. La structure de la coquille est comme chez les Castanellides, mais l'aspect au lieu de vitreux, est franchement porcellanique. — Fig. 157 et 158.

Les Tuscarorides (*Tuscarora*, navire explorateur américain) ont la même structure et le même aspect porcellanique, mais la perfora-

tion est différente : au lieu de mailles larges, il y a des pores beaucoup plus petits et de deux dimensions différentes. D'énormes piquants partent du pylome et aussi de la surface; ils sont fenestrés à la base (même ceux du pylome), creux avec filament axial. C'est un singulier mélange de caractères: aspect porcellanique et structure des Circoporides, perforations étroites allant vers la structure diatomacée, contour des Challengérides, mais bras pylomiques perforés à la base, bras pylomiques des Médusettides, mais avec structure de piquant. La capsule centrale a un nombre variable d'orifices accessoires, parapyles, qui semble en rapport avec les piquants. — Fig. 159.

60. — *Capsule centrale, organe de flottaison.* — La caractéristique du radiolaire est l'adaptation à la flottaison par le développement de la calymma; les autres parties n'interviennent qu'accessoirement; notamment la capsule centrale n'intervient que par ses globules huileux. Dans les trois genres suivants, c'est au contraire la capsule centrale qui est l'organe de flottaison principal, par la vacuolisation de son protoplasme, ou la sécrétion d'inclusions gélatineuses.

Comme on l'a vu, la coquille est sus-calymmaire et entoure à distance la capsule centrale; l'accroissement de cette capsule et la fixité de la coquille amènent les deux formations au contact. Chez les Acanthaires et les Péripylés, par la soudure de formations herniaires la capsule s'étend au delà des coquilles internes; en d'autres mots, les coquilles deviennent intracapsulaires. La capsule des Monopylés, plus modifiée, forme encore des hernies, mais ne semble pas capable d'aller plus loin. La capsule tripylée semble encore plus incapable; il n'y a aucun cas d'englobement des anciennes coquilles ni même de structure herniaire. On se demande si la résorption ne jouerait pas dans ce groupe un rôle insoupçonné. L'effet le plus direct de l'augmentation de taille de la capsule centrale est qu'elle remplit toute la coquille et expulse au dehors le protoplasme avec le phæodium qui d'ordinaire y sont inclus. Tel est, déjà dans une certaine mesure, le cas pour les Médusettides, dont le phæodium est dans et devant le pylome.

Planktonetta a une coquille complète (la sphère irrégulière à

gauche en haut dans le dessin) dont le pylome est entouré de très longs bras cloisonnés; c'est donc tout à fait une structure médusettide. Cette coquille est très mince et occupée entièrement par la capsule centrale très fortement vacuolisée; il y a du protoplasme normal autour du noyau (dans le dessin, la masse plus grisâtre au-dessus du pylome). Le phæodium a été poussé hors du pylome, entre la base des grands piquants (la masse la plus foncée). Le protoplasme extracapsulaire, également refoulé hors de la coquille, est aussi fortement boursoufflé par vacuolisation et a sécrété aussi une enveloppe siliceuse fort mince (la grosse sphère claire à droite en bas). — Fig. 160.

Nationaletta (steamer *National* de la *Plankton Expedition*) a réduit sa coquille à un simple anneau portant les piquants; alors, il faut que la calotte supérieure de la coquille ait été résorbée. Les piquants (beaucoup plus longs que dans la figure) ont la structure cloisonnée. — Il y a une autre interprétation possible. Déjà chez *Planktonetta* il y a dans le pylome une plaque squelettique grossièrement perforée et qu'on peut considérer comme un appareil pour soutenir le phæodium. L'anneau de *Nationaletta* pourrait être cette structure développée; il présente quelques particularités et ressemble assez bien à une plaque, avec un orifice en fente entouré d'un cercle de perforations. Dans cette interprétation, la coquille toute entière aurait été résorbée et remplacée par l'appareil de soutien du phæodium. — Une troisième hypothèse serait de considérer l'anneau portant les bras comme le bord du pylome et la plaque avec la fente comme obturatrice et de formation phéodaire; la limite serait indiquée par le cercle de perforations. — Fig. 161.

Atlanticella a la capsule centrale encore plus boursoufflée et lobée; l'appareil squelettique est réduit à quatre tiges en croix portant des piquants; du centre de la croix descend une poche squelettique renfermant du phæodium. Il n'y aurait plus de calymma. — Fig. 162.

Toutes ces formes ont été décrites par FOWLER (1913) et BORGERT (1906-1907-1911). BORGERT a trouvé plusieurs autres tripylés avec capsule centrale vacuolisée et hypertrophiée, les unes nues, les autres agglutinant des matériaux étrangers, d'autres encore avec anneau squelettique plus rudimentaire.

61. — *Coquille bivalve*. — La coquille est composée de deux moitiés complètement séparées mais exactement adaptées, les bords parfois avec des dents engrenantes; cela rappelle une coquille de mollusque bivalve, d'où le nom de Phæoconches. La coquille est un réseau de barres creuses, confluentes, à mailles régulières généralement assez grandes, hexagonales ou rondes. Parfois il y a réduction des mailles et la structure se rapproche de la structure diatomacée des Challengérides. — Fig. 163.

La raison de cette curieuse structure bivalve est probablement de faciliter la multiplication par division de l'adulte en deux; chaque moitié reçoit une valve et en sécrète une nouvelle; le cas serait analogue à celui des Diatomées. On a, en effet, trouvé des exemplaires avec des valves différentes, l'une avec des barres plus grêles, non encore épaissies; c'est la valve nouvelle.

Le groupe primitif des Concharides n'a que la coquille bivalve; des complications résultent de la formation de piquants creux, dont les apophyses finissent par constituer une coquille externe plus ou moins continue, mais également bivalve. Les piquants principaux sont en nombre fixe pour chaque espèce et la constance de leur emplacement permet des dénominations anatomiques; il y a trois ou quatre piquants par valve, rarement beaucoup plus (jusqu'à vingt); ils sont entièrement immergés dans la calymma. — Fig. 164.

La coquille interne est relativement petite ou plutôt la capsule centrale est relativement grande, de sorte que le phæodium est à l'extérieur; l'accroissement de taille de la capsule centrale ne résulte pas d'une vacuolisation.

On remarquera que dans la figure 164, seul le piquant *ab* procède directement de la coquille; les autres partent d'une pièce supplémentaire *g*, galéa ou casque, ajoutée à chaque valve. Grâce au matériel de la *Valdivia*, HAECKER a pu établir une intéressante série. La galéa commence comme un socle pour les piquants, avec plusieurs orifices à son insertion sur la valve, l'orifice principal tourné vers l'astropyle. Quand la galéa augmente de taille, sa forme devient plus irrégulière; les piquants les plus développés produisent des mailles à leur insertion; l'orifice principal devient un tube dit nasal *rh*, rattaché en outre par des brides au corps de la galéa. La

majeure partie du phæodium se loge dans la galéa ; il n'y en a plus ailleurs que près de la surface calymmaire, immédiatement sous la coquille externe. Physiologiquement, la galéa est donc comme l'appendice cylindrique d'*Atlanticella*.

Ces vues de HAECKER rendent compte de beaucoup de détails ; dans la figure 164, l'énorme piquant nasal détermine en effet une saillie de la galéa ; dans la figure 165, la galéa est encore peu spécialisée, sans tube nasal ; l'orifice principal est ourlé et des doubles brides de renforcement vont vers les deux piquants hypertrophiés. — Fig. 165.

HAECKER considère la galéa comme ayant surtout pour fonction de répartir sur toute la surface de la coquille interne, la pression transmise par les piquants, comme, dit-il, les barres multiples à la base des piquants des Circoporides. Ces barres sont tout simplement le réseau délimitant les pores, indispensables pour rattacher les piquants à la coquille, et il est assez inutile de chercher des raisons mécaniques plus compliquées. Morphologiquement, la galéa pourrait être la même chose ; mais il y a pourtant une différence : la cavité entre les barres des Circoporides est sous la coquille, la galéa est sur la coquille.

Comme pour les Challengérides, HAECKER regarde le développement de certains piquants ainsi que l'aplatissement de l'ensemble comme des adaptations aux migrations verticales des formes de profondeur ; l'interprétation est douteuse ; la différence avec la sphéricité des formes de surface est un fait intéressant.

Admettant que la galéa ait été déterminée par des causes mécaniques (répartition des pressions) sa voûte seule agissait, sa cavité était inutile. Mais l'organisme ne supporte pas les choses inutiles ; cette cavité ne tarde pas à être utilisée : elle sert de réceptacle au phæodium. Ces considérations sont de HAECKER ; mais elles ne sont pas énoncées en termes aussi généraux.

Le principe d'utilisation secondaire est des plus importants et d'application fréquente dans tout le règne animal. La fonction secondaire, assumée, peut devenir la principale et c'est plus que probablement le cas pour le développement de la galéa, par exemple le tube nasal. Le phæodium, expulsé par l'accroissement de la capsule

centrale, hors de la coquille a trouvé dans le voisinage le creux du socle et l'a accaparé. C'est aussi un principe important que cet accaparement par les organes voisins.

62. — *Rapports phylogéniques ; formation de la coquille.* — Le tableau suivant résume les caractères du squelette :

| | |
|--|---------------------------|
| Formes nues | <i>Phæodinides.</i> |
| Formes agglutinantes. | « <i>Cémentellides</i> ». |
| Formes spiculaires; spicules sécrétés creux, tangentiels . . . | <i>Cannoraphides.</i> |
| Radiaires | <i>Aulacanthides.</i> |
| Coquille sphérique continue, sans pylome, maillée, barres creuses avec fil | <i>Aulosphérides.</i> |
| Même structure, mais avec une coquille interne pylomée, perforée(?) | <i>Cannosphérides</i> |

Groupe des Phæogromides : coquille unique pylomée, structures diverses :

| | |
|---|------------------------|
| Coquille maillée; dans l'ontogénie, aiguilles pleines dans une gaine creuse; piquants avec fil axial | <i>Castanellides.</i> |
| Mailles fermées; dans la paroi continue, des aiguilles; texture porcellanique; piquants creux avec fil axial, fenestrés à leur base | <i>Circoporides.</i> |
| Structure diatomacée; pas de bras ou de piquants, mais appendices pylomiques | <i>Challengérides.</i> |
| Perforations variables, aiguilles dans la masse porcellanique; longs bras pylomiques et autres avec fil axial, fenestrés à la base | <i>Tuscarorides.</i> |
| Structure alvéolaire, pas de pores; longs bras exclusivement pylomiques, cloisonnés. | <i>Médusettides.</i> |
| Coquille bivalve, barres creuses | <i>Phæoconches.</i> |
| Coquille sphérique maillée, non pylomée, barres minces, pleines | <i>Sagosphérides.</i> |

Les formes nues, Phæodinides, peuvent être considérées comme primitives et fournissent un point de départ; mais il ne sert pas à grand'chose. La structure tripylée est déjà complètement réalisée; de sorte que ces formes ne nous renseignent pas sur les ascendants. Comme chez les autres classes, la capsule centrale varie très peu, de sorte qu'elle ne nous renseigne pas sur les rapports entre les divers descendants.

Il est certain que le squelette s'est constitué après la modification tripylée; il y a même à envisager la possibilité de plusieurs formations distinctes, comme chez les Monopylés. HAECKEL (CHALLENGER) admet-

tait sept de ces formations distinctes, avec les rapports suivants :

| | | |
|------------------------------|--------------------------|---|
| | Cannoraphidés. | |
| | Aulacanthides | } Sagosphérides. Aulosphérides. Cannosphérides. |
| | Castanellides | |
| <i>Phæodinides</i> | Circoporides | |
| | Tuscarorides. | |
| | Challengérides | Médusettides. |
| | Phæoconches. | |

Dans la *Systematische Phylogenie*, 1894, il réduit le nombre à quatre : les formes spiculaires, les formes maillées sphériques, les Phæogromides à pylomes et les Phæoconches. Ce dernier groupe est monophylétique, mais les autres « seraient à considérer comme plus ou moins polyphylétiques » ; de sorte que la réduction des types n'est qu'apparente. Tous ces rapports sont simplement énoncés, et non discutés à fond.

La découverte de formes agglutinantes est importante pour l'interprétation morphologique de la coquille. On sait que les matériaux étrangers incitent à la sécrétion d'un ciment unissant, qui finit par rester seul pour constituer une coquille homogène sécrétée. Chez les Phæodaires, il n'en est pas ainsi, car les premiers descendants des Cémentellides sont des formes à spicules isolés et creux. Mais nous avons vu que cette apparente anomalie est en réalité une conséquence du mode très particulier de la première sécrétion siliceuse, non comme un ciment continu, mais comme une gaine autour des éléments étrangers, dont la disparition doit laisser des tubes creux. Nous mettrons donc en une seule série, comme termes évolutifs successifs : Phæodinides, Cémentellides, puis Cannoraphides et Aulacanthides.

Le stade suivant est facile à prévoir : formation d'une coquille continue par fusion des spicules tangentiels ou par les apophyses des piquants radiaires. Comme ces éléments sont tubulaires, creux, les barres du maillage résultant de leur fusion le seront aussi. Les Aulosphérides et les Cannosphérides réalisent ce programme.

Les choses ne sont pas aussi simples. Les Sagosphérides avec leurs barres pleines sont comme une coquille sus-calymmaire primitive, ce qui serait une toute autre évolution. Pour les Aulosphérides et les Cannosphérides, les barres sont creuses, mais avec la complica-

tion d'un filament axial. La coquille interne pylomée des Canno-spérides est également hors cadre.

Le filament axial se retrouve chez les Castanellides comme aiguilles primitives isolées, d'après l'intéressante ontogénie rendue probable par V. HAECKER. Les mêmes aiguilles existent chez les Circoporides et Tuscarorides. Il n'y a pas de doute sur leur formation directe, comme sécrétion autonome de l'organisme, simples raphides pleins, jamais creux et par conséquent sans aucun rapport apparent avec des éléments étrangers.

Mais la suite de cette ontogénie est singulière. L'aiguille est traitée comme un corps étranger, car l'organisme l'entoure, par une nouvelle sécrétion, d'une gaine tubulaire. On peut donc se demander si, primitivement, l'aiguille n'était pas un élément étranger, ou du moins une sécrétion autour d'un tel élément, laquelle sécrétion a perdu sa structure creuse.

Remarquons que ces aiguilles sont extrêmement grêles et minces et qu'elles sont tangentiellles; même le fil axial des piquants radiaires est formé par des aiguilles alignées, relevées de leur position tangentielle (Circoporides, BORCET; Castanellides, W.-J. SCHMIDT). Or, la position semble devoir influencer sur l'évolution des spicules; les radiaires sont d'autant plus efficaces qu'ils sont plus longs; mais les tangentiels se moulent mieux sur la surface s'ils sont petits. Supposons primitivement ces éléments tangentiels également comme recouvrement de corps étrangers, puis comme tubes creux; avec une forte réduction de taille, la cavité doit disparaître. La réunion de ces raphides se fait de la même façon que la première sécrétion: par une gaine tubuleuse.

Les Sagosphérides pourraient s'expliquer d'une manière analogue: les barres extrêmement minces sont devenues pleines, mais sans modification ultérieure, sans formation d'une seconde enveloppe.

63. — *Phylogénie de la coquille pylomée.* — Les considérations qui précèdent établissent des rapports entre les formes agglutinantes d'une part, et de l'autre, les Castanellides; également entre les Castanellides et les Circoporides et les Tuscarorides; ce faisant, elles renseignent sur l'évolution ultérieure de la coquille des Castanellides.

Il y a nettement la double tendance à oblitérer le creux entre l'aiguille et sa gaine (remplissage spongieux chez les Castanellides [fig. 156] masse continue des Circoporides) et aussi à oblitérer les mailles, les orifices entre les barres, par l'élargissement des barres. Ce résultat a été complètement atteint chez les Circoporides, sauf pour les orifices autour des piquants, qui sont dans une situation privilégiée, les courants protoplasmiques suivant probablement les piquants. Les Tuscarorides ne sont pas aussi loin : mais les orifices sont réduits à l'état de pores de faible dimension.

La structure diatomacée des Challengérides a été déjà interprétée par HAECKEL comme une réduction de mailles larges, en pores. La contraction a été plus marquée aux deux surfaces libres qu'au milieu de l'épaisseur de la paroi. Ce détail a son importance, car il peut expliquer la structure alvéolaire des Médusettides par la simple oblitération des orifices sur les deux parois, quelques-uns restant ouverts, sur l'une ou sur l'autre surface. Il est pourtant possible également que les alvéoles soient le tissu spongieux comme chez les Castanellides.

Si ces rapports sont admis (et ils semblent très plausibles) alors il y a eu une autre modification encore : les aiguilles ont disparu, comme éléments histologiques reconnaissables. Dans le cours de l'évolution, l'ontogénie des diverses formes s'est simplifiée par raccourcissement, par la perte des stades primitifs : l'organisme a commencé par ne plus agglutiner de matériaux étrangers, tout en continuant à sécréter des gaines creuses ; puis au lieu de ces tubes, il a sécrété des aiguilles pleines, autour desquelles il formait une nouvelle gaine, plus tard comblée à son tour ; nous ne connaissons pas l'ontogénie des Circoporides et des Tuscarorides, nous ne pouvons donc pas dire si temporairement, au début, il y a des barres creuses ou des aiguilles isolées.

Le pylome se comprend facilement comme compensation à la réduction des mailles, et sa situation constante en face de l'astropyle comme conséquence des courants protoplasmiques plus intenses dans cette région. Sa formation serait tout simplement une lacune dans la paroi, déterminée par ces courants ; les figures 151, 152, 154 peuvent se comprendre de cette façon. Pour *Castanissa* (fig. 155),

malgré le nombre encore considérable de mailles ouvertes, il y a un grand pylome; les épines ont la structure de saillies larges et creuses et le pylome pourrait être considéré comme une de ces saillies modifiée et ouverte, celle opposée à l'astropyle. Pour *Haeckeliana* (fig. 157), les courants protoplasmiques sont certainement localisés autour des piquants, dont la base seule porte des orifices; le pylome a été considéré comme résultant de la confluence de plusieurs de ces orifices appartenant à des piquants voisins; en effet normalement il y a cinq orifices autour des piquants, mais seulement trois pour les piquants adjacents au pylome; souvent (fig. 158) le pylome est échancré par le reste des barres. Il est possible que chez *Haeckeliana* des pores aient été englobés. Chez les formes polyédriques, beaucoup de pylomes sont édentés, ou bien le nombre de dents ne correspond pas à celui des pores autour des piquants; et surtout le pylome est toujours au milieu d'une face, tandis que les piquants sont sur les angles (BORCET 1909).

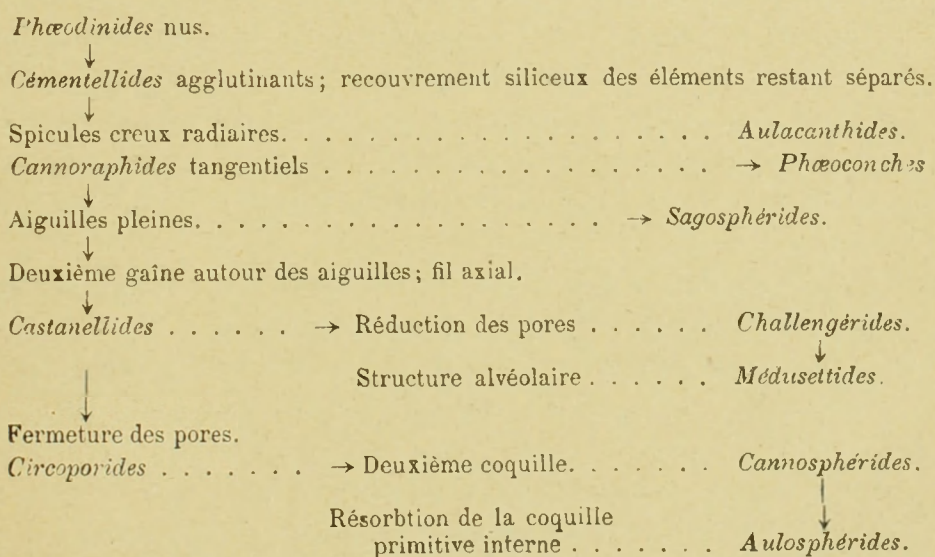
Aux Phæogromides, il faut adjoindre la coquille interne des Cannosphérides; elle est presque continue, les pores variables sont autour des piquants, elle est pylomée. De par sa situation interne, cette coquille pylomée est primitive, et la coquille largement maillée, externe, est donc une nouvelle formation. Les Cannosphérides seraient donc un stade évolutif ultérieur aux Castanellides ou aux Circoporides, pour la structure histologique de la coquille interne, un peu plus loin que les Circoporides (plus d'aiguilles?), mais surtout caractérisé par une deuxième enveloppe. La place relativement primitive qui leur est d'ordinaire assignée ne serait pas exacte. Elle résulte de la ressemblance de leur enveloppe externe, avec l'enveloppe unique des Aulosphérides; les deux groupes, en effet, ne sont à distinguer que par la coquille interne des Cannosphérides. Mais alors, les Aulosphérides ne sont explicables que par la disparition de cette coquille. Souvent les piquants radiaires des Aulosphérides se prolongent un peu vers le centre, sous l'enveloppe; HAECKEL interprète ce détail comme un reste des épines d'une coquille interne disparue.

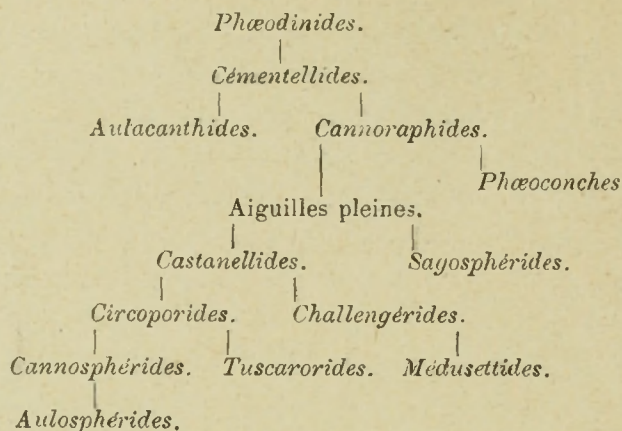
Chez tous les autres groupes de Radiolaires (sauf les Acanthaires)

les éléments radiaires sont de simples épaisissements de la surface de la coquille, la paroi de la coquille ou de ses barres étant pleine et ne se prêtant pas à des complications histologiques. La coquille des Phæodaires a les barres creuses avec le fil axial; c'est la table externe qui se soulève pour former un piquant, naturellement creux; et les aiguilles suivent le redressement pour former le fil axial. Précisément chez *Cannosphæra* où les aiguilles ne sont plus visibles, elles se retrouvent à la base des piquants (BORGERT, 1909). Les piquants qui relient les deux enveloppes des Cannosphérides sont creux, avec fil axial; les apophyses qui constituent la seconde enveloppe, l'externe, ont la même structure.

Restent les Phæoconches à barres et piquants creux sans fil axial, à coquille bivalve non pylomée. Pour le squelette, le groupe est à rattacher au stade à spicules tangentiels creux avant la transformation en aiguilles pleines. Nous avons considéré la coquille bivalve comme une adaptation à la division, ce qui est aussi un caractère primitif. Il en est résulté que la capsule centrale et la coquille se sont plus étroitement spécialisées comme appareil de reproduction. Le phæodium expulsé a utilisé le socle des piquants et amené aussi une spécialisation structurale. Le groupe, quoique très primitif, a évolué plus que les autres à cause de ces spécialisations.

Les rapports des groupes peuvent donc se concevoir comme suit :





64. — *Radiolaires : généralités, historique.* — Le *Challenger Report*, de 1887, décrit 739 genres avec 4,318 espèces. HÆCKEL y a mis dix ans et prétend qu'un examen plus approfondi donnerait encore un millier d'espèces.

Dans l'ensemble, les Radiolaires sont de grande taille; faisant abstraction de quelques formes coloniales (Collides, Péripylés inférieurs), les Tripylés tiennent la tête (1 millimètre).

Nous avons omis les détails plutôt histologiques des phénomènes nucléaires de la reproduction, beaucoup étudiés dans ces dernières années. Une forme de spore est à mentionner : il y a deux cils, implantés sur le milieu du corps ovoïde, dont un est roulé en spirale serrée et logé dans une rainure contournant le corps. — Fig. 166.

L'organisme est la complète adaptation du protozoaire à la vie flottante, par la constitution d'une masse protoplasmique constamment externe, extra capsulaire. Les Radiolaires constituent un élément important du plancton, et aussi des dépôts marins dans les grandes profondeurs et les hautes latitudes; ils jouent aussi un rôle géologique. — Fig. 167.

Dans le *Challenger Report*, les Radiolaires sont considérés comme monophylétiques; la forme primitive est *Actissa* et la capsule centrale des autres groupes est dérivée de la structure péripylée par condensation des pores; le rapport d'ascendance est établi avec les Héliozoaires. Dans la *Systematische Phylogenie*, 1894, le groupe est au contraire polyphylétique. Les Péripylés dériveraient d'*Actinophrys*; les Acanthaires, à cause de leurs piquants, d'Héliozoaires armés

comme *Acanthocystis* (la composition chimique aberrante, sulfate de strontium, n'était pas encore connue); les Monopylés et les Tripylés, de formes pylomées comme *Gromia*; les ressemblances, c'est-à-dire les caractères généraux des Radiolaires, seraient des convergences. L'hypothèse monophylétique paraît beaucoup plus probable; la capsule centrale est homologue dans tous les groupes. Les Radiolaires n'ont pas de descendance phylétique; ils sont une branche terminale, extrêmement ramifiée, mais qui n'est pas allée plus loin.

La taille, la variété, le nombre des Radiolaires rendent d'autant plus étonnante leur tardive découverte. A part quelques observations isolées et incomplètes au début du XIX^e siècle, l'historique commence avec le naturaliste voyageur MEYEN (1832-1834). Il reconnaît la nature siliceuse du squelette et trouve aussi des Collides sans squelette; il compare avec des plantes inférieures, les Nostoc, algues avec épaisse enveloppe gélatineuse; mais, à cause de la mobilité (?), il insiste sur la nature animale. EHRENBURG a décrit beaucoup d'espèces; c'est lui qui a montré l'extrême variabilité du groupe; mais, comme d'ordinaire, ses interprétations ont été malheureuses. HUXLEY (1851, croisière du *Rattlesnake*) a étudié les formes nues et coloniales; il prend la capsule centrale pour la cellule, le globule huileux pour le noyau; il compare avec *Actinosphaerium* que KOELLIKER venait d'étudier et range parmi les Protozoaires de SIEBOLD.

La connaissance plus complète commence avec JOHANNES MÜLLER (1855). EHRENBURG avait décrit sous le nom de Polycystines, les fossiles à plusieurs coquilles; MÜLLER les retrouve vivants, découvre aussi les Acanthaires et démontre la parenté des deux groupes qu'il réunit comme Radiolaires; la constatation des pseudopodes amène la réunion avec les Rhizopodes. Ses élèves CLARAPÈDE et LACHMANN (1856) observent la circulation des granules dans les pseudopodes; un autre de ses élèves, HAECKEL, réunit en une monographie tout ce qui était connu, en y ajoutant un grand nombre d'observations personnelles; la capsule centrale est convenablement interprétée, reconnue générale et caractéristique; mais l'organisme reste pluricellulaire.

L'application des méthodes perfectionnées de l'histologie a permis à R. HERTWIG (Munich, 1878) de démontrer la nature unicellulaire et les différences dans la capsule centrale; c'est lui qui a donné les

bases de la classification actuelle. Puis vient le *Challenger Report* de 1887; aux 810 espèces connues, il en est ajouté 3,508 nouvelles; ce travail reste encore aujourd'hui la base de nos connaissances. Les expéditions plus récentes ont fourni beaucoup de renseignements : la Plankton Expedition du *National*, 1889, Radiolaires par BORGERT (Bonn) et ses assistants POPOFFSKY, IMMERMAN, SCHMIDT; la *Valdivia* de CHUN, Radiolaires par VAL. HAECKER. On remarquera que ces études ne sont pas centralisées; mais leur indépendance permet le contrôle et la discussion, tandis qu'une monographie unique, plus complète, aurait été un monologue.

Pour la nature des corps jaunes, d'abord considérés comme partie intégrante de l'organisme, HAECKEL (1870) signale la présence d'amidon; CIENKOWSKY (1871) constate leur indépendance physiologique et conclut à la nature parasitaire, que KARL BRANDT (1881) et PATRICK GEDDES (1882) remplacent par la notion de symbiose.

CIENKOWSKY a aussi le premier signalé la formation de zoospores flagellées, aux dépens du contenu de la capsule centrale. Les détails des phénomènes nucléaires ont été étudiés surtout par BORGERT.

Il résulte de cet historique que les premiers observateurs, sauf EHRENBURG ont exactement apprécié. MEYER ne pouvait parler en termes de cellule, la théorie cellulaire datant de 1838; mais sa comparaison avec les algues inférieures montre qu'il avait la notion de la simplicité de l'organisme. L'interprétation comme organisme unicellulaire se heurtera longtemps aux inclusions de nature variée, surtout aux Zooxanthelles symbiotiques. La grande variété des formes a fourni matière à des sériations phylogéniques, qui sont parmi les plus intéressantes de l'anatomie comparée.

Flagellés.

65. — *L'organisation flagellée.* — L'organe locomoteur, au lieu d'être des pseudopodes temporaires, est une partie différenciée permanente, un long filament protoplasmique, fouet ou flagelle (*mastiga*) ou cil (racine grecque blépharé) dont les ondulations spiralées entraînent le corps. Le flagelle est le plus souvent dirigé en avant pendant la natation. Le nombre est variable : un seul; les spores de

Thalassicolla sont biffagellées; trois à cinq, rarement plus. Souvent un des flagelles est dirigé en arrière et traîne : *Schleppgeissel* des auteurs allemands. — Fig. 168.

La spécialisation d'un organe de locomotion permet au reste du corps de garder une forme propre, sans toutefois être absolument rigide; beaucoup d'espèces, comme *Peranema*, peuvent se déformer de la façon la plus bizarre; on a eu la malencontreuse idée de désigner cette faculté comme métabolisme, de façon à amener une confusion avec le sens chimique.

L'animal ingère de la nourriture, débris de toute sorte, microbes, algues, parfois relativement volumineuses. Le plus souvent, il y a à la base du flagelle, un orifice, la bouche, se continuant en tube; au fond, l'endoplasme est à nu. La nourriture s'y engage et puis circule dans le corps dans des vacuoles nutritives.

L'action du cil est réversible; il peut faire progresser l'animal à travers l'eau; mais quand l'animal est fixé, le flagelle produit un courant d'eau et les parcelles alimentaires sont poussées dans la bouche. Au point de vue de la recherche de la nourriture, les deux procédés se valent; aussi y a-t-il beaucoup de Flagellés fixés.

Le flagelle semble être sous le contrôle direct du noyau; souvent il y est rattaché par un filament; souvent aussi, il y a à la base du flagelle un élément nucléaire distinct, le blépharoplaste.

L'évolution d'une bouche est la conséquence de l'évolution d'un flagelle, non capteur comme un pseudopode. Quelques organismes présentent à la fois des pseudopodes typiques et un ou deux flagelles; naturellement ce petit groupe des Mastigamibes est ballotté entre les Sarcodaires et les Flagellés et est très gênant pour la classification; mais il est précieux comme forme de transition. Il y a une reproduction par division et aussi par spores nombreuses copulantes, ressemblant à des amibes; pour cette raison, la majorité des auteurs le classe parmi les Sarcodaires. Le flagelle envoie les particules sur le corps et elles sont saisies et enrobées par un pseudopode; il n'y a pas de bouche localisée. L'animal est généralement rampant; le flagelle semble ici un organe supplémentaire pour amener la nourriture.

Chez *Monas*, il se forme de temps en temps, près d'une crête dite huccale, une saillie de protoplasme hyalin. Le flagelle, très grand,

projette toutes les particules contre cette saillie; la plupart passent, mais quelques-unes sont brusquement arrêtées et englobées. La saillie temporaire peut être assimilée à un pseudopode unique, localisé et spécialisé; sa fonction semble sous le contrôle de l'animal, qui exerce un choix parmi les particules. — Le stade suivant est le remplacement de ce pseudopode par une vacuole captante, aussi localisée à la base du flagelle. — Enfin il y a un orifice permanent, une bouche. Les complications résultent de l'addition à l'intérieur, d'un tube œsophagien; à l'extérieur il peut se former une dépression vestibulaire; le flagelle peut s'y insérer, les bords se différencier et la cavité se munir d'une membrane ondulante. — Fig. 169.

Les Flagellés se nourrissent de trois façons différentes: par ingestion de morceaux, ce qui est la nutrition animale typique — par utilisation des matières organiques dissoutes, nutrition saprophytique (*sapro*, putréfaction) — par nutrition végétale avec plaques chlorophyllées, dégagement d'oxygène, formation d'amidon.

La présence d'une bouche implique sans aucun doute possible, une nutrition animale; pourtant beaucoup de formes ont en même temps une bouche et des plaques de chlorophylle; souvent aussi la bouche est rudimentaire. Ces faits ne permettent qu'une seule interprétation; l'organisme était primitivement animal et a changé de mode de nutrition. Des expériences avec *Euglena*, un monoflagellé qui colore en vert les mares, ont montré que l'animal vert est décoloré par l'obscurité, mais aussi, en pleine lumière, par la culture dans un bouillon nutritif organique; c'est le remplacement de la nutrition végétale par le régime saprophyte. Dans un liquide purement minéral, la couleur verte se conserve à la lumière et aussi à l'obscurité; dans ce dernier cas, la nutrition doit cependant être arrêtée, mais elle ne change pas de nature, le milieu ne permettant pas, ni une nutrition animale, ni une nutrition saprophyte. Enfin, des cultures décolorées peuvent reverdir. Tous ces faits s'énoncent en disant que l'organisme adapte sa nutrition aux conditions du milieu.

La physiologie de l'organisme subit un changement radical; son anatomie reste inchangée; cette plasticité fonctionnelle est des plus remarquables; on comprend son importance pour le problème de la

limite entre les règnes animal et végétal; chez les Flagellés, ces deux règnes sont absolument confondus.

La multiplication se fait par une division toujours longitudinale; souvent il y a des divisions simultanées ou répétées, d'où résultent des individus de taille réduite, des spores, qui généralement copulent; on les nomme gamètes (mariage), isogamètes quand ils sont égaux, anisogamètes quand ils sont inégaux; cette inégalité peut aller jusqu'à une véritable sexualité par œufs et spermatozoïdes.

Beaucoup de Protozoaires ont des spores flagellées (par exemple, les Radiolaires); il en est de même pour les plantes inférieures, les Algues; ces stades ont été décrits comme organismes autonomes et le catalogue des Flagellés subit des épurations constantes.

La plupart des Flagellés sont sensibles à la lumière, la recherchent ou la fuient. Beaucoup ont à l'avant, près de la base du flagelle et du blépharoplaste, une tache pigmentée rouge, le stigmate, considéré comme organe photosensoriel spécialisé, un œil. Chose curieuse, cet organe si essentiellement animal se trouve surtout chez les formes chlorophyllées et tout spécialement chez les Zoospores des Algues; des groupes franchement animal (les Choanoflagellés) ne l'ont jamais. Cette apparente anomalie se comprend facilement; les organismes chlorophyllés mobiles ont beaucoup plus d'intérêt que les autres à apprécier rapidement la quantité de lumière qui doit les faire vivre; le stigmate est cet organe de sensation rapide.

La couleur rouge du stigmate a été considérée comme une adaptation à la nature de la lumière à l'époque géologique éloignée où ces organismes se sont constitués, l'atmosphère brumeuse ne laissant passer que les longues ondulations rouges. Il est plus que douteux que l'atmosphère ait changé depuis l'époque où la vie a débuté.

66. — *Choanoflagellés*. — Un certain nombre de formes avaient été décrites comme ayant un court stylet de chaque côté du flagelle; c'est la coupe optique d'une collerette ou entonnoir, grec « choane » (JAMES-CLARK, 1867).

Dès le début, on a soupçonné des rapports avec la préhension des aliments. JAMES croyait que les particules envoyées par le flagelle étaient concentrées par l'entonnoir vers la bouche (supposée) à la

base du flagelle. Pour SAVILLE KENT (1878) le courant d'eau produit par le flagelle remontait le long de l'animal; arrivées à la collerette, les particules charriées se fixaient à sa surface externe et des mouvements protoplasmiques de la substance de l'entonnoir les faisaient remonter jusqu'au bord, puis descendre le long de la face interne, jusque sur le sommet du corps, où elles étaient englobées. Pour BÜTSCHLI (1878) les particules se fixent aussi sur la paroi externe, mais descendent; une vacuole se déplace autour de la base de l'entonnoir pour collecter aux divers endroits.

FRANCÉ (1893) fait de la collerette, non un entonnoir continu, mais un cornet roulé enroulé, dont les particules suivraient le contour; à l'extrémité de la spirale, elles s'introduiraient dans le corps. Cette manière de voir a été généralement admise. — Fig. 170 et 171.

Le travail le plus récent (BURK à Friedberg, 1909) est très affirmatif; l'entonnoir est complet et non un cornet roulé fendu. L'animal est dans une enveloppe muqueuse qui se prolonge un peu sur la base autour de la collerette. Les parcelles s'insinuent isolément entre l'entonnoir et l'enveloppe, simulant une vacuole se formant en des points différents, la vacuole voyageuse de BÜTSCHLI; cette pseudo-vacuole externe se déplace vers le bas et finit par disparaître, quand la proie est ingérée dans la masse protoplasmique, ce qui se fait assez bas. La nourriture est toujours de très petite taille (microphagie). La défécation se fait par le sommet du corps, à l'intérieur de l'entonnoir; les vacuoles nutritives y viennent déverser leur contenu, qu'un énergique coup du flagelle rejette au loin. — Fig. 172.

Morphologiquement et physiologiquement, la collerette est un pseudopode capteur hypertrophié; son emplacement à la base du flagelle en fait l'homologue du pseudopode capteur de *Monas*, dont il est facile de la dériver. La structure choanoflagellé s'est différenciée avant la formation d'une bouche.

Le Choanoflagellé est généralement fixé. Un animal mobile, chasseur, peut ne pas saisir sa proie du premier coup; mais il peut s'y reprendre à plusieurs fois; il peut renouveler les assauts; l'animal fixé qui manque une proie, ne peut la poursuivre, elle

est définitivement perdue. L'hypertrophie de l'organe capteur est un perfectionnement pour éviter cet inconvénient et par conséquent une adaptation à la vie fixée, à l'état sénile.

La microphagie des Choanoflagellés est un fait d'observation et la collerette est une adaptation à ce régime spécial; cet organe semble en effet peu apte à traiter des proies volumineuses. Or, une spécialisation accusée dans une direction déterminée, rend presque toujours l'organisme inapte à des modifications étendues dans un autre sens; c'est ce que nous avons constaté pour les Radiolaires, étroitement adaptés à la flottaison; leurs variations infinies sont sur un même thème fondamental, ils ont été phylogéniquement stériles. Il en est de même pour les Choanoflagellés, sauf qu'il n'y a pas ici ces nombreuses variations; notamment l'organisme n'a pu s'adapter ou se réadapter à la macrophagie, à la capture de proies plus grosses, ce qui a été la cause déterminante de l'évolution des colonies de protozoaires en Métazoaires. Les cellules à collerette sont inconnues dans l'histologie des Métazoaires, sauf dans le groupe aberrant des Éponges, que pour cette raison on peut dériver des Choanoflagellés. Il n'ont pas donné d'autres groupes de Protozoaires; ils ne sont jamais chlorophyllés et toujours dépourvus de stigmate; la collerette impose le régime animal microphage, exclusif.

Le Choanoflagellé fixé peut se détacher et nager; il progresse alors, le flagelle en arrière, donc en sens inverse des autres Flagellés; la progression, l'entonnoir en avant, est mécaniquement contre-indiquée. Le spermatozoïde des Métazoaires nage aussi la tête en avant; LAMEERE (Bruxelles) y voit un argument en faveur de l'origine choanoflagellée des Métazoaires. Les faits sont probablement plus simples et sans cette grande portée phylogénique. La direction du mouvement chez les Flagellés n'est pas absolue (Péridiniens, § 72); le spermatozoïde porte en avant la partie qui doit pénétrer dans l'œuf pour que, dans la progression, la rencontre se fasse par cette partie; de même, les larves mobiles d'organismes fixés portent en avant le pôle de fixation parce que le pôle vient buter contre l'obstacle, le futur support.

67. — *Parasitisme*. — Le parasitisme est peu important chez les

Sarcodiales (*Entamoeba*); il est beaucoup plus fréquent chez les Flagellés et acquiert une influence pathologique considérable; les Trypanosomes (*trypanon*, foreur, trépan) de la maladie du sommeil, qui dépeuple de vastes régions de l'Afrique équatoriale, sont des flagellés.

Le premier degré est le parasitisme externe; l'individu parasité est en somme la proie, le parasite est le capteur, protégé par une taille fort réduite. Au deuxième stade, il y a occupation des cavités naturelles, qui sont encore en réalité en dehors de l'organisme proprement dit. Beaucoup de Flagellés sont dans ce cas, hôtes fréquents, si pas constants, du tube digestif. L'attache aux muqueuses est déjà un degré plus avancé. Puis il y a pénétration dans les cavités réellement intérieures (système sanguin) et dans les tissus; et, comme terme extrême, l'intérieur des cellules ou même des noyaux.

Les parasites flagellés des deux premiers groupes sont généralement inoffensifs; le parasite devient plus dangereux à mesure qu'il pénètre davantage dans l'intimité de l'organisme. La faculté de régime saprophytique est probablement pour beaucoup dans la tendance des Flagellés au parasitisme.

Le genre *Lambliæ* a la partie antérieure échancrée, à bords saillants, fonctionnant comme une ventouse; il y a six flagelles plus deux terminaux. Le parasite se fixe par sa ventouse à la surface convexe des cellules du duodénum et du jejunum des Rongeurs, des Ruminants et de l'homme. Malgré leur grand nombre, il n'en résulte aucun inconvénient pour l'hôte. GRASSI (Messine et Rome, *Malaria et reproduction de l'Anguille*) s'est infecté pour expérience, sans rien ressentir. — Fig. 173.

Trichomonas lacertæ habite le cloaque des lézards. Il a une bouche, pas de ventouse, quatre flagelles dont un trainant, libre ou relié au corps de façon à constituer une membrane ondulante. A la base des flagelles il y a un blépharoplaste. — Fig. 174.

PROWAZEK (Hambourg, 1911) a trouvé une espèce voisine chez les indigènes de Samoa. Il y a une dépression vestibulaire assez profonde, avec un des bords saillants épaissi (la ligne plus forte à gauche); la dépression contient une courte membrane ondulante; on voit le noyau et trois blépharophastes. Dans une forme parasite de

l'intestin des Batraciens indigènes et de l'Axolotl, le batracien du lac de Mexico, trouvée aussi à un hôpital de Londres chez un marin venu des îles Bahama, le vestibule est hypertrophié jusqu'à occuper les trois quarts de la longueur du corps, d'où le nom de *Macrostoma*. — Fig. 175.

Costia est parasite dans le mucus épidermique et branchial des poissons, surtout la truite; il est souvent mortel. Il y aurait deux grands flagelles (un seul sur la figure) et deux petits. L'espace clair sous les flagelles est une dépression pouvant se replier en gouttière. Quand l'animal est fixé, les cils courts projettent les fragments des cellules épithéliales vers la cavité; l'ingestion est donc particulière. Quand l'animal nage, les flagelles sont tous dirigés vers l'arrière, les deux grands trainants. Le renversement de la direction de natation est probablement en rapport avec la fixation. — Fig. 176.

Trypanosoma Theileri est le plus grand des Trypanosomes : 60 à 70 microns. Le flagelle se continue en une membrane ondulante jusque derrière le noyau, où il y a un blépharoplaste, placé transversalement. Cette espèce se trouve dans le sang (pas les globules?) chez divers mammifères de l'Afrique australe. — Fig. 177.

Tous ces parasites appartiennent à des groupes zoologiques différents (nombre des flagelles). Il n'y a aucun choanoflagellé, aucune forme à chlorophylle constante (absence de lumière); ils se rattachent tous à des formes à nutrition animale, d'où la fréquence de la bouche.

Parmi les modifications adaptives au parasitisme, figure en première ligne la régression des organes sensoriels et locomoteurs, chez les Métazoaires. Il n'en est pas de même ici; la simplicité de l'organisme protozoaire ne comporte pas une régression étendue; le seul organe sensoriel, le stigmate, est généralement absent chez les Flagellés normaux à nutrition animale; et les organes locomoteurs, loin de s'atrophier, sont, au contraire, plus développés, témoin la membrane ondulante et l'importance du blépharoplaste. Il y a même addition de nouveaux organes, comme la ventouse de *Lamblia*, ou hypertrophie comme le vestibule de *Macrostoma*. Il y a une certaine gradation : *Trichomonas* libre dans le cloaque ou l'intestin, est à peine modifié; *Trypanosoma* du sang a perdu la bouche, s'est fortement

allongé et contourné en spirale, exagération d'une tendance déjà marquée chez *Peranema* (stries, fig. 168).

Le flagelle normal se compose d'un filament protoplasmique actif, contractile et d'un filament inerte, fonctionnant comme antagoniste par son élasticité; dans la membrane ondulante, le bord libre épaissi est le filament élastique; l'élément moteur est la membrane et tout le corps lui-même, dont les mouvements sont rendus plus efficaces par cette nageoire. Le métabolisme de déformation était donc un caractère favorable pour l'adoption de la vie parasitaire.

PROWAZEK se base sur *Fanapepea* (fig. 175) pour dériver la membrane ondulante de *Trichomonas*, de la membrane vestibulaire; une telle dérivation est possible et *Macrostoma* pourrait être un stade intermédiaire. Mais les dessins de la figure 174 ne laissent aucun doute que, dans ce cas, la membrane est le flagelle traînant palmé; de même pour la figure 178. Le flagelle, au lieu de se diriger directement vers l'arrière, peut d'abord contourner la partie antérieure du corps. Dans tous ces cas, le blépharoplaste reste dans sa situation morphologique antérieure, à la base des flagelles.

Il en est autrement chez les Trypanosomes : le blépharoplaste est en arrière. L'explication est bien simple. Le flagelle unique pour devenir plus long sans augmenter la longueur totale de l'organisme, a émigré en arrière, ce qui permettait, en outre, la palmature. Naturellement, il a entraîné son blépharoplaste, non maintenu en situation antérieure par d'autres flagelles. PROWAZEK fait émigrer latéralement la tige axiale (fig. 174) qui ferait saillie; l'explication semble inutilement compliquée.

68. — *Spirochètes*. — Comme le nom l'indique, l'organisme est un filament spiral; il y aurait une tige axiale autour de laquelle le protoplasme est enroulé. Ce protoplasme a la structure alvéolaire ordinaire, mais par suite de l'extrême minceur, ces alvéoles sont juste aussi larges que le corps et elles sont donc en une série linéaire. Il n'y a pas de noyau, mais des grains colorables sont épars dans tout le filament, comme un système chromidial. La multiplication se fait par division longitudinale, ce qui est remarquable, car la division transversale d'un filament semble beaucoup plus pratique. Beaucoup

de Spirochètes ont une membrane ondulante. — Fig. 179 et 180.

S. plicatilis est une forme libre, habitant la mer et les eaux impures et sulfurées. *S. Balbianii* est parasite dans l'intestin des huîtres et a une membrane ondulante. Le rôle pathogénique des spirochètes est des plus importants; *S. recurrentis* est l'agent de la fièvre récurrente; il est transmis par un Acarien, qui ayant pris du sang d'un malade, contamine un nouvel individu. SCHAUDINN a démontré que la syphilis est due à *S. pallida* détruisant les tissus.

Malgré son extrême simplicité, cette structure présente encore certains détails, qui sont des choses connues; la tige axiale élastique, antagoniste des contractions protoplasmiques, la membrane ondulante, la division longitudinale qui revient littéralement à fendre un cheveu, même l'enroulement spiralé et la longueur, ne sont que l'exagération des caractères distinctifs des Trypanosomes. On pourrait définir un spirochète comme un trypanosome à noyau diffus et à membrane ondulante hypertrophiée, de manière à transformer tout le corps en un unique flagelle.

Cette manière de voir a reçu une singulière confirmation. THOMAS et BREINL (Liverpool) ont donné contre la maladie du sommeil, une préparation arsénicale, l'atoxyl (arsenophenylglycine — le groupe phényle C_6H_5 et le glycolle ou acide amido-acétique $H_2C(NH_2COOH)$); KOCH l'a employé avec succès en Afrique. Or, on a raisonné que si les spirochètes sont des trypanosomes, le médicament efficace contre l'un, le sera aussi contre l'autre; de là, le remède arsenical de EHRLICH contre la syphilis. Ce sont donc des considérations d'affinités zoologiques, des spéculations phylogéniques, qui ont guidé, avec succès, la thérapeutique.

Les Spirochètes ont donc conservé des traces assez nettes de leur ancêtre trypanosome; mais poursuivons l'évolution, supprimons par la pensée ces derniers restes, remplaçons la division longitudinale par la transversale plus rapide, et nous arrivons aux microbes. Les Spirochètes ont commencé par être confondus avec les spirilles, qui sont des microbes, et encore maintenant, la distinction n'est pas nette. Certes, la différence entre une euglène et le spirille du choléra est énorme; mais il y a des intermédiaires qui graduent; et d'autres parasites présentent relativement des différences tout aussi grandes

(par exemple : les Crustacés parasites). La régression à fond d'un organisme cellulaire, par lui-même déjà très simple, doit donner quelque chose d'extrêmement simple ; le microbe est ce terme extrême.

Naturellement, cette dérivation est fortement conjecturale ; elle va à l'encontre de l'idée répandue dans le public, que les microbes, à cause de leur simplicité structurale sont aussi historiquement les organismes les plus primitifs. Or, les microbes sont saprophytes, ils vivent aux dépens du protoplasme ou du moins de la matière organique (du reste, comme les autres animaux), mais le procédé de nutrition saprophyte paraît secondaire.

Nous rencontrons ici pour la première fois la transmission d'un parasite par un intermédiaire ; un acarien transmet la fièvre récurrente, parce qu'il transporte le spirochète spécifique qui pullule dans le sang, l'hémo parasite (*hémo*, sang). Ce milieu est favorable au parasitisme ; il est liquide, donc facile à envahir dans toute sa masse ; il est nutritif par excellence ; c'est véritablement le pays de cocagne, mais le difficile, c'est d'y arriver. Nous avons vu que c'est le terme extrême du parasitisme, qui n'a été atteint qu'après des pérégrinations à travers l'épaisseur des tissus, dans le cours d'une longue phylogénie. Théoriquement, ou plutôt normalement, l'ontogénie devrait connaître les mêmes pérégrinations, c'est-à-dire pratiquement rencontrer les mêmes difficultés pour occuper un nouvel hôte ; le deuxième parasite suceur supprime toutes ces difficultés, par inoculation directe ; il réalise un court-circuit. L'insecte suceur digère le sang et au début probablement aussi les spirochètes ; mais si quelques-uns des spirochètes, par des particularités chimiques ou autres n'étaient pas digérés, ils avaient sur leurs congénères un tel avantage pour leur dissémination, que bien vite ils sont devenus prédominants. Il s'est établi ainsi une adaptation étroite entre les parasites du sang et les parasites externes suceurs, généralement des insectes.

Chlamydomonades.

69. — *Description des genres.* — Le genre *Chlamydomonas* (chlamyde, manteau, enveloppe) a deux flagelles égaux, une mem-

brane de cellulose rigide, la nutrition purement végétale, aucune trace de bouche. Une des espèces produit la neige rouge. — Fig. 181.

Gonium est une colonie de seize individus dans le même plan (colonie tabulaire!), tous les cils d'un même côté, avec une masse gélifiée commune. La colonie est libre et tournoye par ses flagelles. Chacune des cellules peut se diviser quatre fois et produire seize cellules; ce sont de jeunes colonies. Il y a aussi parfois copulation isogamique. — Fig. 182.

Stephanosphaera (couronne) est une sphère gélatineuse aplatie avec huit cellules en anneau, fixées par des brides irrégulières; les cellules sont allongées suivant un méridien et les deux flagelles sont non terminaux, mais latéraux, de façon à occuper un tropique; quelquefois les cellules ne sont pas allongées, mais elles occupent l'hémisphère inférieur, leurs flagelles terminaux étant pourtant en couronne équatoriale. Les éléments copulants, produits par des divisions répétées, sont plus nombreux et plus petits, mais égaux entre eux (isogamie). — Fig. 183.

Stephanon est une sphère gélatineuse avec deux anneaux de huit cellules chacun, de chaque côté de l'équateur. — Fig. 184.

Platydorina est de nouveau une colonie tabulaire comme *Gonium*, mais avec le double de cellules (32) en orientation alterne, de façon à avoir des flagelles sur les deux faces. Le contour de la plaque est circulaire sur la partie, antérieure dans la natation; digitée sur la partie postérieure; la plaque est gauchie. Il y a multiplication agame, la jeune colonie ayant, à sa libération, le nombre complet de cellules et sa forme caractéristique. KOFOID (BERKELEY, Californie) a observé pendant cinq ans sans trouver de copulation. — Fig. 185.

Pandorina est une colonie sphérique de seize individus placés radiairement et unis au centre. Comme conséquences: chaque cellule est conique, elles se touchent et l'ensemble forme une masse compacte, les flagelles sont répartis sur toute la surface. Il y a pourtant une orientation constante dans le mouvement et les cellules placées en avant ont le stigmate plus développé. Les jeunes colonies ont immédiatement la structure massive. Les conjoints sont un peu inégaux (IV): anisogamie débutante. — Fig. 186.

Eudorina est comme le genre précédent, mais avec double nombre de cellules (32) séparées, non au contact, laissant vide le centre de la masse gélatineuse. Certaines colonies ne divisent pas leurs cellules; d'autres les divisent six fois, en 64 individus grêles, en paquets tabulaires. Ces éléments désaggrégés vont copuler avec les cellules non divisées des premières colonies. L'anisogamie est assez prononcée pour être taxée de sexualité et les colonies elles-mêmes sont différenciées sexuellement. — Fig. 187.

Pleodorina illinoisensis ne diffère de la précédente que par la différenciation des 32 cellules en 4 somatiques ne se divisant pas et 28 reproductrices. — Fig. 188.

Pleodorina californica a quadruplé le nombre des éléments : 128. Une moitié est de taille graduellement plus petite, d'un des pôles vers l'équateur; l'autre moitié est de taille graduellement croissante, de l'autre pôle vers l'équateur où les deux extrêmes, se rencontrant, font la distinction nette entre les deux groupes. Les petites cellules sont antérieures dans la progression, stigmatées, non divisibles, somatiques; les grosses cellules perdent leur stigmates et leurs flagelles, se divisent et, déjà au stade 8, la plaque tabulaire s'incurve en sphère. Il y a anisogamie comme chez *Eudorina*, les microgamètes ou spermatozoïdes restant en plaque. — Fig. 189.

Volvox est une sphère avec jusque 22,000 cellules, les antérieures stigmatées, communiquant par des brides protoplasmiques régulières. Un petit nombre de cellules postérieures, beaucoup plus grandes se divisent seules pour former des colonies; elles quittent le rang comme chez *Pl. californica* vont à l'intérieur de la masse gélatineuse, utilisant la place disponible. Les microgamètes forment aussi une plaque; les jeunes colonies ont un stade tabulaire, s'incurvent et conservent pendant longtemps un orifice dans la paroi. — Fig. 190.

70. — *Origine de la forme tabulaire.* — Le groupe est nettement végétal et ne rentrerait donc pas dans le cadre du présent ouvrage; mais il y a une intéressante série évolutive, allant jusqu'à des colonies avec éléments différenciés, la colonie constituant une individualité d'ordre supérieur. Le même procédé a conduit aux Métazoaires; il y aura, entre les deux lignées, tout au moins des analogies, utiles à connaître.

Le caractère biflagellé reste absolument constant; nous ne pouvons pas dire s'il est pour quelque chose dans cette évolution; c'est probable, mais on ne voit pas le lien logique. Les cellules sont à peine modifiées dans toute la série; le changement le plus important étant le développement des brides de communication chez *Volvox*.

Sauf les masses gélatineuses externes et internes, il n'y a aucune formation qui est un organe de l'ensemble, comme par exemple la sphère huileuse centrale de certaines colonies de Radiolaires (fig. 96). La colonie résulte simplement de la juxtaposition des individus et les divers stades résultent de l'agencement différent de ces éléments semblables.

L'arrangement primitif est tabulaire; c'est *Gonium* et presque partout il y a rappel ontogénique, même chez les formes les plus élevées et spécialement pour les spermatozoïdes. Cet arrangement tabulaire résulte directement de la division strictement longitudinale et son explication serait dès lors très simple: les produits de la division ne se sont pas séparés. Il y a pourtant une lacune: on ne voit pas de raison pour ce maintien de connection, c'est-à-dire pour la formation coloniale elle-même; mais les explications aussi complètes sont rarement possibles.

Il y a encore une autre considération: la tenacité de l'arrangement tabulaire est remarquable; la sphéricité, si importante pour la flottaison et d'ordinaire si rapidement imposée, est réalisée ici aussi très vite, mais par la masse gélatineuse; les cellules, au contraire, restent dans un plan (*Stephanosphaera*, *Stephanoon*), alors qu'un autre mode de groupement est si facile à réaliser, par simple déplacement des cellules, comme le montre la division pseudo-transversale de *Chlamydomonas*. Le problème consiste donc à expliquer: 1° la formation coloniale; 2° la forme tabulaire de cette colonie; 3° la persistance de cette forme tabulaire. Tout cela peut se faire d'un seul coup, par une hypothèse unique, dont toutes ces particularités sont des conséquences.

Dans tout le règne animal et très nettement chez les Flagellés, l'état coloniale est connexe avec la fixation. Ce rapport se comprend comme une conséquence des difficultés, des chances trop réduites de

fixation. Quand un individu sur mille a eu la chance de rencontrer le support approprié, il est de l'intérêt de l'espèce d'utiliser cette chance au maximum et d'envahir le support, par la formation de nouveaux individus à côté du premier. Cette évolution a été bien étudiée chez les Polypes; le premier stade colonial est la forme encroûtante, des individus formés par voie agame, placés les uns à côté des autres sur la surface. Avec un organisme flagellé, cela donne naturellement une colonie tabulaire comme *Gonium*, tous les flagelles sur la face libre, l'autre ne pouvant pas en porter, étant en contact avec le support.

Les flagellés sont certainement normalement libres, leur fixation est secondaire, mais fréquente, à cause de la réversibilité de l'action des flagelles, comme producteur de courant nutritif; il est vrai que pour un organisme à nutrition végétale, cette considération de réversibilité est inopérante. Dans notre hypothèse, la colonie fixée se serait détachée pour revenir à la vie flottante. De pareils changements n'ont rien d'extraordinaire et on en connaît de nombreux exemples dans tout le règne animal. Une circonstance a pu influencer: les formes fixées se protègent souvent par des enveloppes. Chez les Protozoaires, ces enveloppes sont souvent gélatineuses, volumineuses et *Chlamydomonas* libre manifeste déjà cette tendance. Mais ces sécrétions gélatineuses sont aussi adaptables à la flottaison. Nous avons donc ici de nouveau le cas d'un organe, formé dans un but spécial, utilisé secondairement dans un tout autre but.

Malgré sa plus grande complication, cette hypothèse paraît préférable à la dérivation par simple division, sans séparation des produits; au lieu d'être uniquement une affaire d'histologie, l'arrangement tabulaire aurait été un stade phylogénique suffisamment important et prolongé pour se maintenir dans l'ontogénie et imprimer son caractère à toute la lignée.

71. — *Modifications de la forme tabulaire.* — La forme tabulaire est pure chez *Gonium*; elle est assez peu modifiée chez *Platydorina*. Supposons les 16 cellules du premier genre, soumises à une division pseudotransverse, on obtient les 32 cellules de *Platydorina* avec leur orientation alternante. La ciliation des deux faces, le gauchissement

de la plaque, la différenciation en bords antérieur et postérieur, sont clairement des adaptations à une meilleure natation.

La forme sphérique, la plus favorable à la flottaison, s'est produite d'abord par l'enveloppe gélatineuse seule et même à un stade plus primitif que *Gonium*, puisque *Stephanosphæra* n'a que 8 cellules. Le recouvrement de la face inférieure par une calotte de gélatine ne présente aucune difficulté; mais pour la face supérieure, il y a les flagelles. Toutes les particularités, anneau de cellules au lieu de table continue, l'insertion latérale des flagelles, se comprennent comme des conséquences de la forme tabulaire primitive, transformée en organisme sphérique, avec la garniture des flagelles en situation équatoriale.

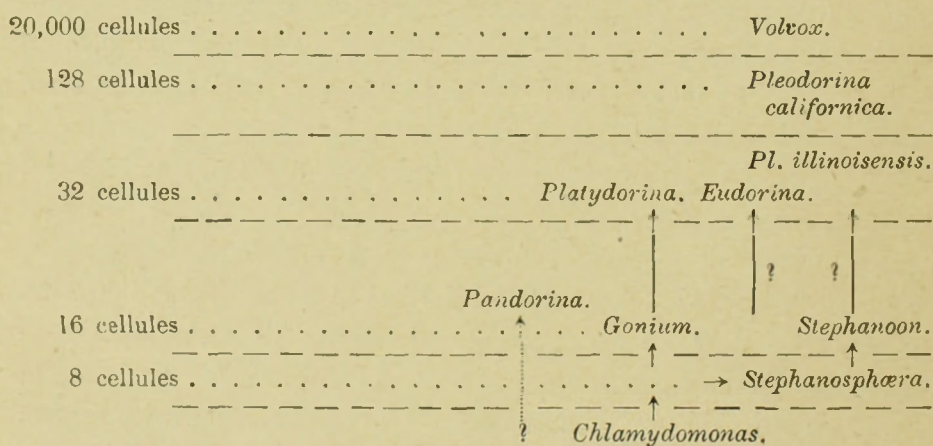
Stephanoon est la continuation directe du genre précédent. Il y a une division de plus, qui a porté le nombre des cellules à 16; l'allongement suivant le méridien, conséquence du parallélisme des éléments dans l'arrangement tabulaire, a disparu; les cellules sont sphériques ou disposées radiairement, mais elles sont dans deux plans, conséquence de la division en deux.

Il serait facile de passer à *Eudorina* par une nouvelle division, qui fournirait quatre séries de cellules, soit pratiquement la répartition des cellules sur toute la surface. L'ontogénie se fait autrement: par incurvation de la plaque tabulaire. Cette incurvation se comprend pour une forme tabulaire pure, comme *Gonium*; mais elle est plus difficile à concevoir pour une forme déjà en anneau, comme *Stephanosphæra* et surtout pour un double anneau comme *Stephanoon*. Il faudrait donc rattacher directement *Eudorina* à *Gonium* et les deux formes stéphanes (à couronne) ne seraient pas dans la grande ligne de l'évolution du groupe, mais constitueraient une branche latérale. Il y a encore une autre interprétation possible: l'évolution phylogénique a suivi la voie stéphane, *Eudorina* est à rattacher à *Stephanoon*, mais l'ontogénie s'est raccourcie. Le stade primitif tabulaire est rappelé, mais le stade en couronne est sauté; l'incurvation donne directement la forme sphérique, avec les cellules à la surface de la sphère. Ce procédé par incurvation est surtout net dans les formes les plus élevées et produit même chez *Volvox* une particularité structurale, un détail anatomique: le maintien, pendant tout un temps, d'un orifice reconnaissable.

La situation périphérique des cellules est une nécessité avec une sphère mucilagineuse un peu grande, pour que les flagelles puissent fonctionner. A son tour, cette situation permet l'agrandissement de la taille, par augmentation du nombre des cellules. Il y a aussi constitution d'une espace interne inoccupé, inutile, mais qui est promptement utilisé par les cellules reproductrices comme cavité incubatrice.

Il ne reste plus à mentionner que *Pandorina*, exceptionnelle par sa structure massive; c'est aussi le seul genre sans rappel de la forme tabulaire; aucun des genres à un plus grand nombre de cellules ne peut s'y rattacher. Il est donc fort possible qu'il n'appartient pas à la série phylogénique et est un étranger. La structure massive impose à la cellule une forme en long cône dont la partie centrale interne ne peut fonctionner pour la nutrition, la lumière étant retenue par les portions chlorophyllées externes. L'accroissement de la sphère exalterait cet inconvénient; la multiplication du nombre des cellules les rendrait trop grêles. Le groupement en une masse interne ajouterait au premier inconvénient pour la nutrition, l'impossibilité de contribuer à la locomotion. Ces considérations font ressortir, par opposition, l'avantage d'une position superficielle pour des protozoaires à nutrition végétale.

Le tableau suivant résume les rapports probables des groupes.



La spécialisation graduelle des cellules reproductives et leur différenciation sexuelle qui finit par être si prononcée ont fixé l'atten-

tion; il y a distinction en soma et cellules reproductrices, et il y a aussi sexualité. La sphère creuse, avec sa paroi épithéliale de cellules, ressemble à la blastula, un stade des plus importants dans l'embryologie des Métazoaires.

Ces trois particularités, soma, sexualité, blastula, sont caractéristiques des Métazoaires; les Volvocinés ont souvent été considérés comme une transition. Par exemple CHATTON (1911) pour *Pleodorina californica* compare la sphère divisée en deux régions, avec une larve dite amphiblastula (double blastula) de certaines Éponges. L'entomologiste JEANNET (1912) pour comprendre l'embryologie des Insectes a fait une étude détaillée de *Volvox*. La plupart des auteurs reconnaissent pourtant que la nutrition exclusivement végétale des Volvocinées empêche une filiation directe avec les animaux; JEANNET est très explicite: *Volvox* est un rameau terminal, sans descendants. Mais ils estiment en même temps qu'on peut utiliser les renseignements, pour l'évolution des protozoaires en métazoaires et notamment que les procédés de formation de la sphère ont été identiques. Cette question peut être ici seulement indiquée, et non discutée à fond. Nous estimons qu'il y a entre la sphère volvox et la blastula métazoaire, des différences essentielles et des analogies trompeuses, contre lesquelles la plupart des auteurs n'ont pas su se prémunir, d'où est résulté beaucoup de confusion. Par exemple, il n'a pas été tenu compte que l'incurvation de la plaque tabulaire est non un procédé phylogénique, mais un raccourcissement ontogénique. Chez les Métazoaires, la blastula résulte d'un stade massif, alors que pour l'organisme végétal, pareil arrangement massif est une impasse phylogénique.

Dinoflagellés.

72. — *Les formes primitives.* — Le genre *Prorocentrum* a une longueur de 50 microns; une coquille bivalve à pores fins, structure diatomacée; au sommet, une ou deux épines et parfois dans des valves, une petite échancrure où le protoplasme est à nu. En cet endroit s'insèrent deux flagelles; l'un est allongé, droit, peu onduleux; l'autre est placé horizontalement, contourne la base du premier et fait des ondulations plus serrées; il est placé un peu plus bas. La

direction de la natation est normale, le flagelle droit en avant. Le nom de Dinoflagellés vient des ondulations serrées du flagelle horizontal (*dino*, ondulations). — Fig. 191.

La coquille bivalve est de la cellulose. Le protoplasme renferme des chromatophores, plaques colorées, en jaune : chlorophylle avec une autre matière. Quelques formes sont à nutrition animale et ingestion particulière et alors le plus souvent sans chlorophylle ; mais la plupart des Dinoflagellés (aussi *Prorocentrum*) sont à nutrition exclusivement végétale.

Dans la plupart des genres, les cils se trouvent plus bas et le flagelle horizontal est dans une rainure, comme chez les spores de Radiolaires. Les boucles du flagelle avaient été prises d'abord pour une couronne de cils, d'où le nom de Cilioflagellés (CLAPARÈDE et LACHMANN, 1858) et une importante situation intermédiaire entre les Flagellés et les Infusoires ciliés ; BERGH (Copenhague, 1881) croyait à une membrane frangée ; c'est KLEBS (1883) qui a montré qu'il y avait là un seul cil ondulant, énorme.

L'organisme est strictement flottant, mais chez les formes primitives comme *Prorocentrum*, il n'y a ni calymma, ni piquants ; plus tard il y a des piquants, épines, crêtes très variées, allongement du corps en bâton mince, etc. C'est le protoplasme lui-même qui est fortement vacuolisé et il y a en outre un système compliqué de vésicules énormes, communiquant entre elles et avec l'extérieur, par un canal débouchant dans le protoplasme nu à la base des flagelles ; c'est l'homologue hypertrophié de la vacuole contractile, mais il n'y a pas de contraction brusque. Les cavités sont délimitées par des parois propres et sont permanentes ; SCHÜTT (PLANKTON), qui a fait du groupe une spécialité, les nomme pusules.

Podolampas diffère du précédent principalement par la coquille, formée par un assez grand nombre de plaques ou tables perforées, se recouvrant sur les bords. On retrouve le flagelle droit, peu sinueux, le flagelle transverse fortement ondulé ; le flagelle droit est assez près du pôle, le flagelle onduleux un peu plus loin sur le corps ; au pôle flagellé, les deux épines sont plus développées. Tous ces détails sont à peu près comme chez *Prorocentrum*, mais le tout est renversé. Au lieu d'être au pôle supérieur ou antérieur dans la

progression, tous ces organes sont au pôle inférieur, en arrière. Le flagelle transverse, au lieu d'être sous le flagelle droit, est au-dessus; le flagelle droit, maintenant terminal postérieur, est devenu trainant.

— Fig. 192.

Il arrive souvent que des organes très différents placés dans le voisinage les uns des autres, se groupent en un complexe non dissociable; par exemple, chez la plupart des Métazoaires : le cerveau, les organes des sens spéciaux et la bouche; ce complexe est la tête. Il semble que les deux flagelles et les épines constituent un pareil groupement. Par rapport à *Prorocentrum* et conservant fixe la direction de la natation, il est clair que chez *Podolampas* le complexe a émigré vers l'arrière, avec tous ses éléments dans leur situation réciproque. En effet, rétablissons par la pensée dans la figure 192, l'état primitif : au sommet, les piquants; un peu plus bas à droite, le flagelle rectiligne; un peu plus bas encore, le flagelle transverse. Déplaçons tout le système en le faisant glisser le long du bord droit, jusqu'à ce que les piquants soient arrivés au pôle postérieur : on aura alors, de ce pôle vers le haut, les piquants, le flagelle droit, et au-dessus de lui le flagelle transverse. Cette interprétation, qu'on pourrait désigner comme théorie de la migration, a été proposée par BERGH (1881).

BÜTSCHLI (1885) y a apposé la théorie du retournement. Au lieu de faire nager l'animal toujours par le même pôle, ce qui implique une migration étendue des organes, tout simplement il le renverse; il admet une interversion dans la direction du mouvement, comme chez les Choanoflagellés par rapport aux autres flagellés.

Cet exposé doit donner l'impression que BERGH a cherché des difficultés inutiles; mais il n'y a pas que les deux genres cités; il y en a beaucoup d'autres et nous verrons que la théorie de la migration, tout en n'étant pas la meilleure, n'est pas aussi artificielle qu'elle semble à première vue.

73. — *Péridiniens*. — On a réuni les genres à coquille non bivalve, tabulée, en une famille : Péridiniens. *Podolampas* en fait partie, mais est une forme quelque peu aberrante, conséquence de sa situation phylogénique : terme primitif retourné pour BÜTSCHLI,

terme extrême pour BERGH. *Ceratium* est plus représentatif. Les deux piquants inférieurs se sont écartés et agrandis, le système flagellaire se trouve au milieu du corps; les deux flagelles sont dans des rainures, celle du flagelle transverse étant la plus marquée. Il semble y avoir dissociation du complexe, les flagelles étant séparés des épines; mais la rainure longitudinale réunit encore le point d'insertion des flagelles avec le pôle postérieur et cette rainure a été considérée, avec quelque raison, comme l'étirement des crêtes qui compliquent les épines de *Podolampas*. — Fig. 193.

Dans les deux théories, ces formes jouent le rôle d'intermédiaire. Dans la théorie de la migration, les flagelles sont arrivés à mi-chemin, les épines les auraient devancés; ce n'est pas tout à fait la conclusion de BERGH, qui ne considère pas les épines comme élément morphologique important. Dans la théorie de BÜTSCHLI, il y aurait eu migration, mais en avant, chez l'animal retourné.

Cette migration ramène donc le système flagellaire au pôle, antérieur dans la progression. Les Péridiniens ne vont pas loin dans cette voie; généralement, la rainure transversale ne dépasse pas le milieu du corps. Mais dans quelques cas, un autre phénomène semble intervenir: la réduction de la partie en avant de la rainure; ce qui met l'appareil flagellaire de nouveau en situation terminale.

Le squelette manque parfois et est remplacé par une enveloppe membraneuse; même dans un cas il n'y a pas de membrane distincte (*Gymnodinium*). STEIN, l'auteur d'un grand traité classique sur les Infusoires, les considère comme primitifs; mais en même temps il considère comme primitif aussi, l'emplacement apical de flagelles comme chez *Prorocentrum*; ces vues ne sont pas combinables, à moins d'admettre la double modification de la perte du squelette de *Prorocentrum* et du déplacement des flagelles. BERGH et BÜTSCHLI considèrent *Gymnodinium* comme ayant perdu le squelette tabulaire et par conséquent sans signification phylogénique.

En dehors du changement de l'emplacement des flagelles par migration ou renversement, les plus importantes modifications chez les Péridiniens sont l'abandon du squelette bivalve pour le squelette tabulaire et la formation des rainures pour les flagelles.

La carapace tabulée se partage lors de la multiplication par divi-

sion, entre les deux moitiés, les groupes de plaques se séparant suivant certaines sutures. BÜTSCHLI se demande si ce n'est pas l'indice d'une structure primitivement et morphologiquement bivalve, ce qui permettrait de rattacher les Péridiniens au groupe prorocentride.

Pour les rainures, *Podolampas* est important comme ne les présentant pas encore. Il en serait autrement s'il y avait, non absence primitive, mais perte par régression. KOFROID (1909) a examiné à ce point de vue et trouve dans la région moyenne, que contourne le flagelle transverse, quelques particularités de structure et « une rainure très peu profonde », qu'il interprète dans le sens d'une régression, mais qui peut être tout aussi bien une différenciation débutante. L'opinion la plus rationnelle, tout bien considéré, est nettement en faveur de la primitivité de *Podolampas*.

La structure dinophyside se comprend facilement comme résultant de la situation antérieure du système flagellaire, avec hypertrophie des bords des rainures, devenus des crêtes fortement saillantes, soutenues par des épines. Pour BERGH, c'est un stade antérieur à celui des Péridiniens, le déplacement n'étant pas encore considérable; pour BÜTSCHLI, ce serait au contraire un terme ultérieur, la rainure transverse, dans sa migration en avant, ayant dépassé la zone moyenne du corps. Il y a un moyen de décider entre les deux interprétations : la forme la plus évoluée, au point de vue de ce caractère, sera probablement aussi la plus modifiée pour les autres caractères. Or, la complication des crêtes et la variété de leur ornementation sont poussées à l'extrême chez les formes où cet appareil est terminal; le déplacement en avant et la complication marchent de pair. La théorie de BÜTSCHLI est, sous ce rapport, de beaucoup supérieure à celle de BERGH. — Fig. 194 et 195.

Les Dinophysides ont la coquille bivalve, prorocentride; ils ne sont donc pas la continuation des Péridinides. La suite des événements aura été : bi-flagellé ordinaire, stade prorocentride avec coquille bivalve, renversement de la direction de natation. De ce stade, deux branches ont divergé, les Péridiniens ont modifié leur squelette, de bivalve en tabulaire, — reporté leur appareil flagellaire en avant mais pas très loin, — développé les piquants et allongé leur moitié supérieure comme un troisième piquant. Les

Dinophysaires ont eu une migration plus rapide et l'évolution a surtout porté sur la crête des rainures.

74. — *Rapports avec les Radiolaires et les Diatomées.* — SCHÜTT consacre un chapitre aux ressemblances avec les Diatomées : structure bivalve, punctuations, nombreux chromatophores; le raphé des valves de beaucoup de Diatomées est comparé avec la fente dans la coquille, qui laisse le protoplasme à nu et où s'insèrent les flagelles. Ce seraient des homologues véritables, indicatrices de rapports de parenté. Malheureusement, cela se borne à quelques indications sommaires pas très nettes. SCHÜTT semble considérer les Dinoflagellates comme primitifs, les Diatomées comme en dérivant et plus particulièrement modifiées dans le sens de la vie végétale; il dit que les Diatomées commencent la série des plantes typiques.

Il signale aussi des rapports avec les Radiolaires, mais en se basant sur quelques formes très rares (deux des genres ont été trouvés en un seul exemplaire), et qui sont en effet des plus curieuses. Il y aurait une couche de protoplasme externe, ce qui rendrait la coquille interne. *Gymnaster* est comme un gymnodinide nu, mais, à l'intérieur, il y a deux rosettes siliceuses. *Monaster* et *Amphitholus* ont le squelette pas calcaire, pas siliceux, pas cellulosique, mais une indication de la vraie composition chimique manque. Dans les deux cas, la moitié supérieure contient une grande vacuole, la moitié inférieure un noyau, dont les particularités histologiques rappellent les Dinoflagellates. SCHÜTT compare avec les Diatomées, mais déclare aussi que les ressemblances avec les Radiolaires ne sont pas à méconnaître; il n'insiste pas davantage. — Fig. 196, 197 et 198.

Ces ressemblances sont réellement remarquables; nous retrouvons la maille hexagonale, la structure bivalve comme chez les Phæoconches; il y a aussi la différence des deux valves, comme chez les Phæoconches qui viennent de se diviser. La silice existe dans un cas; pour les deux autres, la composition chimique est énigmatique; on songe involontairement au mauvais tour que le sulfate de strontium des Acanthaires a joué aux analystes.

A tous ces faits, il faut ajouter la structure gymnodinide des spores des Radiolaires; ce fait est peut-être le plus important de

tous. Les animaux peuvent varier à tous les stades de leur ontogénie ; par exemple, les Polypes fixés produisent des méduses libres ; les polypes ont varié, les méduses aussi ; et comme les genres de vie sont très différents, les modifications le sont aussi ; de là une double série, un double système de classification, amenant une complication de relation qu'on peut sans exagération qualifier d'effroyable. Des polypes ont atrophié leurs méduses ; des méduses ont sauté le stade polype. Passant à un autre ordre de faits, des stades larvaires peuvent développer leurs organes génitaux, arriver à la maturité sexuelle sans perdre leurs caractères larvaires et prendre les caractères de l'adulte ; des faits de ce genre ont été constatés, par exemple, chez les Batraciens : c'est la pédogénèse (sexualité de la larve).

Il y a là une explication possible de l'origine des Dinoflagellates ; des spores biflagellées de Radiolaires auraient, pour des raisons inconnues, prolongé leur stade larvaire et adopté la nutrition végétale. Il semble qu'on arriverait ainsi à une forme gymnodinide ; mais si on prend comme point de départ une larve de Phæoconche, on comprend que cet organisme, continuant son ontogénie, produise une coquille bivalve prorocentride. Une vacuolisation précoce du protoplasme lui-même, amenant assez rapidement la haute spécialisation en pusules, a eu pour conséquence la suppression, la non apparition de toutes les autres adaptations planctoniques, la calymma et la capsule centrale. De même le régime purement végétal a supprimé l'appareil capteur pour la nutrition animale particulière, le système de pseudopodes sarcodiaires. Il est à remarquer que toutes les spores de Radiolaires n'ont pas la structure gymnodinide, les flagelles implantés à mi-hauteur ; la plupart ont, au contraire, les flagelles terminaux, ce qui permet de dériver comme premier terme *Prorocentrum* ; toute la suite de l'évolution resterait intacte, selon la conception de BÜTSCHLI.

75. — *Genre de vie.* — Les Dinoflagellés ne présentent pas la très grande variété des Foraminifères, ni surtout des Radiolaires ; il y a environ 150 espèces, toutes strictement flottantes, la plupart océaniques, quelques-unes d'eau douce. Grâce à leur nutrition végétale, ils jouent le même rôle que les Diatomées et préparent la sub-

sistance pour les animaux mangeurs de protoplasme. Dans les mers froides, les formes sont simples, peu variées, mais le nombre des individus est considérable; dans les mers tropicales, les genres sont plus nombreux et l'organisation plus compliquée.

Dans l'Atlantique tropicale, il y a trois courants : le courant de Guinée, allant vers l'Est, vers la côte d'Afrique; de chaque côté, les courants dits équatoriaux N. et S., allant vers l'Ouest. En août 1899, la *Valdivia* a traversé cette région. Les conditions physiques sont renseignées au tableau : T = température de la surface de l'Océan en degrés centigrades; les sels dissous en grammes par litre; D = densité; longueur des piquants des espèces de *Ceratium*.

| COURANTS. | T. | SELS. | D. | PIQUANTS. | LATITUDE. |
|-------------------------|------|-------|------|-----------|-----------|
| Nord équatorial. . ← | 21.7 | 36 | 1024 | Courts. | Canaries. |
| Guinée → | 27.8 | 34 | 1022 | Longs. | Guinée. |
| Sud équatorial . . ← | 21.9 | ... | 1024 | Courts. | Congo. |

Dans le plankton, le genre *Ceratium* est abondant; la figure 193 n'est pas typique, les épines inférieures sont droites; dans la plupart des espèces elles sont au contraire recourbées en avant. La figure 199 donne une espèce typique pour le courant équatorial sud; il y en a de même allure dans le courant équatorial nord; la figure 200 donne les formes du courant de Guinée. — Fig. 199 et 200.

CHUN a naturellement été frappé par cette différence, qui se produit brusquement en passant d'une région à l'autre. Les piquants sont des adaptations à la flottaison et pour la flottaison; il est clair que la densité du liquide intervient; pour une différence de densité de 0.002, l'organisme hypertrophie ses piquants environ dix fois. Rentré à Leipzig, il doit avoir causé de ce fait avec son collègue WILH. OSTWALD, le célèbre chimiste, qui a signalé comme facteur principal, non la densité de l'eau, mais sa viscosité,

la résistance intérieure (*innere Reibung*); celle-ci varie de 2 p. c. par degré et les 6 degrés de différence entre le courant de Guinée et les deux courants équatoriaux donnent une différence très appréciable dans la facilité avec laquelle les organismes traversent l'eau. L'allongement des piquants est une adaptation à la viscosité moindre.

C'est une notion à laquelle les zoologistes n'avaient pas songé. OSTWALD a publié depuis quelques travaux de Zoologie, appliquant ce principe de la viscosité à d'autres organismes, notamment aux Crustacés d'eau douce.

Certains Dinoflagellates peuvent émettre de la lumière et sont un des facteurs de la phosphorescence de la mer. PLATE (le successeur de HAECKEL à Iéna) signale un « lac de feu » près de Nassau, dans les îles Bahama, une lagune en communication avec la mer par un chenal; les Périidiniens y pullulent. Le soir, c'est un lieu de réunion mondaine; il y a un tourniquet et une entrée de deux shillings. Des barques laissent un sillage lumineux; le clou de la représentation est le plongeon d'un nègre, qui sort de l'eau comme une constellation. Après une forte pluie, l'établissement est fermé pendant quelques jours, les Périidiniens faisant relâche.

76. — *Cystoflagellés*. — Le protozoaire phosphorescent par excellence est *Noctiluca*, une sphère de 1 à 1 $\frac{1}{4}$ millimètre, fortement vacuolisée par une matière gélatineuse, comme une calymma interne, avec travées de protoplasme; il y a une accumulation de protoplasme autour du noyau, au pôle supérieur; une bouche en fente dans la membrane assez dense; deux flagelles, l'un très gros, strié, l'autre très mince. La nutrition est purement animale, par ingestion d'autres protozoaires, de petits crustacés et de leurs larves. — Fig. 201.

Les phénomènes de la reproduction n'ont pas pu être suivis complètement. Il semble y avoir conjugaison avec échanges nucléaires, puis formation de spores. Cette formation est influencée par l'inégale répartition du protoplasme; les spores saillantes forment une couche continue sur le sommet de la sphère. Il y a beaucoup de ressemblance avec les premières cellules embryonnaires sur le jaune d'un œuf de poule; pour l'œuf, cette localisation est expliquée mécaniquement

par la présence dans le protoplasme ovulaire, d'une forte accumulation de matière nutritive inerte; les cellules ne se forment que dans l'endroit où se trouvait le noyau, avec un peu de protoplasme pur. Les inclusions de gélatine ont le même effet chez *Noctiluca*.

Les spores libres ont une structure gymnodinide; il y a un flagelle attaché latéralement et un piquant protoplasmique. Les spores n'ont pu être suivies dans leur développement; on a dit qu'elles copulent entre elles. Dans ce cas, il y aurait dans un seul cycle ontogénique, deux copulations, celle des adultes préalable à la sporulation, et celle des spores elles-mêmes. Le cas serait unique et est donc fort improbable.

On admet généralement des rapports avec les Dinoflagellés, à cause de la forme des spores, mais sans approfondir; la ressemblance est assez vague. Il faudrait en tout cas dériver d'un dinoflagellé très primitif, avant le retournement, même avant le stade à coquille procrocentrique; ce qui nous mène à la spore radiolaire. En admettant cette origine, ces spores auraient évolué, d'un côté en Dinoflagellés avec nutrition végétale, et de l'autre côté en Cystoflagellés, conservant la nutrition animale. Comme variante, on pourrait dériver de groupes différents de Radiolaires, les Dinoflagellés de Phaeoconches comme nous l'avons vu, les Cystoflagellés de formes nues comme les collides primitifs.

La phosphorescence de *Noctiluca* a fait l'objet d'études intéressantes. La production de lumière est plus intense pendant la nuit, comme si l'organisme comprenait l'inutilité d'allumer en plein jour. Toutefois, ce pourrait être une réaction causée par l'obscurité ou par le défaut d'insolation; mais des individus soumis à un régime constant, obscurité ou éclairage continu montrent la même alternance, une périodicité de vingt-quatre heures, et donnant plus de lumière pendant les heures de nuit (MASSART, Bruxelles, 1893). L'organisme aurait donc une certaine mémoire du temps.

La flottaison de *Noctiluca* semble surtout passive; le gros tentacule n'est pas très efficace comme organe de propulsion et sa véritable fonction reste encore douteuse. En dehors de la sphéricité et de l'augmentation de volume par les sécrétions gélatineuses, il n'y a pas d'adaptations spéciales à la flottaison.

De telles adaptations constituent l'intérêt de deux genres voisins. *Leytdiscus* (HERTWIG) peut être définie une noctiluque fortement aplatie, en disque concave-convexe; la face concave est garnie de fibrilles contractiles. *Craspedotella* (KOFOD) est à peu près la même chose, avec addition sur le bord du disque, d'une membrane en iris sur la face concave, comme le « voile » (craspedon) de certaines méduses. Il n'y a certainement aucune homologie entre ces structures, mais il y a analogie complète pour le fonctionnement. — Fig. 202.

Supposons dans le liquide suspenseur des courants alternatifs ascendant et descendant de fréquence et d'intensité égale; sur la sphère de *Noctiluca*, leurs effets se compenseront; l'organisme tombera comme si le liquide était au repos. Mais sur un disque à concavité inférieure, les courants ascendants frappant la concavité seront plus efficaces que sur les courants descendants sur la face supérieure convexe; l'animal sera relevé. La démonstration expérimentale a été fournie; dans des bocaux, les méduses meurent au bout de quelques jours; des courants produits par un disque oscillant verticalement, les maintiennent en vie pendant plusieurs mois. Pour rester en suspension dans l'eau immobile, les animaux s'épuisent en contractions musculaires; les courants ascendants leur épargnent ces efforts (BROWNE, laboratoire de Plymouth).

Il n'y a donc plus la passivité complète de *Noctiluca*; l'animal intervient par des contractions expulsant l'eau de l'espace concave et se poussant par réaction hydrostatique. Le velum a probablement pour effet de donner plus d'énergie à ces contractions et de diriger le courant.

Sporozoaires.

77. — *La structure grégarine.* — Dans les vésicules séminales du lombric (ver de terre), les cellules formant à leur surface les spermatozoïdes, ont souvent à l'intérieur un parasite; un ver en aura une douzaine. Le parasite est unicellulaire, non divisé par une cloison (*Monocystis*), avec un grand noyau ayant au centre un corps spécial (karyosome); pas de vacuoles, une enveloppe générale dense longitudinalement striée. Le parasite est contractile, déformable (métabolisme) et quand, sorti de la cellule, il est libre dans la cavité de la

vésicule séminale, il peut se déplacer par un mouvement de glissement continu. Le parasite se nourrit aux dépens de la cellule par osmose; il finit par remplir entièrement la cellule, ne laissant que la couverture de spermatozoides, comme une ciliation générale, dont le parasite finit par se libérer. — Fig. 203.

Deux individus s'accolent (de là le nom de Grégarines) mais sans se confondre et sécrètent une membrane commune. A remarquer qu'il n'y a ni conjugaison, ni échange nucléaire. — Fig. 204, 205 et 206.

Chaque individu divise son noyau un grand nombre de fois; parmi les détails histologiques, il y a à remarquer l'expulsion du karyosome dans le protoplasme, où il finit par disparaître.

Le résultat final est la formation d'un grand nombre de spores nues; une partie du protoplasme resle inutilisée *rp*, quelques noyaux dégénèrent *rn*; les deux disparaissent graduellement comme aliment des spores. La cloison séparant les deux individus parents disparaît, les spores se mêlent et conjuguent deux à deux, confondant leurs noyaux. — Fig. 207.

Les spores conjuguées, devenues spores uniques, s'allongent et se recouvrent d'une membrane épaisse; puis leur contenu se divise en huit spores définitives; tout l'ensemble est encore dans le kyste des parents primitifs. Il y a d'ordinaire dans un ver aussi une douzaine de kystes (de là aussi la dénomination de Sporozoaires). — Fig. 208.

A partir d'ici, on n'a pas pu suivre le développement chez cette espèce; mais il est certain que les spores arrivent à l'extérieur; un autre ver s'infecte par le tube digestif; les sucs détruisent l'enveloppe, libérant les huit spores: celles-ci percent l'intestin et par le courant sanguin ou par leur propre mouvement, arrivent aux vésicules séminales où elles se mettent dans une cellule. Le cycle est ainsi fermé; nous sommes revenus au point de départ.

Il n'y a ni pseudopodes, ni flagelles, ni cils; chez quelques espèces on avait signalé des digitations pseudopodiques, mais ce sont des appendices de la membrane, destinés à la fixation.

Il y a cependant une mobilité assez grande; le nom spécifique de la forme décrite est *agilis*; les mouvements consistent surtout en des étranglements locaux, des courbures, et peuvent le mieux se comparer au métabolisme de certains flagellés; en l'absence d'autres

renseignements, on a attribué à ce fait une certaine importance comme indicateur d'affinités. L'élément actif contractile est une couche ectoplasmique différenciée en fibres circulaires, l'enveloppe générale agissant comme antagoniste par son élasticité. Des contractions en séries successives agissent comme la sole rampante des Mollusques gastéropodes, le « pied » ; ce serait la cause principale du déplacement par glissement (CRAWLEY, 1902).

Il y a certainement aussi un autre procédé, bien décrit par SCHEWIAKOFF (1894). Les striations longitudinales de l'enveloppe mettent à nu l'ectoplasme, qui sécrète abondamment du mucilage ; les filaments sont poussés vers l'arrière, sortent des rainures et forment une espèce de tige couchée ; la grégarine est poussée en avant par la continuation de la sécrétion. Dans un liquide avec des grains colorés, le sillage de la grégarine reste incolore. Un mode de locomotion analogue, par propulsion de mucilage filé, a été constaté chez les Diatomées. Il y a désaccord quant à l'importance relative de ces deux modes de locomotion. Le travail de SCHEWIAKOFF était très convaincant et a immédiatement été accepté ; CRAWLEY donne la prééminence aux contractions des fibrilles. Comme il y a des spécialisations anatomiques marquées pour les deux modes, ils doivent être tous deux importants ; peut-être fonctionnent-ils d'après les conditions de milieu fort différents que rencontre le parasite. — Fig. 209.

Pour compenser les faibles chances de rencontre de l'hôte approprié, les parasites produisent un grand nombre d'œufs, spores chez les Protozoaires. Dans le cas étudié, la copulation réduit le nombre de moitié, mais chaque zygote (spore de copulation) donne huit spores définitives. Ces spores servent à infecter un nouvel individu, mais non à l'envahissement de l'hôte lui-même. On peut évaluer à 4,000 le nombre de spores produites par une douzaine de kystes ; si elles étaient capables de se développer dans l'hôte, le nombre de grégaires par individu ne resterait pas si minime (BÜRSCHLI). *Monocystis* est même remarquable sous ce rapport. Les formes plus évoluées sont plus envahissantes et deviennent pathogènes à proportion.

Comme chez *Entamoeba*, § 15, des précautions spéciales assurent la conjugaison : du moment que deux individus se sont rencontrés, ils restent réunis par le kyste. Il y a quelques particularités intéres-

santes. Les individus mûrissent dans le kyste; la conjugaison n'est donc pas limitée aux seules chances de rencontre de deux individus exactement dans la période de maturité. Ce même kyste persiste après la sporulation, assurant la conjugaison de toutes les spores produites, aussi rendant inutile une enveloppe pour chaque spore, celles-ci ne se libérant pas. La formation des spores est de la sporulation agame, les individus n'ayant pas copulé au préalable; ce sont les spores qui se réunissent pour former un zygote, et agissent donc comme éléments sexuels, ici isogames.

Les parasites intestinaux ont pour leurs produits une issue facile; il semblerait en être de même pour *Monocystis*, mais avec l'évacuation du liquide des vésicules séminales, le parasite arriverait dans l'œuf. Jamais on n'a trouvé là des parasites; cette voie n'est donc pas suivie.

Par analogie avec d'autres cas, on soupçonne les oiseaux qui mangent les vers, passent intacts les spores et contaminent ainsi la terre, avalée en quantité énorme par les lombrics.

78. — *Répartition et classification des grégarines.* — Tous les Sporozoaires sont parasites et tous les groupes animaux sont affectés, même d'autres protozoaires et des polypes; presque toujours, le parasite est intra-cellulaire, au moins pendant une partie de son existence. L'adaptation est étroite pour un hôte déterminé et pour des organes de cet hôte; *Monocystis agilis* n'attaque que les cellules spermatiques du lombric ordinaire, pas les autres cellules. Chez les Vertébrés, ce sont des formes spéciales qui seules parasitent les globules rouges du sang et produisent chez l'homme les fièvres tierce et quarte et la malaria.

Les Sporozoaires dans leur ensemble ont une répartition quasi générale; mais il n'en n'est pas de même de leurs subdivisions. Le premier groupe, les grégarines, est limité aux Invertébrés et beaucoup sont parasites des cellules intestinales, certainement la première voie d'infection, donc caractère primitif. *Clepsidrina* (fig. 209) a une cloison intérieure en avant, ce qui est un perfectionnement par rapport aux formes monocystides. Ces formes sont, sauf quelques rares exceptions, limitées aux Insectes et Crustacés, les groupes

supérieurs des Invertébrés. La classification des parasites est superposable à la classification des hôtes (P.-J. VAN BENEDEN, 1852, pour les sangsues des Poissons); les deux ont évolué ensemble (GIARD).

Dans la figure 210, les protubérances en bas sont des cellules aplaties avec noyau; au dessus, une masse de cellules distinctes par leurs noyaux mais les protoplasmes confondus (syncytium); à la surface, qui est tournée vers la lumière du tube, il y a un revêtement de cils (une rareté chez les Insectes et les Arthropodes en général). Le parasite se fixe par des prolongements protoplasmiques, mais recouverts de membranes et non pseudopodiques. Il divise son noyau en six ou huit, puis le protoplasme se divise aussi, les individus restant quelques temps réunis en rosette. Tantôt la multiplication agame se borne à cela; d'autres fois, il y a un plus grand nombre de divisions. Les produits copulent et donne un zygote, qui produit les huit spores définitives. On a fait grand état de cette ontogénie; la différence avec *Monocystis* consiste essentiellement dans l'absence d'association précoce. Toutefois, cette absence est un caractère primitif. Dans d'autres genres, l'association est réalisée et présente des degrés dans l'intimité; il peut même y avoir confluence des protoplasmes comme chez *Entamoeba*, mais les noyaux restent distincts et non modifiés. — Fig. 211.

La copulation est isogame (A et B); C montre déjà une légère différence; en E, un des éléments est transformé en un flagellé, le cil en arrière, le noyau se trouve vers l'extrémité, antérieure dans le mouvement, la fibre élastique du flagelle traverse tout le corps et forme en avant une pointe de pénétration. — Fig. 212.

La plus importante modification du cycle évolutif est le passage dans deux hôtes successifs, avec abondante multiplication agame dans le premier et conjugaison sexuelle dans le second. Les grégaires des crabes, les crustacés supérieurs, traversent la paroi de l'intestin et, par leur multiplication, ferment des kystes volumineux saillants dans la cavité générale du corps. Le crabe est mangé par un poulpe (mollusque céphalopode); le kyste est dissous, les spores libérées percent l'intestin et vont se loger dans la sous-muqueuse, où elles bourgeonnent, les unes donnant des spores rondes, les autres des biflagellés allongés avec noyau tout le long du corps; il y a

ensuite copulation (anisogamique) de ces éléments. Le zygote forme dans son intérieur de nombreuses spores, avec les noyaux au bout, tous du même côté. Probablement les kystes sont évacués avec les excréments, mangés par le crabe et le cycle recommence. Ce groupe est encore assez peu étudié, mais les résultats déjà acquis sont des plus intéressants. Les parasites des crabes sont spécifiques, c'est-à-dire que chaque espèce de crabe a son parasite spécial, particulier ; mais les poulpes sont indifférents ; ils ont plusieurs formes de parasites mêlés. Il n'y a donc pas encore, pour le deuxième hôte, l'adaptation étroite qu'il y a pour le premier. Mais il y a déjà une certaine adaptation, car le parasite localise dans ce second hôte, sa période sexuelle. Il est clair aussi que le parasitisme a commencé par le crabe et que le poulpe n'a été occupé que secondairement ; quand un parasite a deux hôtes successifs, est migrateur, le parasitisme du mangé est primitif, celui de l'hôte mangeur secondaire. C'est que la migration résulte du parasite, parvenant à résister au suc digestif du mangeur, à continuer son existence et à arriver à la maturité sexuelle ; celle-ci ne caractérise donc pas l'hôte primitif. — Fig. 213 et 214.

79. — *Coccidies*. — Une petite spore mobile (filant du mucilage et métabolique) pénètre dans une cellule et y reste en permanence ; c'est une différence avec les Grégarines où la station intra-cellulaire est seulement temporaire, la sporulation et la conjugaison se faisant hors des cellules, dans les cavités. Les Coccidies montrent donc un parasitisme plus avancé.

L'attaque porte presque exclusivement sur les cellules épithéliales de l'intestin et de ses annexes, surtout le foie et les conduits biliaires ; parfois les organes internes sont entrepris, les reins, rarement la rate, les organes reproducteurs mâles, jamais l'ovaire.

Les groupes zoologiques sont les Mollusques, les Arthropodes sauf les Crustacés et les Arachnides, mais fréquents chez les Myriapodes et les Vertébrés. Le fait intéressant de cette répartition est l'attaque des Vertébrés, laissés indemnes par les Grégarines.

La permanence de l'habitat intracellulaire influe sur la structure de l'adulte, pour la simplifier ; les fibres contractiles circulaires sont

absentes, il n'y a pas d'ectoplasme différencié ni de cloisonnement. Cette simplicité les a fait prendre au début pour des globules de pus (HAKE, 1839), des œufs de vers intestinaux; REMAK (1845) rapproche des Psorospermies, parasites intracellulaires des Poissons; LIEBERKÜHN (1854) compare aux Grégarines; KLOSS (1855) détermine le premier cycle complet chez l'escargot.

La pénétration dans la cellule est surtout aidée par les contractions et renflements métaboliques; le filage de mucus peut se comprendre comme moyen de déplacement dans un milieu liquide, mais paraît insuffisant pour la pénétration à travers des membranes plus denses; les deux modes de locomotion auraient ainsi leur utilité particulière, les fibrilles contractiles de l'ectoplasme seraient une adaptation à la station intracellulaire et elles disparaissent quand cette situation est atteinte; cette régression ne se produit pas chez les Grégarines, qui doivent sortir de la cellule occupée.

L'opération de pénétration dans la cellule prend de cinq à dix minutes. En vingt-quatre heures, le parasite a atteint sa taille normale et épuisé la cellule; alors il se divise par multiplication agame, en nombreuses spores, qui vont attaquer d'autres cellules et généraliser l'infection chez l'hôte (différence avec les Grégarines). Les Coccidies sont donc beaucoup plus dangereuses; elles peuvent détruire tout un épithélium et provoquer la mort. Pourtant, les cas fatals sont rares, le plus souvent il y a guérison spontanée au bout d'une couple de semaines. L'explication est intéressante, chaque parasite n'attaque qu'une seule cellule et l'épithélium a le pouvoir de se régénérer; c'est donc une question de rapidité comparée; si l'infection ne va pas plus vite que la régénération, l'hôte est simplement malade, mais ne meurt pas. La guérison tient à une autre cause: le pouvoir de multiplication agame est vite épuisé et alors l'infection ne se propage plus.

Après quelques générations agames, les individus se différencient. Les uns s'accroissent sans se diviser et expulsent leur karyosome; les autres produisent un grand nombre de biflagellés avec les flagelles en arrière. Les deux éléments copulent et produisent un kyste avec des spores. Ce kyste est inaltérable dans l'intestin, ce qui permet la guérison. — Fig. 215.

La différence entre les éléments, l'anisogamie, est aussi marquée

que chez les Métazoaires; les ressemblances vont jusque dans les détails. La macrogamète (l'œuf) est nue; un petit cône protoplasmique attire le spermatozoïde; aussitôt qu'il a pénétré, brusquement se forme une membrane coupant l'accès aux autres.

80. — *Hémosporides, malaria*. — Le parasitisme devient plus intime quand le sang est attaqué, et chez les Vertébrés, les globules rouges; ce sont les fièvres intermittentes, notamment la malaria tropicale. Les principaux noms pour ces découvertes importantes sont : LAVERAN, 1882, médecin militaire à Constantine; plus tard, le major Ross (Anglais) et GRASSI (Italien).

Le parasite est introduit dans le sang par la pique d'un moustique (*Anopheles*); outre les mouvements ordinaires des Grégarines, il y a aussi de vrais mouvements amœboïdes. Il entre dans un globule rouge *A* et produit souvent une forte vacuole; c'est la forme en anneau, prise d'abord pour la conjugaison de deux individus courbés. Les taches noires en *B* sont la matière rouge du globule, noircie (mélanine). Le parasite se multiplie par division *C*, les produits entrent dans le liquide sanguin et attaquent de nouveaux globules. Cette multiplication prend quarante-huit heures et est simultanée; de là la régularité des accès fébriles (moindre pour la malaria). — Fig. 216.

Après de nombreuses (combien?) générations agames, il se forme des croissants. Quand maintenant un *Anopheles* suce le sang, dans son estomac le parasite sort du globule et s'arrondit. Certaines sphères s'agrandissent simplement; d'autres forment des spermatozoïdes, filaments frétilants non flagellés; la copulation se fait dans l'estomac de l'insecte. Le zygote produit de nombreuses spores, au lieu de seulement huit; ce zygote commence par s'allonger, perce la paroi de l'estomac, se loge dans son épaisseur et s'enkyste. Ce kyste finit par s'ouvrir, les spores en aiguille se répandent partout, mais finissent par se masser dans les glandes salivaires. Quand alors le moustique pique un homme, il injecte un peu de salive et aussi les spores. — Fig. 218, 219 et 220.

Le nombre des parasites injectés est probablement assez considérable, par suite de leur accumulation dans les glandes salivaires; il

semble pourtant insuffisant pour une action directe ; il faut une incubation, la multiplication pour l'envahissement général. Alors, à chaque multiplication suivante, la pullulation des spores dans le sang produit un accès fébrile ; peu de temps avant l'accès, on trouve les rosettes de division dans les globules (constatées pour la fièvre tierce).

Le nombre de globules rouges chez l'homme est de 3 millions par millimètre cube ; la malaria peut le réduire à 500,000, au dixième ; il y a une forte anémie. La matière colorante, l'hémoglobine, reste comme mélanine, colorant le foie et la rate.

La conjugaison, l'enkystement, la sporulation chez l'insecte prennent environ huit jours ; l'insecte est infecté, mais non infectieux ; il ne le devient que par la localisation de spores mûres dans ses glandes. La malaria est une maladie tropicale ; pourtant, les mêmes espèces d'*Anopheles* habitent les zones tempérées et il y a souvent des malades venus des pays chauds, c'est-à-dire les deux éléments essentiels pour la propagation. Mais il manque la température ; en dessous de 18°, il n'y a plus dans l'estomac de l'insecte, production de microgamètes ; la fécondation est impossible.

Quelques peuplades paraissent indemnes ; ce ne peut être par une sorte de vaccination, car on sait que la maladie récidive ; en outre, des individus de ces peuplades, revenant après une absence de plusieurs années sont pris. Un des beaux travaux de Koch porte sur cette question. Dans ces régions, la malaria est une maladie infantile bénigne, qui confère une certaine immunité par accoutumance au parasite, à condition que l'infection soit renouvelée, pour maintenir cette accoutumance, comme par une vaccination répétée.

Comme pour les Coccidies, la limitation des multiplications agames doit mettre un terme à l'infection et amener la guérison. C'est en effet généralement le cas. Mais il y a souvent des récidives sans infection nouvelle, par exemple chez les coloniaux revenus depuis tout un temps dans les pays froids. Les individus paraissant guéris sont porteurs, dans la rate, de nombreux macrogamètes ou œufs, qui peuvent réinfecter (GRASSI, SCHAUDINN). Le fait est aussi théoriquement important ; c'est un cas de parthénogénèse (parthénos, vierge) ou d'autofécondation de l'œuf, comme chez les crustacés d'eau douce et les pucerons des plantes.

L'anophèle a ses larves dans les mares ombreuses, l'insecte parfait ne vole ni loin ni haut et seulement le soir ; de là, la possibilité de quelques mesures de précaution : drainer, pétrole sur les mares pour étouffer les larves, suppression des petites flaques d'eau, habitations aux endroits élevés, moustiquaires aux fenêtres, voile entourant la tête, gants le soir. GRASSI a réduit fortement la maladie des employés des chemins de fer italiens par ces mesures. Dans certaines colonies anglaises, une vieille casserole abandonnée devant la case, et où l'eau peut s'accumuler, vaut au nègre une admonestation, une amende ou des coups de bâton ; sans enquérir sur l'efficacité spécifique de ces divers moyens, constatons que les résultats obtenus sont merveilleux et justifient les procédés.

81. — *Divers types d'Hémosporides.* — Les Hémosporides sont spéciaux aux vertébrés, lesquels ont seuls des globules rouges. Le genre *Hatteria*, le reptile le plus primitif, actuellement seulement dans la Nouvelle-Zélande, paraît indemne ; il en est de même parmi les Batraciens, pour les formes caudées, les Urodèles (*Triton*, salamandre). Cette exception pour les formes primitives dans deux groupes est curieuse, mais on ne voit pas bien sa signification ; les cas de répartition sont du reste à utiliser avec prudence, les études sont trop récentes et incomplètes. Chez les Reptiles, animaux à sang froid, les parasites sont inoffensifs ; on ne constate pas de maladie ; ils deviennent dangereux chez les animaux à sang chaud, oiseaux et mammifères.

Quelques faits ont une certaine portée théorique ; l'absence de kystes ou d'enveloppes autour des spores, le mouvement amœboïde, l'absence de flagelles même chez les microgamètes.

Il y a dans cette ontogénie si compliquée, une seule formation de kyste : sur l'estomac de l'insecte, et encore n'émane-t-elle pas du parasite lui-même ; le kyste est simplement une modification des tissus de l'insecte (GRASSI). Les spores tant agames que sexuées sont toujours dans un organisme, jamais libres et soumises aux intempéries ; il en résulte l'inutilité et par conséquent l'absence de toute enveloppe protectrice ou de membrane dure. C'est un caractère très directement adaptif et pas très important comme classification.

Le mouvement amœboïde indique-t-il des affinités ? Il est assez

difficile à distinguer du métabolisme flagellé. L'absence d'une membrane, si développée chez les Grégarines pourrait résulter de la localisation constante dans le sang et rentrerait donc dans le cas précédent. Cette absence ne s'oppose donc pas à des rapports de parenté avec les Grégarines.

L'absence complète de tous flagelles est aussi une ressemblance avec les Grégarines; mais elle n'est pas générale pour les Hémosporides. Le genre *Babesia* (BABES, hygiéniste à Bucharest) est un dangereux parasite des ruminants. Il a la forme vacuolisée en anneau et présente des mouvements amœboïdes. Le tableau clinique (marche de la maladie) est à peu près comme celui de la malaria, notamment la maladie infantile (chez les veaux) et accoutumance par répétition de l'injection. Les rapports sont donc très étroits.

Or, *Babesia* aurait en outre, dans le sang du mammifère, un stade flagellé, avec blépharoplaste, ce qui a fait rattacher aux Trypanosomes; les différences consistent dans les réductions de l'appareil moteur, ce qui peut se comprendre comme une conséquence de la station intracellulaire des Hémosporides, tandis que les Trypanosomes restent toujours dans le liquide. Cette dérivation phylogénique excluerait naturellement la dérivation de Grégarines, par les Coccidies.

L'intermédiaire est également un arthropode suceur, mais pas un insecte, un acarien (huit pattes) du genre *Boophilus*. La plus grande singularité est que l'acarien qui a sucé ne transporte pas la maladie sur un autre bœuf; cela lui serait du reste impossible, attendu qu'il ne change pas d'hôte, il passe toute sa vie sur le même bœuf; quand il s'est gavé de sang et a développé ses œufs, il se détache et tombe sur la prairie. Un bœuf qui mangerait l'acarien ou ses œufs ne serait pas infecté; il détruirait tout dans son estomac. L'acarien met l'hémosporide dans ses œufs, au lieu de le mettre dans ses organes salivaires; il infecte ainsi la génération suivante qui se développe sur la prairie; chez le jeune, il y a pullulation et passage aux glandes salivaires; quand il s'attache à un ruminant, il l'infecte.

La transmission de la maladie repose donc sur l'infection des prairies. Quand un troupeau sain arrive dans un district infecté, il est pour ainsi dire détruit; dans l'Argentine, on cite le cas d'un troupeau de 1,000 bœufs, qui a perdu 630 individus; mais sur

450 veaux, il n'y a que 10 morts. Comme pour la malaria, la maladie infantile est donc beaucoup plus bénigne.

82. — *Cnidosporides*. — Chez les Sporozoaires que nous avons étudiés jusqu'ici, l'état normal adulte comporte un noyau unique; aux stades préliminaires à la division protoplasmique, l'organisme peut temporairement être polynucléé; la sporulation ne se produit qu'après une période de croissance; de là la réunion de ces groupes en une division Télsporides (*telo*, après). Dans le groupe dit Néosporide, la sporulation est continue et l'organisme est constamment polynucléé. Les termes sont de SCHAUDINN. Les particularités sont : au point de vue physiologique, l'infection a lieu par ingestion, par la voie intestinale, non par injection vasculaire comme chez les Hémosporides; au point de vue morphologique, la structure amœboïde et la complication des spores.

La structure est franchement amœboïde, tantôt avec distinction nette en ecto- et endoplasme, pseudopodes lobés, d'autres fois des pseudopodes filamenteux comme *Euglypha*. A aucun stade, il n'y a de ressemblance avec la forte enveloppe des Grégarines, ni avec les Flagellés ou les Trypanosomes; c'est un groupe autonome, sans rapport avec les Télsporides, à dériver directement d'Amibes ou de formes voisines (DOFFLEIN). — Fig. 221 et 222.

L'organisme est multinucléé; autour d'un des noyaux, le protoplasme se différencie en une zone claire, dense, nettement délimitée; c'est le commencement d'une spore. Elle se trouve dans la masse du protoplasme, non à la surface; c'est une sporulation interne. — Fig. 223.

Par division, il se forme dans cette spore quatorze noyaux; alors le protoplasme se divise en deux, chaque moitié avec six noyaux; les deux autres restent comme noyaux de rebut.

Des six noyaux, les deux inférieurs de la figure 223A forment chacun une valve de coquille, enveloppant les autres; au sommet, deux cellules forment dans leur intérieur une vésicule avec un fil spiralé; les deux noyaux moyens sont dans une masse protoplasmique unique et confluent (réalisé en B); derrière le noyau de conjugaison il s'est formé une vacuole.

Ce qu'il y a de tout à fait remarquable, c'est la composition pluricellulaire des spores.

La partie essentielle est évidemment la cellule de conjugaison, le zygote; c'est lui qui, dans le nouvel hôte, va sortir de ses enveloppes et constituer un nouvel individu. Les quatre autres cellules sont des organes accessoires; la coquille bivalve sert à la protection; les deux cellules à filament éclatent dans l'intestin du nouvel hôte, sortent brusquement leur fil qui se fixe sur une cellule de la paroi et permettent aux parasites de pénétrer dans cette cellule. Le filament est parfois vingt-quatre fois plus long que la spore.

Des cellules exactement pareilles sont caractéristiques pour le premier groupe des Métazoaires, les Coelentérés (polypes et méduses), qui leur doivent leurs particularités urticantes. Comme pour la fécondation sexuelle, il y a ici une complication histologique considérable, réalisée chez les Protozoaires. Elle a valu aux polypes le nom de Cnidaire (*cnidé*, fil) et au groupe actuel le nom de Cnidosporides.

Beaucoup de Néosporides sont parasites dans les cavités naturelles des Poissons, sauf l'intestin lui-même; la vésicule biliaire est un lieu d'élection, aussi les canalicules du rein. Ils arrivent probablement par l'intestin, traversant la paroi et puis charriés par le sang. Ils peuvent aussi se loger dans les tissus, entre les cellules ou pénétrer dans les cellules mêmes; fréquemment les spores sont dans des kystes formés par les tissus de l'hôte et qui deviennent énormes. Plusieurs maladies destructives des poissons sont dues à des Néosporides. Aucun tissu ne semble indemne, mais il y a une préférence marquée pour le tissu musculaire; il y a une gradation en rapport avec la situation zoologique de l'hôte; le nombre des spores augmente, mais leur structure se simplifie par la perte (?) des cnidocils. Les Mammifères sont fréquemment attaqués.

Les Cnidosporides vrais attaquent toujours des animaux aquatiques, marins ou d'eau douce. Les spores ont été trouvées dans le plankton (KOFOD); la coquille est souvent munie de longs piquants, intéressante adaptation à la flottaison (DOFLEIN); ce qui fournit aussi un renseignement sur le mode de propagation: avalés avec l'eau, il n'y a jamais d'hôte intermédiaire.

Il y a une seule exception: *Nosema* a un cnidocil et est parasite

dans le ver à soie. La « pébrine » a ruiné des régions entières en Italie et en France; de 1845 à 1867, on estimait la perte en France à un milliard. L'empereur Napoléon III, autocrate, ne nomma pas une commission, il appela le chimiste DUMAS, qui appela PASTEUR, connu à cette époque pour ses travaux sur la fermentation. PASTEUR objecta qu'il n'avait jamais songé aux vers à soie; DUMAS répondit : « Tant mieux, vous aborderez le problème sans esprit préconçu. PASTEUR alla s'établir dans le Midi. Il constata la présence d'un organisme dans les vers malades, dans leurs déjections sur les feuilles de mûrier et aussi dans les œufs (cas analogue à *Boophilus* pour *Babesia*). A l'automne, l'insecte meurt, les feuilles tombent et le parasite n'a pas de phase hibernante; à chaque saison, il y aurait donc nettoyage définitif ou plus exactement après une génération, le parasite serait détruit; l'infection de l'œuf assure la continuité. Au point de vue pratique, l'examen microscopique de la « graine » permet facilement de reconnaître le parasite et d'écarter les pontes contaminées; PASTEUR a organisé ce service et supprimé la maladie.

L'action pathologique est fort variable. Beaucoup de parasites interstitiels semblent n'agir que par simple action mécanique, comme corps étrangers. DOFLEIN (*Myxobolus* de la carpe, fig. 223) trouve une induration cartilagineuse de l'épiderme, alors que le parasite est exclusivement dans le rein (changement des humeurs par perturbation de la fonction rénale ?); ces résultats ont été contestés. La terrible maladie du cancer chez l'homme a été souvent attribuée à des Sporozoaires, mais rien n'est démontré.

83. — *Affinités des Sporozoaires.* — HAECKEL (*Systematische Phylogenie*, 1894) rattache aux champignons inférieurs; même en tenant compte de la date relativement ancienne, pour ce groupe où les connaissances se sont rapidement développées, l'idée n'est pas heureuse; il n'y a réellement rien de végétal.

L'organisme est protozoaire, unicellulaire, uninucléé; l'énorme *Porospora gigantea* (16 millimètres) du homard, de ED. VAN BENEDEN n'a qu'un seul noyau. Les cnidospores n'ont que leur enveloppe qui est compliquée. Les dérivations de parasites métazoaires, comme

terme extrême de régression, ne font plus partie de la zoologie moderne et peuvent être écartées sans autre examen (MINCHIN, *Traité de Lankester*). Les rapports ancestraux sont à chercher, exclusivement parmi les autres protozoaires.

Ici également, on peut écarter d'emblée certaines formes; les Infusoires ciliés ont été proposés; ils sont beaucoup trop spécialisés. DOFLEIN rattache aux Foraminifères, mais il n'y a ni flexostylie, ni orthostylie, ni perforations, ni pseudopodes en réseau. La sporulation abondante et la copulation des spores sont certainement, uniquement des analogies; ce mode de reproduction est, chez le Foraminifère, imposé par la coquille compliquée non divisible, chez le Sporozoaire par le parasitisme.

Deux théories principales sont en présence. BÜTSCHLI (1882) rattache aux flagellés (théorie euglénôïde) par régression parasitaire des organes de locomotion et de nutrition; la bouche, les chromatophores, les vacuoles, le stigmate écartés, il reste en effet quelque chose comme une Grégarine. Le métabolisme est conservé; aussi le stade flagellé pour la reproduction.

La théorie amœboïde derive de formes primitives lobées; les Néosporides sont naturellement le grand argument; la mobilité des Télsporides au début de leur stade intracellulaire est aussi un rappel amœboïde. Les stades euglénôïde et flagellé sont de l'évolution autonome du parasite, parallèle à celle des formes libres. MINCHIN adopte cette théorie.

Les deux théories sont générales, s'appliquant à l'ensemble des Sporozoaires, considérés comme groupe unique monophylétique. Mais le monophylétisme n'est nullement démontré et il y a lieu de prendre aussi en considération des origines multiples. DOFLEIN met à part les Néosporides et cette séparation est parfaitement justifiée. Le caractère amœboïde est évident; le mode de conjugaison est tout aussi typique et toujours sans aucun élément flagellé, sauf un seul cas : *Sarcocystis Blanchardi*, dans les muscles œsophagiens des Ruminants; les spores jeunes auraient deux, un, ou zéro flagelles; quand il y en a deux, ils sont au même bout.

Chez les Télsporides, le caractère flagellé domine, et il y a une série bien graduée : les Grégarines, parasites du tube digestif et

généralement isogames; les Coccidies plus étroitement intracellulaires et anisogames; les Hémisporides, parasites plus intimes encore, dans les globules rouges, anisogames aussi.

Mais quand on examine de plus près, on trouve des difficultés. BÜTSCHLI met au premier rang des modifications structurales du parasitisme, la régression des organes de locomotion; or, chez les Flagellés, le contraire est certainement le cas; l'appareil locomoteur est plus développé: membrane ondulante, blépharoplaste; la structure monoflagellée devient le trypanosome; chez les biflagellés, il se produit une forme analogue *Trypanoplasma*; chez les multiflagellés, des formes comme *Lamblia*. Or, le groupe initial, celui des Grégarines, est caractérisé par la disparition complète de l'appareil flagellé, remplacé fonctionnellement par le singulier mode de propulsion par filage de mucosités.

Avec la spécialisation anisogamique, et manifestement chez les Grégarines supérieures, un appareil flagellé réapparaît graduellement chez la microgamète (fig. 212, p. 376). Le flagelle est unique, postérieur, sans qu'il y ait indication de migration ou de retournement; il faut le considérer, à cause de ces particularités, non comme un ancien flagelle revenu (impossibilité phylogénique), mais comme une nouvelle formation, uniquement pour la fécondation, par conséquent propulseur pour donner le contact par la zone nucléée. La structure flagellée chez les Grégarines ne donnerait donc aucune indication sur l'ascendance.

Il n'y a pas davantage de rapport avec les autres groupes, comme descendants; car les microgamètes des *Aggregata* ont deux flagelles terminaux et ceux des Coccidies (fig. 215) sont également biflagellés, mais avec les flagelles retournés; les microgamètes des Hémisporides sont simplement des filaments homogènes frétilants, mais chez une des formes relativement simples, on a décrit une membrane ondulante et un blépharoplaste (HARTMANN), soit une organisation nettement monoflagellée et trypanosome.

On fait, du nombre des flagelles, la base de la classification des flagellés normaux; généralement on accorde aussi aux stades flagellés des parasites, une signification phylogénique; alors en bonne logique, le nombre des flagelles chez les parasites doit aussi

entrer en ligne de compte. La conséquence est le licenciement du groupe des Télosporides ou son origine polyphylétique. Les Hémosporides dériveraient directement de trypanosomes; c'est la conclusion de l'école de SCHAUDINN. Les Coccidies sont à part comme biflagellés. Les Grégarines viendraient d'euglénides métaboliques. Plusieurs Protozoaires différents auraient réussi à s'adapter un parasitisme, constituant autant de lignées distinctes mais avec des convergences.

Ciliés.

84. — *L'organisation ciliée.* — Prenant comme type le genre *Paramæcium* (signifie allongé), il y a une couverture générale de cils, en rangées longitudinales régulières. Un des côtés du corps cylindrique est fortement échancré *buc. gr* rainure buccale ou péristome; à une extrémité de ce péristome un canal cilié *gut*, l'œsophage, plonge jusqu'au protoplasme nu. Les particules nutritives, rassemblées par le courant ciliaire, se massent dans une vacuole nutritive au bout de l'œsophage; la vacuole se détache, fait le tour du protoplasme et expulse les résidus un peu en dessous du péristome. — Fig. 224.

Le noyau est double : macronucleus *nu* et micronucleus *pa.nu* plus spécialement reproducteur. C'est pour le groupe des Ciliés ou Infusoires proprement dits, que MAUPAS a établi la nécessité d'un rajeunissement par conjugaison et suivi les phénomènes nucléaires; c'est essentiellement un échange de demi-noyaux; il y a des complications résultant du macronucleus, mais qui n'affectent pas le fond. La multiplication se fait par division transversale.

Chez *Paramæcium*, la zone corticale renferme, serrées les unes contre les autres, des vésicules avec filament enroulé; la différence avec les Cnidospores est que ce ne sont pas des cellules spéciales, mais des formations de la cellule infusoire. En *trch* (trichocystes) quelques filaments ont été projetés.

Le groupe est très répandu dans les eaux douces; le dessèchement possible a développé l'enkystement protecteur, mais sans sporulation associée. Une macération de plantes (foin de prairies irriguées) pro-

duit une grande variété d'organismes; de là le nom d'infusoires; par épurations successives, le terme a été restreint aux Protozoaires ciliés. Les organes de locomotion sont de très nombreux filaments, comme des flagelles raccourcis.

Nous avons de nouveau le cas de nombreux éléments morphologiques, tous semblables, également répartis; nous pouvons prévoir les modifications. Par confluence ou soudure, des rangées de cils formeront des membranes ondulantes. Les éléments deviendront inégaux, le nombre se restreindra, la répartition deviendra inégale et les cils conservés, plus développés, auront des emplacements fixes. Ces modifications seront largement influencées par la situation, par le voisinage d'autres organes, surtout de la bouche.

La bouche détermine la dépression péristomienne; autour du péristome se développe une couronne ou une spirale de cils plus forts et qui finissent par rester seuls. Une autre cause est l'adoption de la locomotion de marche sur un support, au lieu de la natation en pleine eau; il y a aplatissement, distinction entre une face dorsale souvent dépourvue de cils et une face ventrale avec un nombre plus fixe de cils plus forts.

La bouche varie avec le genre de nourriture. Elle est petite chez *Paramæcium* et toujours ouverte, pour recevoir la nourriture constamment amenée par le courant ciliaire; les parcelles alimentaires sont petites; microphagie. *Coleps* est un carnassier chasseur, poursuivant de grosses proies; macrophagie; la bouche terminale est d'ordinaire fermée, mais peut s'ouvrir grandement; souvent il y a des trichocystes toxiques (?) projetés au loin; il y a connection logique avec la macrophagie: on ne lance pas des flèches contre une poussière nutritive (DELAGE et HÉROUARD). Chez *Paramæcium* les trichocystes sont probablement protecteurs. — Fig. 225.

La réversibilité de l'action ciliaire pour produire un courant nutritif permet la fixation; l'appareil est alors une spirale péristomiale. Au début, la fixation est volontaire et temporaire; la faculté de se détacher et de reprendre la vie libre est d'ailleurs une nécessité absolue pour la conjugaison, chez des animaux non-sporulants. La fixation permanente est cependant réalisée, mais avec formation coloniale, dont les individus peuvent se détacher. La colonie résulte de

divisions agames incomplètes longitudinales; elle peut aussi résulter de la continuité d'enveloppes mucilagineuses protectrices, fréquentes chez les formes isolées fixées.

85. — *Divers ordres de Ciliés.* — Les variations de la bouche et des cils servent de base de classification.

Holotriches : tous les cils égaux et généralement également répartis; dans quelques cas, des cils en zones circulaires, ou bien forme aplatie et une seule des faces ciliée. On distingue deux sous-groupes : bouche ouverte comme *Paramæcium*, bouche fermée comme *Coleps*.

Tous les autres ordres ont la bouche constamment ouverte et des cils différents ou résultant de différenciation.

Hétérotriches : outre la ciliation générale, il y a une couronne de cils plus grands, en spirale largement ouverte. La spirale tourne à gauche, le bout gauche est interne. *Stentor* peut se fixer temporairement par son extrémité étirée. — Fig. 226.

Oligotriches (*oligo*, peu) : même spirale gauche, mais moins ouverte, presque en cercle complet; la ciliation générale est fort réduite ou nulle. Plusieurs genres sont parasites dans la panse des Ruminants; ils ont la couronne ciliée très forte (de nouveau, développement de l'appareil locomoteur par parasitisme); le corps est curieusement déformé par des pointes et des échancrures. Un autre groupe, *Tintinnus* marin flottant, sécrète une enveloppe cylindrique; dans une pêche, près d'Ostende, toutes les Noctiluques étaient remplies de Tintinnoïdes partiellement digérés. — Fig. 226.

Hypotriches (*hypo*, en dessous) : la spirale, toujours gauche, et le péristome, au lieu d'être terminaux, sont sur une face plate, dont plusieurs cils énormes servent de pattes. — Fig. 227 et 228.

Péritriches : uniquement une couronne ciliaire, mais en spirale tournant à droite, en sens inverse des groupes précédents. Tous les cils sont égaux, mais cela résulte certainement de la perte complète de la ciliation générale. C'est dans ce groupe que se trouvent la plupart des formes fixées et toutes les formes coloniales. Les Vorticelles sont fixées par une tige avec fibrilles contractiles, qui peut s'enrouler comme un ressort. Les individus qui se détachent sont

beaucoup plus petits et fonctionnent comme microgamètes par rapport aux individus normaux. — Fig. 229.

Les rapports entre ces groupes paraissent simples et résultent de ce qui a été dit au sujet des variations. Les Holotriches sont le groupe primitif, avec très peu de spécialisation; il est aussi le seul contenant des formes macrophages. Les Hétérotriches sont importants comme indiquant la transition; ils ont encore la ciliation générale primitive, mais les cils autour du péristome forment une spirale; cette spirale est gauche. Les Oligotriches sont la continuation directe des Hétérotriches; HAECKEL attribue la réduction de la ciliation générale à la présence de la capsule tintinnoïde; mais les formes nues ne semblent pas dérivées des formes protégées et le principe du balancement des organes suffit pour expliquer la réduction. Les Hypotriches sont une modification très spéciale: l'aplatissement et la marche; ils sont à rattacher, soit aux Oligotriches, soit aux Hétérotriches; pour la formation des pattes, en dehors de la spirale, il faut que la ciliation générale n'ait pas entièrement disparu.

86. — *Origine des Péritriches.* — La spirale droite et la division longitudinale sont des anomalies, caractéristiques des Péritriches. BÜTSCHLI (1886) a émis une théorie sur leur origine. Il part d'une forme hypotriche à spirale normale droite sur une des faces plates; mais au lieu d'être libre, cette forme peut se fixer, au moins temporairement, par une couronne de cils à la partie postérieure de la face ventrale (*a*). Une telle forme est *Licnophora*, fixée sur des vers marins. — Fig. 230 et 231.

On remarquera sur le dessin schématique, que la couronne ciliée antérieure n'est pas un cercle complet, mais seulement une demi-circonférence; ce serait un hypotriche tout à fait primitif, avec les cils spécialisés déjà déplacés ventralement, mais encore plutôt hétérotriche par la non fermeture du cercle. La zone ciliée ne peut s'accroître que par son extrémité libre à gauche; au stade *b*, le tour est presque complet; au stade *c*, le bout libre chevauche dorsalement sur la bouche, le point de départ. En même temps, le cercle de fixation s'est agrandi de façon à constituer une sole ventrale. Ce stade n'est pas non plus un simple jeu de l'esprit; c'est le genre *Trichodina*,

parasite sur les Hydres d'eau douce. La spirale est gauche quand on met l'animal en position morphologique, c'est-à-dire quand on le regarde par la face ventrale ou de fixation ; mais elle paraît naturellement droite quand on regarde d'en haut, par la face dorsale ; or, à cause de la fixation, c'est toujours ainsi qu'on oriente l'animal pour la description. — Fig. 232.

L'axe de longueur de l'hypotriche a un de ses pôles en *a*, où se trouve la lettre ; il est parallèle au support ; la division est transversale, c'est-à-dire perpendiculaire au support. Mais quand l'animal se fixe et s'élève, comme par exemple les Vorticelles sur leur tige, c'est aussi perpendiculairement au support ; la division paraît longitudinale. Cette circonstance a probablement eu une grande importance pratique, en facilitant la formation coloniaire.

Pour DELAGE (1896) cette théorie « est dénuée de base et ne satisfait pas l'esprit » ; FAURÉ-FRÉMIET (1905) dit qu'elle manque de naturel, parce qu'on ne comprend pas les causes de toutes ces transformations.

Ce même auteur a donné une autre phylogénie. Le genre *Ancystrum* est un holotriche avec commencement de zone adorale (cercle antérieur) et des cils postérieurs fixateurs ; l'auteur suppose maintenant un mouvement de relèvement, combiné avec déplacement de la bouche et torsion vers la droite ; cela donne une forme comme *Hemispeira*, avec une zone adorale droite, plusieurs cercles ciliés sur le corps, recourbés et dessinant un sillon ventral. Cette forme est exceptionnelle, en ce que la structure péritriche est ici combinée avec la présence de nombreux cils ordinaires. — Fig. 233.

La théorie de BÜTSCHLI peut s'appuyer sur des formes de transition ; il n'est donc pas exact de dire qu'elle manque de base ; c'est aussi se montrer quelque peu difficile de dire qu'elle ne satisfait pas l'esprit ; du reste, DELAGE, toujours avec la plus grande sincérité, est fort sceptique à l'égard de toutes les théories, et celle de BÜTSCHLI n'est pas plus avantagée par lui que les autres. Le reproche formulé par FAURÉ-FRÉMIET est en somme fondé : BÜTSCHLI ne mentionne pas les raisons de transformations qu'il suppose. C'est une lacune fréquente dans tous les essais de phylogénie : l'absence de réponse à la question : « pourquoi ? » Mais, dans le cas actuel, cette réponse

est facile à donner : c'est la tendance générale de tous les organismes fixés de porter au pôle libre terminal l'appareil ciliaire et la bouche. Cette réponse a du reste été fournie par FAURET-FRÉMIET lui même sur la page en regard de celle où il se plaint : « L'animal redresse
« un peu son extrémité antérieure, car s'il restait parallèle au sup-
« port l'effet utile de son organe vibratile buccal serait très réduit. »

Le redressement est ainsi expliqué d'une façon toute naturelle, mais le déplacement supplémentaire de la bouche et la torsion, supposées par l'auteur, ne le sont pas. En outre, dans cette théorie, le sommet de l'animal est resté le pôle de l'axe de longueur morphologique, d'où il résulte que la division longitudinale anormale n'est pas expliquée (WALLENGREN).

87. — *Évolution du pédoncule.* — La question est du détail, mais FAURE-FRÉMIET, dans le travail mentionné plus haut, a établi une très intéressante série phylogénique.

Chez *Ancystra* et *Hemispeira*, l'appareil fixateur est simplement un bouquet de cils postérieurs. La structure des cils eux-mêmes est donnée comme tubulaire ; à l'extrémité du tube sort un fil de protoplasme, peu colorable par les réactifs et, pour cette raison, difficile à reconnaître ; ce protoplasme sortirait par l'effet des réactifs et ne serait donc pas une formation réelle. Dans le même volume des *Archiv für Protistenkunde* (1905) SCHUBERG a décrit exactement la même chose ; mais la structure ne serait pas du protoplasme exprimé mécaniquement ; le cil est réellement composé de deux parties, dont la plus extrême est moins colorable. L'interprétation de SCHUBERG paraît exacte.

A cette première indication de cils spéciaux pour la fixation succède un stade comme *Scyphidia* ; un rebord circulaire entoure le bouquet de cils et peut agir comme ventouse ; les cils gros, courts, serrés, sécrètent au bout un peu de matière cornée chitineuse. *Epistylis* a les mêmes caractères, mais plus accentués ; il y a un pédoncule encore assez court mais bien distinct, composé d'un faisceau de tubes cornés. — Fig. 234.

Toutes les modifications ultérieures résultent de la répartition des cils sécréteurs. Au lieu de garnir uniformément la surface basale,

ils peuvent former une spirale, ou des cercles périphériques, laissant au centre un espace vide. Cet espace peut être partiellement occupé par un prolongement protoplasmique du corps, de forme variable.

— Fig. 235.

Le terme supérieur est *Vorticella*. Au premier stade, les cils occupent toute la surface et sont fixés par leur bout au support comme chez *Scyphidia*; la sécrétion chitineuse s'allonge en tube, stade epistylis; la sécrétion se limite à quelques cils placés excentriquement; en même temps la surface basale tourne lentement sur elle-même; les bouts de tubes s'arrangent donc en une spirale contre la paroi de la gaine externe. Comme chez *Intrastylum*, il y a un cordon protoplasmique excentrique, qui montre des différenciations assez compliquées, notamment des fibres contractiles spiralées. Cette disposition des éléments, tant actifs (myonèmes, fibres contractiles), qu'inertes (bouts chitineux des tubes) amène un enroulement spiralé du tube pendant la contraction. — Fig. 236.

Cette évolution repose sur l'utilisation des cils postérieurs, d'abord probablement par un léger changement chimique qui rend leur bout visqueux et permet une fixation temporaire. Puis, à ce bout, il y a une sécrétion de chitine, qui rend la fixation permanente; le cil est devenu un organe sécréteur et la rigidité de l'enveloppe chitineuse dont il s'entoure supprime sa fonction de mouvement, sa contractilité. Cette suppression est définitive; la fonction perdue n'est plus réassumée; quand la tige devient contractile, les éléments actifs sont produits, non par des cils, mais comme formations internes d'une masse protoplasmique.

Il y a cependant un cas où la garniture de cils postérieurs semble réapparaître. Nous avons vu qu'il y a anisogamie chez les Vorticelles; quelques individus, restés ou devenus de petite taille, se détachent comme microgamètes et vont confluer avec des individus restés de taille normale et fonctionnant comme macrogamètes. Or, ces microgamètes produisent une couronne ciliée postérieure, en cercle, et motrice. L'anisogamie est certainement, dans le groupe des ciliés, une évolution indépendante, sans rapport direct et par simple analogie avec le même phénomène dans les autres groupes de Protozoaires. La macrogamète ne montre partout d'autre spécialisation

que sa taille plus grande, permettant l'accumulation de réserves nutritives; il en résulte que les macrogamètes se ressemblent. Partout aussi les microgamètes sont caractérisées par leur plus grande mobilité. Mais les groupes diffèrent entre eux, précisément par les organes locomoteurs, et l'évolution a comme matériel ces diverses organisations. Chez les Monoflagellés, la microgamète prend l'aspect trypanosome et spermatozoïde; le caractère biflagellé est souvent également conservé; chez *Vorticella*, la microgamète a l'organisation, non seulement du cilié, mais encore du sous groupe; la structure est celle du stade primitif des Péritriches, le stade trichodinaire; la couronne basale réapparaît.

FAURÉ-FRÉMIET utilise l'évolution du pédoncule pour la phylogénie; c'est parfaitement justifié, mais il y a exagération à ne considérer uniquement que ce caractère. Il se trouve amené à écarter *Trichodina*, parce que « l'organe fixateur est extrêmement compliqué et différencié », ce qui est vrai; mais ce sont des complications sur un thème primitif, le maintien de la couronne ciliaire postérieure comme formation distincte et encore fonctionnellement active; la lignée vorticelle est beaucoup plus profondément modifiée par la pédonculisation.

88. — *Acinètes*. — L'organisme acinète (*acinus*, grain de raisin, comparaison éloignée!) est une cellule avec macro- et micronucleus, fixée sur une tige et munie, au lieu de cils, de tentacules creux suceurs. — Fig. 237.

La multiplication se fait par bourgeonnement, après rétractation de tous les tentacules. Les bourgeons détachés ou larves mobiles ont une face ciliée (pas visible sur le dessin) et poussent des tentacules. Quand il y a un seul bourgeon, et de même taille que le parent, c'est en réalité une simple division transverse. Le bourgeonnement simple ou multiple peut être externe ou interne; mais, dans ce dernier cas, il y a autour du bourgeon une cavité communiquant avec le dehors; ce n'est donc pas une vraie formation endogène comme chez *Myxobolus*, mais l'invagination de la surface interne en une cavité incubatrice. — Fig. 238.

Ces jeunes issus de bourgeonnement et mobiles ne conjuguent

pas ; la conjugaison se fait entre adultes fixés ; deux individus voisins s'inclinent l'un vers l'autre et s'accolent par leurs sommets, ou par des exeroissances protoplasmiques ou par des tentacules hypertrophiés.

Hypocoma est parasite externe sur les Vorticelles ; il est libre, aplati, avec une face ciliée, et au bout de cette face, un tentacule unique. — Fig. 239.

Rhyncheta, parasite fixé entre les pattes des petits crustacés d'eau douce *Cyclops* a le corps cylindrique, non cilié, un tentacule terminal unique, très long, très mobile ; à la base il y a à l'intérieur une vacuole contractile. — Fig. 240.

Les tentacules peuvent se trouver au sommet d'une tige ; c'est la pédunculisation du bouquet tout entier ; la « trompe » ainsi formée a des canaux, correspondant aux tentacules individuels. Ces formes simulent des colonies. Dans l'espèce figurée, les individus vermiculaires sont formés par bourgeonnement ; ils ont un seul tube, avec une bouche ouverte, continuée par une vacuole allongée (MARTIN, 1910). — Fig. 241.

Parmi les Acinètes parasites, *Sphærophrya* avec plusieurs tentacules a ses larves dans d'autres infusoires, notamment *Paramœcium* ; à leur sortie elles ont d'abord été prises pour les jeunes de leur hôte et en conséquence les Acinètes ont été considérés comme les ancêtres phylogéniques des Ciliés.

Le problème des rapports des Acinètes avec un autre groupe git tout entier dans l'interprétation morphologique du tentacule. STEIN (1859) compare avec les pseudopodes des Héliozoaires ; MAUPAS (1881), RENÉ SAND (Bruxelles, 1901) décrivent même une tige axiale se continuant dans l'intérieur ; c'est probablement le canal avec du protoplasme spécialisé. On a aussi comparé avec les cils, soit un cil unique hypertrophié, soit plusieurs cils soudés ; il n'y a pas beaucoup de ressemblance et les tentacules en tous cas ne sont pas formés par des cils larvaires. Considérer les tentacules comme des formations autonomes, sans lien morphologique avec rien, n'est pas une solution.

BÜTSCHLI (1889) considère le tentacule comme la pédunculisation de la bouche d'un cilié. Il y a des Holotriches allongés, avec la

bouche au sommet d'une véritable trompe mobile, parfois avec très faible ciliation et qui ressemble d'une manière frappante à *Rhynchota*. Dans cette manière de voir, *Hypocoma* serait encore plus primitif, car il aurait conservé en partie la ciliation, et est encore libre, non fixé. BÜTSCHLI considère cette ciliation comme hypotriche; il essaye de ramener à ce type toutes les autres variétés de ciliation des larves. Le vrai arrangement hypotriche est le déplacement de la spirale adorale et non la ciliation d'une seule face; ceci est une modification, comme la ciliation en couronne, qui reste dans les limites du groupe holotriche. On peut donc dériver de ce groupe, d'autant plus qu'il n'y a pas arrangement spiral des cils. Une explication rationnelle de *Hypocoma* a été donnée par SAND : l'animal est libre sur les colonies de Vorticelles, son aplatissement et son hypotrichie sont une adaptation au support sur lequel il doit se mouvoir.

La théorie de BÜTSCHLI rend parfaitement compte des formes monotentaculées aberrantes; mais la multiplication des tentacules est une difficulté, car elle correspond morphologiquement, soit à une subdivision d'une bouche unique, soit à la néoformation de bouches nombreuses. La théorie de la multiplication des organes par subdivision, et spécialement de la bouche, joue un grand rôle chez les polypes flottants, les Siphonophores, et BÜTSCHLI cite le cas de *Vellela* et *Porpita*; mais il est douteux que cette interprétation soit exacte. BÜTSCHLI donne quelques indications sur le procédé : la vie parasitaire a développé la préhension par succion et aussi la multiplicité des suçoirs, ce qui a ensuite conduit à la fixation. C'est le rapport connu entre tentaculisation et fixation, mais renversé; généralement on considère la tentaculisation comme une conséquence de la fixation; ici, la tentaculisation préalable aurait rendu apte à la fixation.

La théorie héliozoaire de MAUPAS, surtout développé par SAND, explique au contraire facilement la multiplicité des tentacules, mais elle n'explique que cela; la ciliation des larves et de *Hypocoma*, les formes monotentaculées, les détails histologiques, tout reste en dehors.

HAECKEL (1894) prend comme ancêtre des formes à plusieurs couronnes ciliaires, dont il fait un groupe spécial des cyclotriches;

la bouche se pédonculiserait; c'est une légère variante de la dérivation holotriche.

La multiplication des Acinètes a, comme pour les autres groupes, une certaine signification. Il est remarquable que la division est restée transversale; mais elle s'est transformée en bourgeonnement multiple. L'isogamie a aussi été strictement conservée, malgré la fixation et de là résulte le singulier procédé de conjugaison entre voisins.

Il était à prévoir qu'une spécialisation comme celle des Acinètes n'est pas compatible avec de grandes modifications ultérieures; le groupe n'a pas donné de descendants. Un seul auteur fait exception: SAVILLE KENT, l'auteur d'un grand traité sur les Infusoires. Il prend une forme colonizaire (?) ou du moins à nombreux bras tentaculaires, comme « archétype des Polypes » (1886). La connaissance objective, même approfondie, et l'interprétation rationnelles, sont choses distinctes.

89. — *Origine des Ciliés.* — Il y a eu deux phylogénies, basées sur des observations erronées: par les Acinètes parasites considérées comme jeunes, par les Péridiniens considérés comme ciliotlagellés.

La question des origines a été discutée par BÜTSCHLI; les « Protozoa » du *Tierreich* datent de plus de trente ans (1881-1889); malgré les nombreux travaux plus récents, la plupart des idées générales sont restées.

Il faut écarter, du moins comme ancêtres directs, les Sarcodiales lobés et rhizopodiques; foraminifères et radiolaires, par exemple, sont des lignées dans une direction différente. Les Sarcodiales filamenteux comme *Euglypha* sont un peu moins éloignés. Les rapports sont beaucoup plus étroits avec les flagellés. En fait, le cil est un flagelle réduit, moins puissant; mais l'augmentation du nombre et la répartition générale assurent une plus grande efficacité fonctionnelle; la natation rapide, la variété de mouvement des Ciliés, contraste vivement avec l'allure plus lente des Flagellés. La multiplication seule ne semble pas suffisante; il y a des Flagellés à six flagelles avec des orientations différentes, mais avec même implantation; il faut la répartition sur toute la surface, c'est-à-dire la répartition holotriche.

Un organisme qui inaugure ce programme est *Multicilia* de CIENKOWSKI; l'animal est marin; le corps est fortement métabolique. On n'a vu ni bouche, ni nourriture solide incluse; la nutrition n'est pourtant pas végétale, car le protoplasme est incolore; il n'y a pas de vésicule contractile. Tous ces détails ne sont guère d'un infusoire; c'est un flagellé et même un flagellé inférieur. Mais les organes locomoteurs sont nombreux, épars sur tout le corps; leur fonctionnement semble tenir le milieu entre le flagelle et le cil, leurs mouvements sont assez lents. — Fig. 242.

DOFLEIN (1911) admet *Multicilia* comme une forme primitive, mais la dérive de flagellés à nutrition végétale. De l'autre côté, il la relie aux infusoires ciliés par des formes comme *Opalina*. Cette espèce habite le rectum de la grenouille. Il n'y a pas de bouche, la nutrition se fait par osmose. — Fig. 243.

La division est multiple, les individus en E se divisent encore une fois; le produit est pratiquement un grand nombre de spores; ces spores et non les individus adultes se réunissent par copulation, et se confondent au lieu de se séparer. Les caractères structuraux sont certainement beaucoup plus simples (absence de bouche); l'ontogénie est celle d'un flagellé et non d'un infusoire; mais il semble clair que les deux sont la conséquence du parasitisme. Ces altérations secondaires du type cilié, interprétées comme caractères ancestraux, conduisent forcément à une généalogie inexacte.

Ce qui domine toute l'organisation ciliée, c'est la nutrition animale et tout spécialement chez les Holotriches les plus simples, même le régime carnivore chasseur macrophage. C'est pour ce régime que la bouche rudimentaire des flagellés s'est développée et perfectionnée et la multiplication des flagelles en cils a donné au poursuivant la rapidité nécessaire pour une chasse fructueuse. C'est par de tels organismes que les Ciliés se rattachent à quelque chose et sous ce rapport *Multicilia*, dépourvue de bouche, est un assez mauvais ancêtre. L'adoption d'un régime microphage se manifeste par le déplacement latéral de la bouche (*Paramæcium*), puis par la constitution d'une zone adorale.

Comme conséquence de leur haute spécialisation anatomique, les Ciliés sont restés une branche terminale. Ici aussi, SAVILLE KENT est

le seul auteur qui leur attribue des descendants phylogéniques : chacun des grands groupes d'Infusoires serait l'ancêtre de groupe métazoaires. La discussion de ces opinions ne présenterait aucune utilité.

Protozoaires en général.

90. — *Classification.* — La subdivision des Protozoaires est essentiellement basée sur les organes locomoteurs et les noms mêmes des groupes, rappellent le caractère : Sarcodaires, Flagellés, Ciliés ; la seule exception est le groupe des Sporozoaires, à locomotion aberrante, mais comme modification secondaire de l'un ou l'autre des modes normaux, certainement pas comme mode original et primitif.

Le pseudopode paraît, sans conteste, le mode le plus simple ; il n'y a ni permanence, ni localisation. Tel est le cas pour les pseudopodes lobés. Mais la notion de podostylie est si importante, parce qu'elle introduit l'idée de stabilité ; *Gromia* et surtout *Lieberkühnia* sont probants à cet égard ; de même *Haeckelina*, les Astorhizides et *Rhabdammina*. Toute la morphologie des Foraminifères devrait reposer sur cet élément fixe ; c'est ce qui a été tenté dans cet exposé.

Il n'y a pas d'autre moyen de considérer le flagelle, que comme un pseudopode spécialisé, devenu permanent ; les deux notions, permanence et spécialisation, sont connexes. *Amoeba radiosa* et les filopodes (*Euglypha*) indiquent la voie suivie. Les Mastigamibes sont plus intéressant encore, par la coexistence des deux sortes d'organes établissant la transition vers les Flagellés normaux. Le flagelle des Mastigamibes apparaît comme producteur de courant nutritif, la préhension proprement dite de la proie continuant à se faire par les pseudopodes ; la localisation de cette captation à la base du flagelle a amené la formation d'une bouche et la disparition des autres pseudopodes, laissant en évidence un seul ou un petit nombre de flagelles, compensant par leur plus grande efficacité individuelle, la réduction du nombre des organes.

A son tour, le cil est une transformation du flagelle, transformation plutôt régressive, car il y a réduction de taille, mais compensée par leur multiplication et leur répartition sur tout le corps.

Sous ce rapport, l'évolution du flagellé en cilié est l'inverse de l'évolution du sarcodinaire à nombreux pseudopodes en flagellé.

Les classifications basées sur les variations d'un seul caractère ont généralement l'avantage de la netteté. Toutefois, au point de vue de la logique pure, c'est une erreur de s'en tenir à un caractère unique; les autres doivent aussi être pris en considération.

La nutrition du protozoaire est particulière ou molaire (dans le sens donné à ce mot par la physique); c'est l'ingestion de morceaux de matière organique. Ici aussi les Sarcodinaires semblent incontestablement retenir le mode le plus primitif: un enrobement de la proie par le protoplasme capteur. La bouche, comme orifice permanent d'ingestion, est un perfectionnement qui se montre chez les flagellés et persiste chez les ciliés, avec une infinité de modifications adaptatives, dont la principale est une question de taille de la proie: microphagie et macrophagie. L'organe disparaît dans des régimes spéciaux: saprophytisme, parasitisme, nutrition végétale. Mais sa présence dans quelques cas, soit encore bien développée, soit à l'état rudimentaire, démontre que ces régimes sont le résultat d'une modification secondaire. La plus importante de ces modifications est le régime de végétal, avec utilisation de la lumière solaire par des chromatophores. Dans les grandes lignes, l'évolution des rares organes de nutrition chez les protozoaires, confirme la série établie par la considération des organes locomoteurs; on a successivement Sarcodinaires, Flagellés et Ciliés.

Les organes de reproduction ne donnent pas de résultat net. Le noyau joue le rôle principal mais il est aussi le régulateur des autres fonctions, le mouvement et l'assimilation. Il y a cependant des spécialisations qui semblent zoologiquement réparties: le blépharoplaste chez les flagellés, organe de mouvement par ses rapports constants de position à la base des flagelles; les micronucleus des ciliés, plus spécialement reproducteur. Les phénomènes de reproduction se compliquent par la division agame, qui peut prendre les formes les plus variées, donner deux moitiés égales, ou un nombre considérable de spores de petite taille. Dans ce dernier cas, il y a une différence considérable de taille entre la spore et l'adulte, de façon qu'il y a plus ou moins un développement individuel, une ontogénie. Ce qu'il y a de

plus important, c'est la copulation ; une néo-formation de noyaux par mélange de deux individus distincts ; il n'y a pas de doute que c'est le commencement du phénomène de la sexualité des Métazoaires. La copulation manque uniquement chez les formes tout à fait simples (originelles ou par régression ?) : les Spirochètes et les Bactéries.

Un fait remarquable est la constance de direction du plan de la division. Indéterminable chez les Sarcodaires amorphes, aussitôt qu'il y a une polarité de l'organisme, le plan de division devient fixe : longitudinal chez les Flagellés, transversal chez les Ciliés.

91. — *Ontogénie*. — Les faits ne sont pas aussi simples. L'organisme ne reste pas semblable à lui-même et présente des formes diverses aux diverses phases de son existence ; des sarcodaires ont des spores flagellées (Amibes, foraminifères, radiolaires) et réciproquement des flagellés sont à un moment donné des sarcodaires ; les deux se rencontrent aussi chez les Sporozoaires ; les Ciliés sont seuls à maintenir leur type constant. Ce mélange de caractères brouille toutes les comparaisons.

Il en est de même pour les animaux supérieurs, les Métazoaires ; mais dans la série des nombreuses modifications, il y a un stade déterminable comme point de départ, sans conteste possible. L'œuf fécondé se distingue par sa taille, par son origine, par son unicellularité, de tous les autres stades ; la distinction est possible par la pluricellularité qu'atteint l'organisme. Il y a une autre considération encore : la constitution d'un soma périssable, la mort coupe la continuité des phénomènes. L'existence d'un individu est donc nettement délimitée des deux côtés ; on sait quand il commence, on sait quand il finit. Au contraire, chez le Protozoaire, il y a toujours unicellularité, pas de soma périssable et la continuité des phénomènes d'existence.

Chez les Métazoaires, deux faits sont liés : le nouvel individu unicellulaire résulte d'une conjugaison sexuelle ; en d'autres termes, la conjugaison est indissolublement liée à un certain stade du développement individuel ; elle a une place fixe dans l'ontogénie. Il y a aussi une conjugaison chez les Protozoaires, qui est absolument l'homologue de celle des Métazoaires ; ou plutôt celle des Métazoaires est la continuation directe de celle des Protozoaires. Mais elle n'est pas liée

à un stade déterminé; tantôt elle se produit entre individus âgés et de grande taille, tantôt entre des spores tout juste formées et qui semblent ne se former que dans ce but, tandis que d'autres spores ne sont pas conjugantes et servent à la multiplication agame. C'est dans ce sens qu'on peut dire qu'il n'y a pas d'ontogénie chez les Protozoaires, comparable à celle des Métazoaires.

La production d'éléments copulateurs chez les Métazoaires est la maturité sexuelle, le terme, sinon de l'existence de l'individu, du moins de son développement; cette maturité est l'état adulte, correspondant à la plus grande complication structurale. Mais en même temps, les éléments copulants sont tout ce qu'il y a de plus simple, unicellulaires. Pour ces deux causes, l'ontogénie est donc nécessairement une complication graduelle. La signification est des plus importantes, car elle est régie par la loi biogénétique fondamentale, le rappel héréditaire des stades antérieurs de la phylogénie. Supprimez par la pensée ces causes; admettez une multiplication possible à divers stades et non par des éléments simples unicellulaires, les conditions de la loi biogénétique n'existent plus; et nous voyons en effet, chez les Métazoaires, les divers modes de multiplication agame par bourgeonnement, division, aussi les phénomènes de régénération après amputation, ne plus se conformer à cette loi, ne pas être parallèles au développement par œuf et ne pas fournir des renseignements utilisables pour la phylogénie. Le cas est à peu près le même chez les Protozoaires et des spécialistes comme BÜTSCHLI ont prétendu que la loi biogénétique d'hérédité ne s'appliquait pas à ce groupe.

BÜTSCHLI explique les stades successifs dans l'ontogénie des Protozoaires en prenant comme point de départ phylogénique, non les sarcodaires ni les flagellés, mais les mastigamibes ayant à la fois les deux espèces d'organes de locomotion, les pseudopodes et les flagellés. De cette forme primitive auraient divergé deux groupes. Dans l'un, les pseudopodes seuls se sont développés et ont donné le sarcodaire; l'autre, par une modification inverse, a perdu les pseudopodes et développé les flagelles. Mais dans les deux groupes, l'organe sacrifié n'est pas toujours complètement perdu; il est encore occasionnellement employé comme organe temporaire, pendant une période réduite de l'existence, période beaucoup plus courte que

l'autre. Il voit dans cette théorie le moyen d'expliquer les stades, sans devoir recourir à la loi biogénétique. Ceci ne semble pas très clair; les stades aberrants dans les deux groupes viendraient de l'ancêtre commun; mais alors il y a rappel héréditaire; ce qui est vrai, c'est que la succession des stades n'aurait plus de signification.

On peut concevoir les choses beaucoup plus simplement. La série sarcodiale-flagellé-cilié reste; le passage du sarcodiale au flagellé est très bien jalonné par les mastigamibes et *Monas*, non seulement pour les organes locomoteurs, mais aussi pour la bouche. Mais la formation d'un flagelle aux dépens d'un pseudopode est chose si facile, qu'elle a pu se produire nombre de fois. Les spores flagellées des divers sarcodiales seraient de ces néo-formations indépendantes, tantôt pour la dissémination de l'espèce quand elle est peu mobile (foraminifères), tantôt pour la multiplication agame de formes trop compliquées pour se diviser, ou pour la conjugaison entre formes compliquées. Ces stades pseudo-larvaires n'ont donc aucune signification phylogénique. De même, le stade amœboïde chez beaucoup de flagellés peut avoir été secondairement intercalé. Il y a, du reste, la même chose chez les Métazoaires; mais la simplicité et la plasticité de l'organisme protozoaire peuvent avoir rendus les cas proportionnellement plus nombreux. BÜTSCHLI a raison de leur dénier une signification; mais il ne s'en suit nullement que tous les stades ontogéniques doivent être considérés de même. Pour les stades ciliés des Acinètes, DORLEIN rappelle qu'il y a aussi un stade cilié chez les algues; mais BÜTSCHLI base précisément sur la ciliation d'une seule face, la dérivation d'hypotriches et d'autres considérations viennent appuyer cette phylogénie. Nous avons retenu comme phylétique, le cercle cilié des microgamètes de Vorticelles, parce que ce cercle postérieur joue un rôle important dans l'évolution des péritriches. Il n'y a pas de règle fixe; chaque cas doit être examiné en lui-même, en tenant compte de tous les éléments d'information.

92. — *Forme primitive.* — Nous prenons donc comme point de départ les sarcodiales lobés; il y a pourtant des formes plus simples, les microbes, par exemple, dépourvus de noyau. Mais nous avons vu

que cette simplicité peut être considérée comme le résultat d'une régression, de l'éparpillement chromidial du noyau. Si cette interprétation, douteuse comme toutes les interprétations de ce genre, n'était pas admise, les microbes viendraient en première ligne. Les formes nucléées en dériveraient par condensation de la matière chromidiale en une masse nettement délimitée. On a aussi émis l'hypothèse que le microbe est de la matière nucléaire seule, le protoplasme étant une formation ultérieure, une spécialisation produite par le noyau. En tout cas, une amibe, avec sa structure déjà nettement cellulaire, son noyau distinct du protoplasme, est déjà quelque chose de relativement très compliqué et le résultat d'une longue évolution. Ce qu'il serait surtout important de connaître, c'est l'ancêtre, la forme encore plus simple dont l'amibe est dérivée.

Mais cela serait le premier être vivant, l'origine de la vie. Dans le présent ouvrage, nous n'avons pas reculé devant les hypothèses, au contraire, le but principal a été de donner, moins les faits que les explications; mais il fallait bien donner les faits qu'il s'agissait d'expliquer. Les hypothèses sont faites pour combler les vides de nos connaissances, de façon à rétablir la continuité des phénomènes; mais on aura pu constater que toutes ces hypothèses reposent en somme sur une base concrète, qu'elles ne sont que l'extension ou la liaison de faits réels. Le public est dans l'erreur, quand il croit que les hypothèses sont de l'imagination pure, entièrement en l'air. Mais pour la question de l'origine de la vie, nous manquons absolument de point de repère et de tout élément de comparaison. La vie a apparu sur le globe à une époque excessivement reculée, bien au delà de la période cambrienne, la première fossilifère. Nous pouvons dire seulement avec quelque degré de probabilité, qu'à un moment donné, sous certaines conditions, des éléments se sont combinés et ont donné la matière vivante; c'est l'hypothèse nécessaire de la génération spontanée. L'hypothèse d'un ensemencement de notre globe par des poussières météoriques n'est qu'un virement de la difficulté; cette hypothèse a été reprise dernièrement par le chimiste ARRHENIUS, utilisant l'action mécanique de la lumière, la pression lumineuse pour faire voyager cette poussière organisée dans les espaces interplanétaires. Avec tout le respect qu'on doit au grand

nom d'ARRHENIUS (théorie des solutions, ionisation), ce n'est en somme qu'un jeu de physicien.

Il y a même exagération à appliquer la dénomination d'hypothèse à la génération spontanée ; car ce n'est pas une explication, c'est simplement l'énoncé du problème ; c'est une demande sans réponse. Et aussitôt d'autres demandes se pressent, également insolubles. Ces conditions favorables, d'ailleurs parfaitement indéterminées (sauf des limites de température et de composition atmosphérique) se sont-elles produites une seule fois dans l'histoire du globe ou se sont-elles réalisées plusieurs fois ? Le botaniste NAEGELI (1884) dit : plusieurs fois ; et voilà pourquoi il y a encore des formes simples, des protozoaires, les derniers venus, une fournée qui n'a pas eu le temps d'évoluer ; c'est à peu près la même idée que les « Neulinge » de RHUMBLER. — La matière vivante a-t-elle été comme un précipité chimique continu (*Bathybius* !) ou fragmentée ? — Y avait-il des matières différentes, se mangeant l'une l'autre, et dans ce cas, comment s'est établie la nutrition végétale, le pouvoir d'utiliser la lumière solaire pour faire de la matière vivante et renouveler constamment le stock ? — Mais tout cela est accessoire, des variations de la question suprême : Qu'est-ce que la vie ? La seule réponse possible est que la vie est un mystère. C'est le propre du savant d'user d'une philosophie, que les philosophes de profession ne pratiquent pas : de savoir ignorer.

NOTES

§ 4, p. 7. — Générations de *Paramæcium* en cultures. Au 1^{er} novembre 1912, WOODRUFF était arrivé à 3,440 générations. Le nombre des individus aurait été 2 élevé à cette puissance, représentant une masse 10^{1000} celle de la Terre. W. a commencé par déclarer que les résultats des expérimentateurs antérieurs montrent que « le rôle le plus important de la conjugaison est l'accomplissement d'une nécessité physiologique périodique inéluctable (*unausbleiblich*) de la substance vivante, ayant pour effet un renouvellement de la force vitale de la cellule ». Mais de ses propres expériences il conclut que le dépérissement par vieillesse et le besoin de fécondation ne se manifestent pas dans des conditions favorables et ne sont pas des propriétés essentielles de la matière vivante. — Yale University, Newhaven, Connecticut. — BIOLOGISCHES CENTRALBLATT, 20 janvier 1913.

§ 30, p. 59. — RHUMBLER (PLANCTON, 1913, p. 359) utilise *Saccammina* pour expliquer l'origine de la polypodostylie. La solidité de plus en plus grande par épaissement des matériaux (empâtement) ou dureté du ciment, rendait graduellement plus difficile la démolition totale de l'enveloppe; la destruction se limite à quelques points, comme pour le seul pseudopode de *Saccammina*. Il est facile de concevoir ce pseudopode temporaire devenant permanent et s'entourant d'une gaine; cette permanence supprimerait la dissolution générale et une nouvelle lorication, comme procédés compliqués et devenus inutiles; car l'augmentation de taille peut maintenant se faire par accroissement distal des tubes, c'est-à-dire par leur allongement. Cette explication est très ingénieuse et rend parfaitement compte de tous les détails de structure de *Rhabdammina*; ce genre est d'ailleurs cité; elle s'applique également à *Astorhiza*, où le renforcement se fait par l'accumulation de matériaux et l'épaississement des parois.

A mon avis, il y a pourtant une difficulté à cette dérivation: la présence d'un pylome unique, qui devrait disparaître ou se transformer en une des gaines podostylaires. Mais précisément *Saccammina* permet de tourner cette difficulté, à cause de son stade ontogénique « *psammosphæra* » non pylomé.

Il suffit d'admettre la formation des gros pseudopodes collecteurs de sable, à ce premier stade; d'où résulterait la suppression du stade suivant, pylomé.

Saccamina a été mentionné au § 30, traitant de divers polystylopes et immédiatement après *Thuramina*, toutefois sans attacher à ce rapprochement une signification de parenté; les considérations de RHUMBLER mettent encore mieux en évidence les grandes différences, et le genre serait mieux à sa place parmi les thécamibes primitifs, au § 17, pour la coquille, s'il n'y avait pas la distinction essentielle de l'allure des pseudopodes, réticulaires et pas simplement lobés; il faut donc maintenir parmi les foraminifères, mais comme forme tout à fait primitive; c'est, du reste, la place qui lui est généralement assignée.

Quand les polystylopes sont pris comme point de départ, les monostylopes en dérivent facilement, comme je l'ai expliqué dans une note de 1904 et dans le présent ouvrage; à présent, le point de départ serait une forme monopylomée, qui pourrait être considérée comme monostylope; le résultat d'une longue évolution serait donc le retour au point de départ. Mais on peut se demander si *Saccamina* avait déjà un podostyle protoplasmique spécialisé et permanent, et la désaggrégation occasionnelle de la coquille rend une pareille structure peu probable. Monopylomie et monostylopie ne sont pas synonymes; c'est la permanence du tronc protoplasmique, la matière vivante, qui a naturellement rendu possible la formation des gaines rayonnées. L'hypothèse du pseudopode capteur permet de comprendre la formation d'un certain nombre de pareils rayons, donc la polystylopie, et aussi leur position marginale, donc la forme astrorhize. Le reste de l'évolution continue comme admis ci-dessus. Je suis ici d'accord avec RHUMBLER, qui accepte complètement les conclusions du travail de 1904.

§ 31, p. 61. — Pour les divers modes de formation des enveloppes, il n'y a pas beaucoup de faits observés utilisables, et encore moins de faits établis expérimentalement; les opinions sont donc forcément plutôt des considérations théoriques. LISTER (1903) et RHUMBLER (1913) nomment « expansion » l'augmentation de taille des enveloppes membraneuses; c'est en réalité l'intussusception des physiologistes et des histologistes; j'ai remplacé ce grand vocable un peu trop technique par « croissance intercalaire continue ». Mais RHUMBLER réserve ce terme pour la lorication de *Saccamina*; il y a donc entre nous confusion dans les termes, mais accord pour les idées; et certainement l'application de RHUMBLER vaut mieux. Cet auteur distingue comme troisième mode la croissance appositionnelle: l'allongement des tubes podostylaires, la polythalamie des foraminifères en général; il y voit une conséquence de la dureté de l'enveloppe.

LISTER traite d'hypothèse la lorication périodique de *Saccamina*; en effet, cette désaggrégation n'a pas été vue, mais c'est aller un peu loin que

de qualifier en outre cette hypothèse d'improbable. L'argument est que la croissance des os vertébrés et de la coquille calcaire pure des foraminifères, malgré la rigidité, montrent des changements structuraux; mais cela ne semble pas bien comparable à une coquille rigide en mosaïque, où il y a un élément étranger non modifiable.

§ 33, p. 66. — La question de l'Eozoon a été reprise par R. KIRKPATRICK (ANNALS AND MAGAZINE OF NATURAL HISTORY, septembre et octobre 1912, plus deux brochures *The Nummulosphere* de 1913). Une objection contre l'interprétation de CARPENTER était le volume relativement énorme des chambres d'Eozoon, les bandes de serpentine. D'après KIRKPATRICK, ce ne seraient pas réellement des chambres normales, mais des accumulations de foraminifères individuels, des coquilles nummulides assez plates, empilées comme des rouleaux ou cartouches de pièces de monnaie. Ces coquilles nummulides présenteraient sur leur bord quelques perforations et au centre un ombilic percé, à travers lequel passerait un cordon protoplasmique ou stolon. Ces piles de coquilles s'entourent d'un squelette supplémentaire canaliculé; dans les parois de ces canaux, on distinguerait des anneaux ou des demi-anneaux silicifiés; on retrouverait les mêmes anneaux mais en chitine, chez des formes fixées irrégulières actuelles du genre *Polytrema*. Eozoon serait donc un groupement de colonies de nummulides. L'auteur a beaucoup varié dans ses interprétations successives et chaque travail apporte des rectifications considérables aux précédents.

Les dernières publications sont plus étonnantes encore. La structure composée nummulide ne se limiterait pas aux exemplaires laurentiens d'Eozoon; elle serait extrêmement répandue, pour ainsi dire générale, car dans les dépôts de tous les âges géologiques, dans le sable de nos plages, on retrouverait des traces des disques nummulides. Non seulement les roches neptuniennes en sont farcies, mais aussi les roches considérées comme pluto-niennes, les granits, les basaltes, les bombes volcaniques (*Eozoon vesuvi*) et même les météorites, La Terre est une « nummulosphère ».

L'auteur explique ces choses extraordinaires par l'admission vers le début de la vie sur le globe, d'une période de multiplication intense de ces formes nummulides, en couches tellement épaisses que toutes les couches connues sont le résultat de leur métamorphisme (granit et gneiss) ou de leur désintégration. Nous ne connaîtrions donc plus de roches réellement azoïques. Les volcans ramènent des parties des couches traversées par le filon ou la cheminée d'évacuation; de même les météorites seraient des matériaux d'origine terrestre lancés dans les espaces planétaires par des explosions.

L'auteur est attaché au « Natural History Museum » de Londres et a les spongiaires et les foraminifères dans son département; il est connu par de nombreux travaux descriptifs et systématiques; ce n'est donc pas la base des

connaissances objectives qui fait défaut. Malgré toutes ces qualifications, les résultats annoncés sont tellement en dehors des prévisions, qu'ils semblent bien improbables.

§ 38, p. 79. — Les notions de flexostylie et d'orthostylie ont été proposées par l'auteur en décembre 1902. M. HARTOG reprend le terme podostyle (CAMBRIDGE NAT. HIST., 1906) et fait observer que flexostylie est du grec et du latin, combinaison hybride contraire aux règles de la linguistique et qu'il faudrait dire campylostyle (ENCYCLOPÆDIA BRITANNICA). Dans la première partie des Foraminifères du PLANKTON (1909), RHUMBLER dénie toute valeur systématique à la flexostylie, à cause de l'orthostylie des microsphères, et à l'imperforation à cause des perforations chez *Peneroplis*. En outre, les deux notions ne seraient pas connexes. « On peut bien dire que tous les flexostyles « sont des miliolides, mais non que tous les miliolides sont flexostyles, « comme KEMNA pense pouvoir le faire » (p. 30).

Dans le deuxième volume (1913, p. 475). RHUMBLER déclare comme de prime abord certain, que les orbitolides sont à rattacher directement aux miliolides, car les deux ont le col de la mégalosphère flexostyle, ce qui est un criterium très marquant (*hervorstechend*) et qui manque à toutes les autres familles. Il rappelle que LÜHE (*Protozoa, Handbuch der Morphologie* de LANG, 1913) réunit les deux comme « Flexostylidia ».

Dans ce traité (p. 24), le groupe des *Flexostylidia* comprend les miliolides et les orbitolides, mais à ces derniers est adjoind, comme stade calcaire perforé *Orbitoides*, qui serait donc un flexostyle perforé.

Il résulte de cet exposé que, s'il y a un certain revirement dans les opinions de RHUMBLER, cependant les notions sont loin d'être généralement acceptées. Les prendre pour base de l'exposé, comme cela a été fait ici, n'est donc pas entièrement conforme à l'état de la science. Mais le caractère zoologiquement aberrant et irrégulier, et aussi manifestement secondaire des perforations chez les miliolides, enlève la valeur d'une objection radicale; l'orthostylie de la microsphère se comprend aussi par l'explication fournie. Il m'a semblé justifié, dans ces conditions, d'utiliser une donnée morphologique importante, et qui permet pour les foraminifères, une compréhension rationnelle.

Il est difficile de comprendre comment *Orbitoides* peut être considéré comme un flexostyle. Cette forme a fait l'objet de quatre mémoires de SCHLUMBERGER dans le BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ GÉOLOGIQUE DE FRANCE (1901-1904) : l'orthostylie de la loge centrale est absolument claire. Avant la croissance cyclique, il y a une période de croissance spiralée, mais ce n'est pas le col continu, infléchi, flexostyle de la loge primitive; c'est une série de chambres parfaitement délimitées. Reprenant l'argumentation de RHUMBLER on pourrait dire que si tout flexostyle est une spirale, toute spirale n'est pas

nécessairement un flexostyle. *Orbitoïdes* est certainement mal placé. Voir ANNALES SOC. ZOOL. ET MALAC. DE BELGIQUE, 1914.

§ 49. p. 101. — Les Astrosphérides de la *Tiefseeexpedition* allemande ont été étudiés par H. MAST (1910). L'auteur rappelle que HERTWIG dérivait les diverses formes de pores, de la maille hexagonale épaissie, surtout dans les angles pour former les pores ronds. MAST attribue quelques cas de pores ronds avec cadre hexagonal, à la superposition de deux coquilles soudées; ce n'est pas absolument impossible, mais la démonstration n'est nullement concluante; chez les astrosphérides et surtout dans les autres groupes, les formes à une seule coquille et avec ce stade de maillage, sont fréquentes et démontrent l'indépendance de ce stade.

Pour les astrosphérides à plusieurs coquilles, MAST distingue les enveloppes résultant de l'anastomose des ramifications des piquants principaux, nos coquilles apophysaires; pour lui : coquilles tertiaires.

Les coquilles secondaires résulteraient de la ramification des piquants secondaires; nous avons dénommé ces piquants secondaires, des épines; elles sont les barres de connection indispensables pour solidariser les diverses enveloppes, surtout en l'absence de piquants principaux (*Liosphæra*, fig. 97; *Cromyotractus*, fig. 115). Dans notre manière de concevoir les choses, ces piquants sont entre deux enveloppes consécutives, saillies de la plus interne, ne se prolongeant pas nécessairement au delà de l'externe du couple, comme le font les piquants principaux. MAST arrive à une conclusion à peu près analogue : la formation d'une « Sekundärschale » est unique; elle ne peut pas se répéter; deux coquilles secondaires successives sont impossibles; mais chacune des enveloppes peut théoriquement donner naissance à une enveloppe secondaire. Supposons un organisme avec deux coquilles; l'externe peut former une enveloppe secondaire en dehors, donc la plus externe de toutes; l'interne peut faire la même chose et produire une coquille entre elle-même et la primitive externe; des quatre enveloppes, numérotant vers l'extérieur, 1 et 3 sont les primitives, 2 et 4 les secondaires. La conception de MAST revient à dénier à une coquille secondaire, la faculté de produire de nouvelles épines à sa surface; il se peut que ce soit le cas chez les astrosphérides, mais ce n'est certainement pas le cas chez les autres groupes; il suffit de voir *Cromyotractus* (fig. 115) et toute la série des prunoïdes et des discoïdes. On ne peut donc pas généraliser; il est vrai que MAST ne le fait pas; mais il ne fait pas non plus des réserves.

Parmi les diverses enveloppes, il y en a d'ordinaire une plus épaisse et plus solide et qui est l'attache des piquants principaux; elle seule serait à homologuer avec l'enveloppe unique des formes à une seule coquille et, pour cette raison, elle est nommée « Primärschale ». Il n'est pas dit si, ontogéniquement, elle est aussi la première formée, ce qui entraînerait la formation

des plus internes comme s'étant produite après. Dans l'impossibilité d'observations embryologiques directes, on ne peut invoquer que des considérations d'anatomie comparée, et il n'y a dans la littérature aucun détail interprétable dans ce sens. MAST estime « que, tout bien considéré, le squelette dans son « entier ne résulte pas de la formation successive des diverses enveloppes, « mais d'une formation continue (en une fois?) et extraordinairement « rapide ». Il se base sur l'état complet du squelette chez des formes de très petite taille avec capsule centrale et noyau aussi encore très petits; il signale, du reste, que cette conclusion va à l'encontre des idées reçues.

Aucune importance n'est accordée à la situation des coquilles par rapport à la capsule centrale, la distinction de HAECKEL en « Markschalen » et « Rindenschalen »; mais la dénomination de Markschale est conservée pour les enveloppes à l'intérieur de la coquille principale ou primaire. Ce terme, ainsi détourné de sa signification primitive, peut prêter à confusion.

Le travail est très intéressant, mais le groupe des astrosphérides est précisément celui qui donne le plus de complications et qui par là masque plus ou moins les relations primitives; MAST le considère cependant comme primitif. Nous renvoyons au texte général pour cette question.

§ 66, p. 140. — RICHARD EHRLICH (BIOLOGISCHES CENTRALBLATT, 1908, XXVIII) remarque la formation de saillies en piquant sur la paroi du corps sous la collerette, saillies qui sont la coupe optique d'une membrane temporairement écartée; elles se montrent successivement d'un côté et de l'autre et chaque fois à un niveau un peu plus bas; l'aspect est tout à fait d'un corps descendant suivant une gouttière spirale qu'il décolle de la paroi et rend visible au moment de son passage. La note est courte, mais elle paraît très démonstrative.

Cependant les résultats de BURCK pour la structure de la collerette des Choanoflagellés ont été confirmés par KARL GRIESZMANN (ARCHIV FÜR PROTISTENKUNDE, novembre 1913, vol. 32). L'enveloppe muqueuse, au moins dans sa partie supérieure, serait protoplasmique et participe plus activement à l'ingestion. La défécation n'est pas localisée dans la portion apicale délimitée par l'entonnoir. Il est à remarquer qu'une enveloppe protoplasmique et active ressemble beaucoup à un entonnoir.

§ 69, p. 148. — Chez *Pandorina morum*, les gamètes sont de trois tailles différentes : petits, moyens et grands. Les petits peuvent conjuguer entre eux et alors il y a isogamie; ils peuvent aussi conjuguer avec les deux autres et alors il y a anisogamie, le petit élément pouvant être considéré comme mâle. Les moyens peuvent également conjuguer isogamiquement entre eux et anisogamiquement avec les grands. Les grands ne peuvent pas conjuguer entre eux, mais avec les deux autres formes; ils sont donc toujours femelle

ou œuf. C'est un stade évolutif intermédiaire de la sexualité des plus intéressants. Une spécialisation de plus en plus accusée aura le double effet d'éliminer la forme de taille moyenne indifférente et de supprimer l'isogamie des petits, comme elle est déjà supprimée chez les grands. — Cité par MARCUS HARTOG (*Problems of life and reproduction*, p. 14, 1913).

§ 85, p. 181. — Les Oligotriches de la panse des ruminants, « Ophryoscolécides », ont des pointes toujours dirigées en arrière; ce serait un appareil récurrent pour empêcher l'animal d'être refoulé en arrière par les mouvements de la masse nutritive au milieu de laquelle il doit se frayer un chemin. Leur rôle dans la digestion de l'hôte ne serait pas négligeable; les infusoires attaquaient la cellulose des membranes cellulaires végétales, autrement non digestible. (R. BRAUNE, *ARCHIV PROT.*, novembre 1913). Les infusoires sont aussi nombreux et de la même forme spéciale dans le volumineux cœcum du cheval. Chez les animaux supérieurs, les microbes du tube intestinal ont aussi été considérés comme aidant à la digestion; PASTEUR avait même admis comme possible qu'une asepsie sévère pourrait entraver le développement du jeune. L'expérience a été faite sur des poulets; malgré l'absence constatée de tout microbe, le développement a été normal.

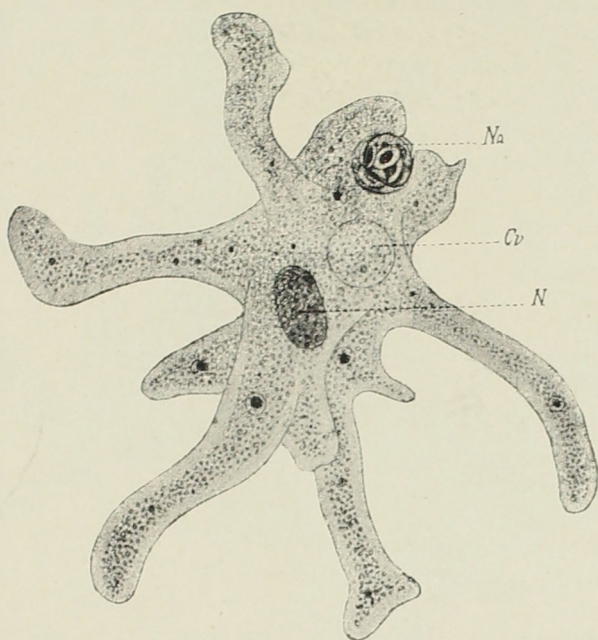


Fig. 1. — *Amœba proteus*, page 2; d'après le vivant, par DOFLEIN. — *Na* = Un groupe d'algues ingéré comme nourriture, le protoplasme n'est pas encore complètement refermé. — *Cv* = Vacuole contractile. — *N* = Noyau. — Les pseudopodes sont de longues digitations assez épaisses.

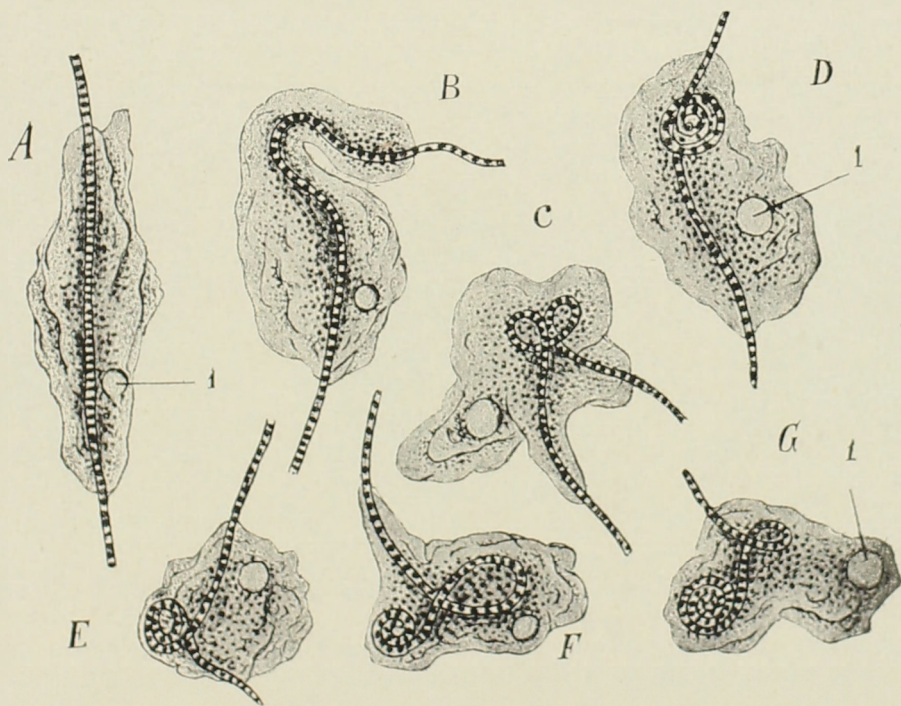


Fig. 2. — *Amœba verrucosa*, page 3; d'après RIUMBLER. — Ingestion d'un long filament, algue bleue ou oscillaire; stades successifs A à G. L'Amibe commence par s'étaler le long du filament, puis se recourbe en faisant un pli aigu. Pseudopodes en lobes larges peu élevés.

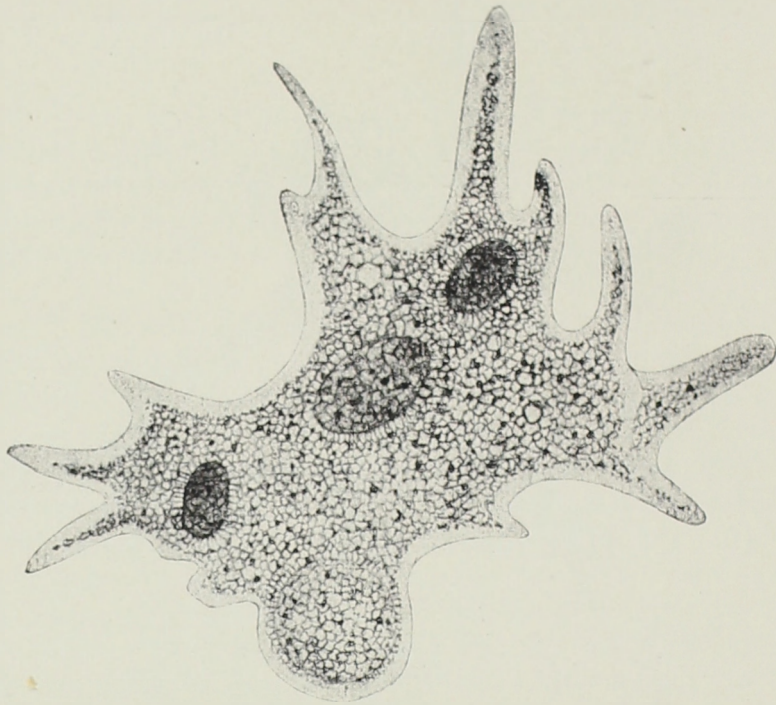


Fig. 3. — *Amoeba vespertilio*, page 15. — Constitution vacuolaire du protoplasme; les vacuoles en palissade autour des inclusions. Probablement le noyau est au milieu; les deux inclusions latérales seront nutritives; la sphère saillante sur le bord inférieur est une vacuole contractile qui va crever. Figure originale de DOBLEIN « Protozoenkunde ».

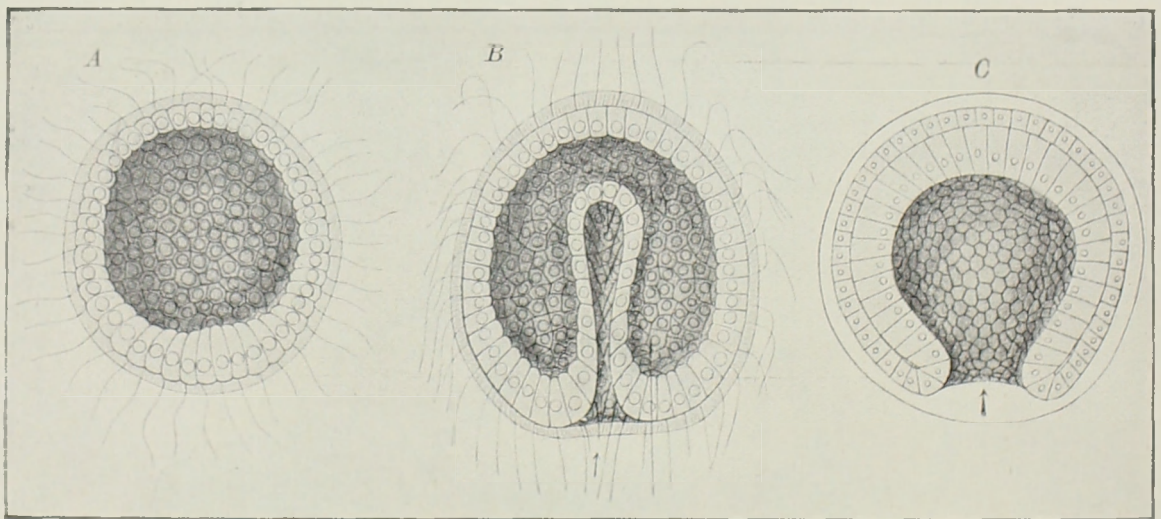


Fig. 4. — Gastrula, page 17. — A = Blastula d'ophiure, étoile de mer à bras grêles; sphère ciliée creuse avec mince couche externe gélatineuse. — B = Gastrula d'ophiure. — C = Gastrula d'Amphioxus encore dans l'œuf.

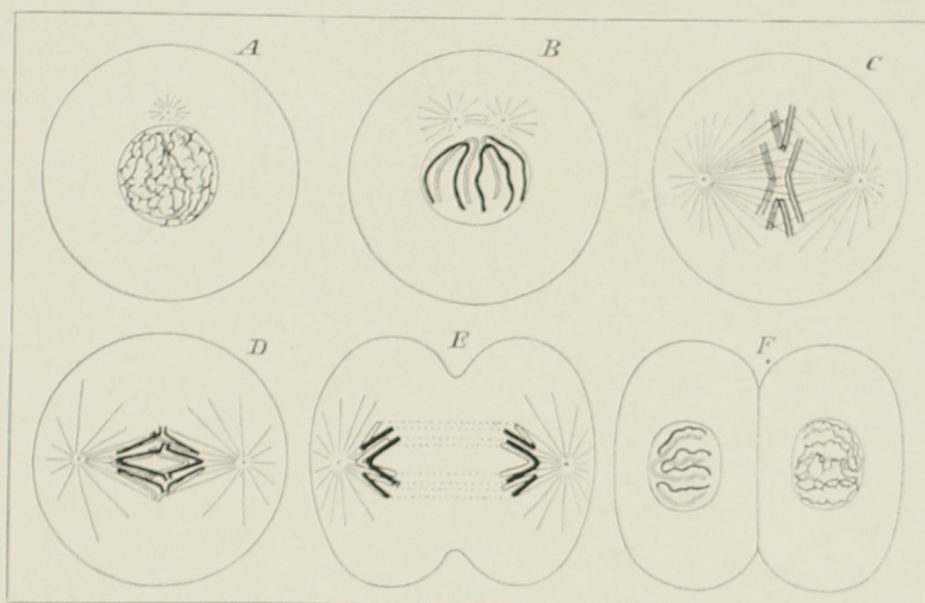


Fig. 5. — Schéma de la division mitotique pour un noyau à quatre chromosomes, page 19. — En A, le grand cercle est le contour de la cellule; le noyau est au centre, l'aster au dessus.

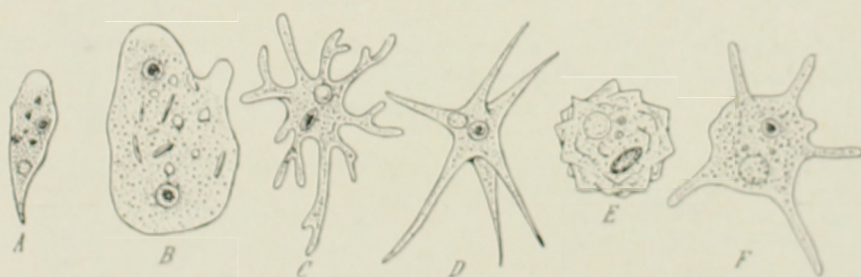


Fig. 7. — Diverses Amibes, page 25; d'après nature par DOBLEIN. — A = *Amoeba limax*. — B = *Pelomyxa binucleata*. — C = *A. proteus*. — D = *A. radiosa*. — E = *A. serrucosa*. — F = *A. polypodia*.

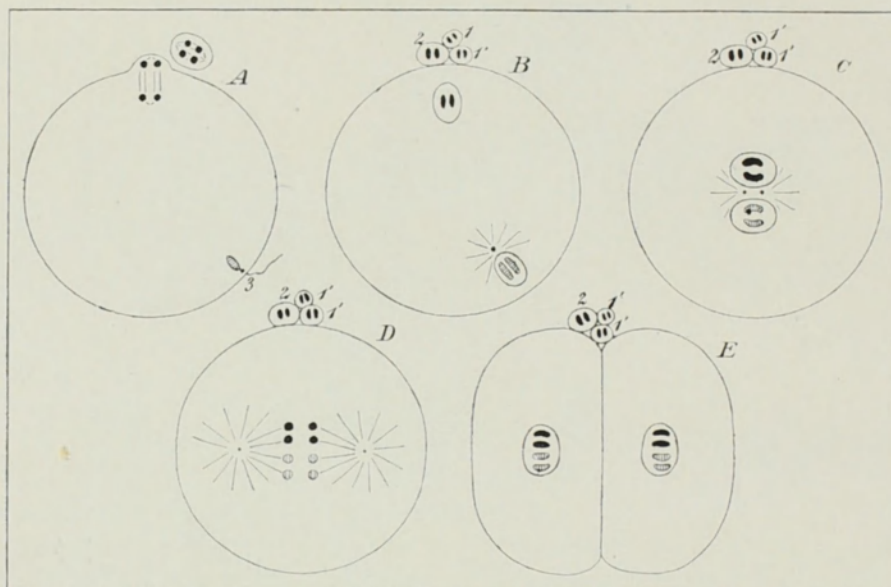


Fig. 6. — Schéma de la maturation de l'œuf et de la fécondation; noyau à quatre chromosomes, page 19. Le grand cercle est le contour de l'œuf.

A = Une division préalable a donné deux cellules très inégales pour le protoplasme; la toute petite, en haut, est le globule polaire ou le corpuscule de rebut, dénominations sans signification précise; les deux noyaux ont encore chacun quatre chromosomes; à droite, en bas, 3, le spermatozoïde entre, son noyau en avant, puis le centrosome, puis la queue.

B = La division en préparation au stade précédent, s'est effectuée; il y a quatre cellules dont une seule grande, l'œuf; toutes avec seulement deux chromosomes. Le spermatozoïde s'est retourné, le centrosome en avant; son noyau montre deux chromosomes.

C = Rapprochement des pronucleus femelle (chromosomes dessinés noirs) et mâle (clairs); division anticipée du centrosome.

D = Disparition des membranes des pronucleus; chromosomes déjà divisés; deux centrosomes en amphiaster.

E = Division accomplie; les deux premières cellules de l'embryon; noyau hermaphrodite.



Fig. 8. — *Entamoeba coli*, page 26. — Les trois premières figures en haut sont des individus libres; la suivante est au stade de huit noyaux; les figures en bas sont des kystes, le dernier en train de s'ouvrir; à côté jeunes Amibes rampantes.

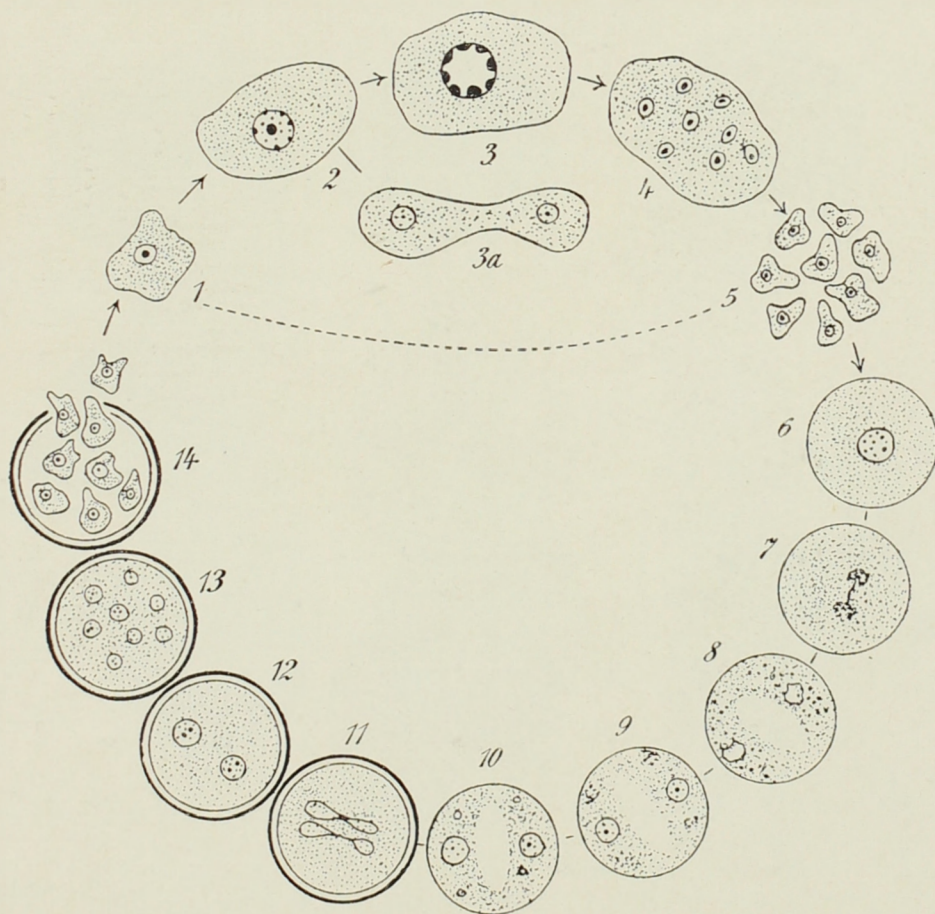


Fig. 9. — Schéma de l'ontogénie de *Entamoeba coli*, page 27.

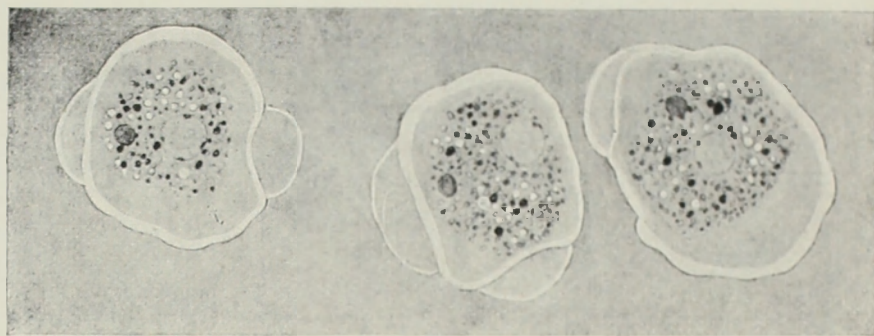


Fig. 10. — *Entamoeba tetragena*, page 29.
Un même individu dans trois phases de mouvement. Taille, environ 30 microns.

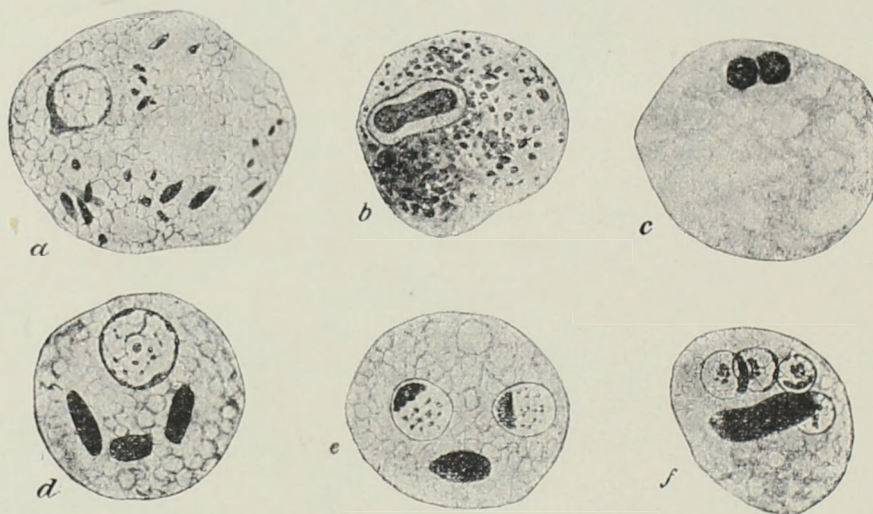


Fig. 11. — *Entamoeba tetragena*, page 29. — Reproduction et enkystement.

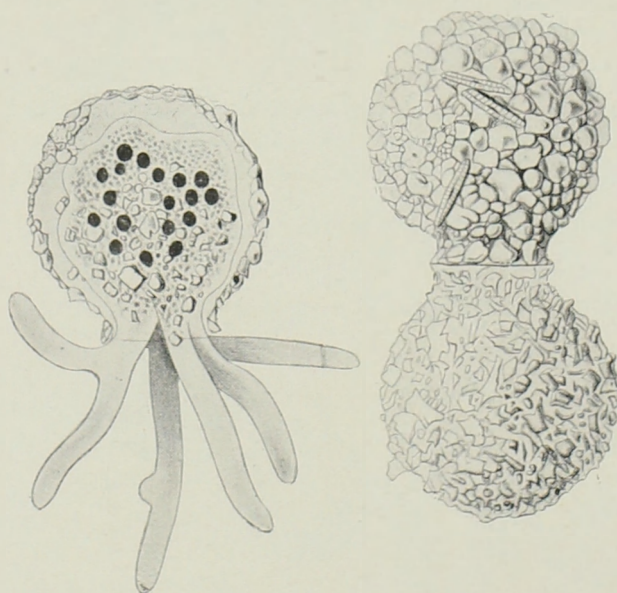


Fig. 12. — *Diffugia arceolata*, page 30. — Les batonnets transversalement striés dans la coquille supérieure droite sont des carapaces de diatomées.

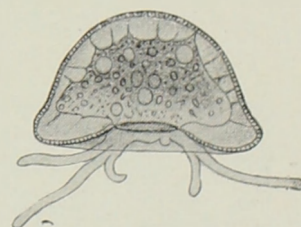


Fig. 14.
Arcella vulgaris, page 31.

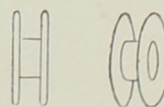


Fig. 15. — Concrétions calcaires de *Bathybius*, page 35. — Coccilithe de biais et de côté; le « noyau » est la coupe optique de la tige.

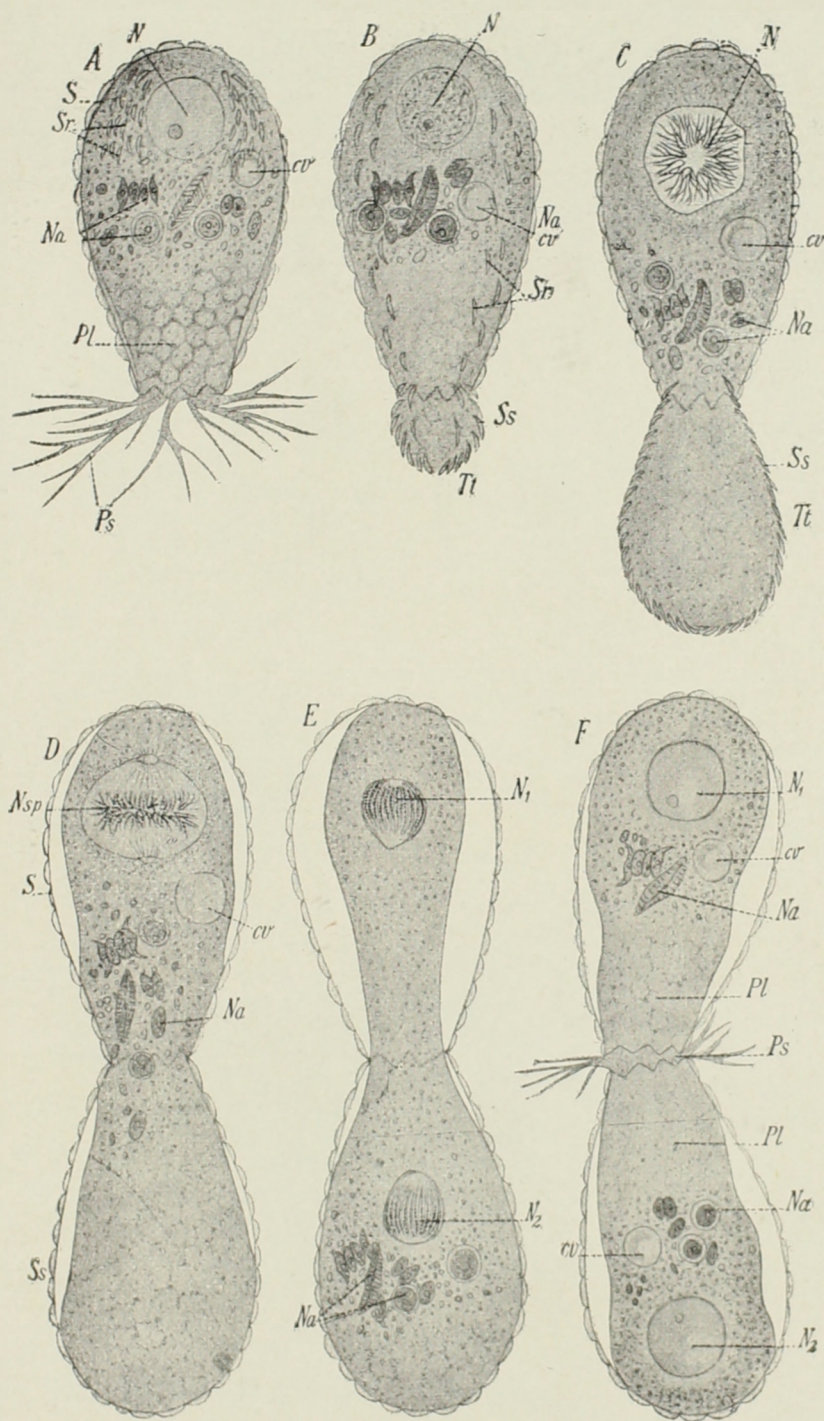


Fig. 13. — *Euglypha alveolata*, d'après SCHEWIAKOFF, page 31. — A = Individu adulte. — N = Noyau. — Cr = Vacuole contractile. — Ps = Pseudopodes filamenteux. — Pl = Protoplasme réticulé. — Na = Nourriture; les quatre cellules en haut sont un individu de *Scenedesmus*, algue verte, à côté une diatomée striée. — Sr = Plaques de réserve. — S = Plaques de la coquille. — B à F = Stades successifs de division. — Chez la plupart des Protozoaires, les chromosomes sont fort nombreux.

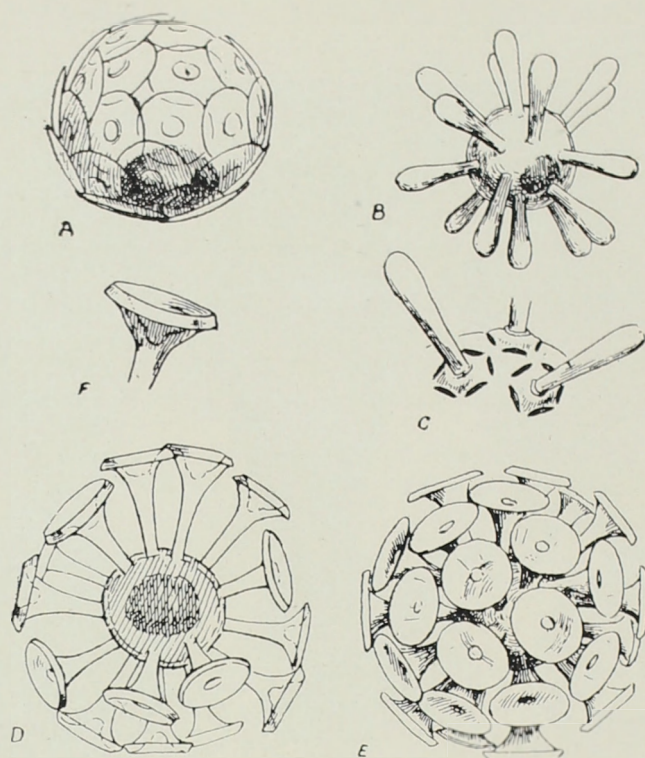


Fig. 16. — Coccosphères et rhabdosphères, page 36. — A = Coccosphère $\times 1300$. — B = Rhabdosphère $\times 900$. — C = Portion de rhabdosphère $\times 1300$. — D et E = Rhabdosphère à batonnet dilaté $\times 1900$. — F = Extrémité dilatée $\times 2500$.

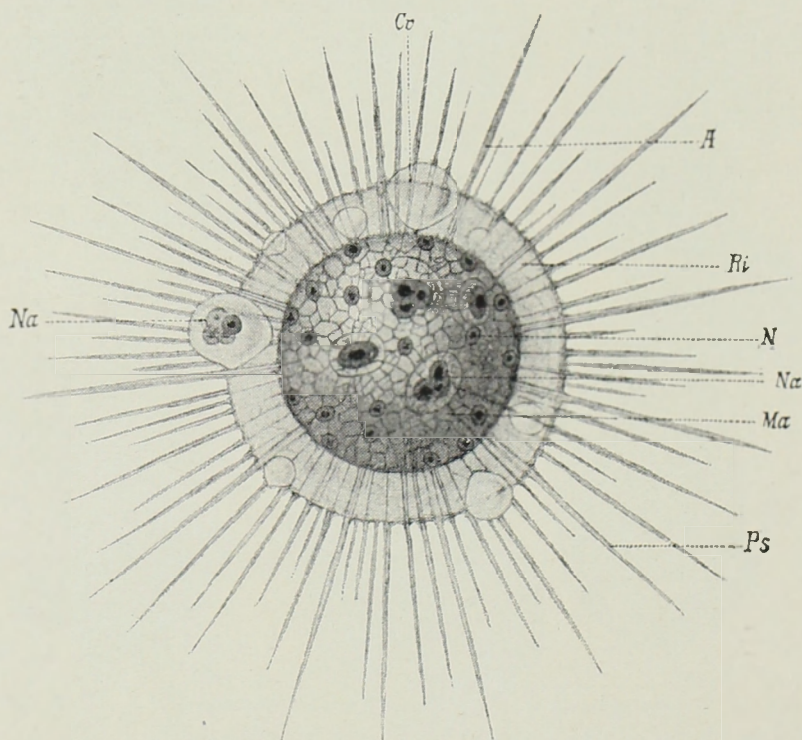


Fig. 17. — *Actinosphaerium Eichhorni* $\times 500$, page 36; aspect de l'animal vivant; dessin original de Doflein « Protozoenkunde ». — Cv = Vacuole contractile. — A = Axopode. — Ri = Couche externe ou protoplasme cortical fortement vacuolisé. — N = Nombreux petits noyaux. — Na = Nourriture. — Ma = Masse protoplasmique centrale granuleuse et nucléée. — Ps = Pseudopodes, axopodes.

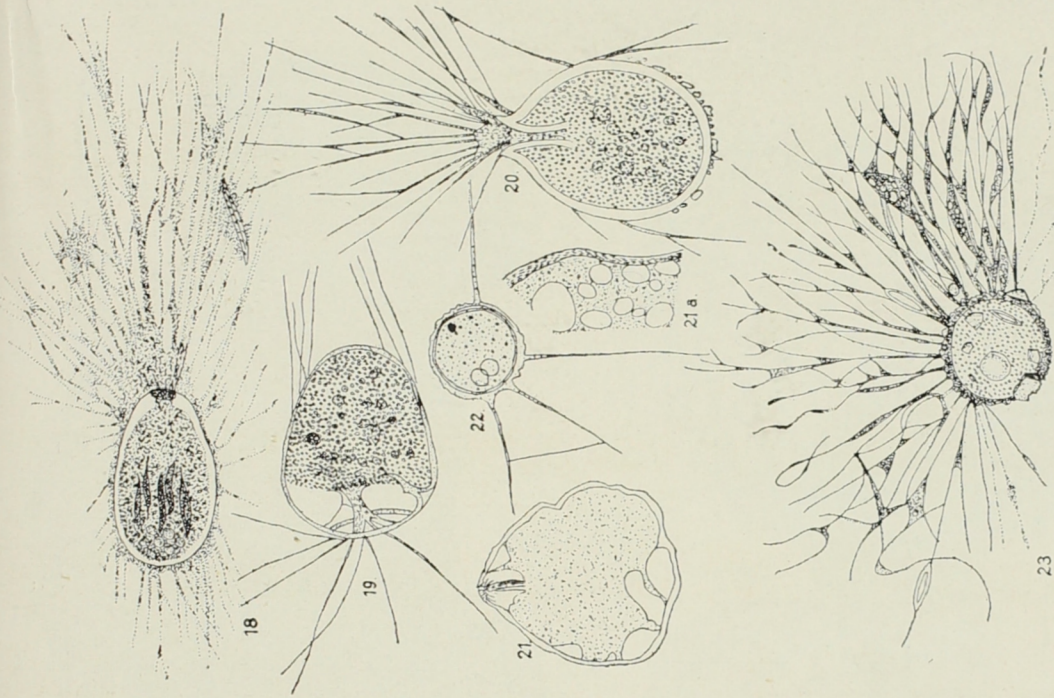


Fig. 20. — Diverses espèces d'*Allogromia*, page 38. — 18 = *A. ovoidea*. — 19 = *A. dubia*. — 20 = *A. lagenoides*. — 21 = *A. mollis* contracté. — 21a = La structure granuleuse de l'enveloppe. — 22 = *A. fluvialis*. — 23 = *A. terricola*.

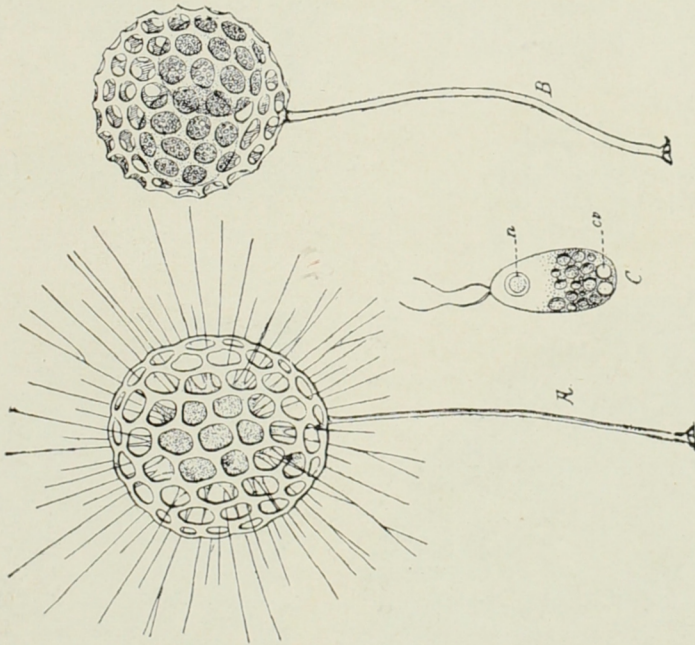


Fig. 19. — *Clathrulina elegans*, page 38. — A = Individu avec axopodes étalés. — B = Individu divisé en deux kystes dans l'intérieur de la coquille. — C = Spore biflagellée avec noyau *n* et vacuoles contractiles *cv*.

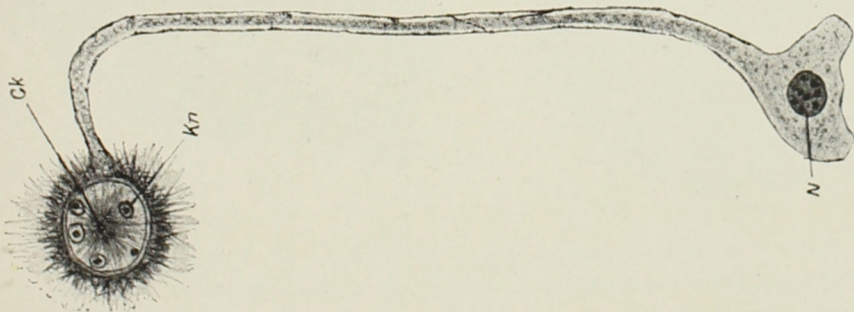


Fig. 18. — *Wagnerella borealis*, page 37. — Ck = Centrosome. — Kn = Noyaux pour bougeons. — N = Noyau dans le pied.

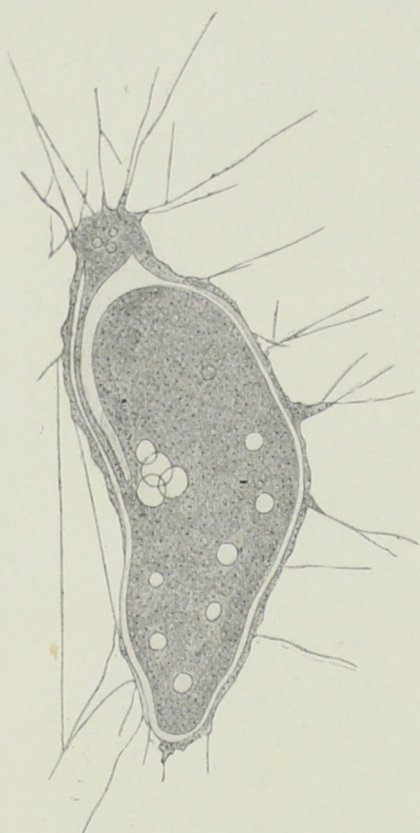


Fig. 21. — *Lieberkuhnia paludosa*,
page 40, d'après PENARD.

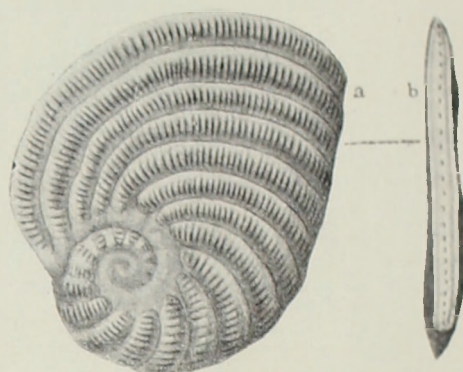


Fig. 22.
Peneroplis pertusus, page 42, $\times 50$.

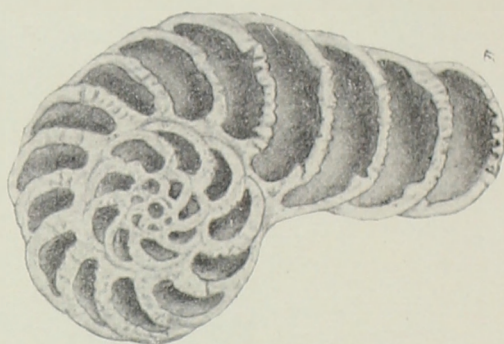


Fig. 24. — *Peneroplis pertusus*, page 42,
d'après BRADY; coupe d'une forme droite,
 $\times 40$.

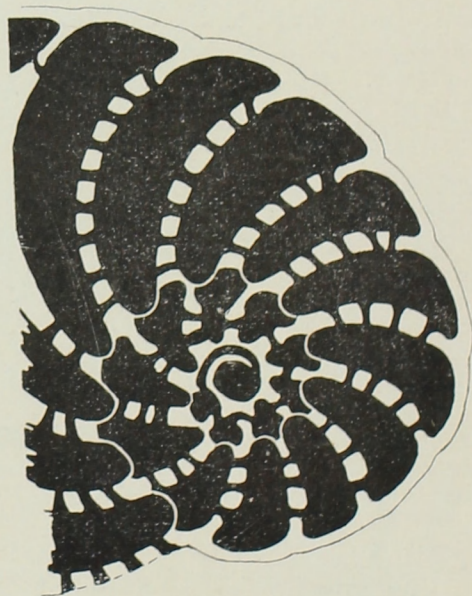
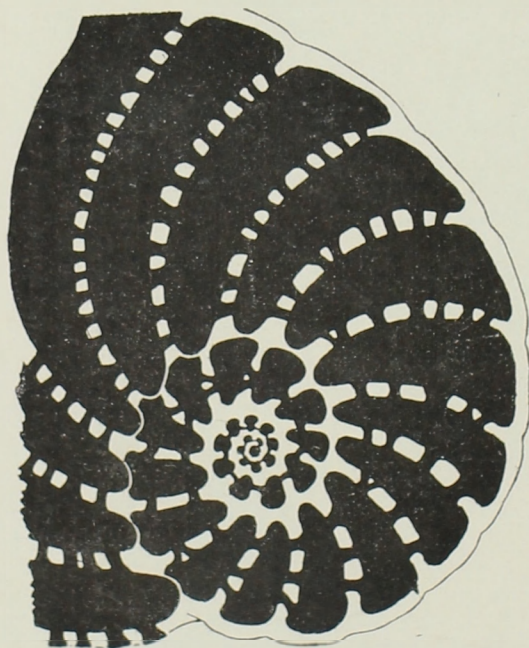


Fig. 23. — *Peneroplis pertusus*, page 42, d'après WINTER; le protoplasme est en noir.
A gauche, forme microsphérique; à droite, forme macrophérique.

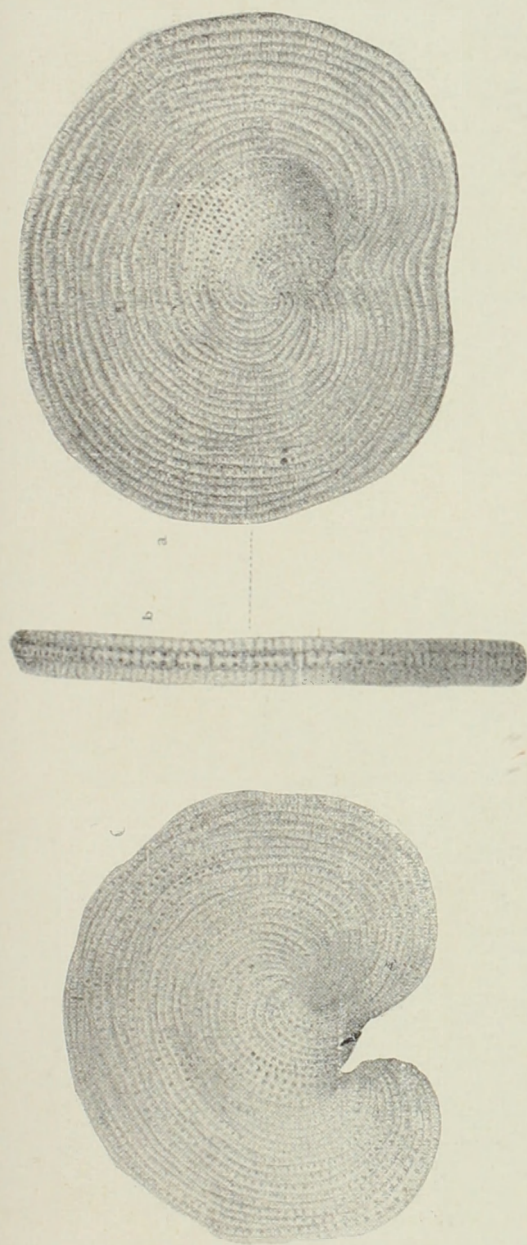


Fig. 25. — *Orbiculina adunca* $\times 20$, page 46.

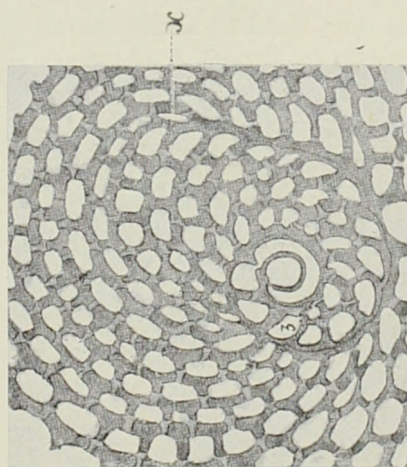


Fig. 26. — *Orbiculites marginalis* $\times 100$, page 47 (Lister, *Treatise of Zoology*). — La paroi plane enlevée pour montrer les cloisons et les loges.

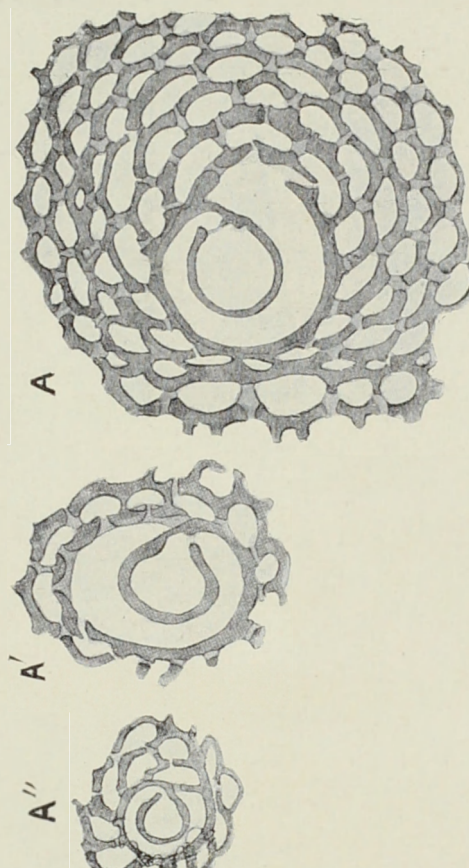


Fig. 27. — *Orbiculites duplex* $\times 100$, page 47 (Lister).

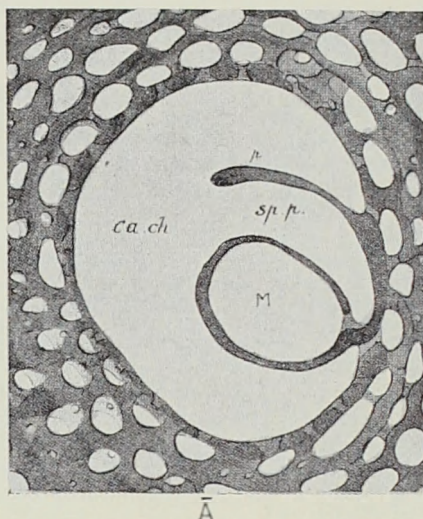


Fig. 28. — *Orbitolites complanata* $\times 100$, page 47. — M = Macro-sphère. — sp. p. = Passage spiral ou canal flexostyle, dont p est la paroi externe. — ca. ch. = Chambre circumambiante, partie terminale hypertrophiée du canal flexostyle.

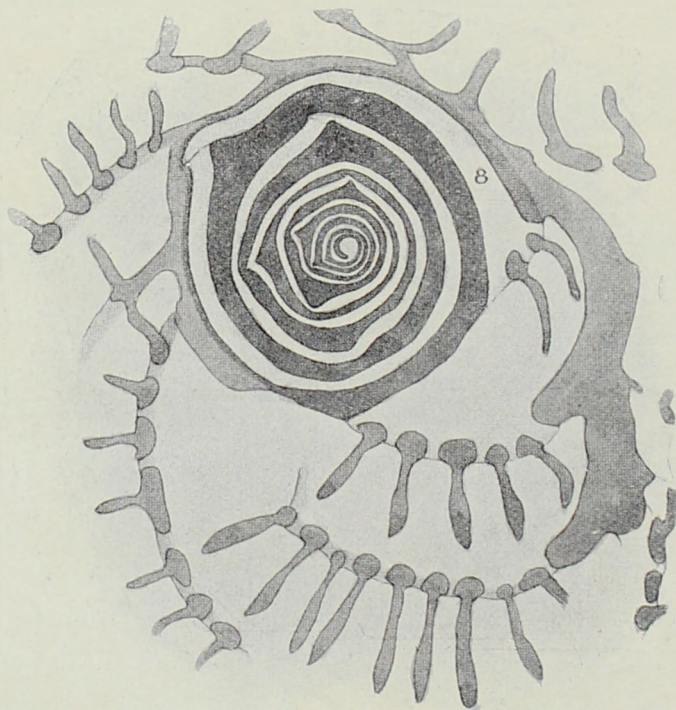


Fig. 29. — *Orbitolites tenuissima* $\times 80$, page 47.
Coquille en noir, protoplasme en clair.

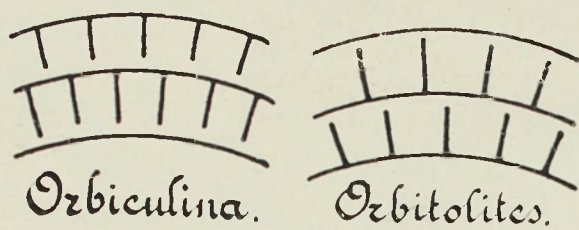


Fig. 30. — Schéma des cloisons.

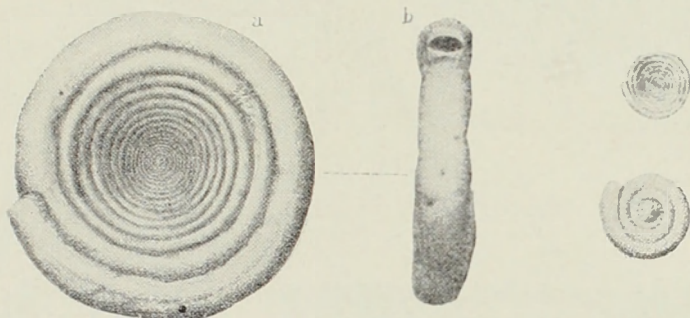


Fig. 31. — *Cornuspira involvens*, page 49.

A droite, en bas, un jeune macrosphérique.

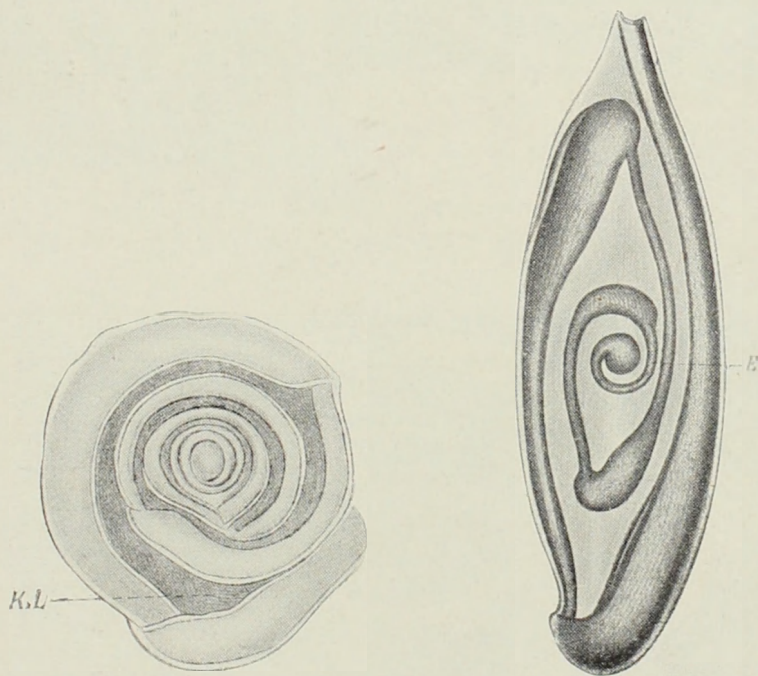


Fig. 32. — *Ophthalmidium tumidulum*, page 49, d'après RHUMBLER. — K. L = Crête.

Fig. 33. — *Spiroloculina tenuisepta*, p. 49, d'après RHUMBLER. — E = Canal flexostyle.

Fig. 34 à 36. — *Biloculina depressa*, page 49.

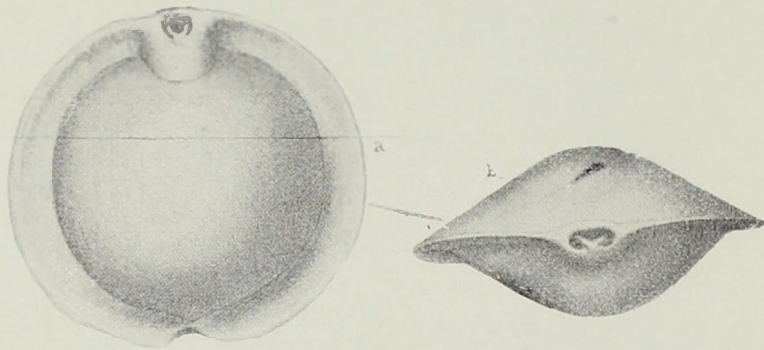


Fig. 34. — Vue de face et orale $\times 40$, page 49, d'après BRADY.

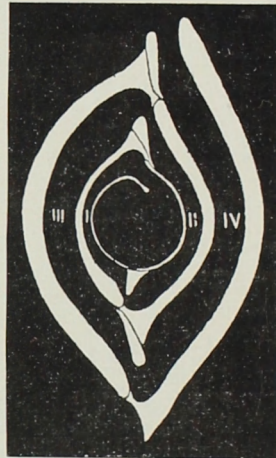
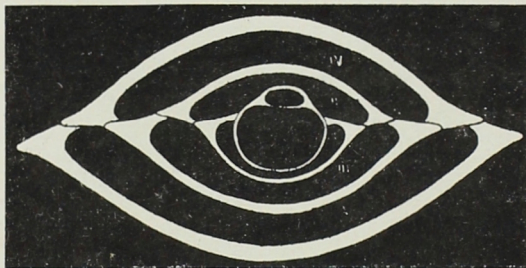


Fig. 35. — Coupes, page 40, d'après SCHLUMBERGER; coupe longitudinale $\times 28$; coupe transversale $\times 50$.

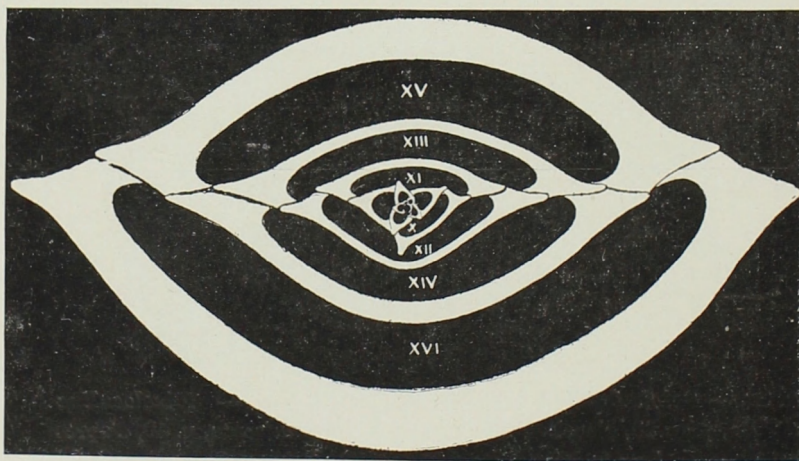


Fig. 36. — Coupe transversale de forme microsphérique $\times 66$, page 50.

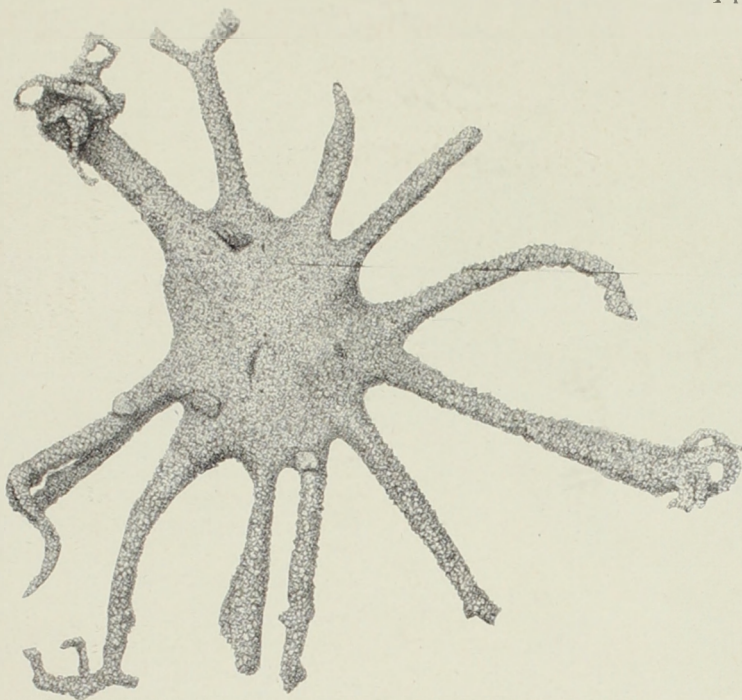


Fig. 37. — *Astrorhiza limicola*, page 53.

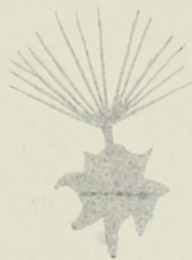
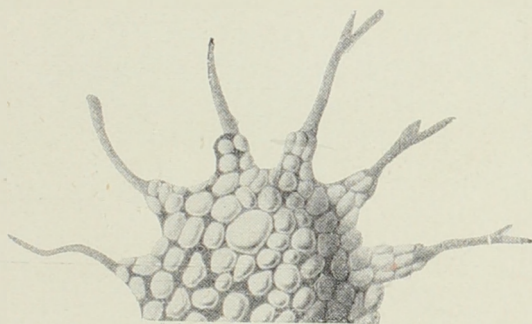


Fig. 38. — *Haeckelia gigantea* $\times 7\frac{1}{2}$, et jeune amœboïde, page 53.

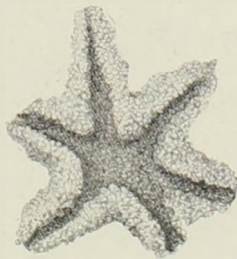
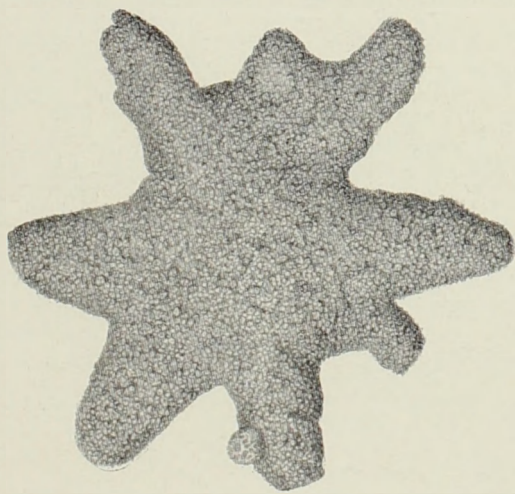


Fig. 39. — *Astrorhiza arenaria*, page 53, variété étoilée; vue externe et coupe $\times 8$.

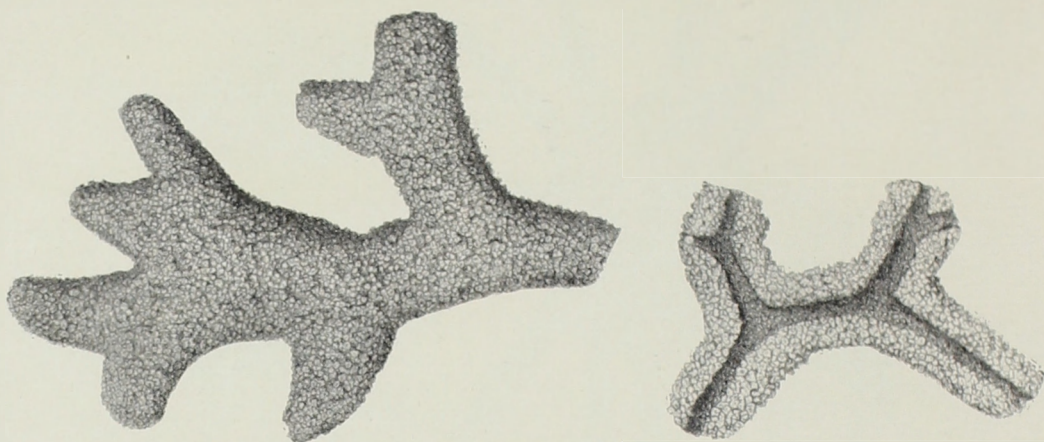


Fig. 40. — *Astrorhiza arenaria*, variété branchue $\times 8$, page 53.

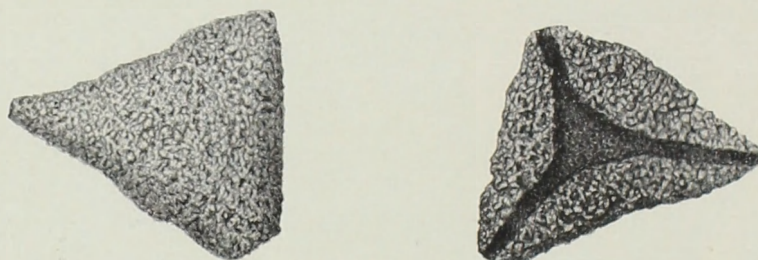


Fig. 41. — *Astrorhiza angulosa*, $\times 8$, page 54.



Fig. 42.
Astrorhiza furcata,
page 54.

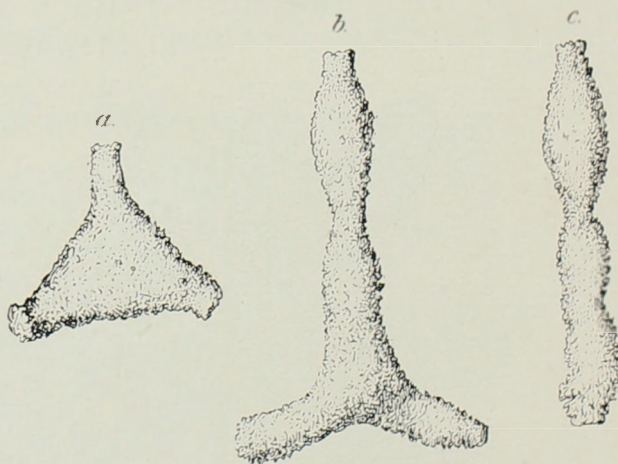


Fig. 43. — *Astrorhiza angulosa-granulosa*, page 54,
d'après RIUMBLER.

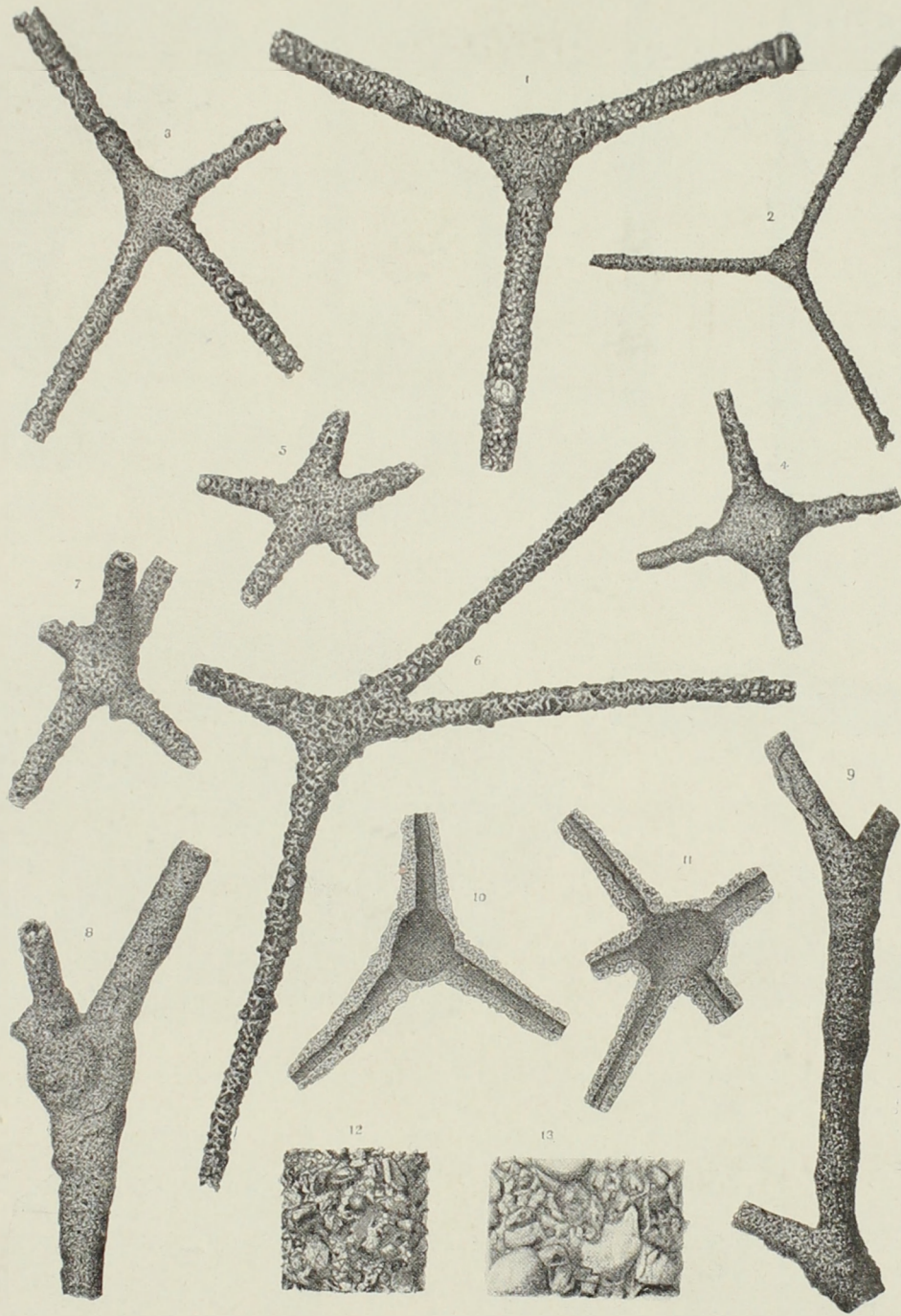


Fig. 44. — *Rhabdammina abyssorum*, page 54.

10 et 11 = Coupe de la loge centrale. — 12 et 13 = Composition de la paroi, grossi.

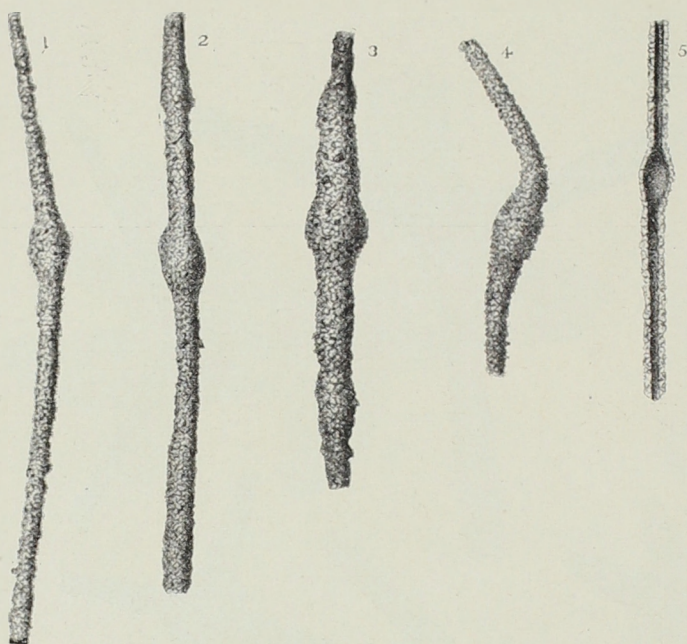


Fig. 45. — *Rhabdammina linearis*, page 54.

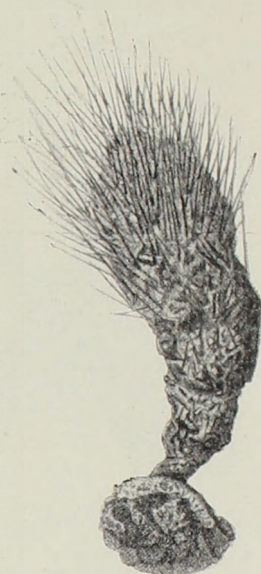


Fig. 47. — *Haliphysema tumanowiczii* $\times 20$, page 57.

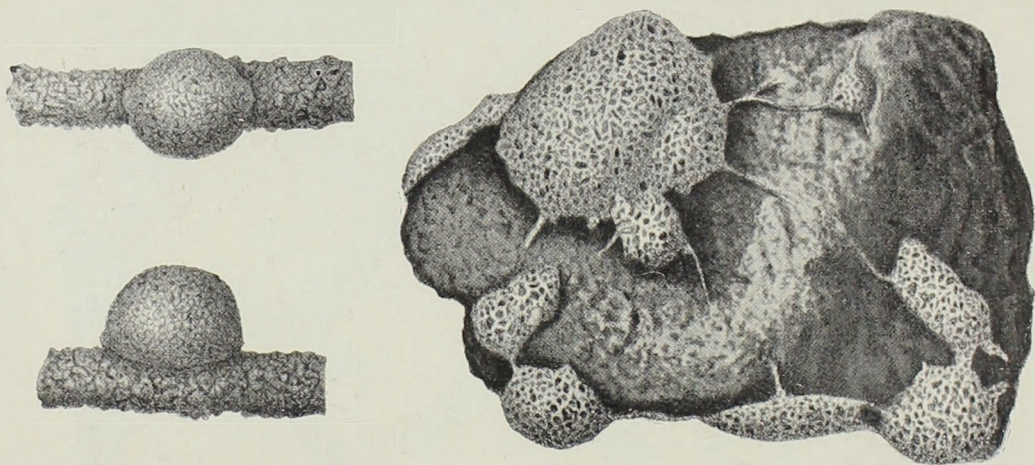


Fig. 46. — *Tholosina (Placopsilina) vesicularis* $\times 12$; *Th. bulloides* $\times 20$, page 57.

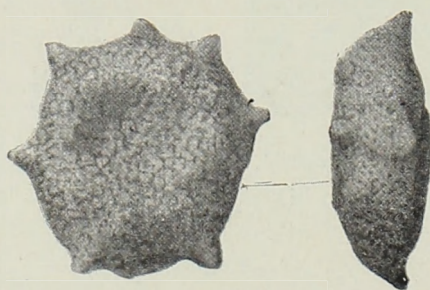


Fig. 48. — *Thurammina compressa* $\times 50$, page 58.

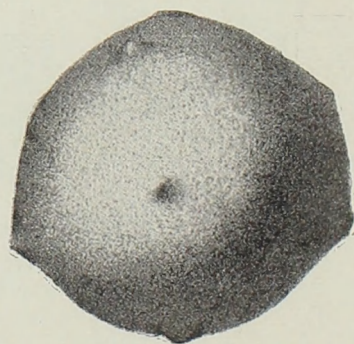


Fig. 49. — *Thurammina papillata* $\times 40$, p. 59. — Exemple sphérique.

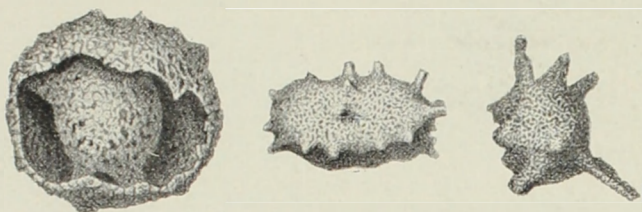


Fig. 50. — *Thurammina papillata* $\times 50$, page 59. — Un exemplaire avec chambre interne; les deux autres chambres internes isolées.

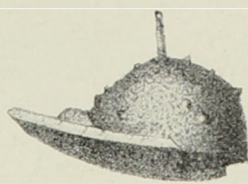


Fig. 51. — *Thurammina papillata* $\times 50$, p. 59. — Exemplaire fixé sur un débris de coquille; tube apical saillant.

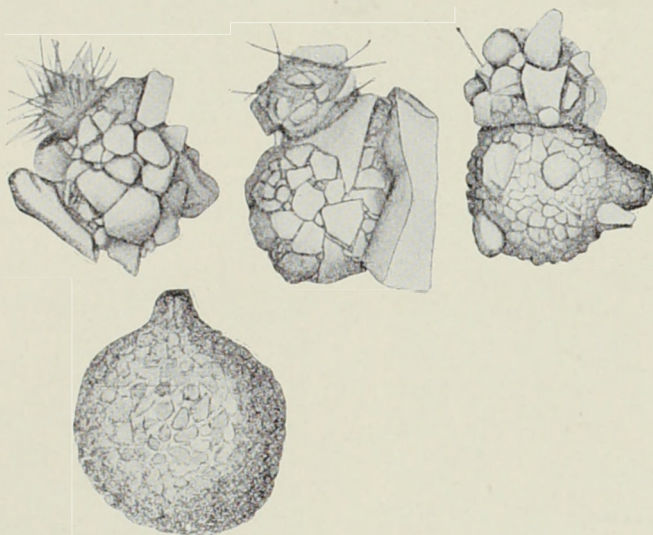


Fig. 52. — *Succammina sphaerica*, page 59, d'après RHUMBLER.



Fig. 54. — *Nodosaria hispida* $\times 25$, page 63.

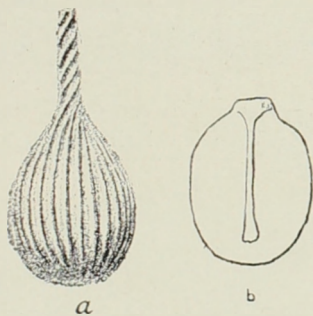


Fig. 53. — *a* = *Lagena sulcata* $\times 60$. — *b* = *L. globosa entosolène* $\times 80$, p. 63.

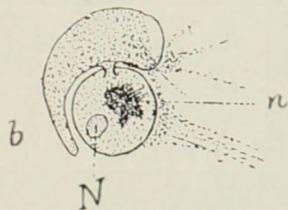


Fig. 56. — *Polystomella crispa*, page 64, jeune à deux loges. — *N* = noyau. — *n* = chromidies

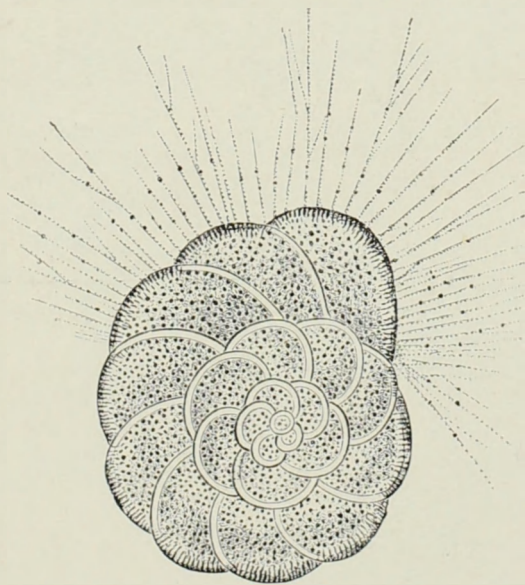


Fig. 55. — *Rotulia Freyeri*, page 63, avec pseudopodes étalés.

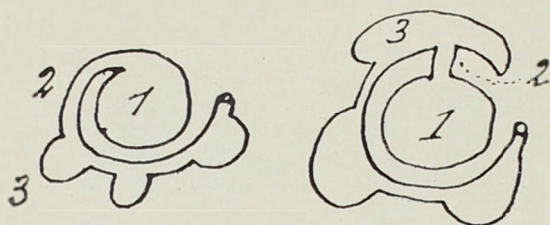


Fig. 57. -- Schéma des formes spiralées, page 64.

Fig. 59 à 62. — *Eozoon canadense*, page 65,
d'après CARPENTER.

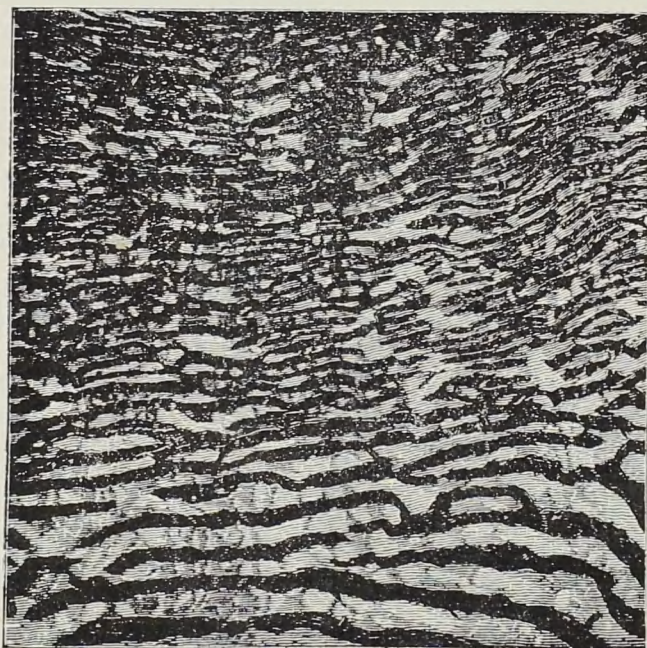


Fig. 59. — Coupe verticale; les bandes noires sont la serpentine.

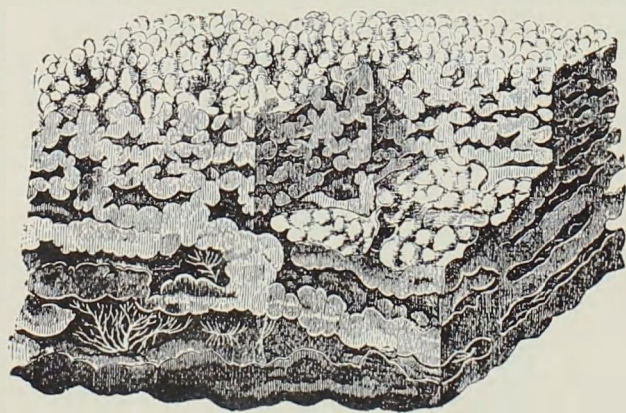


Fig. 60. — Exemple décalcifié; la serpentine reste seule.

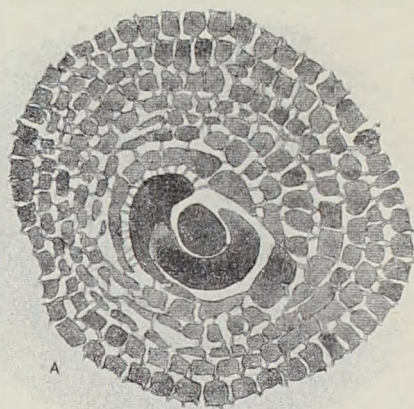


Fig. 58. — *Cycloclypeus carpenteri* X 35, page 64,
d'après LISTER; protoplasme en noir.

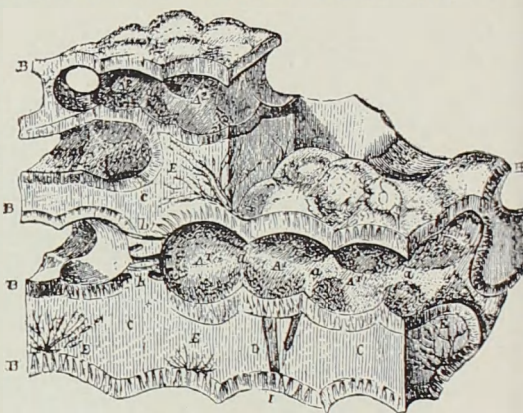


Fig. 61. — Exemple supposé dépourvu de serpentine;
le calcaire reste seul.

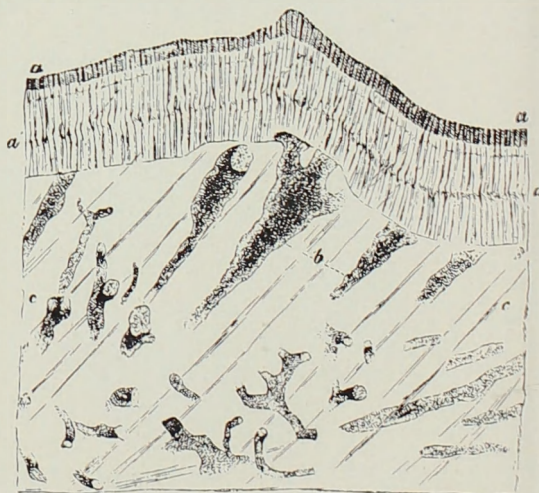


Fig. 62. — Section verticale d'une lame calcaire grossière.

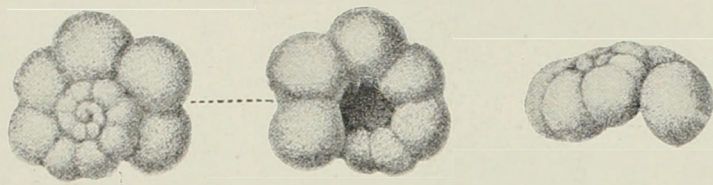


Fig. 63. — *Globigerina cretacea* fossile $\times 50$, page 69.

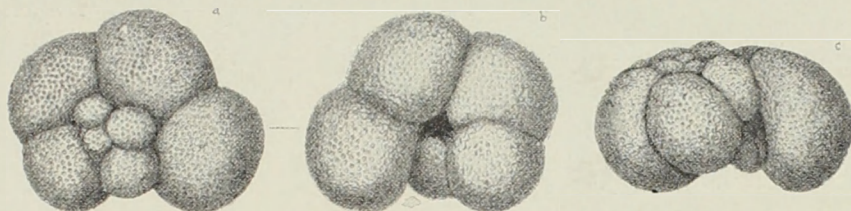


Fig. 64. — *Globigerina cretacea* récent; exemplaire du fond $\times 50$, page 69.

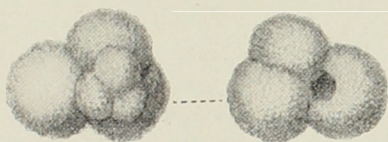


Fig. 65. — *Globigerina bulloides*, page 69. Jeune benthonique $\times 50$.

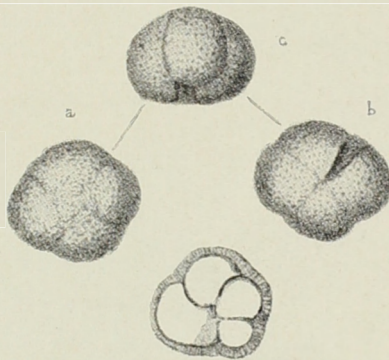


Fig. 67. — *Globigerina pachyderma* $\times 50$, page 69.

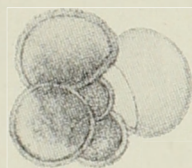


Fig. 66. — *Globigerina bulloides* pélagique $\times 50$, page 69.

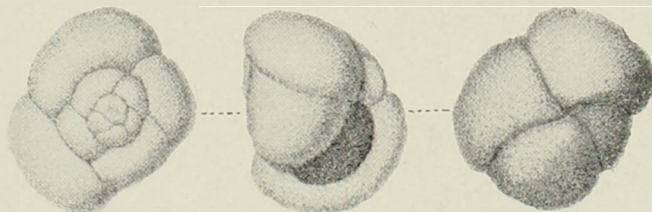


Fig. 68. — *Globigerina inflata* $\times 50$, page 69.



Fig. 69. — *Globigerina conglobata* $\times 50$. Un des exemplaires montre le pylome, l'autre les orifices supplémentaires.

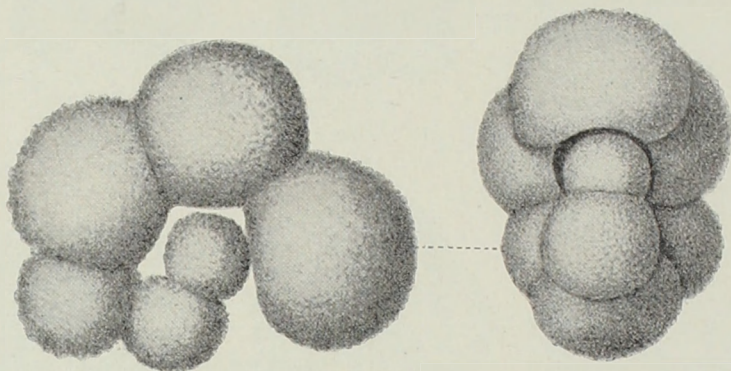


Fig. 70. — *Globigerina aequilateralis* $\times 50$, page 70.

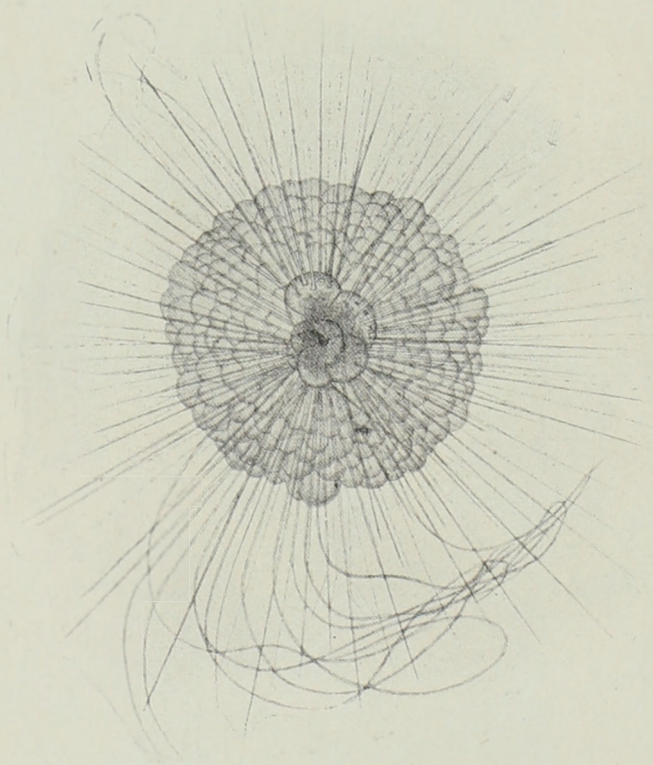


Fig. 72. — *Hastigerina pelagica* $\times 43$, page 70.
Exemplaire vivant, dessiné à bord du *Challenger*.

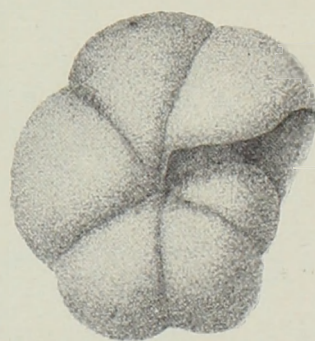
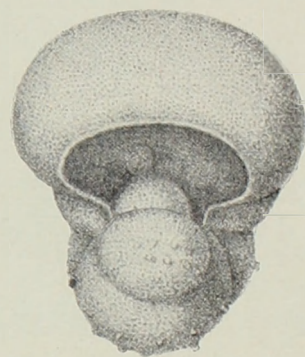


Fig. 71.
Hastigerina pelagica
 $\times 50$, page 70.

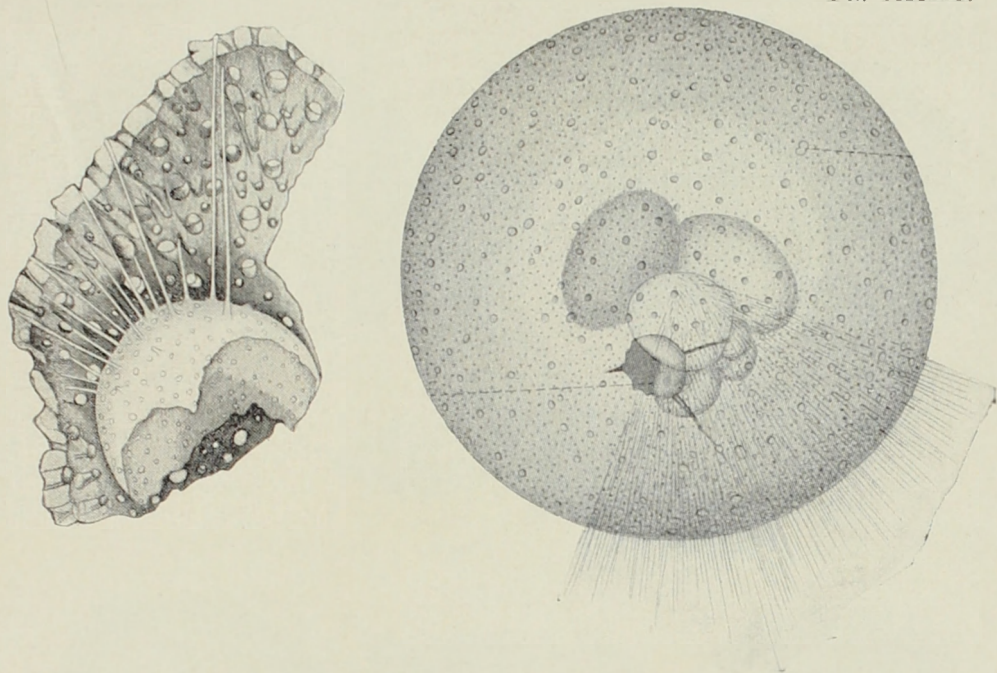


Fig. 73. — *Orbulina*, page 70, d'après RICHMELER.

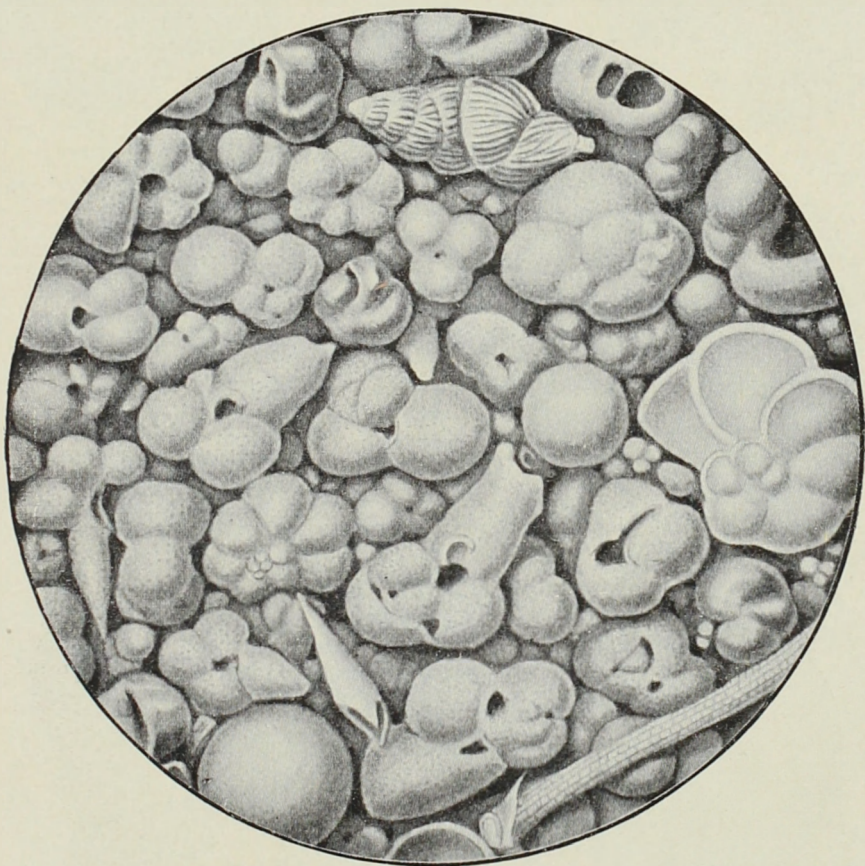


Fig. 74. — Boue à globigérines. Chun, Valdivia, 1898; Océan Indien, 2,233 mètres; page 71.
— En bas, à gauche, une grande *Orbuline*; à droite, un long piquant d'oursin; sur la ligne médiane, de bas en haut, deux *Gl. sacculifera* avec dernière loge allongée et parapylomes; vers le centre, *Gl. triloba*; sur la ligne centrale horizontale, à l'extrême droite, *Pulvinulina menardii*, vue apicale; en haut, une forme benthonique avec col, *Veigervina*.

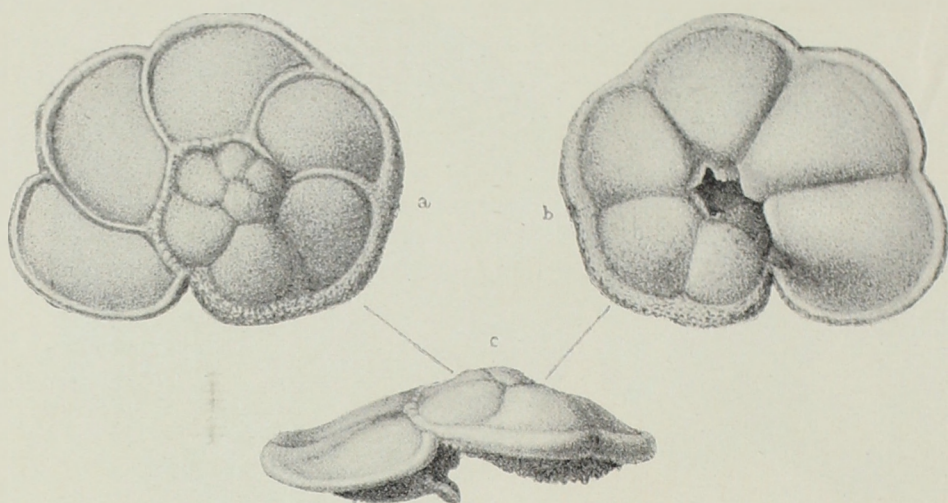


Fig. 75. — *Pulvinulina menardii* $\times 35$, page 71.

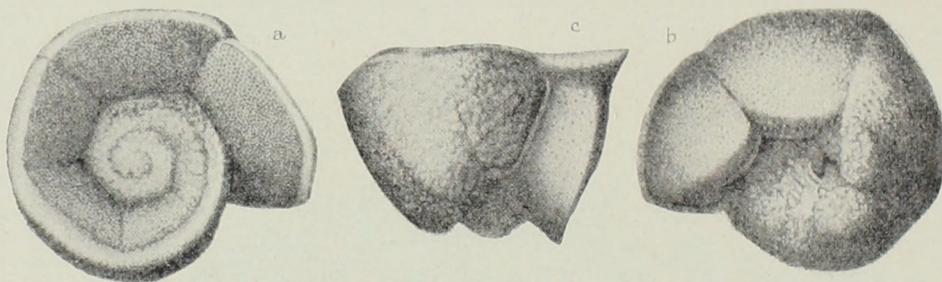


Fig. 76. — *Pulvinulina micheliniana* $\times 40$, page 71.

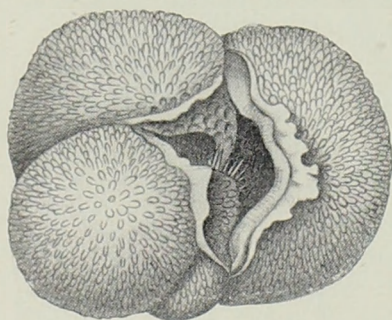


Fig. 77. — *Sphaeroidina bulloides*,
page 71, d'après RHUMBLER.

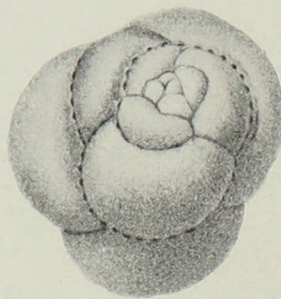


Fig. 79.
Candeina nitida $\times 50$,
page 79.

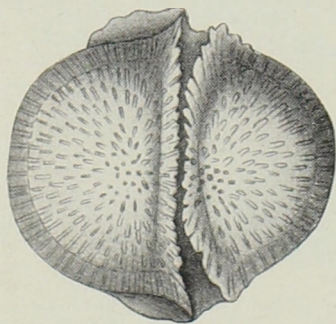


Fig. 78. — *Sphaeroidina dehiscens*,
page 71.

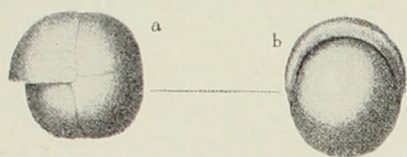


Fig. 80. — *Pullenia sphaeroides* $\times 50$,
page 71.

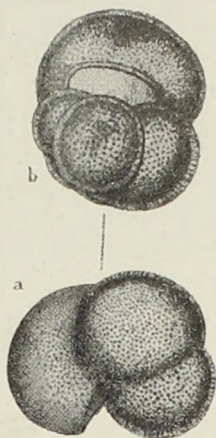


Fig. 81. — *Pullenia obliquilocu-*
lata $\times 50$, page 71.

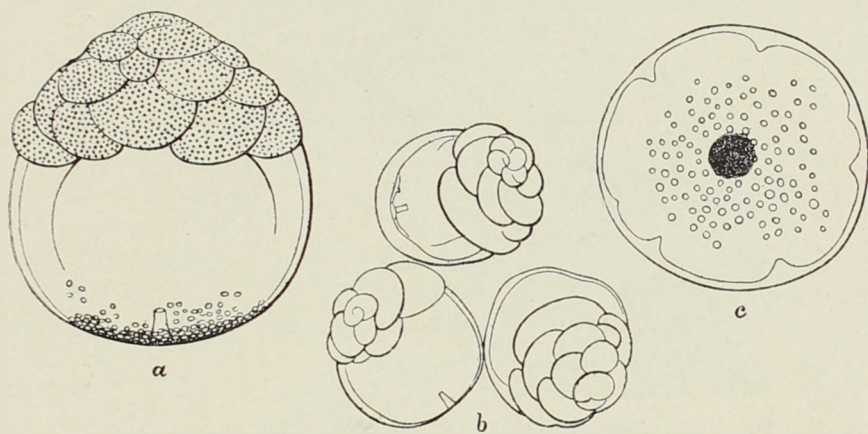


Fig. 82. — *Cymbalopora bulloides* $\times 60$, page 72.
a et *c* = Exemplaires de grande taille; *b* = Exemplaires de petite taille; tous flottants.

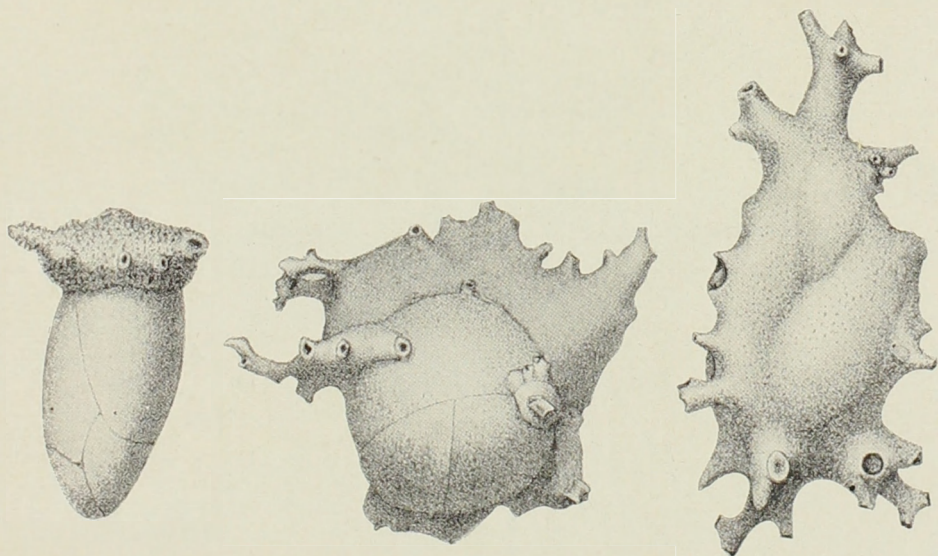


Fig. 83. — *Polymorphina*, page 72, avec loges incubatrices.

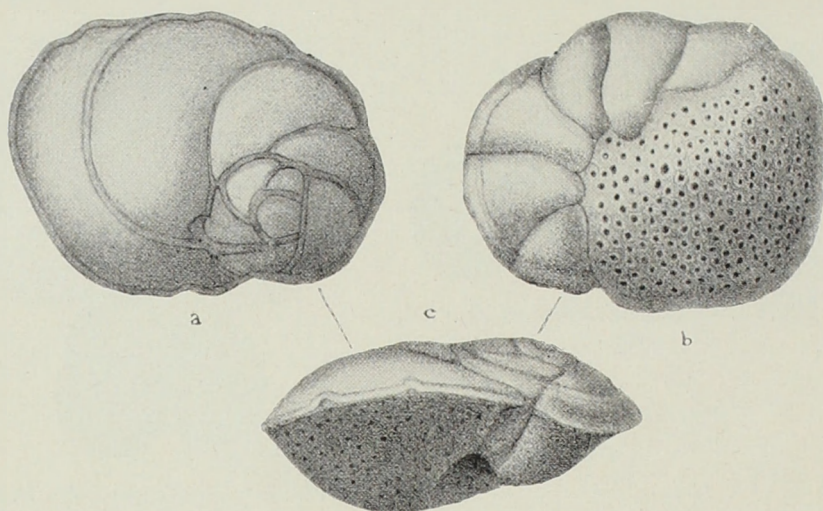


Fig. 84. — *Pulcinulina lateralis*, page 72, avec loge incubatrice $\times 35$ à 40.

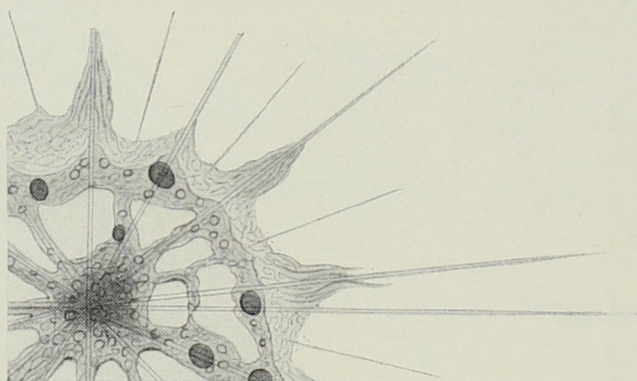


Fig. 85. — *Acanthometron pellucidum* $\times 360$, page 79, coupe optique.

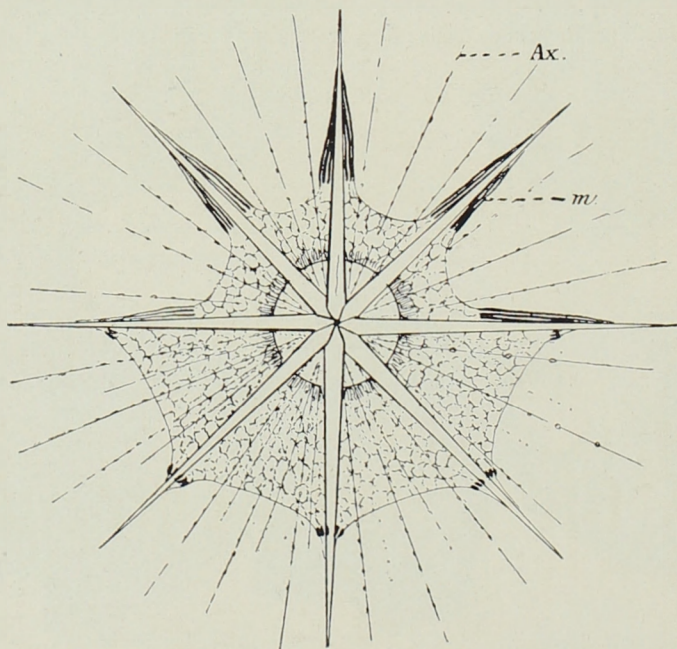


Fig. 86. — *Acanthonia tetracopa* $\times 170$, page 82. La moitié supérieure représente les muscles flasques; la moitié inférieure les muscles contractés.

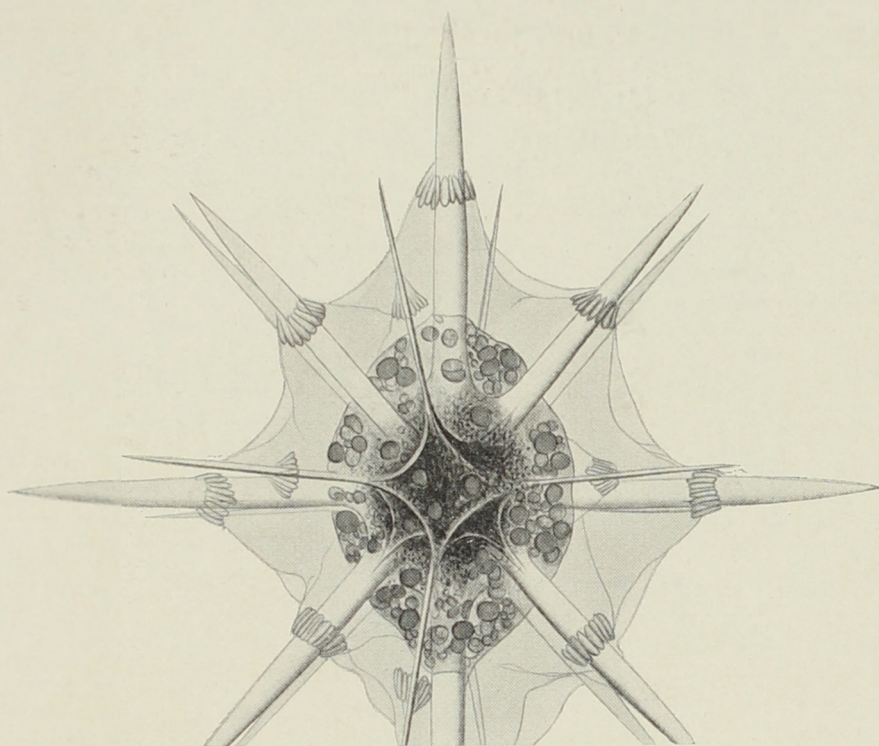


Fig. 87. — *Zygacanthidium complanatum* $\times 360$, page 83. Vu par un pôle.

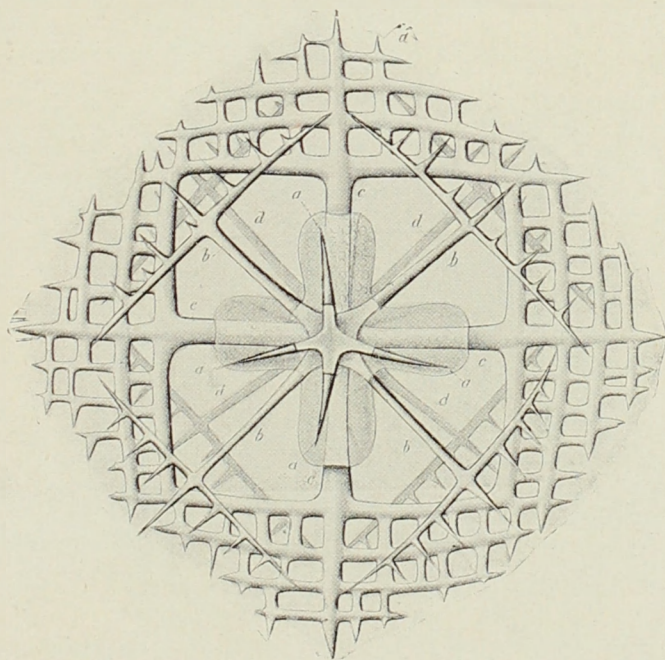


Fig. 88. — *Lithoptera quadrata* $\times 300$, page 84. Vue apicale. —
a = Piquants polaires. — *b* = Piquants tropicaux. — *c* = Piquants
 équatoriaux. — *d* = Piquants tropicaux de l'hémisphère inférieur.

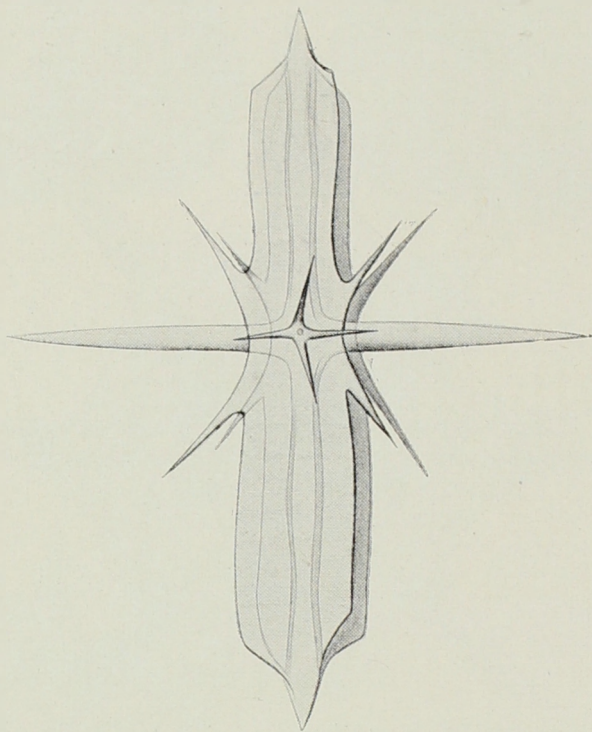


Fig. 89. — *Amphilonche mira* $\times 640$, page 84. Vue apicale.

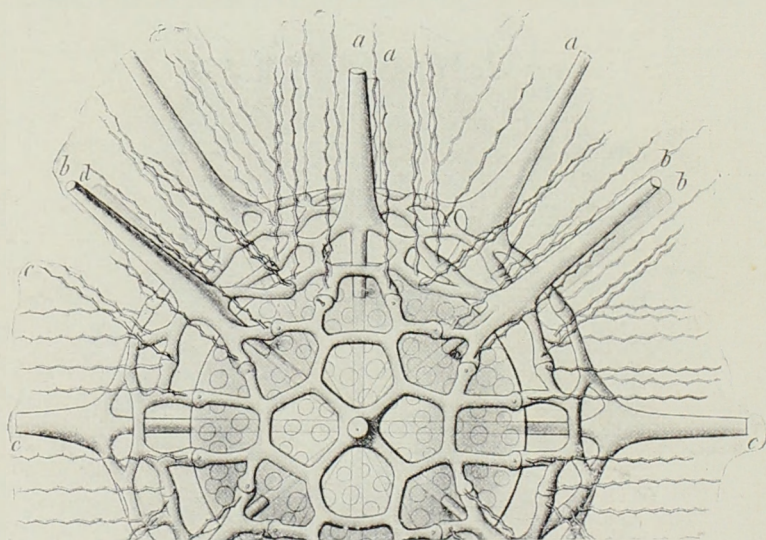


Fig. 90. — *Dodecopsis tricineta* $\times 400$, page 84. — L'axe polaire est vertical, entre *aa*; l'équateur est horizontal *cc*. La figure montre bien l'alternance des piquants dans les cinq zones de MÜLLER. La capsule centrale contient de nombreux noyaux.

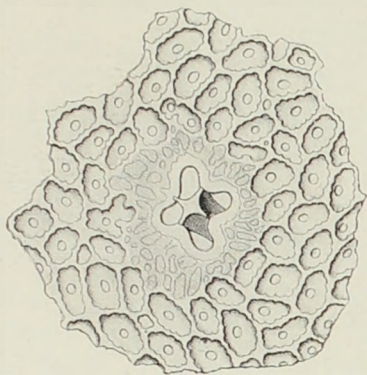


Fig. 91. — *Spharocapsa pavimentata*
 $\times 800$, page 84.
 Portion de surface avec l'extrémité
 d'un piquant.

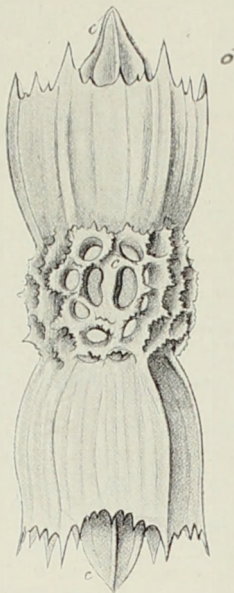


Fig. 93. — *Diplocalpus costatus* $\times 400$,
 page 85.
 Tous les piquants, sauf deux, disparus.

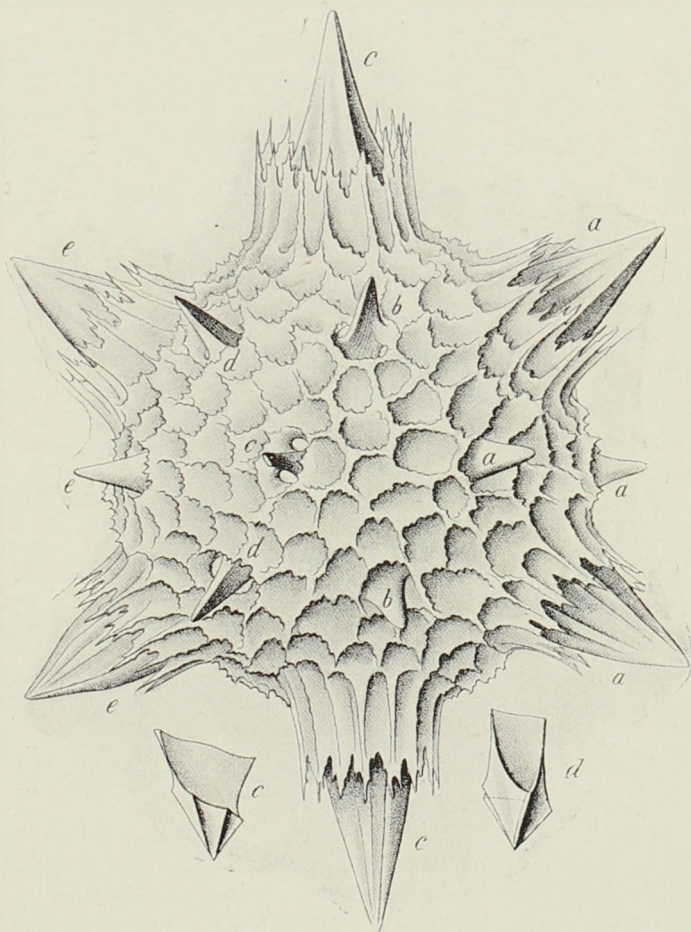


Fig. 92. — *Hexaconus serratus* $\times 300$, page 84.

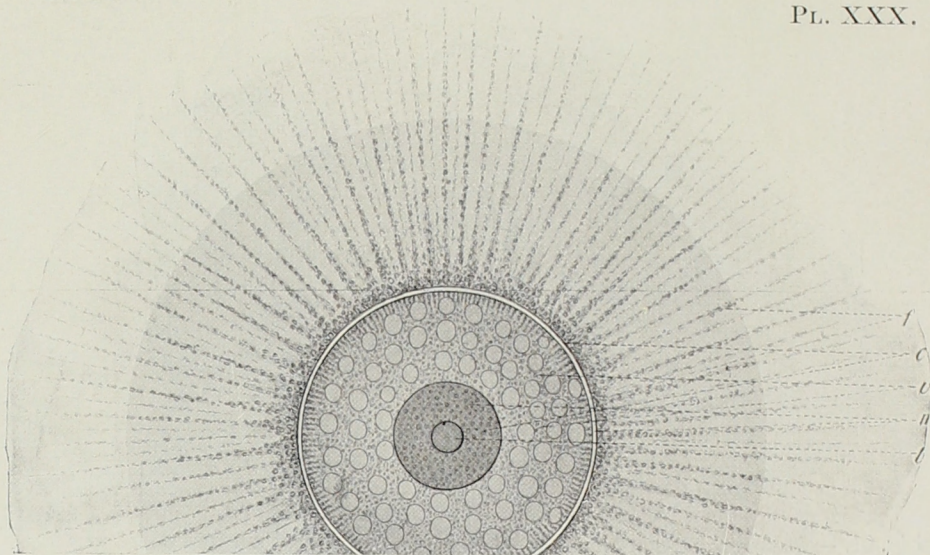


Fig. 94. — *Actissa princeps* $\times 300$, page 85.
Les pseudopodes sont six à huit fois plus longs que ceux dessinés.

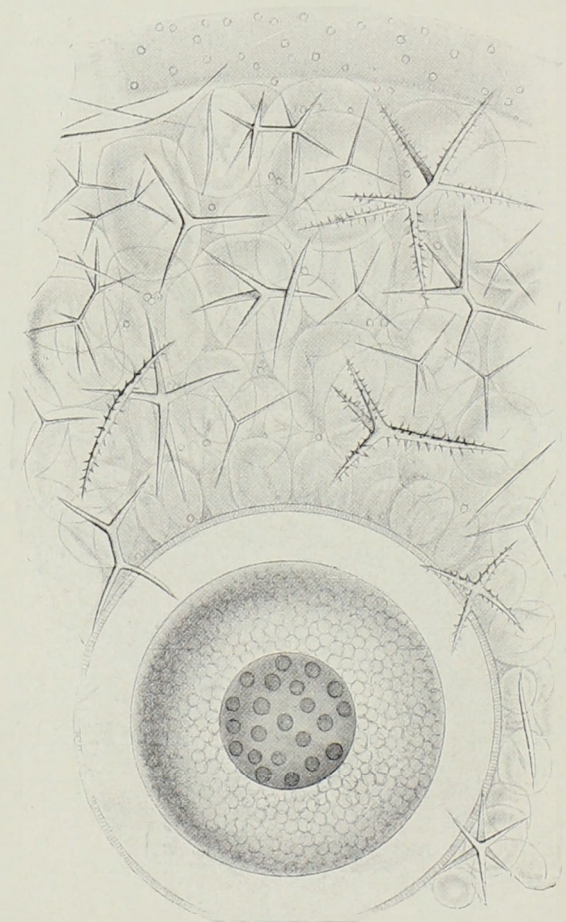


Fig. 95. — *Lampsaxanthium pandora* $\times 120$, page 89. — Les parties sont, du centre à la périphérie : noyau avec nombreux nucléoles, protoplasme vacuolisé et contracté par les réactifs, espace clair résultant de cette contraction, membrane de la capsule centrale montrant les perforations, calymma fortement vacuolisé avec spicules, base des pseudopodes avec zooxanthelles.

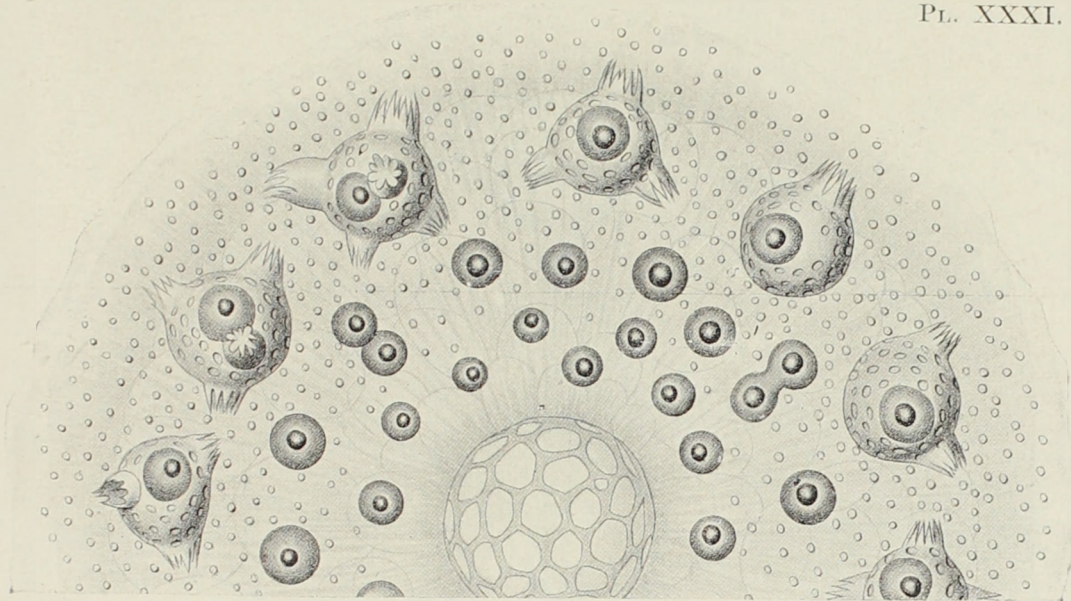


Fig. 96. — *Trypanosphaera transformata* $\times 150$, page 90.

Du centre à la périphérie : globule huileux avec réseau protoplasmique; groupe de jeunes capsules centrales avec globule huileux; couche d'individus avec coquille dans la masse calymmaire commune; les petits ronds sont des zooxanthelles.

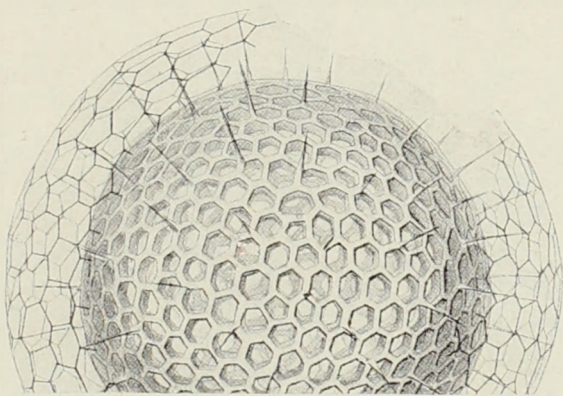


Fig. 97. — *Liosphaera hexagonia* $\times 400$, page 91.

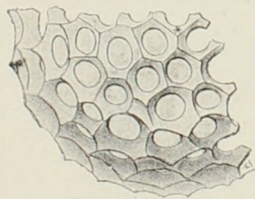


Fig. 98. — *Cenosphæra mellifica*
 $\times 300$, page 92.

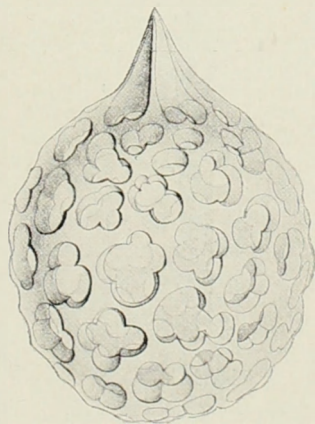


Fig. 99. — *Lithapium monocystis*
 $\times 250$, page 92.

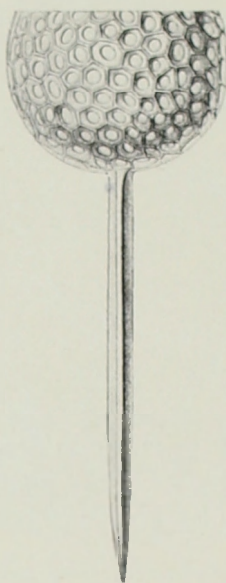


Fig. 100. — *Xiphosphura gea* $\times 300$, page 96.

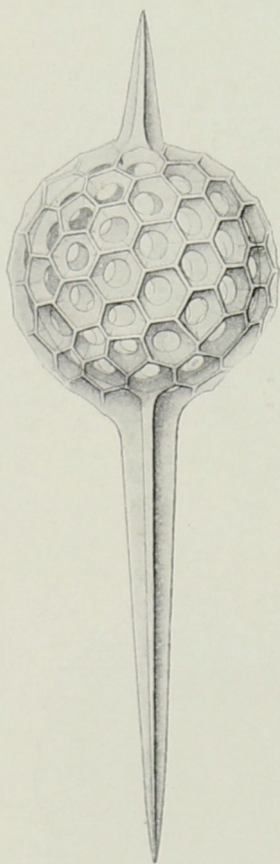


Fig. 101.
Xiphostylus alcedo $\times 275$,
page 96.

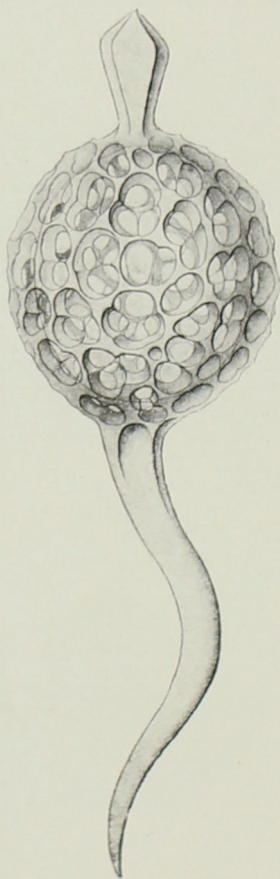


Fig. 102.
Xiphostylus edolius $\times 275$,
page 96.

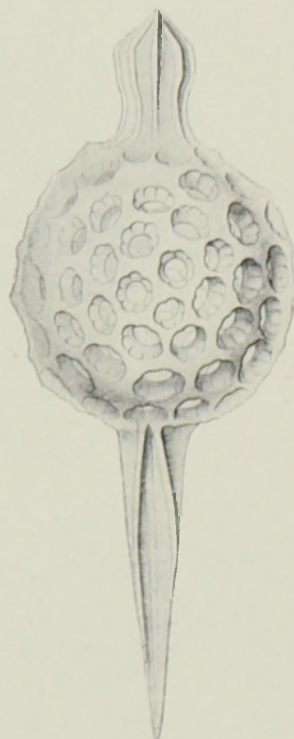


Fig. 103.
Xiphostylus phasianus
 $\times 275$, page 96.

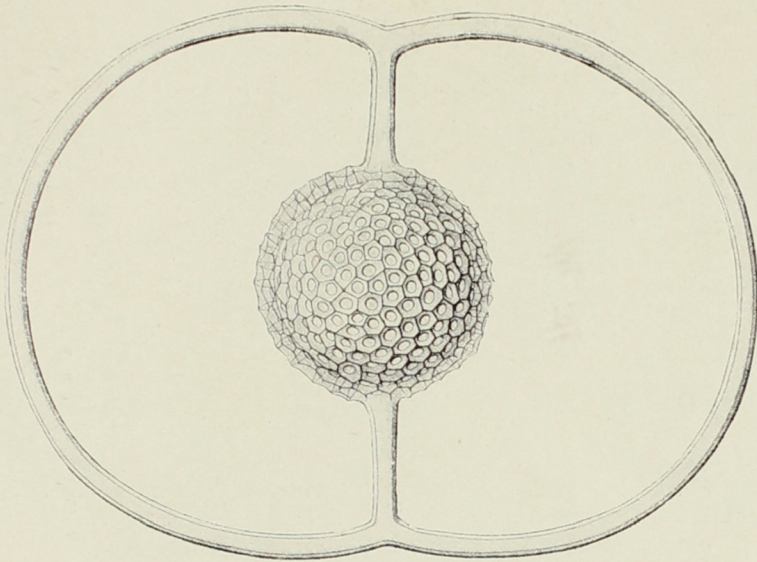


Fig. 104. — *Saturnalis annularis* $\times 300$, page 96.

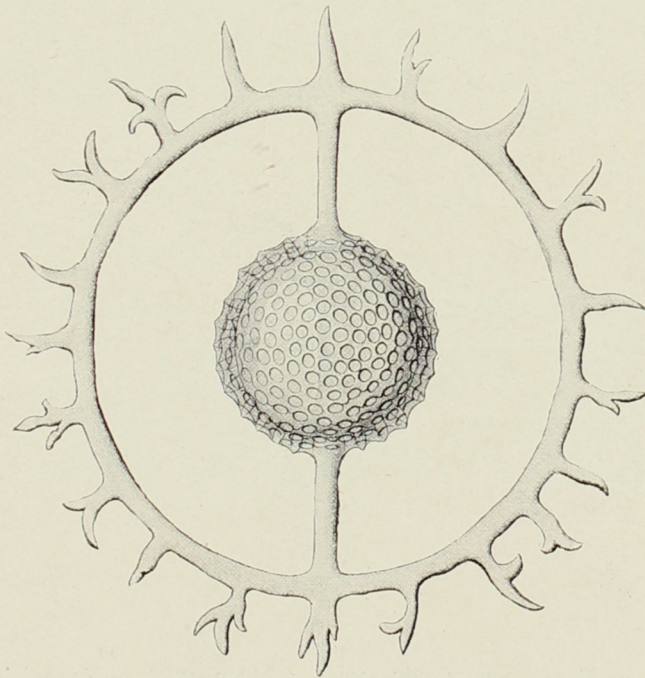


Fig. 105. — *Saturnalis rotula* $\times 300$, page 96.

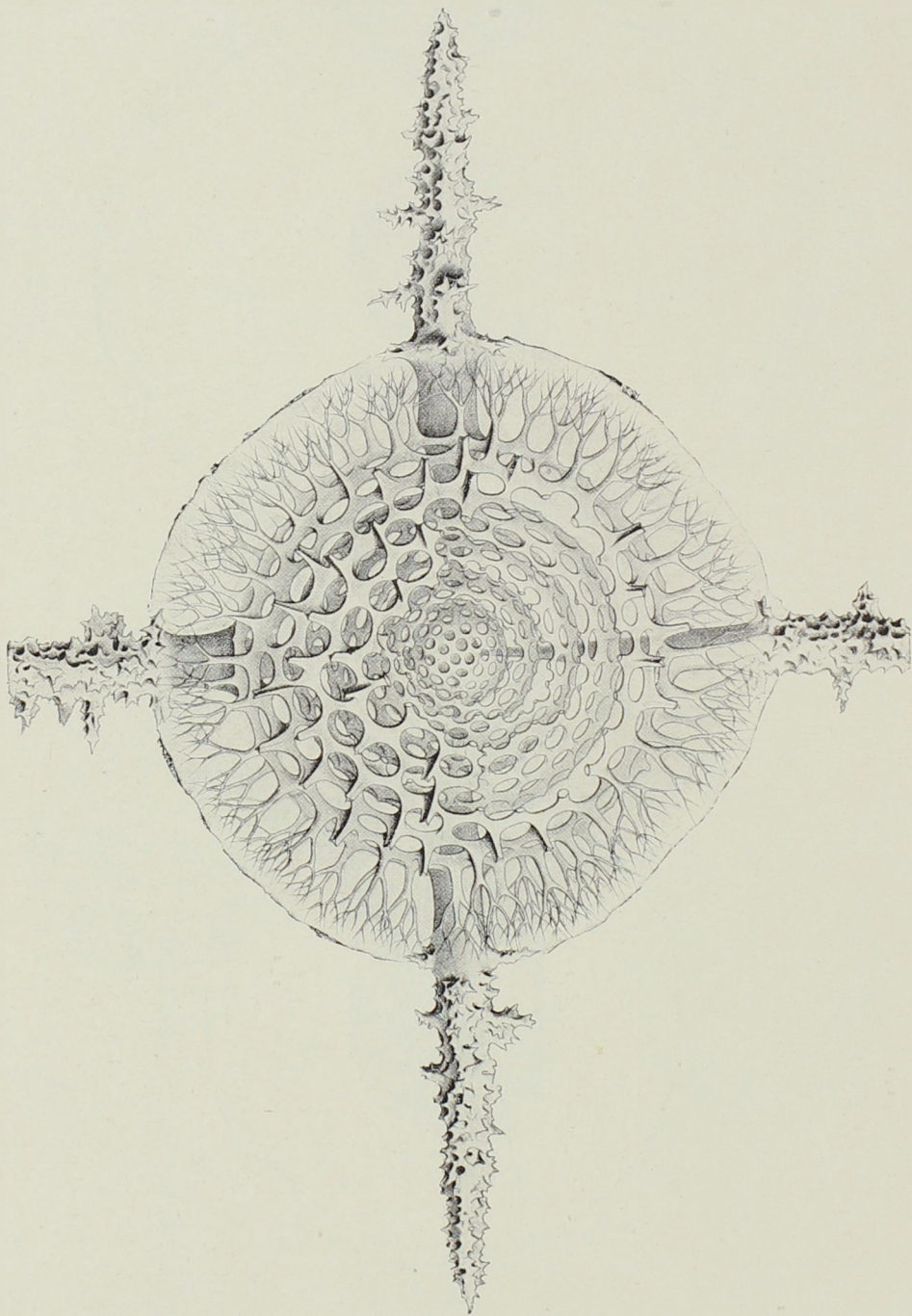


Fig. 106. — *Staurocaryum arborescens* $\times 240$, page 98. — Exemplaire unique.

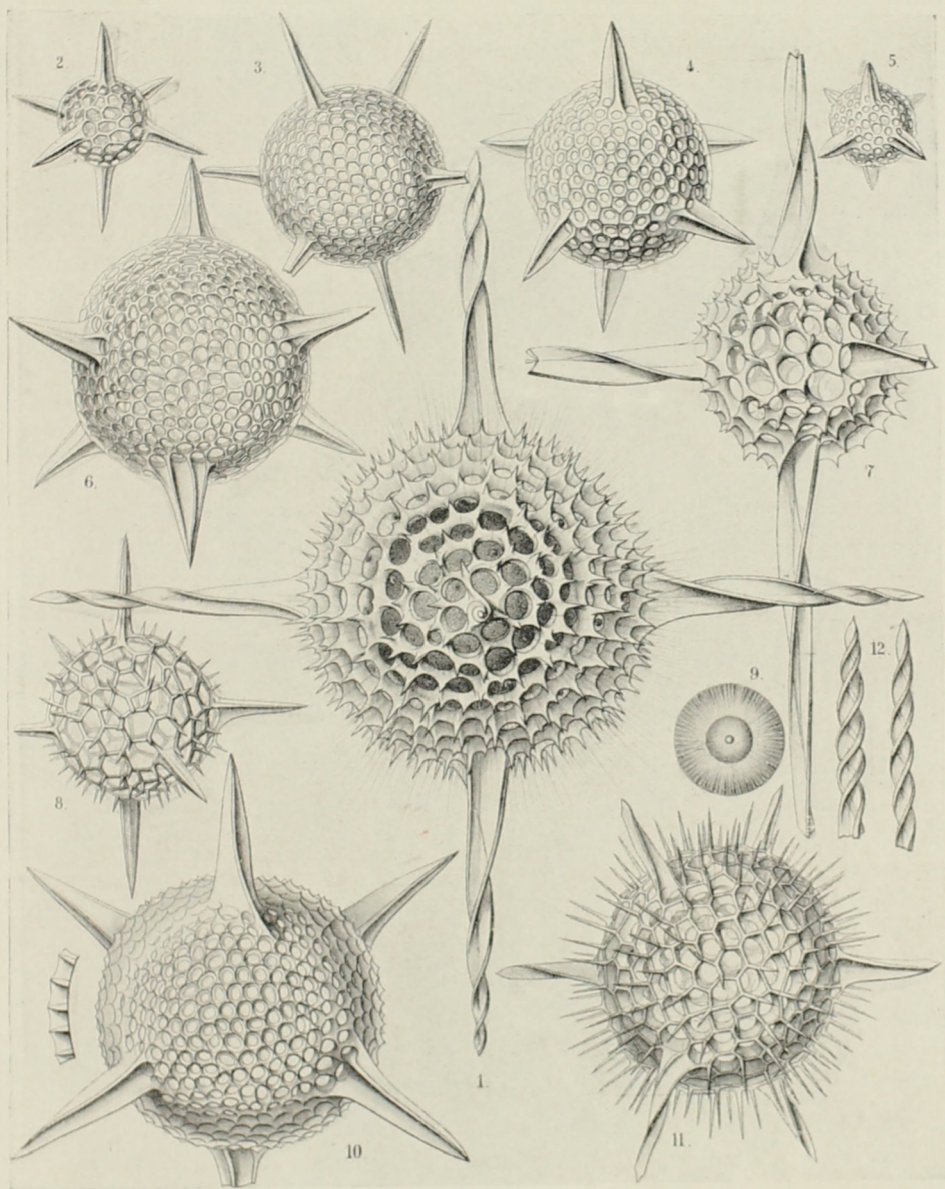


Fig. 107. — Diverses espèces du genre *Hexastylus*, page 98. — 9 est la capsule centrale de 8, avec au centre un nucléole, le noyau et le protoplasme intracapsulaire rayonné.

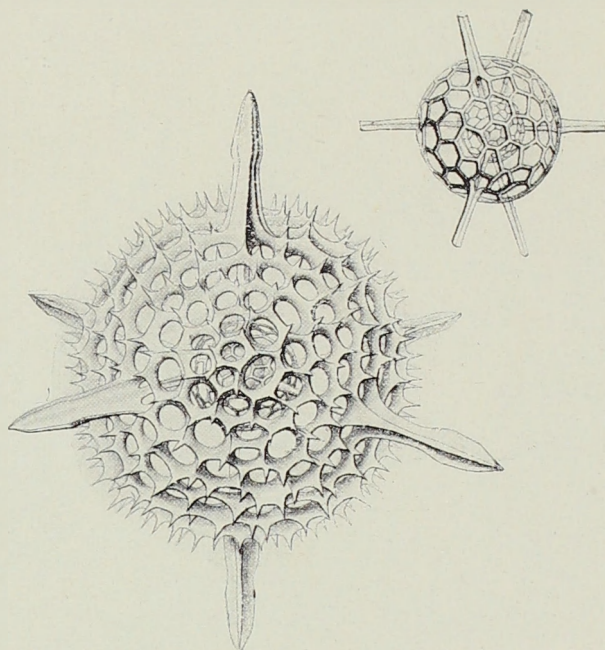


Fig. 108. — *Hexacontium sceptrum* $\times 300$, page 108.
A côté les deux capsules internes $\times 400$.

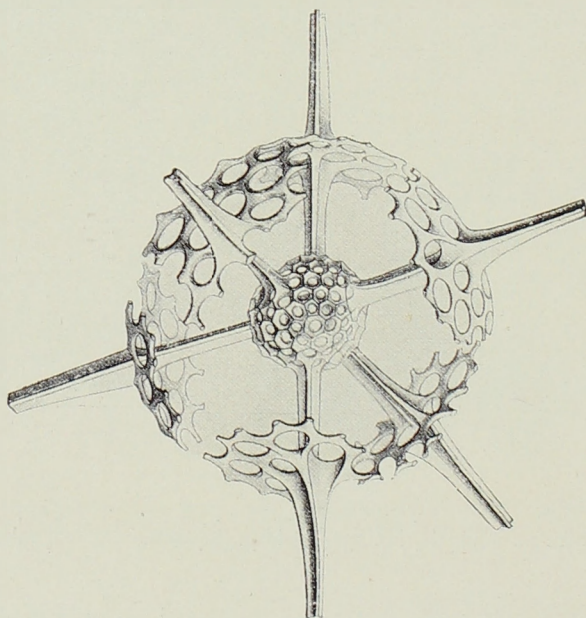


Fig. 109. — *Hexacontium axotrias* $\times 220$, page 99.

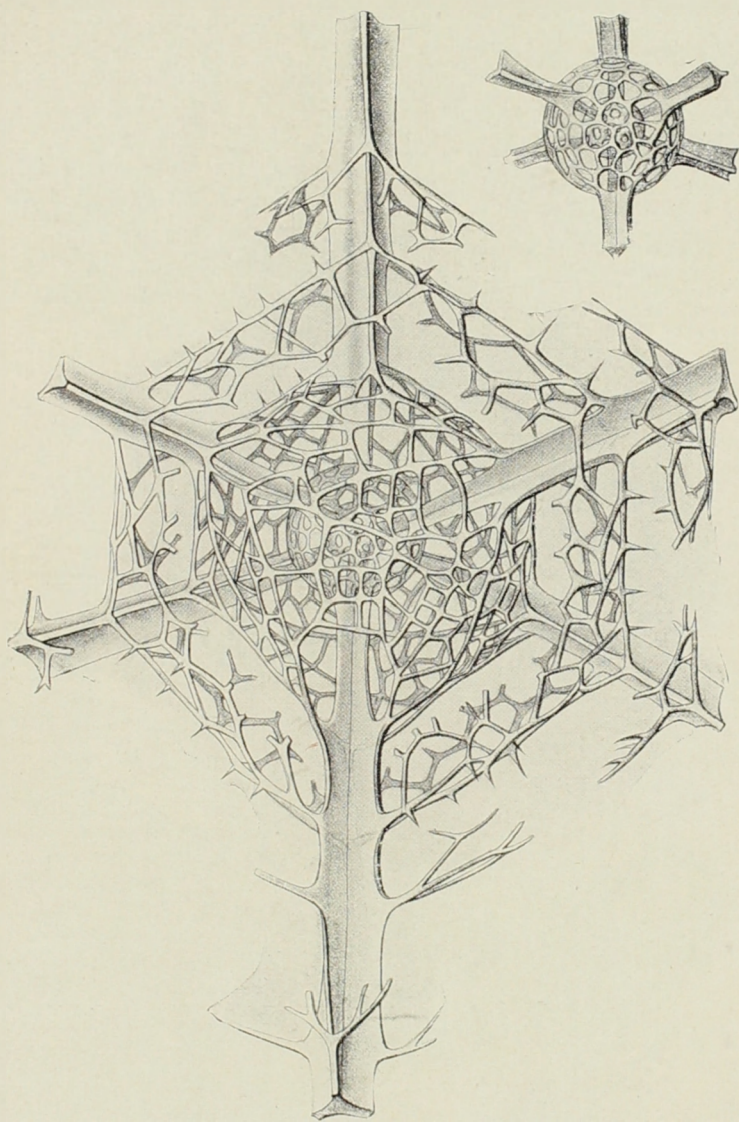


Fig. 110. — *Heracarium arborescens* $\times 400$, page 99.

A côté, les coquilles centrales.

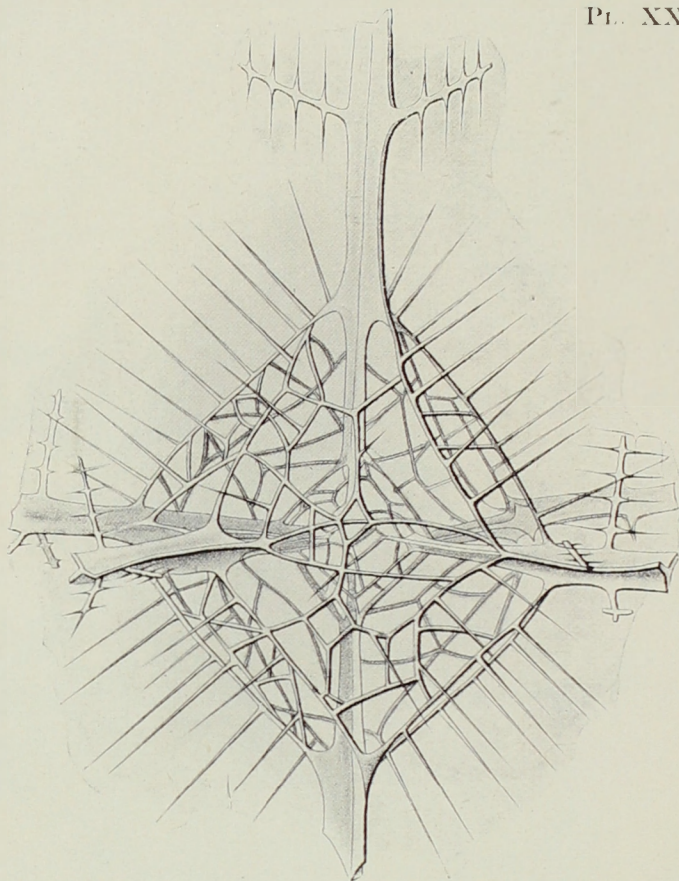


Fig. 111. — *Hexadendron bipinnatum* $\times 400$, page 100.

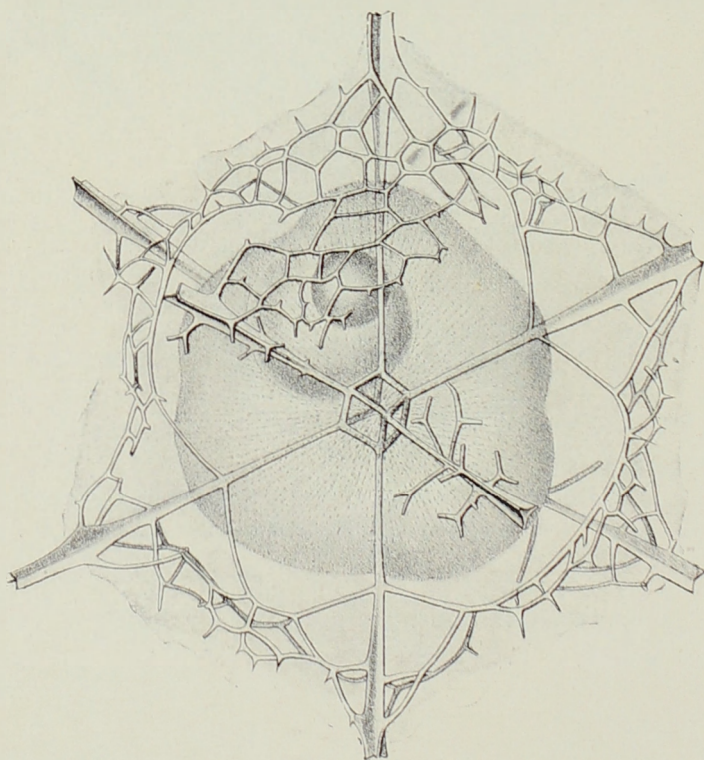


Fig. 112. — *Octodendron cubocentron* $\times 400$, page 101. — La capsule centrale (irrégulière par compression?) a le protoplasme rayonné et un noyau excentrique (déplacé?).

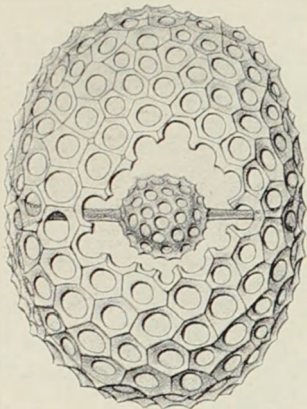


Fig. 113. — *Druppula pandanus*
× 300, page 104.

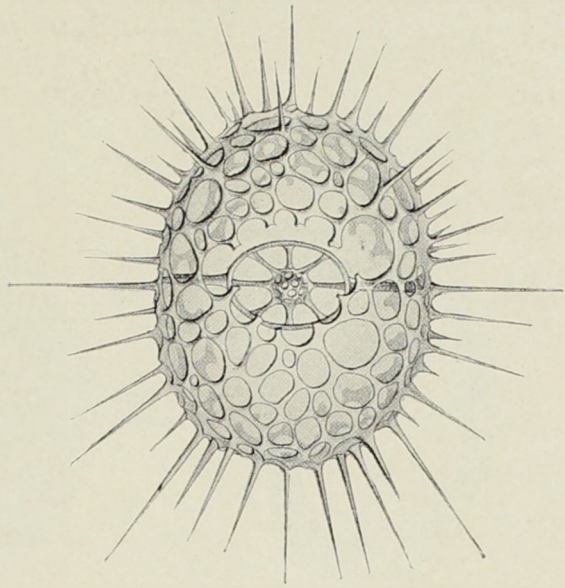


Fig. 114. — *Prunocarpus artocarpium* × 300, page 104.

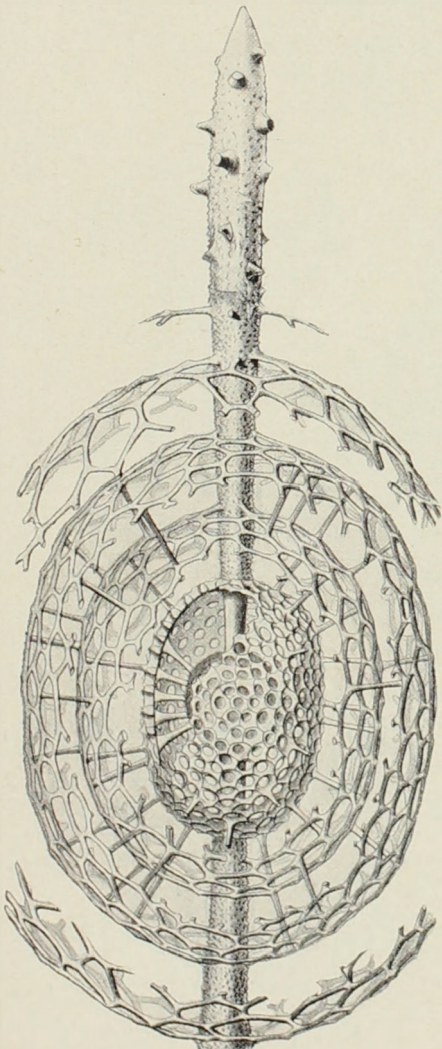


Fig. 115. — *Cromyotractus ceparius*
× 200, page 104.

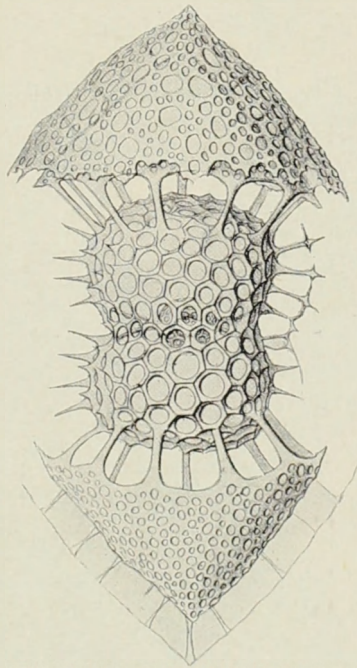


Fig. 116. — *Peripanartus amphiconus* × 220, page 104.

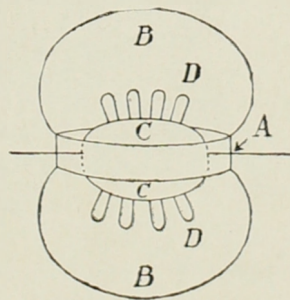


Fig. 117. — Page 104.

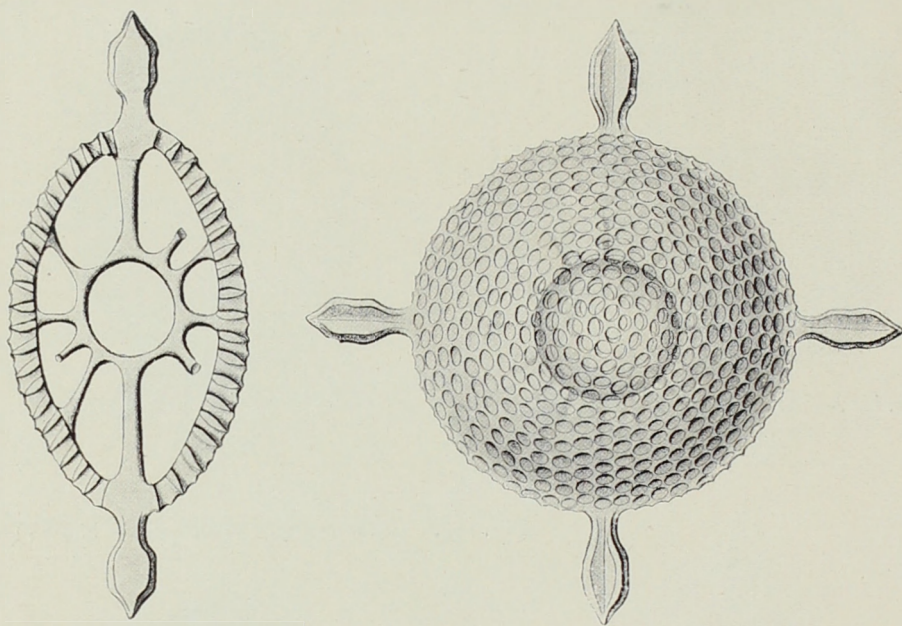


Fig. 118. — *Sethostaurus orthostaurus* $\times 300$, page 107. — Avec coupe.

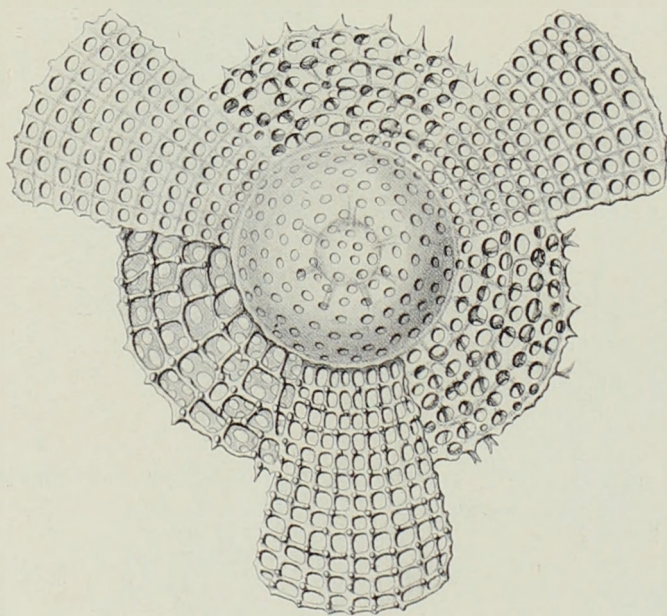


Fig. 119. — *Hymenactura archimedes* $\times 225$,
page 108.

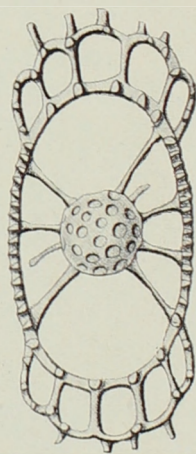


Fig. 120.
Trigonactura
triancata $\times 400$,
p. 108. — Coupe.

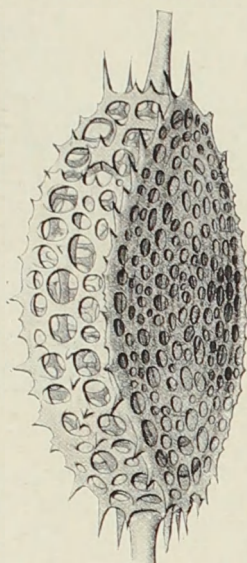


Fig. 121. — *Xiphodictya amphibelonia*
× 300, page 109.

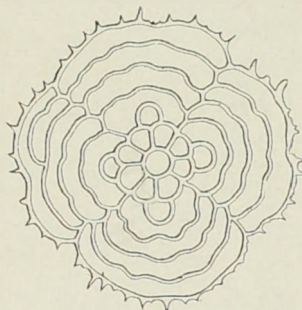


Fig. 122. — *Porodiscus quadrigatus* × 200, page 109.
— Lames plate superficielles enlevées.

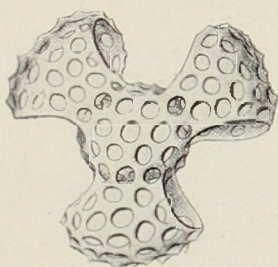


Fig. 123. — *Triolena primordialis* × 700, page 109.

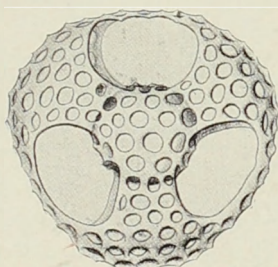


Fig. 124. — *Triopyle hexagona* × 600, page 109.

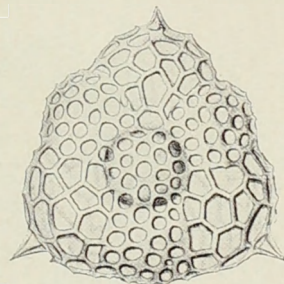


Fig. 125. — *Archidiscus pylonicus* × 400, page 109.

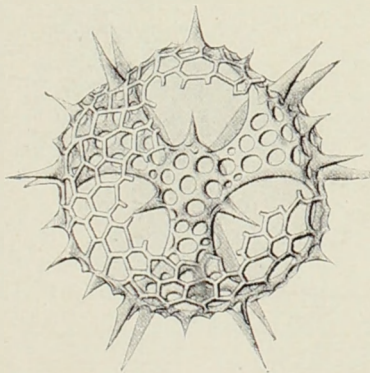


Fig. 126. — *Triodiscus spinosus*
× 600, page 110.

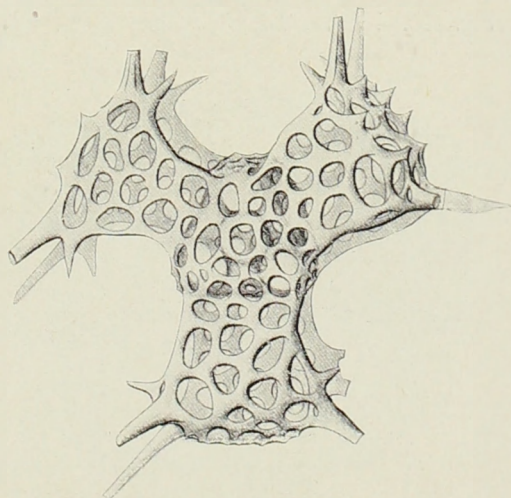


Fig. 127. — *Pylolena armata*, page 110.

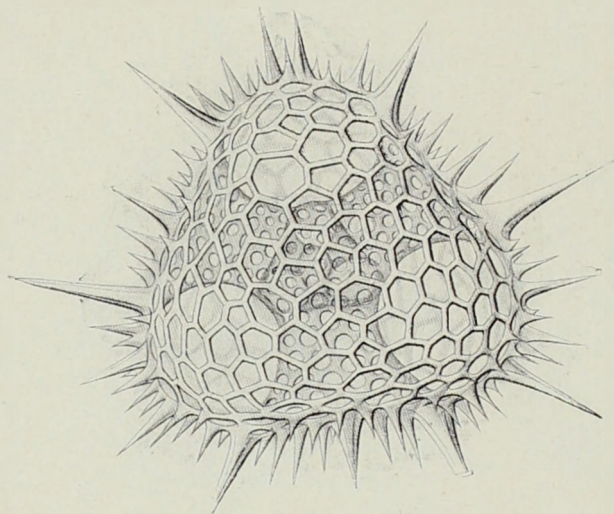


Fig. 128. — *Pylo-discus triangularis* $\times 300$, page 111.

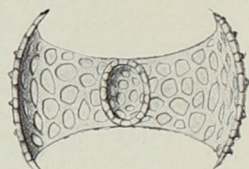
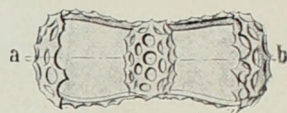


Fig. 129.
Monozonium alatum $\times 300$,
page 111.

Vu d'en haut et coupe sur
le côté.

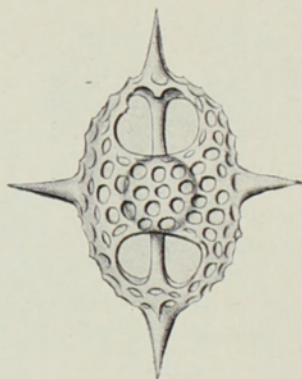
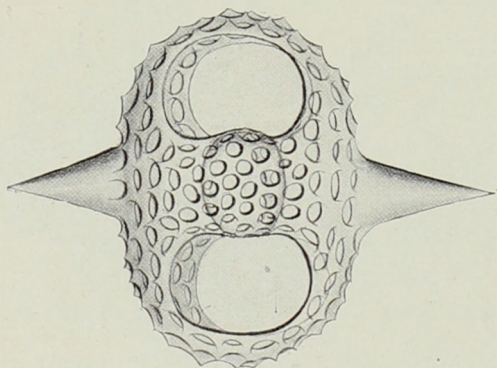
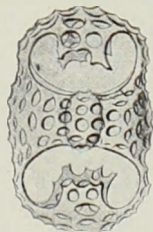
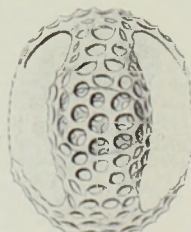


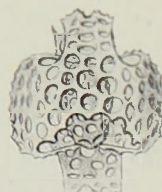
Fig. 130. — *Dizonium pleuracanthum* $\times 400$. *D. stauracanthum* $\times 300$, page 111.



A



B



C

Fig. 131. — *Trizonium tricinctum* $\times 300$, page 111.

A = Vu sur l'axe court 3, comme les figures 130. — B = Vu sur l'axe moyen 2.

C = Vu sur l'axe long 1, d'en haut.

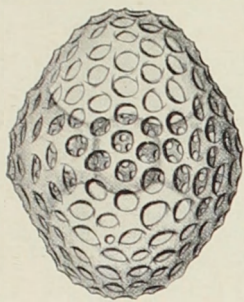


Fig. 132.
Larnacilla typus $\times 300$.
page 111.

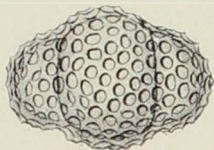


Fig. 133.
Tholartus tricolus
 $\times 200$, page 113.

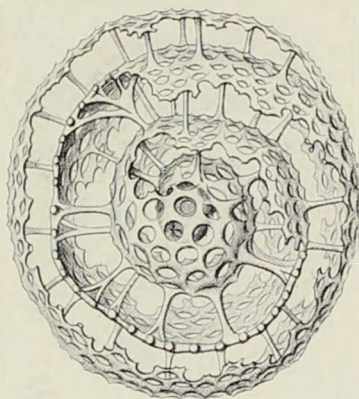


Fig. 134. — *Spirema melonia*
 $\times 300$, page 114.

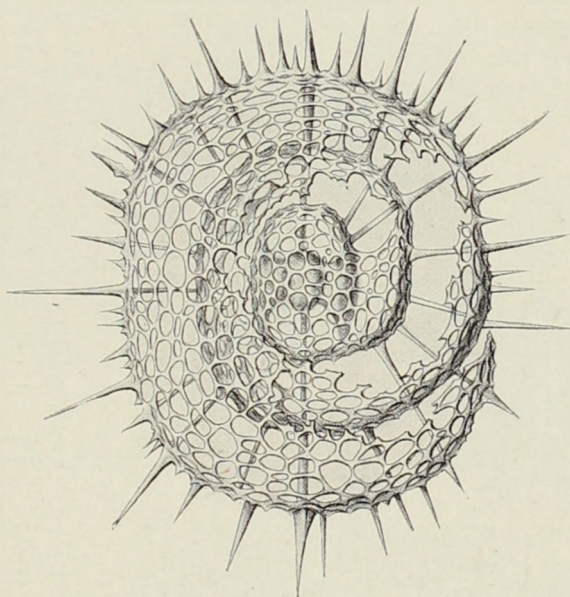


Fig. 135. — *Polyspira octopyle* $\times 300$, page 114.

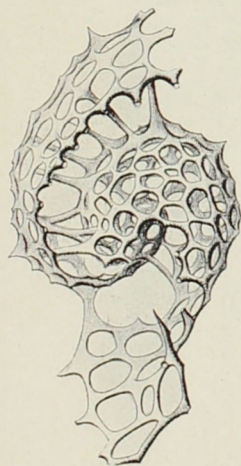


Fig. 136— *Lithelius solaris*
(partie) $\times 300$.

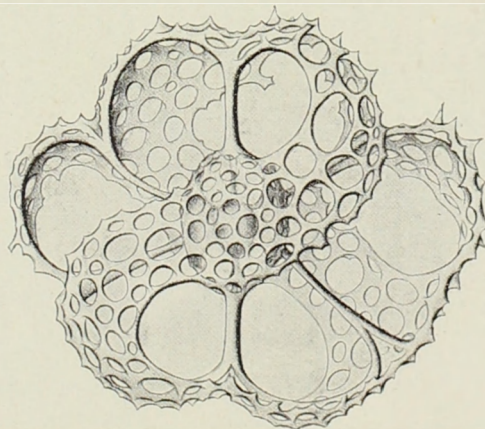


Fig. 137. — *Spironium octonium* $\times 300$.
page 114.

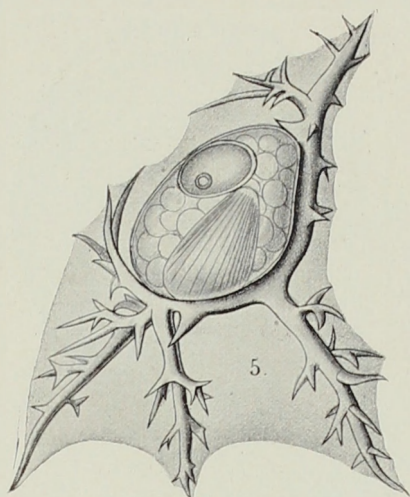


Fig. 138. — *Plagiocarpa procortina*
× 220, page 115.
Capsule centrale avec podocone et noyau;
squelette dans la calymma.

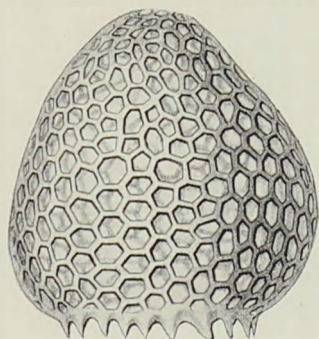


Fig. 139. — *Carpocanium hexagonale*
× 400, page 115.

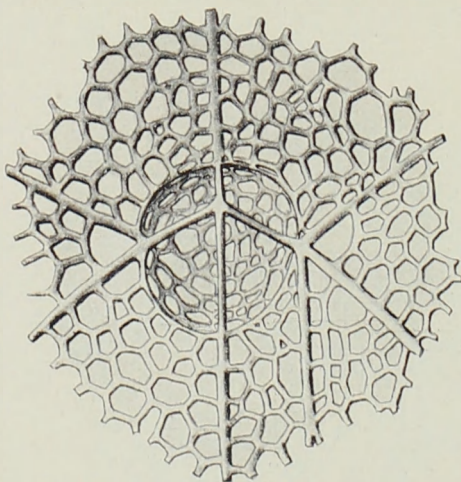


Fig. 143. — *Sethophormis hexalactis*
× 400, page 117.
Partie centrale vue en dessous.

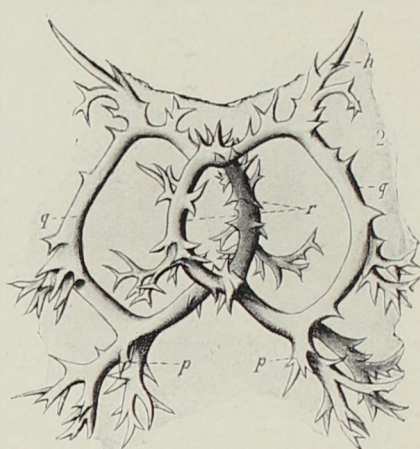


Fig. 140. — *Zygostephanus bicornus*
× 250, page 116.

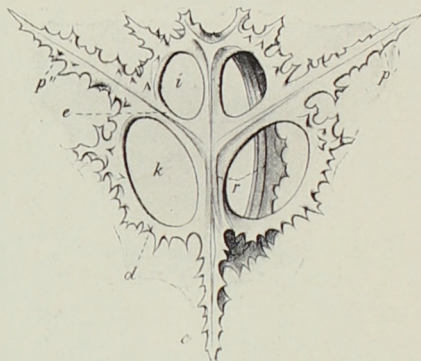


Fig. 141. — *Cortiniscus typicus*
× 320, page 116.

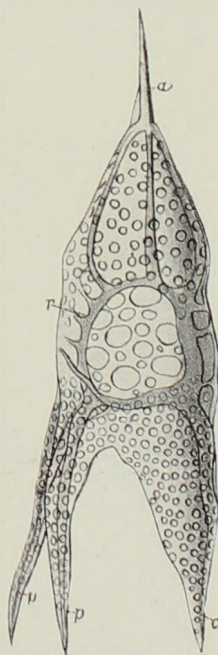


Fig. 142. — *Androspyrus pithecius*
× 400, page 117.

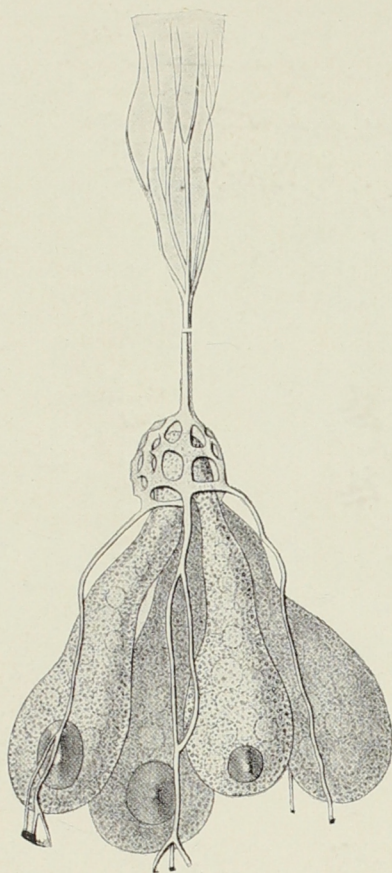


Fig. 144. — *Tetraspuris tetracorethra* $\times 280$, page 117.
Piquant supérieur fortement réduit; piquants inférieurs coupés.

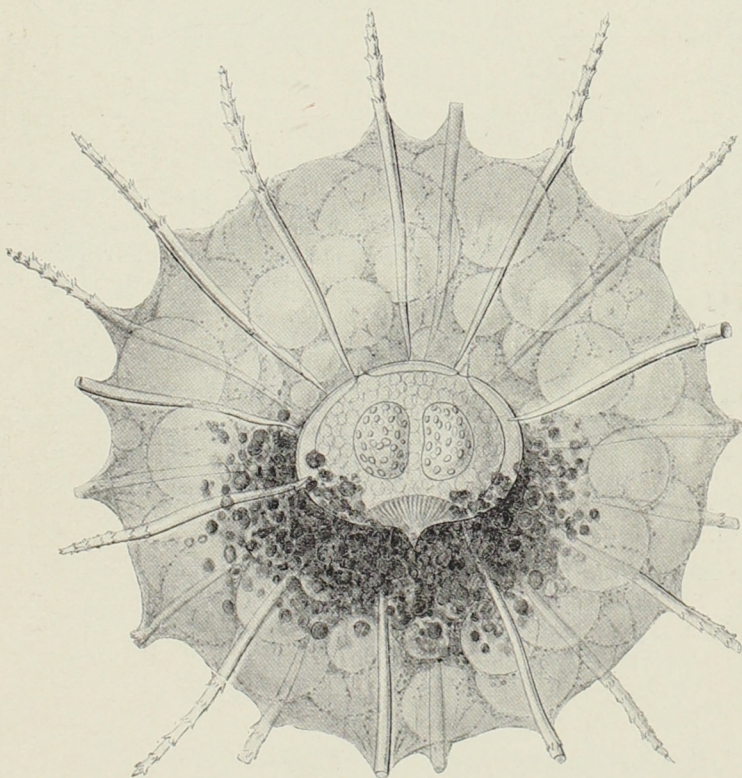


Fig. 145. — *Aulactinium actinastrum* $\times 80$, page 118.

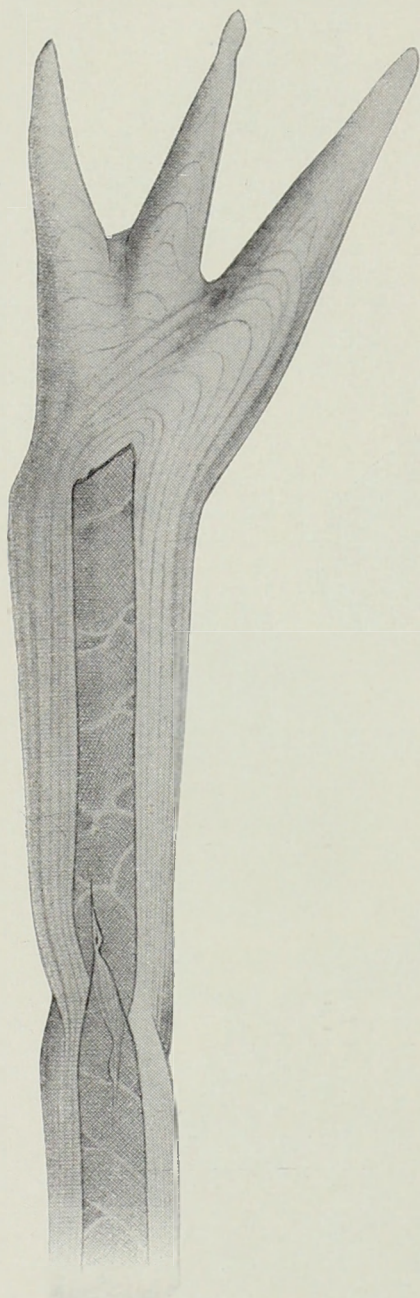


Fig. 147. — Piquant d'*Aulokleptes* avec la diatomée *Rhizosolenia styliformis* en division; l'individu supérieur est brisé; au milieu, le joint.

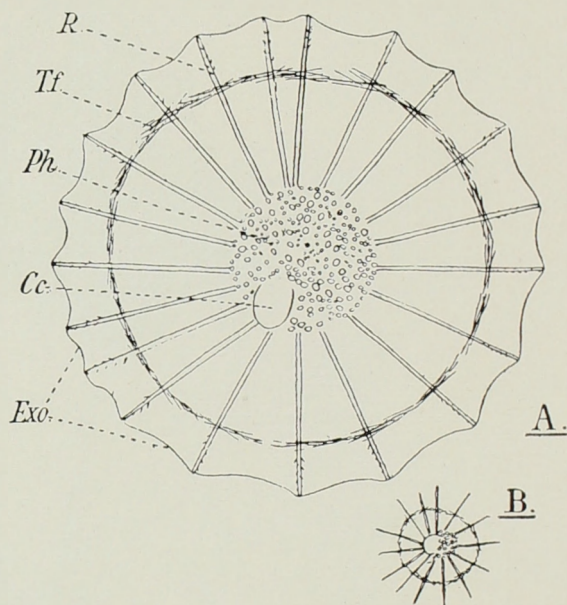


Fig. 149. — *Aulacantha scolymantha* $\times 26$, page 121. — A. = Forme de mer profonde. — B. Naples, 100 brasses. — R = Piquants radiaires. — Tf = Spicules tangentiels. — Ph = Phæodium. — Cc = Capsule centrale. — Exo = Exoplasme.

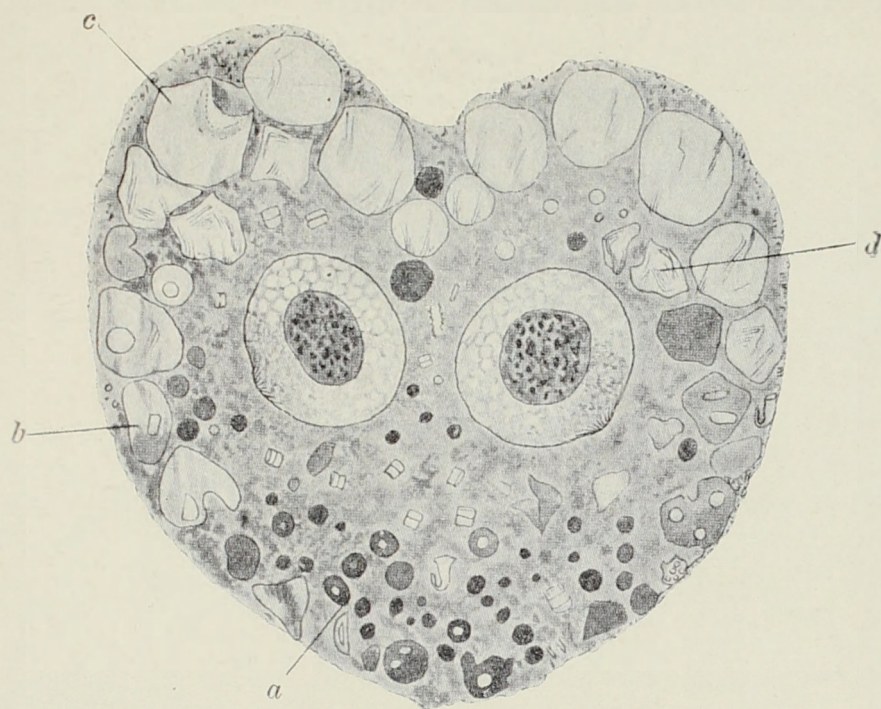


Fig. 146. — *Phaeocolla valdiviae*, page 119.

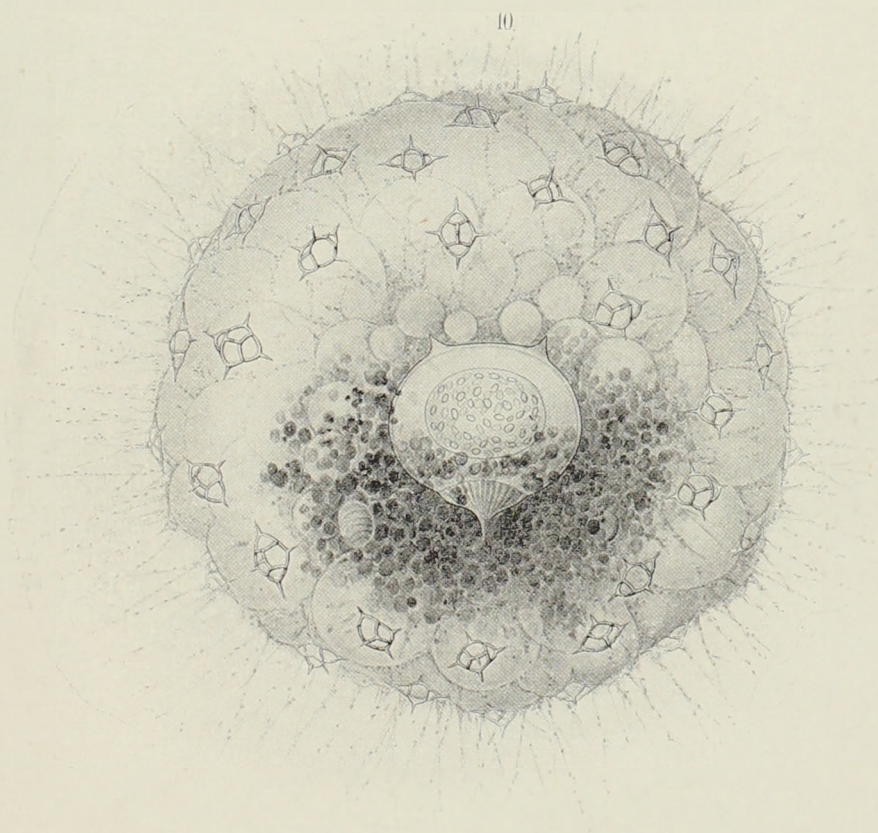


Fig. 148. — *Dictyocha stipitata* $\times 80$, page 120.

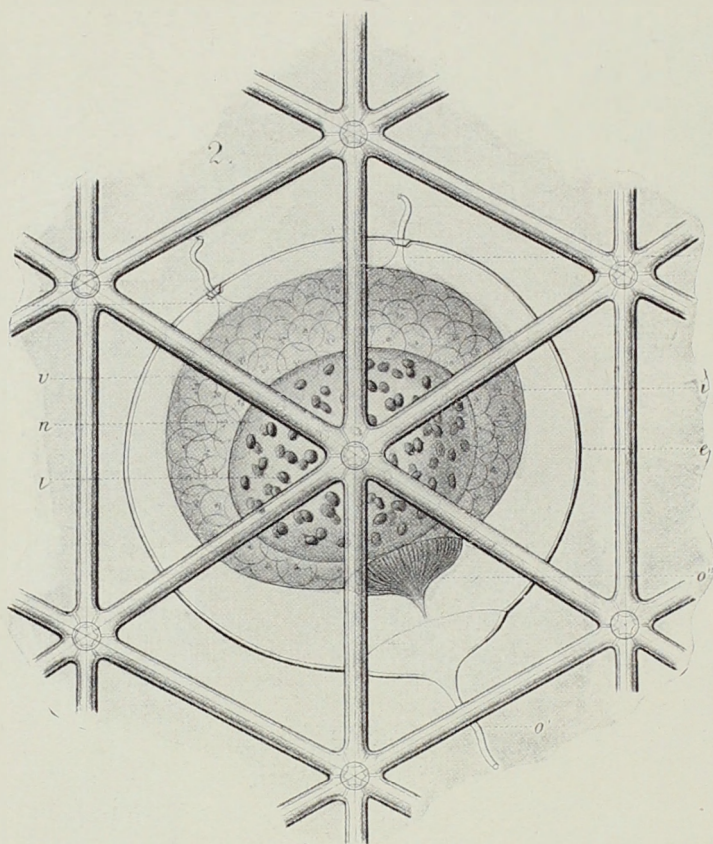


Fig. 150. — *Aularia ternaria* $\times 300$, page 122.
Une maille avec capsule centrale.

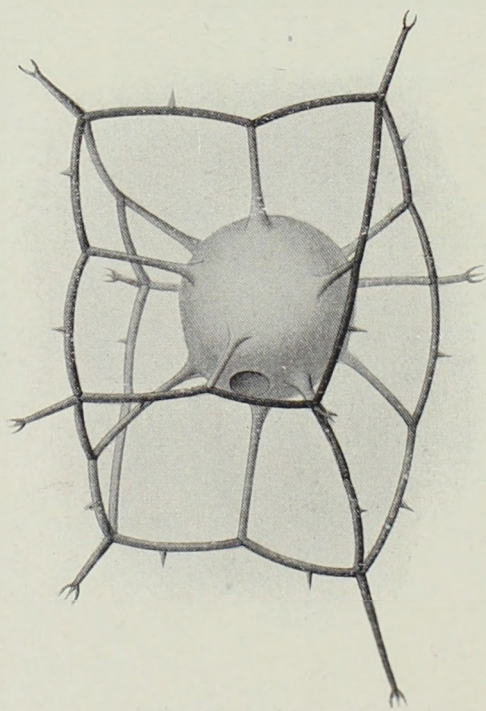


Fig. 151. — *Camosphaera geometrica* $\times 410$, page 122.

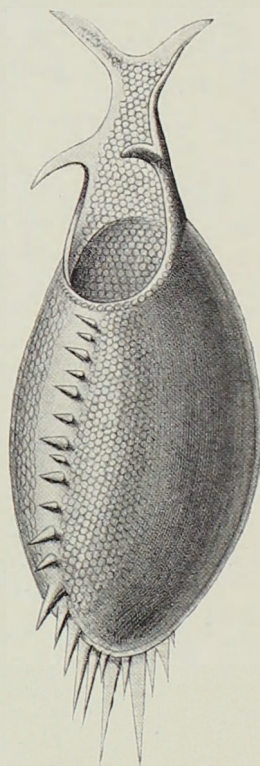


Fig. 152. — *Challengeron willemoesii* $\times 400$, page 122
(VON WILLEMOES-SUHM, naturaliste, mort à bord du *Challenger*, dans le Pacifique).

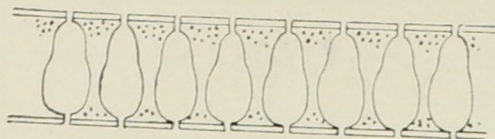


Fig. 53. — Coupe de la coquille Challengéride,
d'après VAL. HAECKER, 1906, page 123.

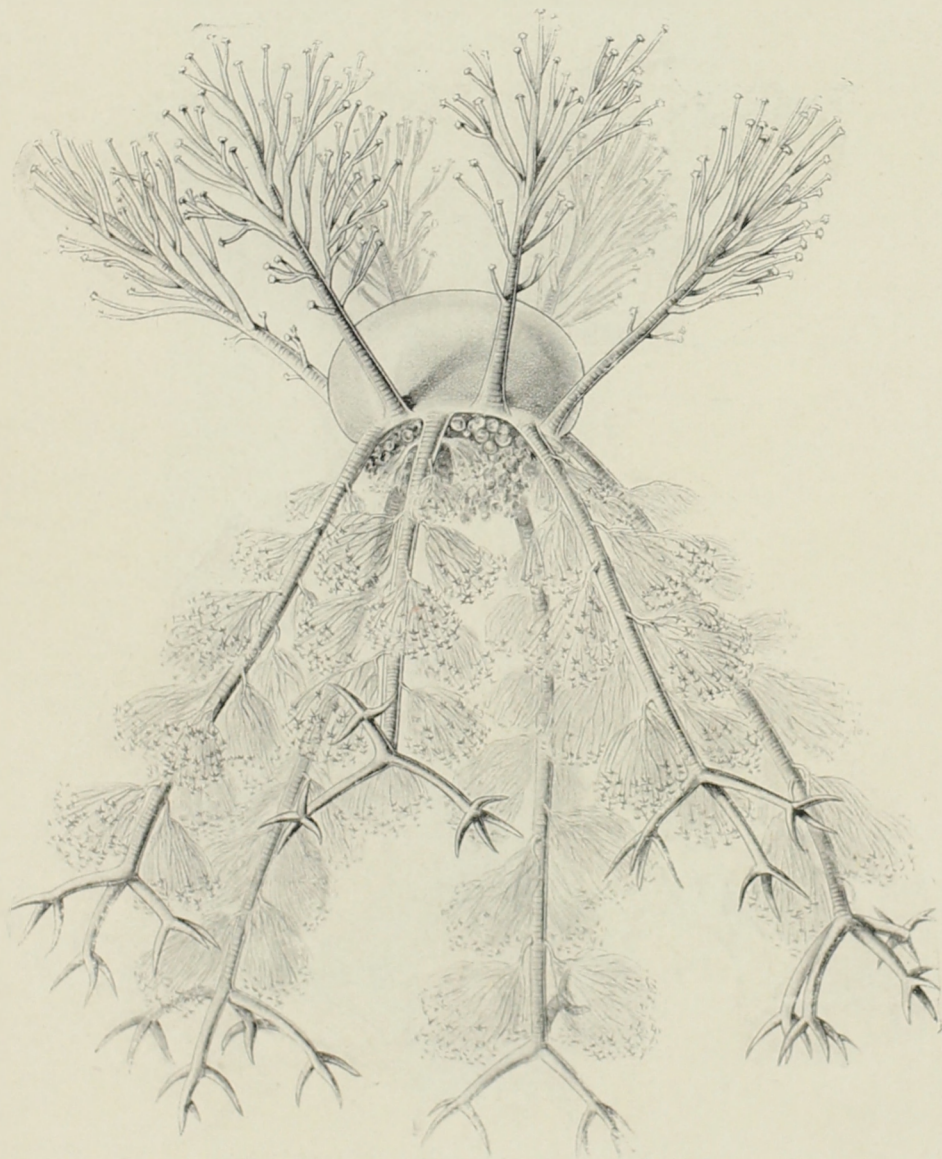


Fig. 154. — *Gorgonetta mirabilis* $\times 50$, page 123.

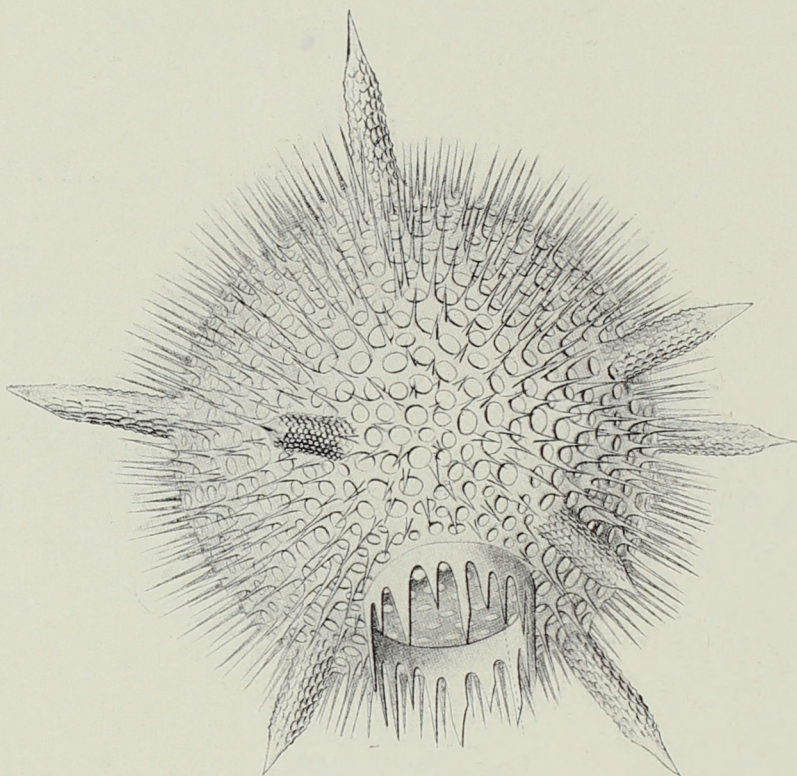


Fig. 155. — *Castanissa challengerii* $\times 50$. page 123.

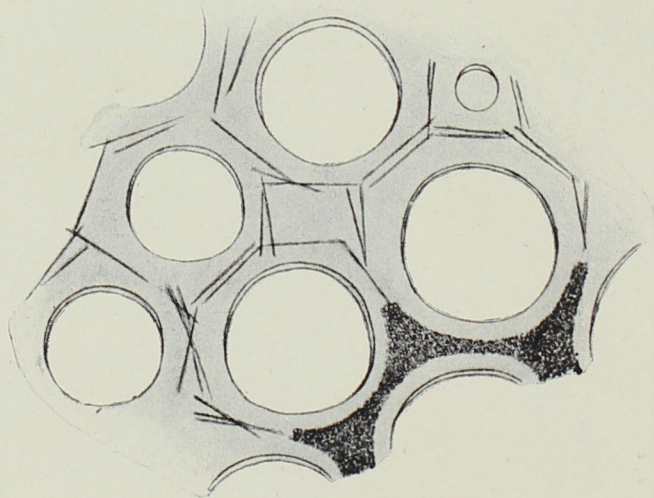


Fig. 156. — Structure de la coquille castanellide.
En bas, à droite, le tissu spongieux est rempli d'air, page 123.

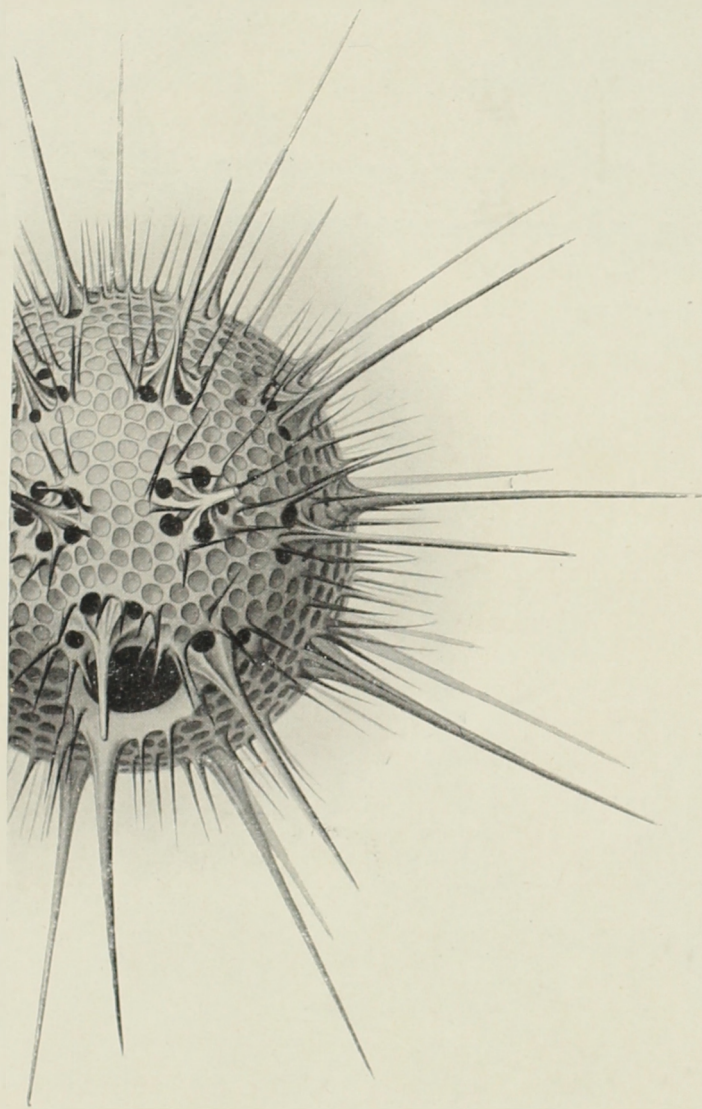


Fig. 157. — *Haeckeliana labradoriana* (BORGERT) $\times 150$, page 123.

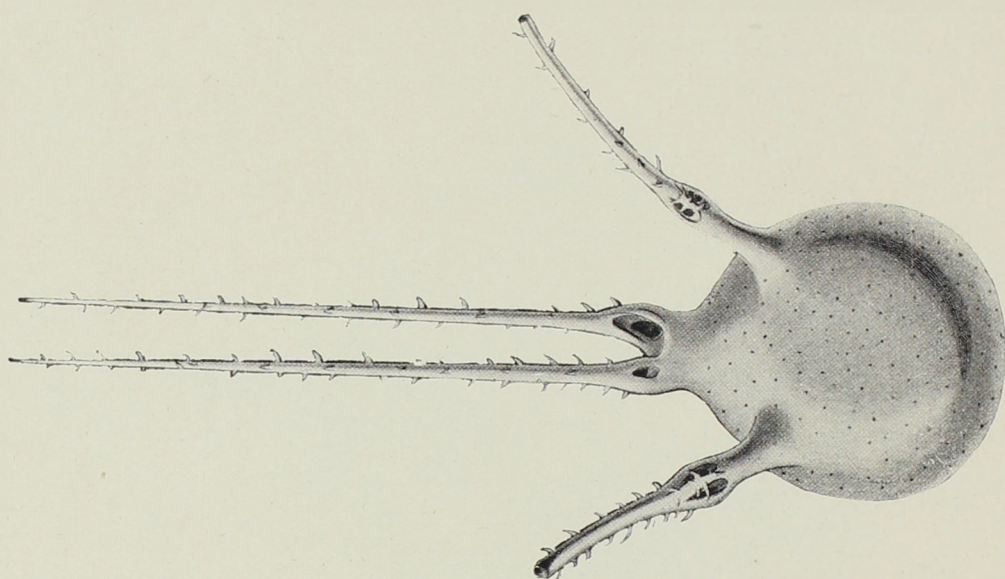


Fig. 159. — *Tuscarora tubulosa* $\times 40$, page 123.
On voit les gros pores.

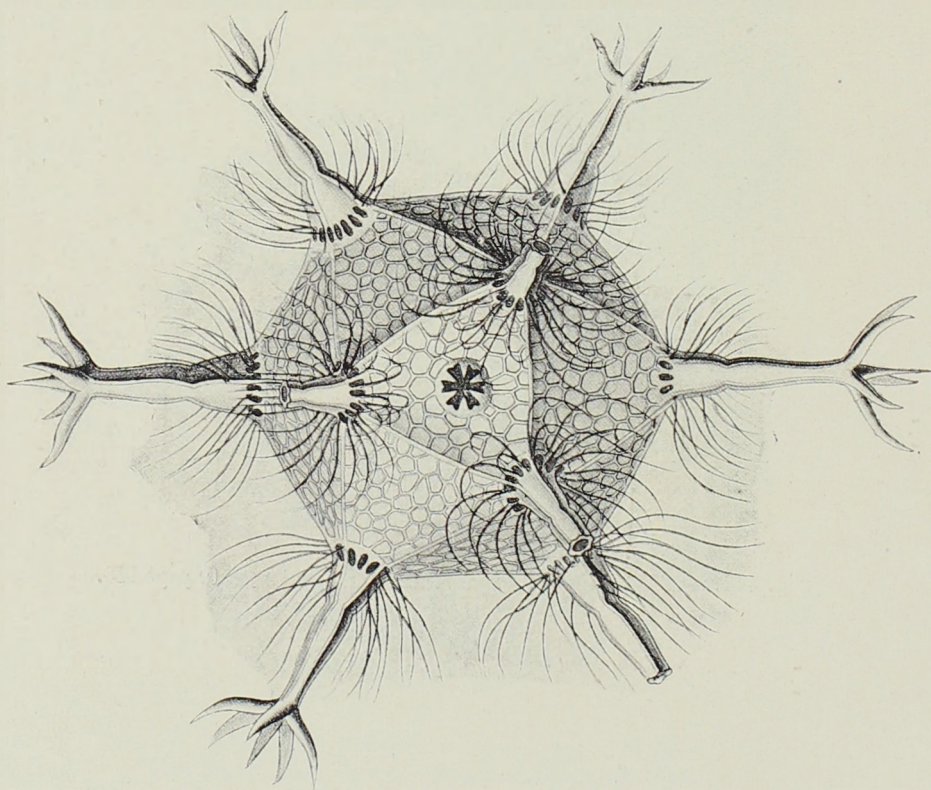


Fig. 158. — *Circogonia icosahedra* $\times 55$, page 123.

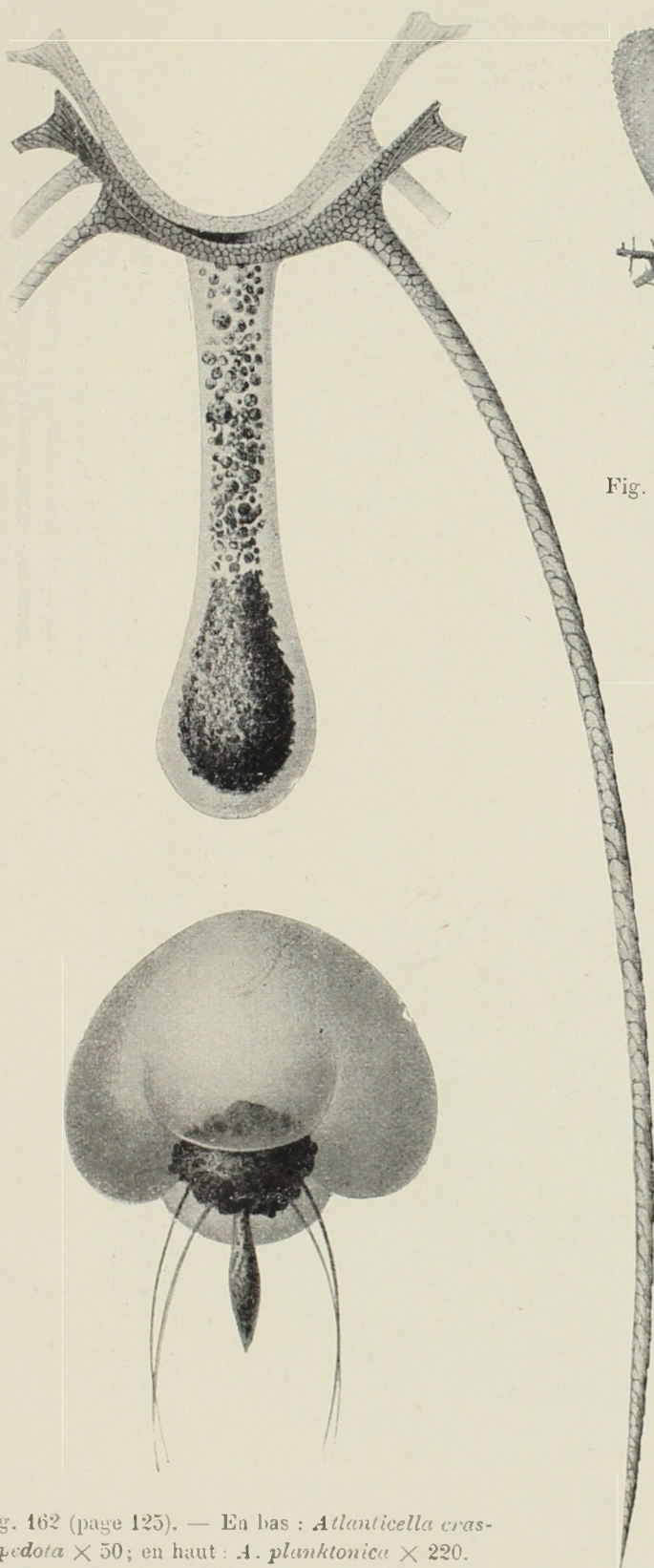


Fig. 162 (page 125). — En bas : *Atlanticella craspedota* $\times 50$; en haut : *A. planktonica* $\times 220$.

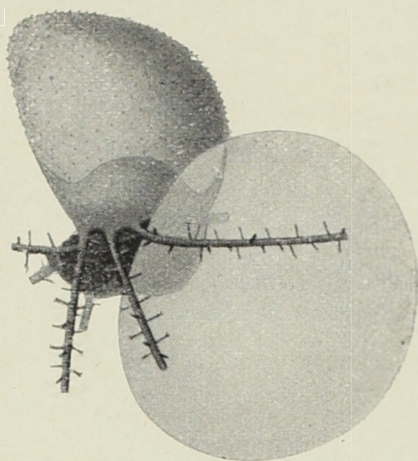


Fig. 160. — *Planktonetta atlantica* $\times 22$, page 125. — Piquants brisés.

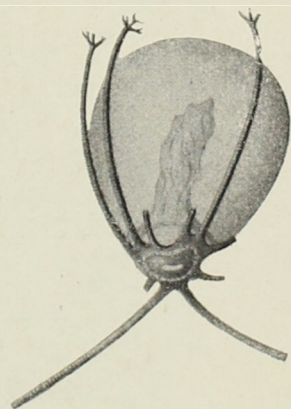


Fig. 161. — *Nationaletta fragilis* $\times 20$, page 125.

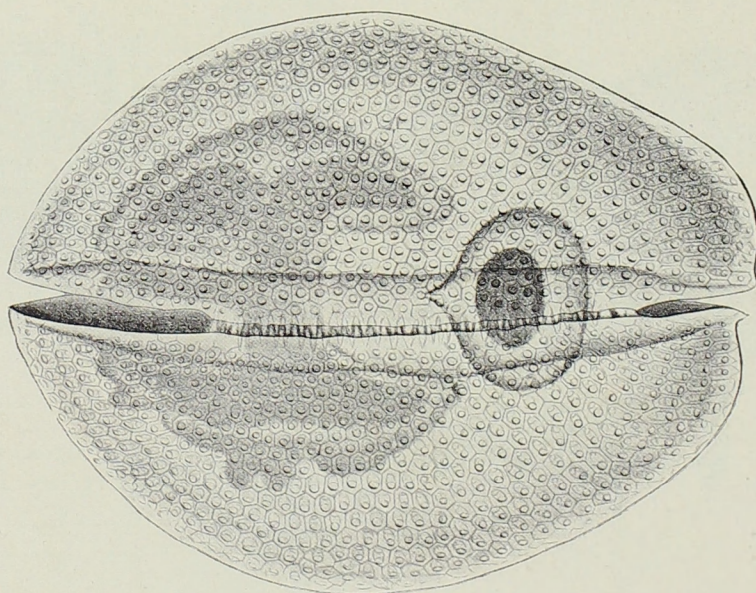


Fig. 163. — *Conchopsis navicula*, \times 430, page 426.
— Valves engrenantes sur une partie; capsule centrale;
phacodium bilobé.

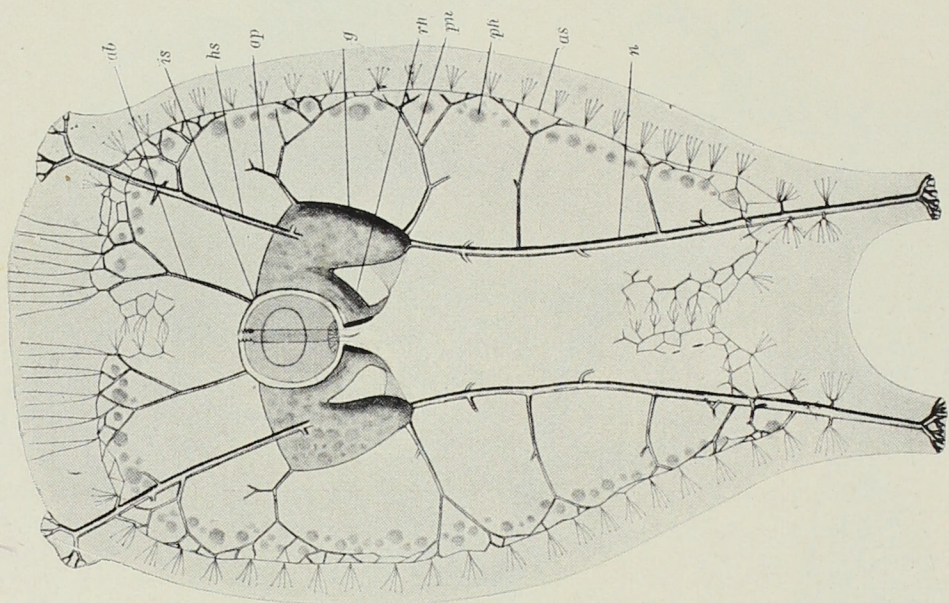


Fig. 164. — *Caeclographis antarctica*, page 426, d'après
V. HAECKER (1907). — *ab* = Piquant aboral. —
is = Coquille interne. — *hs* = Piquant latéral. —
ap = Piquant apical. — *G* = Galéa. — *rh* = Rhi-
nocanna, tube nasal. — *ph* = Phacodellus. —
as = Coquille externe. — *n* = Piquant nasal.

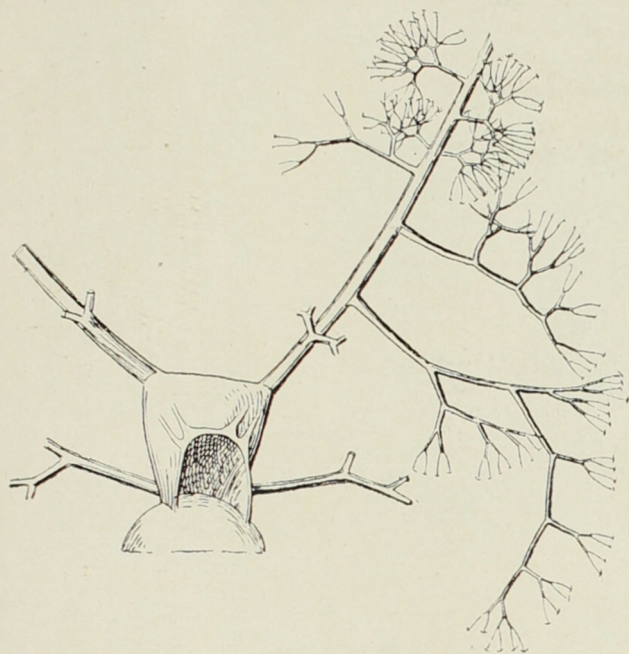


Fig. 65. — Galéa de *Calotetracerus xanthacanthum*, page 27.

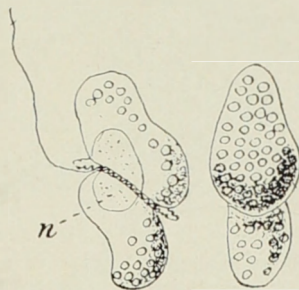


Fig. 166. — Spore de *Thallasicola* $\times 1000$, page 134 (BRANDT).



Fig. 167. — Boue à Radiolaires, page 167. — Chun (Valdivia), station 183, au nord de l'île des Cocos, océan Indien, 98° long. E., 8° lat. S., 5.248 mètres. Composition chimique : 50 p. c. minéraux volcaniques (éruption du Krakatoa, 1884); 15 p. c. d'organismes silicieux; le reste de l'argile amorphe.

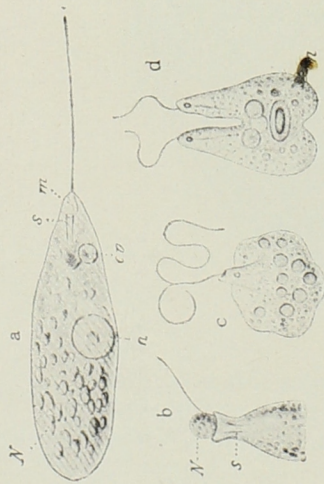


Fig. 168. — *Peranema trichophorum* $\times 440$, page 137. — *a* = Individu vu de la face dorsale, rampant. — *m* = Bouche. — *s* = Pharynx. — *cv* = Vacuole contractile. — *n* = Noyau. — *b* = Ingestion d'une grosse proie *N*. — *c* = Individu irrégulièrement contracté. — *d* = Multiplication par division longitudinale.

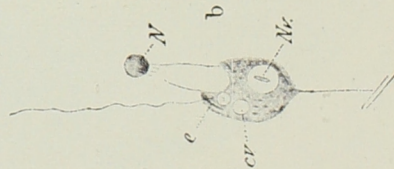


Fig. 169. — *Monas guttula* $\times 1060$, page 137. — *N* = Nourriture, proie. — *Nv* = Vacuole nutritive. — *cv* = Vacuole contractile. — *e* = Crête buccale. — L'animal est fixé par un filament protoplasmique.

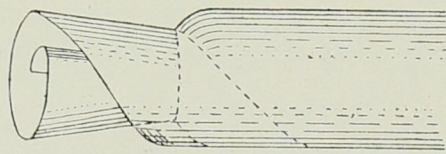


Fig. 170. — Schéma de la collerette, page 140, d'après FRANCE.

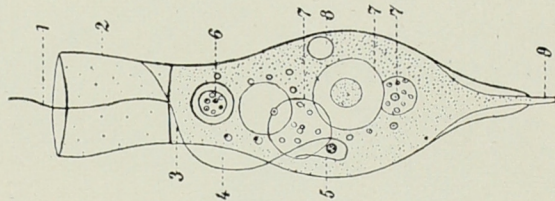


Fig. 171. — *Codonosiga botrytis*, page 140. — 1 = Flagelle. — 2 = Collerette. — 3 = Partie enroulée de la collerette. — 4 et 5 = Sa partie terminale simulant la vacuole voyageuse. — 6 et 7 = Vacuoles nutritives. — 8 = Vacuole contractile. — 9 = Tige de fixation. D'après FRANCE.

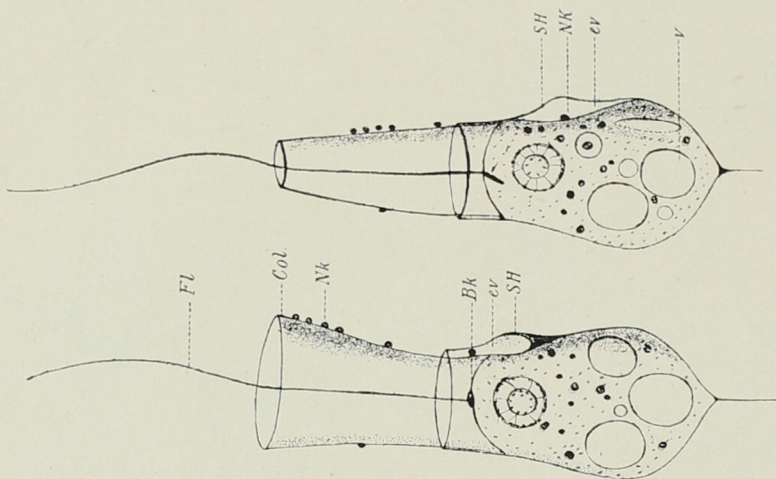


Fig. 172. — *Codonosiga botrytis* $\times 1200$, p. 140. — Figures de BURCK. — *Fl* = Flagelle. — *Col* = Collerette. — *Nk* = Nourriture. — *Bk* = Nodule basal du flagelle (le premier nodule rencontré par la ligne de repère est une proie, juste en train de s'engager entre le corps et l'enveloppe muqueuse). — *ev* = Vacuole de préhension. — *SH* = Enveloppe muqueuse. — *V* = Vacuole contractile.

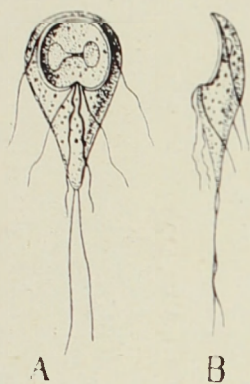


Fig. 173. — *Lambliia intestinalis*, page 142. — A = Vu de face. — B = Vu de côté pour montrer l'échancrure de la ventouse. — Le corps en haltère dans la ventouse est le noyau.

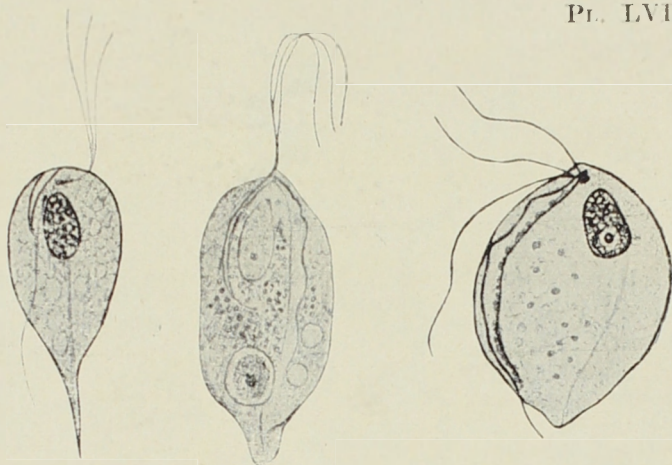


Fig. 174. — *Trichomonas lacertar*, $\times 1000$, page 143. — De gauche à droite : forme avec bouche, trois flagelles et un trainant, tige élastique; forme à membrane ondulante au lieu de flagelle trainant; forme colorée pour montrer le noyau et le blépharoplaste.

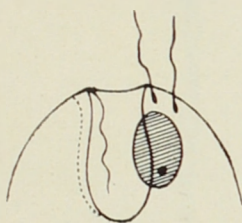


Fig. 175. — *Fanapepea intestinalis*, partie antérieure, page 143.

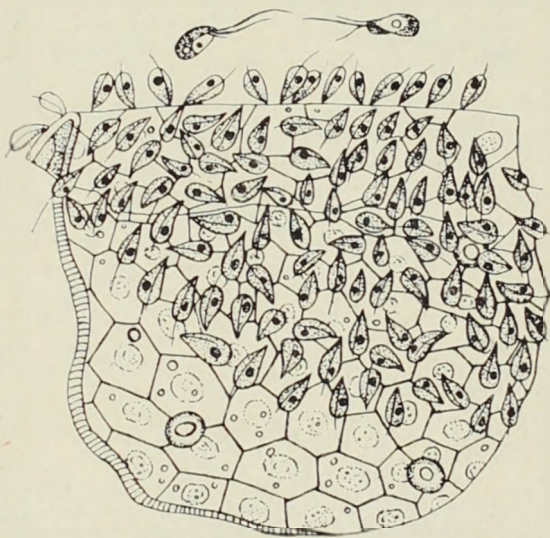


Fig. 176. — *Costia necatrix* dans épiderme de truite, page 143.

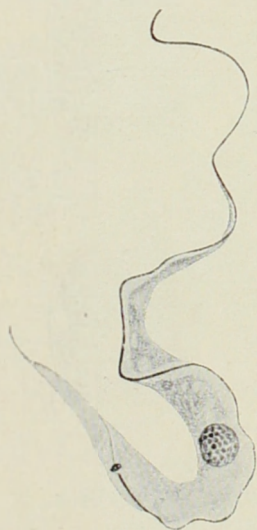


Fig. 177. — *Trypanosoma Theileri* $\times 2000$, p. 143.

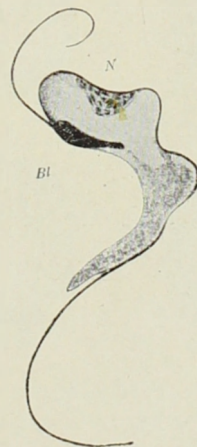


Fig. 178. — *Trypanoplasma cyprini* $\times 1500$, page 144, d'après DOFLEIN; adulte dans le sang de la carpe.

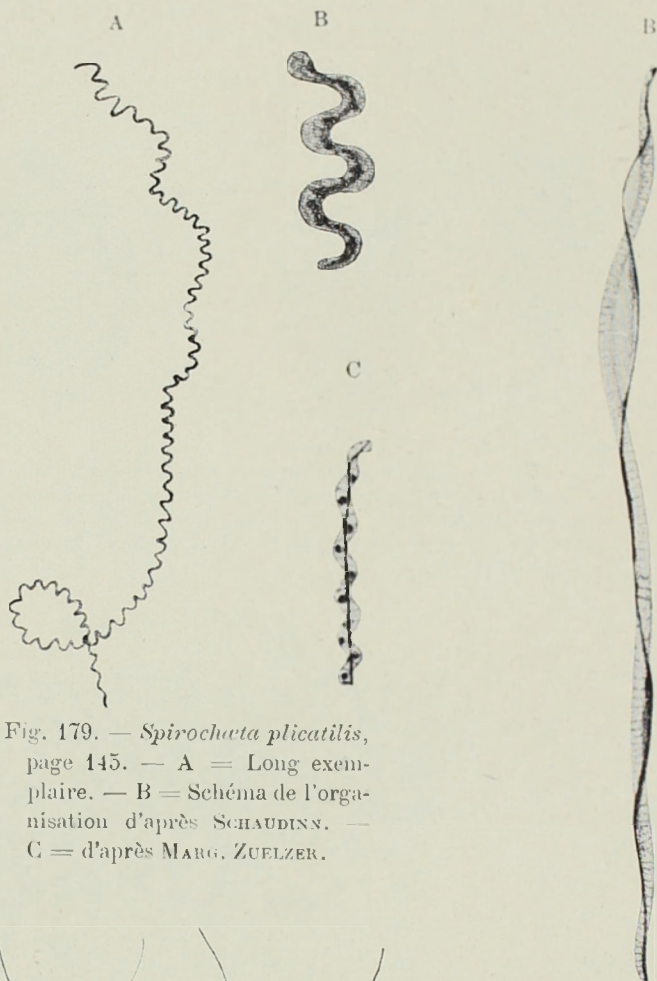


Fig. 179. — *Spirocheta plicatilis*, page 145. — A = Long exemplaire. — B = Schéma de l'organisation d'après SCHAUDINN. — C = d'après MARG. ZUELZER.

Fig. 180. — *Spirocheta Balbianii* × 1400, page 144.

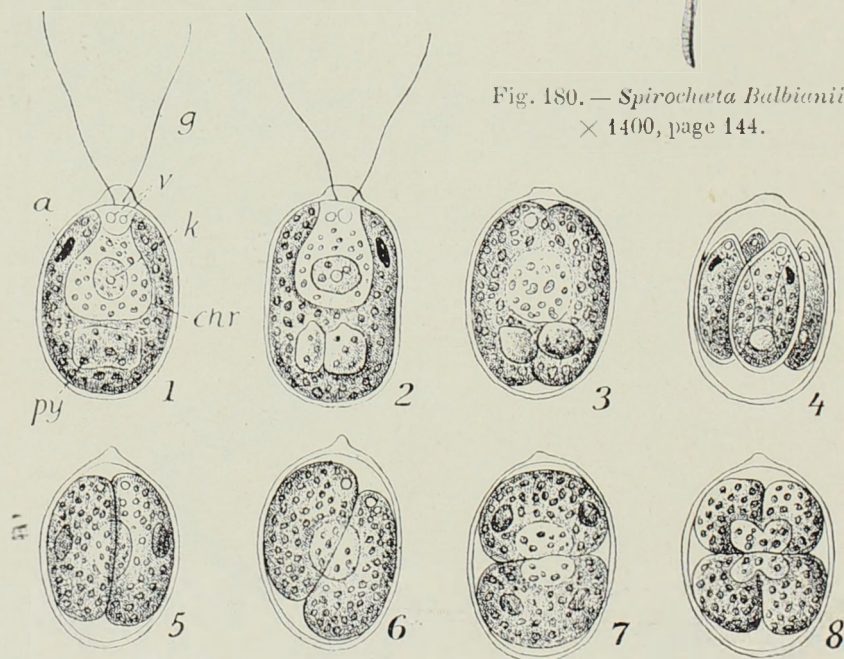


Fig. 181. — *Chlamydomonas angulosa*, page 146. — *g* = Flagelles. — *v* = Vacuoles. — *k* = Noyau. — *chr* = Chromatophore avec chlorophylle. — *py* = Pyrénioide, corps amylacé de réserve nutritive. — *a* = Stigmat. — De 1 à 4, multiplication par division longitudinale; de 5 à 8, division pseudo-transversale.

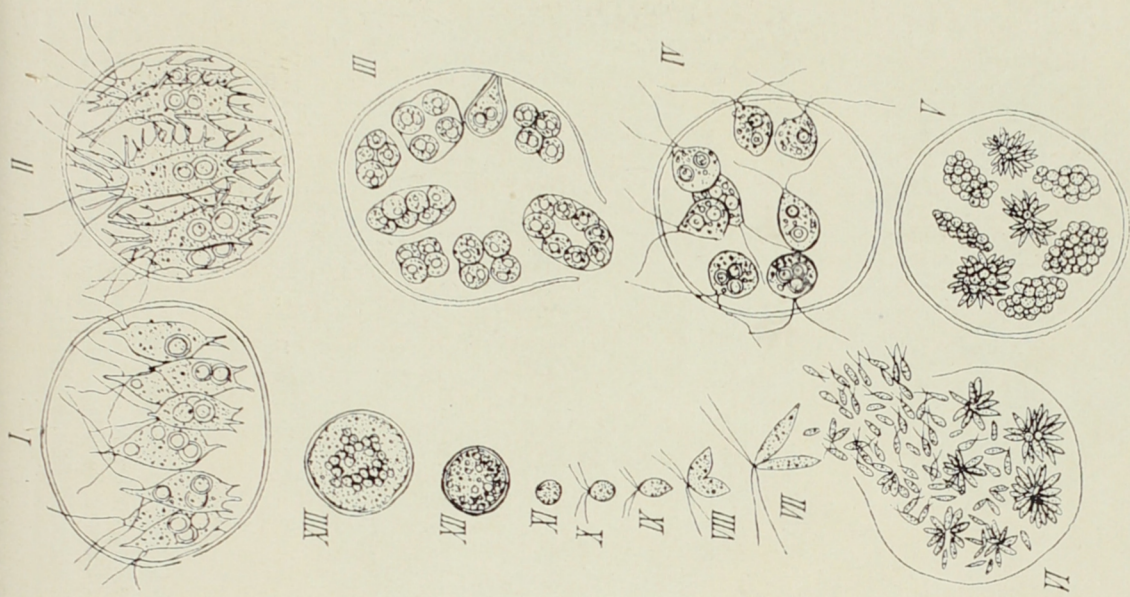


Fig. 183. — *Stephanosphaera pluvialis*, page 147. — I à III = Multiplication agame. — IV à VI = Formation des gamètes. — VII à IX = Copulation isogame. — XII et XIII = Kyste.

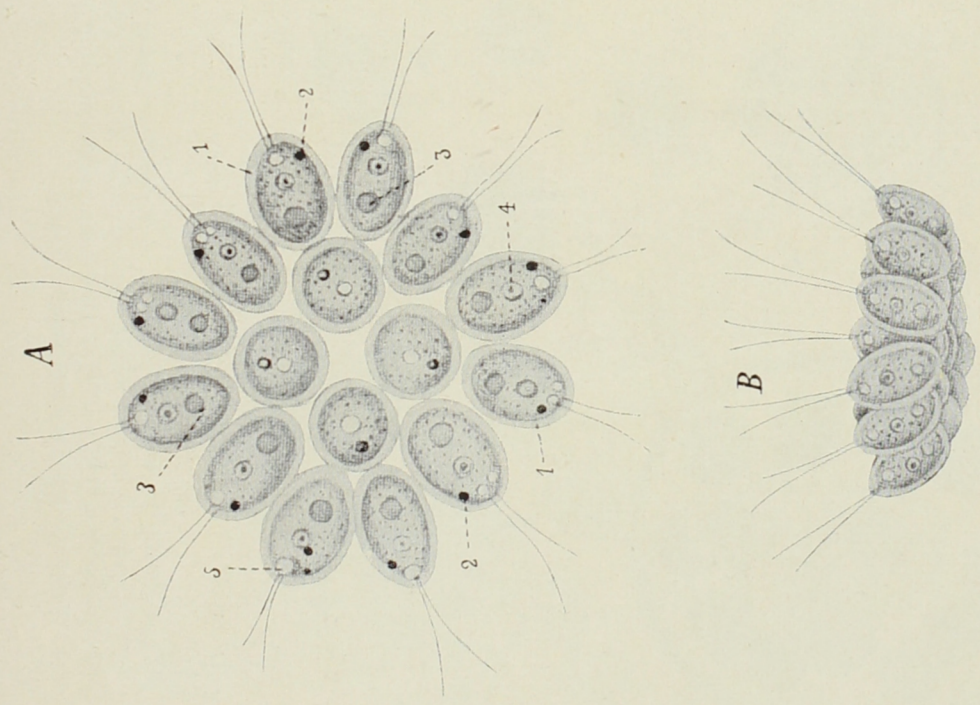


Fig. 182. — *Gonium pectorale*, page 182. — A = Vu de face. — B = Vu sur le côté. — L'enveloppe commune de la colonie n'est pas indiquée. — 1 = Enveloppe de chaque individu. — 2 = Stigmate. — 3 = Granule d'amidon. — 4 = Noyau. — 5 = Vacuole contractile.

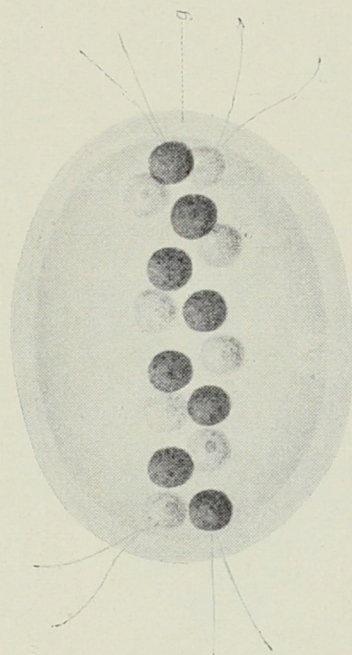


Fig. 184.
Stephanoon ashenusii $\times 660$, SCHEWIAKOW, page 147.

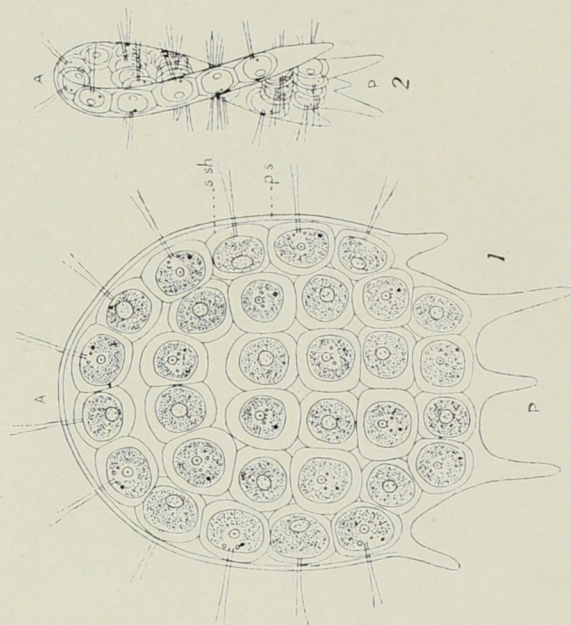


Fig. 185. — *Platydorina*, page 147. — 1 = Vu de face. — 2 = Vu de côté. — A = Extrémité antérieure. — P = Postérieure. — s, sh = Membrane cellulaire. — ps = Enveloppe gélatineuse commune.

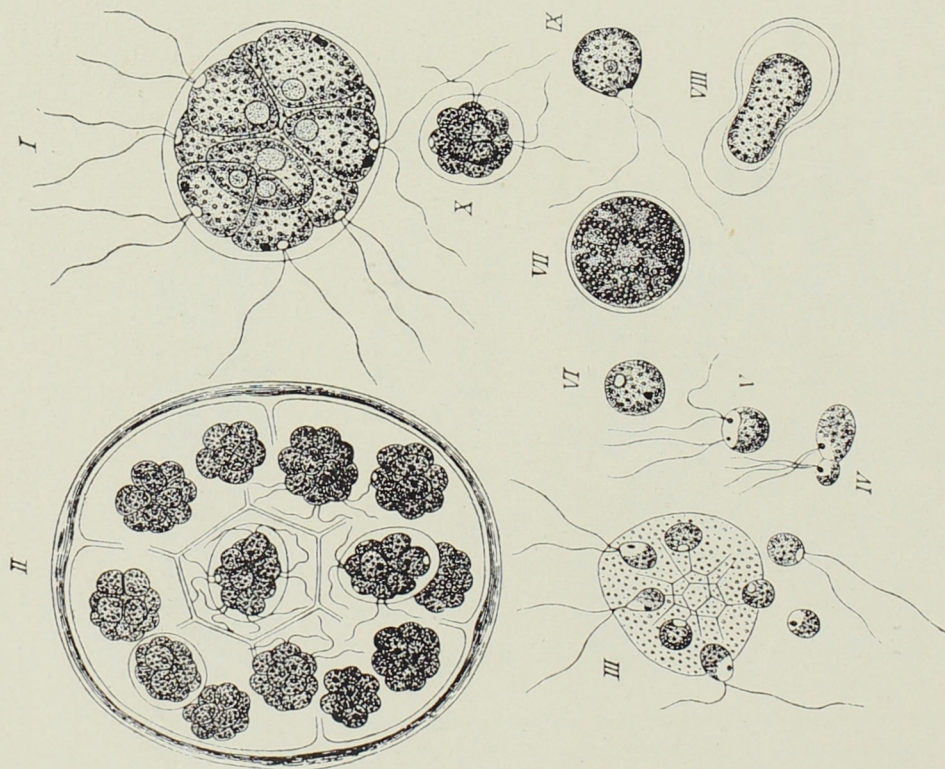


Fig. 186. — *Pandorina morum*, page 147. — I = Colonie normale de seize individus. — II = Multiplication agame. — III = Un de ces groupes se désagrège. — IV = Copulation anisogame. — V à X = Formation du kyste et d'une nouvelle colonie.

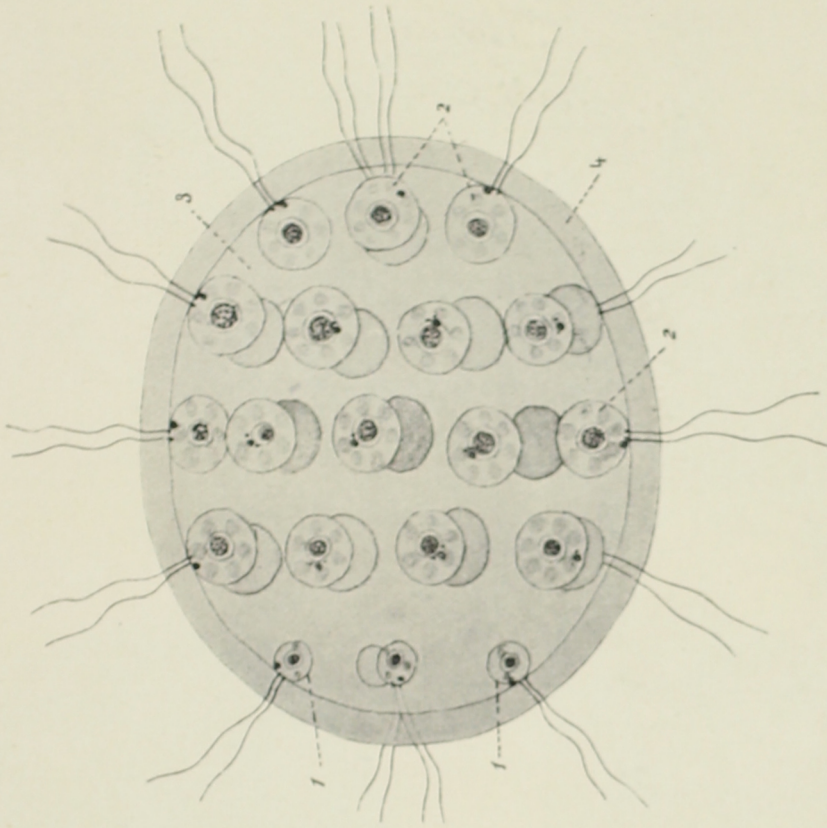


Fig. 188. — *Pleodorina illinoensis*, page 148. — 1 = Cercle polaire de quatre cellules somatiques. — 2 = Les vingt-huit autres cellules reproductrices. — 3 = Masse gélatineuse commune. — 4 = Enveloppe gélatineuse externe traversée par les flagelles.

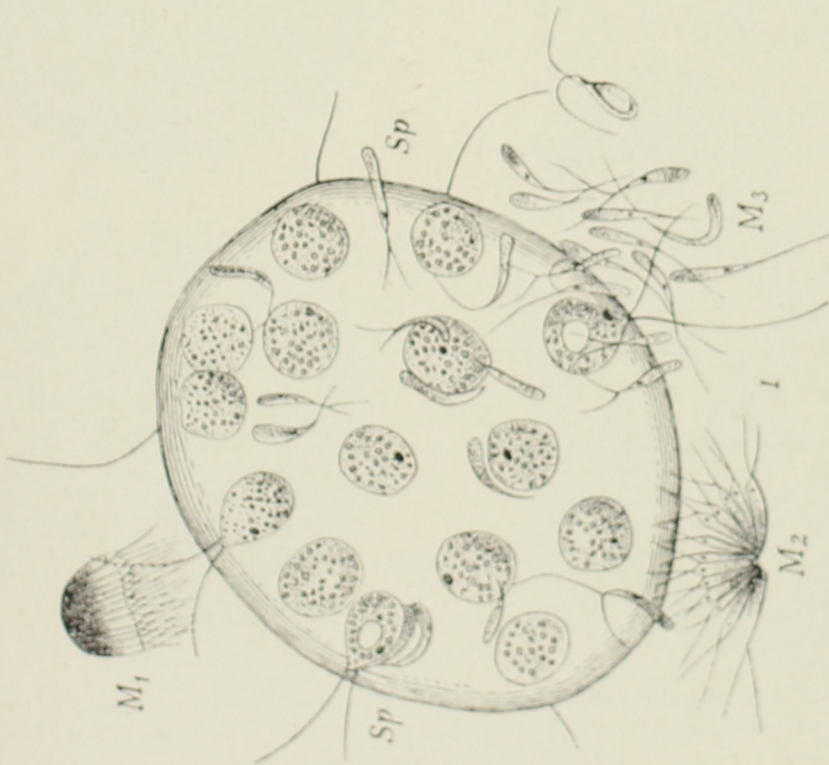


Fig. 187. — *Eudorina elegans*, page 148. — Colonie lamelle. — Sp = Spermatozoïdes. — M1 = Spermatozoïdes en groupe. — M2 = Spermatozoïdes se séparant. — M3 = Spermatozoïdes isolés.

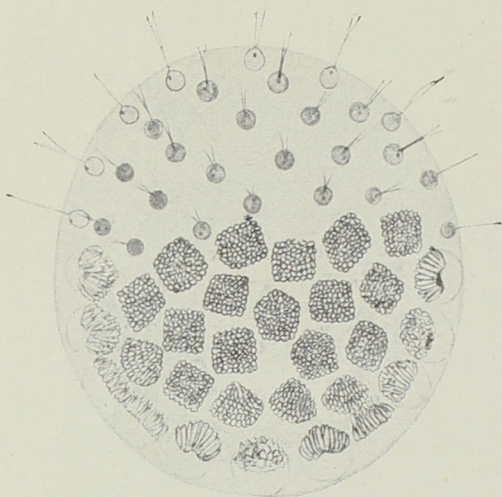


Fig. 189. — *Pleodorina californica* $\times 210$, page 148.

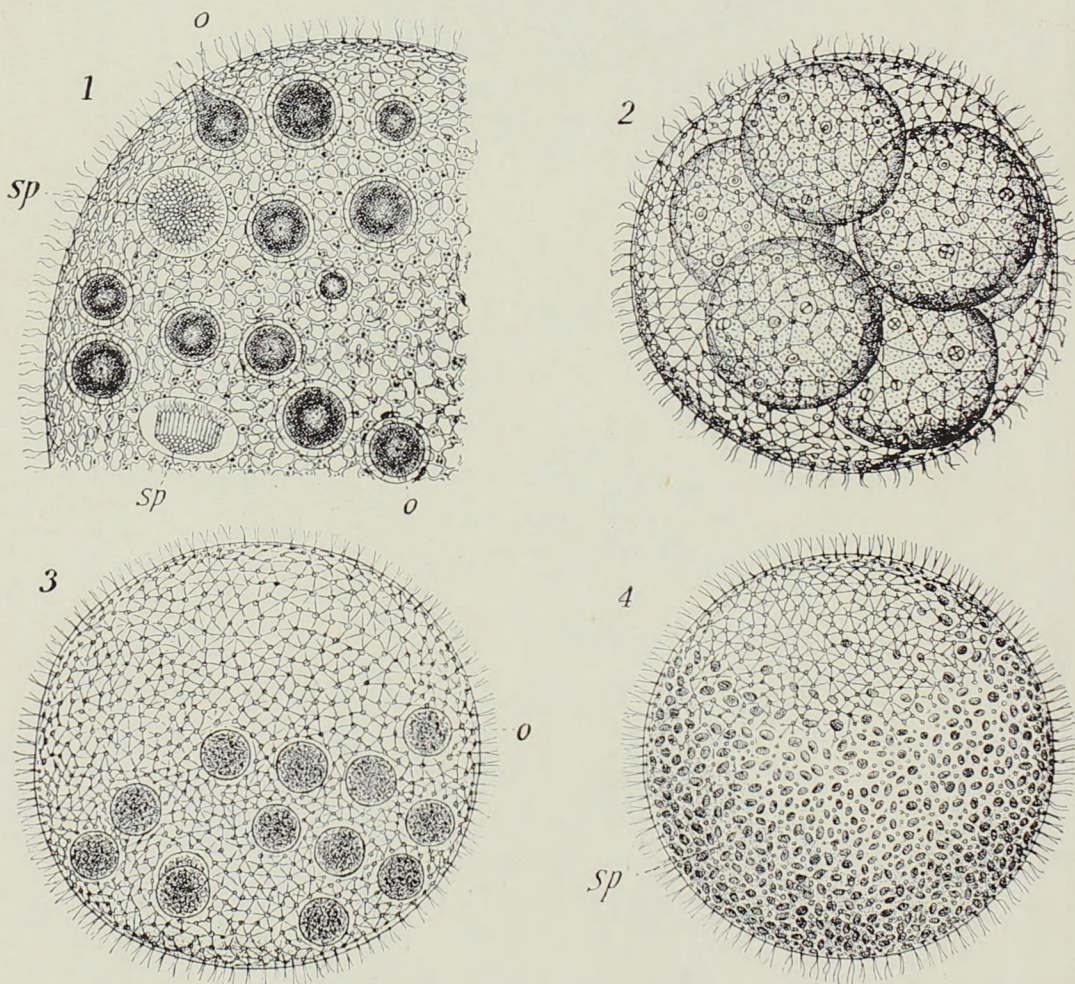


Fig. 190. — 1 = *Volvox globator*, page 148. — o = (Euf. — sp = spermatozoïde. — 2 à 4 = *Volvox aureus*. — 2 = Colonie agame avec jeunes colonies à l'intérieur. — 3 = Colonie femelle. — 4 = Colonie mâle.

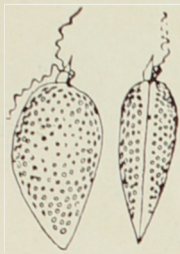


Fig. 191. — *Provozentrum micans* de face et de profil, page 154.

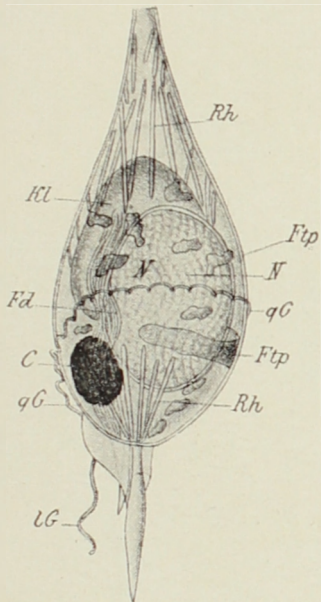


Fig. 192. — *Podolampas palmipes* $\times 640$, page 155. — Au sommet un orifice. — *Rh* = Batonnets. — *N* = Noyau. — *qG* = Flagelle transverse. — *Ftp* = Plaques graisseuses. — *lG* = Flagelle droit. — *C* = Chromatophore jaune. — *Fd* = Paquet de fibres. — *Kl* = Masse protoplasmique. — Traité par l'acide osmique; la structure vacuolaire pas indiquée.

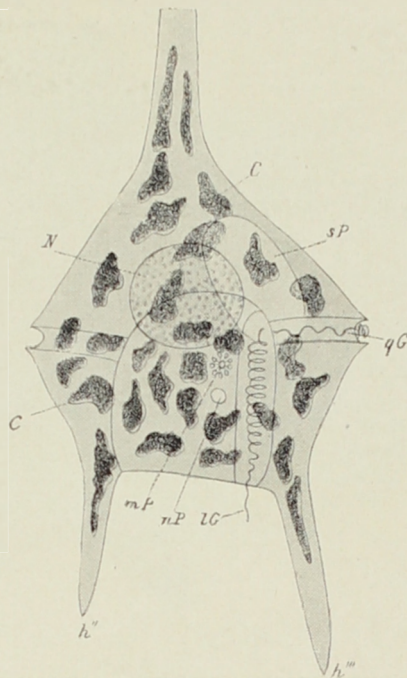


Fig. 193. — *Ceratium furca* $\times 540$, page 156. — Partie antérieure incomplète. — *C* = Chromatophores. — *sP* = Pusule. — *qG* = Flagelle transverse. — *h'''* et *h''* = Épines. — *nP* et *mP* = Pusules. — *N* = Noyau.

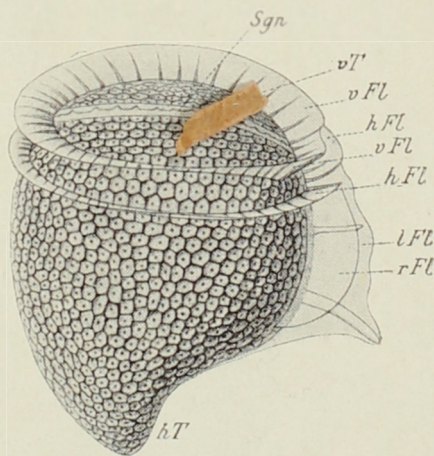


Fig. 194. — *Phalacroma mitra* $\times 640$, page 157. — *Sgn* = Séparation des valves. — *vT* = Partie antérieure. — *FL* = Les diverses crêtes délimitant les rainures. — *ht* = Partie postérieure.

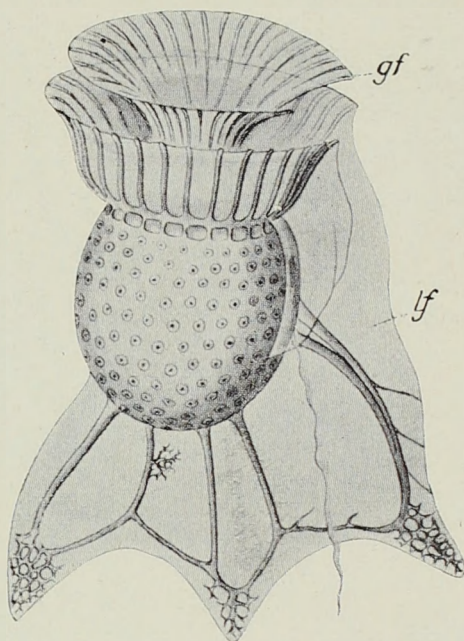


Fig. 195. — *Ornithoecerus magnificus*, page 157.

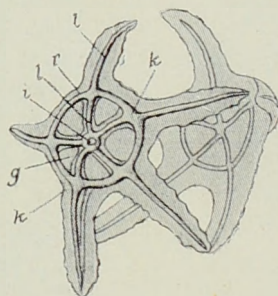


Fig. 196. — *Gymnaster pentasterias* $\times 640$, page 158.
Pièces squelettiques isolées.

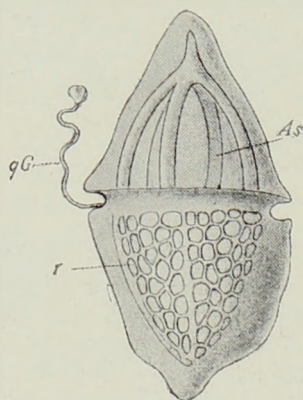


Fig. 197.

Monaster rete $\times 560$, page 158.

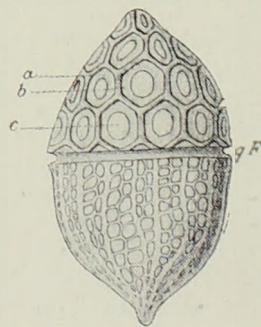


Fig. 198.

Amphitholus elegans $\times 560$, page 158.

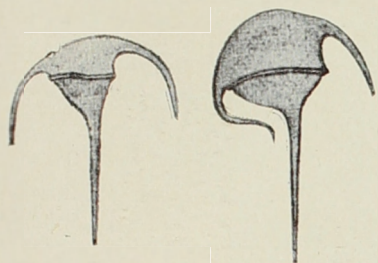


Fig. 199. — *Ceratium* du courant équatorial sud, page 160.

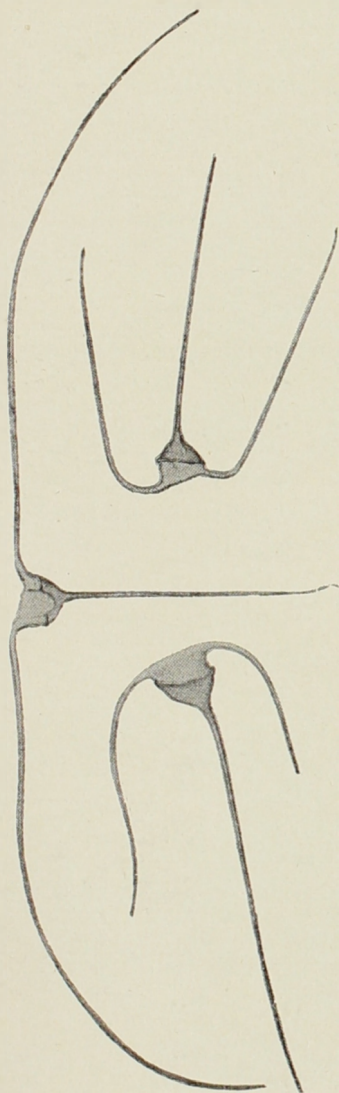


Fig. 200. — *Ceratium* du courant de Guinée, page 160.

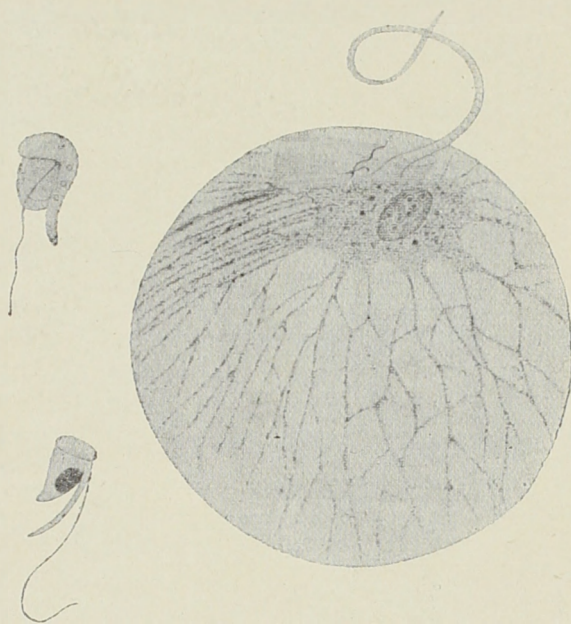


Fig. 201. — *Noctiluca miliaris* avec des spores, p. 161.

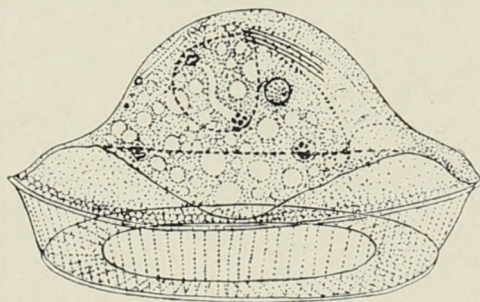


Fig. 202. — *Craspedotella pileolus*, page 163.

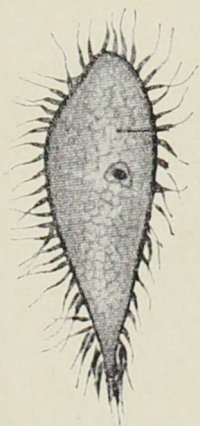


Fig. 203. — *Monocystis* des testicules du lombric; la grégarine couverte de spermatozoides. — D'après DOFLEIN, page 164.

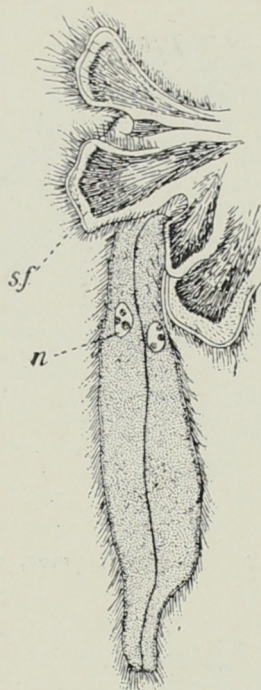


Fig. 204. — *Monocystis magna* $\times 37$, page 164. — Les deux parasites ont encore leur revêtement de spermatozoïdes. — *sf* = Entonnoirs vibratiles du testicule. — *n* = noyau.

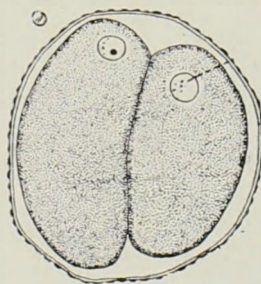


Fig. 205. — *Monocystis magna* $\times 35$, page 164. — Les deux individus enkystés.

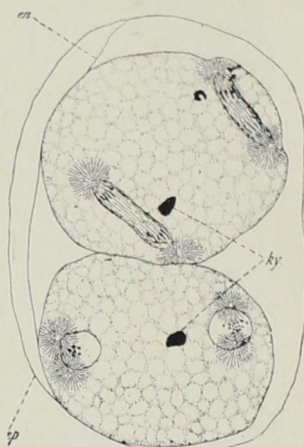


Fig. 206. — *Monocystis* $\times 790$, page 164. — *ep* = Épisporie. — *en* = Endospore. — *ky* = Karyosome.

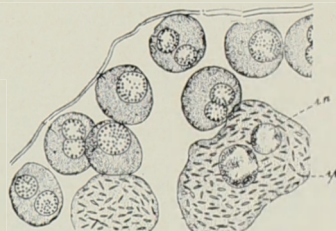


Fig. 207. — *Monocystis* $\times 1180$, page 164. Spores conjuguées.



Fig. 208. — *Monocystis*. Spore mûre avec pseudonavicelles, page 165.

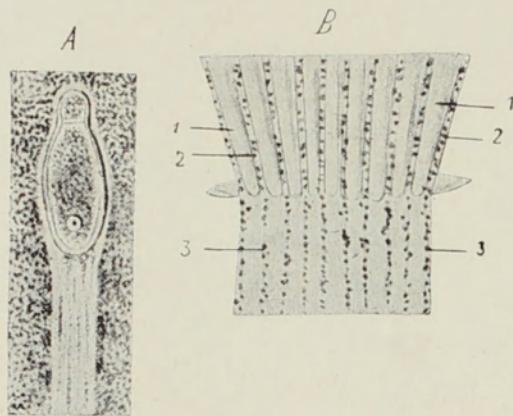


Fig. 209. — *Clepsidrina* en mouvement, page 166. — A = Individu entier. — B = Partie postérieure. — 1 = Crêtes cuticulaires. — 2 = Rainures. — 3 = Filaments mucilagineux libres.

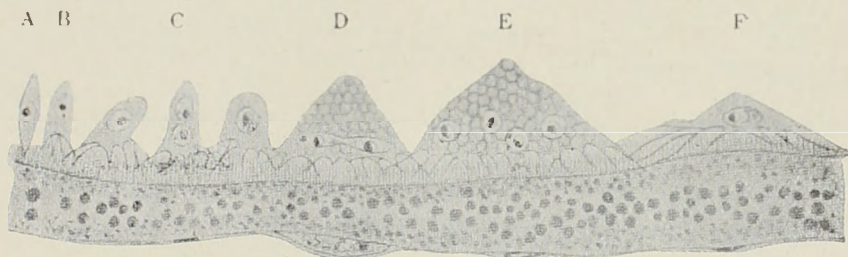


Fig. 210. — *Ophryocystis Mesnili*, p. 167. — Coupe à travers la paroi d'un tube de Malpighi, annexe à l'intestin d'un insecte coléoptère. — A à F = Stades successifs.

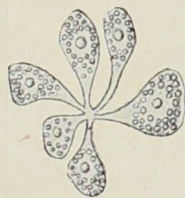


Fig. 211. — *Ophryocystis* en division, forme en rosette, page 167.

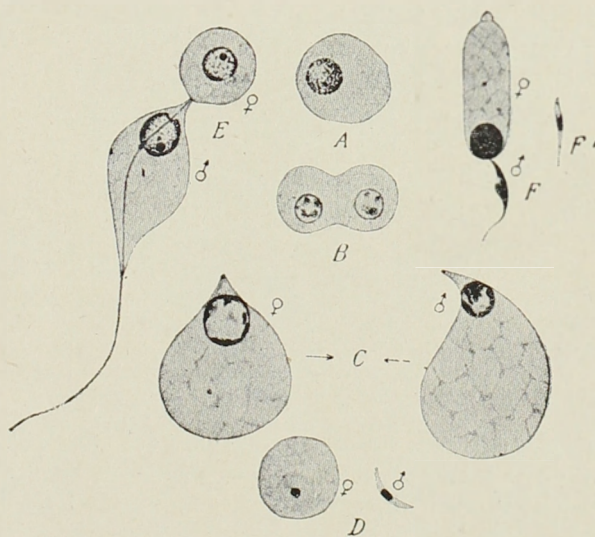


Fig. 212. — Divers types de gamètes chez les Grégarines, page 167.

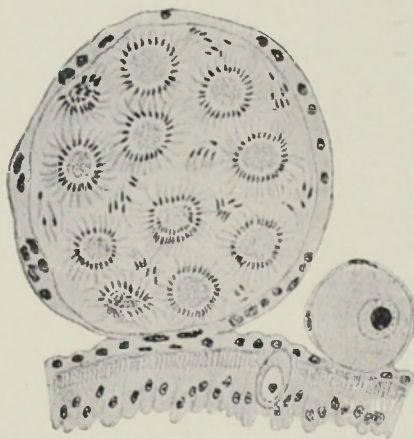


Fig. 213. — *Aggregata vagans* $\times 250$, page 168.
Paroi intestinale de crabe, avec trois parasites à divers stades.

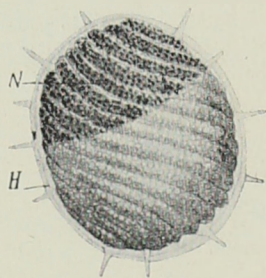


Fig. 214. — *Aggregata* de céphalopode, page 168. —
N = Les noyaux. — *H* = En-
veloppe épineuse.

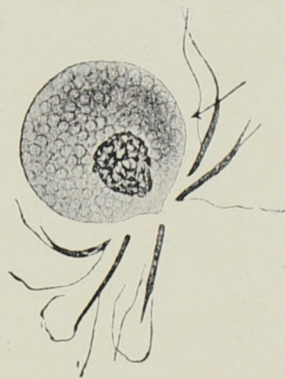


Fig. 215. — *Eimeria schubergi*
de centipède; microgamètes
autour d'une macrogamète,
page 169.

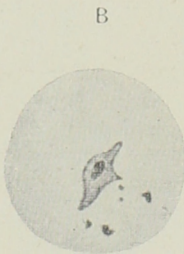
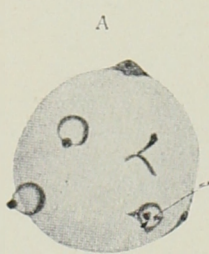


Fig. 216. — *Laverania malarie* dans les globules sanguins de
l'homme, page 170. — A = Forme en anneau. — B = Mouve-
ments amœboïdes. — C = Multiplication agame.



Fig. 217. — *Laverania malarie*,
page 170. — cellules pour la
formation des gamètes.

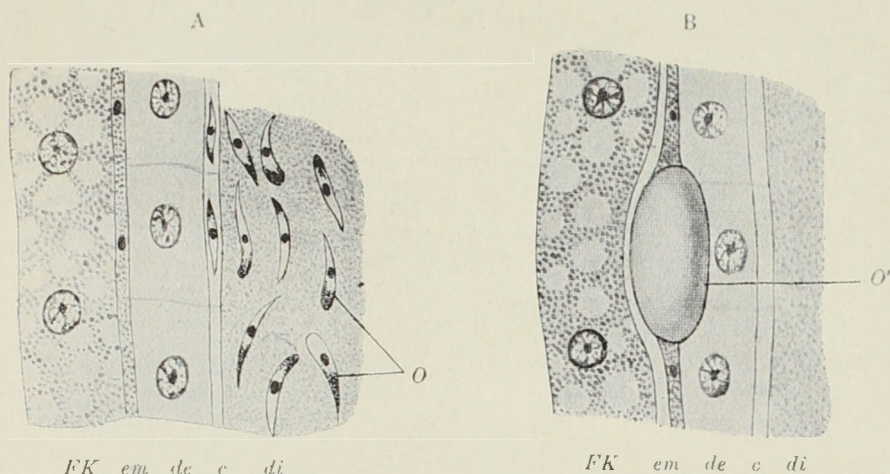


Fig. 218. — *Laverania malarie*, page 170, coupes de la paroi stomacale d'*Anopheles*. — A = Quelques heures après le repas. — B = Quelques jours plus tard. — FK = Corps gras (Fettkörper) occupant la cavité du corps. — em = Tunique élastique et muscles, avec deux noyaux. — de = Epithélium stomacal. — c = Sa cuticule avec deux parasites. — di = Cavité digestive avec parasites mobiles dans le sang sucé. — O' = Le kyste dans la tunique élastique.

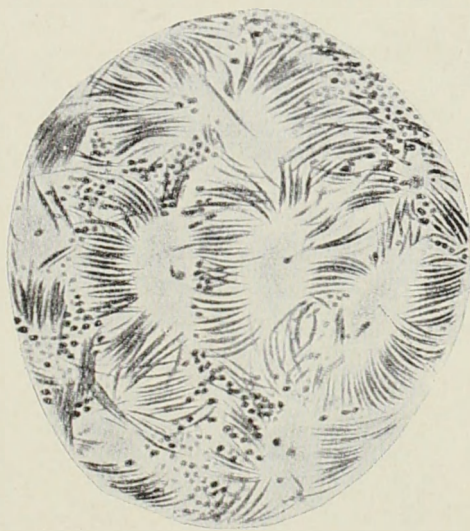


Fig. 219. — *Laverania malarie*, kyste avec spores sur l'estomac d'*Anopheles*, page 170.

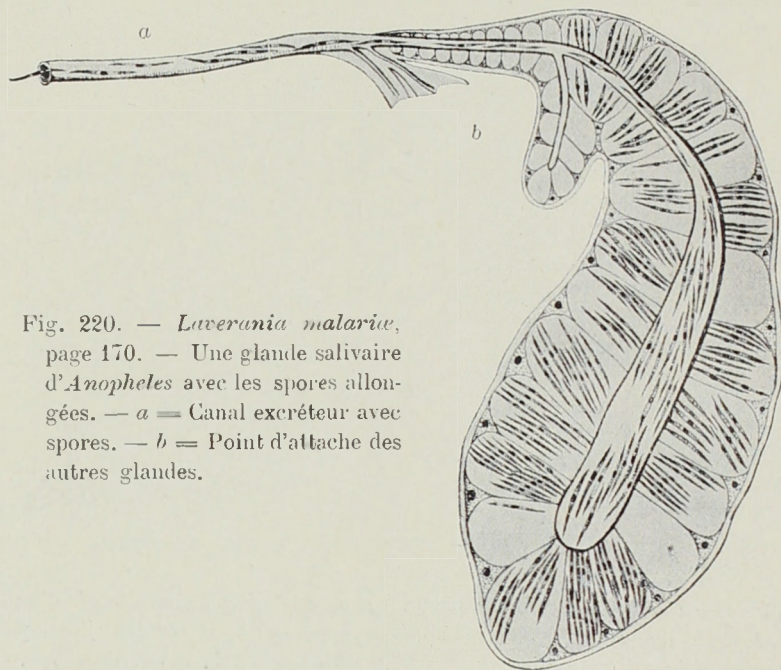


Fig. 220. — *Laverania malarie*, page 170. — Une glande salivaire d'*Anopheles* avec les spores allongées. — *a* = Canal excréteur avec spores. — *b* = Point d'attache des autres glandes.

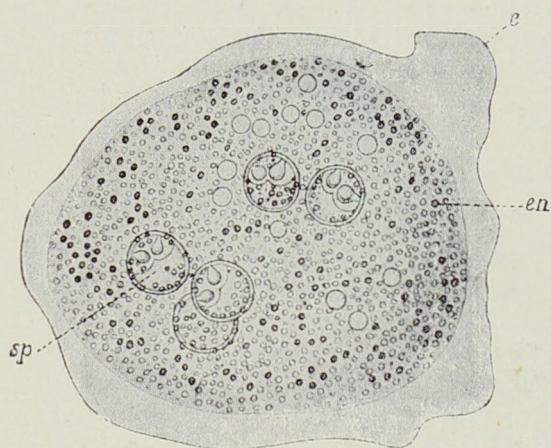


Fig. 221. — *Sphaerospora divergens* des canalicules urinaires de *Blennius* (poisson), page 174. — *e* = Ectoplasme. — *en* = Endoplasme. — *sp* = Spores.

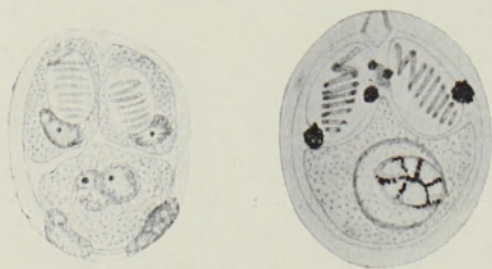


Fig. 223. — *Myxobolus pfetferi* du rein de *Barbus*, poisson des rivières d'Europe. — Spore à deux stades successifs, page 176.

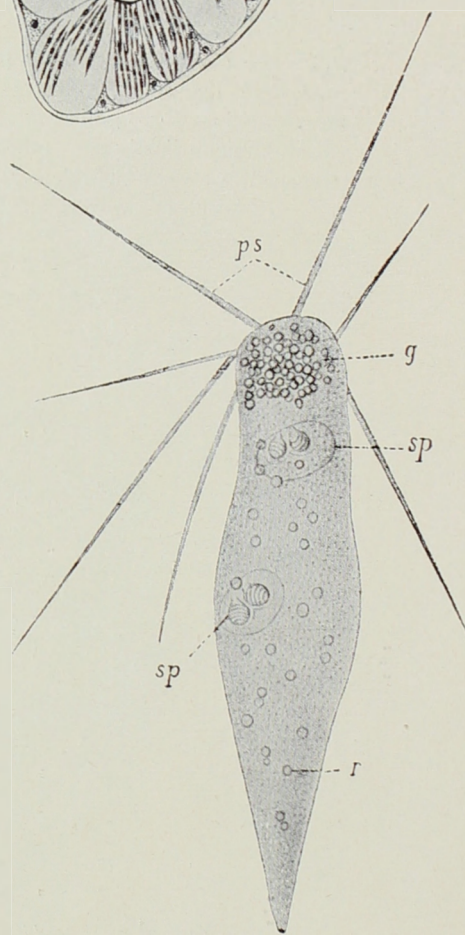


Fig. 222. — *Leptotheca agilis* de la vésicule biliaire de *Trygon* (une Raie), page 174. — *ps* = Pseudopodes filamenteux. — *g* = Globules graisseux. — *sp* = Spores. — *r* = Granules réfringents.

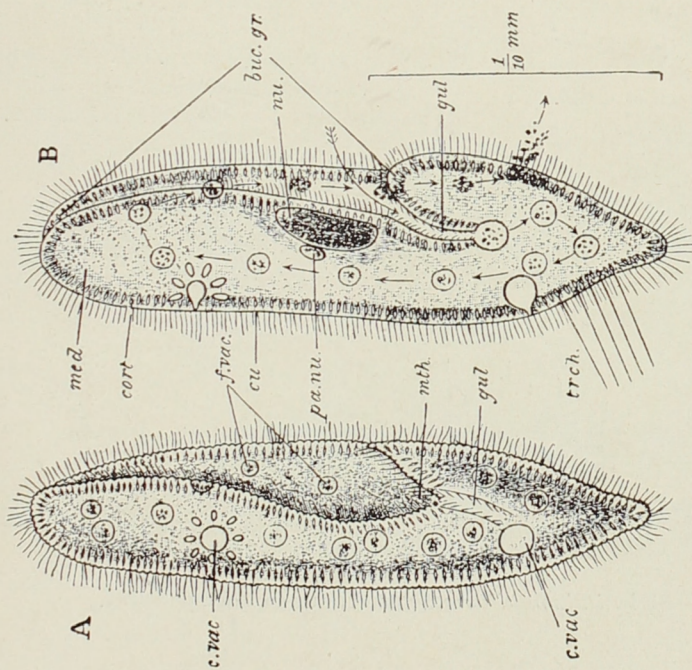


Fig. 224. — *Paramecium*, page 179. — A = L'animal vivant. — B = Coupe optique. — *c. vac.* = Vacuoles contractiles. — *trch.* = Trichocystes déchargés. — *guc.* = Gésophage. — *mtu.* = Mitochondrion. — *panu.* = Paranucleus. — *cu.* = Cuticule. — *f. vac.* = Vacuoles digestives. — *cort.* = Couche avec trichocystes. — *med.* = Protoplasme interne. — *buc. gr.* = Rature buccale. — En dessous, expulsion des résidus.

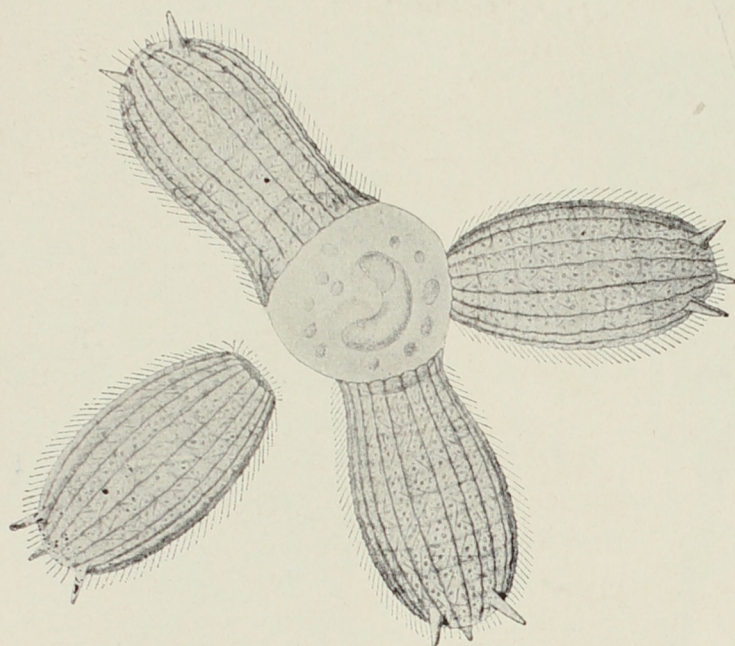


Fig. 225. — Quatre *Coleps hirtus* cuirassés attaquant un autre infusoire, page 180.

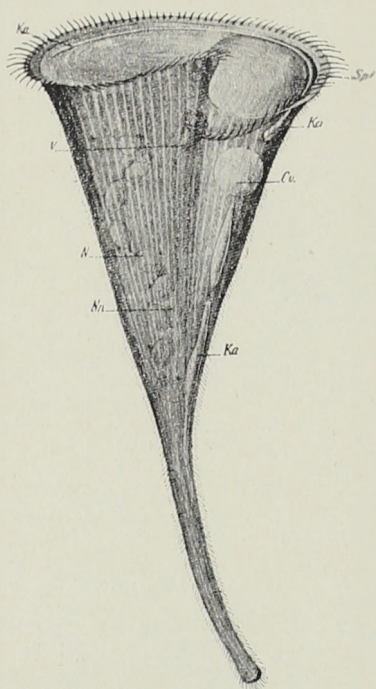


Fig. 226. — *Stentor coeruleus*, p. 181.
— *Spi* = Spirale de gros cils. —
Ka = Canal conduisant vers *Cv* =
Vacuole contractile. — *Nn* = Mi-
cronuclei, les petits grains noirs.
— *N* = Macronucleus en chapelet.
— *V* = Vestibule œsophagien. —
D'après DOFLEIN.

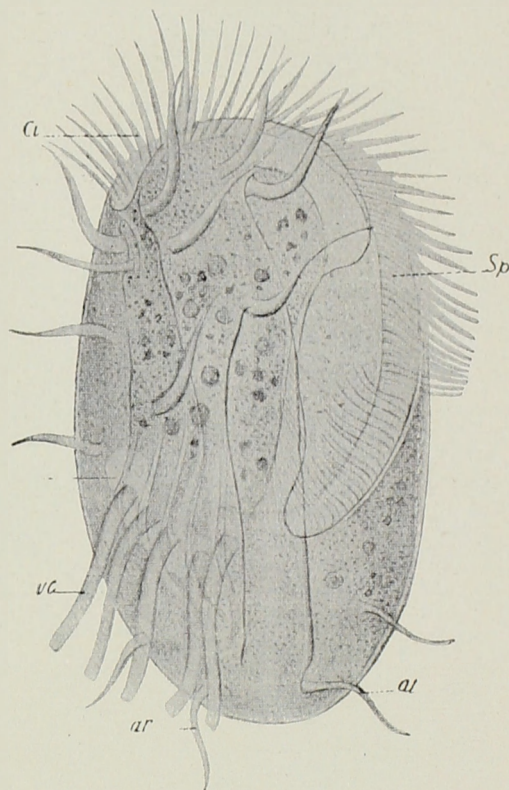


Fig. 227. — *Euplotes harpa*, p. 181. — *Sp* = Spi-
rale. — *al ar* = Cirrhes anaux. — *vc* = Cirrhes
ventraux coupés. — *ci* = Cirrhes frontaux.

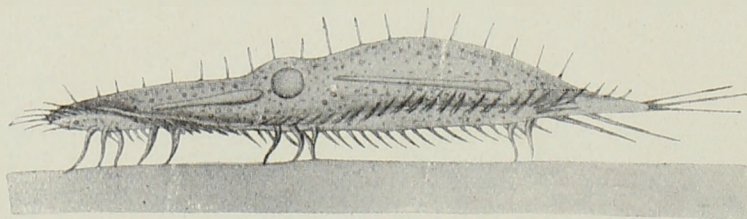


Fig. 228. — *Stylonichia mytilus* marchant sur un support, page 181.

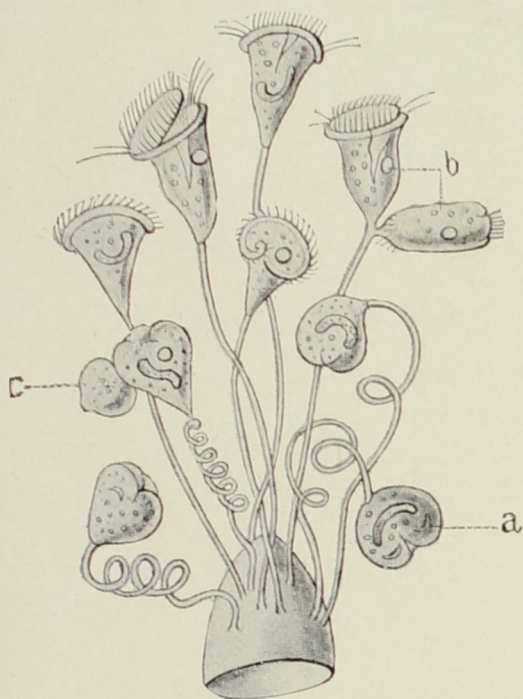


Fig. 229. — *Vorticella nebulifera*, page 182.
a et b = Division. — c = Conjugaison.

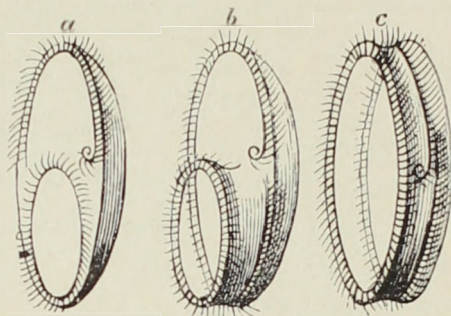


Fig. 230.
Schéma de l'évolution du pérित्रіche,
page 182.

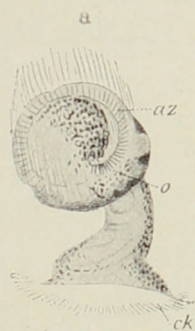


Fig. 231. — *Lichnophora Cohnii* x 500, page 182.
— az = Zone ciliée antérieure. — o = bouche.
ck = Cercle cilié postérieur pour la fixation.

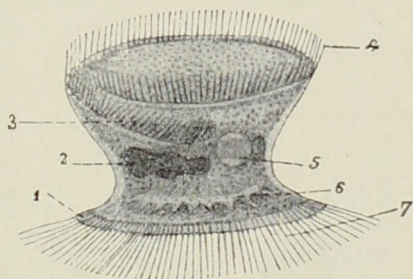


Fig. 232. — *Trichodina pediculus*, page 183.
1 = Membrane basale. — 2 = Macronucleus. — 3 = Zone ciliée allant au vestibule buccal. — 4 = Zone ciliée antérieure ou adorale. — 5 = Vacuole contractile. — Anneau pour la fixation. — 7 = Cercle cilié postérieur. — Taille : 0.1 millimètre.

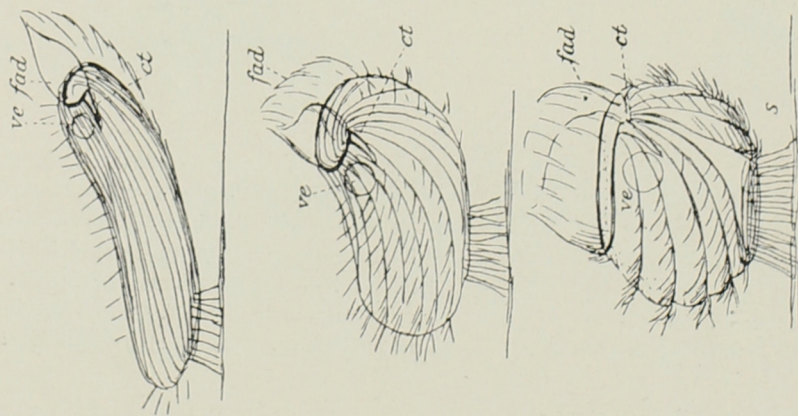


Fig. 233. — En haut, *Ancistrum* fixé; en bas, *Hemispetra*; au milieu, stade hypothétique. Redressement de l'appareil buccal avec torsion vers la droite, d'après FAURET-FRÉMIET, page 183. — *fad* = Frange adorale. — *ct* = Bouche. *ve* = Vésicule excrétrice.

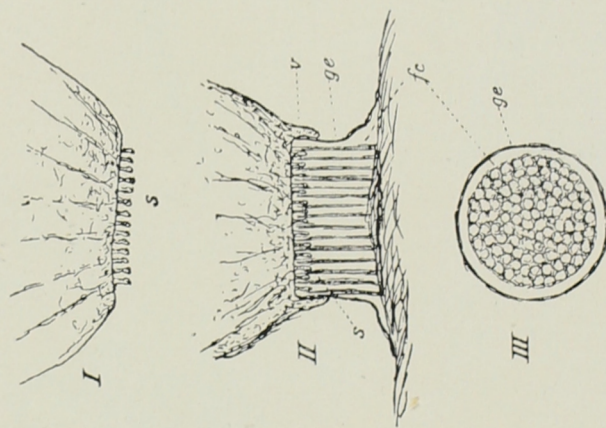


Fig. 234. — *Epistylis*, page 184. — I = Coupe de l'organe fixateur détaché du pédicelle. — II = Avec le pédicelle. — III = Coupe transversale. — *s* = Filaments protoplasmiques, anciens cils. — *v* = Bord en ventouse sécrétant. — *ge* = gaine externe. — *fc* = Faisceaux centraux des tubes chitineux.

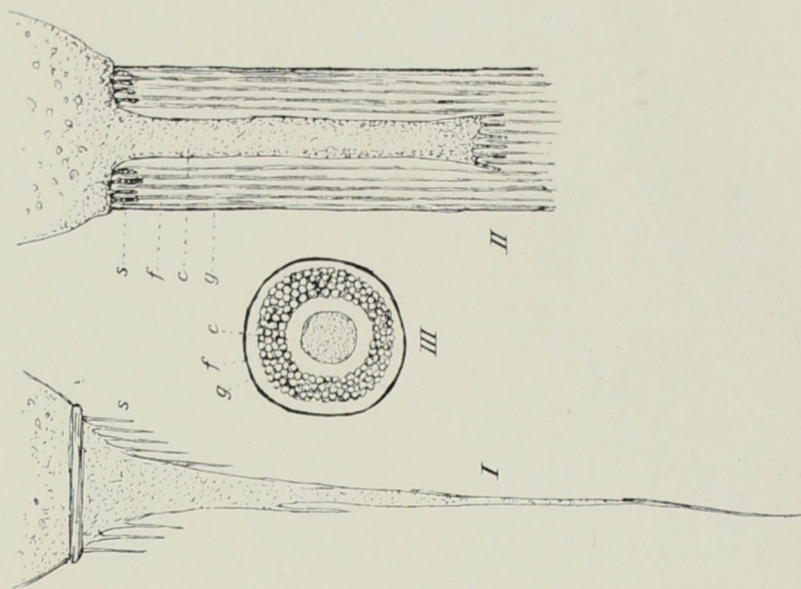


Fig. 235. — *Intranstylum Steinii*, page 185.

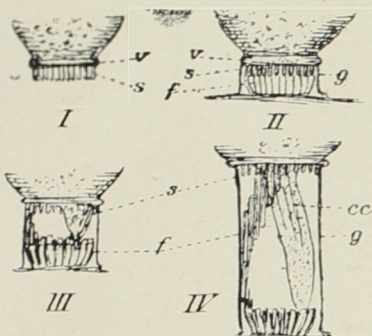


Fig. 236. — *Vorticella*, page 185.

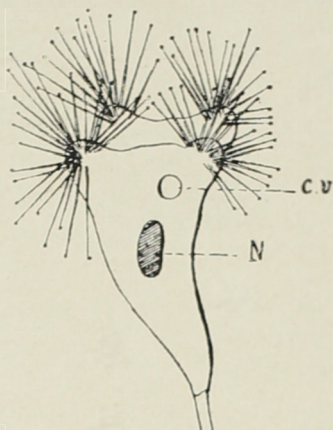


Fig. 237. — *Acinète*, page 186.

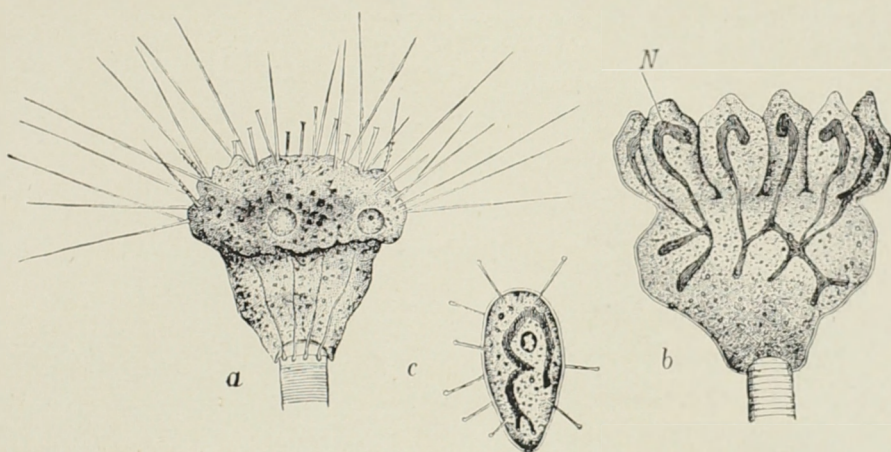


Fig. 238. — *Ephelota gemmipara*, page 186. — Tentacules courts capités, autres tentacules longs et pointus, tous deux creux. — N = Noyau se ramifiant dans les bourgeons.

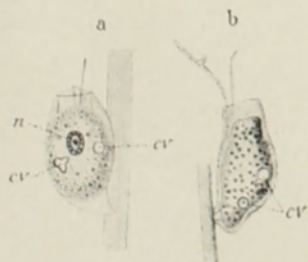


Fig. 239. — *Hypocoma parasitica* × 550, page 187. — a = Vu de côté. — b = Vue ventrale.

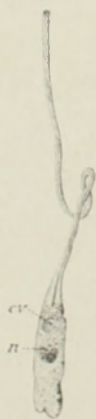


Fig. 240. — *Rhyncheta cyclopum* × 170, page 187.

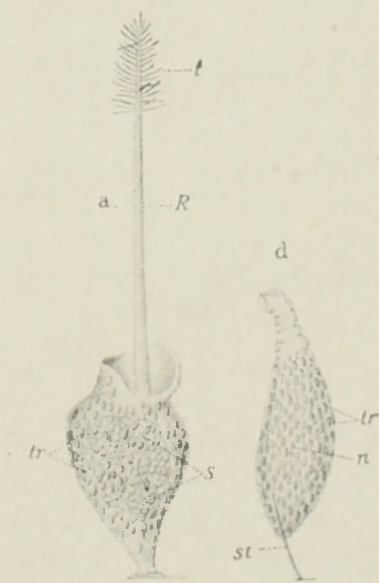


Fig. 241. — *Ophiodendron abietinum* × 200, page 187. — a = Individu à trompe R. — d = Individu vermiforme.

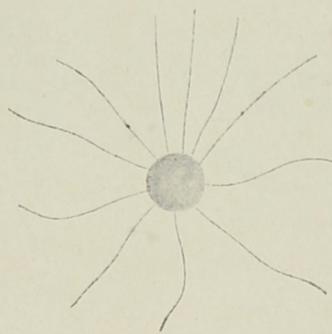


Fig. 242.
Multicilia marina $\times 200$,
page 190.

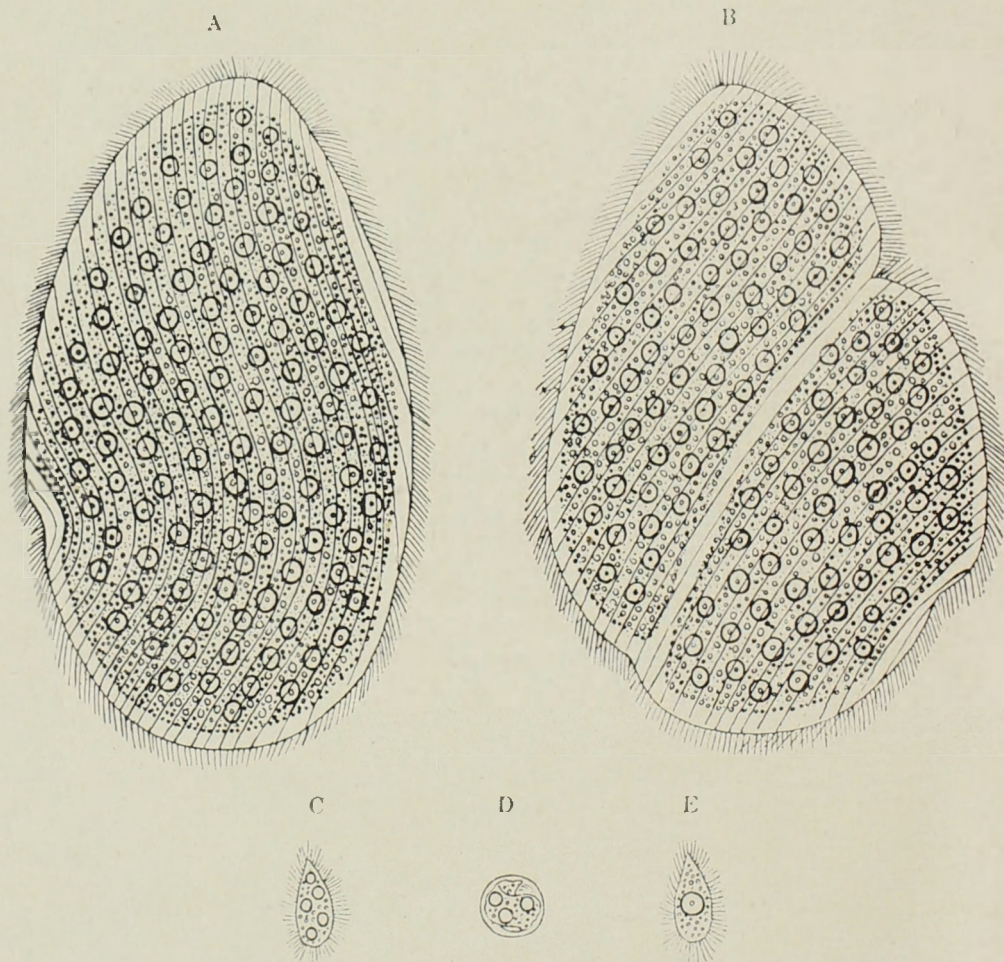


Fig. 243. — *Opalina ranarum*, page 190. — Toutes les gravures sont du même grossissement. — A = Individu entier. — B = Division oblique. — C = Individu résulté de divisions multiples, avec quelques noyaux. — D = Le même enkysté. — E. = Le même dégagé du kyste.

