

MORPHOLOGIE DES CŒLENTÉRÉS

Par AD. KEMNA.

PRÉFACE

Il y a une vingtaine d'années, l'auteur de ces pages avait formé le projet de passer en revue successivement les divers groupes du règne animal. Il ne s'agissait nullement d'en faire une étude approfondie : le but de l'auteur était uniquement d'arriver à en acquérir une connaissance sommaire, suffisante pour permettre de baser des vues générales et satisfaire l'esprit d'un simple amateur ; travail d'ailleurs purement personnel et privé, aucunement destiné à être publié, et qui pourrait donc se faire relativement vite.

Arrivé après vingt ans aux Cœlentérés, l'auteur n'ose calculer l'époque probable, à ce taux, où il lui serait possible de terminer par les Mammifères ; il a été profondément déçu dans son espoir d'un travail rapide et de difficulté modérée. Les faits de la zoologie sont par eux-mêmes, déjà fort compliqués et les idées générales, les interprétations explicatives n'y apportent pas toujours la lumière, parfois même augmentent la confusion.

Si nous réfléchissons aux causes probables de cette situation, il est évident que la situation à un moment donné est la résultante des efforts passés et des vicissitudes de l'histoire de la science. Les idées générales ont été acquises par l'étude des faits particuliers, mais pas d'une façon systématique. La marche logique eut été de prendre les groupes un à un, dans leur ordre de succession phylogénique ; par exemple, les efforts de tous les chercheurs auraient d'abord dû être concentrés sur les Protozoaires et de l'ensemble des faits révélés, on aurait déduit les principes généraux. Puis tout le monde aurait passé aux Métazoaires, aux Cœlentérés et ainsi de suite, les principes du groupe antérieur servant de guide pour la recherche des faits dans le groupe dérivé et pour l'organisation de ces faits en un corps de doctrine. Bref, l'humanité aurait dû suivre la marche adoptée par

l'auteur, probablement avec le même résultat : on en serait encore quelque part aux Cœlentérés et le tour des Mammifères ne viendrait que dans un certain nombre de siècles.

Il n'est pas possible d'embrigader ainsi les naturalistes dans des cadres rigides, avec une consigne inexorable. Le travail scientifique est l'initiative privée, poussant dans toutes les directions simultanément, d'après les goûts individuels et les aptitudes particulières, se hâtant de profiter des exemplaires que le hasard d'une capture met à la disposition du naturaliste, ou des phénomènes dont une chance heureuse permet d'être témoin. Ce système, d'ailleurs le seul pratique, est aussi de loin le plus profitable, mais il offre un inconvénient.

Dans l'histoire politique et sociale, qui est en somme la zoologie spéciale de l'animal humain, les faits du jour sont la conséquence de ceux de la veille et la cause de ceux du lendemain ; cela étant, on explique le présent par le passé. Il ne viendra à l'esprit de personne de renverser ce rapport de causalité ; c'est un élément bien reconnu d'erreur, que de juger une époque avec les idées d'une époque suivante, de vouloir expliquer le passé par le présent.

Or, c'est ce qu'on fait couramment en zoologie. Les principes déduits de l'étude d'un groupe animal sont appliqués à tous les autres groupes, même à ceux phylogéniquement antérieurs et sans aucune restriction. Le hasard des découvertes a amené la reconnaissance de certaines règles chez des organismes déjà élevés dans la série ; plus tard, on découvre un groupe inférieur ou on reprend, avec les méthodes modernes, l'étude d'un pareil groupe ; mais les notions antérieurement acquises, constamment présentes à l'esprit du chercheur, servent tout naturellement de guide pour l'interprétation des faits découverts ultérieurement. Il est certain que cette préoccupation de l'esprit doit agir comme idée préconçue, par conséquent comme élément perturbateur pour une saine appréciation des faits.

Si donc la simultanéité des recherches dans tous les domaines de la zoologie, est une nécessité de la nature humaine et une condition du progrès rapide, si également les réactions réciproques de toutes ces recherches sont indispensables, il faut cependant, pour la détermination des idées générales et leur coordination logique, suivre une méthode conforme à la marche des phénomènes, qui est celle de l'évolution, c'est-à-dire l'apparition successive des groupes. Il faut donc prendre les groupes un à un, dans leur ordre naturel et les étudier en eux-mêmes, isolément. Comme ce philosophe qui a commencé par faire

abstraction de toutes les connaissances acquises, le naturaliste philosophe doit aborder l'étude du premier groupe, sans rien dans l'esprit, pour se laisser guider uniquement par les faits de ce domaine concret strictement délimité. A mesure qu'il progresse des groupes primitifs aux groupes dérivés, ses connaissances générales s'augmentent, se complètent, se confirment ou se rectifient, et aussi se coordonnent logiquement, car cette marche même doit nécessairement amener la relation d'antécédent à conséquent, de cause à effet, et exclure la possibilité d'une erreur par inversion de ces rapports.

L'auteur s'est astreint à suivre rigoureusement cette méthode, qu'il croit la seule bonne; du reste, travaillant uniquement pour lui-même, le choix de la méthode ne regardait que lui. Mais chemin faisant, il a parfois été en mesure de prendre parti dans des questions controversées ou d'adopter des vues non conformes aux idées régnantes. Désireux, lors de la reconstitution de la Société Zoologique, d'apporter sa part de collaboration à cette œuvre, il a exposé oralement quelques-unes de ses idées aux séances; puis il a été amené à rédiger diverses notes sollicitées de lui pour les publications de la Société, et finalement, contrairement à ses intentions premières, le simple curieux a publié; c'est ainsi qu'ont paru des notices sur les Foraminifères, les Spongiaires, les Cténophores, les Poissons fossiles primitifs, sur quelques points de l'organisation des Vertébrés, et que paraît le présent travail sur la morphologie des Cœlentérés.

De par leur genèse, ces publications n'ont pas pour but d'apporter des faits nouveaux, ni d'exposer les faits connus; elles ne visent que la coordination des faits et l'énoncé des principes qui s'en dégagent. Le lecteur est supposé avoir une connaissance suffisante de la zoologie par les traités de DELAGE et HÉROUARD, RAY LANKESTER, la *Cambridge Natural History*. Dans ces livres, l'exposé des faits est l'essentiel, les considérations générales souvent et très fortement l'accessoire; pour ceux que les questions générales intéressent particulièrement, le présent travail sera un complément à ces traités.

Ce travail n'a pas été sans donner beaucoup de peine: sa publication peut faciliter la tâche à ceux qui désirent se faire une idée d'ensemble de ce que nous enseignent les Cœlentérés. Quand on croit, à tort ou à raison, mais de bonne foi, détenir une parcelle de la vérité, il faut la communiquer, pour que les autres aussi l'adoptent s'ils la trouvent juste ou fassent revenir son promoteur de son erreur, s'ils la jugent fausse; c'est toujours profit, quoi qu'il arrive.

L'auteur a rencontré ailleurs la question de la légitimité des spéculations dans les sciences ; il serait donc inutile de citer à titre de grief, le caractère théorique de son travail, d'autant plus que ce reproche lui semblerait tellement honorable, qu'il croirait se faire du tort en s'en défendant.

Tableau de la classification.

—
Classe HYDROZOAIREs.

1. Gastréades anèmes (sans tentacules) : *Protohydra* ?
 2. Prémédusaires ou Eleuthéroblastes : *Hydra*, *Haleremita*, *Polypodium*.
— Stylastérides.
 3. Promédusaires : *Millepora*.
 4. Hydromédusaires.
- | | | | | | |
|-----------------------|---|---------------------------|-------------------------|---|--------------|
| Leptolides | { | Gymnoblastes | Anthoméduses | } | Craspédotes. |
| | | Calyptriblastes | Leptoméduses | | |
| Trachylides | { | | Trachoméduses | | |
| | | | Narcoméduses | | |
5. Siphonophores. — 6. Cténophores. — 7. Graptolithes.

Classe SCYPHOMÉDUSAIREs.

8. Stauroméduses ou Lucernaires.
9. Discostylides (DELAGE).
10. Cuboméduses : *Charybdea*.
11. Discophores : Sémostomes et Rhizostomes.

Classe ANTHOZOAIREs.

12. Octocoralliaires.
 13. Hexactiniaires (subdivisions comme DELAGE).
 14. Tétracoralliaires.
-

I

HISTORIQUE.

Voir CHUN, *Cœlenterata*, in BRONN's *Tierreich*.

1. — *Zoophyte*.

ARISTOTE connaissait les Actinies sous le nom d'Acalèphes (dénomination qui a passé plus tard aux Scyphoméduses). Il les rangeait parmi les Ostracodermes, Animaux à coquille dure; la roche sur laquelle les Actinies se fixent et dans les fentes de laquelle souvent ils se logent était considérée comme faisant fonction de coquille.

Les Actinies sont fixées, mais non soudées au support et peuvent se déplacer quelque peu; cette faculté de locomotion était connue d'ARISTOTE, et, avec la sensibilité, étaient pour lui des caractères d'Animaux. Par contre, la fixation, la limitation de la faculté de déplacement, l'imperfection de structure, l'absence d'anus et d'excréments (ce dernier point, notion erronée) étaient pour lui des caractères végétaux. Il insiste sur ce curieux mélange de caractères.

Ce mélange est bien exprimé par le terme « Zoophyte », mais ce mot n'est pas employé par Aristote; il ne se rencontre pas non plus dans son compilateur romain PLINE; il se trouve pour la première fois chez un philosophe, SEXTUS EMPIRICUS (l'an 200 de notre ère), non comme une nouveauté, mais comme un terme d'usage courant. Cette notion d'Animal- plante, intermédiaire entre les deux groupes, a régné pendant le moyen âge.

En zoologie, sauf pour quelques rares groupes, le moyen âge a persisté longtemps; Aristote a continué à régner. PIERRE BELON (1553) considérait comme le caractère zoophyttaire par excellence, la fixation; son contemporain et compatriote, RONDELET (1555), l'insuffisance des caractères animaux. Ce ne sont donc que des variantes.

La zoologie n'a pris un essor nouveau que vers le commencement du XVIII^e siècle et alors précisément pour les Polypes, la rectification d'une erreur de fait a semblé confirmer l'exactitude de la notion de Zoophyte. On sait que beaucoup de Polypes forment par bourgeonnement des colonies rigides, dressées, arborescentes, c'est à-dire ramifiées parfois avec une grande régularité, le port rappelant un Végétal.

Les Polypes composant ces colonies et secrétant le squelette corné ou calcaire, sont peu visibles à l'œil nu, et ont généralement disparu sur les pièces desséchées figurant dans les musées. Aussi la vraie nature de ces objets est-elle restée longtemps une énigme. Vers 1700, on les considérait généralement comme des concrétions du règne minéral. Le comte MARSIGLI (1711) vit les polypes du Corail rouge épanoui, les prit pour des fleurs et le corail redevint végétal : *Lithophyta*. A remarquer qu'à ce moment, il n'est pas question de zoophyte, mais bien d'un végétal, dont le caractère de plante n'est pas douteux.

Les observations de MARSIGLI furent reprises par le médecin de marine PEYSSONNEL (à partir de 1723). Ici nous avons un exemple d'un savant qui n'a pas de chance, heurtant les idées reçues et ne parvenant pas à convaincre ceux qui font autorité dans la science. PEYSSONNEL vit, comme MARSIGLI, les fleurs du corail; mais, en outre, il constata leur sensibilité, leur rétraction par des excitations mécaniques et leur épanouissement répété. Au point de vue anatomique, il reconnaît les canaux remplis d'un suc laiteux, le « sang », leurs communications avec les loges des polypes. Il étend ses observations aux Madrépores et la grande taille de quelques-uns lui permet de constater la préhension de la proie. La limitation de la croissance des récifs aux 30 mètres supérieurs lui est connue; ce fait, redécouvert par DARWIN, joue un rôle capital dans la théorie de la formation des îles coralliennes. On voit que les observations étaient exactes, fort complètes et convaincantes. Mais RÉAUMUR persistait malgré tout à considérer les coraux comme des végétaux. Il a fallu les travaux de TREMBLEY sur l'Hydre d'eau douce pour convertir RÉAUMUR et lui faire rendre pleine justice à PEYSSONNEL. Les Polypes devinrent « les fleurs animées » du Corail et cette particularité, concurremment avec la fixation et le port arborescent, rentra tout à fait dans le cadre de la notion Zoophyte. Les classifications de LINNÉ, de PALLAS donnent les « Zoophytes »; et encore, en 1798, CUVIER écrivait : « Ils approchent des plantes pour la forme extérieure comme pour la simplicité dans l'organisation et c'est à juste titre qu'on les nomme Zoophytes, Animaux-plantes. »

2. — TREMBLEY.

Les observations de TREMBLEY sur l'Hydre d'eau douce ont exercé une influence des plus considérables sur la marche des idées en zoo-

logie ; les *Mémoires sur les Polypes d'eau douce à bras en forme de cornes* (remarquez la dénomination non-Linnéenne) sont classiques encore aujourd'hui. Leur lecture est des plus intéressantes ; ils donnent un tableau curieux de l'état de la science vers le milieu du XVIII^e siècle, et surtout ils donnent la succession des idées de l'auteur, ses hésitations, ses doutes, ses contradictions. TREMBLEY a eu soin de détailler toutes les phases par lesquelles il a passé, pour répondre aux nombreuses demandes de renseignement : « toute découverte singulière rend naturellement curieux sur la manière dont elle a été faite ».

TREMBLEY (1700-1784) était précepteur chez le comte de BENTINCK, au château de Sorgvliet, près de La Haye. C'est dans les fossés qu'il a trouvé les Hydres. Le hasard voulut que *H. viridis* fut rencontrée d'abord. « Je les pris pour des plantes parasites qui croissent sur les autres plantes ; ce fut la figure de ces Polypes, leur couleur verte et leur immobilité qui me firent naître cette idée de plante. Le mouvement des bras est le premier que j'aie remarqué ; ils les courbaient et les contournaient en différents sens. Dans l'idée que j'avais que les Polypes étaient des plantes, je ne pouvais guère penser que ce mouvement leur fut propre, et cependant il paraissait tel et nullement l'effet de l'agitation de l'eau. Je soupçonnai pourtant que celui que faisaient en nageant les petits insectes, agitait assez l'eau pour qu'elle put communiquer un mouvement sensible aux bras des Polypes ; mais plus je considérai dans la suite le mouvement de ces bras, plus il me parut devoir venir d'une cause intérieure, et non d'une impulsion étrangère aux Polypes. »

TREMBLEY remue le vase contenant les Polypes : ils se contractent pour de nouveau s'étendre lentement. Les Limaçons « et autres insectes » se présentent à son esprit, mais il se rappelle aussi les plantes sensibles et il reste indécis. Quelques jours plus tard, il voit des Polypes marcher ; cette fois il n'y a plus de doute, la nature animale est démontrée et l'auteur cesse ses observations (commencement de septembre 1740).

Un mois après il remarque, par hasard, que les Polypes dans un bocal sont tous du côté de la lumière ; il fait faire au bocal un demi-tour et dès le lendemain les Polypes sont en migration vers le nouveau côté éclairé. Mais vers la même époque il constate que les bras sont en nombre variable « comme des branches ou des racines ». Il imagine alors une expérience décisive : il sectionnera un Polype. Un

animal sera tué, mais une plante complètera chaque morceau et donnera deux individus. TREMBLEY obtint deux Polypes, mais il est plus perplexe que jamais, car entretemps il a été de plus en plus frappé du caractère spontané des mouvements. Il met donc en doute le principe admis que les Animaux ne peuvent pas se reproduire par bouture et se livre à quelques considérations philosophiques sur le danger des principes absolus. Les expériences récentes de BONNET sur la multiplication des Pucerons sans accouplement démontrent aussi la fausseté du caractère absolu et général accordé à une règle. Tout cela devait le mener à conclure pour l'animalité, mais il a constaté la multiplication par le procédé végétal du bourgeonnement, et de nouveau il hésite. RÉAUMUR, qui a reçu des Polypes, les déclare formellement des animaux, compare leurs tentacules à ceux de la Seiche et du Poulpe; c'est de lui que vient le mot Polype (mars 1741). Le mois suivant, TREMBLEY constate que ses Polypes attrapent des Vers, des Crustacés, les mangent et les digèrent; heureusement que les plantes carnivores n'étaient pas connues à cette époque; la nature animale est définitivement admise.

3. — *Radiaires de CUVIER* — LOUIS AGASSIZ.

Pour une science comme la Zoologie, ayant à connaître d'un nombre considérable d'objets, les deux premières nécessités connexes sont une nomenclature et un catalogue : LINNÉ a fourni la nomenclature binaire et un système de classification, le *Systema Naturæ*, dont la première édition date de 1735, et la douzième, la dernière revue par LINNÉ lui-même, de 1766. Courant au plus pressé, il avait utilisé surtout les caractères extérieurs, les plus faciles à constater. Dans la première édition, le groupe des Zoophytes comprenait des Mollusques nus et des Céphalopodes, un Tunicien, les Échinodermes (sauf les Holothuries, placées chez les Vers) et les Méduses; les Polypes sont aussi chez les Vers. LEUCKART a fait remarquer que la nature animale de toutes ces formes n'était pas douteuse; le groupe était purement zoologique et nullement un intermédiaire entre les deux règnes; si le mot zoophyte y est, l'idée est pourtant toute autre. Il y a un changement dans la sixième édition (1748); le groupe devient plus hétérogène encore par l'addition de quelques Annéides, mais il renferme des organismes réellement plante-animal : *Polypus* de TREMBLEY et les Lithophytes.

CUVIER, le créateur de l'anatomie comparée, a utilisé les résultats fournis par de nombreuses dissections, faites par lui-même, par ses prédécesseurs et par ses contemporains. Son œuvre principale porte un titre caractéristique : *Le règne animal, distribué d'après son organisation* (1817). Les subdivisions primaires étaient basées sur la position des organes et sur leurs rapports réciproques. Ainsi, la situation dorsale des centres nerveux au-dessus d'une colonne vertébrale caractérisait l'embranchement des Vertébrés; une chaîne ganglionnaire ventrale et des anneaux squelettiques les uns derrière les autres, caractérisaient les Annelés. Nous avons vu que CUVIER a conservé la dénomination de zoophyte et même l'idée fondamentale de groupe de passage ou plus exactement de ressemblance avec les Végétaux; mais il y ajoute une diagnose purement anatomique : « Les Zoophytes montrent, dans la disposition de leurs organes, une tendance manifeste à la forme étoilée ou rayonnante (1798); les organes du mouvement et des sens sont disposés circulairement autour d'un centre » (1812). Il dit comme synonyme : *Animalia radiata*.

Une des modifications adaptives de la vie fixée est l'allongement du corps en un cylindre avec tentaculation périorale; les organismes d'origine zoologique la plus diverse, prennent ainsi la livrée d'un Polype, et la ressemblance est encore augmentée quand l'appareil tentaculaire affecte une disposition rayonnante, ce qui est fréquemment le cas. Si maintenant la disposition des parties est considérée comme le caractère dominant, de valeur supérieure aux caractères de l'anatomie interne, le groupe des Rayonnés va recevoir à peu près toutes les formes fixées. C'est évidemment une erreur, mais une erreur logique.

Ce qui était moins logique, c'est de placer parmi les Rayonnés, toute une série de formes qu'on ne pouvait pas caser ailleurs; c'étaient généralement des formes très simples, à organisation alors peu connue ou incompréhensible (par exemple, les Infusoires); il y avait là un héritage de l'ancien groupe des Zoophytes. Aussi à mesure du progrès de l'anatomie dans ce domaine, ces Rayonnés de contrebande ont-ils été expulsés et il y a eu des remaniements fréquents, par CUVIER lui-même et par ses successeurs immédiats. Par épurations successives, le groupe définitivement nommé Radiaires, a fini par être composé des trois classes : Polypes, Méduses, Échinodermes.

A cette époque, on était unanime pour considérer l'espèce comme quelque chose de réel, de fondé dans la nature, ayant, comme on

disait, une existence objective. La première question qu'on devait se poser était de savoir à quels caractères on pouvait reconnaître la spécificité; ceci devenait plus difficile, mais on admettait que la fécondité des croisements était indicative de même spécificité, tandis que la stérilité ou tout au moins la fécondité limitée indiquait des espèces différentes, cette limitation ayant précisément pour but de maintenir la pureté de l'espèce.

Quelque discutables que pouvaient être ces vues, il y avait tout au moins un effort pour caractériser d'une façon précise un des degrés de la classification zoologique; la notion des plans de structure de CUVIER était une tentative du même genre, à l'autre bout du système, pour les grandes coupes primordiales. Il eut été essentiel de faire la même chose pour toutes les coupes intermédiaires, de s'enquérir des caractères structuraux permettant de créer des familles, des ordres, des classes et d'établir des normes pour chacun de ces degrés. C'eut été une philosophie de la classification et la zoologie a certes eu tort de ne pas avoir entrepris cette étude. Un seul naturaliste l'a tenté. Pour LOUIS AGASSIZ, toutes les coupes ont une existence réelle, en ce sens qu'elles sont toutes dans la pensée du Créateur. L'embranchement, c'est l'idée première et générale, vraiment le plan de structure arrêté d'abord par la sagesse divine; ce plan général a été exécuté d'un certain nombre de façons ou bien pour comparer avec la musique, il y a plusieurs variations sur un thème unique. Le groupe des Radiaires se prêtait bien, mieux que les autres groupes, comme exemple et comme argument. L'idée première de structure radiaire qui caractérise l'embranchement des Radiaires, est réalisée de trois façons: un tube ou cylindre, le Polype; une cloche, la Méduse; une étoile, l'Échinoderme.

Si ces idées avaient été émises vers 1830, au point de vue purement zoologique et abstraction faite du côté théologique, elles auraient probablement eu du succès; elles concordaient avec les idées régnantes. Mais en 1857, après SARS (formation de la méduse par le Polype), après LEUCKART (constitution du groupe des Cœlentérés, les Échinodermes écartés), elles étaient un inexplicable anachronisme.

A une époque de foi naïve, LINNÉ avait pu dire que « l'espèce est ce qui a été créé » et le critérium de la stérilité de l'hybridation n'est en somme pas autre chose, puisqu'il implique nécessairement la filiation ininterrompue avec un couple primitif. La définition de LINNÉ

est claire et nette, toutes les autres sont embrouillées et confuses dans la mesure où elles s'efforcent de s'écarter des mêmes termes pour exprimer la même idée. C'est que les savants, même croyants, sentaient combien était irrelevante et déplacée cette intervention de notions théologiques dans la science. Au point de vue zoologique, AGASSIZ retardait de trente ans; par la façon dont il mêle la religion à une question de classification d'Animaux, il retardait d'un siècle et justifiait la boutade de HÆCKEL ⁽¹⁾.

En réalité, ces questions n'existent plus. La théorie de la descendance formulée par DARWIN, en 1859, a montré l'unité du monde organique, la continuité des descendance; nos classifications ne peuvent donc être qu'artificielles. La valeur des caractères de classification ne peut pas être déterminée déductivement par des raisonnements abstraits; c'est uniquement une question de pratique.

4. — MICHAEL SARS; JAPETUS STEENSTRUP. *La génération alternante.*

On a vu au commencement du paragraphe 3, la singulière composition du groupe des Zoophytes chez LINNÉ; dans les éditions successives du *Systema naturæ*, tantôt les Méduses figurent parmi les Zoophytes, mais les Polypes n'y sont pas, tantôt c'est l'inverse. Le résultat final a été la dévolution des Méduses aux Mollusques; c'était le système de PALLAS, et, sur ce point, il a fait loi jusqu'à la fin du XVIII^e siècle.

Le caractère rayonné pris comme base de classification, les deux groupes devaient naturellement entrer dans le même embranchement et c'est aussi ce qu'a fait CUVIER dès le début; mais les différences restaient assez importantes pour une séparation de classe; et si jamais distinction paraissait justifiée, c'était évidemment celle-là.

MICHAEL SARS était un étudiant en théologie qui avait pris goût aux études de zoologie et qui profitait de son séjour sur les côtes de Norvège pour étudier la faune marine. Il trouva un Polype au corps

(1) HÆCKEL, inscrivant au tableau les dates de la naissance et de la mort d'AGASSIZ, met pour le chiffre des centaines un 7 au lieu d'un 8, ce qui donnait à AGASSIZ une vie de patriarche. Averti par l'hilarité des élèves, il corrige le chiffre, mais en disant que, après tout, AGASSIZ aurait parfaitement pu naître cent ans plus tôt.

cylindrique lisse, qu'il nomma *Scyphistoma*; un autre au corps annelé rappelant quelque peu un cône de sapin et que, pour cette raison, il nomma *Strobila* (1829). En continuant ses observations, Sars vit le *Scyphistoma* lisse devenir un *Strobila* annelé, les incisures transversales s'accroître, les parties se détacher successivement et nager comme une petite Méduse, connue depuis longtemps sous le nom d'*Ephyra* (1835). Les *Ephyra*, observées à leur tour, se transforment en une Méduse de grande taille et fort commune, *Aurelia aurita* (1837).

L'annonce de ces faits extraordinaires suscita naturellement le plus vif intérêt et tous les naturalistes, que leur situation mettait à même de le faire, s'empressèrent d'élever des *Scyphistomes*; il y eut des insuccès et, par exemple, SIEBOLD ne parvint pas à observer la strobilation; mais, en revanche, il réussit à suivre l'évolution à partir de la Méduse, le fractionnement de l'œuf, la larve « infusoriforme » libre (la planula actuelle), sa fixation, la poussée des tentacules qui en fait un *Scyphistome* (1839). Ces observations de SIEBOLD complétaient la connaissance du cycle ontogénique. Sars les confirma pour *Cyanea capillata* (1841) dans un travail d'ensemble.

Il va de soi que tous les Polypes furent surveillés pour voir s'ils ne donnaient pas de Méduses, et bientôt les observations se multiplièrent apportant non la lumière, mais une inextricable confusion. Nous savons aujourd'hui que les Méduses peuvent rester fixées et entrer en régression, que les diverses espèces d'un même genre peuvent avoir les unes des Méduses complètes, les autres des bourgeons méconnaissables; bien plus, que ces différences peuvent affecter les deux sexes d'une même espèce. Mais qu'on se figure les chercheurs du début, aux prises avec cet imbroglio. L'un trouve des Méduses; l'autre, chez la même espèce, affirme de la façon la plus formelle qu'il n'y a que des bourgeons sexués; bien plus, un même auteur se contredit et se rectifie lui-même.

Comme si ce n'était pas assez, une interprétation erronée est encore venue compliquer les choses. On avait pensé d'abord que toutes les Méduses étaient femelles; les embryons infusoriformes (planulas), ayant été vus dans les sacs génitaux d'*Aurelia*, furent pris pour des mâles par EHRENBERG; quand les rapports entre Polype et Méduse furent reconnus, on pensa que les Polypes étaient les mâles, il y aurait non succession de générations différentes, mais dimorphisme sexuel. Cette erreur a persisté assez longtemps, malgré que SIEBOLD (1836) avait reconnu les mâles d'*Aurelia*.

Un travail qui a beaucoup contribué à débrouiller ce chaos, est celui de P. J. VAN BENEDEN (1844) tout simplement par l'acceptation de toutes les constatations qui semblaient faites avec soin, quelque contradictoires qu'elles pouvaient sembler, et en expliquant ces contradictions précisément par la variété des phénomènes dans des espèces voisines ou même les deux sexes d'une même espèce. Il dresse une liste raisonnée des modes possibles de reproduction. Une singulière erreur a été de regarder la Méduse comme le jeune ; la succession des stades ontogéniques aurait été : œuf, Méduse, Polype. L'auteur a été trompé par quelques exemplaires de Méduse avec l'ombrelle retroussée et le manubrium saillant, ressemblant au corps cylindrique d'un Polype.

Dans tous ces phénomènes étranges, découverts coup sur coup, les naturalistes ont surtout été frappés par la différence qui peut exister entre deux générations successives. L'œuf de la Méduse produit un Polype, qui ne ressemble en rien à son parent ; ce Polype à son tour ne va pas toujours reproduire son semblable, il produira des Méduses ressemblant non à lui, mais à son père, par conséquent à ses grands-parents. C'est ce que STEENSTRUP a nommé la *génération alternante*, dans un travail donnant une expression d'ensemble à tous les faits de ce genre (1842) ; la génération qui produit les œufs et les spermatozoïdes, qui devient sexuée, est la génération d'adultes, que tous les autres stades ne servent qu'à préparer, aussi forte et aussi nombreuse que possible ; de là, la conception du Polype comme la nourrice (« Amme ») des Méduses qu'elle produit par bourgeonnement ou par strobilation.

Nous avons ici un cas intéressant de méthode : la façon d'exprimer les faits n'est pas chose indifférente ; l'expression ne doit pas seulement être matériellement exacte, elle doit en outre être adéquate à la réalité concrète en mettant en évidence dans un complexe de phénomènes, l'élément essentiel et non l'élément accessoire. Or, la notion de *génération alternante* insiste sur les différences de forme aux divers stades, ce qui est incontestablement le fait le plus frappant, mais tout aussi incontestablement n'est pas le fait essentiel, car l'embryologie de tous les Animaux est une suite de transformations et de métamorphoses ; la chenille et le Papillon, le Crustacé nageur et le sac informe de *Sacculina*, le têtard et la Grenouille sont aussi différents entre eux que le Polype et la Méduse, mais nul ne songera à considérer ces changements comme de la *génération alternante*. La

conception de « nourrice » n'est pas plus caractéristique car on peut dire avec autant de raison que le têtard est la nourrice de la Grenouille et même que tout animal est uniquement le nourricier de ses cellules sexuelles : c'est la distinction faite par WEISMANN en « soma » ou corps et plasma germinatif.

Les inconvénients de considérer les faits sous un angle tout spécial, n'ont pas tardé à se révéler. Il y a des cas où le Polype produit par l'œuf, se transforme lui-même en Méduse ; on a donc la série tout à fait normale : œuf, Polype, Méduse ; mais il n'y a pas génération alternante, on dit qu'il y a simplement métamorphose. Le Polype bourgeonne d'autres Polypes, mais tous, y compris le premier, provenant de l'œuf (l'oozoïte), se transforment eux-mêmes chacun en une seule Méduse ; nous avons donc la même succession de formes que dans le premier cas, avec en plus la multiplicité des individus sortis d'un seul œuf : ce ne serait pas encore la génération alternante, mais de la métamorphose avec de la multiplication agame. Supposons le Polype primitif oozoïte passant toute son existence à produire d'autres Polypes sans se transformer lui-même en Méduse, les autres Polypes subissant ce changement : alors il y aura génération alternante. Dans quelques cas, la planula en se fixant forme l'hydrorhize et le premier Polype se forme sur cette hydrorhize comme un bourgeon, produisant ensuite d'autres Polypes et des Méduses ; de nouveau génération alternante, avec plusieurs stades : œuf, hydrorhize, Polypes, Méduses. Les cas considérés comme les plus typiques sont ceux où le Polype permanent donne des bourgeons qui ne deviennent jamais des Polypes, mais directement des Méduses. Un travail de BROOKS (1886) discute en détail tous les faits ci-dessus et donne ces interprétations.

En les examinant, on ne peut se défendre de l'impression qu'il y a là des subtilités ; la caractéristique de la génération alternante résiderait, moins dans le fait positif de la production de la Méduse par le Polype, que dans le fait négatif de quelques-uns des Polypes ne subissant pas cette transformation. Les naturalistes ont senti qu'il y avait là quelque chose de défectueux, en tout cas pas une notion d'importance primordiale. La notion accessoire des « nourrices » n'a pas pu s'implanter et est complètement abandonnée depuis longtemps ; la notion principale de génération alternante a elle-même été, non battue en brèche car elle n'est pas erronée, mais on a essayé de la remplacer. QUATREFAGES (1857) a proposé le terme de généagé-

nèse qui devrait à son avis faire ressortir le fait essentiel que d'un œuf unique sort finalement, non plus un seul individu, mais un très grand nombre d'individus, tous capables de se reproduire par voie sexuée. P. J. VAN BENEDEEN (1860 pour les Vers intestinaux) n'a pas considéré le résultat, mais le procédé : il y a multiplication par voie sexuée et aussi multiplication par voie agame et il désigne la coexistence de ces deux procédés dans la même espèce par le mot de « digénèse ».

En réalité, les choses sont extrêmement simples et claires. La reproduction asexuée par division ou bourgeonnement est tellement fréquente chez les animaux inférieurs, qu'on a plus tôt fait d'énumérer les exceptions que les cas positifs. Les changements considérables de structure d'un stade ontogénique à l'autre sont la règle partout. Les stades larvaires sont souvent des individus parfaitement fonctionnels, par exemple les chenilles, les têtards de Grenouille, les Polypes ; il ne leur manque que la maturité sexuelle et ils peuvent accomplir toutes les autres fonctions, notamment quand le degré inférieur le comporte, également la multiplication agame, et tel est le cas chez les Cœlentérés, non seulement pour le stade Polype mais aussi comme nous le verrons plus loin (§ 21) pour d'autres stades encore. C'est là toute la génération alternante.

Il reste cependant encore un détail : dans les cas considérés comme typiques, chez les Hydromédusaires, il n'y aurait pas modification ou métamorphose du Polype, mais production par le Polype, de Méduses, c'est-à-dire production du dissemblable. Il suffit de considérer le bourgeon médusaire comme un Polype précocement affecté par la transformation médusaire, avant que les caractères de Polype aient pu se développer ; ce serait un raccourcissement, ce qui est de tendance générale dans l'ontogénie. Alors la règle de la production du semblable serait générale dans les Cœlentérés.

5. — *Type cœlentéré* ; LEUCKART, HUXLEY.

CUVIER avait déjà signalé (1800) que les Échinodermes ont « les intestins flottants dans la cavité intérieure, les Orties de mer (Actinies et Méduses) les intestins creusés et adhérents dans la masse du corps ». Nous avons peine à concevoir aujourd'hui qu'un anatomiste de la perspicacité de CUVIER, ait pu considérer pareil caractère comme banal et secondaire, que tous les zoologistes aient fait comme

lui et qu'il ait fallu attendre jusqu'en 1847 pour le voir apprécié à sa pleine valeur par LEUCKART. C'est une conséquence de l'idée dominante de plan de structure (§ 3).

L'idée de LEUCKART peut se résumer en peu de mots : il n'y a chez les Polypes et les Méduses qu'une seule cavité. Chez les formes les plus compliquées, par exemple les Méduses, il y a un estomac, des canaux radiaires, un canal circulaire, des tentacules creux ; mais toutes ces cavités communiquent les unes avec les autres et leur continuité démontre l'unité du système.

Pour l'interprétation, LEUCKART a comparé avec les autres animaux ; là il y a généralement un tube digestif (grec *enteron*) flottant dans ce que CUVIER nommait la cavité intérieure, ce que l'on nomme depuis la cavité du corps (cœlome). Chez les Polypes et les Méduses, ces deux cavités n'existent pas séparément ; on peut donc les considérer comme ayant conflué et s'étant confondues. Le terme de Cœlentéré exprime bien cette conception.

Ici encore une fois nous rencontrons une question de méthode, sur laquelle tout spécialement l'attention a déjà été attirée dans la préface : l'ordre à suivre dans les comparaisons, le point de départ, la norme de la comparaison, doit toujours être l'organisme inférieur ancestral. Or, les notions de cœlome et d'enteron proviennent de la considération des Cœlomates, où ces deux cavités existent distinctes ; à ce point de vue la conception du Cœlentéré peut donc être critiquée, et elle l'a été par HAECKEL (1872) ; LEUCKART a répondu. CHUN (BRONN'S TIERREICH, p. 197) résumant ce débat, donne complètement tort à HAECKEL, mais précisément cet ouvrage et plusieurs autres écrits de CHUN (par exemple BIOLOGISCHES CENTRALBLATT, II, p. 5, 1882), montrent le bien-fondé des remarques de HAECKEL. Où celui-ci par contre est mal inspiré, c'est lorsqu'il veut changer le nom actuellement universellement admis, à cause de cette interprétation morphologique contestable ; c'est assez inutile ; quant à revenir, comme il le propose, au terme Zoophyte, le remède serait pire que le mal.

C'est donc une erreur de prendre comme norme de comparaison les Cœlomates, qui sont supérieurs aux Cœlentérés ; or, les Cœlentérés sont les premiers Métazoaires, avant eux il n'y a plus rien que des Protozoaires unicellulaires, trop peu différenciés encore pour pouvoir servir à interpréter le Polype. Il ne reste donc d'autre ressource que de considérer le groupe en lui-même, et alors ressort la continuité, c'est-à-dire l'unité des cavités. La marche de l'évolution

n'a pas été la fusion graduelle des cavités séparées, ce que du reste personne n'a prétendu, quoique l'interprétation des Cténophores comme Polyclades flottants et Cœlomates régressifs n'en reste pas bien loin. L'évolution a été des Cœlentérés aux Cœlomates et il est naturel de considérer le cœlome comme résultant de l'isolement des parties périphériques, d'autant plus que la formation ontogénique du cœlome par invagination endodermique appuie fortement cette interprétation. Nous verrons plus tard qu'il y a lieu de la croire inexacte ; même si elle était admise, avec ces homologues pour la partie périphérique, encore y aurait-il lieu d'insister sur ce que la séparation n'est pas accomplie et que nous avons encore uniquement la cavité primitive. Le nom qui aurait le mieux convenu était : Archentérés.

Dans cette même année 1847, HUXLEY, médecin de marine à bord du navire anglais *Rattlesnake*, envoyait d'Australie à la *Linnean Society* de Londres, un mémoire dans lequel la structure des Polypes et des Méduses (*Hydrozoa*) était généralisée à peu près en ces termes : le corps est un sac avec double paroi, une couche tournée vers l'extérieur et accomplissant les fonctions de relation, une autre tournée vers l'intérieur, tapissant la cavité et accomplissant les fonctions de nutrition ; cet état, permanent chez les Hydrozoaires, est homologue au stade temporaire diblastique des embryons des Animaux supérieurs. « Malgré l'extrême variété de forme, la multiplicité et la complexité des organes, cette simplicité primitive d'organisation n'est jamais perdue et est même rarement masquée. Je ne connais pas d'Hydrozoaire où les deux membranes primaires ne puissent être immédiatement décelées dans les parois de toutes les parties de l'organisme. » Les noms si connus de ectoderme et endoderme désignant ces deux membranes, sont de ALLMAN (1852).

Les interprétations de LEUCKART et HUXLEY sont réciproquement complémentaires ; LEUCKART a considéré la cavité, HUXLEY la paroi ; combinant les deux en une formule complète mais concise, la définition du Cœlentéré est : un Archentéré diblastique. LEUCKART a remanié la classification ; les Polypes et les Méduses, déjà rapprochés l'un de l'autre et séparés des Échinodermes par la découverte de SARS, il les a réunis en un groupe distinct, immédiatement accepté ; c'est le plus grand progrès pour ce groupe depuis CUVIER. HUXLEY n'a pas appliqué son interprétation d'une façon aussi pratique, mais, avec la maîtrise du génie, il a établi des relations avec tout le règne animal et donné une première indication pour l'embryologie com-

parée. LEUCKART a transporté plus ou moins, et quelque peu indûment, les notions fournies par les Coelomates, aux Cœlentérés; HUXLEY a correctement pris, comme point de départ de la comparaison, la structure du groupe Cœlentéré primitif.

II

HISTOLOGIE

6. — Métazoaire.

La caractéristique du Protozaire est d'être composé d'une cellule unique, accomplissant toutes les fonctions vitales et se multipliant par division. Beaucoup de Protozoaires sont cependant pluricellulaires, mais toutes leurs cellules sont semblables et font la même chose, elles sont identiques anatomiquement et physiologiquement; l'ensemble n'est donc pas un organisme supérieur, mais une colonie. Le caractère unicellulaire ne permet de spécialisation que par dévolution de fonctions diverses à des parties diverses de la même cellule; même dans ces limites, la spécialisation peut être poussée très loin; par exemple, les Infusoires ciliés peuvent avoir plusieurs espèces de cils, des membranelles, un orifice buccal et un orifice anal, des vésicules contractiles à emplacement fixe. La simplicité du caractère unicellulaire est donc non seulement compatible avec la complexité structurale de la cellule, mais elle en est même une cause.

La pluricellularité est le premier pas dans la voie du progrès. L'union permanente de nombreuses cellules en une colonie permet la répartition des fonctions entre les diverses cellules. Chacune des cellules doit nécessairement continuer à accomplir toutes les fonctions vitales indispensables à son existence, mais seulement tout juste aussi dans la mesure nécessaire au maintien de sa vie. A côté de ce minimum fonctionnel, chaque cellule pourra exercer avec une intensité accrue la fonction spéciale qui lui aurait été dévolue. La somme de ces accroissements d'activité fonctionnelle résultant de la spécialisation sera supérieure à la somme des diminutions, de sorte qu'il y aura un solde bénéficiaire, c'est-à-dire un avantage pour la communauté.

Les colonies à éléments cellulaires physiologiquement spécialisés et anatomiquement différenciés sont les Métazoaires.

La différenciation anatomique, corrélative avec cette spécialisation des fonctions, est naturellement fort considérable; les cellules nerveuses, musculaires, osseuses, épithéliales sont très dissemblables. Mais il est extrêmement important de constater que ces dissemblances portent sur des choses accessoires et que les choses essentielles sont identiques : la cellule est toujours du protoplasme avec un noyau à structure caractéristique. Et ces ressemblances s'établissent, non seulement entre les diverses cellules du Métazoaire, mais aussi avec la cellule unique du Protozoaire. Ces ressemblances, ou plutôt cette identité, est la structure fondamentale de la cellule, une condition de la vie, un héritage transmis par le Protozoaire à ses descendants Métazoaires et conservé intact dans tout le monde organique.

Chacune des catégories cellulaires d'un Métazoaire, comparée à un Protozoaire quelque peu élevé dans la série, au lieu de montrer une complication plus grande, montre au contraire plus de simplicité. C'est que, par suite de la répartition des fonctions, la cellule individuelle du Métazoaire a à faire moins de choses différentes; s'il y a spécialisation très forte, c'est uniquement dans un sens, en vue d'une seule fonction et pas de plusieurs. Ainsi s'explique la conclusion en apparence paradoxale, que le progrès organique, tout en amenant une complication de structure par la variété des cellules, maintient concurremment la simplicité cellulaire primitive.

Comme pour la structure essentielle de la cellule, il y a de nouveau une remarquable identité des spécialisations dans toute la série des Métazoaires; les cellules nerveuses, musculaires, etc., sont partout la même chose. Une preuve de cette constance, c'est que le caractère histologique permet de déterminer la nature des organes chez les animaux inférieurs, sans recourir à l'expérimentation physiologique, le plus souvent impossible, et de contrôler les interprétations basées sur les rapports anatomiques. Les spécialisations débutantes du premier Métazoaire ont passé à tous ses descendants, qui n'ont fait que les développer et les varier dans les détails, sans un seul changement essentiel. Un seul groupe d'Animaux fait exception : chez les Spongiaires, les cellules spécialisées pour la nutrition ont la base du flagellum entouré d'une collerette, ce qui rappelle la structure des Protozoaires choanoflagellés; beaucoup d'autres détails de leur histologie présentent des particularités dont on ne trouve pas exactement

l'équivalent chez les autres Métazoaires ; la présence des modifications musculaire et nerveuse est au moins douteuse. On a en conséquence considéré de plusieurs côtés les Spongiaires comme un groupe à part, distinct des Métazoaires et provenu de Choanoflagellés, les ressemblances avec les Métazoaires étant dues à la nature protozoaire commune des ancêtres des deux groupes et à une évolution parallèle. L'auteur s'est rallié à cette manière de voir et l'a soutenue par des arguments nouveaux (ANN. SOC. ZOOL. ET MALAC. DE BELGIQUE, vol. XLII, 1907) ; la question ayant fait l'objet d'une discussion approfondie ne sera pas traitée ici, quoique beaucoup de naturalistes considèrent les Spongiaires comme Cœlentérés.

L'histologie des Cœlentérés présente cependant deux particularités : les nématoblastes et les cellules neuro-musculaires. Ces cellules sont remarquables par leur complication, ce qui a souvent intrigué dans un groupe si primitif ; cette discordance apparente n'est plus pour nous une anomalie ; comme Métazoaires primitifs encore relativement proches des Protozoaires, les Cœlentérés présentent encore des cas de complications cellulaires. Mais encore dans les limites du groupe ces cellules compliquées sont remplacées par plusieurs cellules plus simples associées ; la cellule neuro-musculaire donne une cellule purement épithéliale et une fibre contractile à laquelle la présence d'un noyau distinct donne la valeur d'une cellule musculaire ; le nématoblaste est une cellule unique mais l'appareil colloblastaire du groupe supérieur des Cténophores est composé de deux cellules combinant leur action.

7. — *Structure épithéliale diblastique.*

BICHAT (1800) concevait les organismes comme formés de tissus différents, existant en nombre limité, chacun à propriétés nettement caractérisées et constantes, les propriétés et les fonctions des organes étant la résultante des propriétés et des fonctions des tissus composants. Ces tissus seraient aux organes et à l'organisme tout entier, ce que les corps simples de la chimie sont aux corps composés. C'était une application des idées, nouvelles alors, de LAVOISIER sur la chimie. La théorie cellulaire (SCHLEIDEN 1837 pour les Plantes, SCHWANN 1838 pour les Animaux) a montré que les tissus sont composés de cellules.

La complication organique résulte, non de la complication des cel-

lules elles-mêmes, mais de leur variété et surtout de leur arrangement en organes; quand les cellules se groupent en une membrane continue, une telle membrane est dite un épithélium. Les membranes reconnues par WOLFF (1759) comme les premières parties formées chez les embryons des animaux supérieurs, ont cette structure épithéliale, qui se brouille plus tard par l'épaississement ou par la pénétration réciproque des membranes; la plupart des organes massifs sont primitivement des plissements ou des proliférations locales; ces organes sont en outre nettement délimités d'avec les parties voisines.

Chez les Cœlentérés, le corps entier a conservé la structure épithéliale. Les organes d'aspect massif sont en réalité l'une ou l'autre couche plissée pour donner plus de surface et permettre une augmentation du nombre des cellules (bourrelets musculaires) ou un accroissement des cellules elles-mêmes en hauteur (saillies endodermiques longitudinales des Gymnoblastes). Cette structure plissée est toujours reconnaissable et les couches cellulaires qui garnissent les plis sont en continuation directe avec les épithéliums qui constituent la paroi du corps. Tout le mérite de HUXLEY a consisté à mettre en évidence ce fait essentiel et à avoir comparé cette structure permanente des Cœlentérés, avec la même structure transitoire des embryons des Métazoaires supérieurs. On pourrait donc compléter et préciser la définition sommaire en disant que le Cœlentéré est un Archentéré diblastique épithélial.

Parmi les organes massifs des Métazoaires supérieurs, les organes des sens servent à recueillir des impressions du monde extérieur, impressions que le cerveau élabore; les muscles agissent par leur contractilité spéciale, les pièces squelettiques fonctionnent par leur résistance ou comme éléments mécaniques; le résultat de cette activité est du domaine de la mécanique ou pour employer un terme vieilli, du domaine de la physique des corps impondérables. Au contraire le foie et les autres annexes du tube digestif produisent quelque chose de concret: ce sont des glandes qui excrètent, elles sont munies de conduits vecteurs, qui n'ont pas de raison d'être dans les organes cités en premier lieu. Chez les Cœlentérés, le caractère épithélial conservé, c'est-à-dire l'absence d'organes massifs comporte nécessairement aussi l'absence de conduits vecteurs. Les cellules endodermiques qui délimitent l'archentéron, sont toutes en situation superficielle et déversent directement et individuellement leurs sécrétions dans la cavité digestive; les cellules sexuelles sont des cellules

ectodermiques chez les Hydrozoaires, endodermiques chez les Scyphozoaires et les Anthozoaires; à maturité, elles se libèrent simplement de leurs voisines, sans qu'il y ait aucunement besoin de gonoductes. Cette absence de conduits vecteurs, conséquence de la structure épithéliale, est caractéristique pour les Coelentérés.

L'essence de la vie est un échange continu d'assimilation et de désassimilation (métabolisme). Pour assurer la vie des cellules groupées en organes massifs, il faut une canalisation d'apport des matériaux nutritifs (sang, appareil circulatoire), une canalisation pour l'évacuation des matériaux usés (excrétion). Si des conduits vecteurs n'étaient nécessaires que pour des organes massifs sécrétants, les glandes, la double canalisation est nécessaire pour tous les organes massifs; mais de nouveau elle sera inutile pour une structure épithéliale. Il était utile de faire ressortir ces conséquences de la structure épithéliale, par la comparaison antithétique avec les Métazoaires plus élevés dans la série.

Comme presque toujours en Zoologie, la rigueur de ces principes n'est pas absolue et ces affirmations doivent subir quelque atténuation. Les épithéliums ne sont pas strictement formés d'une seule couche de cellules; entre les bases des cellules complètement développées et adultes, il y a des cellules interstitielles jeunes, à caractères encore indifférents, qui se transformeront en l'une ou l'autre des sortes de cellules qui composent l'épithélium. Il y a une certaine spécialisation, car il y a des muscles et une ébauche de système nerveux, des nématocystes, des produits sexuels. Une portion de l'archenteron est souvent modifiée en appareil circulatoire (canaux des Méduses); chez les Zoanthaires, dans l'épaisseur de la paroi du Polype il y a un système de canaux ecto- et endodermiques qui communiquent entre eux; dans le cœnenchyme ou masse commune de toutes les formes coloniales, les canaux sont nombreux; chez *Porpita* (Siphonophore) on pourrait parler d'une glande entre le gastrozoïde et l'appareil de flottaison. Mais dans tous ces cas, il y a une différence essentielle avec l'appareil circulatoire des Métazoaires supérieurs, lequel n'est pas une partie de l'archenteron. Chez les Animaux inférieurs, en l'absence d'expérimentation directe, les organes excréteurs sont décelés par leur histologie (flammes ou entonnoirs vibratiles), leurs connections anatomiques (canaux débouchant au dehors), ou la présence de produits de désassimilation azotées sous forme de concrétions jaunes ou brunâtres. On a comparé les rosettes vibratiles dans les

canaux des Cténophores aux entonnoirs ciliés. Chez les Leptoméduses et les Scyphoméduses, des saillies sur le bord, ouvertes au sommet, mettent le canal circulaire en communication avec l'extérieur; les pores aboraux des Cténophores, les cinclides des Actiniaires établissent les mêmes relations, et chez les Leptoméduses, on a constaté l'éjection du liquide du canal circulaire. On a considéré tous ces dispositifs comme servant à la sécrétion; l'interprétation est plausible, mais nullement certaine. Les probabilités sont plus grandes pour les palpes (cystozoides des Siphonophores); les cellules endodermiques vacuolisées sont chargées de granulations; le palpe, qui est un zooïde atrophié, a conservé un petit orifice oral non ingérant et les cils endodermiques dans la région sous-orale battent vers le dehors. Les mêmes granulations se trouvent dans la glande de *Porpita*, qui serait fonctionnellement un véritable rein. Il y a une tendance marquée à constituer une couche intermédiaire entre l'ectoderme et l'endoderme, de façon à rendre l'organisme triblastique. Cette tendance est surtout manifestée chez les Cténophores, dont notamment les muscles tentaculaires sont massifs et isolés des couches épithéliales. Le seul cas de conduit vecteur est le spermiducte de *Ctenoplana*.

L'ectoderme exerce les fonctions de relation, l'endoderme, la fonction de nutrition; cette division correspond à celle établie depuis longtemps par la physiologie générale, en fonctions de la vie animale et de la vie végétative. La répartition n'est pas quelconque; de par sa situation, l'ectoderme est tout désigné pour les fonctions de relation avec le monde extérieur; et l'endoderme, tapissant la cavité digestive est tout aussi clairement indiqué pour la fonction de nutrition. Toutes ces considérations ont été clairement énoncées par HUXLEY.

Quand une portion d'un organisme s'adonne plus particulièrement à une fonction, c'est par abandon des autres fonctions jusque là exercées concurremment; le même raisonnement s'applique à l'autre portion, sauf que les fonctions doivent être l'inverse, la fonction ici spécialisée étant celle abandonnée par la première portion. Ainsi, au début, les cellules de la colonie protozoaire faisaient toutes la même chose, chacune accomplissant l'ensemble des fonctions vitales, lesquelles fonctions pouvaient donc être considérées comme associées. Une partie des cellules a abandonné ou réduit son activité de relation pour se consacrer à la digestion; une autre partie a fait exactement

l'inverse, abandonné son activité digestive pour mieux soigner les relations de l'ensemble. Toute spécialisation est donc double, il y a deux spécialisations inverses, liées et concomitantes. Les Cœlentérés étant la première spécialisation, devaient montrer clairement ce rapport.

Cette première spécialisation est naturellement très générale; chacune des couches pourra réaliser des spécialisations de détail et pour les deux couches, ces spécialisations pourront être semblables. Il y a en effet des muscles ectodermiques et des muscles endodermiques, et de même pour les nerfs, les nématoblastes et les produits génitaux. On a même cru longtemps, sur la foi des expériences de retournement des Hydres faites par TREMBLEY, que les deux couches n'étaient guère individualisées, puisqu'on pouvait les substituer l'une à l'autre; mais l'interprétation de ces expériences était erronée.

Entre les deux couches cellulaires épithéliales, se trouve une couche d'importance et de structure très variable suivant les divers groupes de Cœlentérés; c'est chez *Hydra* une mince lame anhiste, la « Stützlameille » ou mésoglée. On sait que généralement les cellules d'un épithélium reposent sur une couche de ce genre, considérée comme sécrétée par les cellules ou comme résultant de la transformation ou de la confluence latérale des parties basales des cellules; cette membrane se nomme la basale. La mésoglée des Cœlentérés serait la basale commune ou les basales confondues des deux épithéliums accolés.

De par ce mode de formation, la mésoglée est anhiste, c'est-à-dire sans structure cellulaire. Ce n'est point pourtant une substance inerte, car la mésoglée hyaline de l'eudoxie de *Ceratocymba* (Siphonophore) se trouble par une excitation (CHUN, dans BRONN'S TIERREICH, p. 325). Sans nettement se prononcer sur sa nature, on la considère d'ordinaire comme soumise à nutrition. Cette nécessité de nutrition a des conséquences importantes. Tant que la couche reste mince et molle, elle est facilement perméable par osmose et diffusion aux produits élaborés par les cellules épithéliales; mais quand elle s'épaissit ou durcit, il faut des dispositifs spéciaux pour assurer la nutrition. Certaines particularités histologiques se comprennent ainsi: les canalicules de l'ivoire dentaire des Vertébrés sont des prolongements cellulaires dans une mésoglée calcifiée.

Chez les Cœlentérés, la mésoglée se cellularise par immigration cellulaire aux dépens de l'une ou de l'autre des couches épithéliales.

Des cellules épithéliales ou des cellules interstitielles à caractère embryonnaire quittent le rang, se transforment en amœbocytes errants ou se fixent temporairement comme cellules étoilées ; ainsi se forme une troisième couche dite mésenchyme, qui s'organise de plus en plus et acquiert son plus grand développement chez les Cœlentérés, dans le groupe supérieur des Cténophores.

8. — *Nématoblastes.*

La plupart des Protozoaires flagellés ou ciliés produisent des tourbillons et absorbent la poussière nutritive soulevée ; tout ce qui n'est pas assez petit pour être entraîné par le courant ciliaire n'entre pas en ligne de compte ; avec le mode tourbillonnaire de préhension des aliments, le régime est microphage.

Dans la préhension par pseudopodes, des objets relativement volumineux peuvent être englobés et un régime macrophage est possible ; généralement, les objets pris comme nourriture sont les objets inertes, végétaux, animaux morts. La structure sarcodiale culmine dans les groupes des Foraminifères et des Radiolaires ; la simplicité organique est seule compatible avec la fonction pseudopodique.

Parmi les Infusoires ciliés, plusieurs chassent la proie vivante et quelques-uns s'attaquent à aussi grands qu'eux-mêmes ; pour maintenir à coup sûr une proie de force égale si pas supérieure, ils font usage d'armes de jet empoisonnées ; c'est le trichocyste, la faculté urticante ; et elle se montre ici, à sa première apparition, en connexion logique avec le régime macrophage et la proie vivante.

Si la faculté urticante des Cœlentérés est un héritage de leur ancêtre protozoaire (pas nécessairement un cilié trichocystaire) le nématoblaste devient un caractère important, malgré qu'il soit de nature histologique ; on comprend sa généralité ; les notions de Cœlentéré et de Cnidaire sont coextensives et zoologiquement synonymes ; mais les Spongiaires sont exclus. — La faculté urticante n'a pas été acquise par quelques cellules du Métazoaire, évoluant dans une direction spéciale. Le Protozoaire unicellulaire était urticant, de même toutes les cellules de la colonie morulaire ; au stade cœlentéré où se produisent la spécialisation des fonctions et la différenciation des éléments histologiques, beaucoup de cellules ont perdu la faculté urticante pour devenir sensorielles, glandulaires, musculaires, etc. ; quelques-unes ont conservé la faculté urticante, l'ont développée, ont

perdu d'autres facultés, mais en même temps ont pu conserver et même développer quelques autres facultés utiles pour leur fonction spéciale. Par son cnidocil, le nématoblaste est organe sensoriel et, même chez *Hydra*, il n'y a pas d'autre élément sensoriel. Souvent le pied du nématoblaste développe une fibre musculaire; nous verrons tantôt l'importance de cette faculté contractile pour la fonction urticante. Ces particularités structurales ont fait considérer le nématoblaste comme résultant de la transformation, soit d'une cellule musculaire, soit d'une cellule sensorielle, soit d'une cellule glandulaire, le nématocyste étant regardé comme un produit de sécrétion. C'est mal poser la question. Le nématoblaste n'a passé par aucun de ces stades; il dérive directement de la cellule indifférente, au même titre que ces autres cellules différenciées; il a même conservé le caractère urticant primitif, ce qui fait, avec les spécialisations accessoires, une complication structurale plus grande, signe d'infériorité (§ 6).

Les trichocystes chez les Ciliés semblent assurer l'immobilisation de la proie par intoxication, agir comme des javelots empoisonnés; mais il n'y a rien qui retienne la proie, comme le fait un harpon au bout d'une corde. Le nématoblaste semble adapté pour assurer également cette condition de rétention durant la première période d'excitation, pendant laquelle la proie se débat, par conséquent à maintenir l'attache jusqu'à épuisement des forces. L'extrême longueur du filament urticant ne se comprend pas comme ayant pour but d'accroître la zone d'action, car il faut le contact immédiat pour la décharge; l'agresseur peut filer du câble, donner du jeu à la proie; la fibre musculaire pourrait ramener pendant un moment d'inertie. Avec les appareils plus perfectionnés des Siphonophores, la fonction de rétention devient plus importante, mais, au lieu de la contraction musculaire, c'est surtout l'élasticité de ligaments qui est utilisée.

Dans tout ce qui précède, la faculté urticante est présentée comme offensive; elle a aussi incontestablement une utilité défensive, mais ce rôle n'est ni primordial ni principal. Généralement à l'approche d'un danger, les Polypes, au lieu de porter en avant leurs tentacules chargés de nématoblastes, se contractent ou rentrent dans les loges, souvent cachent leurs tentacules; et il y a des dispositifs spéciaux fonctionnant comme opercules (piquants saillants des Gorgonées). Un rôle purement protecteur est celui des tubercules bourrés de nématoblastes qui garnissent la colonne cylindrique de certaines Actinies; lorsque l'animal se contracte, ces tubercules se touchent et forment

une couche continue de nématoblastes (*Alicia*, DELAGE, p. 510).

Un élément aussi spécial, pour une fonction aussi essentielle que la préhension des aliments, ne peut manquer d'influencer tout le reste de l'organisme. Les organes les plus constants et les plus typiques du Cœlentéré sont les tentacules; suivant une suggestion de HÆCKEL, ils seraient simplement la pédonculisation de bouquets de nématoblastes au bord du péristome. Dans cette explication, la formation tentaculaire et la symétrie radiaire qui en résulte ne sont pas en un rapport nécessaire avec la fixation.

Dans le groupe supérieur des Cténophores, les nématoblastes sont absents, sauf chez quelques espèces (*Mertensia*), précisément les espèces tout à fait inférieures du groupe; cette dernière circonstance ne permet pas de séparer les Cténophores des autres Cœlentérés. Au lieu de nématoblastes, il y a ici des appareils nommés colloblastes; une cellule externe sécrète des granules poisseux et il y a du côté interne une fibre probablement musculaire; il semble donc que l'action de rétention domine, à moins que les granules brillants sécrétés par la cellule externe n'aient une action toxique. Dans ses grandes lignes, le mode de préhension des aliments est resté le même.

L'appareil colloblaste est formé par deux cellules (§ 6); cette particularité est généralement considérée comme ne permettant pas d'homologuer le colloblaste avec le nématoblaste ou de l'en dériver. Cette conclusion ne semble nullement inéluctable; on pourrait concevoir la cellule nématoblaste unique se scindant en deux parties différentes, chacune nucléée; nous rencontrerons ce procédé chez les cellules neuro-musculaires.

Pour des causes inconnues, le Cténophore a hypertrophié l'appareil glandulaire avec une forme spéciale de sécrétion: le granule. La cellule glandulaire granulogène était l'élément mis à la disposition de l'évolution; l'épiderme a été profondément modifié dans ce sens; il en est également résulté un mode de formation tout particulier du statolithe; le colloblaste est, par rapport au nématoblaste, également une modification granulaire.

9. — Cellules neuro-musculaires.

Les fibres musculaires de *Hydra* ont été signalées par KOELLIKER en 1865; il leur attribuait la valeur de cellules distinctes, en une

couche continue intermédiaire aux deux autres. Cette interprétation erronée de la nature histologique avait une certaine importance. En 1848 et 1853, ECKER avait soutenu que le corps de l'Hydre était non cellulaire (sarcodinaire); LEYDIG avait immédiatement rectifié cette erreur en 1854 et le travail de KOELLIKER semblait donc une confirmation. Mais l'année suivante 1866, pour l'ectoderme, la thèse de ECKER est reprise par REICHERT, pour lequel les fibres musculaires de KOELLIKER sont simplement des plis de la membrane intermédiaire. La situation était singulière; il y a dans toute l'organisation de l'Hydre, un seul élément non cellulaire: la fibre musculaire et par suite de l'erreur de KOELLIKER, c'était précisément sur cet élément qu'on pouvait s'appuyer pour combattre la théorie sarcodinaire et soutenir la composition cellulaire.

Le travail de KLEINENBERG (1872) est célèbre pour avoir démontré que la musculature longitudinale de l'Hydre est formée par des prolongements des cellules épithéliales ectodermiques. KLEINENBERG a considéré la structure comme résultant de la différenciation de l'activité vitale générale de toute cellule, la séparation et la spécialisation des fonctions de réceptivité nerveuse et de contractilité et leur localisation sur des parties différentes d'une même cellule, la fonction réceptive naturellement dans la partie de la cellule restée en contact avec le monde extérieur, la fonction contractile dans la partie profonde adaptée à cette fonction par son étirement en fibre.

ED. VAN BENEDEN (1874) chez *Hydractinia* a trouvé que les fibres musculaires se continuent à un bout par une cellule faisant partie de l'épithélium superficiel, avec une portion purement protoplasmique, interposée entre la cellule épithéliale et la portion contractile; en outre, la portion contractile a ici la valeur d'une cellule distincte, car dans la couverture protoplasmique il y a un noyau distinct. La structure est donc fort différente de celle de *Hydra* et cependant VAN BENEDEN estime que ces travaux confirment ceux de KLEINENBERG; il y a en effet continuité organique entre les trois éléments et les rapports entre la cellule épithéliale et la fibre, pour n'être plus directs et immédiats, sont cependant encore fort marqués à cause du peu de longueur de la zone purement protoplasmique interposée. Mais on peut dire, quelque paradoxal que cela paraisse, que surtout les différences sont confirmatrices, car elles montrent comment la cellule neuro-musculaire a évolué et cette voie ainsi indiquée par les faits, est précisément celle que à priori la théorie pouvait trouver comme

la seule logique et la seule possible. Dans la cellule protozoaire ordinaire les fonctions sont confondues; chez *Hydra*, réceptivité sensorielle et contractilité sont réparties sur des parties différentes d'une même cellule; chez *Hydractinia* la partie musculaire est une cellule et l'ensemble est le schéma le plus simple mais complet du système neuro-musculaire: organe des sens, nerf, muscle. Le terme suivant est l'élévation du filament conducteur protoplasmique ou nerf au grade histologique d'élément cellulaire par la possession d'un noyau. La continuité entre muscle et nerf, la continuité des fibres nerveuses et de tous les éléments sensoriels admises longtemps, se trouvaient résulter du mode primitif de formation. La conception de la cellule neuro-musculaire ne manquait pas de grandeur.

Les objections n'ont pas tardé. Il y a, même chez *Hydra*, d'autres cellules jouant le rôle de récepteurs sensoriels, les nématoblastes avec leur cnidocil, et chez la plupart des autres Cœlentérés, des cellules sensorielles spéciales. Il y a en outre des cellules nerveuses émettant des fibres nerveuses; même en admettant que la portion externe nucléée de la cellule neuro-musculaire fonctionne comme élément nerveux, elle n'a pas le monopole de cette fonction. Le fait important de la continuité des éléments nerveux et musculaire est constant dans toute la série animale, mais il n'est pas primitif car ontogéniquement cette continuité est secondaire; muscle et nerf ne sont pas des cellules, différenciées aux dépens d'une cellule primitive unique; le système résulte au contraire de l'union de deux cellules distinctes, diversifiées dans des directions évolutives différentes. Les nouvelles méthodes histologiques (imprégnation à l'argent, méthode de GOLGI) ont montré que dans les centres nerveux les plexus fibrillaires des cellules sont en contiguité et non en continuité. La portion nucléée de la cellule neuro-musculaire correspond tout simplement à la partie nucléée existant chez toutes les cellules musculaires et ne présente d'autre particularité que sa situation encore épithéliale; les frères HERTWIG ont donc proposé la dénomination moins ambitieuse de cellule épithélio-musculaire. La cellule musculaire, même fortement spécialisée chez les animaux supérieurs, garde toujours encore quelque peu de la sensibilité générale de toute substance vivante dans sa partie protoplasmique nucléée.

Il est difficile d'arriver à des conclusions fermes avec ce conflit d'arguments, mais une chose est certaine: l'importance de la structure spéciale montrée par *Hydra* et *Hydractinia*; conjointement avec les

autres Polypes, ces deux organismes forment une série parfaitement graduée et dont la direction d'évolution ne semble pas douteuse ; il serait, en effet, difficile de prendre la série à rebours et de considérer la cellule neuro-musculaire de *Hydra* comme le terme extrême de la confusion de deux cellules primitivement distinctes. L'anatomie comparée suggère donc une phylogénie, et la plus rationnelle, à cause de la continuité primitive des organes nerveux et contractiles ; cette phylogénie pour ce point spécial concorde avec la classification pour tout le reste de l'organisation, *Hydra* étant le plus simple parmi les Cœlentérés. Les faits contraires sont empruntés à l'anatomie des formes adultes, parfois élevées dans la série animale, ou à l'ontogénie ; dès lors, il y a possibilité d'une modification cénogénique. En prenant ces faits comme guide pour la phylogénie, on arriverait à un stade où l'organisation aurait dû être comme suit : une cellule en voie de spécialisation musculaire, une autre en voie de spécialisation sensorielle et une troisième en voie de spécialisation conductrice, ces trois cellules encore séparées. Or, pour autant que nous sachions, leur continuité est une condition essentielle de leur fonctionnement. Même dans les centres, la continuité n'est pas exclue, car il pourrait rester une portion de cellule ne réduisant pas le réactif et établissant des relations directes (VAN GEHUCHTEN, ΑΡΑΘΥ). La discontinuité peut se comprendre comme un stade transitoire non fonctionnel, dans un développement d'embryon ; mais il est inadmissible comme un stade réel et ayant vécu dans une évolution phylogénique. Les frères HERTWIG ont senti cette difficulté ; ils admettent des communications protoplasmiques (comme on en trouve beaucoup entre cellules) entre des éléments à caractères embryonnaires neutres, d'où dériveraient d'un côté les cellules épithélio-musculaires comme élément contractile et de l'autre les cellules nerveuses. La fibre nerveuse reliant plus tard ces deux éléments ne serait alors qu'une voie nouvelle et meilleure pour des relations déjà établies. On peut rappeler ici que chez *Hydractinia* la connection avec le nerf semble primitive.

KLEINENBERG est arrivé à la notion de cellule neuro-musculaire, non seulement par l'anatomie, mais aussi par la comparaison de l'embryologie de l'Hydre avec celle des animaux supérieurs. La couche externe à caractère nettement ectodermique de la morula ou planula se transforme en une couche cuticulaire renforçant la coque de l'œuf ; KLEINENBERG croyait cette transformation totale, ne

trouvant plus trace d'ectoderme. Or, dans l'embryologie des animaux supérieurs on distinguait encore à cette époque un « feuillet corné » ou *Hornblatt* qui donne l'épiderme, puis un feuillet nerveux et en troisième lieu un feuillet musculaire. Quand on prend la cuticule pour le feuillet corné, la partie nucléée des cellules neuro-musculaires correspond à la couche nerveuse, les fibres à la couche musculaire, et le compte vient juste. Mais alors aussi l'Hydre adulte manquerait de couche cornée et présenterait à nu la seconde couche, la couche nerveuse. KLEINENBERG n'hésite pas à admettre ces conséquences et il cherche des cas analogues dans les larves qui abandonnent leur enveloppe primitive ciliée. Or, il y a un ectoderme conservé au stade où KLEINENBERG le croyait absent; cet ectoderme a été démontré par BRAUER. L'interprétation est fort simple. Comme la plupart des formes d'eau douce, dans les mares, l'Hydre a une protection spéciale contre la dessiccation; c'est la cuticule sécrétée par l'ectoderme, se joignant aux enveloppes de l'œuf.

III

FORME POLYPE.

10. — *Gastréa*.

LEUCKART avait été influencé par les animaux supérieurs dans sa conception de l'organisme cœlentéré; HUXLEY a établi une comparaison avec les embryons des animaux supérieurs; dans les deux cas, les formes prises en considération sont des formes subséquentes, des descendants, la phylogénie d'aval. L'établissement de ces homologues date de l'époque prédarwinienne. Avec la notion de descendance devait surgir pour chaque forme la question de l'origine, des ascendants, de l'évolution d'amont. Dans l'application de ces idées nouvelles, d'une façon systématique et par un esprit comme HAECKEL, des conceptions nouvelles devaient surgir; la théorie de la *Gastréa* (1872) est une des plus importantes.

La *Gastréa* serait un organisme cylindrique ou ovoïde creux, diblastique, en somme un Polype sans la spécialisation histologique

nématoblastaire et la spécialisation anatomique concomitante tentaculaire. Ce qu'il y aurait de plus nouveau, ce serait le mot, et c'est un reproche qu'on n'a pas manqué de faire. Mais ce Polype amputé est un ancêtre, le premier stade phylogénique à cellules différenciées, le Métazoaire primitif, et cette conception toute nouvelle méritait bien un terme nouveau, lequel a, en outre, l'avantage de mettre en relief la particularité caractéristique, la raison d'être physiologique du stade : la cavité digestive.

Cette cavité est vaste et communique avec l'extérieur par un orifice, la bouche, de dimension appropriée; il en résulte que le Polype peut digérer des proies volumineuses; sa structure semble, à ce point de vue, une adaptation directe à la macrophagie. Le traitement chimique qui est la digestion se fait dans cette cavité, donc en dehors des cellules. Chez le Protozoaire unicellulaire ou colonial, la nourriture est ingérée dans la cellule même et y est dissoute; chez la Gastréa, les cellules endodermiques déversent dans la cavité qu'elles délimitent les sucs digestifs sécrétés et elles absorbent par osmose le liquide nutritif. Beaucoup de Métazoaires sont revenus au régime microphage, par exemple les Tuniciers et l'Amphioxus, mais il reste toujours le fait que le tube digestif permet l'accumulation d'une quantité de nourriture bien supérieure à ce que pourraient prendre dans leur intérieur les cellules, même bourrées jusqu'à refus. On a objecté également que chez tous les Cœlentérés (sauf les Trachylides) on a constaté la préhension amœboïde par les cellules endodermiques; c'est que le procédé primitif a été conservé, mais cela aussi ne change rien au fait indéniable de la digestion extra-cellulaire dans la cavité archentérique.

Nous avons trouvé qu'une des particularités histologiques les plus caractéristiques des Cœlentérés, les nématoblastes, était en rapport avec la macrophagie. Nous arrivons à la même conclusion pour la structure générale de la Gastréa. Cette conclusion mérite donc de figurer dans la définition succincte du groupe ou de l'ancêtre, ce qui revient au même, et nous dirons : la Gastréa est un Archentéré diblastique macrophage.

Un écrivain matérialiste avait défini l'homme « un tube digestif percé aux deux bouts », et le dominicain LACORDAIRE a tonné avec éloquence contre cette définition avilissante. Cette définition est cependant matériellement exacte et même elle a l'avantage d'exprimer, sous sa forme paradoxale, une grande vérité morphologique.

La Gastréa pourrait être définie : un estomac-individu ; c'est la constitution de cette cavité digestive qui a élevé la colonie protozoaire au rang de personnalité distincte et nouvelle. Le tube digestif est un organe unitaire. Cette notion d'organe unitaire est de GEGENBAUR ; il a fait observer que la corde dorsale du Vertébré, par son homogénéité (absence de segmentation) et son rôle physiologique (son élasticité, antagoniste des muscles métamériques) doit avoir contribué à centraliser l'organisme métamérique et exercé un rôle d'unification. L'idée est remarquable et susceptible de beaucoup d'applications (manteau et sole rampante des Mollusques, appareil pneumatique de *Porpita* et *Velella*). La notion d'organe unitaire exclut la possibilité d'une répétition d'organes, par multiplication ou par division ; on ne conçoit pas d'animal avec plusieurs tubes digestifs. Réciproquement, on ne voit jamais des individus distincts confondre leurs tubes digestifs ; le fait est d'autant plus remarquable que chez les formes coloniales, les communications entre les individus sont essentiellement endodermiques. Quand il se forme chez les Cœlentérés coloniaux une grande cavité digestive (*Porpita*, *Velella*, *Stephonalia* parmi les Siphonophores), c'est un Polype devenu ou resté plus grand que les autres et non le résultat d'une confluence de plusieurs Polypes.

Une autre conséquence de cette importance primitive, est la stricte homologie du tube digestif dans toute la série des Métazoaires. Il n'y a eu qu'une seule voix discordante : GASKELL (1896) a voulu dériver les Vertébrés des Limules par la transformation de l'ancien tube digestif en tube nerveux et la néo-formation d'un nouveau tube digestif par confluence de la peau ventrale entre les pattes.

L'importance et le bien-fondé de ces considérations théoriques ressortiront mieux d'un exemple inverse. La collerette des cellules choanoflagellées caractéristiques des Spongiaires force nécessairement la nourriture, toujours microscopique, à pénétrer dans l'intérieur de la cellule captante ; cette collerette est une spécialisation en vue du régime microphage et, comme conséquence, d'une digestion intracellulaire. A cause de l'importance de cette spécialisation, le régime microphage est devenu strict et il y a impossibilité pour ces cellules à collaborer dans l'œuvre commune de la digestion d'une proie dans une cavité commune. Une telle cavité se constitue pourtant, mais son évolution est le contre-pied de l'évolution de l'archenteron chez les Métazoaires : la cavité primitivement unique se subdivise en chambres vibratiles de plus en plus nombreuses, disséminées et distinctes.

11. — *Symétrie radiaire, fixation, colonies.*

La forme générale du Polype est un cylindre hétéropolaire; l'une des extrémités proémine dans l'eau, porte la bouche et une couronne de tentacules; l'extrémité aborale est le fond fermé du sac gastréen et devient généralement un disque adhésif ou une racine ramifiée (hydrorhize), fixée à un support. Nous avons vu (§ 3) que des êtres, zoologiquement très différents, présentent ces mêmes caractères, d'où leur réunion artificielle avec les Polypes et les Radiaires. Comme ils présentent tous la particularité d'être fixés, il devient probable que ces caractères sont des nécessités ou des conséquences de la fixation.

Un pareil rapport est évident pour les modifications de l'extrémité aborale. Le fond fermé est une structure de la gastréa; la perforation qu'on y rencontre chez quelques espèces (*Hydra*) ne semble pas non plus jouer un rôle dans la fixation. Mais l'hydrorhize, comme son nom l'indique, fonctionne bien pour ancrer le Polype au sol. Sous sa forme la plus simple, elle consiste en quelques tubes communiquant avec l'archentéron, un simple refoulement ou une digitation de la paroi du corps avec ses couches histologiques; elle peut se compliquer par l'augmentation du nombre de ces tubes, leur ramification, leur anastomose, leur superposition, de façon à former une masse épaisse laquelle, dans les formes coloniales, porte ou loge les Polypes individuels; cette masse commune est le cœnenchyme.

L'utilité de la couronne tentaculaire se comprend aisément. L'animal fixé est réduit pour sa nourriture aux proies que le hasard amène en contact avec lui; il doit profiter de toutes les chances heureuses et sous ce rapport l'action foudroyante des nématocystes est un grand avantage en rendant un simple contact, mortel pour la proie; il a le plus grand intérêt à accroître sa zone d'action et c'est là le rôle de l'appareil tentaculaire.

La trop grande proximité du sol peut présenter des inconvénients pour la bouche et les tentacules; un faible courant rabattrait dans la vase les tentacules et empêcherait leur étalement; la bouche pourrait recevoir des particules vaseuses. Tous ces inconvénients sont évités en élevant l'extrémité buccale suffisamment au-dessus du support; les Polypes simples, non groupés en colonies, ont généralement l'axe principal très allongé; dans les formes coloniales, les

Polypes individuels sont très souvent sessiles, mais la colonie elle-même s'élève dans le liquide.

L'hétéropolarité de l'axe principal résulte de la différence des conditions; l'extrémité inférieure est fixée au sol et agit uniquement par sa résistance mécanique aux causes d'entraînement; l'extrémité libre au contraire, doit accomplir les fonctions éminemment actives et animales de la préhension des aliments, comprenant de la sensibilité, des mouvements appropriés et rapides. Les axes transverses sont tous égaux, leurs rapports avec le milieu étant identiques partout; de là la forme en colonne cylindrique. Les considérations de ce genre contiennent certainement beaucoup de vrai, mais leur importance a quelquefois été exagérée; elles ne sont pas seules déterminantes et la structure ou la forme des organismes ne s'expliquent pas par des causes mécaniques aussi simples.

La structure polypaire est-elle nécessairement connexe avec la fixation? On peut concevoir la larve planula percevant une bouche et poussant des tentacules tout en demeurant libre, réalisant donc l'hétéropolarité. C'est ce que fait la larve libre actinula de *Tubularia* et ce qui se produit également dans l'ontogénie de beaucoup de Méduses Trachylides. Comme différence avec le Polype il y aurait tout au plus un moindre développement de l'axe principal; cet allongement seul resterait comme caractère de fixation. Les principaux caractères polypaires seraient donc antérieurs à la fixation. Cette opinion peut se soutenir et même elle expliquerait facilement la fréquence de la fixation chez les Cœlentérés; précisément par la préexistence de ces caractères, développés dans un autre but, mais si conformes pour la vie fixée, celle-ci, réalisée de temps en temps et par hasard, devait alors se maintenir et rapidement prospérer. Cela n'implique pas nécessairement que les cas de formation de structure polypaire avant la fixation, actuellement connus, soient primitifs; par exemple, la phase actinula des Tubulaires est considérée par les uns comme le représentant ontogénique d'un stade pré-polypaire important, d'où sont dérivés à la fois Polypes et Méduses; pour d'autres, c'est une simple modification cénogénique. Nous rencontrerons plus loin cette question (§§ 12 et 16).

Dans un cylindre, il y a une infinité d'axes transverses tous égaux; les tentacules des Polypes déterminent un certain nombre d'axes transverses. Il est douteux que *Protohydra* sans tentacules (anème), puisse être considéré comme un représentant réel de la période gas-

tréenne pré-tentaculaire (voir tableau de la classification, p. 232). Les cas de un (*Monobrachium*) ou deux (*Lar*) tentacules sont certainement des modifications secondaires, les relations zoologiques de ces formes et de leurs méduses étant avec les formes normales. Le nombre normal primitif était de quatre tentacules disposés en croix (stauraxonie, HAECKEL); les nombres plus élevés sont des formes secondaires, comme le montre la complication du reste de leur structure. Il y a ici un principe des plus importants. Chez les Animaux à structure métamère (Annelés, etc.) le nombre des parties est considérable chez les formes inférieures et l'évolution réduit et fixe le nombre, rend les parties dissimilaires et les groupe en régions (Insectes). Dans la symétrie radiaire, c'est l'inverse; les Astéries à bras nombreux (*Labidiaster*) sont secondaires

On peut trouver à la fixation l'avantage de supprimer les inconvénients et les dangers de la vie libre : destruction par entraînement dans des régions trop chaudes ou trop froides, de l'eau de mer dans l'eau douce ou inversement, moins de fatigue, moins de chances de rencontrer des ennemis. Par contre, la rencontre du support approprié est une question de chance et tout insuccès est mortel; toutes les larves des Polypes entraînées en pleine mer, sont condamnées à périr. Les avantages doivent surpasser les inconvénients, la balance doit être favorable, puisque la fixation a été réalisée et même s'est généralisée chez les Cœlentérés. Les inconvénients ont été palliés; condamnés par leur immobilité à une tactique purement défensive, les organismes fixés ont développé des moyens variés de protection, faculté urticante, sécrétion d'enveloppes cornées ou calcaires, spicules farcissant la peau. Néanmoins, si l'organisme qui a réussi se bornait, arrivé à l'âge adulte, à se libérer et redevenir flottant, ou bien si après une seule période d'activité sexuelle il se fanait et mourait, il n'y aurait pas un avantage suffisant à la fixation, si difficile à réaliser. Il y aura donc une tendance à répéter l'opération sexuelle, l'organisme deviendra pérenne, à longue durée d'existence (Actinie de DALYELL, morte après soixante-six ans de captivité); il semble que cette longue durée de vie soit une règle pour les formes fixées; des cas de vie de quelques heures (des Méduses, des Insectes) sont incompatibles avec le Polype.

Cette longévité est en somme une utilisation au maximum de la chance de fixation, en occupant la place aussi longtemps que possible. Il y a encore un autre mode d'utilisation, c'est d'envahir la

surface voisine et c'est à cela que sert principalement la génération agame, bourgeonnement ou scissiparité. Les œufs et les larves mobiles sont pour la dissémination de l'espèce au loin; de même les bourgeons se libérant à un stade peu avancé de formation d'organes; les courants les entraînent. Quand le bourgeon a acquis un certain degré d'organisation avant de se détacher du parent, le risque d'entraînement est moindre et ce risque est nul si le bourgeon ne se détache pas. On comprend maintenant la fréquence des colonies polypaires; la structure du polype n'y fait rien, sauf l'infériorité de son organisation qui permet la génération agame; la relation est plutôt avec la fixation. Au lieu d'un envahissement de la région voisine, il peut aussi y avoir pullulation sur place, la colonie s'élevant dans l'eau et se ramifiant, fixée au support simplement par une tige (port arborescent).

12. — *Polypes hydriques flottants.*

La fixation peut se faire par simple adhérence de la partie basilaire ou pied, au support, comme une ventouse (*Hydra*, les Actinies); la connection avec le support n'est pas d'une constance absolue et l'animal conserve la faculté de se déplacer; ARISTOTE connaissait le déplacement des Actinies et TREMBLEY a observé la marche de l'Hydre d'eau douce.

Dans un fond vaseux ou sableux, la mobilité des éléments interdit toute fixation par soudure ou par adhérence superficielle; une faune polypaire spéciale occupe ces fonds: les formes pivotantes, fichées dans la masse meuble à une profondeur suffisante pour résister aux courants. L'enfoncement peut aller jusqu'à une vie tubicole.

Le troisième mode de fixation est la soudure intime au support, amenant la permanence de l'emplacement une fois occupé.

Dans quelques cas, le Polype ne se fixe pas du tout ou seulement d'une façon temporaire et pendant une partie plus ou moins grande de son existence il mène une vie flottante.

On a décrit récemment (VAN BREEMEN, *Plankton van Noordzee en Zuyderzee*, thèse Amsterdam, 1905) comme *Campanularia pelagica*, de petites colonies composées de quelques polypes. BROWNE a fait remarquer (communication orale au professeur GILSON, de Louvain) qu'un examen attentif à la loupe permet de découvrir dans la base de la tige, un petit corps étranger, généralement un grain de sable;

une larve planula se serait fixée à un grain; à mesure que cette larve se développe en une colonie, le grain de sable n'est plus une masse suffisante pour l'ancrage. — En réfléchissant, il est probable que de nombreuses larves planula les plus diverses doivent s'attacher ainsi à des grains de sable; mais toutes sont condamnées à périr, car le déplacement du grain, les frottements et les heurts contre les autres grains, auront promptement raison d'un organisme aussi délicat. L'organisme de VAN BREEMEN peut se soustraire à cette fin par la flottaison, sans qu'on sache pourquoi il flotte; il forme une proportion assez notable du plancton de la mer du Nord, à certaines époques de l'année.

On connaît depuis longtemps un Gymnoblaste flottant *Nemopsis*; c'est un polype unique, avec deux verticilles de tentacules; des méduses se forment dans l'espace séparant ces deux verticilles; l'extrémité aborale a d'abord été décrite comme ouverte, ce qui serait le résultat du détachement du polype d'avec sa tige. HARTLAUB a décrit deux autres espèces et donné des détails (Zool. Centralblatt, 1903, vol. X, p. 27). Les *Nemopsis* seraient des Polypes bourgeonnés sur *Tiarella singularis*, Polype individuel ne formant pas de colonies, avec trois verticilles de tentacules, entre lesquels se forment des méduses; sous le dernier verticille, se forment des bourgeons qui se détachent et produisent les *Nemopsis*; l'extrémité aborale n'est pas ouverte, mais porte un bouton par lequel le bourgeon était attaché. Il y a parfois trois verticilles, toujours un en situation fortement aborale et à tentacules pleins; dans une espèce au moins, ces tentacules fonctionnent comme des rames.

L'organisme le plus curieux est *Pelagohydra* de DENDY. La plus grande partie du polype, la partie aborale, est fortement renflée, comme un ballon, avec nombreux tentacules pleins, épars sur toute la surface, et des blastostyles avec bourgeons de méduses. La moitié orale du cylindre est restée mince et porte encore des tentacules, probablement deux verticilles. Les deux moitiés sont creuses et séparées par une cloison horizontale, c'est-à-dire transversale. La cavité aborale renflée contient un grand nombre de cloisons assez irrégulièrement disposées en rayons; c'est, en somme, une série de canaux tapissés d'endoderme, communiquant avec la partie orale non renflée, par des pores traversant la cloison horizontale.

Les deux groupes des Trachylides (Tracho- et Narcoméduses) sont souvent représentés comme dépourvus de stade polypaire, l'œuf

donnant directement la méduse (par exemple, dans les traités de DELAGE et de RAY LANKESTER). Cette absence de stade polypaire serait en rapport avec l'habitat pélagique ; en effet, un stade larvaire fixé nécessiterait pour l'œuf un voyage vertical pour trouver le fond, ou latéral pour trouver le bord, et se fixer ; puis le même voyage en sens inverse pour revenir en pleine mer. L'argument est à prendre en considération, mais pas comme ayant une portée absolue ; car les Cérianthes, habitant des profondeurs souvent considérables, ont leurs larves libres arachnactis faisant partie du plancton superficiel. En réalité, il y a un stade hydraire, parfaitement normal et fixé chez *Gonionema*, flottant chez *Liriope*, fixé mais épizoïque chez *Cunina*, et devenant, dans ce même genre, un vrai parasite. La flottaison, l'épizoïe et son terme extrême le parasitisme, ont amené des modifications adaptives spéciales qui ont obscurci le tableau ontogénique ; mais il ne faut pas une bien grande perspicacité morphologique pour s'y retrouver.

Le polype de *Gonionema*, étant fixé, ne devrait pas nous arrêter ici ; mais un travail de PERKINS (1902) mentionne quelques faits intéressants. PERKINS a suivi l'évolution de nouveaux polypes aux dépens de bourgeons ; mais ces bourgeons se détachent avec une structure absolument planulaire, comme s'ils provenaient d'un œuf, et le reste de leur évolution est tout à fait celle d'un oozooïte. Parmi les nombreuses larves examinées, l'une au stade polype avait la cavité endodermique divisée en deux parties à peu près égales, par une cloison endodermique horizontale ; une autre, au stade polype à quatre tentacules, présentait une tige endodermique saillante du fond, dans la cavité archentérique. PERKINS considère les deux cas comme des anomalies, et le premier comme indiquant peut-être une division débutante de la larve.

L'ontogénie de l'oozooïte d'une autre Trachoméduse, *Liriope*, a été étudiée par BROOKS (1886). La planula se transforme en une sphère recouverte d'épithélium ectodermique et composée principalement d'une masse pleine, de mésoglée ; située très excentriquement, il y a une petite cavité délimitée par un épithélium. FRITZ MÜLLER et HÆCKEL ont pris cette cavité pour un nodule médusaire, l'invagination ectodermique, qui, dans les bourgeons sur les blastostyles, donne la sous-ombrelle ; c'est, en réalité, l'endoderme avec la cavité archentérique, et la structure est celle d'une planula creuse, avec hypertrophie précoce et unilatérale de la mésoglée. Plus tard, l'endo-

derme se met en un point en contact avec l'ectoderme, la bouche se perce et quatre tentacules pleins apparaissent, à quelque distance de la bouche; le stade est alors un polype stauraxone, avec axe principal court et hypertrophie de la mésoglée aborale. L'espace entre les tentacules et la bouche (hypostome) se déprime et va constituer la sous-ombrelle; les premiers tentacules pleins ne sont pas situés sur le bord de l'ombrelle, mais à une certaine hauteur sur l'exombrelle et ils finissent par disparaître.

Dans le même travail de BROOKS, il y a aussi l'ontogénie d'une Narcoméduse *Cunina (Cunocantha) octonaria*. Les plus jeunes larves nagent encore par leur revêtement ciliaire et pourtant ont une bouche et deux tentacules et sont donc déjà au stade polype; les deux tentacules sont en position fortement aborale; la larve se fixe par la bouche au bord du velum d'une autre Méduse, *Turritopsis* (cas d'épizooie). Le stade suivant a quatre tentacules aboraux et la larve a changé son emplacement et son mode de fixation : elle occupe l'intérieur de la cavité sous-ombrellaire, attachée par l'extrémité de ses quatre tentacules, réfléchis aboralement et sa partie orale, énormément hypertrophiée, s'insinue par la bouche de la Méduse dans le manubrium (parasitisme).

Dans le genre gymnoblaste *Tubularia*, la planula au lieu de se fixer et de donner le polype, forme d'abord une « actinula » avec bouche, axe court et une couronne aborale de tentacules pleins. Certains naturalistes ont attaché une grande importance à cette phase actinula; ce serait un stade phylogénique primitif, d'où seraient dérivés, les Polypes par fixation, les Méduses par adaptation plus spéciale à la vie flottante. Mais on peut aussi tout simplement la considérer comme une Hydre temporairement flottante, un cas plus ou moins analogue à *Nemopsis*, *Pelagohydra* et *Liriope*. Le cercle de tentacules de l'actinula devient le deuxième verticille ou le verticille aboral du Polype fixé. La structure interne ne semble pas avoir fixé l'attention.

Dans le tableau suivant sont indiqués les caractères des Polypes flottants. Ce tableau donne uniquement des faits, sans aucune interprétation; mais du rapprochement des faits, on doit pouvoir dégager les caractères adaptifs de la flottaison.

Caractères des polypes flottants.

GENRES.	FORMATION COLONIAIRE.	TENTACULES.			ARCHENTERON.	AUTRES PARTICULARITÉS.
		STRUCTURE.	VERTICILLES.	SITUATION.		
<i>Nemopsis (Tiarella)</i> .	Pas.	Pleins.	2-3	Aborale	?	Bouton aboral, tentacules rameurs.
<i>Pelagohydra</i>	Pas.	Pleins.	3	Aborale.	Cloison horizontale, canaux.	Flotteur aboral.
<i>Actimula (Tubularia)</i> .	Individus distincts sur réseau stolons.	Pleins.	2 (polype).	Aborale.	?	.
<i>Gonionema</i>	Pas.	Pleins.	Au quart hauteur de la bouche.	Cloison ? Tige ?	Polype fixé.
<i>Liriope</i>	Pas.	Pleins.	Primaires caducs.	Sur exombrelle.	Rien.	Hypertrophie mesogléa.
<i>Culina</i>	Bourgeon aboral prolifère.	Pleins.	Aborale.	Hypertrophie manubrium.

Dans les genres *Gonionema* et *Cunina*, le stade polype n'est pas flottant, mais ces genres appartiennent au groupe des Trachylides, où la phase polype est généralement flottante ou épizooïque; ils ne sont donc pas déplacés et même peuvent être utiles dans le tableau. Pour *Cunina*, il y a lieu de tenir compte des adaptations spéciales à la vie parasitaire, qui sont ici, comme ailleurs, fortement modificatrices; le stolon prolifère aboral et l'hypertrophie du manubrium sont clairement de ces modifications.

Le premier fait qui ressort de l'examen du tableau, c'est que les Polypes flottants sont des individus isolés. L'interprétation de BROWNE pour *Campanularia pelagica* comme n'étant probablement pas une espèce distincte, mais devant être rangée sous une autre forme normalement fixée, en fait un cas exceptionnel non à prendre en considération ici. Il n'y a de colonies que chez *Tubularia* après la fixation et ces colonies sont encroûtantes, des individus bien distincts sur un réseau stolonaire. Il faut cependant remarquer que cette dernière particularité n'est pas spéciale et que beaucoup d'autres Polypes la possèdent, chez lesquels il n'est nullement question de flottaison à n'importe quel stade (sauf celui de méduse).

Une restriction analogue s'impose pour la structure des tentacules; le tableau porte partout « pleins », mais cette structure n'est pas exclusive; beaucoup d'autres Cœlentérés la présentent aussi.

Nous avons plus de certitude pour les particularités structurales de *Pelagohydra*; le renflement aboral est clairement un flotteur et c'est ainsi que le nomme DENDY. Alors les particularités de ce flotteur, la présence d'une cloison horizontale, la subdivision de la cavité en canaux peuvent être considérés de même, malgré notre ignorance du détail de leur utilité et de leur mode de fonctionnement. La multiplicité des verticilles, la situation fortement aborale de l'un d'eux, semblent également des caractères de flottaison; ces tentacules agissent comme les piquants de beaucoup de formes flottantes pour augmenter le frottement et retarder la chute, ou comme organes propulseurs actifs, comme le fait a été constaté par HARTLAUB. Une conséquence est la formation des bourgeons médusaires dans la région entre deux verticilles (*Nemopsis*, polype fixé de *Tubularia*) ou tout au moins entre les tentacules épars (*Pelagohydra*), ces tentacules du flotteur pouvant être considérés comme une troisième verticille, le plus aboral, multiplié et diffus.

Il est assez difficile de décider quelle importance il faut accorder

aux particularités signalées par PERKINS chez *Gonionema* ; il semble qu'elles sont, non générales, mais exceptionnelles ; c'est-à-dire que tous les bourgeons planulaires ne les présenteraient pas. Pourtant, ces anomalies sont curieuses, car elles sont une manifestation fort abrégée des particularités de *Pelagohydra* et de *Tubularia* fixée ; en outre, elles se rencontrent chez une forme, considérée comme tout-à-fait à la base du groupe des Trachylides, où la liberté du polype est devenue la règle. Ces « anomalies » sont donc, de par leur nature et leur emplacement zoologique, plutôt à interpréter comme indiquant une certaine affinité avec les formes à stade polypaire libre, dans le groupe des Gymnoblastes.

A côté de toutes ses ressemblances, les Polypes flottants montrent aussi des différences ; alors que *Nemopsis* ne présente rien de bien particulier, le flotteur de *Pelagohydra* et la mésoglée aborale hypertrophiée de *Liriope* sont chacune une chose différente. La flottaison s'est produite par des méthodes diverses, dans des groupes distincts ; elle serait polyphylétique.

Pour le cloisonnement de la cavité archentérique, comme pour plusieurs autres caractères, nous aurions dû faire la restriction que cette structure se retrouve chez des Polypes fixés. En fait comme forme réellement libre, il n'y a que *Pelagohydra* qui la présente ; *Gonionema* est fixée et *Tubularia* n'a des canaux que dans le stade fixé, en tout cas, ils n'ont pas été signalés chez l'actinula. *Corymorpha* est un Polype jamais flottant qui a la structure de *Tubularia*, avec cloison horizontale épaissie et canaux. *Branchiocerianthus* a la cloison horizontale seule. *Myriothela* n'a ni cloisons ni canaux, mais dans une espèce, *M. austro-georgia*, les plis longitudinaux endodermiques, caractéristiques des Gymnoblastes, sont extraordinairement développés et saillants ; ce genre a encore une autre particularité ; il a un stade dit actinula par ALLMAN, mais qui est en réalité un Polype libre avec des tentacules épars sur la portion aborale, tentacules transitoires.

Or, toutes ces formes présentent une série d'autres particularités ; ce sont toutes des Polypes isolés, à deux verticilles de tentacules (les filaments capteurs des œufs de *Myriothela*, les « claspers » peuvent être considérés comme un deuxième verticille) ; toutes ont également les bourgeons médusaires ou les blastostyles entre les deux verticilles ; et toutes présentent des anomalies dans leur mode de fixation. Chez *Corymorpha*, la partie aborale porte le long

des canaux des papilles allongées; chez *Myriothela* de l'Antarctique, citée ci-dessus, ces papilles sont de véritables tentacules avec une ventouse terminale (JÄDERSHOLM, Zool. ZENTRALBLATT, 1908, p. 796). Déjà DENDY et HARTLAUB faisaient le rapprochement entre *Pelagohydra* et *Corymorpha* pour ces appendices aboraux et le cas de *Myriothela* est plus net encore. HARTLAUB dit que *Corymorpha*, par la modification de son appareil fixateur spécial en appareil flotteur, a constitué le point de départ de *Pelagohydra*.

Quelque plausible que semble au premier aspect cette conclusion, à la réflexion il surgit des difficultés. L'évolution indiquée va de ces formes fixées, vers les formes libres; mais dans l'exposé ci-dessus, nous avons considéré les particularités structurales comme des adaptations à la vie flottante, des modifications de la structure normale, amenées par la flottaison. On les comprend se développant par exemple chez *Pelagohydra*, sous l'influence de la vie pélagique; on ne les comprend pas, se produisant spontanément, comme une variation quelconque chez un Polype quelconque, qui aurait donné une *Corymorpha*. Cependant, dans l'ignorance profonde où nous sommes, des causes de variation dans les organismes, l'apparition d'un caractère comme le cloisonnement de l'archenteron n'est pas impossible. Mais cette variation n'est pas la seule; il y en a toute une série d'autres, connexes: l'individualité, la multiplicité des verticilles, la localisation des méduses entre les verticilles. Or, ce complexe de variations, c'est-à-dire la connexité de ces variations, se comprend également comme un effet de la vie libre; tandis que leur concordance chez un Polype fixé ne pourrait être que fortuite, hypothèse inadmissible.

Sous l'influence de la lutte pour l'existence, tous les Animaux tendent à envahir des milieux différents; il n'y a pas seulement des Mammifères terrestres, mais aussi des Mammifères aquatiques, des fousseurs, des aériens. La vie normale du Polype est la vie fixée; il se peut que tous aient occasionnellement eu à flotter comme la *Companularia pelagica* de VAN BREEMEN, mais quelques-uns seulement ont réussi (*Nemopsis*) sans que nous puissions dire pourquoi. Ils se seraient infailliblement modifiés structurellement par adaptation à ce nouveau genre de vie (*Pelagohydra*). Mais appliquons maintenant à ces Polypes normalement libres, la même tendance à envahir le milieu fixé, le fond, changement qui n'a rien d'improbable ni d'impossible. Il y aura de nouveau adaptation à la vie fixée,

par exemple, allongement de l'axe principal, mais le point de départ est un organisme avec certaines structures de flottaison, qui seront conservées par hérédité, pour autant qu'elles ne sont pas incompatibles avec le nouveau genre de vie, ou qui seront modifiées plus ou moins pour être utilisées aux nouveaux besoins. C'est ainsi que les tentacules aboraux flotteurs ou rameurs deviennent les organes fixateurs, les organes reproducteurs conservent leur situation interverticillaire, l'archenteron est encore cloisonné mais au lieu de larges cavités, l'épaississement de l'endoderme ne laisse plus que des canaux relativement étroits et la structure sert plutôt à donner plus de rigidité au polype. Quant aux divers stades, l'actinula libre de *Tubularia* et de *Myriothela* est évidemment le rappel du stade polypaire libre. Celui-ci a été précédé d'un stade polypaire normal, fixé, mais ce stade semble avoir disparu de toutes les ontogénies; cette première phase de fixation préactinulaire n'a nulle part été conservée; cela se comprend aisément comme une abréviation car le rappel ontogénique de ce stade reviendrait à soumettre l'organisme, deux fois à tous les hasards de la fixation. Tout ce groupe de polypes se comprend donc, pour les anomalies de structure et les singularités de l'ontogénie, comme des polypes libres refixés.

Cette hypothèse permet également de jeter quelque jour sur certains détails de la structure des Trachylides, notamment la situation non marginale des tentacules chez les Narcoméduses, leur situation plus aborale sur l'exombrelle. L'actinula de *Myriothela* développe des tentacules flotteurs non permanents; chez *Liriope*, les quatre premiers tentacules ne sont pas permanents non plus, mais ne disparaissent qu'assez tard, quand la méduse est déjà bien développée et a formé d'autres tentacules; chez les Narcoméduses, les tentacules primitifs semblent permanents. Les tentacules transitoires actinulaires de *Myriothela* ne sont pas strictement aboraux, ils sont répandus sur tout le corps, mais ils contrastent avec les tentacules définitifs beaucoup plus petits et, à leur apparition, limités à la région purement orale. Ceux de *Liriope* sont donnés comme oraux, mais la modification spéciale de *Liriope*, l'hypertrophie de la mésoglée aborale, la situation tout à fait excentrique de l'endoderme ont aussi comme conséquence l'impossibilité d'une autre situation de ces tentacules, car sans cela ils ne sauraient former leur âme endodermique; mais aussitôt que celle-ci est formée, ces tentacules émigrent, quittent le bord marginal et s'élèvent sur l'exombrelle. C'est à peine une

hypothèse et plutôt une simple transcription des faits, que de considérer les tentacules aboraux des polypes flottants comme une néo-formation, devenant caducs quand ils ne sont plus nécessaires (par fixation chez *Myriothela*, par développement de la structure médusaire mieux adaptée à la flottaison chez *Liriope*) et finissant, par abréviation cénogénique, par être conservés et par constituer les tentacules permanents des Narcoméduses, en situation aborale.

IV

FORME MÉDUSE.

13. — *Adaptations planctoniques.*

Par rapport au polype, la méduse est caractérisée par les modifications suivantes : hypertrophie considérable de la mésoglée aborale ; forme ombrellaire à concavité inférieure ; développement de la musculature, des centres nerveux et des organes sensoriels. La méduse est libre.

Quelques-unes de ces particularités ont depuis longtemps été considérées comme connexes. C'est un fait bien connu que la régression des formes libres par la fixation ; il y a alors perte des organes moteurs devenus inutiles : les muscles et les organes sensoriels. Réciproquement, quand un organisme fixé devient libre, il est naturel de voir les phénomènes inverses, l'acquisition des organes nécessaires pour mener une vie indépendante. La musculature et les organes des sens sont la marque de la faculté de locomotion autonome.

Cette faculté de locomotion autonome est encore assez peu développée chez les méduses ; elles peuvent se diriger quelque peu à volonté, mais non se soustraire complètement à l'influence des courants ; elles flottent plus qu'elles ne nagent ; ce sont des organismes principalement planctoniques. A côté d'adaptations à la natation, il y aura donc des adaptations pour la flottaison passive.

La nature des adaptations planctoniques est bien connue par les modifications similaires dans les groupes zoologiquement les plus disparates et n'ayant de commun que l'habitat planctonique. Il y a

toujours augmentation de taille, par la production de substances, pas plus légères que l'eau, mais pourtant de densité plus faible que le corps proprement dit et les viscères (capsule ou « Haus » des Appendiculaires, vacuolisation du protoplasme chez les Radiolaires et les Foraminifères); l'augmentation de la surface de frottement contre l'eau retarde la chute. Les longs piquants des Diatomées flottantes ont la même action. Les vacuoles des Radiolaires absorbent de l'eau pure, l'enveloppe protoplasmique étant semi-perméable; d'où réduction de la densité. Chez la méduse, toute l'ombrelle est pour ainsi dire surajoutée au corps du polype; les tentacules marginaux doivent agir comme les piquants des Diatomées ou des Foraminifères pélagiques; mais la mésoglée, souvent dure et dense, dépourvue de vacuolisation, ne semble agir que pour augmenter le poids.

Elle agit surtout par sa forme en ombrelle. Un courant descendant rencontre la face supérieure convexe de l'ombrelle, un courant ascendant la face inférieure concave. A égalité de courants descendants et ascendants, la méduse sera relevée, car l'impact sur la face concave a plus d'effet que celui sur la face convexe (comparez avec les cupules de l'anémomètre). Généralement, dans des aquariums ou dans des bocalx, les méduses meurent au bout de quelques jours; à cause de la tranquillité de l'eau, les animaux ne peuvent se maintenir flottants que par natation et s'éteignent en contractions musculaires; un agitateur vertical prolonge leur vie de plusieurs semaines (laboratoire de Plymouth).

Le pouvoir de natation varie chez les divers genres de méduses. En général, une grande capacité de la cavité sous-ombrellaire indique une natation plus énergique; les Cuboméduses ont tout spécialement été signalées pour leur vigueur et leur rapidité. Il en est de même pour le développement du velum. Les Cuboméduses sont des Acraspèdes (sans velum), mais leur genre de vie a développé un organe analogue, le velarium. Le velum, tendu sur le bord ombrellaire, obturant une partie de l'orifice et remplaçant la surface concave par une surface plane, est un dispositif contre-indiqué par la flottaison passive; c'est par ses muscles, un organe actif. Par ses contractions, il contribue à augmenter la force vive de l'eau expulsée; fonctionnant comme diaphragme, il permet probablement une certaine orientation du mouvement, ce qui expliquerait les organes des sens vélaire, statocystes ou organes d'équilibration et non pas organes auditifs. Plusieurs Craspédotes abyssales sont remarquables par le développe-

ment de la musculature et du velum (CHALLENGER REPORT, planches); dans les grands fonds, les courants de convection thermique doivent faire défaut et la méduse doit nager davantage.

Par rapport au polype, le rôle de la méduse est clair : elle est le stade adulte, sexué; et sa mobilité a pour but la dissémination de espèce. Cette utilité pour la dissémination est pourtant insuffisante pour donner une raison tout à fait convaincante de la médusation; car chez beaucoup de formes fixées, par exemple tous les Anthozoaires, il n'y a pas de méduses et la dissémination est assurée par les larves planula libres et mobiles. WEISMANN invoque l'influence des ennemis des formes sessiles, auxquels les polypes ont essayé de se soustraire par la mobilité des individus sexués; telle peut avoir été une des conséquences de la mobilité, ce qui l'a fait se répandre et se généraliser chez les Hydromédusaires; mais cette utilisation subséquente ne peut être la cause de la modification primitive. Il faut chercher une autre fonction, qui explique même un rudiment d'ombrelle comme efficace. L'hypothèse suivante réalise ces conditions : les produits sexuels en masses plus ou moins épaisses ont besoin lors de la maturation, d'une nutrition renforcée et aussi d'une respiration augmentée dans la même proportion; l'étalement de la partie proximale du polype en un disque pulsatile, serait un organe pour assurer le renouvellement de l'eau.

14. — *Rapports avec les Polypes.*

Il peut y avoir les trois cas suivants : polype seul — méduse seule — polype, puis méduse.

Un exemple du premier cas est *Hydra* et quelques genres voisins; — aussi tous les Octocorallaires et les Hexactiniaires. Comme méduse seule, il y a les Trachylides, mais avec les restrictions mentionnées antérieurement (§ 12); parmi les Scyphoméduses : *Pelagia*. Le grand groupe des Hydromédusaires doit son nom à la coexistence de la forme polype et de la forme méduse, comme stades successifs dans l'ontogénie.

Dans ce groupe, les rapports de la méduse avec le polype sont très variables. — Tantôt le polype lui-même se modifie, se libère et devient la méduse; tantôt au contraire la méduse résulte du développement de bourgeons spéciaux. — L'emplacement de ces bourgeons peut varier. Ils sont parfois sur le corps d'un polype, sur la partie cylindrique sous-tentaculaire ou entre les verticilles. D'autres fois,

ils sont isolés sur l'hydrorhize coloniale. Le plus généralement, ils sont groupés sur des tiges, les blastostyles, que l'on peut considérer comme des polypes modifiés, spécialisés pour la maturation des bourgeons et ayant perdu leurs tentacules et l'orifice buccal. — En considérant aussi les bourgeons médusaires comme des polypes, atteints précocement par la modification médusaire, on unifie tous les cas et il n'y a plus lieu de faire des distinctions trop subtiles entre métamorphose et génération alternante : la méduse est toujours un polype modifié (§ 4).

L'interprétation phylogénique de ces stades ontogéniques paraît simple. Le groupe des polypes a évolué en méduses ; quelques représentants du groupe initial ont pu se maintenir, *Hydra* et ses congénères constituent dans la faune actuelle un rappel du stade prémédusaire. Les méduses seules ne présentent pas plus de difficulté : il y a eu perte du stade polypaire fixé, d'ordinaire par adaptation à la vie pélagique.

Mais un autre phénomène vient compliquer ce tableau : de même que le polype, normalement fixé, peut devenir flottant, de même la méduse, normalement libre, peut rester fixée. Pour s'adapter à son nouveau genre de vie, le polype généralement complique sa structure ; mais la fixation de la méduse est un changement inverse et l'animal y perd toutes les structures de la vie libre, les longs tentacules marginaux, les organes des sens, même l'ombrelle. Ce fait de rester attaché a toujours été considéré comme une modification secondaire, retard dans le détachement ou maturation sexuelle précoce (pédogénèse). WEISMANN, qui a invoqué pour la libération de la méduse, l'avantage de soustraire les individus sexués aux ennemis des colonies fixées, voit dans la sessilité de la méduse le moyen de se soustraire maintenant aux ennemis de la forme libre, par la maturation précoce, rendant inutile la phase libre.

Cette régression a des degrés. Parfois la méduse se forme avec tous ces organes, même elle exécute les mouvements de contraction rythmique comme si elle tentait de nager, mais elle reste fixée ; elle mûrit ses produits sexuels et les expulse sans quitter le polype, sans se libérer. Ici le fait curieux n'est pas tant la fixité que la conservation complète, anatomique et fonctionnelle, de tous les organes locomoteurs. Assez souvent, ces ombrelles encore contractiles sont citées comme exemple d'organe inutile ; on doit toujours être très réservé pour de telles appréciations, nos connaissances des mœurs des ani-

maux étant fort incomplètes ; l'utilité comme organe produisant un courant d'eau respiratoire peut persister.

Toutefois, cette conservation complète est l'exception ; généralement, il y a une régression plus ou moins accentuée. Et ici se pose une question intéressante : dans quel ordre les organes sont-ils affectés par la régression ? L'attention des savants ne semble pas avoir porté spécialement sur ce point, du moins pour les Méduses ; mais la question a été considérée pour les Vertébrés. « Nous devons croire que dans l'évolution dégénérative, les caractères qui disparaissent le plus facilement sont ceux le plus récemment acquis, et ceux qui tendent à persister le plus longtemps, les plus anciens et les plus profondément entrés dans la constitution de la créature. » (GRAHAM KERR, 1905). Chez les Méduses fixées, les tentacules semblent disparaître d'abord, puis les organes des sens, enfin l'ombrelle.

La disparition de ces organes est une conséquence de leur inutilité dans le nouveau mode de vie adopté ; mais si quelques uns de ces organes peuvent se rendre utiles à un autre point de vue, ils pourront être conservés et même se développer. Les canaux radiaires de l'ombrelle peuvent conserver une utilité dans la nutrition des glandes sexuelles, et ils sont souvent maintenus. Quand ils ont disparu, ou même concurremment avec eux, il peut se produire un système de canaux nutritifs (spadice ramifié en réseau chez *Cordylophora* et beaucoup de Siphonophores), preuve de l'importance de la fonction ; comme l'ombrelle ne se forme plus, mais que ces canaux radiaires se forment encore, ces canaux apparaissent sous l'aspect de protubérances indépendantes, ce qui a amené EDM. PERRIER (§ 16) à les considérer comme des individus dactylozoïdes.

Jusqu'où peut aller cette régression ? C'est une question qu'on s'est posée aussitôt que le fait de la régression a été établi. Il est incontestable que cette régression peut aller très loin, la nature médusaire étant reconnaissable, moins par la structure du produit sexuellement mûr, que par des particularités dans le mode de formation ; le bourgeon médusaire, au lieu d'être un individu, semble ne plus être qu'un organe de polype. Pour plusieurs naturalistes, *Hydra*, elle-même, serait le terme extrême de cette régression, et, par conséquent, il n'y aurait pas réellement de groupe prémédusaire. On peut considérer cette opinion comme une exagération ; il n'y a absolument rien dans *Hydra* qui puisse donner, même un soupçon, d'un stade médusaire antérieur ; les glandes sexuelles sont des cellules intersti-

tielles de l'ectoderme, spécialisées en œufs ou en spermatozoïdes.

Nous avons vu que le Polype normalement fixé, puis devenu libre, peut revenir à la fixation, et nous avons expliqué quelques Polypes anormaux par ce retour à la vie fixée, avec maintien de quelques caractères adaptifs de flottaison. Nous venons de voir que les Méduses normalement libres peuvent rester fixées, et nous sommes en droit de demander si le parallèle ne peut pas être poursuivi, s'il n'y aurait également pas des Méduses fixées, retournées à la vie flottante? Pour l'interprétation éventuelle, il importe de se rappeler que, à l'inverse de ce qui a lieu chez les Polypes, le premier changement de la Méduse, la fixation, est une cause, non de perfectionnement, mais de régression et que, par conséquent, le point de départ pour une Méduse secondairement libre est un organisme simplifié et rudimentaire.

L. AGASSIZ a constaté, il y a longtemps, chez *Syncoryne mirabilis*, et GIARD (1898), chez *Campanularia calyculata*, que les méduses, ordinairement fixées, se libèrent dans certaines conditions, vers la fin de la période de reproduction pendant l'été, d'après GIARD, et elles sont alors connues comme *Agastra mira*, dépourvues de manubrium et de canal digestif. Les relations semblent ici absolument claires : il y a une Méduse fixée, assez fortement régressée ; elle revient occasionnellement à la vie flottante, naturellement avec sa structure simplifiée de Méduse fixée. Au lieu de cette interprétation, GIARD insiste sur le fait que les individus sexués sont tantôt fixes et tantôt mobiles, et il crée un terme nouveau : allogonie ; il considère aussi la Méduse, non comme régressive, mais comme « encore fort incomplète » ; ce serait donc un cas de médusation débutante, un pro-médusaire ; l'espèce, dit GIARD, fait la transition entre les Campanulaires ne possédant que des gonothèques et celles produisant des Méduses. GOETTE (1907) a trouvé chez les bourgeons, des tentacules, qui disparaissent plus tard, la méduse libre ou fixée en étant dépourvue ; pour ce détail, l'interprétation de régression semble inévitable. Mais l'auteur encore une fois admet le phénomène inverse : la méduse débutante. Pour invalider l'argument des tentacules, il remarque que ces tentacules ne disparaissent pas seulement chez les individus restant fixés, mais aussi chez les mobiles, preuve selon lui que cette disparition n'a aucun rapport avec la fixité ou la mobilité. Il insiste également sur le moindre développement et la disparition plus précoce de ces tentacules chez les mâles. J'avoue ne pas com-

prendre comment ces faits pourraient démontrer que dans cette espèce, il n'y a pas eu antérieurement de méduse parfaite et que la disparition des tentacules n'est pas un cas de dégression.

La plus grande anomalie parmi les Anthoméduses ou Gymnoblastes est le « sporosac libre » de *Dicoryne*. Les bourgeons, au lieu de méduses, deviennent un sac avec ectoderme et endoderme portant des produits sexuels, ayant à une extrémité deux longs appendices avec âme endodermique et nageant par un revêtement ciliaire général. On peut bien penser que les interprétations ont varié. — ALLMAN considère le corps du sporosac comme un manubrium, les appendices comme deux canaux radiaires, sans l'étalement ombrelle faisant palmature, ces canaux étant, en outre, dirigés aboralement, comme dans une cloche médusaire retroussée, ce qui est une attitude fréquente. — CHUN, au contraire, pense que la méduse a oblitéré sa cavité sous-ombrelle et s'est fermée en confluant avec le manubrium ; les appendices seraient les tentacules marginaux en situation et en direction normale. — DELAGE (p. 64), discutant ces interprétations, signale que la direction et la situation des appendices dans le bourgeon, avant la libération du sporosac, ne peuvent nullement s'accorder avec les vues de CHUN. « On pourrait plutôt admettre que le corps n'est formé que par un manubrium nu, que l'ombrelle n'existe pas et que les tentacules ont été reportés à la base du manubrium par la régression de l'ombrelle » — Après ce que nous avons dit du maintien possible des canaux chez les méduses régressées, l'interprétation de CHUN ne paraît guère heureuse ; celle de DELAGE est donnée plutôt comme une comparaison que comme une vraie conception morphologique, et ces auteurs, eux-mêmes, disent que bien plus probable semble l'ingénieuse conception de ALLMAN. Mais pour ALLMAN, la méduse est un polype à palmature intertentaculaire et il considère le sporosac de *Dicoryne* comme ayant développé deux de ces tentacules, mais pas encore la membrane intermédiaire ; ce serait donc un cas de méduse débutante. Pour nous, ce serait une méduse régressée par fixation, ayant perdu l'ombrelle, mais conservé deux canaux radiaires, qui s'est détachée à nouveau pour se remettre à flotter, utilisant naturellement sa structure du moment, les deux canaux devenant des appendices probablement natatoires à cause de leur ciliation ; la ciliation générale du sporosac est un caractère adaptif. Comme le remarque DELAGE, il serait important de connaître les détails du mode de formation et notamment de savoir s'il y

a une trace de nodule, car alors la régression serait certaine. GOETTE a étudié le développement, qui est extrêmement simple et ne montre ni invagination nodulaire, ni même une délamination de l'ectoderme en deux couches; pour lui, le sporosac n'est pas une méduse, mais un polype régressé devenu libre. Seulement, GOETTE n'a pu observer que les tout premiers stades et notamment ses sporosacs n'ont pas montré trace des deux tentacules. Les éléments d'appréciation sont donc insuffisants pour se faire une opinion définitive.

Les rapports entre polypes et méduses en général ont donné lieu à une autre interprétation encore: la forme primitive ancestrale aurait été flottante, quelque chose comme l'*Actinula*; d'abord, le développement a porté vers la constitution de la méduse et les genres où cette forme existe seule, rappellent le mieux les conditions primitives; la fixation occasionnelle de cette *Actinula* a amené l'intercalation secondaire d'une forme polype, par adaptation graduelle à cette vie fixée, de plus en plus prolongée (BROOKS, CLAUS).

15. — *Ontogénie de la Méduse hydraire.*

Chez les Trachylides, le phénomène de la médusation consiste essentiellement en un renflement de la région aborale, qui produirait une grande cavité archentérique comme chez *Pelagohydra*, s'il n'y avait en même temps deux autres modifications: l'hypertrophie de la mésoglée aborale et l'affaissement de la région hypostomaire. Sous l'influence combinée de ces trois actions, l'aspect extérieur devient celui d'une cloche; l'hypertrophie mésogléenne aborale détermine la convexité de l'exombrelle, l'affaissement hypostomaire produit la sous-ombrelle, le manubrium reste saillant au centre comme un battant. Pour l'organisation interne, l'hypertrophie mésogléenne aplatit la cavité archentérique en rapprochant la face supérieure de la face inférieure; en certains endroits, ce rapprochement est poussé jusqu'au contact, amenant la soudure ou la confluence des deux couches endodermiques, les espaces restés libres et ouverts constituant les canaux.

Chez *Millepora*, forme coloniale polymorphe (gastrozoïdes et dactylozoïdes) à polypier calcaire, la médusation est exactement la même. L'individu polype qui se transforme en méduse perd ses tentacules, raccourcit son axe principal et dilate sa partie basilaire en une ombrelle; il se forme ainsi une méduse extrêmement simple,

sans tentacules ni organes des sens, sans canaux radiaires, la dilatation archentérique restant une cavité aplatie mais continue. Quelques-uns seulement des individus de la colonie sont à un moment donné, ainsi transformés : exclusivement ceux dans lesquels ont immigré des cellules sexuelles, produites dans la masse commune (cœnenchyme) de la colonie. Cette immigration et la modification qu'elle semble provoquer peuvent se produire chez tous les individus de la colonie indifféremment, aussi bien chez les dactylozoïdes que chez les gastrozoïdes, tous deux donnant des méduses identiques.

Dans les cas énumérés, c'est le polype lui-même qui subit la transformation médusaire. Chez les Gymno- et les Calyptoblastes, ce ne sont pas les polypes eux-mêmes, mais les bourgeons et alors la médusation présente des caractères particuliers. L'ombrelle se forme, non par renflement de la partie basilaire, mais par une invagination de l'ectoderme apical ou distal du bourgeon, intercalant entre l'ectoderme et l'endoderme, une vésicule creuse et close, le nodule médusaire (Glockenkern, endocodon). Ce nodule avait été pris par P.-J. VAN BENEDEN pour l'œuf, c'est-à-dire une cellule unique dans laquelle il a cherché la « vésicule de PURKINJE » (le noyau), naturellement en vain, ce qui l'intrigue beaucoup. Le nodule forme la cavité sous-ombrelle.

Chez l'adulte, cette cavité sous-ombrelle est largement ouverte et communique librement avec le dehors; il en est de même à tous les stades ontogéniques de la transformation en méduse d'un vrai polype, comme chez les Trachylides et *Millepora*; mais dans l'évolution d'un bourgeon, le nodule médusaire étant fermé, la cavité sous-ombrelle ne communique pas avec le dehors et la bouche à l'extrémité du manubrium s'ouvre dans cette cavité close. MCCREADY (1859) a basé sur cette particularité une classification : Exostomata, à bouche toujours ouverte à l'extérieur, et Endostomata, les formes à nodule médusaire. Comme le nodule caractérise le bourgeon et que le bourgeon est caractéristique des Leptolides, cette classification correspond avec l'ancienne; il n'y a pas d'avance, seulement deux termes nouveaux, et la singularité d'utiliser, non des structures anatomiques, mais des procédés de formation des organes.

De ces deux procédés, lequel est le primitif, l'ancestral, dont l'autre sera une modification cénogénique? Une remarque bien simple orientera de suite les idées : les faits palingéniques, rappel de stades phylogéniques ayant réellement existé, doivent se rencontrer dans le

cas de l'oozoïte, dans le développement à partir de l'œuf; là dessus, il ne peut y avoir de doute, abstraction faite des altérations toujours possibles du document ontogénique. Mais il n'en est pas de même pour le développement par voie agame, par exemple par bourgeon; tous les premiers stades ne sont pas représentés, car au lieu d'une cellule unique se divisant en cellules semblables, lesquelles se différencient graduellement, le nouvel organisme débute par un grand nombre de cellules, déjà arrangées en tissus différents; pour l'évolution ultérieure, dans quelques cas, le bourgeon semble utilisable pour la phylogénie et c'est précisément l'intérêt que présente le travail de PERKINS sur l'évolution des bourgeons de *Gonionema* et un travail de BIGELOW (1900) sur *Cassiopea xamachana*; la cause est que le bourgeon a tout-à-fait la structure planulaire, ce qui le ramène pratiquement sur la même voie que l'oozoïte. Mais ces cas sont exceptionnels; il est bien connu aujourd'hui que les phénomènes structuraux de génération agame sont fort souvent dépourvus de toute signification morphologique; par exemple, même les rapports des organes avec les feuilletts primitifs peuvent être intervertis. Il en est de même des faits de régénération; voilà pourquoi, malgré leur intérêt physiologique souvent considérable, tout le labeur expérimental de l'«*Entwicklungsmechanik*» a donné peu de résultat au point de vue des conceptions morphologiques. Si donc il y a discordance entre les procédés d'évolution de l'oozoïte et du bourgeon, il y a immédiatement une forte présomption contre la nature primitive des procédés du produit agame, dans le cas actuel, contre le nodule médusaire comme procédé primitif de médusation.

La forme médusaire se comprend comme adaptation à la vie planctonique par la cupulation de la sous-ombrelle (§ 13) et à ce point de vue, la fermeture du nodule médusaire est un non-sens; l'impossibilité pour la bouche de communiquer directement avec l'extérieur, le caractère endostomate, est également une anomalie. Des considérations physiologiques viennent donc appuyer et confirmer la présomption dérivée des considérations générales. — Dans le polype adulte, le pôle apical est occupé par la bouche et la couronne tentaculaire; on ne voit pas comment, au milieu de ces organes essentiels et ainsi situés, il pourrait se former une invagination ectodermique. — Cela revient à dire qu'au point de vue physiologique (flottaison et préhension des aliments) et au point de vue anatomique, il y a incompatibi-

lité entre la structure polypaire et le nodule médusaire. Il n'y a donc pas eu de stade phylogénique avec nodule médusaire.

Nous avons considéré le bourgeon médusaire, non comme une méduse, mais comme un polype ⁽¹⁾, à médusation précoce, avant l'épanouissement des caractères polypaires (bouche et tentacules), lesquels ont ainsi disparu de l'ontogénie; c'est un raccourcissement ontogénique des plus faciles à comprendre. Le nodule médusaire apparaît aussi comme une abréviation par formation précoce de la sous ombrelle; l'invagination apicale donne le matériel pour l'ectoderme de la sous ombrelle et du manubrium, déjà arrangé par le fait même de l'invagination, en épithéliums. Il est même fort curieux que l'orifice d'invagination, tout naturellement désigné et placé pour constituer l'orifice de la sous-ombrelle, au lieu de se maintenir comme tel, se ferme pour se percer à nouveau; mais c'est là une anomalie qui est presque de règle dans les invaginations. — Ainsi, le bourgeonnement des méduses et le nodule médusaire sont tous deux des abréviations; la première de ces abréviations, en supprimant la bouche et les tentacules du polype, en maintenant libre la surface apicale, a permis à la seconde de se produire, et les deux abréviations sont devenues liées et connexes.

(1) Les bourgeons sexuels fixés, c'est-à-dire les méduses fortement régressées, après avoir évacué leurs produits, peuvent reprendre les caractères polypaires et continuer une existence d'hydrant normal: le cas a été signalé par ALLMAN chez *Cordylophora* et par L. AGASSIZ chez un Clavidé, *Rhizogeton*. Le fait est intéressant et semble facile à comprendre: le bourgeon est un polype avorté, et avorté sous l'influence des produits sexuels; ces produits perturbateurs écartés, le bourgeon poursuit son évolution normale et devient un polype. Mais les choses se compliquent quand on tient compte du fait que le bourgeon, malgré sa simplicité structurale, est une méduse atrophiée et non plus un polype. Aussi GOETTE cherche-t-il dans cette réapparition des caractères polypaires, un argument contre la nature de méduse régressée, généralement attribuée à ces bourgeons. Le raisonnement ne me semble nullement relevant; la méduse est régressée jusqu'à ne plus laisser qu'un simple bourgeon; au lieu de se faner, ce bourgeon reste bien vivant après la ponte et se développe; son histoire phylogénique antérieure avec un stade de méduse parfaite, peut-elle influencer en quoi que ce soit le développement secondaire de ce bourgeon, par exemple imposer des caractères médusaires déjà disparus ou empêcher des caractères polypaires de se manifester? Le cas est tout à fait analogue à celui du sporosac de *Dicoryne*; le point de départ est une méduse régressée, fixée, le rudiment restant fixé dans son développement secondaire et reprenant par conséquent ses caractères polypaires. La question a été examinée quelque peu en détail, car le raisonnement était typique pour le travail de GOETTE.

De cette connexité, devenue caractéristique pour ceux des Hydro-médusaires produisant des bourgeons médusaires, résulte pour le nodule une importance considérable dans une des questions les plus embrouillées. Nous avons vu que la méduse peut rester fixée, et subir une régression tellement considérable que l'individu méduse a l'apparence d'un simple organe du polype. Mais du moment qu'il y a dans l'évolution d'un pareil bourgeon, la moindre trace de nodule, la question est tranchée; car le nodule signifie une sous-ombrelle et un manubrium et dès lors, il faut bien admettre parmi les ancêtres, une méduse complète et la simplicité actuelle, comme le résultat d'une régression. — La caractéristique du développement des bourgeons est la précocité de la formation de l'ombrelle; le nodule médusaire est déjà bien développé quand le manubrium n'est pas encore indiqué (CHUN in BRONN, p. 247); la ténacité du nodule se comprend comme une conséquence de son apparition précoce; il est la première structure qui apparaît dans le bourgeon; en vertu du principe de GRAHAM KERR (§ 14), il sera donc le dernier à disparaître dans la modification régressive. — Toutefois, il faut se garder contre une exagération non seulement possible, mais qui a été commise : le nodule est toujours une invagination, mais toute invagination n'est pas nécessairement un nodule. La cavité pneumatique ou vessie natatoire de plusieurs groupes de Siphonophores se forme par une invagination; elle a été interprétée comme un nodule médusaire; mais cette interprétation entraîne tant de difficultés morphologiques, qu'elle en devient fort improbable; par exemple, l'invagination, au lieu d'être apicale ou orale, est aborale et serait située morphologiquement sur l'exombrelle.

Les polypes qui reçoivent chez *Millepora* les cellules sexuelles et qui se transforment en méduses, commencent par subir une régression très marquée. Chez *Eudendrium* tout bourgeon deviendrait normalement un Polype stomaté et tentaculé; mais si dans la région où il se forme, il y a des cellules sexuelles, le développement ne continue pas et le bourgeon devient un blastotyle (SEELIGER, 1894). Antérieurement déjà on avait signalé dans le même genre la régression de polypes complets quand sur leur corps, il se forme des bourgeons médusaires; probablement dans ces cas, la portion de paroi évaginée pour former le bourgeon polypaire ne renfermait pas des cellules sexuelles et conséquemment, le polype s'est bien développé; mais ultérieurement, il y a eu immigration de ces éléments sexuels; ceux-ci

sont allés se loger, non dans le polype lui-même, mais dans les bourgeons médusaires qu'il produit; ce qui n'empêche pourtant pas ce polype lui-même d'être atteint de régression. Au sujet des caractères de ces blastostyles chez *Eudendrium*, les auteurs ne s'accordent guère. La régression serait tardive chez les mâles, c'est-à-dire que le blastostyle porteur de bourgeons mâles conserverait plus longtemps ses caractères de polype que les exemplaires femelles (HINCKS, 1868). D'autres fois, c'est au contraire le blastostyle femelle qui garde une double couronne tentaculaire. GOETTE concilie toutes ces contradictions en admettant des différences, non seulement entre espèces diverses et entre les sexes, mais des variations individuelles. Il trouve chez *Podocoryne* que les blastostyles sont peu différents des hydrants normaux, et d'autant moins que les bourgeons médusaires se sont montrés plus tard; en d'autres termes, la régression semble d'autant plus facile, que le polype affecté est plus jeune. Chez *Hydractinia*, les blastostyles ont souvent encore une petite ouverture apicale, non fonctionnelle pour l'ingestion, et quatre accumulations de nématocystes, derniers restes d'une bouche et de tentacules (ED. VAN BENDEN); ces faits prouvent à la fois que les blastostyles sont bien des polypes modifiés et que cette modification est une régression, liée à l'introduction des éléments sexuels. Dès lors, l'astomie et l'anémie (pas de tentacules), caractères généraux des blastostyles, deviennent de semblables régressions; et la suppression de tous les caractères polypaires dans le bourgeon médusaire rentre dans la même catégorie de faits.

Ces phénomènes sont pour le polype individuel affecté, incontestablement une régression; mais pour l'ensemble de la colonie, ils sont physiologiquement une spécialisation des fonctions et morphologiquement du polymorphisme, c'est-à-dire aux deux points de vue, un progrès. L'individu polype qui a reçu les produits sexuels se consacre à leur nutrition, à leur maturation, ne fait plus autre chose et perd les organes pour les fonctions captante et digestive qu'il n'exerce plus. Ce polype est désormais un parasite sur la colonie et les éléments sexuels sont les parasites de ce polype. L'exactitude de cette comparaison est démontrée par un cas curieux de Pantopode (Pycnogonide) parasite chez *Podocoryne*, un genre allié à *Hydractinia*: les polypes parasités réduisent la longueur de leurs tentacules, tout comme les polypes porteurs de bourgeons médusaires; la structure de ces polypes est donc intermédiaire entre le polype normal et le blastostyle.

Ainsi, la régression par disparition des caractères polypaires sous l'influence de la maturité sexuelle, semble un fait général ; il se comprend comme une spécialisation des fonctions dans les organismes coloniaux, peut se comprendre comme la même spécialisation dans le temps chez les polypes restant individus isolés. C'est donc un polype régressé, simplifié, astome et a-nème, qui se transforme en méduse.

Au sujet des détails du procédé de médusation des bourgeons, L. AGASSIZ (1860) pensait que le développement du nodule, comme une invagination ectodermique faisant une saillie interne, déprimait l'endoderme et produisait une cupule à double paroi ; les deux endodermes, poussés au contact, se souderaient en une lame, en une seule couche cellulaire par simplification, la plaque cathammale de HAECKEL ; le long de certaines lignes, la soudure ne se fait pas, les endodermes restent à distance l'un de l'autre : ce sont les canaux radiaires et circulaires. ALLMAN (1871) voit le fait initial de la médusation dans la saillie de quatre tentacules, réunis ensuite par une palmature ectodermique ; comme conséquence de ce mode de formation, il n'y a primitivement pas de lame endodermique continue. Le travail le plus important par le nombre des espèces examinées est celui de WEISMANN (1883), confirmant AGASSIZ ; la notion de régression médusaire est appliquée et l'importance du nodule ectodermique invaginé (dénommé endocodon) et de la lame endodermique continue est mise en évidence.

Le travail de GOETTE (1907) est tout aussi important par le nombre des espèces examinées, beaucoup les mêmes ; les conclusions sont tout à fait autres. La médusation débute par quatre saillies purement endodermiques, ne se montrant pas au dehors et n'étant donc pas comme les tentacules saillant extérieurement de ALLMAN. L'espace libre apical, créé par ces quatre diverticules endodermiques, est rempli par une prolifération de l'ectoderme, non par invagination, mais par délamination ; cette masse de remplissage s'arrange graduellement en les deux couches d'un nodule, et donne, en outre, souvent encore une couche superficielle. Les rapports de ces couches sont indiqués par le diagramme ci-dessous :

A	————	Ectoderme externe, ayant délaminé C et D ;
B	————	— intermédiaire, délaminé de C ;
C	————	} — interne, supérieur du nodule, future sous ombrelle ;
D	————	

La couche B occupe donc l'épaisseur de la future ombrelle, entre ses deux ectodermes, exo- et sous-ombrellaires; elle a donc la situation de la lame endodermique, et GOETTE prétend que chez *Hydractinia*, par exemple, c'est elle qui est prise erronément pour cette lame endodermique. Il y en a, en effet, dans les rapports de cette lame, une anomalie : au lieu de se continuer à sa périphérie avec l'endoderme avec lequel elle arrive au contact, elle reste distincte et séparée. Pour cette question, l'interprétation de GOETTE semble confirmée par ses figures.

Les diverticules endodermiques sont bien isolés et il n'y a pas de cavité en cupule ni de lame endodermique continue; mais ces diverticules émettent latéralement des lames, qui en se rejoignant constituent une pareille membrane. Nous avons donc, par exemple, chez des Trachylides et chez les Anthoméduses, deux mêmes structures, absolument identiques à l'état adulte, mais s'étant formées par des procédés différents. Si ces structures sont réellement morphologiquement identiques, c'est-à-dire homologues, la différence dans les procédés de formation est une variation secondaire de l'ontogénie, le procédé de la génération agame étant probablement celui qui est modifié; il n'y a là rien d'extraordinaire ni de difficile. GOETTE ne veut pas admettre cet amoindrissement de l'information embryologique; tous ces détails ont pour lui une signification directe et sans atténuation; et il conclut à la non-homologie des lames endodermiques dans les deux groupes. Cela revient en pratique à nier toute cénogénèse. Souvent pour ces questions générales, l'attitude des naturalistes est plutôt l'indifférence et les conclusions sont hâtives; mais tel n'est pas le cas pour GOETTE; c'est après réflexion et discussion que, de propos délibéré, il donne systématiquement le pas aux détails embryologiques, sur les considérations de morphologie et d'anatomie comparée.

Nous avons déjà montré antérieurement (§ 14 et p. 285) comment se traduit ontogéniquement une régression: l'abréviation ontogénique supprime les derniers stades phylogéniques. Ontogéniquement, la simplicité ne résulte donc pas de la réduction d'une structure plus compliquée; cette structure compliquée n'est plus réalisée; l'organisme évolue directement jusqu'au point où il est régressé et puis s'arrête; le développement semble donc direct. GOETTE devait naturellement considérer ce développement direct purement ontogénique, comme indiquant la marche phylogénique, c'est-à-dire nier la régres-

sion médusaire. Un argument qui revient constamment est l'absence d'un stade ontogénique plus parfait, précédant le stade final plus simple. Aussi, les tentacules temporaires de la méduse *Agastra* sont pour lui une difficulté; il la tourne en déniaut toute homologie réelle entre ces tentacules et ceux des méduses normales; ce seraient des formations nouvelles, jouant dans la fécondation le rôle de reconnaître dans l'eau ambiante la présence de sperme. C'est une hypothèse de WEISMANN pour les formations tentaculaires des méconidies de *Gonothyrea*, plus développées chez la femelle, se fanant après la fécondation; GOETTE l'applique également à *Agastra*. Il faut remarquer que dans l'idée de WEISMANN, cette modification de la fonction n'influe en rien sur le caractère morphologique de l'organe et que ces tentacules sont bien des tentacules médusaires.

En résumé, le travail de GOETTE, s'il rectifie beaucoup de détails, est foncièrement vicié dans l'interprétation par l'importance exagérée accordée à ces détails, par le refus de prendre en considération l'anatomie comparée, ce qui l'amène à bouleverser la plupart des notions morphologiques.

16. — *Morphologie de la Méduse.*

La morphologie est en somme la façon de concevoir la méduse et une telle conception doit nécessairement résulter de l'ontogénie, aussitôt que celle-ci cesse d'être uniquement une énumération de faits et vise à coordonner et comprendre; le résumé du paragraphe précédent est, que la méduse est essentiellement un polype sexué, régressé, détaché et adapté à la flottaison. Outre l'interprétation générale d'un organisme, la morphologie a aussi pour programme de signaler les concordances ou homologues des organes et de comprendre le comment et le pourquoi des modifications qui ont rendu le descendant différent de l'ancêtre.

Souvent dans l'enseignement, on se borne à donner l'interprétation qui semble la plus rationnelle et on s'abstient de mentionner ou de discuter les anciennes interprétations. Il faut cependant considérer que la certitude scientifique relative d'une interprétation résulte, non seulement des arguments positifs favorables, mais aussi dans une large mesure, de l'insuccès des autres interprétations; la bonne solution résulte, non pas nécessairement d'une démonstration directe, mais aussi de l'élimination des solutions erronées. L'examen de ces

opinions vieilles a donc plus qu'un intérêt anecdotique ou historique.

Nous avons vu (§ 4) que les Méduses ont été considérées comme des mollusques, par PALLAS et par CUVIER dans ses premiers essais de classification, c'est-à-dire à une époque où les données anatomiques étaient des plus rares, les idées de morphologie comparée des plus vagues, les rapports entre polype et méduse entièrement insoupçonnés. Mais il est étrange de voir revenir cette idée en 1865 et dans une publication comme les ANNALS AND MAGAZINE OF NATURAL HISTORY. MORCH a comparé la Méduse avec le mollusque bivalve *Lima*. La seule ressemblance qu'on puisse trouver est la présence chez le bivalve, sur le bord du manteau, d'une série de tentacules longs et nombreux. Le groupe des Cœlentérés devrait donc perdre les Méduses, mais ce ne serait pas sans compensation; MORCH veut y inclure les Lombriciens, les Hirudinées, les Annélides, les Échinodermes, les Nématodes, les Tuniciers, les Bryozoaires, les Brachiopodes et finalement les Rhizopodes. LEUCKART a toujours montré un certain orgueil, d'ailleurs fort justifié, d'avoir fondé la notion de Cœlentéré et il l'a défendue avec persistance, notamment contre HAECKEL et P. J. VAN BENEDEN, qui voulaient changer le nom; mais l'adhésion d'un partisan aussi enthousiaste, ne semble lui avoir inspiré qu'une satisfaction fort relative; dans son compte-rendu annuel des ARCHIV FÜR NATURGESCHICHTE, il fait suivre l'interprétation comme mollusque, d'un point d'exclamation et la formidable liste des nouveaux Cœlentérés est donnée sans aucun commentaire.

Un certain nombre d'autres interprétations, sans être aussi simplistes, ne sont pas beaucoup plus heureuses, les auteurs ayant perdu de vue que comparaison n'est pas raison et que en zoologie, les organismes à rapprocher doivent être rapprochables. Ainsi W. THOMPSON (1854) établit entre la colonie hydraire et la Méduse, le même rapport qu'entre la plante et sa fleur; la comparaison peut avoir une certaine valeur poétique, mais est au point de vue zoologique et morphologique, parfaitement inutilisable; elle n'a d'ailleurs pas le mérite de la nouveauté, car c'est purement la conception de MARSIGLI et de LINNÉ. JAEGER (1860) a poussé la logique jusqu'à fouiller cette idée dans le détail; la méduse, comme la fleur, est composée de verticilles concentriques; l'ombrelle avec ses tentacules est un calice à sépales soudés, le manubrium est un verticille central avec tantôt une pièce unique, tantôt des pièces multiples (?); *Coryne* sans cloche (sporasacs ou larve de *Dicoryne*?) sont des fleurs sans périgone; les

cloches natatoires des Siphonophores, dépourvues de manubrium, sont des fleurs stériles; la médusation serait moins un phénomène de génération alternante que l'évolution d'un organe reproducteur phanérogame et devrait être dénommée « anthogénèse ». C'est vraiment une réduction à l'absurde et pourtant ces vues ont eu quelque succès et entre autres REICHERT s'y est rallié.

STRETHILL WRIGHT (1856) a pris comme point de départ de la comparaison *Hydractinia*; sur un cœnenchyme plat, encroûtant, se dressent des gastrozoïdes, des blastostyles, des dactylozoïdes, ces derniers localisés sur le bord de la colonie. L'auteur commence par considérer cet ensemble, si évidemment colonial, comme un individu unique. Alors la méduse est un tel individu détaché, l'ombrelle est le coenenchyme avec ses canaux, les tentacules marginaux les dactylozoïdes, les organes génitaux correspondent aux blastostyles et le manubrium est un gastrozoïde. La méduse serait donc en somme, une colonie, car la façon de considérer *Hydractinia* comme un individu unique n'est pas défendable. ED. PERRIER (1881) a émis les mêmes idées: « La méduse n'est pas équivalente au Polype sur lequel
« elle bourgeonne, mais bien à une série de Polypes; elle est exacte-
« ment à l'hydre ce que la fleur est à la feuille (JAEGER est cité);
« son ombrelle est une corolle monopétale qui a même été polypé-
« tale dans sa jeunesse (l'auteur fait allusion ici à des échancrures
« du disque, à la saillie des tentacules en formation ou aux canaux
« radiaires chez les méduses régressées (§ 14). De même que la fleur
« est formée de feuilles modifiées qui se sont groupées en rayons,
« par suite de leur rapprochement sur l'axe qui les porte, de même
« la méduse est formée de polypes hydriques modifiés, qui ont pris
« une disposition rayonnante par suite du raccourcissement de la
« distance qui les séparait à l'origine. Singulière ressemblance entre
« les procédés mis en usage dans le règne végétal et le règne animal
« pour la constitution de parties analogues et qui montre à elle seule
« combien certains animaux inférieurs méritent ce nom de Zoo-
« phytes, d'Animaux-plantes que leur a fait donner leur apparence
« extérieure. » (*Les colonies animales et la formation des organismes*,
p. 273.)

Chez les Trachoméduses, les gonades sur les canaux radiaires sont parfois pédonculées et saillantes. LEUCKART (1856) les a considérées sous cette forme, non comme des organes, mais comme des bourgeons médusaires sexués fixés; étendant cette notion à l'ensemble

des animaux, les organes sexuels « seraient des individus sexués qui, « restant fixés, forment avec la mère une colonie polymorphe ». Nous sommes donc en présence d'une théorie de très grande envergure, mais elle subit immédiatement une restriction, elle ne serait pas d'application aussi générale, il y aurait des exceptions et déjà parmi les méduses, les Anthoméduses ne pourraient pas être ainsi interprétées, elles seraient des individus uniques normaux. ALLMAN a émis les mêmes idées, également avec applicabilité limitée. — Il est déjà fort singulier que dans des groupes voisins les organes génitaux puissent avoir une signification aussi différente, chez les uns simples organes, chez les autres bourgeons ou individus distincts ; mais en somme, c'est encore possible. Mais les choses se gâtent définitivement quand on combine les idées des deux auteurs, car en réalité, les idées de ALLMAN sont exactement le contre-pied de celles de LEUCKART ; celui-ci retient les Trachoméduses et excepte les autres Méduses ; ALLMAN excepte précisément les Trachoméduses et retient les Leptoméduses. — Ce qui a déterminé le choix dans les deux cas, c'est probablement la situation des glandes génitales sur les canaux radiaires. Sur le manubrium (Anthoméduses et Narcoméduses) les glandes génitales au lieu d'une tendance à s'isoler et s'individualiser, montrent au contraire une tendance à confluer en une glande circulaire continue, l'arrangement codonide. Quand les glandes sont sur les canaux radiaires, elles sont nécessairement isolées et à une certaine distance du manubrium, comme un verticille distinct. — Le cas est, en outre instructif : il démontre le danger de soulever et de vouloir approfondir, chez des organismes encore aussi primitifs que les Cœlentérés et à propos de la moindre saillie ou protubérance, cette notion vague et subjective de la philosophie : la notion d'individualité.

La théorie de LEUCKART et de ALLMAN est donc que dans quelques cas, la méduse est une colonie ; le point de départ est une méduse vraiment individuelle, mais qui par bourgeonnement d'individus sexués et développement incomplet de ces individus bourgeonnés, acquiert secondairement la signification d'un organisme polyzoïque. La notion de polyzoïe caractérise également les autres opinions mentionnées, de Thompson, Jäger et Perrier ; mais leur point de départ est une colonie nettement polyzoïque, se concentrant par le groupement et la subordination de ses éléments, en une individualité d'ordre supérieur. Les deux opinions ne sont donc nullement la même chose, elles sont en réalité l'opposé l'une de l'autre,

car elles supposent des directions d'évolution exactement inverses.

L'auteur qui a discuté en dernier lieu et le plus à fond la théorie polyzoïque est PERRIER. Les faits qu'il invoque comme preuve se bornent à quelques détails sur la formation des canaux : leur précocité ou leur persistance, simulant leur indépendance et leur individualisation, — le canal circulaire formé parfois par prolifération tangentielle des canaux radiaires. Ces faits sont empruntés à l'évolution des bourgeons, c'est-à-dire à la reproduction agame, et nous avons vu qu'on ne peut pas se baser sur cette organogénie. Celle de l'oozoïte, transformation directe du polype en méduse, est, au contraire fort nette; l'individualité unique de la méduse est démontrée par cette transformation, par la continuité primitive de la cavité archentérique dans l'ombrelle, la persistance d'une plaque cathammale. Ces arguments sont plus que suffisants et il est par conséquent inutile d'en chercher de douteux, comme celui de BROOKS, qui veut voir une preuve contre la polyzoïe, dans le fait que chez les Trachoméduses les éléments sexuels logés dans les poches herniaires ne font souvent qu'y mûrir et ont été produits dans un autre endroit. Mais nous avons rencontré le même fait de migration, par exemple, chez *Millepora*, auquel il faudrait alors dénier le caractère colonial et polyzoïque. L'argument va trop loin.

Comme contre-partie à la théorie polyzoïque, il y a l'opinion de HUXLEY : les méduses ne sont pas des colonies, pas même des individus, mais simplement les organes reproducteurs du polype, graduellement perfectionnés de façon à simuler des organismes indépendants. Cette idée est ancienne chez HUXLEY : pour lui, les Siphonophores résultaient de la dissociation et de la multiplication des organes d'une méduse; il a étendu l'idée aux rapports entre les méduses et le polype. La multiplicité des glandes génitales chez un animal ne peut le faire considérer comme une colonie; donc chez le polype, la notion d'individu unique doit englober tous les organes génitaux, que ceux-ci restent fixés et pour ainsi dire amorphes ou finissent par se détacher et mener, pendant un temps parfois très long, une vie indépendante. Malgré tout le respect qu'on doit avoir pour un naturaliste et un penseur comme HUXLEY, on peut dire que, ici également, il y a réduction à l'absurde. Pourtant, cette partie des idées qui admettait un développement graduel en organisme distinct de la glande génitale et des tissus environnants pouvait s'appuyer sur un vaste ensemble de faits : la belle série des bourgeons médusaires de plus en plus

parfaits. Mais on voit de suite qu'il faut alors considérer cette série comme une évolution ascendante, c'est-à-dire la prendre à rebours; c'est KOCH (1873) qui a montré que, au lieu d'un perfectionnement, il y a régression.

Pour GOETTE les anthoméduses des gymnoblastes proviennent de bourgeons formés sur des blastostyles, ces bourgeons ayant la valeur d'individus polypaires graduellement perfectionnés en méduses; on a vu plus haut que cet auteur n'admet pas la régression médusaire. Pour les Leptoméduses des Calyptoblastes, il en serait tout autrement; ici, la méduse serait un organe individualisé. L'organe transformé à la longue en méduse aurait été au début un simple diverticule du corps d'un polype, diverticule dans lequel se logent les cellules sexuelles et qui devient ainsi un sac génital (*Keimsack*). Ce diverticule n'a nullement les allures d'un bourgeon, c'est une région du polype, et pas un individu rudimentaire distinct. Parmi les arguments d'ordre divers invoqués par l'auteur, voici les plus relevants: Chez les Sertularides et les Plumularides, un pareil sac se trouve, non seulement sur les individus sexués, mais sur tous les hydrants et constitue donc un organe normal. Souvent l'ectoderme délamine une couche externe (qui serait au-dessus de A dans le diagramme p. 287), le manteau; au lieu d'être restreinte au sac génital ou au polype agissant comme blastostyle, cette couche est une enveloppe commune pour les deux formations, même quand le sac génital est nettement pédonculé et déjà organisé, c'est-à-dire est déjà (pour GOETTE) assez avancé dans la voie de l'individualisation en méduse; la signification de ce manteau par rapport au polype à la méduse serait celle d'un organe unitaire. — Il est facile de comprendre comment, dans la conception de GOETTE, les Calyptoblastes arrivent à une situation particulière. Par rapport aux Gymnoblastes, ils sont un groupe supérieur d'Hydromédusaires où par conséquent on peut s'attendre à trouver la régression médusaire plus fréquente et plus prononcée, ce qui est le cas. Parmi les Calyptoblastes, les Campanulaires ont comme polype, la forme la plus simple; les Plumularides sont certainement le groupe le plus évolué, avec leurs corbules, leurs nématophores, leur tige fasciculée; or, c'est précisément dans ce groupe que se trouvent les formes sexuées les plus simples, celles que GOETTE cite comme exemple des premiers stades de l'évolution. — Les interprétations seront naturellement conséquentes avec l'idée générale; chez les Calyptoblastes, comme le sac génital est une

portion d'un polype, celui-ci n'est pas un blastostyle, car il ne produit pas de bourgeons (question de mots); « les Trachylines comme hydrants (actinula) directement modifiés et les Hydroméduses, comme formations nouvelles des colonies hydropolypaires, graduellement développées, ne sont pas homologues, mais seulement homoides (analogues?), des rameaux divergents du tronc hydropolypaire ».

Dans toutes les opinions qu'il nous reste à mentionner, la méduse est considérée comme une personne; mais, chose curieuse, nous allons retrouver des noms déjà cités. Ces auteurs sont donc en contradiction avec eux-mêmes. Cela est inévitable dans les sciences, où le progrès doit amener le changement des idées; mais il y a cependant aussi parfois un défaut de méthode. Ces considérations morphologiques sont de la théorie et souvent regardées comme plutôt accessoires; les comparaisons sont établies avec ce qui est étudié au moment; les faits nouveaux, découverts par l'auteur, prennent assez naturellement dans son esprit une importance prépondérante, et les interprétations sont données sans trop se préoccuper de toutes leurs conséquences éloignées.

POUR LEUCKART (1847) la méduse est une Hydre ramassée, plus compacte, par raccourcissement de son axe principal et accroissement des axes transverses. La comparaison n'est pas poussée plus loin; elle est assez sommaire et c'est tout au plus un commencement de considérations morphologiques. L'étalement résultant de l'accroissement des dimensions transversales est certainement limité à une partie seulement de la hauteur du polype, et, pour autant qu'on puisse inférer, seulement la partie basilaire. La médusation serait donc principalement une modification de la partie basilaire.

ALLMAN, au contraire, transporte l'activité à l'autre pôle de l'axe principal; la méduse est pour lui une Hydre palmée, par intercalation d'une membrane entre les tentacules. En stricte logique, les canaux radiaires seraient alors la portion basilaire des tentacules engagée dans cette membrane. La plaque cathammale continue ne s'explique guère dans cette hypothèse; l'auteur n'en fait pas mention.

HUXLEY fait de la Méduse un Actiniaire flottant. Cette opinion a été reprise plus tard par RAY LANKESTER. Alors il faudrait admettre la dévagination du stomodæum ou œsophage de l'Actinie pour constituer le manubrium. Les Actiniaires ont les produits sexuels endodermiques (Endoariens), tandis que les Hydroméduses

ont les produits génitaux ectodermiques (Exoariens). Si donc l'interprétation s'étendait à eux, il faudrait expliquer le changement dans la situation si constante des produits génitaux.

METSCHNIKOW part d'un Polype ordinaire, individu unique, fixé par une hydrorhize. Supposant ce Polype détaché, l'hydrorhize se serait organisée en ombrelle. C'est donc une variante à la fois de STR. WRIGHT, utilisant le cœnenchyme stolonaire de *Hydractinia*, et de LEUCKART, la partie modifiée étant non seulement la portion basilaire, mais la partie tout à fait extrême, l'appareil de fixation. Il ne peut alors y avoir homologie entre les tentacules de la Méduse et ceux du Polype; morphologiquement, ces organes seraient aux pôles opposés de l'axe principal.

ED. VAN BENEDEN (1874) dans son travail sur *Hydractinia*, et l'origine ectodermique des produits mâles, endodermique des produits femelles, a considéré l'invagination apicale pour le nodule médusaire, non comme destinée à former la cavité sous-ombrellaire, mais comme l'organe testiculaire; les cellules du feuillet profond de l'invagination, morphologiquement l'épithélium ectodermique du manubrium, donnent en effet les spermatozoïdes. Cette invagination aurait été utilisée par l'évolution pour constituer la méduse; la cavité sous-ombrellaire serait donc morphologiquement la cavité testiculaire. A ce compte, on comprend la médusation des mâles, mais pas celle des femelles. Seulement, les femelles également présentent un nodule, pour VAN BENEDEN testicule rudimentaire, indice d'un état primitif hermaphrodite. *Hydractinia* est implicitement le commencement de la série, et non le terme presque final d'une régression. Cette théorie ingénieuse est intimement liée à la répartition des produits sexuels entre les feuillets cœlentériques et doit partager le sort de cette conception, reconnue plus tard comme erronée.

Plusieurs naturalistes comparent la méduse, non au polype hydraire, mais à la larve *Actinula* des Tubulaires, qui peut elle-même être considérée comme un stade hydraire, mais libre, non fixé; comme adaptation au genre de vie, le corps est ramassé, en dôme au lieu de cylindrique, avec une couronne marginale de tentacules. Cette assimilation se liant plus intimement que les autres à la question de l'origine et de la phylogénie de la méduse, sera reprise dans le paragraphe suivant.

Une remarque générale pour toutes ces interprétations est qu'elles

considèrent toutes (sauf VAN BENEDEN, dont l'explication ne peut pas être retenue) le polype adulte et complet; elles ne tiennent donc pas compte du fait si général de la régression du polype au moment de la médusation. On homologue les tentacules de la méduse avec ceux du polype, mais on oublie qu'entre les deux il y a le phénomène de la disparition des tentacules polypaires. Le fait réel est que le polype transmet à la méduse, uniquement les grands traits de son organisation : un corps ramassé et étalé, avec ses deux couches histologiques délimitant un archenteron renflé; tous les autres détails ont disparu et la méduse les reconstituera à nouveau, rendant au moins douteuses toutes les homologues étroites qu'on a voulu établir.

17. — *Phylogénie de la Méduse hydraire.*

Les faits essentiels pour se faire une conception de phylogénie probable de la méduse hydraire sont :

1° La fixation de la forme planéa a développé la gastréa et la structure polypaire, et a donné une importance considérable à la multiplication agame et à la formation de colonies (§ 11);

2° A maturité sexuelle, les produits génitaux sont simplement expulsés; ou bien le polype qui les porte se détache de son support (qui pourrait rester vivant et reconstituer un nouveau polype); cette libération a pour but la dissémination mieux assurée de l'espèce;

3° La présence des cellules sexuelles dans les individus faisant partie d'une colonie détermine une spécialisation des fonctions, qui se traduit pour ces individus devenus sexués par la régression des organes polypaires;

4° Le polype sexué détaché s'adapte à la vie flottante par l'acquisition des caractères médusaires;

5° La spécialisation du polype sexué peut être précoce ainsi que la modification anatomique : bourgeon médusaire; cette précocité permet un raccourcissement dans le procédé de formation des organes : nodule médusaire.

Pour interpréter quelques *Gymnoblastes* aberrants (*Tubularia*, *Corymorpha*), nous avons eu grand soin de déterminer exactement le point de départ : un polype devenu flottant, adapté à cette vie flottante, revenu secondairement à la vie fixée et ayant conservé quelques-unes des structures de son état immédiatement antérieur. De

même, le sporosac si aberrant de *Dicoryne* a été facilement expliqué en tenant compte que le point de départ de l'organisme flottant était, non une méduse complète, mais une méduse régressée par fixation. De même encore, pour la formation de la méduse, le point de départ n'est pas un polype complet, mais un polype régressé, ayant perdu la plupart de ses organes polypaires. Le fait de la régression est primordial pour l'homologation des organes ; quand on n'en tient pas suffisamment compte, quand on veut comparer avec le polype adulte, on doit inévitablement faire des méprises. Le polype ne transmet pas ses divers organes à la méduse, puisqu'il les atrophie au préalable ; il ne lui transmet que les grands traits de son organisation cœlentérée, la cavité archentérique avec les deux feuilletts. La première Méduse aura naturellement participé de cette simplicité, et tel est, en effet, le cas chez *Millepora*. Naturellement aussi, cette simplicité aura souvent été considérée comme secondaire et comparable à la réduction que subissent les méduses des Leptolides quand elles restent fixées. Rien n'autorise pour *Millepora* une pareille interprétation, et il y a, au contraire, plusieurs autres faits de simplicité primitive : absence de bourgeon et de nodule médusaire, le polype, lui-même, transformé en méduse et après une période de vie normale. Voilà pourquoi nous considérons *Millepora* comme un promédusaire.

A ce stade promédusaire, la méduse est pratiquement l'enveloppe des produits génitaux, organisée pour la dissémination ; son ombrelle, primitivement respiratoire, est comparable, par exemple, au panache ou à l'aigrette des semences transportées par le vent. Il y a donc beaucoup de vérité dans l'opinion de HUXLEY, considérant la méduse comme un organe génital détaché, quelque chose comme l'hectocotyle des Céphalopodes ; mais c'est une vérité physiologique, et l'erreur de HUXLEY a consisté à baser sur ce fait physiologique, une conception morphologique ; la régression du polype n'affecte en rien la nature individuelle de la méduse en laquelle il se transforme. Mais, quelque simple que soit cette enveloppe, elle est encore vivante et active, non pas inerte comme les enveloppes de la graine ; elle peut se modifier, s'adapter, évoluer, et, sous l'influence de la vie libre, cette évolution a été rapide et considérable. La méduse est bientôt devenue plus parfaite que le polype, elle a créé à nouveau des tentacules, elle s'est munie d'organes sensoriels variés, elle a surtout perfectionné sa structure histologique.

A certains points de vue pourtant, elle est restée en arrière. Nous

avons vu que chez les organismes radiaires, les formes primitives sont composées de peu de segments (stauraxonie de quelques Polypes), les formes supérieures ont multiplié le nombre des parties composantes. La plupart des polypes possèdent relativement beaucoup de tentacules; or, il est remarquable que les méduses possèdent moins de parties; la stauraxonie (4), ou la symétrie 8 sont chez elles très fréquentes. Ici, il est clair que la méduse n'est pas la continuation du polype; elle est partie d'un stade régressé sans tentacules, c'est-à-dire sans axes transverses spécialisés; elle a évolué à nouveau, pour son propre compte, et, conformément à sa nature radiaire, elle a refait les mêmes étapes, passant par les stades à peu d'antimères. Dans cette direction, elle n'est pas allée toujours très loin; l'évolution a surtout porté sur autre chose, l'histologie, les organes des sens; pour la symétrie générale, la méduse est restée à un stade inférieur.

On peut expliquer tout aussi simplement toute une série d'anomalies entre la méduse et le polype qui lui a donné naissance. La classification utilise chez les méduses, comme caractères importants, la situation et les particularités structurales des organes génitaux; ici, il ne peut y avoir aucune concordance avec le polype, puisque la méduse est le stade sexué et que le polype ne forme pas d'organes génitaux. Les tentacules des polypes sont groupés en un ou plusieurs verticilles ou épars, filiformes ou capités, creux ou pleins, avec les nématocystes répartis parfois d'une façon spéciale; toutes ces particularités se retrouvent chez les méduses, mais sans aucune concordance entre la méduse et le polype correspondant; par exemple, les Polypes calyptoblastes ont généralement les tentacules pleins, les Leptoméduses qui en proviennent ont généralement les tentacules creux; la lophonémie (groupement de tentacules en bouquet) est fréquente chez les méduses; elle n'existe pas chez les polypes. En présence de la généralité de faits de ce genre, les quelques cas de concordance peuvent être considérés comme fortuits.

En se référant aux énoncés du début de ce paragraphe, on remarquera que les 2° et 3° sont en réalité une énumération de certains cas possibles, qui demandent à être précisés.

a) Le Polype mûrit ses produits sexuels et les expulse; alors il pourrait se faner et mourir, ou bien former de nouveaux produits; ce qui a été dit au sujet de la fixation et de la tendance à la péren-

nité rend beaucoup plus probable le deuxième cas, la répétition de la reproduction sexuelle. Tel est en effet le cas; on ne connaît pas un seul Polype avec une seule phase reproductive. On connaît des Polypes avec de simples *organes* génitaux, sans formation de Méduse; c'est le cas de *Hydra*, considéré comme prémédusaire;

b) On peut concevoir un Polype mûrissant ses produits sexuels, puis subissant la métamorphose médusaire, abandonnant son support. Physiologiquement et pour l'avantage de la fixation, ce cas rentrerait dans le précédent, car il n'y aurait également qu'une seule phase de reproduction sexuée. Aucun Polype hydraire ne présente ces mœurs;

c) Une partie seulement du Polype se détache; supposons que l'hydrorhize reste et reproduise un nouvel individu. Anatomiquement, on ne pourrait pas dire qu'il y a une colonie, mais physiologiquement, il y a pérennité de la base; ce serait une colonie à un seul zooïde. Il y aurait utilisation suffisante de la fixation. - Aucun cas de ce genre n'a été signalé; mais une connaissance plus approfondie des mœurs pourrait en révéler;

d) Que l'on ajoute au cas précédent, la notion de colonie, c'est-à-dire de la coexistence de plusieurs zooïdes et on aura tout à fait le cas de *Millepora*; un polymorphisme s'est établi entre les Polypes qui sont spécialisés en gastro et dactylozoïdes, mais il n'y a pas de polymorphisme dans la reproduction, tous les Polypes indistinctement pouvant subir la métamorphose médusaire. Cependant, au point de vue physiologique, il y a réellement spécialisation, car à un moment donné, ce ne sont que quelques individus qui deviennent sexués, les autres continuant leurs fonctions nutritives;

e) Par la formation de blastostyles, cette spécialisation pour ainsi dire sporadique est devenue permanente; de simplement physiologique, aussi anatomique et la colonie montre le polymorphisme sexuel. Le cas de *Eudendrium* montre que ce perfectionnement a été graduel.

Il résulte de cet exposé que, en fait, la médusation paraît liée à la nature coloniale, et que cette corrélation se comprend en théorie, car la multiplicité du nombre des zooïdes est une condition indispensable pour permettre la spécialisation et le polymorphisme. A son tour, la nature coloniale est connexe avec la fixation; de sorte que l'on peut dire que la Méduse est une conséquence éloignée de la fixation.

Nous avons à plusieurs reprises mentionné la théorie que l'état primitif aurait été un organisme libre, plus ou moins intermédiaire entre le Polype et la Méduse, et que la fixation avec le développement adaptif des caractères polypaires se serait produite ultérieurement, que la phase polype serait donc un stade larvaire, secondairement intercalé dans l'ontogénie, mais auquel ne correspondrait pas une étape phylogénique. Cette théorie (CLAUS, BROOKS) se base surtout sur la larve actinula de *Tubularia*, et (BROOKS) sur le stade hydrique flottant des Trachylides, notamment *Liriope*. Ces auteurs doivent naturellement considérer ces formes comme primitives, ce qui est pour le moins fort douteux. Dans les questions de ce genre, une considération de grande valeur, un élément important d'appréciation est l'ordonnance générale des faits, l'établissement de relations logiques de connexité ou de causalité, que permet la théorie; comme les théories rivales sont d'ordinaire inégales sous ce point de vue, il est clair que celle qui fait le plus et le mieux doit avoir la préférence. A ce compte, l'ancienne conception du Polype primitif fixé, ayant donné ensuite la Méduse, a, pour les Hydromédusaires, une incontestable supériorité. Tout se tient; l'exception des Trachylides s'explique facilement par l'habitat plus spécialement pélagique; *Tubularia*, par sa larve actinula et par sa structure adulte, était une anomalie plus gênante; avec la conception donnée plus haut de ce groupe, non seulement cette anomalie disparaît, mais elle constitue même un argument favorable.

18. — *Phylogénie de la scyphoméduse.*

La théorie de la primitivité du polype hydromédusaire comporte certaines conséquences. On peut s'attendre à trouver conservés quelques degrés de cette évolution, des polypes prémédusaires, des promédusaires; et ces conclusions théoriques sont conformes à la réalité. Dans les quelques cas où le stade polype a abandonné la vie fixée pour devenir flottant, ce qui est utilisé pour l'adaptation ce sont des caractères polypaires; c'est ainsi qu'on pourrait expliquer la fréquence relative de la flottaison chez les Gymnoblastes par les plis longitudinaux de leur endoderme dont l'hypertrophie amène la structure canalisée de *Pelagohydra* et de *Tubularia*; la *Corymorpha* antarctique de Jäderholm a ces plis énormes. Quand le Polype devient la Méduse, on pourrait s'attendre à quelque chose d'analogue, c'est-

à-dire à voir les caractères polypaires plus ou moins transformés être utilisés par la Méduse ; tel n'est pas le cas, à cause de la régression du Polype quand il se spécialise comme individu sexué : la Méduse reforme les organes pour son propre compte. Mais une chose serait absurde : s'attendre à trouver chez le Polype des structures qui n'auraient de raison d'être que pour la vie libre médusaire.

Chez les Scyphomédusaires, il y a également une forme polype, donnant naissance à une Méduse. L'opinion généralement admise est que ici également les rapports sont les mêmes et que l'ontogénie nous montre la succession des phénomènes phylogéniques. Il y a pourtant des différences : le scyphopolype a quatre cloisons saillantes avec lame mésoglénne et muscles ectodermiques, il n'y a jamais de blastostyles, la médusation se fait par strobilation ; mais ces différences ne peuvent altérer en rien les ressemblances essentielles entre les deux groupes.

Quand on examine de plus près, ces différences deviennent plus graves. Chez les Hydromédusaires, pratiquement le rôle du Polype est au moins aussi important que celui de la Méduse. Il peut exister seul, il a une longue durée de vie, il constitue des colonies variées quant à leur forme et leur port, avec polymorphisme des individus, il présente des variations définies qui ont permis une classification ; la Méduse peut s'atrophier et ramener l'organisme pratiquement à un simple polype. — Chez les Scyphomédusaires, il n'y a ni prémédusaires ni promédusaires, les colonies n'ont aucune importance, il n'y a pas de classification, jamais de formes polypaires par régression de la Méduse ; à part la génération agame, le Polype joue, comparativement à la Méduse, un rôle tout à fait subordonné. On regarde d'ordinaire les considérations de ce genre comme peu relevantes. Mais ces allures générales d'un groupe, ces tendances dans une direction d'évolution déterminée, ne sont pas fortuites ; elles doivent être le résultat de tout son passé, de son histoire phylogénique ; et quand deux groupes se révèlent aussi antithétiques que les Hydro- et les Scyphomédusaires, il faut des arguments bien puissants pour leur imposer une phylogénie identique.

La seule particularité structurale spéciale au Scyphopolype est l'appareil des cloisons ; ce ne sont pas comme chez le Polype hydraire, de simples saillies endodermiques, déterminées non par plissement de l'épithélium, mais par allongement des cellules ; les cloisons ont une âme de mésoglée recouverte sur ses deux faces de cellules endo-

dermiques normales. Cette lame de mésoglée renferme dans son intérieur des muscles longitudinaux d'origine ectodermique. L'ontogénie et l'anatomie comparée ne laissent aucun doute sur la façon dont il faut concevoir ces structures : quatre enfoncements ou invaginations hypostomaires, les saccules sous-ombrellaires, s'enfoncent dans l'intérieur de la cavité archentérique et vont par leur extrémité s'attacher à la base aborale de l'archentéron. Chez beaucoup de Méduses, ces poches restent larges ouvertes et isolées sur leur pourtour, sauf en un ou deux points où elles se soudent à la paroi interne de l'exombrelle.

Leurs fonctions, en l'absence de l'expérimentation physiologique directe, ont été diversement appréciées. On les a considérées comme approfondissant la sous-ombrelle, sans cela à peine indiquée, et jouant par conséquent un rôle important dans la natation. On pourrait également admettre qu'elles ont pour but de rendre la paroi orale ou sous-ombrellaire mince, solidaire avec la paroi aborale ou sus-ombrellaire, par les soudures cathammales, ce qui doit aider aux mouvements de contraction ; l'action des muscles longitudinaux ectodermiques des saccules doit raccourcir l'animal, de forme conique élevée. On a suggéré aussi un rôle respiratoire, surtout pour les organes génitaux, et cette idée peut être appuyée par quelques considérations. Les organes génitaux des Hydrozoaires sont situés dans l'ectoderme (Exoariens) et par suite au contact de l'eau ambiante ; ceux des Scyphozoaires sont endodermiques et l'on comprend que la structure endoarienne nécessite des dispositifs spéciaux pour assurer la respiration de ces organes importants et à nutrition intense ; en fait, les saccules sont toujours en relation avec les organes génitaux, de façon que souvent on les désigne sous le nom de cavités sous-génitales.

Le lecteur attentif aura constaté dans cet exposé une confusion. Il s'agissait d'abord des cloisons du Polype, mais du moment qu'on parle de natation, d'ombrelle, il s'agit de la Méduse libre ; et, du moment qu'il s'agit d'organes génitaux, il s'agit de l'individu sexué, c'est-à-dire également de la Méduse. Pour l'interprétation morphologique et physiologique des cloisons et des muscles du Polype, nous avons recours à la Méduse ; ce sont des organes de natation, alors que le Polype est fixé ; des organes respiratoires pour les organes génitaux, qui n'existent pas encore chez le Polype. Ces interprétations sont donc tout juste l'absurdité contre laquelle nous avons prémuni au commencement de ce paragraphe.

On peut dire que cette confusion est l'état de la science ; dans tous

les mémoires et les traités, l'organisation de la scyphoméduse est le point de départ de la comparaison, alors que ce devrait être la structure du polype. C'est que manifestement chez la méduse ces structures sont fonctionnelles, ont leur raison d'être, se comprennent comme une adaptation à la vie libre et au stade sexué, tandis que tout aussi manifestement les cloisons du polype sont ces mêmes structures, mais régressées, atrophiées. Et il n'y a aucun moyen de concevoir autrement les rapports : les cloisons comme primitives et les saccules des méduses comme leur développement ; impossible d'expliquer sans un saccule primitivement ouvert et creux, le muscle longitudinal ectodermique dans la cloison.

Si tout est confusion chez les Scyphomédusaires dans la théorie de la primitivité du polype, les choses s'expliquent facilement, au contraire, si on applique à ce groupe les vues de CLAUS et de BROOKS : la méduse est phylogéniquement antérieure et le stade fixé a été secondairement intercalé. Rien de plus simple alors que la conservation chez ce polype, de quelques caractères médusaires ; c'est un cas analogue à celui de *Tubularia* et de *Dicoryne*, qui doivent aussi leurs anomalies de structure à l'hérédité d'un stade immédiatement antérieur et anormal. Chez le scyphopolype jeune, ces caractères de cloison, etc., sont plus marqués que chez le polype plus âgé ; à mesure qu'il vieillit, le scyphopolype perd tous ses caractères distinctifs et devient de plus en plus semblable à un polype hydraire ; cette anomalie a souvent intrigué ; elle se comprend immédiatement comme la conséquence à la fois de l'origine médusaire de ces caractères et de l'adaptation de plus en plus précise à la vie fixée, qui doit amener la régression graduelle de ces caractères médusaires. Ce fait a encore une autre portée : les cloisons tendant à disparaître chez le polype, les saccules de la méduse n'en sont pas la continuation évolutive directe.

Il y a toute une série d'autres conséquences. Il ne peut y avoir un groupe prémédusaire, et, en effet, il n'y a rien de comparable aux Eleuthéroblastes des Hydromédusaires ; mais il pourrait y avoir des prépolypaires et des propolypaires, et c'est ainsi qu'on peut considérer le plus exactement le groupe des Lucernaires, Méduses fixées, mais ayant conservé encore toute leur organisation médusaire. La fixation est devenue plus précoce, jusqu'à ce que cette fixation a eu lieu à la phase planula, supprimant entièrement la première phase médusaire libre, tout comme l'actinula de *Tubularia* a supprimé la première

phase fixée. Quand une phylogénie a pris, quitté, repris un genre de vie, c'est-à-dire quand il y a eu deux changements inverses, dont le dernier ramène au genre de vie primitif, l'ontogénie ne conserve que ce dernier changement et élimine le plus ancien. Cette suppression fait ressembler l'ontogénie des Scyphomédusaires à celle des Hydromédusaires, pour la succession des phases, malgré les origines tout à fait différentes. Pour les Méduses à existence isolée et libre, elles peuvent être des Prépolypaires; mais il y a également l'alternative qu'elles appartiennent au groupe plus élevé des Polypaires, la phase polype ayant été secondairement sautée, constituant un cas analogue à celui des Trachylides.

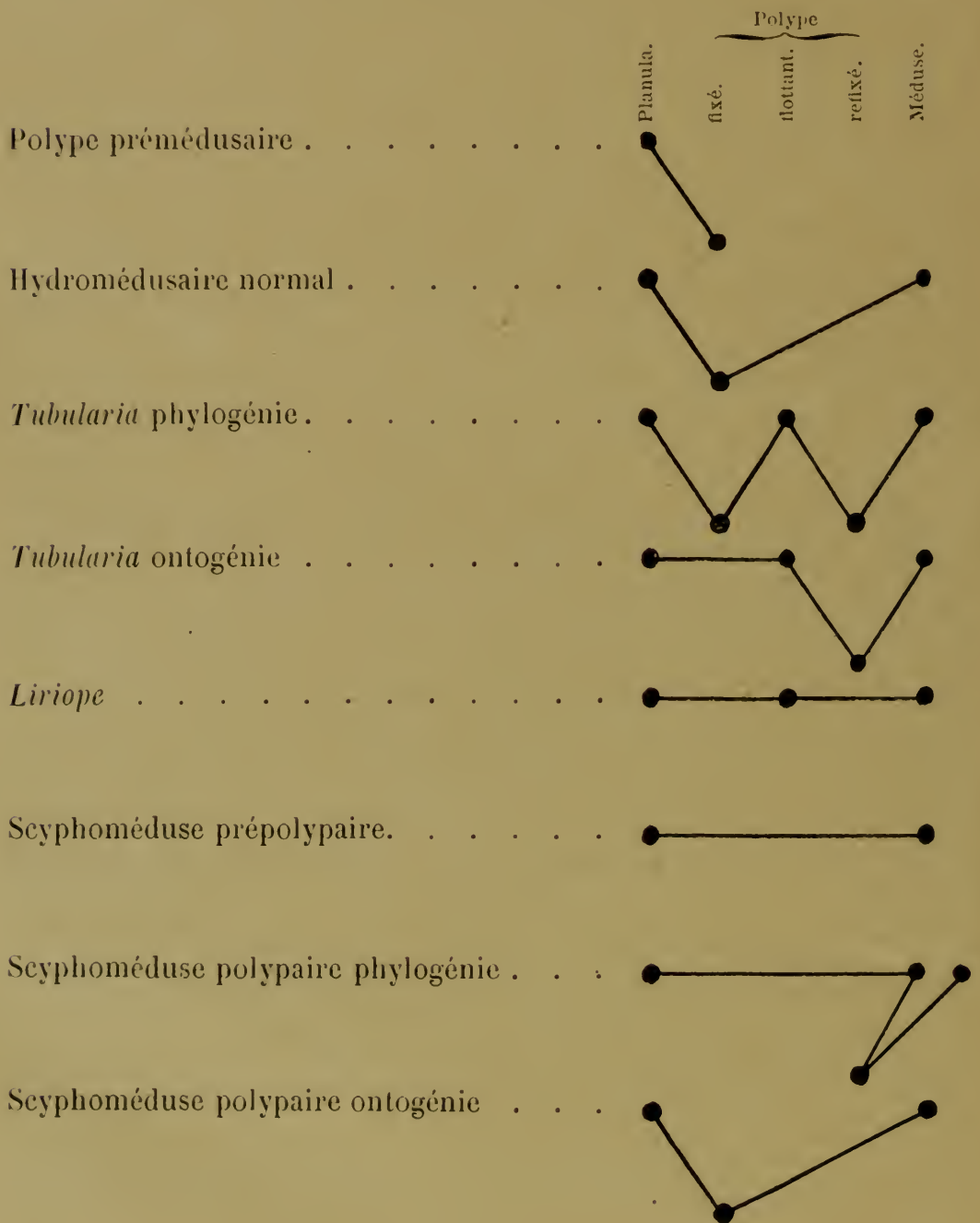
La faible importance du rôle du polype est un fait remarquable; jamais il ne devient sexué; la forme sexuée est toujours une méduse complètement développée, même quand elle est fixée. Le polype peut former des colonies, mais celles-ci sont toujours composées de quelques individus seulement, bien distincts et jamais en groupements branchus ou arborescents. Cette persistance du caractère d'individualisation peut être mis en rapport avec le fait que la méduse, individu unique à cause de la flottaison et ayant acquis un degré relativement élevé d'organisation, le polype qui résulte de sa fixation a la même individualité marquée, de sorte que l'effet ordinaire de la fixation, qui est la formation de colonies, ne peut pas se manifester aussi pleinement que chez les Hydromédusaires.

De même que le procédé de médusation par nodule est particulier aux Hydromédusaires, sans pourtant être général, de même chez les Scyphomédusaires il y a le procédé spécial de la strobilation. On peut concevoir la méduse se fixant pour se nourrir (comme le fait *Cassiopea*) et formant un pédoncule comme adaptation directe à la fixation. Cette formation de pédoncule est, en somme, la division du corps en deux régions, une grêle basilaire, une autre large étalée; le détachement de celle-ci donnerait à la fois la tige restante comme polype, et une méduse libre formée par strobilation, c'est-à-dire les particularités caractéristiques des Scyphomédusaires.

Le tableau ci-après en résume les divers rapports.

Il importe d'éviter ici une confusion qui pourrait se produire, si l'hypothèse n'était strictement limitée à son objet : les rapports entre polype et méduse chez les Scyphozoaires. Nous supposons que la méduse est antérieure et que par fixation secondaire le stade polype a été intercalé; mais nous laissons en dehors l'histoire antérieure de

cette méduse et surtout, nous ne prétendons pas trancher incidemment la question du genre de vie du premier coelentéré, s'il était libre ou fixé; cette question sera discutée plus tard (§ 27); probablement il y a eu un stade antérieur fixé, de sorte que les lignes de gauche des diagrammes pour Scyphoméduse prépolypaire et Scyphoméduse polypaire phylogénie, allant directement de planula à méduse, ne doivent pas être prises comme représentant réellement une évolution aussi directe.



V

REPRODUCTION.

19. — *Soma et cellules génitales.*

Les cellules toutes semblables qui constituent une colonie de Protozoaires finissent toutes par se multiplier; la colonie se résout en ses éléments, dont chacun fonctionne comme élément reproducteur. C'est un caractère important; par exemple, la *Salinella* de FRENZEL, si curieusement et si hautement organisée, se montre nettement Protozoaire par l'enkystement de deux individus et la conjugaison de toutes leurs cellules deux à deux.

Le Métazoaire a spécialisé aussi cette fonction. La plupart des cellules ont perdu ou tout au moins ne manifestent plus la faculté de reproduire un nouvel individu; seules, les cellules des glandes sexuelles ont maintenu ce pouvoir. De là, une distinction entre les cellules du corps en « soma », périssables — et les cellules sexuelles immortelles puisqu'elles se perpétuent. D'après WEISMANN, cette distinction serait des plus importantes et la toute première réalisée. Les faits chez les Cœlentérés ne viennent pas appuyer ces considérations théoriques. On n'a pas signalé, comme chez beaucoup de Vers, la mise à part au stade blastulaire de cellules pour les glandes génitales. Toutes les cellules à caractères embryonnaires indifférents semblent pouvoir, à l'occasion, se transformer en cellules sexuelles; une condition fort compréhensible est que la cellule n'est pas trop fortement spécialisée dans une autre direction. Rien d'étonnant, par exemple, à ce que les cellules neuro-musculaires ou les nématoblastes aient perdu la faculté ovigère; mais les cellules interstitielles peuvent se transformer en œuf, tout comme elles peuvent produire aussi les autres éléments histologiques différenciés. La transformation de ces cellules interstitielles de réserve en œufs et spermatozoïdes est un fait bien établi, notamment chez *Hydra*.

La fonction sexuelle est toutefois compatible avec une certaine spécialisation et il ne faut pas nécessairement l'absence de caractères marqués, l'indifférence histologique, pour permettre à une cellule de devenir sexuelle. C'est un des résultats importants du travail récent

de GOETTE, d'avoir démontré que des cellules tout à fait normales de l'une ou de l'autre couche, peuvent se transformer intégralement en produits sexuels. Les œufs se forment fréquemment par la division d'une cellule endodermique ordinaire; la division est transversale, c'est-à-dire que la cellule primitive est divisée en deux cellules filles superposées; celle qui est du côté de la surface libre devient une endodermique et garde sa situation épithéliale; la cellule profonde se loge dans la mésoglée et devient un œuf.

Non seulement toutes les cellules à caractères embryonnaires, mais aussi toutes les cellules normales des deux couches constituant l'animal, pourraient subir la transformation sexuelle et fonctionner comme chez les Protozoaires. Mais il y aurait entre la colonie protozoaire, et le Cœlentéré primitif, le Gastréade hypothétique de HAECKEL, deux différences essentielles. La différenciation sexuelle serait pleinement marquée, c'est-à-dire que la distinction en produits mâles et femelles, absente ou seulement ébauchée chez le Protozoaire, se serait accrue ici jusqu'à constituer des œufs et des spermatozoïdes typiques. La deuxième différence est le maintien de l'individualité de l'organisme. Quand une colonie protozoaire se multiplie, généralement c'est par licenciement de ses éléments composants et le groupement comme individu n'existe plus. Le Gastréade aurait conservé pour toutes ses cellules, tant ectodermiques qu'endodermiques, cette faculté de fonctionner comme éléments sexuels, mais quelques-unes seulement se transforment réellement ou en même temps; il en résulte la continuation de l'existence de l'individu. Cette restriction de la transformation sexuelle à quelques cellules seulement, en assurant la pérennité de l'individu, a probablement été une des causes les plus importantes, qui ont permis l'évolution progressive des Métazoaires.

20. — *Les cellules génitales et les feuillets.*

Il a été dit que ED. VAN BENEDEN chez *Hydractinia* a donné le nom d'organe testiculaire au nodule médusaire; le feuillet profond de cette invagination ectodermique, correspondant au recouvrement du manubrium, se transforme en une masse spermatique. Par contre, les ovules étaient manifestement des cellules de l'endoderme. Cette répartition des deux éléments sexuels entre les deux couches était un fait nouveau et imprévu; car on considérait généralement l'ébauche des

organes génitaux comme unique et neutre, le sexe étant déterminé plus tard par des causes encore inconnues. Or, ici il y a « une distinction originelle du testicule et de l'ovaire », encore intensifiée par cette répartition entre les deux couches. Si le fait pouvait être généralisé, il y aurait une distinction des plus importantes venant s'ajouter à la spécialisation des fonctions : l'ectoderme serait mâle et l'endoderme femelle. Quelques faits d'embryologie des Vertébrés semblaient pouvoir s'interpréter dans ce sens.

Peu de temps après, H. FOL apportait une confirmation, empruntant une valeur spéciale aux conditions de l'organisme considéré. Il s'agissait de la glande génitale des Ptéropodes, glande hermaphrodite comme le cas est fréquent chez les Mollusques, offrant donc œufs et spermatozoïdes produits par le même organe. Or, FOL trouvait l'ébauche de la glande hermaphrodite constituée par deux bourgeons cellulaires, l'un endo- l'autre ectodermique.

Le grand travail de WEISMANN (1883) est tout spécialement consacré à cette question de l'origine des produits sexuels chez les Hydromédusaires. A côté d'observations nombreuses, il y a une partie théorique très élaborée et dont voici les grandes lignes : l'origine des produits sexuels est toujours l'ectoderme et leur localisation primitive est le manubrium de la méduse ; la libération de la méduse a eu pour but de soustraire les individus reproducteurs aux ennemis des formes fixées, lesquels ennemis avaient acquis la prépondérance ; la re-fixation secondaire de la méduse a eu pour but de soustraire les individus reproducteurs aux ennemis libres, devenus à leur tour trop pressants ; cette fixation ou ce manque de libération est connexe avec une maturation sexuelle précoce (pédogénèse) et alors il doit s'être produit un déplacement du lieu de formation des produits sexuels, les œufs et les cellules mères des spermatozoïdes se formant non plus dans l'ectoderme manubrial, mais ailleurs, sur le corps du blastostyle ou même dans le coenenchyme ; mais le manubrium reste le lieu de maturation et pour y arriver, les cellules doivent voyager ; une partie de ce parcours a lieu dans l'endoderme et les cellules sexuelles peuvent facilement passer d'une couche à l'autre à travers la mésoglée. La migration phylogénique, c'est-à-dire le déplacement du lieu de formation sur le corps du polype ou sur le coenenchyme, a été rendue possible par la fixation ; réciproquement, la migration ontogénique (en sens inverse) et la séparation des lieux de formation et de maturation indiquent un ancêtre méduse et peuvent donc servir à

déterminer la nature morphologique de bourgeons fortement régressés, même à défaut de tous autres caractères anatomiques.

La première assertion, l'origine ectodermique constante serait un fait d'observation; les quelques exceptions apparentes ne pourraient prévaloir contre la généralité et devraient être considérées comme des migrations très précoces, les cellules transformées, soi-disant endodermiques, étant en réalité des ectodermiques ayant émigré. Comme nous l'avons dit au paragraphe précédent, GOETTE a nettement démontré le contraire et dans les cas signalés par lui, d'origine endodermique, il n'y a pas le moindre indice permettant de révoquer en doute cette origine. En outre, ces exceptions ne sont pas si rares, surtout pour les produits femelles, les œufs, et GOETTE mentionne spécialement que la répartition des produits sexuels pour ce qui concerne leur origine réelle, est souvent conforme à l'idée de ED. VAN BENEDEEN.

Une conséquence de cette hypothèse de l'origine ectodermique, combinée avec cette autre idée de WEISMANN sur la distinction entre soma et cellules génitales est, que le « plasma germinatif » qui seul assure la continuation de l'espèce, sexuellement ou asexuellement, doit chez les Hydromédusaires, se trouver uniquement dans l'ectoderme; l'endoderme ne doit pas pouvoir contribuer, non seulement à la production des cellules sexuelles, mais aussi dans la formation des nouveaux individus par bourgeonnement. Cette conclusion aurait été vérifiée et reconnue exacte : chez *Hydra*, au sommet du bourgeon, la lame mésogléenne disparaîtrait, livrant passage à une invasion de cellules ectodermiques, qui constitueraient l'endoderme du polype bourgeonné, les endodermiques primitives étant phagocytées. Malheureusement, cette confirmation si complète et si opportune était d'un élève de Weismann et de divers côtés, les résultats ont été formellement contredits; ils ne peuvent donc pas être retenus.

Pour la migration des cellules sexuelles, de leur endroit de formation vers leur lieu de maturation, WEISMANN invoque leur mouvement spontané amœboïde; il dessine des œufs en train de percer la mésoglée à moitié dans une couche et à moitié dans l'autre. GOETTE n'a pas eu la chance de surprendre les cellules en flagrant délit d'effraction histologique; il ne nie toutefois pas le déplacement par mouvement autonome, mais veut beaucoup restreindre son rôle; le déplacement serait apparent et une conséquence de la croissance inégale des régions cellulaires du blastostyle et du bourgeon. Le

passage d'une couche à l'autre ne se ferait pas non plus par une perforation, mais par isolement graduel de la cellule d'avec la couche qui l'a produite. Par exemple, une cellule œuf, résultée de la division en deux d'une cellule endodermique (toujours la moitié basilaire), fait graduellement saillie dans la mésoglée, fait même bosser vers l'extérieur l'ectoderme, tandis que l'endoderme se rétablit et passe sans être déprimé; l'œuf semble anatomiquement dans l'ectoderme, mais est histologiquement dans la mésoglée. On pourrait admettre que la migration des cellules sexuelles se fait à la fois par mouvement amœboïde et par poussée de croissance des régions voisines, WEISMANN ayant peut-être quelque peu surtaxé le rôle du mouvement spontané et GOETTE celui de la poussée de croissance.

WEISMANN prétend que la voie suivie par les cellules dans leur trajet du lieu de formation au lieu de maturation est toujours le même; ce détail acquiert une certaine importance par l'explication qu'il en donne. Il prétend que cette migration ontogénique est la répétition, mais en sens inverse, de la migration phylogénique, de même que les voies régulières pour la migration des oiseaux actuellement suivies, auraient été déterminées par la configuration des continents avec époques géologiques antérieures, quand les ancêtres ont commencé à changer périodiquement de climat. Les cellules sexuelles des Hydromédusaires auraient conservé sous forme d'instinct de direction, l'habitude de ce parcours, et voilà pourquoi il est toujours le même. Comme toujours avec WEISMANN, l'explication est très ingénieuse, mais il est plus difficile de lui reconnaître d'autres qualités. Quant aux faits en eux-mêmes, GOETTE outre qu'il réduit considérablement la part d'activité spontanée des cellules, trouve les voies les plus diverses, tous les chemins possibles étant utilisés.

Pour HAECKEL (*Systematische Phylogenie*), les cellules de l'endoderme de la Gastréa, pourraient se transformer en œufs et en spermatozoïdes, mais il ajoute que probablement l'ectoderme avait la même faculté. Pourquoi ne pas dire tout simplement que la transformation sexuelle était possible pour les deux couches? C'est que HAECKEL conçoit le cœlome qui se formera ultérieurement dans l'évolution, comme primitivement un gonocœle dérivé de l'archenteron, ce qui ne se comprend qu'avec des produits sexuels endodermiques. En second lieu, il y a dans le groupe des Cœlentérés, les

Hydriaires et consorts à produits génitaux ectodermiques et les Scyphozaires avec produits endodermiques (classification en *Exoarii* et *Endoarii* de RAPP, 1829); phylogéniquement, cette différence peut le mieux se comprendre comme une divergence d'un état primitif, où les deux dispositions coexistaient; de là cette réserve ou rectification, qui change complètement le sens de la première affirmation.

21. — *Reproduction agame.*

La constance du nombre des individus d'une espèce dans un district suppose que tout parent, dans tout le cours de son existence, ne parvient qu'à fournir un seul rejeton adulte; tous les autres jeunes produits sont éliminés par les causes de destruction; la fécondité et la durée de vie du parent doivent être réglées de façon à obtenir ce résultat, faute de quoi l'espèce ne pourrait se maintenir (WEISMANN). Le stade adulte sexuellement mûr est le seul qui compte; un individu détruit au tout premier moment de son existence, encore à l'état d'œuf, ou bien après toute son évolution au moment où il allait pouvoir se reproduire, c'est pour l'espèce, la même chose; elle ne retire aucun avantage de l'existence plus longue, car il lui faut tout ou rien; au contraire, l'adolescent détruit a pendant toute son existence inutilement occupé une place précieuse. Toutes les chances de perte, à tous les stades de l'évolution individuelle, doivent être compensées par la génération sexuelle.

Or, on peut admettre théoriquement que, dans certaines circonstances, la multiplication sexuelle pourrait devenir insuffisante; et, en tout cas, il semble qu'il y aurait avantage à utiliser aussi les stades préliminaires pour la multiplication du nombre des individus. C'est le rôle de la génération agame. Dans chaque cas, il importe de déterminer à quel stade ontogénique se manifeste cette multiplication asexuée et quelles sont les particularités des mœurs et du genre de vie à mettre en rapport logique avec cette faculté de reproduction supplémentaire.

Le premier stade évolutif est celui de l'œuf, stade unicellulaire et le développement consiste en la production de cellules nouvelles par division de cette cellule primitive. Dès lors il y a possibilité de multiplication agame dès la première division cellulaire, car il suffirait aux deux premiers blastomères de se séparer ou d'évoluer séparément pour produire deux individus au lieu d'un seul. Une telle séparation a

pu être réalisée expérimentalement avec le résultat voulu, sur les œufs de plusieurs espèces d'animaux ; on considère certains jumeaux, non comme résultant de deux œufs simultanément fécondés, mais comme résultant d'un seul œuf divisé (mais le stade embryologique auquel se fait la séparation reste indéterminé). Comme procédé normal de multiplication agame, l'isolement des premiers blastomères ne semble pas exister. — A une certaine époque, des zoologistes ont pensé que l'œuf pouvait se diviser en plusieurs autres œufs, capables de donner chacun un individu. Dans les sporosacs à plusieurs œufs de *Hydractinia*, P.-J. VAN BENEDEN voyait un œuf unique, mais à « vitellus divisé » ; il faut tenir compte de l'époque (vers 1840) quand la théorie cellulaire était toute récente. L'œuf des Salpes donne une colonie de plusieurs individus ; c'est un cas de bourgeonnement précoce sur l'individu primitif unique, avant l'éclosion.

Le stade le plus jeune auquel une multiplication par division est probable est le stade morula, après la troisième division. Le cas a été signalé chez la Méduse *Turritopsis*, Polype *Dendroclava* (étudié récemment à nouveau par RITTENHAUSEN, BULL. BOSTON SOC. NAT. HIST., vol. 33, n° 8, september 1907). Il y a deux divisions méridiennes en croix donnant quatre cellules, puis une division équatoriale donnant huit cellules, en deux étages ; dans l'un de ces étages, les cellules s'écartent du plan médian, deux vont à gauche, deux à droite, se mettent en dehors, sur le même plan que les quatre de l'étage non affecté ; il se forme ainsi une plaque de huit cellules en deux groupes de quatre. Le nombre des cellules augmente par des divisions irrégulières et les deux groupes ne sont souvent unis que par une seule cellule. RITTENHAUSEN n'a pas vu la séparation spontanée des deux groupes, il l'a réalisée expérimentalement et a obtenu des larves normales ; mais il ne doute pas que dans la nature, les mouvements de l'eau ne doivent souvent amener cette séparation. Pour que cela soit vrai, il faut deux conditions : les cellules doivent être fort lâchement unies et dans les premières divisions, elles doivent toutes rester semblables, il ne peut pas y avoir une distinction précoce en micromères, ectodermiques et macromères endodermiques. Or, ces deux conditions sont réalisées. L'auteur insiste sur la première dont l'influence est évidente ; mais il n'a pas signalé le rapport logique de la séparation avec l'égalité des blastomères. — Il rappelle que HARGIST (1900 et 1904) a fait des constatations analogues chez *Pennaria tiarella* et METSCHNIKOW (1886) chez *Oceana armata*.

Mais dans ce dernier cas, il ne s'agit plus d'un amas de cellules, c'est-à-dire du stade morula; il y aurait une cavité, donc le stade blastula. — Une particularité de *Turritopsis*, plus que probablement en rapport avec cette multiplication au premier stade ontogénique, est le nombre extrêmement réduit des œufs (oligovie) : une trentaine par femelle; pour compenser cette insuffisance d'œufs, il fallait cette multiplication, non pas à un stade quelconque, mais aux tous premiers stades; une multiplication à des stades ultérieurs peut avoir ses avantages et est du reste réalisée au stade Polype, mais n'est plus alors une compensation directe de l'oligovie.

Au stade planula, il y a deux cas exceptionnellement remarquables de division. Le parasite des œufs du Sterlet, l'Esturgeon du Volga, *Polypodium*, allonge la planula en un tube, sur lequel se forment des Polypes. L'autre cas est celui de l'organisme énigmatique *Trichoplax*, qui a été l'objet de tant d'interprétations et qui est tout simplement la planula fortement aplatie et adaptée à la vie rampante (différenciation de faces dorsale et ventrale) de la Méduse hydraire *Eleutheria*. C'est KRUMBACH (1907) qui a démontré cette relation (VOIR NEREISHEIMER, Zool. CENTRALBLATT, 1908, p. 258). Il est probable que *Treptoplax*, l'autre Mésenchymien, ne tardera pas non plus à être rattaché à un Hydromédusaire.

Au stade de Polype fixé, la multiplication agame est quasi générale. Le groupe supérieur des Cérianthes est le seul où elle manque constamment. Des deux genres primitifs des Octocoralliaires, les seuls restant des individus isolés, *Hartea* et *Haimea*, ce dernier ne présenterait pas le bourgeonnement.

Au stade Méduse, des bourgeons peuvent se produire sur le manubrium et sur le bord ombrelleaire; la polygastrie de *Gastroblasta* peut être considérée comme une multiplication partielle. Tous ces cas sont rares; mais chez les Siphonophores (rattachés d'ordinaire aux Méduses) la multiplication est générale. Par contre, chez les Cténo-phores, phylogéniquement des Méduses fortement spécialisées, elle est absolument absente.

Il résulte de cet exposé que tous les stades peuvent être utilisés, mais qu'ils ne le sont pas tous également; le stade de prédilection est celui de Polype fixé. Chaque stade produit son semblable (§ 28), toutefois il faut faire des réserves pour les Siphonophores et *Gastroblasta*. La répartition de la faculté de multiplication parmi les divers groupes des Cœlentérés, montre que les groupes supérieurs en

sont dépourvus (Cérianthes chez les Polypes, Clénophores chez les Méduses).

La répartition dans les groupes autres que les Cœlentérés montre également l'importance de la fixation (Spongiaires, Bryozoaires, Ascidies), du parasitisme (Trématodes, Cestodes), l'absence dans les groupes supérieurs (Arthropodes, Mollusques, Vertébrés). Chez les Crustacés d'eau douce soumis au danger de la dessiccation, les Insectes parasites, la multiplication agame n'est plus une division ou un bourgeonnement, mais prend la forme de la parthénogénèse.

Le parasitisme est très rare chez les Cœlentérés, n'acquiert une certaine importance que dans le groupe des Narcoméduses, aussi est-ce dans ce groupe qu'on a, à presque tous les stades ontogéniques, un bourgeonnement intense, et ces stades eux-mêmes sont structurellement fortement modifiés et peu distincts. Une singularité du parasitisme dans ce cas, comme aussi de *Polypodium*, est que les stades larvaires seuls sont parasites, le stade adulte menant une vie indépendante, normale, s'alimentant par capture de proies.

22. — Colonies.

Quand les produits de la multiplication agame, au lieu de se libérer, ne se détachent pas et se développent en nouveaux individus, tout en restant en continuité organique avec le parent, il y a formation d'une colonie. La colonie constitue une communauté dont tous les membres sont solidaires, travaillent pour les autres et profitent du travail des autres; à la vie de l'individu s'est substituée la vie de l'ensemble. Cette substitution est surtout importante pour la question de longévité; les polypes peuvent avoir une vie courte, ne se reproduire sexuellement qu'une seule fois; la colonie persiste et transforme le polype éphémère en un organisme pérenne; des générations nouvelles agames viennent constamment remplacer les anciennes.

La colonie est un assemblage d'individus primitivement tous semblables et faisant tous les mêmes choses. C'est une règle sans exceptions que la multiplicité des éléments composants amène rapidement le progrès de la spécialisation des fonctions, qui se traduit anatomiquement par le polymorphisme; les polypes deviennent différents les uns des autres. La spécialisation la plus générale est celle des polypes producteurs de méduses, les blastostyles (§ 28). Chez quelques Gymnoblastes, il y a aussi des polypes fonctionnant comme tenta-

cules, les dactylozoïdes de *Podocoryne* et d'*Hydractinia*; ils sont un caractère constant et dominant chez *Millepora* et les Stylastérides. Les nématophores des Plumularides, les siphonozoïdes des Coralliaires sont également des polypes modifiés. La diversité atteint son maximum dans les colonies flottantes de Siphonophores.

Tout aussi important que leur diversité, est le groupement des éléments, car il peut amener la constitution d'individualités d'ordre supérieur, par exemple les cyclosystèmes des Stylastérides, les *Ersia* et *Eudoxia* des Siphonophores. — Comme contre-partie à ce groupement d'éléments primitivement isolés (dans la colonie) et distants, il y a la dissociation de l'individu en ses divers organes, dont chacun devient un élément individuel de la colonie. HUXLEY considérait les Siphonophores comme des Méduses aussi fragmentées et qui auraient isolé l'ombrelle, le manubrium, les tentacules. Pour une application intégrale, cette théorie est certainement exagérée, mais quelques particularités semblent réellement pouvoir s'expliquer de cette manière. La larve « Siphonula » correspond encore à un seul individu médusaire, mais l'ombrelle est ouverte latéralement par une fente radiaire à travers laquelle fait saillie le siphon ou manubrium; ultérieurement les deux portions de cette Méduse primitive sont dissociées et ont un sort différent. Chez *Anthophysa*, les bractées sont par groupe de quatre; « cette structure quadripartite est peut-être explicable par la supposition que chaque bractée est primitivement le quadrant d'une ombrelle quadripartite; d'autant plus que le nombre des bractées est environ quatre fois plus grand que le nombre des siphons » (HAECKEL, CHALLENGER, p. 271). Chez l'hexacoralliaire *Schizopathes*, chaque individu polype s'est scindé en trois parties, une médiane avec bouche, mais stérile, deux extrêmes astomes et fertiles; la structure intermédiaire de *Paranthipathes* ne laisse aucun doute sur l'exactitude de cette interprétation.

La colonie elle-même, comme ensemble, constitue une individualité supérieure. Souvent cette individualité est peu marquée; l'ensemble des Polypes, portés sur un même système de stolons rampants de *Cornularia*, donne à peu près autant l'impression d'une unité, que l'ensemble des brins d'herbe d'une pelouse; les colonies encroûtantes en général n'ont pas de forme définie, épousant la surface de support; toutefois la localisation des dactylozoïdes au bord de la colonie chez *Hydractinia* donne une délimitation assez nette. Beaucoup de colonies sont des masses confuses, amorphes ou des arborescences tout à fait

irrégulières; d'autres ont une forme constante et définie, avec une certaine régularité des parties (Sertulaires). La liberté (non soudé au support) ou mieux encore, la flottaison exalte le caractère d'individualité (PERRIER); par exemple, les Pennatulides fichés dans la vase; les *Veleva* et *Porpita*, tout à fait libres, étaient encore pour Cuvier des Méduses.

Pour l'occupation de l'espace voisin, la situation des bourgeons sur le polype-mère n'est pas indifférente. Prenons le cas qui semble le plus normal, la localisation des bourgeons sur la partie cylindrique, à une certaine hauteur au-dessus de la base de fixation. On peut concevoir un bourgeon s'allongeant et s'incurvant vers le bas jusqu'à toucher le sol; la fixation sera réalisée, mais non la formation d'un nouvel individu, car le bout distal du bourgeon ne peut pas devenir la bouche avec une couronne tentaculaire, puisque ce bout se fixe et ne peut donner que le pôle aboral. Si on admet ceci, alors il faut mettre la formation orale au bout proximal du bourgeon; or, c'est le bout par lequel il est attaché au parent, cette formation orale entraînerait la séparation, on aurait deux polypes isolés, mais non deux individus en continuité organique. La bouche devrait se former sur le trajet du bourgeon, latéralement, et le polype ainsi formé ressemblerait à un bourgeon de deuxième génération, le bourgeon primitif ne s'organisant pas lui-même et jouant le rôle d'un simple stolon.

Ce raisonnement n'est pas purement imaginaire. Dans le travail cité sur *Gonionema*, PERKINS a suivi un bourgeon « étiré comme une longue digitation, son bout distal pendant presque jusqu'au sol... Après séparation d'avec le Polype, ce bourgeon se fixa immédiatement par son extrémité primitivement libre ou distale » (p. 769) et forma sa bouche et ses tentacules à l'autre extrémité. Il faut remarquer pourtant que ce cas est exceptionnel; normalement, les bourgeons deviennent libres et ne se fixent qu'après trois ou quatre jours; il n'est pas dit par quel bout. Mais chez *Cassiopea xamachana*, une Scyphoméduse, des bourgeons en tout semblables formés sur le scyphopolype ou scyphostome, deviennent oraux par leur bout primitivement proximal ou attaché. Le même fait a été signalé pour *Cotylorhiza* (Rhizostome) et *Aurelia* (FRIEDEMANN, 1902), et est mentionné par PERKINS comme ordinaire chez les autres formes (de scyphostomes?) (1). Il pourrait être expliqué comme suit : le bour-

(1) Dans ce travail de PERKINS, page 766, il est dit que les bourgeons sur la

geon se fixait au sol par son bout distal, puis se libérait du parent et formait sa bouche à l'extrémité primitive de communication; le bourgeonnement servait uniquement au peuplement de la surface voisine; par détachement précoce ou fixation retardée, le bourgeon a été libéré et adapté à la dissémination au loin, il a pris la structure de la planula, même de planula pleine (PERKINS, p. 768). Le cas de *Gonionema*, observé par PERKINS, aurait été un individu atavique. — Les bourgeons où l'extrémité libre devient la bouche (comme tous les Hydromédusaires) avaient pour destination de rester attachés au parent pour former une colonie dressée, ramifiée.

Le problème d'occuper l'espace voisin par de nouveaux individus en communication entre eux, peut être résolu de la façon la plus simple en localisant les bourgeons tout à fait à la base du polype, en les faisant rampants et adhérents au support sur toute leur longueur, redressant uniquement leur partie distale qui doit devenir le polype. Mais le plus souvent le polype présente déjà à cet endroit l'hydrorhize, servant à la fixation et réalisant pour cette fonction, précisément les conditions d'étalement et d'adhérence. C'est donc un organe prédestiné pour cumuler, avec sa fonction primitive de fixation, aussi celle de prolifération, de stolon et produire les bourgeons. Sans aucune signification morphologique (écartant les homologues médusaires de METSCHNIKOW), fonctionnellement assez accessoire pour les formes restant individuelles, l'hydrorhize devient un organe important pour les colonies, et souvent sa formation ontogénique est précoce : la planula se couche et devient une hydrorhize, sur laquelle le premier polype se forme comme un bourgeon, donnant lieu naturellement aux plus singulières interprétations dans les notions d'individualité et de génération alternante. — On peut interpréter comme étant aussi un cas de précocité, la formation de digitations avant le détachement de la partie supérieure chez un polype se divisant transversalement (*Stylactis*, CLARKE, MEMOIRS BOSTON SOC. NAT. HIST., III, n° IV, 1882). — Chez *Campanularia caliculata*, les

Larve de *Culina* « sont attachés au parent par l'extrémité orale », le travail de BROOKS (1886) est cité. Or, les figures de BROOKS montrent nettement l'attache aborale.

LACAZE-DUTHIERS (1893) a vu un Scyphistoma indéterminé allonger un stolon portant au bout un bourgeon, lequel se fixait au verre, développait ses tentacules, et s'isolait par disparition du stolon.

stolons sont ramifiés, intimement adhérents au support et garnis de polypes rapprochés. Quand les stolons arrivent au bord du support, par exemple une algue, ils s'accroissent dans l'eau en filaments longs, minces, ramifiés, pelotonés (rhizomanie) et sans former des polypes. Quand on met la colonie dans de l'eau tranquille et qu'on fournit un support, la formation de polypes reprend (GIARD, 1898).

La forme la plus simple d'hydrorhize stoloniale est celle de tubes rampants isolés, rayonnant de la base du polype; la forme la plus simple de colonie est la formation de place en place, sur ces stolons, de polypes épars et autrement distincts; c'est l'organisation de *Cornularia*, le plus simple des Octocoralliaires coloniales. L'appareil stoloniale est peu apparent; plusieurs espèces (*Coryne*, *Clava*, hydriques) ont été prises d'abord pour des individus isolés; M. SARRS (1859) a reconnu qu'ils « proliféraient par leur base » et formaient, par conséquent, non seulement des groupes d'individus, mais des colonies. La direction d'évolution peut se deviner: il va y avoir complication, par aggrégation de ces éléments séparés; les tubes hydrorhizaires vont se grouper en faisceaux, les polypes aussi. Toutefois, il est douteux que le procédé mécanique ait été réellement la juxtaposition secondaire d'éléments primitivement isolés complètement formés; ç'aura été plus probablement formation hâtive de nouveaux éléments et leur séparation incomplète. Par exemple, un nouveau stolon se forme comme canal endodermique unique et s'engage dans un stolon préexistant; le résultat final sera comme un dédoublement du canal endodermique primitivement simple, un stolon polysiphonné. De même, les bourgeons de polypes, en se formant de plus en plus vite sur les stolons, c'est-à-dire de plus en plus près les uns des autres, arriveront à confondre leur ectoderme, puis leur mésogée. L'hydrorhize peut se compliquer davantage par l'anastomose des canaux, leur rapprochement en une croûte continue, l'épaississement de cette croûte par la superposition d'étages successifs; dans la masse ainsi épaissie, sont réservées des loges pour la rétractation des polypes.

La colonie, formée par l'utilisation de l'hydrorhize comme appareil stoloniale prolifère, doit être appliquée étroitement au support, en épouser le contour et les accidents de surface: elle sera strictement encroûtante. Elle pourra utiliser toute la surface disponible, mais sera limitée par les deux dimensions de cette surface; pour pouvoir utiliser aussi la troisième dimension, la colonie d'horizontale doit

devenir dressée, d'encroûtante arborescente. Il suffira d'un minimum de surface, juste ce qu'il faut pour ancrer la base du tronc, pour supporter une colonie beaucoup plus importante comme nombre d'individus que ce que pourrait loger une surface beaucoup plus considérable. Il y a donc pour les colonies un immense avantage à pouvoir s'élever au-dessus du support, pour s'épanouir en pleine eau. Le problème est absolument identique à celui des rapports du végétal avec le sol et l'air et la lumière, et le résultat est exactement le même; de là, le port arborescent des Polypes, qui a induit en erreur les premiers naturalistes et amené en partie la dénomination de Zoophyte (§ 4).

L'importance du résultat à atteindre fait comprendre la variété des moyens mis en œuvre. Le groupement des polypes par aggrégation, dont il a été question plus haut, donne des accumulations massives s'élevant au-dessus du support, les cavités des polypes individuels étant excessivement allongées dans la masse commune; c'est la structure des Alcyonaires. Le mode le plus simple semble être l'allongement indéfini du premier polype, celui résultant de la planula fixée, l'oozoïte (l'individu provenant de l'œuf), émettant à mesure qu'il s'allonge et à diverses hauteurs, des bourgeons se développant à leur tour en branches. Les colonies ramifiées des Polypes hydro-médusaires ont généralement cette morphologie. Beaucoup de colonies branchues de Coralliaires proviennent également d'un individu primitif, leur appareil de fixation ou hydrorhize est l'étalement basilaire d'un seul polype, de l'oozoïte; mais les cavités archentériques ne communiquent pas directement les unes avec les autres; les communications se font par l'intermédiaire d'un système de canaux endodermiques interposés, circulant dans l'épaisseur de la mésogée. Ces canaux sont à interpréter comme des tubes stloniaires internes, ce qui ramène la structure de ces colonies à celle de colonies hydrorhizaires encroûtantes; les stolons, au lieu de sortir directement du corps et au ras du support, remontent pendant quelque temps parallèlement à la cavité archentérique du polype, ce qui élève le bourgeon qu'ils portent à une certaine hauteur sur le polype-mère, simulant ainsi extérieurement un bourgeonnement direct.

Dans une colonie encroûtante idéalement régulière, bien horizontale et dans une eau courante de direction constante, la région d'amont recevant directement le courant avec les matériaux nutritifs en suspension, est privilégiée par rapport aux régions d'aval ne rece-

vant qu'une eau de plus en plus dépouillée ; pour compenser les inégalités et mettre tous les éléments de la colonie dans la situation de recevoir l'impact d'eau fraîche, il faudrait incliner la colonie par relèvement du côté aval ; l'efficacité sera proportionnelle à l'inclinaison et maximum quand le plan de la colonie sera perpendiculaire au courant, c'est-à-dire quand la colonie d'horizontale sera devenue verticale. L'effet sera comme si la croûte s'était détachée de la surface, sauf au bord amont, autour duquel comme autour d'une charnière, elle aurait tourné de 90 degrés, présentant au courant sa face primitivement supérieure avec les zoïdes, la face aval correspondant avec la face primitivement inférieure en contact avec le support et naturellement dépourvue de zoïdes, stérile. Naturellement aussi, la forme est celle d'une lame dressée et s'il y a des ramifications, elles sont plates également et dans le plan de la lame : le port est flabelliforme, comme un éventail.

Ce redressement de la colonie, avantageux comparativement à la disposition encroûtante et pour l'utilisation du courant nutritif, n'est pas sans présenter des inconvénients, dont le plus apparent est la fragilité : la lame se présente normalement au courant, de façon que la force d'impact a son effet maximum. En outre, l'eau frappant les parties centrales doit s'échapper en rayonnant ou bien constituera une zone d'eau morte, sans mouvement. Aussi la disposition en larges lames dressées caractérise-t-elle les termes inférieurs des séries d'évolution et les termes ultérieurs montrent-ils une tendance manifeste à réduire les surfaces, arrondir les branches mais à les multiplier pour compenser la réduction de surface, ou à la fenestration, de manière à permettre la facile circulation de l'eau. Souvent le port flabelliforme est maintenu, c'est-à-dire que les nombreuses branches plus ou moins arrondies et grêles sont étalées dans un même plan ; d'autres fois les ramifications se font dans toutes les directions et le port est réellement arborescent. Telle serait l'interprétation à donner de *Corallium*, mais avec une particularité dans le mode de formation : l'égalité des diamètres transverses des branches ne résulterait pas de l'épaississement d'une lame plate, mais de son incurvation, la face polypaire en dehors, la face stérile en dedans, le creux axial ainsi formé, secondairement comblé par un dépôt squelettique. La forme intermédiaire *Solenocaulon* montre nettement le procédé ; mais HICKSON (CAMBR. NAT. HIST., p. 350) dit de ce genre « que le caractère tubuleux du tronc et des branches est probablement causé par

l'activité d'un Crustacé, *Alpheus*, et peut être considéré comme une formation de la nature des galles ».

Il est probable que la libération du bourgeon est le mode primitif de multiplication agame; mais le maintien de la connection avec le parent est un fait de même ordre que la fixité des méduses, si facile à réaliser qu'il a dû se produire un grand nombre de fois, d'une façon indépendante. La formation coloniale aura été polyphylétique. Il y a plusieurs modes de formation des colonies, et des formes voisines ont pu adopter des modes différents; mais cette conclusion devra probablement en fait subir une restriction; il doit y avoir entre les divers modes de formation coloniale et certains détails de structure des divers Polypes, tantôt des corrélations favorables, tantôt, au contraire, des incompatibilités. Pourquoi n'y a-t-il pas de colonies de scyphistomas? Pourquoi tous les Octocoralliaires sont-ils stolonaires et les Actiniaires isolés? Ces incompatibilités doivent réduire le nombre des séries divergentes pouvant sortir d'une même forme ancestrale, mais en permettre quelques-unes. Les modes de formation, tout en étant nombreux, ne sont pas en nombre illimité; des genres très éloignés peuvent adopter des modes identiques. Divergence de formes apparentées, convergence de formes éloignées, doivent produire une complication difficile à débrouiller. Pour la morphologie des formations coloniales chez les Octocoralliaires, voir BOURNE (RAY LANKESTER), excellent résumé, et STUDER et WRIGHT, CHALLENGER, vol. XXXI, *Alcyonaria*.

Une condition indispensable pour les colonies dressées est une rigidité suffisante : formations squelettiques.

VI

EMBRYOLOGIE.

23. — *Notions générales.*

Les stades embryologiques généralement admis sont : œuf, morula, blastula, gastrula, correspondant aux stades ancestraux cellule unique, moréa, blastéa, gastréa, en vertu de la « loi biogénétique

fondamentale » d'hérédité, que l'ontogénie est un tableau de la phylogénie. Ces notions et ces termes sont de HAECKEL; cette loi a été attaquée assez vivement dans ces dernières années; elle reste une conséquence nécessaire de l'idée d'évolution et la seule explication possible des phénomènes.

Il importe de préciser l'idée qu'on doit se faire de ces ancêtres comme organismes ayant vécu. Les trois premiers stades phylogéniques sont à classer comme protozoaires; le premier, auquel correspond l'œuf, est un protozoaire unicellulaire; les deux autres sont des colonies de protozoaires non différenciés; la gastréa est le premier organisme différencié, le premier métazoaire.

Il importe de préciser, dans la mesure du possible, les rapports de ces organismes ancestraux avec le milieu, c'est-à-dire le genre de vie. On ne peut rien dire au sujet du premier stade unicellulaire, et pas beaucoup au sujet du deuxième stade moréa, si ce n'est un recours à l'avantage général du groupement colonial, augmentant la taille, etc. La structure du stade blastéa, arrangement en épithélium continu autour d'une cavité remplie de gélatine peu dense, semble être une adaptation à la flottaison; la blastéa ne se conçoit que libre et cette liberté a fait ressortir l'individualité de l'ensemble. La gastréa est une adaptation à la macrophagie.

Il importe de préciser comment les modifications se sont produites, c'est-à-dire de déterminer le procédé d'évolution. La formation de la moréa aux dépens du protozoaire unicellulaire est une multiplication agame avec non-séparation des produits, comme pour toute formation coloniale. La formation de la blastéa est un simple boursoufflement par accumulation centrale des produits sécrétés. La gastréa est la blastéa invaginée. Le tableau suivant résume ces données :

STADES		PROCÉDES.	ADAPTATIONS.
ONTOGÉNIQUES.	PHYLOGÉNIQUES.		
Œuf.	Protozoaire.	Multiplication agame. Boursoufflement. Invagination.	Colonie.
Moréa.	Colonie amorphe.		Vie planctonique.
Blastéa.	Colonie sphérique.		Macrophagie.
Gastréa.	Cœlentéré.		

L'ontogénie est un tableau de la phylogénie, mais raccourci à cause de la différence de durée et modifié par les nécessités d'adaptation des stades larvaires. A côté de caractères ancestraux dits palinogéniques, il y en aura de nouveaux, dits cénogéniques. Les modifications cénogéniques peuvent porter à la fois sur les structures elles-mêmes, ou sur les procédés; le passage d'un stade à l'autre, la réalisation d'une structure réellement ancestrale, peut cependant se faire embryologiquement de plusieurs façons, dont naturellement une seule est ancestrale, les autres étant cénogéniques. Leur distinction est généralement fort difficile. Quelque peu instinctivement on se laisse guider par la plus grande fréquence alors que la qualité des faits importe plus que leur quantité, par exemple, les procédés chez les formes archaïques peu nombreuses, ont plus de chance d'être les primitifs. De même, il y a une tendance à faire choix des procédés les plus simples, alors que précisément leur simplicité même devrait éveiller des suspicions, car la cénogénèse vise généralement à raccourcir et à simplifier, ce qui fait qu'entre deux procédés, le plus long et le plus compliqué ne se comprend que comme un héritage.

D'un autre côté, l'ontogénie peut se compliquer et s'allonger par l'intercalation de stades larvaires entièrement cénogéniques et d'adaptation spéciale; on a considéré de cette façon plusieurs stades chez les Insectes, et pareille explication a été donnée plus haut pour le stade hydraire des scyphoméduses (§ 18). La distinction n'est pas toujours facile et il y a ici également le danger de généraliser indûment; tout stade intercalé ne peut se comprendre que par son utilité (pas toujours connue); mais il n'en résulte nullement que tout stade reconnu utile doive nécessairement être considéré comme intercalé; c'est ce qu'on a voulu faire pour les stades larvaires mobiles des formes fixées ou rampantes, à cause de leur utilité pour la dissémination.

L'organisme consiste en un certain nombre de cavités, généralement communiquant avec le monde extérieur par des conduits vecteurs; les connections anatomiques font de ces conduits vecteurs des organes d'une grande importance morphologique, et l'on pourrait s'attendre à une grande fixité de ces conduits. Or, c'est tout le contraire. Dans la formation de la gastrula par invagination, l'orifice d'invagination ou blastopore semble tout indiqué pour devenir la bouche et cela se produit, en effet, dans un certain

nombre de cas ; mais le plus généralement le blastopore se ferme et la bouche définitive doit se percer à nouveau, et est donc ontogéniquement une formation secondaire ; ce cas se présente même chez les Cœlentérés (Discoméduses).

Chez les Cœlomates où le cœlome se forme par une invagination aux dépens de l'archenteron (entérocoele), la communication avec l'enteron se ferme et un autre conduit se forme pour communiquer avec l'extérieur. De pareilles variations ne se produisent pas seulement dans l'ontogénie, quelques-unes au moins se produisent réellement dans la phylogénie, dans l'évolution d'un groupe ; la preuve en est fournie par l'existence de conduits de nature morphologique différente chez les représentants d'un même phylum, c'est-à-dire d'une même lignée d'évolution ; exemple, la succession des conduits urogénitaux dans la série des Vertébrés. La conclusion à tirer de ces faits est que la formation de nouveaux conduits et de nouvelles connexions est quelque chose de facilement réalisable.

24. — *Stade phylogénique planéa.*

L'ontogénie des Cœlentérés ne suit pas le schéma généralement admis, tel qu'exposé ci-dessus : la blastula ne se transforme pas directement en la gastrula par le procédé de l'invagination. La cavité blastulaire se remplit de cellules et il se forme une masse pleine qui rappelle le stade morula, sauf la différenciation en une couche externe ectodermique et la masse des cellules internes endodermiques ; c'est le stade planula, donné comme caractéristique des Cœlentérés. Par l'écartement de ces cellules internes et leur arrangement en un épithélium continu doublant l'ectoderme, la cavité archentérique se constitue ; la paroi se perce pour former la bouche et le stade gastrula est réalisé.

Le remplissage de la cavité blastulaire ou blastocèle et la formation des cellules endodermiques peuvent se faire d'après plusieurs modes : *a)* Quelques cellules épithéliales quittent le rang et immigrent dans la cavité ; le cas serait donc assez analogue à la cellularisation de la mésoglée (§ 14) ; il a été signalé chez les Cœlentérés et les Spongiaires ; *b)* Les cellules immigrantes ne sont pas les cellules épithéliales elles-mêmes, mais des bourgeons formés par celles-ci ; c'est en somme une division de quelques-unes des cellules ectodermiques, une division tangentielle, la moitié profonde devenant une cellule endo-

dermique; c) Les éléments cellulaires indifférenciés du stade morula s'arrangent en un épithélium externe ectodermique et en une masse interne endodermique; le stade planula est atteint directement et le stade blastula est sauté; d) Toutes les cellules d'une blastula se divisent à la fois tangentiellement, donnant un endoderme en épithélium continu; le stade planula pleine est sauté. C'est à ce dernier procédé que peut s'appliquer la dénomination de « délamination », mais on étend le terme aussi aux trois autres modes de formation de la planula. Il importe de remarquer que le terme planula s'applique à la fois à la planula pleine et à la planula creuse diblastique.

La question se pose maintenant : lequel de ces deux procédés, l'invagination ou la délamination, est le procédé primitif. HAECKEL tient pour l'invagination, RAY LANKESTER pour la délamination. Pour HAECKEL, la délamination est une modification cénogénique; au stade ontogénique de planula, ne correspond aucun stade phylogénique et, par conséquent, il n'y a pas eu de planéa. BALFOUR (*Comparative Embryology*, 1881, t. II, p. 280) a donné une intéressante discussion que nous allons résumer.

L'auteur commence par rappeler qu'il y a une tendance constante à l'abréviation et à la simplification des phénomènes du développement et que dans la plupart des cas, l'invagination est le moyen le plus simple de réaliser la condition diblastique. L'invagination serait donc une modification cénogénique par abréviation du mode primitif de délamination.

Avant de discuter lequel des procédés est le primitif, BALFOUR s'est posé une question préalable : ne le seraient-ils pas tous les deux, n'y aurait-il pas deux phylums indépendants de Métazoaires, dérivés l'un d'une gastrula invaginée, l'autre d'une gastrula délaminiée? Il répond par la négative, se basant sur la coexistence des deux modes dans un même groupe zoologique; et il cite comme principaux exemples de pareille coexistence, les Éponges, les Coelentérés, les Némertiens et les Brachiopodes.

Abordant alors la question principale, il considère trois arguments :

1° Dans les groupes cités où il y a coexistence, chez les Éponges et les Coelentérés, il ne lui semble pas possible de décider lequel des deux procédés serait dérivé de l'autre; mais chez les Némertiens et les Brachiopodes, les cas où le développement est raccourci ont la

délamination; au contraire, la majorité des espèces à développement plus normal et plus long montrent l'invagination;

2° La fréquence relative des deux modes; l'invagination est de beaucoup le plus répandu. Mais BALFOUR invalide lui-même cet argument par la phrase mentionnée plus haut; il admet que dans plusieurs cas (non spécifiés) l'invagination n'a pas été primitive, mais une simplification secondaire;

3° La répartition zoologique; la délamination est caractéristique de beaucoup de types primitifs, mais elle n'est pas entièrement générale (cas d'invagination chez Éponges et Cœlentérés), ce qui affaiblit l'argument.

BALFOUR conclut en faveur de la primitivité de l'invagination.

Depuis bientôt trente ans que la *Comparative Embryology* a été écrite, la science a naturellement marché; au point de vue spécial qui nous occupe et pour les Cœlentérés, il est très remarquable que les cas d'invagination connus, au lieu d'augmenter, ont, au contraire, diminué, plusieurs prétendues invaginations étant des erreurs, soit d'observation, soit d'interprétation; notamment la formation du stomodeum chez les Coralliaires a donné lieu à des méprises. Il y a une invagination chez certaines Discoméduses, mais il y a pourtant un stade planula, car le blastopore se ferme et la bouche se perce à nouveau. Le seul cas d'invagination donnant réellement directement une gastrula serait chez les Cérianthes. Ainsi dans l'embranchement des Cœlentérés, incontestablement le plus primitif des Métazoaires, dans l'hypothèse de la primitivité de l'invagination, le développement serait non typique, tous seraient modifiés cénogéniquement par substitution de la délamination à l'invagination pour la formation de la gastrula; seul le groupe supérieur des Cérianthes aurait conservé dans sa pureté le procédé de l'invagination.

L'invagination donne une gastrula avec la cavité archentérique, un endoderme arrangé en épithélium continu, une bouche qui est le blastopore conservé et, si l'action n'est pas poussée à fond, si l'endoderme n'arrive pas au contact de l'ectoderme, l'espace qui les sépare est la mésoglée. Toute l'organisation de la gastrula s'obtient en une fois, d'un seul coup. — Avec la délamination, il y a d'abord prolifération cellulaire, formation d'une masse endodermique, puis réarrangement en épithélium, puis formation de la bouche, puis sécrétion de mésoglée. Il y a donc plusieurs stades successifs. — Le procédé de déla-

mination est donc clairement le plus long et le plus compliqué et on a peine à comprendre comment il a pu être présenté (et l'est encore fréquemment aujourd'hui) comme une simplification du procédé de l'invagination, considéré comme plus primitif. Au contraire, la complication de la délamination fournissait beau jeu à la simplification par cénogénèse. Considérant le procédé *a*, l'immigration cellulaire, comme primitif, le procédé *b* du bourgeonnement est déjà un raccourcissement; le procédé *c*, arrangement direct de la morula en planula, saute le stade blastula; le procédé *d*, délamination générale simultanée, saute le stade de planula pleine pour donner directement la planula creuse; enfin, l'invagination saute la phase planula, tant pleine que creuse.

Un travail de IDA H. HYDE (1895) a montré dans des œufs de *Aurelia flavidula* un stade blastula, dans l'intérieur de la mésoglée de grosses cellules qui sont des cellules de l'épithélium blastulaire immigrées, — des cellules petites, provenues de division de cellules épithéliales restées dans le rang, — en outre, à un endroit où il y avait une accumulation de cellules immigrées, il y avait un enfoncement en entonnoir de l'épithélium, un commencement d'invagination. Dans d'autres œufs, cet entonnoir s'était développé en une vraie invagination typique. Ce n'est donc pas seulement les divers procédés dans une même espèce, mais, comme le fait remarquer O. MAAS (Zool. Centralblatt, II, 1895, p. 112), leur coexistence dans le même individu.

Dans le cas d'invagination bien caractérisée, l'origine d'invagination, le blastopore, qui devrait être l'orifice buccal, se ferme pour se percer à nouveau. C'est là, avec les idées régnantes, une anomalie absolument inexplicable, mais une conséquence logique et facile à comprendre dans la théorie de la planéa stade phylogénique réel. L'invagination donne directement le stade gastrula aux dépens de la blastula, sautant le stade planula; mais si la planula est un stade héréditaire qui *doit* être rappelé, le procédé mène trop loin, il dépasse le but; ce n'est pas la gastrula qu'il s'agissait de réaliser, mais la planula, et voilà pourquoi il y a rétrogradation par fermeture du blastopore.

Comment peut-on concevoir la transformation de la blastéa en la planéa? Généralement, le stade ontogénique de blastula ne prend pas de nourriture; il vit encore sur les réserves de l'œuf; mais le stade phylogénique correspondant de blastéa était un animal réel,

captant et digérant sa proie. RAY LANKESTER admet une accumulation de la nourriture captée par les cellules individuelles dans la partie basale de chaque cellule, d'où localisation de la fonction digestive dans cette portion basilaire, comme la fonction contractile s'est localisée dans le filament profond des cellules neuro-musculaires de *Hydra*; l'individualisation histologique de cette portion, par séparation et nucléation serait un cas analogue au stade des muscles d'*Hydractinia*. Un excès de nourriture pourrait entrer dans la cavité blastulaire, déjà entourée des cellules digestives et amener ainsi la digestion extra-cellulaire. La bouche se serait formée par localisation de l'ingestion. Ces vues très plausibles expliquent plus spécialement la planula creuse diblastique.

En prenant comme point de départ le procédé *a* par immigration cellulaire, on peut se figurer que les cellules gavées quittaient leur place dans l'épithélium et se retiraient dans la cavité blastocœlienne pour digérer à l'aise, pour faire la sieste; au besoin, on admettrait qu'elles pouvaient venir se remettre en ligne. Un transfert de la nourriture captée par les cellules externes aux cellules en ce moment internes, tendrait à maintenir permanentes ces différences connexes de situations et de fonctions et il en résulterait la constitution d'un endoderme irrégulier, non épithélial. Cette variante de l'opinion de RAY LANKESTER explique mieux ce stade, que de le dériver d'une planée déjà diblastique et régulière. D'ailleurs, la succession réelle des phases dans l'ontogénie montre la planula pleine se transformant en planula creuse, mais jamais la marche inverse.

Il nous faut essayer également comment on pourrait concevoir l'invagination, non comme procédé ontogénique, mais dans la phylogénie. Dans la plupart des cas d'invagination ontogénique, la blastula n'est pas pure, en ce sens que toutes ses cellules ne sont pas semblables; il y a une région à cellules petites et claires, une autre à cellules plus grosses et granuleuses. C'est toujours (sauf les Spongiaires) cette dernière région qui s'invagine. Ces faits, transportés dans la phylogénie, pourraient justifier l'hypothèse que déjà au stade blastéa il y avait la spécialisation en ectoderme et endoderme (ou plus exactement région motrice et région digestive), et la constitution de la gastréa reviendrait alors uniquement à l'invagination. Ce serait scinder le phénomène de la gastréation en deux phases, la première histologique, la seconde anatomique. Pour cette seconde phase, étant donné un hémisphère déjà digestif, on pourrait conce-

voir le contact avec une proie un peu volumineuse amenant une dépression de l'hémisphère. Ce serait une de ces actions purement mécaniques, fort appréciées actuellement par certains naturalistes, et l'explication aurait l'avantage de mettre la disposition anatomique de la gastréa, la formation de l'archenteron, en rapport logique direct avec la macrophagie. Mais cette spécialisation chez la blastéa offre des difficultés, car l'égalité des cellules de la sphère homaxone s'oppose à la localisation unipolaire d'une modification. Ce n'est cependant pas un obstacle insurmontable, et du reste, une spécialisation histologique préalable n'est pas une condition indispensable; on peut supposer la blastéa pure homogène subissant dans sa moitié en contact avec la proie, à la fois la modification histologique et l'invagination. Cette conception est en somme fort plausible.

Considérées en elles-mêmes, les deux hypothèses concurrentes de l'invagination et de la délamination paraissent également acceptables, mais l'invagination paraît de loin préférable. Elle donne du coup une gastréa, avec tous les détails de structure (par exemple la mésoglée), surtout avec la bouche, si difficile à expliquer comme un percement spécial. Malheureusement, en fait, aucun de ces avantages n'est utilisé, car la mésoglée doit se former spécialement et le blastopore se ferme. Au lieu d'être la règle générale chez le groupe primitif des Cœlentérés, l'invagination est une exception d'une extrême rareté, et la planula est caractéristique des Cœlentérés. A cause de la complication de la délamination et de la simplicité de l'invagination, on peut considérer le second procédé comme une modification du premier, mais on ne peut pas faire l'inverse, car cet allongement serait contraire à la tendance générale de l'ontogénie à l'abréviation. Nous considérons donc, pour la formation de la gastrula, le procédé de la délamination comme primitif, phylogénique, ayant modifié la blastéa en gastréa, — le procédé de l'invagination comme purement cénogénique —, le stade planula comme le rappel d'un stade ancestral planéa, — et nous rétablissons dans la série généalogique ce stade important de planéa, que les partisans de l'invagination avaient nécessairement dû omettre.

L'embryologie des Cténophores présente quelques particularités, d'autant plus importantes qu'elles se retrouvent presque identiques chez les Polyclades. L'œuf chargé de réserves nutritives, subit quelques divisions totales; puis les cellules bourgeonnent des cellules plus petites, non granuleuses, superficielles, qui finissent par entourer

les granuleuses. Ces faits ont naturellement été interprétés avec l'idée préconçue de l'invagination : au lieu d'une invagination typique par embolie, ce serait de l'épibolie, déterminée par l'accumulation d'une réserve nutritive. Si au contraire la délamination est le procédé primitif, c'est à celui-ci qu'il faut pouvoir rattacher l'épibolie. L'œuf est histologiquement indifférent ; il en est de même des cellules, toutes semblables, des stades morula et blastula ; ce n'est qu'au stade planula qu'il y a différenciation en ectoderme et endoderme. Or, l'accumulation d'une réserve nutritive fait perdre à l'œuf sa neutralité histologique, car cette réserve fait prédominer le caractère endodermique. Cette anomalie initiale empêche la constitution de stades à cellules toutes semblables et indifférentes ; le développement ultérieur *doit* consister à dégager les éléments ectodermiques, tant pour leurs caractères que pour leur situation. Aussi l'œuf forme-t-il des cellules petites, claires, superficielles. La planulation normale est la délamination des endodermiques aux dépens des épithéliales blastulaires ; l'épibolie est au contraire la délamination des ectodermiques aux dépens des éléments morulaires physiologiquement endodermiques par suite de la réserve nutritive.

25. — *Mésoderme.*

Si la délamination, et non l'invagination, est le procédé primitif, toutes les interprétations morphologiques où le fait de l'invagination entre comme considérant, sont viciées et à rectifier. Pour les Cœlentérés, il y a peu à corriger, car les classifications ont été établies sans tenir compte des procédés de gastrulation.

L'invagination se produit dans l'ontogénie, non seulement pour la formation de la gastrula, mais chez la plupart des animaux supérieurs, aussi pour la formation du cœlome aux dépens de l'archentéron et ici, le fait a joué un rôle prépondérant dans l'interprétation. Les poches cœlomiques ont été considérées comme représentant réellement et primitivement des diverticules de l'archentéron auxquels on attribuait principalement la fonction de gonocœte. Dans un certain nombre de formes inférieures, la cavité entre l'ectoderme et l'endoderme ne se formait pas par des poches archentériques invaginées, mais par fissuration de la masse compacte : cette schizocœlie a été considérée comme une modification cénogénique de l'invagination. Dans les groupes plus inférieurs, au lieu d'une grande fissure donnant

une cavité unique, il y a multiplicité des cavités; cela est interprété comme un fractionnement de l'entérocoele primitivement unique et continu. Enfin chez quelques groupes tout à fait inférieurs, il n'y a plus de cavités du tout : résultat de l'obturation du coelome par envahissement des tissus épithéliaux. Ces vues ont été appliquées avec une implacable logique : il n'y aurait pas de vrais Accelomates, dépourvus de coelome parce qu'ils n'en auraient pas encore; mais il y aurait des Apocœlomates, dépourvus de coelome parce qu'il l'auraient secondairement perdu. Une longue série régressive irait des Vers oligochètes par les Hirudinées, les Rhabdocœles, les Triclades, les Polyclades jusqu'aux Cténophores, considérés comme Polyclades pélagiques révertis au type méduse.

Si pour la formation du coelome, comme pour la formation de la gastrula, la primitivité du procédé de l'invagination peut être révoquée en doute, toute la question de la morphologie du coelome, des rapports entre Entérocoelomates et Schizocoelomates, est à réviser. A strictement parler, cette question sort du cadre du présent travail, mais elle est du plus haut intérêt et se rattache directement aux principes que nous avons dégagés de l'étude des Coelentérés.

Du fait que la délamination est le procédé primitif et l'invagination le procédé secondaire pour la gastrulation, il ne s'en suit pas nécessairement que pour la coelomisation il en soit de même; mais il y a tout au moins une présomption pour qu'il puisse en être ainsi.

Nous avons vu qu'une des anomalies pour la nature primitive de la gastrulation par invagination est la répartition zoologique du procédé; il est absent précisément dans le groupe inférieur des Coelentérés, précisément là où au contraire on pourrait s'attendre à le trouver; d'où il résulte que sous ce rapport aucune des formes primitives ne pourrait être utilisée pour des déductions phylogéniques; toutes seraient à déclasser comme des modifications cénogéniques sans signification. Or la même anomalie se représente pour la coelomisation : les formes les plus inférieures sont schizocœles et non entérocoèles; de nouvelles seraient à déclasser comme cénogéniques; elles seraient non le commencement, mais le terme ultime d'une longue évolution et cette évolution serait régressive pour tous les caractères (par exemple perte de l'anus et du système circulatoire), sauf pour le procédé de la délamination ou de la schizocœlie, qui se prononce de plus en plus; et les Cténophores seraient le couronnement logique de cette série régressive. On trouvait une confirmation dans la position isolée des

Cténophores parmi les Cœlentérés, car de par cette dérivation de Polyclades, c'étaient des pseudo Cœlentérés. Mais *Hydroctena* de DAWYDOFF a rattaché les Cténophores aux Trachoméduses de la façon la plus indiscutable; et comme cela ne change absolument rien aux affinités entre Cténophores et Polyclades, il en résulte clairement que ces affinités ne peuvent plus s'interpréter que d'une seule façon, dans la direction Cténophore-Polyclade et que l'interprétation inverse Polyclade-Cténophore a été une évolution prise à rebours.

Il en résulte également que les Cténophores sont la continuation des Méduses et que leurs particularités structurales sont à interpréter comme une étape de plus dans la direction d'évolution des Cœlentérés : la cellularisation de la mésoglée. Elle est intensifiée quantitativement : il y a beaucoup plus de cellules. Ces cellules ont perdu leur arrangement épithélial et leurs connections avec les dermes primaires. Elles sont groupées en véritables organes massifs, par exemple les muscles tentaculaires. Elles sont précoces, c'est-à-dire qu'elles se forment à un stade trop jeune (hétérochronie) : c'est le mésoderme en croix, auquel on a attaché tant d'importance. Les organes génitaux, sous forme de nombreuses glandes isolées, ne sont plus épithéliaux ; les recherches de HERTWIG permettent de les dériver de l'ectoderme, ce qui met les Cténophores dans la règle des Hydromédusaires exoariens, comme le veut leur affinité avec *Hydroctena* ; mais ces glandes sont allées se mettre en contact avec les canaux endodermiques du système gastro-vasculaire, dans lesquels ils déversent leurs produits.

Les Polyclades continuent directement la série (A. LANG). Les différences sont encore une fois une étape de plus dans la même direction d'évolution. Le grand progrès consiste dans la formation de conduits vecteurs pour les glandes sexuelles et la formation d'un appareil excréteur pour les produits de la désassimilation azotée. Organes génitaux et appareil excréteur sont diffus, c'est-à-dire composés d'un grand nombre de parties disséminées, réunis en un système uniquement par les conduits vecteurs. On peut considérer ces parties comme des spécialisations sur place des cellules « mésodermiques ». Fait important, tous ces organes et leurs conduits comportent des cavités, formées soit par écartement des cellules, c'est-à-dire par fissuration du tissu mésodermique, soit par perforation des cellules (conduits excréteurs).

Chez les autres Turbellariés, la direction d'évolution est des plus

nettes : la concentration des organes similaires, le remplacement des organes multiples diffus par un organe unique plus volumineux ou à volume égal, physiologiquement plus actif, de façon à faire à lui tout seul autant que les autres ensemble. On peut se figurer cette concentration, soit comme une confluence des organes isolés, soit et plus probablement comme une prévalence de l'un d'eux (concurrence des parties, Roux). Le système génital femelle entre le premier dans cette voie; il y a un ovaire unique, tandis que les testicules sont encore nombreux et dispersés; mais il s'y ajoute promptement une complication, qui pourrait prêter à confusion : la spécialisation en germigène et vitellogène, ce dernier souvent fortement ramifié; le germigène est toujours unique (ou pair). Plus tard, il n'y a plus qu'un seul organe mâle. Le système excréteur est moins affecté; ses parties essentielles, les cellules à flamme vibratile, restent éparses dans tout le corps (en connection logique avec l'absence de circulation); la tendance à la concentration se manifeste dans les conduits par un orifice unique au lieu de la polyporie, une vésicule médiane faisant office de réservoir. — Cette concentration s'applique à chacun de ces trois systèmes, mais isolément; il est remarquable que chez les Turbellariés et les Trématodes, les organes génitaux ne paraissent pas homologues entre eux; les organes mâles et les organes femelles sont des choses tout à fait distinctes et pas du tout des structures morphologiquement identiques, spécialisées vers l'une ou l'autre sexualité; ils paraissent originellement différents. Le système excréteur est tout aussi isolé et à part. Pour les rapports entre les orifices, toutes les combinaisons imaginables sont réalisées et il faut même faire intervenir l'orifice buccal ou pharyngien (complexe bucco-uro-génital chez les Polyclades acotylés), mais tout cela est sportif et n'a donné rien de fixe et de stable, caractérisant une direction d'évolution ou un phylum. — Une nouvelle étape dans la concentration n'est concevable que par la fusion des systèmes et c'est ce que réalise complètement le cœlome, gonocœle hermaphrodite, avec entonnoirs ciliés remplaçant les flammes vibratiles, utilisant les conduits vecteurs de l'excrétion pour l'expulsion des produits génitaux. Faisant abstraction pour le moment du procédé de formation ontogénique du cœlome, sa formation apparaît clairement comme une continuation de la tendance à l'unification, qui se montre dès les Tricladés dans le germigène unique.

Tant que les organes mésodermiques restent à l'état multiple et

diffus, on ne voit pas comment ontogéniquement, ils pourraient se former autrement que par différenciation sur place; le procédé céno-génique de l'invagination ne serait d'aucun avantage, n'étant pas plus rapide, puisque la cavité unique devrait se segmenter et les segments se répartir. Mais quand un des systèmes est devenu un organe unique volumineux, l'avantage du raccourcissement par l'invagination devient apparent. Pour rentrer dans l'hypothèse généralement admise, on pourrait admettre que l'organe femelle a ici également pris l'initiative; aucun fait ne vient appuyer cette hypothèse, mais elle est conforme avec ce que nous avons vu plus haut, de l'antériorité de la concentration de l'organe femelle. L'invagination coelomique aurait donc été primitivement un procédé ontogénique de formation d'un oocèle. Si maintenant cette formation se déplace dans le temps (hétérochronie), de façon à devenir de plus en plus précoce, elle arrivera à se produire dans un stade où le mésoderme est à peine constitué; l'embryologie des Échinodermes peut s'interpréter de cette façon. On comprend que alors le mésoderme se constitue, non de cellules immigrées de la sphère blastulaire, mais utilise les éléments cellulaires fournis par cette invagination, par l'oocèle. Les organes cavitaires, testicules et système excréteur, ont utilisé non seulement les cellules mais aussi la cavité et ainsi s'est constitué un coelome hermaphrodite et rénal, utilisé en outre comme péritoine ou séreuse du tube digestif. L'immigration cellulaire donne un amoncellement confus; avec l'invagination, l'arrangement épithélial donne de suite une certaine régularité (muscles de l'*Amphioxus*)

L'évolution aurait été comme suit :

— Stade diblastique, tous les organes épithéliaux, mésoglée anhiste faible : Hydraires ordinaires ;

— Cellularisation de la mésoglée par immigration, pour nutrition (Méduses) ou formation du squelette (spicules des Octocoralliaires); muscles épithélium plissé;

— Muscles purement mésogléens, de même que les glandes génitales; celles-ci d'abord par immigration (? aucun stade connu) ou par invagination (ectodermique chez Cténophores); système excréteur encore épithélial endodermique (? rosettes vibratiles); organes mâles, femelles et excréteurs multiples et diffus; précocité ontogénique des cellules d'immigration; mésoderme en croix des Cténophores;

— Système excréteur mésodermique; conduits vecteurs pour tous les organes cavitaires multiples et diffus : Polyclades.

— Germigène unique : Triclares.

— Germigène et testicules uniques : Rhabdocèles.

— Invagination ontogénique oocèle (?) utilisée pour tous les organes cavitaires, conduits vecteurs du système excréteur utilisés pour les produits génitaux : Entérocoelomates.

L'invagination coelomique serait donc uniquement un procédé de formation des organes cavitaires; il n'y aurait pas eu, dans la série phylogénique, un ancêtre adulte avec les poches coelomiques s'ouvrant dans l'intestin. Les gonocèles étaient primitivement et morphologiquement des fissures par écartement des cellules logées dans la mésoglée; le procédé de formation par l'archenteron ne change pas ce caractère morphologique et n'a d'ailleurs aucune influence sur les rapports anatomiques des parties, car la connection avec l'intestin se détruit; mais il n'en arrive pas moins à retentir sur toute l'organisation de l'adulte, car cette cavité reste unique, vaste, et est utilisée comme séreuse péritonéale.

L'arrangement épithélial ainsi produit amène de nouveau au contact des épithéliums différents, par exemple la splanchnopleure avec l'ectoderme. Alors il y a répétition de phénomènes connus : fusion des basales, cellularisation par immigration de la membrane anhiste (par exemple fort nettement le tissu conjonctif, *Amphioxus*), fissuration, orientation et confluence des fissures pour constituer un appareil vasculaire circulatoire.

De par la nature de la fonction circulatoire, ce système ne peut se concentrer comme une glande génitale ou un rein et ne peut donc pas subir pour sa formation le procédé perfectionné de l'invagination. Seule la partie centrale, le cœur, peut devenir un organe délimité et d'un certain volume, et alors souvent il se forme par une espèce d'invagination : une vésicule détachée du coelome et s'incurvant en tube à double paroi, avec cavité séreuse péricardique.

Ces vues présentent un certain nombre de caractères, arguments en faveur de leur exactitude. D'abord, on peut constater qu'il y aurait ainsi une remarquable identité des phénomènes; pour le tube digestif, le coelome et même pour l'appareil vasculaire dans la mesure du possible, il y a successivement cellularisation d'une couche anhiste, fissuration, puis raccourcissement ontogénique par invagination.

Ensuite, il y a concordance des interprétations avec la série zoologique, on peut accepter les faits avec leur signification directe : les groupes primitifs montrent les procédés primitifs. Il est inutile de supposer des cénogénèses profondes chez les animaux inférieurs, ni des régressions affectant une portion notable du règne animal. Enfin, les phénomènes se succèdent dans un ordre conforme à deux tendances générales de l'évolution : le raccourcissement ontogénique et la concentration des organes diffus. Dans les deux cas, la marche inverse est hautement improbable.

En stricte logique, il aurait fallu commencer par le commencement : déterminer la structure et l'embryologie des formes les plus simples et, à moins d'indications contraires, considérer leur morphologie et leur embryologie comme normales et les prendre comme type et comme point de départ pour les comparaisons ultérieures. Il est incontestable qu'alors chez les Coelentérés la délamination et le stade planula auraient été directement mis en évidence et que l'invagination serait apparue comme une rareté, une exception et une modification secondaire. C'est un cas de la question de méthode, mentionnée dans la préface.

(La fin de ce travail paraîtra dans le tome XLIV (1909)
des ANNALES).
