

## LES CARACTÈRES ET L'EMPLACEMENT DES SPONGIAIRES

Par AD. KEMNA.

---

1. Opinions sur la situation zoologique des Spongiaires. — 2. Corrélation logique des caractères. — 3. Composition cellulaire. — 4. Forme générale du corps. — 5. La faculté urticante. — 6. Les couches histologiques. — 7. Caractère choanocytaire. — 8. *Proterospongia*. — 9. Premiers stades embryologiques. — 10. L'inversion des couches. — 11. Opinion de HÆCKEL. — 12. Théorie de BALFOUR. — 13. Absence larvaire du caractère choanocytaire. — 14. Relation entre l'inversion des couches et le caractère choanocytaire. — 15. Parallélisme d'évolution : les caractères histologiques. — 16. Les ressemblances larvaires. — 17. Conclusion.

### 1. — Opinions sur la situation zoologique des Spongiaires.

Généralement pour les anciens, et aujourd'hui encore pour le vulgaire, l'Éponge est une plante. ARISTOTE cependant croyait à une nature mixte et pour une partie du public actuel, celle qui a reçu une éducation libérale littéraire, l'Éponge est le type du « Zoophyte ». Dans la zoologie moderne, il y a eu ou il y a encore les opinions suivantes :

A. Protozoaires coloniaux et plus spécialement colonies mixtes d'amibes et de flagellés ;

B. Animaux supérieurs aux Protozoaires, mais dérivés d'un groupe de Protozoaires autre que celui qui a donné naissance aux Métazoaires ;

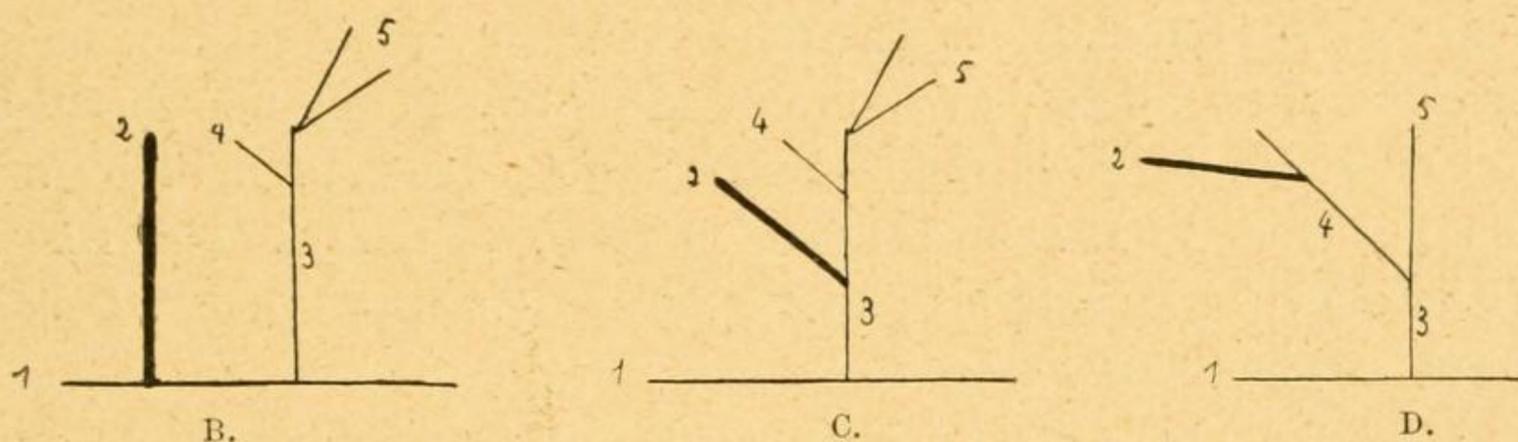
C. Métazoaires, mais distincts de tous les autres et constituant un phylum à part ;

D. Cœlentérés plus ou moins voisins ou distincts des Polypes.

Nous n'avons pas à tenir compte des croyances irréfléchies du vulgaire et le terme de Zoophyte n'a plus aucune signification. L'interprétation comme colonie de Protozoaires est aussi définitivement abandonnée ; elle a été soutenue pour la dernière fois par SAVILLE

KENT au congrès de Cambridge de la BRITISH ASSOCIATION en 1898. Les Éponges, comme du reste tous les autres animaux, dérivent de Protozoaires et leur nature polycellulaire peut les faire considérer comme des colonies. Mais la différenciation permanente des cellules pour des fonctions spécialisées ne permet pas de les maintenir dans le groupe des Protozoaires.

Il ne reste donc plus que trois opinions, qui peuvent se représenter par les schémas ci-dessous :



1 = Protozoaires. — 2 = Spongiaires. — 3 Métazoaires. — 4 = Coelentérés. — 5 = Coelomates.

Ces trois opinions sont également courantes sans qu'on puisse dire laquelle rallie une majorité. L'origine indépendante comme groupe dérivé de Choanoflagellés (schéma B) est assez généralement soutenue en Angleterre; DELAGE et HÉROUARD dans leur grand traité, admettent la parenté métazoaire (schéma C); les naturalistes allemands sont en général partisans de la nature coelentérée (schéma D).

## 2. — Corrélation logique des caractères.

La coexistence de plusieurs opinions aussi différentes n'est possible que s'il y a des arguments pour et contre chacune d'elles; il doit y avoir de bons arguments pour, puisque l'opinion considérée a pu rallier des partisans; il doit y avoir des objections valides, puisqu'elle est rejetée par plus de naturalistes. Aucun argument ne sera suffisamment péremptoire, aucune objection suffisamment insurmontable pour rallier l'unanimité ou tout au moins une majorité imposante à l'une des opinions. On est cependant d'accord sur l'ensemble des caractères anatomiques distinctifs qui font des Spongiaires un groupe spécial et même fort bien délimité; aussi sur les ressemblances avec les Métazoaires en général et avec les Coelentérés en particulier; mais c'est dans l'appréciation de la valeur de ces différences et ressemblances que se produisent les divergences.

D'ordinaire dans des cas pareils, les faits, même de détail, constamment découverts, finissent par constituer un faisceau en faveur de l'une ou l'autre des théories en présence; il est douteux que pour les Spongiaires, on puisse espérer une solution du progrès de nos connaissances. Le problème était posé déjà par la structure anatomique de l'adulte et ici, comme partout ailleurs en zoologie, on attendait beaucoup de l'embryologie; nous ne la connaissons certainement pas complète et surtout pour quelques groupes à tendance archaïque; mais nos connaissances constituent un ensemble suffisant; les faits peuvent très impartialement s'interpréter en faveur de chacune des théories. Au congrès de Cambridge (1898), il y a eu une discussion fort complète du problème des Spongiaires; l'orateur le plus sûr de son fait était VOSMAER, l'auteur du volume PORIFERA dans BRONN'S *TIERREICH* et sa conclusion était: « nous ne savons pas ». Cela est encore vrai aujourd'hui.

Voilà donc trois hypothèses, couvrant toutes les possibilités, car, en dehors des origines protozoaire, métazoaire ou cœlentérée, on ne peut raisonnablement en imaginer une autre. Ces trois hypothèses sont fort différentes et les faits connus, déjà suffisamment nombreux, seraient indifféremment d'accord avec toutes. Une telle situation est une anomalie logique et ne saurait être définitive; elle ne peut résulter que d'une utilisation imparfaite des documents disponibles; et on peut espérer réaliser un progrès, moins par l'apport de faits nouveaux, que par l'introduction de plus de rigueur logique.

Quand on compare un certain nombre d'individus, par élimination des différences, il reste comme résidu les ressemblances, dont l'ensemble constitue les caractères généraux du groupe ainsi formé. Quand on compare maintenant deux de ces groupes, en éliminant cette fois les ressemblances, il reste les différences, constituant pour chaque groupe un ensemble de caractères distinctifs. Ce que l'on nomme en zoologie les caractères généraux d'un groupe sont en réalité ses caractères distinctifs par rapport à tous les autres groupes constituant, avec le premier, un groupe plus compréhensif et supérieur.

Les caractères dits généraux, en réalité distinctifs, ainsi déterminés, il faudrait se demander dans quel ordre il convient de les énumérer. Les auteurs suivent en général l'ordre d'importance morphologique, mais pas toujours avec précision et en pleine conscience. Une discussion approfondie de la valeur relative des caractères est une rareté dans la littérature zoologique.

Une question encore plus négligée est la corrélation entre les divers caractères; ils sont donnés comme distincts, isolés, indépendants, c'est-à-dire comme des coïncidences plus ou moins fortuites. Par exemple, les trois caractères distinctifs les plus importants des Spongiaires sont certainement la nature choanocytaire des cellules dites endodermiques chez l'adulte, la direction du courant d'eau à travers les pores cutanés et sortant par l'osculum, et l'inversion des couches larvaires dans la métamorphose lors de la fixation. N'est-il pas plus que probable qu'il y a entre ces caractères certaines relations de connexité ou de causalité, relations dont la connaissance est indispensable pour une bonne compréhension de l'organisme? Or, jamais personne ne semble s'être préoccupé de cette question.

Les caractères généraux ou distinctifs ont été déterminés en partant des faits et on ne conçoit pas une autre méthode que cette méthode dite intuitive; elle est le commencement de toute connaissance. Mais elle n'est pas le cycle complet du raisonnement; c'est un grave tort de négliger la méthode déductive, qui seule peut ordonner et expliquer.

Toute question de parenté zoologique est en réalité une question de descendance ou de phylogénie, qui peut être traitée déductivement. En partant d'un ancêtre bien déterminé (peu importe son caractère hypothétique), il est clair que ses particularités structurales auront été un élément essentiel pour l'évolution. L'organisation primitive a dû permettre ou faciliter certains changements, en aura au contraire empêché d'autres incompatibles, aura en somme déterminé les directions d'évolution. Les caractères actuels du groupe apparaîtront nécessairement comme une conséquence des caractères de l'ancêtre, dont quelques-uns ont été conservés intacts, d'autres perdus, la plupart plus ou moins modifiés. Or, il n'est pas absolument impossible de trouver par le raisonnement quelles sont les modifications faciles, quelles sont les modifications contre-indiquées, de quelle façon les modifications possibles ont pu se réaliser. On aurait tort de croire que de pareils raisonnements sont condamnés à rester dans le vague, car on peut et on doit toujours les contrôler par comparaison avec les faits réels et leur concordance est la preuve.

Pour appliquer cette méthode aux Spongiaires, il faut raisonner sur chacune des origines possibles. L'ancêtre présumé est fort différent suivant l'une ou l'autre des trois hypothèses, ce qui doit retentir sur l'évolution et sur l'état final actuel. Et il serait bien étonnant que de ces trois évolutions déterminées *a priori*, il n'y en eût pas une qui

montre avec les faits réels, plus de concordance que les autres, ou qui permette d'établir des corrélations logiques entre des faits qui restent pour les autres des coïncidences.

#### 4. — Composition cellulaire.

Les Éponges sont composées d'unités organiques, la cellule, une petite masse de matière vivante ou protoplasme renfermant un noyau; excepté les microbes et quelques végétaux inférieurs (Oscillaires), c'est là un caractère général de tous les êtres vivants, animaux et végétaux.

Les végétaux se nourrissent de substances minérales dissoutes dans le milieu ambiant et pénétrant dans le corps par osmose; les Animaux se nourrissent de parcelles solides organiques introduites dans le corps par une ingestion mécanique. Une partie des cellules des Éponges introduisent ainsi dans leur intérieur de petites parcelles organiques; la nutrition est donc animale. Il n'y a eu de controverse que pour déterminer quelles étaient les cellules captantes.

On divise les animaux en Protozoaires dont le corps est composé d'une seule cellule; tous les autres animaux sont composés d'un certain nombre de cellules. Ce caractère à lui seul n'est pas important; c'est moins la pluricellularité que la différenciation des cellules qui a de la valeur; elle permet de laisser les colonies d'êtres unicellulaires parmi les Protozoaires. Cette formation de colonies n'en a pas moins joué un rôle considérable dans l'évolution; elle a fourni les éléments pour la diversification et a été le premier pas dans la voie du progrès. En tenant compte de cette origine, on peut dire que tous les animaux sont des colonies de Protozoaires.

Parmi les spécialisations cellulaires les plus caractéristiques des Métazoaires, il y a les cellules sexuelles; un œuf volumineux avec accumulation de réserves nutritives, immobile; un spermatozoïde petit et agile. La maturation des éléments sexuels, puis leur conjonction s'accompagnent de phénomènes remarquables. Tout cela a été retrouvé identique chez les Spongiaires (O. MAAS, 1898). Les autres variétés cellulaires des Éponges présentent assez bien de particularités, mais rien de suffisamment aberrant pour justifier une séparation nette; il faut faire exception toutefois pour le caractère choanocytaire des cellules captantes (§ 7).

La théorie d'une colonie mixte de Protozoaires, Amibes et Fla-

gellés, n'est plus soutenue aujourd'hui ; le fait que le développement ontogénique commence par un œuf, qui a la valeur d'une cellule unique, est un argument décisif contre cette théorie. S'il y avait réellement une symbiose, comme chez les lichens, chacune des formes associées aurait ses éléments sexuels reproducteurs.

L'identité des phénomènes histologiques a été invoquée comme un argument important en faveur de la nature au moins métazoaire des Éponges. Il a été objecté que la sexualité se trouve déjà esquissée chez les Protozoaires, que Métazoaires et Spongiaires, même s'ils partent de groupes différents, doivent montrer des ressemblances sous le rapport de leur histologie et que par conséquent ces ressemblances ne prouvent pas grand'chose.

#### 4. — **Forme générale du corps.**

La forme type des Spongiaires est le cylindre creux, fixé par un bout, ouvert à l'autre ; elle se trouve chez les représentants considérés comme primitifs, se complique chez les autres par bourgeonnement ou condescence jusqu'à devenir méconnaissable, mais souvent reparaît transitoirement dans l'ontogénie comme stade larvaire. C'est la même chose chez les Polypes ou Cœlentérés.

Les Polypes prennent pour proie des animaux d'un volume parfois considérable, leur régime est macrophage ; la proie est introduite par l'orifice unique, qui est par conséquent une bouche, dans la cavité intérieure du cylindre ; les cellules qui garnissent la paroi interne sécrètent et déversent dans la cavité un liquide qui dissout la proie, la digère et le suc nutritif ou chyme est absorbé par voie d'osmose ; il y a cependant encore aussi une certaine activité mécanique des cellules, prélevant des parcelles solides par des prolongements amœboïdes, mais ce rôle est probablement fort accessoire, comparative-ment à l'osmose. Les Spongiaires se nourrissent de toutes petites particules, régime microphage ; comme la presque totalité des microphages, ils produisent un courant d'eau, lequel entre par une multitude de pores percés dans la paroi verticale du cylindre et sort par la grande ouverture terminale. Les cellules garnissant la paroi interne retiennent les particules en suspension et les introduisent dans leur protoplasme pour les digérer. Malgré la similitude de forme, il y a donc des différences. La digestion des Éponges est intracellulaire et la cavité du cylindre ne fonctionne pas comme cavité

digestive; l'orifice terminal n'est pas une bouche, mais un orifice pour l'évacuation de l'eau, nommé osculum pour le distinguer. Ces différences sont tellement considérables qu'elles ont fait révoquer en doute l'homologie avec les Polypes.

Les cellules de revêtement de la paroi interne constituent chez les Polypes un ensemble, un organe anatomique, une membrane en épithélium nommée endoderme; la proie étant beaucoup trop volumineuse pour être traitée par une seule cellule, elles se mettent toutes ensemble, elles collaborent pour une digestion en dehors d'elles, dans la cavité. La forme gastréa apparaît donc comme une conséquence du ou une adaptation au régime macrophage et l'appareil digestif par la collaboration nécessaire de tous ses éléments, par la subordination de ses parties constituantes à l'ensemble, est un organe anatomiquement et physiologiquement unitaire, qui conserve l'intégrité de son individualité dans tout le reste de l'évolution. On ne conçoit guère, par exemple, un animal avec plusieurs tubes digestifs indépendants. Le régime microphage n'est pas en lui-même cause de modifications profondes; beaucoup de Métazoaires sont microphages, accumulent les parcelles captées dans leur estomac et les digèrent comme une proie ordinaire. Mais la digestion intracellulaire amène des différences; elle ne met pas les cellules nutritives en collaboration forcée; la cavité intérieure qu'elles tapissent n'a d'autre rôle que de leur fournir l'eau avec la nourriture en suspension; tout autre arrangement qui assure le même résultat sera aussi bon et même une subdivision du courant, en produisant une meilleure répartition de la nourriture, vaudrait mieux. La cavité générale avec son revêtement de cellules captantes n'existe que chez un petit nombre d'éponges tout à fait inférieures. Chez toutes les autres, les cellules captantes ne restent pas ensemble; elles forment des chambres de plus en plus petites, de plus en plus isolées, disséminées dans toute la masse du corps. Ainsi, tandis que la cavité digestive gastréenne constituée pour et par le régime macrophage maintient son intégrité d'une façon absolue chez tous les Métazoaires, le régime microphage avec digestion intracellulaire n'implique pas une telle persistance et est compatible avec un système digestif à l'état d'organes disséminés non cohérents; et c'est là ce qui s'est réalisé. La tendance évolutive des Spongiaires est nettement dans cette direction et ses étapes successives se comprennent comme autant de perfectionnements pour une meilleure utilisation nutritive des courants d'eau (miss I. SOLLAS).

## 5. — La faculté urticante.

Il y a chez les Polypes une spécialisation cellulaire principalement ectodermique : les cellules urticantes ou nématocystes. Leur présence est constante, sauf de rares exceptions, manifestement des changements secondaires ; cette constance justifie la dénomination de Cnidaires, comme synonyme de Polypes. Or, il n'y a jamais de nématocystes chez les Spongiaires et cette absence absolue est d'autant plus remarquable que leurs cellules ectodermiques présentent une grande faculté d'adaptation, au moins aussi grande que chez les Cnidaires.

On n'accorde d'ordinaire pas une grande valeur à un caractère histologique ; l'absence de nématocystes chez les Spongiaires, s'ajoutant à d'autres différences, vient appuyer la distinction à faire entre Spongiaires et Polypes, mais ne va pas plus loin ; par exemple, cette absence ne constituerait pas un argument sérieux pour détacher les Spongiaires des Cœlentérés. C'est du moins ainsi qu'on en juge généralement. Mais on est aussi généralement d'accord pour considérer l'absence de nématocystes chez les Spongiaires comme originelle, et ne résultant pas de la perte de la faculté urticante. Quand on combine cette notion avec celle de la parenté avec les Polypes, c'est-à-dire si on réunit les deux groupes comme Cœlentérés, il faut également dénier au premier Cœlentéré la faculté urticante ; elle serait une acquisition toute nouvelle, limitée au groupe des Polypes. Or, cela n'est pas le cas ; la faculté urticante existe chez bon nombre d'Infusoires et on a rapproché leurs « trichocystes » des nématocystes ; mais alors les Spongiaires ne peuvent pas descendre de ces mêmes Infusoires ; ils doivent dériver d'un groupe de Protozoaires où la faculté urticante ne se manifestait pas. Ce caractère, fort secondaire en apparence, devient donc à la réflexion beaucoup plus important.

Au sujet des Infusoires urticants, DELAGE et HÉROUARD disent (TRAITÉ DE ZOOLOGIE CONCRÈTE, I. PROTOZOAIRE, p. 432) : « L'animal ne produit pas de tourbillon alimentaire pour absorber au hasard les particules que ce tourbillon pourrait entraîner ; il doit chasser sa proie, l'atteindre, la tuer, la déglutir par un acte particulier. Mais on ne chasse pas de cette manière une poussière nutritive, on ne peut attaquer que des proies relativement volumineuses. C'est ce qui a lieu en effet. Notre chasseur se nourrit de Protozoaires inférieurs ou même d'Infusoires parfois presque aussi gros que lui... En sa qualité de chasseur, il a des armes d'attaque, ou, à l'occasion, de défense... Ces

armes sont les trichocystes. » Ce passage met clairement en relief la relation entre la faculté urticante et le régime macrophage. Le régime microphage a donc déterminé plus ou moins directement : 1° la tendance d'évolution vers la dissémination de l'appareil digestif; 2° l'absence de faculté urticante chez les Spongiaires.

#### 6. — Les couches histologiques.

Chez tous les Métazoaires, la formation d'une gastrula par invagination de la blastula permet de distinguer deux membranes embryonnaires, endoderme et ectoderme, entre lesquelles se forme chez quelques Coelentérés et chez tous les autres Métazoaires, une troisième couche, le mésoderme. On a commencé, avec HÆCKEL, par admettre chez les Spongiaires aussi seulement deux couches, homologues avec celles des Polypes; l'ectoderme présentait toutefois deux particularités : il était fort épais et les protoplasmes cellulaires étaient confondus (syncytium), les cellules ne restant distinctes que par leurs noyaux.

F.-E. SCHULZE (1875) a trouvé, recouvrant la masse ectodermique, un épithélium pavimenteux, qu'on a voulu considérer comme l'ectoderme vrai, la couche immédiatement en dessous devant être un mésoderme. Contre cette interprétation on a fait valoir que cet épithélium pavimenteux ne provient pas d'un feuillet embryonnaire distinct, mais résulte simplement d'une modification de celles des cellules « mésodermiques » qui sont en situation superficielle; en outre, il y a des échanges constants, des cellules profondes venant s'établir à la surface et réciproquement des pavimenteuses rentrant dans la profondeur, tous ces changements de position étant accompagnés de modifications d'aspect et de caractère histologiques. Il n'y a donc morphologiquement que deux couches, comme chez les Polypes. Mais il faut rappeler que la valeur de cette ressemblance est fortement atténuée par le fractionnement de la couche des cellules captantes ou nutritives, qui ne restent pas en un endoderme continu.

#### 7. — Caractère choanocytaire.

Les cellules qui garnissent la paroi interne du cylindre chez les formes les plus simples ou qui constituent les corbeilles vibratiles des formes plus compliquées, ont été, de par leur situation et leur fonc-

tion, homologuées avec l'endoderme des Métazoaires; elles présentent un flagellum, entouré à sa base d'une collerette en entonnoir : ce sont des choanocytes. C'est là une particularité unique, qui permet d'opposer les Spongiaires à tous les autres Métazoaires; les seules structures y ressemblant quelque peu sont les solénocytes décrits par GOODRICH dans les reins d'Annélides et de l'Amphioxus, ressemblance du reste purement superficielle et nullement morphologique. Mais on trouve une structure tout à fait semblable chez des Protozoaires, le groupe des Choanoflagellés ou Craspédomonades. L'absence de faculté urticante avait suggéré la possibilité de l'origine des Spongiaires aux dépens d'un groupe spécial de Protozoaires; le caractère choanocytaire vient appuyer cette conclusion et préciser le groupe ancestral particulier.

Au point de vue morphologique, la collerette a été considérée comme étant un pseudopode modifié et spécialisé; avec cette conception s'accorde le fait que la collerette peut changer de forme, s'étaler ou se contracter jusqu'à disparaître; la même chose se produirait chez les Éponges. Considérée en elle-même, la collerette n'est pas un organe bien compliqué; mais il s'agit d'un organisme protozoaire, c'est-à-dire unicellulaire, chez lequel les spécialisations anatomiques ne peuvent pas avoir la variété que permettent les différenciations de diverses cellules chez des organismes composés, mais sont limitées aux changements que peut supporter la cellule individuelle, laquelle doit continuer à mener de front toutes les autres fonctions. A ce compte, la collerette apparaît comme une spécialisation considérable.

Non seulement les Choanoflagellés sont des Protozoaires, mais comme Flagellés, ce sont des Protozoaires très inférieurs, peut-être même inférieurs aux Amibes. Sans vouloir approfondir cette question controversée, nous pouvons dire que cette spécialisation considérable d'une collerette a été précoce, phylogéniquement parlant.

Les Flagellés sont microphages; le flagellum est autant producteur du courant alimentaire, qu'organe locomoteur. Pour la collerette, il y a des divergences d'opinion sur les détails du fonctionnement et l'organe est susceptible de variations assez étendues; mais on est d'accord sur le fait essentiel que la collerette agit comme un entonnoir pour concentrer les particules alimentaires et les conduire au corps même de la cellule, qui les ingère, les introduit dans son intérieur. Ainsi, avec l'absence de nématocystes, avec la dispersion de

l'endoderme, voici le caractère choanocytaire rattaché au régime microphage.

Il importe de remarquer que la collerette comporte logiquement l'introduction des parcelles dans l'intérieur de la cellule et dans l'intérieur de chaque cellule individuellement. Les conséquences morphologiques importantes ont été signalées au § 4; le caractère choanocytaire a déterminé la direction d'évolution des Spongiaires.

De l'importance morphologique de cette spécialisation et de sa précocité doit résulter une ténacité héréditaire. Alors que les cellules ectodermiques de l'adulte peuvent échanger leurs formes et leurs fonctions, les choanocytes sont plus permanents; leur nombre s'accroît par division et non par addition de nouvelles-venues des autres couches. Dans tous les groupes animaux, il y a des variations de régime; le squalé pélerin et la baleine sont devenus des filtreurs de plankton; il y a même une Ascidie macrophage (*Octacnemus*, voir dans ces ANNALES, XLI, 1906, p. 54); spécialement dans le groupe des Flagellés, la nutrition végétale est très fréquente. Elle est entièrement absente chez les Choanoflagellés et il y a fixité absolue du régime microphage dans tout le groupe des Spongiaires, la stricte adaptation du choanocyte au régime microphage étant incompatible avec la macrophagie.

#### 8. — Proterospongia.

Dans son grand traité sur les Infusoires (1881) SAVILLE KENT a décrit un Choanoflagellé colonial présentant entre autres les particularités suivantes : 1° la colonie n'est pas branchue, mais est une masse mucilagineuse commune dans laquelle sont épars les individus; 2° ces individus sont de deux sortes : des choanocytes dont la collerette et le flagellum font saillie au-dessus de la masse mucilagineuse et des individus amœboïdes dans la profondeur; 3° ces deux sortes d'individus peuvent se transformer l'une dans l'autre, les individus de la surface, gavés, devenant amœboïdes pour digérer et sporuler.

KENT a vu dans cette espèce un acheminement vers les Spongiaires et cette interprétation a été généralement admise; DELAGE et HÉROUARD (ZOOLOGIE CONCRÈTE, I. PROTOZOAIRE, 1896, p. 333) disent « que ce genre a une certaine célébrité, parce qu'il avait été donné comme fournissant le passage des Protozoaires aux Spongiaires, théorie abandonnée aujourd'hui ». Dans le volume SPONGIAIRES, des

mêmes auteurs (1899, p. 203), il est dit que « cette opinion, après avoir fait beaucoup de bruit, est abandonnée à juste titre. Dans la CAMBRIDGE NATURAL HISTORY (PROTOZOA, 1906, p. 122), MARCUS HARTOG mentionne que cette forme rappelle par la différenciation cellulaire les Éponges et en fait a été considérée comme une transition. Dans le même traité (SPONGIAIRES, p. 181), IGERNA SOLLAS est plus explicite; elle écrit : « Intéressant en connection avec la phylogénie des Spongiaires est le genre Choanoflagellé *Protospongia*, décrit par SAVILLE KENT et retrouvé depuis en Angleterre et ailleurs... C'est juste une créature comme nous pourrions nous figurer le stade ancestral, dont la larve libre des Spongiaires est une réminiscence. »

#### 9. — Premiers stades embryologiques.

La maturation des produits sexuels, la fécondation de l'œuf par le spermatozoïde, la multiplication par divisions mitotiques, se passent exactement comme chez les Métazoaires (§ 3). Les stades suivants ont été étudiés d'abord par METSCHNIKOW en 1874 et par F.-E. SCHULZE en 1875-1878 chez *Sycandra*, une Éponge calcaire encore relativement simple, mais où pourtant, chez l'adulte, les cellules nutritives à collerette ne tapissent plus la cavité intérieure primitive et sont déjà retirées dans des bourgeons ou chambres latérales. La segmentation a lieu dans les tissus du parent et plus ou moins tôt, il y a une différenciation des cellules; les unes sont claires, petites, flagellées; les autres, granuleuses, grosses, non flagellées. Ces deux espèces de cellules constituent chacune un hémisphère; la larve est donc composée de deux moitiés différentes et pour cette raison on lui a donné le nom de « amphiblastula » Elle est creuse et c'est ce qui justifie la dénomination de blastula. L'interprétation de ces faits ne semble pas difficile. En théorie stricte, une différenciation des cellules de la blastula devrait se produire comme conséquence de l'invagination et seulement au stade gastrula; en fait, cette différenciation est généralement beaucoup plus précoce, parfois visible dès les premiers stades de segmentation, par inégale répartition entre les blastomères des réserves nutritives de l'œuf. Le cas de *Sycandra* n'a donc rien d'exceptionnel; il n'y a que la particularité assez accessoire que, pendant quelque temps, les deux espèces de cellules occupent des zones d'égale grandeur. On a trouvé une larve

amphiblastula chez beaucoup d'autres Éponges de divers groupes ; les variations consistent en une étendue moindre de la zone occupée par les grosses cellules granuleuses, dans la présence de flagella sur ces cellules granuleuses et leur plus faible dimension chez *Oscarella*, et la tendance à former plusieurs couches de granuleuses diminuant plus ou moins la cavité de la blastula.

Mais dans un autre groupe, il y avait des différences plus considérables. La plus grande partie de la surface de la larve est composée de petites cellules flagellées claires et il n'y a que quelques cellules granuleuses à l'un des pôles, de façon qu'on ne peut plus appliquer la dénomination d'amphiblastula. Parfois même il n'y a plus aucune distinction, il n'y a plus que des cellules claires flagellées toutes semblables et la larve est une blastula typique théorique, comme il n'y en a pas de plus simple dans aucun autre groupe animal. Cette sphère homogène creuse se remplit par des cellules quittant le rang pour aller se placer à l'intérieur, en perdant leur caractère flagellé pour prendre le caractère amœboïde ; cette larve est dite « parenchymula » et ressemble beaucoup à la planula, typique pour beaucoup de Cœlentérés.

Il y aurait donc deux formes larvaires chez les Éponges ; l'amphiblastula et la parenchymula. On s'est naturellement demandé si cette distinction était importante et essentielle et s'il n'y avait pas moyen d'unifier, et on considère comme un succès d'y avoir réussi. Dans ces comparaisons, on est toujours parti de l'amphiblastula. Par exemple, dans un intéressant résumé critique (ZOOLOGISCHES CENTRALBLATT, 1898, V, p. 584), O. MAAS prend comme « premier cas et le plus simple » *Oscarella*, où les deux zones sont bien égales, les granuleuses flagellées et petites et où la cavité blastulaire ne se remplit jamais. Il en dérive toutes les autres formes par deux modifications graduelles : le rétrécissement de la zone granuleuse et le remplissage de la cavité, et la larve parenchymula est alors le terme extrême de cette modification.

Il importe de remarquer que le point de départ est l'amphiblastula, qui est la forme primitive, mais seulement dans le sens qu'elle a été la première connue. Pour une véritable primitivité morphologique et phylogénique, il faudrait prendre en considération l'organisation de la larve en elle-même et aussi sa répartition zoologique, c'est-à-dire la situation naturelle dans le système de la forme adulte à laquelle la larve se rapporte. C'est ce qui n'a pas été fait. Il est vrai

que cette répartition paraît très irrégulière, des espèces du même genre ayant des larves fort différentes; mais il y a pourtant le fait que la blastula la plus typique, dont il a été question plus haut et qui donne aussi la parenchymula la plus typique, appartient à une espèce d'*Ascetta*, la forme la plus simple de toutes les Éponges, réalisation concrète de l'« Olynthus » primordial de HÆCKEL. Ce fait s'impose à l'attention, à moins de le déclasser comme une coïncidence fortuite, sans signification phylogénique. Cette conclusion n'est pas expressément formulée, mais elle est tacitement admise; car, autrement, les auteurs partisans d'une communauté d'origine des Cnidaires et des Spongiaires n'auraient pas manqué d'insister. Parmi les caractères différentiels, on pourrait citer la larve planula pour les Polypes, l'amphiblastula pour les Spongiaires; mais une des formes les plus primitives des Spongiaires a également une planula, — ce fait remarquable n'est jamais cité comme argument. C'est qu'on l'a invalidé en considérant cette larve comme le terme ultime d'une modification cœnogénique.

Cette interprétation importe peu pour le moment. Si on accepte les faits embryologiques de la manière dont ils sont présentés d'ordinaire, c'est-à-dire en considérant l'amphiblastula comme la forme larvaire primitive, il n'est guère difficile d'établir des concordances avec les Métazoaires. Si pour échapper à cette anomalie d'avoir la série larvaire évoluant d'*Oscarella* à *Ascetta*, tandis que l'évolution des adultes est en sens exactement contraire, on prenait pour point de départ la parenchymula, les rapports deviendraient encore plus étroits, non seulement avec les Métazoaires en général, mais plus spécialement avec les Cnidaires. Ainsi en tout cas, les phénomènes du premier développement ontogénique ne révèlent aucune différence essentielle pour séparer les Spongiaires du groupe des Métazoaires et leur attribuer une origine indépendante.

#### 10. — L'inversion des couches.

Le stade suivant dans l'ontogénie est la gastrula; par invagination d'une partie de la surface d'une blastula ou par séparation dans la masse interne d'une planula, il se forme une cavité digestive tapissée par des cellules granuleuses endodermiques, les cellules claires restées à l'extérieur constituant l'ectoderme; l'ouverture de la cavité est le blastopore.

L'amphiblastula des Spongiaires subit une invagination typique, avec formation de cavité, un blastopore ; mais ce sont les petites cellules claires flagellées qui s'invaginent pour former le revêtement de la cavité, se transformer en choanocytes et fonctionner comme endoderme, tandis que les grosses cellules granuleuses restent au dehors et fourniront les éléments de l'ectoderme de l'adulte. D'autres fois, il y a, au lieu d'une invagination, recouvrement épibolique des cellules claires flagellées par les granuleuses ; le mode par épibolie s'explique, comme chez les Métazoaires, par l'oblitération partielle de la cavité blastulaire, ce qui ne permet pas une invagination. Les deux procédés sont comparables à ce qui se passe chez les Métazoaires, mais les couches ne semblent pas être les mêmes, car les cellules larvaires à caractère ectodermique s'invaginent et les granuleuses à caractère endodermique restent dehors. On pourrait à la rigueur considérer cette anomalie comme résultant de ce que dans la blastula, pour l'une ou l'autre raison, les caractères ordinaires des deux groupes cellulaires ont été changés ou intervertis ; ce serait une modification assez paradoxale, mais qui ne pourrait prévaloir contre les homologues résultant de la situation et des connections anatomiques ; quels que soient ses caractères histologiques, la couche qui s'enfonce serait morphologiquement un ectoderme. C'est l'attitude prise par E. PERRIER (1898).

Mais il y a aussi chez les Spongiaires des larves parenchymula, en réalité du type planula, chez lesquelles il n'y a pas d'invagination et chez lesquelles on pensait que les cellules internes granuleuses donnaient l'endoderme, les externes claires l'ectoderme de l'adulte ; les rapports seraient donc tout à fait normaux. Or, il est bien établi aujourd'hui que c'est là une erreur ; ici aussi, les granuleuses deviennent ectodermiques, les claires flagellées endodermiques internes ; et comme les flagellées entourent et recouvrent entièrement la masse des granuleuses, la modification ne peut se produire ici que par un changement de positions, un bouleversement complet, un véritable chassé-croisé. La couche externe continue des flagellées se brise, ses éléments vont par pièces et lambeaux vers l'intérieur ; les granuleuses internes arrivent à la surface et constituent le revêtement externe. Il y a donc ici anomalie, non seulement pour les caractères histologiques des couches, mais aussi pour leur situation et il y a bien chez les Spongiaires inversion, renversement, retournement des couches. Sous ce rapport, les Spongiaires diffèrent de tous les autres

Métazoaires; on admet que les deux groupes ont en commun le stade blastula, ce qui est admissible, et aussi le stade gastrula, ce qui ne l'est pas, la gastrula étant déjà intervertie. DELAGE a donné aux Spongiaires, considérés comme Métazoaires mais opposés à tous les autres, le nom d'Enantiozoaires (inversion).

En même temps que l'invagination, se produit la fixation de la larve, jusque là libre et mobile. Cette fixation se fait aussi d'une façon aberrante, non par l'extrémité fermée de la gastrula, mais au contraire par son extrémité ouverte, le blastopore étant obturé par le support.

Pour compléter, il faut mentionner que jusqu'à ce moment les cellules sont flagellées, mais non choanocytaires; la collerette est absente chez les larves et ne se développe qu'après la fixation de l'animal et la migration des « ectodermiques » larvaires à l'intérieur. Les petites cellules flagellées ont été décrites comme claires, par rapport aux granuleuses; en général, elles renferment cependant aussi assez bien d'inclusions dans leur partie profonde; et toutes les cellules blastulaires d'*Ascetta* sont ainsi granuleuses basalement.

#### 11. — Opinion de Hæckel.

Pour toutes les questions de descendance et de parenté des grands groupes animaux, il convient de prendre en sérieuse considération l'opinion d'un auteur qui a créé la phylogénie, le mot et la chose, et des idées générales géniales, comme la notion de gastrula, d'autant plus que précisément pour l'établissement de cette notion, les Spongiaires ont joué un grand rôle. La SYSTEMATISCHE PHYLOGENIE (1896) de HÆCKEL est donc à consulter.

Pour l'ontogénie, le type primitif est *Oscarella* « avec une vraie blastula d'où résulte par invagination une vraie gastrula... Quelques indications sur l'ontogénie d'autres Éponges sont en contradiction avec le tableau palingénique, qui semble conservé dans cette gastrulation typique et la formation de la larve *Olynthus*. Ces contradictions s'expliquent partiellement (comme si souvent dans l'ontogénie comparée) par des erreurs d'observation et le manque de critique, etc. » (p. 74). Parmi les rares formes inférieures qui ont conservé une gastrula typique, figure *Olynthus* pour les Éponges (p. 22). Les mots ecto- et endoderme se rapportent toujours aux couches de l'adulte et nulle part, ni dans le paragraphe sur l'histologie, ni dans

celui sur l'ontogénie, il n'est dit un mot sur l'anomalie des couches et sur leur inversion ; ces faits sont tout simplement passés sous silence, à moins que ce ne soit à eux qu'il est fait allusion comme erreurs d'observation et manque de critique. La complète homologie avec les Métazoaires est constamment affirmée ; les seules différences signalées sont le courant d'eau (fig. 50) et la fixation par le blastopore « *abweichend von allen übrigen Metazoen* » (p. 49), sans chercher à déterminer la cause ni les conséquences de cette fixation anormale. Des rapports directs avec les Choanoflagellés sont niés, à cause de la gastrulation et de l'absence de collerette chez les cellules flagellées larvaires (p. 56).

Ce n'est donc en somme que la transcription fort incomplète et peu impartiale des faits, sans aucune tentative d'explication.

## 12. — Théorie de Balfour.

A la suite des travaux de F.-E. SCHULZE sur l'embryologie de *Sycandra*, BALFOUR a tenté une explication dans un article du *QUARTERLY JOURNAL OF MICROSCOPICAL SCIENCE* (janvier 1879), reproduit à peu près textuellement dans son *TRAITÉ D'EMBRYOLOGIE* (1881). Dans l'amphiblastula, les cellules amœboïdes granuleuses sont devenues nutritives, les cellules claires flagellées (l'auteur dit ciliées), locomotrices et respiratoires. La fixation amène une réduction dans l'activité des flagellées, tandis que les nutritives auront avantage à exposer une surface aussi grande que possible. Balfour, qui pensait clairement, a fort bien vu : 1° que cette explication se borne à indiquer des tendances qui ont pu déterminer une direction d'évolution (ce qui est déjà beaucoup) ; 2° que l'ingestion des parcelles alimentaires doit se faire par les cellules tapissant les canaux et non par les choanocytes, sans quoi « toute la théorie tombe par terre » ; 3° que dans sa théorie il n'y a pas d'homologie avec les couches larvaires des autres Métazoaires.

A cette époque, l'ingestion des aliments était encore controversée et SCHULZE écrivait à BALFOUR que les choanocytes étaient respiratoires et les cellules dérivées des granuleuses, nutritives. Il est bien établi aujourd'hui que les choanocytes sont capteurs et digérants ; l'éventualité d'un effondrement de la théorie s'est donc réalisée. Quant à la respiration, le rôle de cellules quelconques n'est pas expérimentalement démontrable et il est fort douteux qu'à ce stade évolu-

tif, il faille chercher des organes localisés pour cette fonction; de tels organes sont absents chez les Cœlentérés, les Turbellariés, les Nématodes et n'apparaissent que fort tard dans la série animale.

### 13. — Absence larvaire du caractère choanocytaire.

HÆCKEL ne mentionne le caractère choanocytaire que pour lui dénier toute valeur et BALFOUR ne le prend pas non plus en considération. Or, nous avons vu que c'est la collerette qui a déterminé un régime strictement microphage avec digestion intracellulaire, d'où est résultée ou tout au moins a été rendue possible la tendance évolutive vers une dissémination du système digestif; les courants d'eau ont certainement aussi été influencés par les nécessités de ce régime nutritif particulier.

Le caractère choanocytaire est donc la cause des caractères distinctifs des Éponges et le lien logique qui les réunit. Il y a donc lieu de voir s'il ne peut pas être mis en une relation quelconque avec l'inversion des couches, la plus grande singularité du développement des Spongiaires.

Mais les cellules ectodermiques larvaires, qui par invagination ou par migration vers l'intérieur constitueront l'endoderme de l'adulte, sont des cellules simplement flagellées, sans collerette; elles restent ainsi pendant toute la période larvaire, c'est-à-dire tant qu'elles sont en situation externe; elles ne deviennent choanocytaires que plus tard. On a vu (§ 11) que cette particularité a été employée comme argument contre la parenté directe avec les Choanoflagellés. Il convient donc de déterminer le plus exactement la valeur à attribuer à ce fait.

Rappelons d'abord que l'entonnoir, probablement de nature pseudopodique, est fort variable et rétractile chez l'adulte (§ 7), qu'il peut disparaître entièrement chez *Proterospongia*.

Le flagellum est autant organe producteur de courant qu'organe capteur de la nourriture ou, par réversibilité d'action, autant locomoteur que capteur; la collerette, au contraire, est exclusivement appareil capteur ou conducteur de la nourriture, pour l'ingestion dans le corps cellulaire. La blastéa phylogénique, correspondant au stade ontogénique blastula, aura certainement été, dans la théorie de l'origine choanoflagellée, elle-même choanocytaire, parce qu'elle devait se nourrir. Or, cette nécessité de nutrition autonome n'existe pas chez la larve quand elle se développe dans les tissus maternels ou

quand, déjà libre, elle est pourvue d'une réserve suffisante. Le détail du caractère granuleux de la partie basale de toutes les cellules, au moins chez certaines blastulas, acquiert à ce point de vue une certaine signification. La larve libre doit se mouvoir, sa faculté de locomotion est utile pour la dissémination de l'espèce : elle est flagellée; elle ne doit pas capter de nourriture : elle n'a pas de collerettes. Cette situation pourra persister tant que durera la réserve nutritive accumulée; aussitôt qu'elle est épuisée, l'animal doit commencer à fonctionner comme organisme capteur et alors la collerette doit se développer. Il serait intéressant à ce point de vue de suivre les variations du caractère granuleux avec l'âge. En stricte logique, on ne peut pas dire que les faits confirment cette hypothèse, mais on peut affirmer que rien dans les faits connus n'y est contraire. En tout cas, on ne serait arrivé qu'à la conclusion suivante : l'absence de collerette est compatible avec les conditions d'existence de la larve à cause de la présence d'une réserve nutritive.

Par rapport aux Flagellés ordinaires, les Choanoflagellés sont un groupe assez fortement spécialisé, par conséquent secondaire; et, en effet, dans leur ontogénie, il y a un stade simplement flagellé qui dure même assez longtemps, ce qui revient à dire que la collerette se développe assez tard. C'est, en somme, la même chose qui se passe chez les Spongiaires.

Il importe surtout de tenir compte du fait que chez les Spongiaires l'absence de collerette n'est que temporaire. Les cellules flagellées si fréquentes chez les Métazoaires n'en développent jamais; les cellules toutes semblables des Spongiaires en développent toujours. La ressemblance ne peut donc être que purement artificielle; comme on l'a dit fort justement, même à l'état de simples flagellées, les cellules des Spongiaires sont des choanocytes en puissance.

Enfin, c'est encore une question, si cette absence est un fait absolument général. Chez *Oscarella*, HEIDER a décrit un rudiment de collerette.

Il n'y a que deux interprétations possibles : cette absence est primitive, ou bien elle est secondaire. Dans le premier cas, la collerette est une néo-formation ayant affecté un groupe qui a pu être une branche des Métazoaires; on n'a pas donné jusqu'ici de raison ou de cause pour une pareille modification. Dans le second cas, cette absence est un changement secondaire cœnogénique par hétérochronie, nullement incompatible avec la dérivation des Spongiaires d'un

groupe de Choanoflagellés. Les considérations ci-dessus rendent cette dernière interprétation infiniment plus probable que la première.

#### 14. — Relation entre l'inversion des couches et le caractère choanocytaire.

Le raisonnement de BALFOUR est basé sur le caractère larvaire et vise à expliquer l'ontogénie par la phylogénie ou ce qui revient au même, à déterminer la phylogénie par l'ontogénie; il s'agit de suivre les vicissitudes subies par l'ancêtre. Dès lors, ce n'est pas la blastula qu'il faut prendre en considération, mais la blastéa ancestrale, c'est-à-dire la blastula moins les altérations cœnogéniques. Le paragraphe précédent montre que, dans l'hypothèse d'une origine choanoflagellée, la blastéa, contrairement à la blastula, doit être douée du caractère choanocytaire.

La blastéa métazoaire est homogène, toutes les cellules sont semblables anatomiquement et physiologiquement, et indifférentes les unes par rapport aux autres. Chacune d'elles est également, et par conséquent moyennement, apte à toutes les fonctions, par conséquent aussi indifférente aux diverses fonctions qu'elle doit exercer. De là pour chacune d'elles la possibilité de subir facilement toutes les modifications par le simple procédé de l'accroissement de l'une de ses activités et l'abandon graduel des autres. C'est la dissociation de fonctions associées, leur répartition à des zones distinctes, la spécialisation, condition du progrès. La première modification phylogénique a été la spécialisation d'une zone digestive par gastrulation et cette modification comporte essentiellement : *a*) abandon par les cellules endodermiques des fonctions locomotrice et captante; *b*) leur association pour une action commune qui est : *c*) la digestion extra-cellulaire ou cavitaire. Le tout pour la macrophagie.

Nous pouvons concevoir également la blastéa choanoflagellée homogène, c'est-à-dire ses cellules indifférenciées les unes par rapport aux autres. Mais chaque cellule n'est plus indifférenciée par rapport à ses diverses fonctions. En effet, la collerette est une spécialisation anatomique, laquelle conjointement avec le flagellum locomoteur est adaptée à une nourriture spéciale, à un mode de captation spécial et à l'introduction de la proie dans l'intérieur même de chaque cellule. Et ces quatre choses sont non seulement associées, mais encore logiquement connexes et de plus indissolublement liées; on ne conçoit pas en effet une collerette sans le flagellum, une collerette qui n'introdui-

rait pas les parcelles nutritives dans la cellule qu'elle coiffe, une collerette qui ne serait pas pour un régime microphage. Tout cela paraît indubitable et on ne voit pas quelles objections on pourrait y faire.

Or, de la situation ainsi exposée, découlent certaines conséquences. Pour exercer convenablement leur fonction locomotrice, les cellules doivent rester à la surface externe et comme elles ne sont pas simplement des flagellés, mais des choanoflagellés, les fonctions captante et digestive resteront de même externes; en d'autres mots, la couche digestive sera ectodermique par situation et comme elle est locomotrice, elle sera aussi plus ou moins ectodermique pour l'aspect et les caractères des cellules; et dans la blastula où coenogéniquement l'apparition de la collerette est retardée, la ressemblance avec l'ectoderme des Métazoaires sera encore renforcée.

Quelle pourrait bien être la taille maxima pour une blastéa quelconque, c'est-à-dire pour un organisme sphérique à cellules toutes semblables? Les surfaces augmentant seulement comme les carrés, tandis que les volumes augmentent comme les cubes, il y a bientôt disproportion entre la surface locomotrice et captante (tant métazoaire que choanoflagellée) et la masse à mouvoir et à nourrir. Cet inconvénient doit être réel, car il a été employé plusieurs moyens pour y porter remède; la gastrulation est un de ces moyens, ainsi que l'arrangement blastulaire lui-même, qui en étalant toutes les cellules en une seule couche supprime la difficulté de la nutrition; on trouve la même chose chez les Volvocinés et dans ce seul groupe, il y a plusieurs méthodes appliquées pour arriver au résultat voulu (voir dans ces ANNALES, vol. XXXIX, l'article « Taille des animaux », p. LI). *A priori*, la gastrulation est le mode le plus parfait, permettant le régime macrophage, l'augmentation de la surface digestive par plissement et saillies purement endodermiques ou par la formation de cavités annexes, et en même temps assurant une protection par la situation interne. Mais il reste toujours la difficulté résultant de la masse à mouvoir. En somme, *Volvox* est le géant de la catégorie, avec 2 millimètres de diamètre.

Avec une blastéa de choanocytes, la constitution d'une cavité digestive interne est contre-indiquée, les cellules externes à collerette tendant de par leur nature à rester locomotrices, captantes et aussi digestives. Un accroissement d'activité par agrandissement de la surface ne pourrait donc se faire que par plissement de la surface externe; mais les cellules logées au fond des plis ne contribueraient

plus à la locomotion; en outre, elles ne recevraient que l'eau envoyée par les cellules de la surface, c'est-à-dire déjà dépouillée et elles ne contribueraient plus à la nutrition.

Mais supposons qu'un pareil organisme se fixe. La fonction locomotrice est abolie; elle ne retient plus à la surface les choanocytes. Si leurs autres fonctions, la captante et la digestive, peuvent aussi bien s'exercer dans une situation interne, rien ne s'oppose plus à une telle modification; et si les fonctions conservées peuvent mieux s'exercer ainsi, la modification se produira certainement. Or, une situation interne a l'avantage évident d'assurer une protection à des organes fort délicats et de permettre l'augmentation des surfaces. Nous ne savons pas comment s'est fait ce déplacement, graduellement ou par évolution discontinue, halmatogenèse de EIMER; même une évolution lente se traduira dans le raccourci ontogénique par le bouleversement des couches. L'externe avec ses caractères histologiques ectodermiques ira à l'intérieur, accomplissant la fonction nutritive qu'elle a toujours accomplie. Tout cela cadre parfaitement avec les faits et se comprend facilement, dans l'hypothèse d'une origine distincte choanoflagellée; avec une origine coelentérée ou métazoaire, c'est une énigme insoluble.

#### 15. — Parallélisme d'évolution : les caractères histologiques.

Dans tout ce qui précède, nous n'avons en réalité fait qu'une chose : démontrer que tous les caractères distinctifs des Spongiaires sont des conséquences de leur nature choanocytaire. Mais outre les caractères distinctifs, il y a aussi les caractères généraux communs avec les Métazoaires et considérés comme indiquant une communauté d'origine. Dans notre manière de voir, les ressemblances ne peuvent être que fortuites ou des convergences d'évolution. C'est là ce qu'il faut pouvoir établir pour compléter la démonstration.

Le caractère le plus général est la composition pluricellulaire du corps. La signification de ce fait n'est guère douteuse : Spongiaires et Métazoaires dérivent des Protozoaires, sont des colonies de Protozoaires dont les éléments se sont diversifiés. Sur cette conclusion tout le monde est d'accord; mais généralement on va plus loin, on fait dériver Spongiaires et Métazoaires du même groupe de Protozoaires. Pour justifier cette extension de la conclusion, on a invoqué le grand nombre de ressemblances de détail, allant souvent jusqu'à l'identité et

surtout les phénomènes histologiques de la reproduction ; des structures aussi spéciales ne peuvent pas s'être produites deux fois d'une façon indépendante et ne s'expliquent que comme un legs d'un ancêtre commun.

Le raisonnement serait absolument valide si toutes ces particularités étaient des acquisitions de l'organisme au stade colonial différencié, c'est-à-dire s'il n'y avait encore rien chez les Protozoaires. Tel est loin d'être le cas. Le Protozoaire a déjà la valeur d'une cellule avec protoplasme, noyau, nucléole, etc. ; tous ces organes différenciés, dont nous ignorons la signification mais qui doivent être le résultat d'une longue évolution, se trouvent complets et fixés chez les Protozoaires et il est même remarquable que l'évolution ultérieure en Métazoaire n'y ajoute rien d'essentiel. Au contraire, la cellule protozoaire est souvent plus compliquée, la cellule métazoaire plus simple ; c'est que les spécialisations en organes pour l'accomplissement de certaines fonctions sont toutes accumulées dans la cellule unique du Protozoaire, tandis que chez le Métazoaire ces spécialisations peuvent se répartir sur des cellules différentes.

La ressemblance des phénomènes histologiques de la reproduction chez Spongiaires et Métazoaires est en effet des plus étroites, et ici il y a certainement une plus grande différence avec les Protozoaires. Mais sans aborder le formidable problème de la sexualité, il faut cependant reconnaître que les grandes lignes sont déjà esquissées. La sexualité est essentiellement la collaboration de deux éléments cellulaires, c'est-à-dire une conjugaison. Ces éléments sont équivalents, puisque ce sont deux individus semblables chez beaucoup de Protozoaires ; et cette équivalence persiste dans tout le reste du règne animal, comme le montre l'identité des pronucléus dans l'œuf fécondé. Même des détails (pour autant que nous puissions les taxer de détails) comme les deux divisions successives dans la maturation des produits sexuels des Métazoaires, se retrouvent dans la conjugaison des Infusoires (MAUPAS). Il y a également déjà des anses chromatiques. La plus grande différence est dans l'inégalité des deux éléments sexuels : l'œuf volumineux et immobile, le spermatozoïde petit et agile. L'importance physiologique de cette double spécialisation doit être des plus considérables ; morphologiquement, les différences de structure sont accessoires. Et cette spécialisation est déjà nettement indiquée chez les Protozoaires.

Il importe de remarquer qu'il s'agit ici des Protozoaires en général

et nullement d'un seul groupe en particulier. La plupart de ces caractères se trouvent chez tous les groupes. Ils sont sans doute une condition de la vie dans son essence profonde et doivent par conséquent passer tels quels dans tous les descendants, que ces descendants soient en un phylum unique ou en des phylums distincts et indépendants. En outre, ces caractères essentiels de la vie, sont largement indépendants de ses modalités secondaires et accessoires; ils sont soustraits aux petites vicissitudes évolutives; ils passent d'un stade phylogénique à l'autre avec leurs tendances propres. Ainsi, la différenciation des deux éléments sexuels, simplement indiquée chez les Protozoaires, se développe et se perfectionne au stade colonial, mais dans la direction déjà indiquée chez les Protozoaires et de la même façon dans les phylums distincts des Métazoaires, Spongiaires, Volvocinées et Végétaux. Il n'y a pas hérédité par communauté d'origine, pas non plus convergence, mais parallélisme d'évolution.

#### 16. — Les ressemblances larvaires.

En dehors de l'identité histologique, il n'y a plus de ressemblance entre les adultes Métazoaires et Spongiaires, et les différences dominent; c'est une conséquence nécessaire de l'inversion des couches. Mais il y a incontestablement de fortes ressemblances aux premiers stades larvaires; les blastulas peuvent être considérées comme identiques et *parenchymula* est synonyme de *planula*.

Beaucoup de Protozoaires forment des colonies, dont l'aspect est souvent défini et spécifique; cependant chacun des éléments composant garde sa personnalité; l'impression générale n'est pas celle d'une individualité supérieure, pas plus qu'une branche de corail ou une feuille de *Flustra*; il n'y a pas subordination des parties à l'ensemble. Une individualisation plus nette de la colonie résulte fréquemment de la mobilité (Siphonophores, *Pyrosoma*). La blastéa des Métazoaires et des Spongiaires peut très naturellement se concevoir comme une colonie de Protozoaires devenue libre et flottante, adaptée à la vie flottante ou planctonique comme le montre sa forme sphérique. Ici également, l'identité du résultat ne prouve nullement une origine commune; le raisonnement s'applique à n'importe quel groupe de Protozoaires; la sphéricité de *Volvox* ne doit pas faire rattacher cet organisme au phylum des Métazoaires et de même Métazoaires et Spongiaires peuvent parfaitement être distincts.

Quand on se demande maintenant quelles sont les possibilités évolutives d'une blastéa choanoflagellée, il y a à écarter d'abord l'invagination et l'adoption d'un régime macrophage. Le progrès ne peut résulter que de la différenciation des éléments cellulaires pour accomplir plus spécialement certaines fonctions. Le passage de la blastula à la parenchymula chez *Ascetta* peut être interprété comme la cellulatisation de la cavité blastulaire ou de la masse gélatineuse amorphe qui la remplit; et cela, dans un but de donner plus de soutien à la membrane choanocytaire externe. C'est la constitution d'un tissu spécial, comme chez les Métazoaires, mais d'un tissu squelettique au lieu d'un appareil digestif; c'est du reste comme tissu squelettique que O. MAAS interprète cet endoderme larvaire temporaire chez certaines formes. L'aspect peut être le même, mais les différences sont essentielles. Les cellules qui assument cette nouvelle fonction perdent leur flagellum et leur collerette, c'est-à-dire les organes spéciaux pour leur fonction primitive. La parenchymula s'explique fort bien ainsi; elle rappelle un stade phylogénique réel, encore rappelé dans l'ontogénie d'une des formes les plus simples; elle est compatible avec les tendances et les possibilités évolutives d'une blastéa de Choanoflagellés, tandis que l'amphiblastula avec l'invagination ne cadreraient nullement. Ces modifications doivent être considérées comme cœnogéniques, produites dans le groupe des Spongiaires, comme raccourcissement du développement et précocité des différenciations entre les cellules; et ces ontogénies modifiées se rencontrent, en effet, dans les groupes zoologiquement supérieurs.

#### 17. — Conclusion.

La détermination de la situation zoologique et des relations phylogéniques des Spongiaires est particulièrement difficile, parce que leurs caractères distinctifs et leurs ressemblances avec les Métazoaires sont également nombreux et importants, de façon à se balancer assez exactement. Dans ces conditions, une conclusion précise n'est possible qu'en attribuant à l'une ou l'autre des catégories d'information une valeur prépondérante, contestée par la majorité ou tout au moins une forte minorité de naturalistes. Établir une pondération d'arguments dépend trop de l'appréciation individuelle pour ne pas être toujours une tâche ingrate. Dans le présent travail, il a été essayé une autre méthode. Tous les caractères sont retenus à leur valeur

maximum et l'on s'est livré à la recherche des liens logiques de causalité entre eux et de leur compatibilité plus ou moins grande avec les tendances et les possibilités évolutives des diverses formes ancestrales admissibles. Le résultat peut être condensé en une double proposition :

1° Tous les caractères distinctifs sont des conséquences d'une adaptation très étroite au régime microphage par la spécialisation anatomique d'une collerette ;

2° Toutes les ressemblances avec les Métazoaires sont des conséquences du fait que les deux groupes sont des colonies cellulaires primitivement homogènes, sphériques par adaptation planctonique et ultérieurement différenciées.

Pour expliquer les ressemblances, il faut admettre que les deux groupes descendent de Protozoaires ; pour expliquer les différences, il faut admettre qu'ils descendent de Protozoaires différents, et les Spongiaires de Choanoflagellés.

## LES CARACTÈRES ET L'EMPLACEMENT DES SPONGIAIRES

Par AD. KEMNA.

---

(Voir le texte de cette communication au compte rendu de la séance du 13 avril, ces ANNALES, 1907, p. 72 à 97.)

### Conclusions (*l. c.*, p. 97).

« 1° Tous les caractères distinctifs des Spongiaires sont des conséquences d'une adaptation très étroite au régime microphage par la spécialisation anatomique d'une collerette ;

« 2° Toutes les ressemblances avec les Métazoaires sont des conséquences du fait que les deux groupes sont des colonies cellulaires primitivement homogènes, sphériques par adaptation planctonique et ultérieurement différenciées.

« Pour expliquer les ressemblances, il faut admettre que les deux groupes descendent de Protozoaires ; pour expliquer les différences, il faut admettre qu'ils descendent de Protozoaires différents, et les Spongiaires de Choanoflagellés. »

---

### Discussion (séance du 11 mai 1907).

— M. le professeur W. J. SOLLAS (Oxford) écrit qu'il constate avec satisfaction que les idées émises par lui dans le *QUARTERLY JOURNAL OF MICROSCOPICAL SCIENCE*, XXIV, p. 612 (1884), et développées dans l'article « Sponges » de l'*ENCYCLOPEDIA BRITANNICA* ainsi que dans le *CHALLENGER REPORT* sur les Tétractinellides, p. xciii et suivantes, sont appuyées par M. KEMNA. Il rappelle qu'il a émis l'opinion que les Parazoaires (Éponges) dérivent des Choanoflagellates, les Métazoaires des Ciliés.

— M. le professeur YVES DELAGE (Paris) communique par lettre une série d'observations :

Au § 5 (p. 79), l'absence de faculté urticante chez les Spongiaires

ne lui paraît pas une conséquence de la microphagie, car la faculté urticante aurait pu persister pour le rôle défensif, qui est le rôle principal.

Au § 6 (p. 80) : M. DELAGE croit qu'il est difficile de dénier aux Éponges un mésoderme aussi accentué que celui de divers Métazoaires.

Au § 7 (p. 80) : On ne peut affirmer que le choanocyte dérive d'un Choanoflagellé. Malgré la ressemblance entre les deux, cette structure peut fort bien s'être formée une deuxième fois *de novo* comme elle s'est formée une première fois sans antériorité chez les Choanoflagellés.

— Sur les épreuves, M. DELAGE marque d'un point d'interrogation la phrase (p. 82) « de l'importance morphologique et de la précocité de la modification choanocytaire doit résulter une ténacité héréditaire », ainsi que celle (p. 93) disant « et si les fonctions conservées peuvent mieux s'exercer ainsi, la modification se produira certainement ».

Quant à l'opinion émise page 75, qu'il « n'est pas absolument impossible de trouver par le raisonnement quelles sont les modifications faciles, quelles sont les modifications contre-indiquées, de quelle façon les modifications possibles ont pu se réaliser », il déclare ne pas la partager.

L'ensemble du travail est apprécié comme suit :

« C'est solidement pensé, et avec beaucoup de pénétration. L'idée de rattacher à la microphagie les dispositions structurales caractéristiques des Éponges et des particularités de leur développement, est fort ingénieuse et satisfait l'esprit.

« Autre chose est de savoir laquelle des trois particularités (microphagie, dispersion des cellules digestives, inversion des feuilletts) a débuté et entraîne les autres comme conséquence. Je ne vois rien d'impossible, par exemple, à ce qu'un tactisme particulier ait déterminé (chez la larve d'un être primitivement construit comme les autres et fonctionnant comme eux) les cellules ectodermiques à passer à l'intérieur pour y assumer une fonction nutritive, et les endodermiques à l'extérieur pour y jouer un rôle de protection. La dispersion des cellules digestives peut aussi reconnaître pour cause cette invagination réduite en menue monnaie et se faisant par toute la surface au lieu de se faire en bloc en un seul point.

« Toutes ces questions de phylogénie sont très obscures et je crois

qu'il est parfaitement imprudent et illégitime de conclure qu'un mode de dérivation est vrai, voire même probable, parce qu'il est plus simple et plus logique.

« Ne connaissant par l'observation la phylogénie d'aucune espèce, nos inductions dans cette question n'ont que des bases hypothétiques. Nous ne pouvons même pas raisonner par analogie et nous ne savons pas du tout si les modes de dérivation les plus simples sont plus habituels que les compliqués.

« Mon opinion sur ces points est connue, et les réserves que je fais ne sont pas une critique spéciale de l'article actuel, mais s'appliquent à tous les travaux de phylogénie. »

— M. le professeur O. MAAS (Munich) envoie les observations suivantes :

« Der freundlichen Aufforderung, mich in Ihrer Gesellschaft brieflich über die Stellung der Spongien zu äussern, komme ich in aller Kürze nach, weil mir nur geringe Zeit zur Verfügung steht, und weil ich seit 1893 über diese Frage mehrfach ausführlich geschrieben habe. Ich gestatte mir daher :

« 1. Nur wenige Randbemerkungen zu den interessanten Ausführungen des Vortragenden Herrn Dr. KEMNA, sowie

« 2. Den Hinweis auf einige neue Tatsachen, die von ihm nicht berührt worden sind.

« 1. Ich stimme mit Herrn Dr. KEMNA vollständig darin überein, dass die erste der vier Möglichkeiten die Spongien einzuordnen, nämlich sie als Protozoen-Kolonien anzusehen, nicht mehr zu diskutieren ist, und dass auch die vierte, sie trotz aller Gegensätze, als echte Cœlenteraten wie Hydroidpolypen und Anthozoen aufzufassen, eine ungerechtfertigte Geringschätzung der entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen bedeutet.

« Ein Gegensatz besteht darin, dass für mich danach immer noch zwei Möglichkeiten offen stehen, nämlich entweder die Spongien als unabhängig von allen anderen Metazoen von einer besonderen Protozoengruppe abzuleiten, oder sie als zweischichtige Tiere aufzufassen, die sich umgekehrt haben, und dass ich trotz Anerkennung beider Möglichkeiten mehr zu letzterer neige. KEMNA sieht dagegen die erstere Auffassung als gesichert an und benutzt hierzu in geistreicher Weise eine ursächliche Verknüpfung von histologischen Merkmalen

(Kragenzellen) zu anderen Eigentümlichkeiten. (Theorien, die anatomische Charaktere mit der Biologie der Spongien verknüpfen, sind übrigens auch schon von BALFOUR, VOSMAER, mir und anderen aufgestellt worden).

« Ich gestehe die Berechtigung der KEMNA'schen Ausführungen durchaus zu, habe aber gegen die absolute Giltigkeit der Theorie doch einige Einwendungen.

« a) Scheint mir KEMNA die Mikrophagie als entscheidendes Merkmal zu hoch zu bewerten. Es kommen ja auch hierin Uebergänge vor, und bei Cœlenteraten und noch höher hinauf noch hat die einzelne Zelle als solche einen Anteil an der Verdauungsarbeit, macht für sich amöboide Bewegungen und wirkt nicht bloss im Ganzen als Auskleidungsteil eines Hohlraumes.

« b) Scheint es mir unmöglich, eine bestimmte Larvenform als ursprünglich hinzustellen. Dass der erwachsene Schwamm eine primitive Form ist wie *Ascon*, ist kein Beweis dafür, dass die Larvenform dies dann auch sein muss, und wie MINCHIN und andere gezeigt haben, ist eine sehr verschiedene Auslegung der Zellsorten der Larve und Ableitung der Larventypen Parenchymula und Amphiblastula möglich.

« c) Scheint mir KEMNA, der das histologische Merkmal der Geisselzellen in so geistreicher Weise verwendet, die Bedeutung der Zellvorgänge bei der Befruchtung, etc., zu unterschätzen. Er erkennt selbst an, dass durch die bei Spongien hierin ermittelten Tatsachen die Auffassung als einfache Protozoenkolonie unmöglich wird; er entkräftet aber das Merkmal durch den Hinweis, dass auch bei Protozoen geschlechtliche Vorgänge, Reifungsteilungen, etc., beobachtet werden. Dem gegenüber möchte ich bemerken, dass diese Vorgänge bei Protozoen doch ihre Besonderheiten haben und sehr viel Mannigfaltigkeit zeigen, während bei Metazoen eine ausserordentliche Uebereinstimmung herrscht. Die bei Spongien gemachten Erfahrungen schliessen sich nun durch aus den Beobachtungen an Metazoen an.

« 2. Ich komme nun auf einige Tatsachen, die in Herrn KEMNA's Erörterungen nicht erwähnt sind, und die allerdings nicht der reinen Morphologie sondern der experimentellen Embryologie angehören.

« a) Durch Anwendung kalkfreien Seewassers, das bekanntlich

den Zellverband lockert, ist es mir gelungen, die Amphiblastula-Larve von *Sycandra* in ihre Bestandteile zu zerlegen<sup>(1)</sup>. Die Körnerzellen, die schon an und für sich lockerer liegen, quellen heraus; die epithelialen Geisselzellen halten etwas besser zusammen und schliessen sich wieder ab zu einer kleinen Vollkugel, einer Art Blastula. Bringt man diese nachträglich in normales Seewasser, so schwärmen sie noch lange umher, machen aber keinerlei Fortschritte und Veränderungen durch und kommen auch nicht zum Ansetzen. Sie verhalten sich also durchaus wie « animale » Teile des Echinidenkeims. Ich habe dies als Beweis benutzt, dass im Gegensatz zur HÆCKEL'schen, etc., Cœlenteratenauffassung die Geisselzellen nicht das Entoderm sind (*l. c.*). Im vorliegenden Zusammenhang scheint mir das Experiment auch gegen die andere Ableitung der Spongien zu sprechen, nämlich dagegen, dass die Geisselzellen der Larve ursprünglich den Geisselzellen der Choanoflagellaten gleichzusetzen wären. Ihre Unfähigkeit der Weiterentwicklung und Umbildung ist gewiss nicht ohne Bedeutung, umsomehr als isolierte Gruppen von Körnerzellen in der Lage sind, ein ganzes Schwämmchen zu bilden.

« *b*) Gegen die Anschauung, als sei die Weiterentwicklung und Zerlegung der Hohlraumes in Verbindung mit dem Festsetzen auf Rechnung der Mikrophagie zu stellen, scheint mir eine weitere Tatsache der experimentellen Embryologie zu sprechen. Im karbonatfreien, aber gipshaltigen Seewasser unterbleibt, wenn die Larven bereits angesetzt sind, jedoch kein Skelett gebildet ist, die Weiterbildung des gastral Hohlraums<sup>(2)</sup>. Die Geisselzellen zeigen nicht die sonst übliche Vermehrung mit Karyokinese. Der Hohlraum kollabiert und geht ein. Es ist hier also eher eine Beziehung der Skelettentwicklung zur Hohlraumausprägung festzustellen.

« *c*) Gegen die direkte Beziehung der Geisselzellen zur ursprünglichen Protozoennatur lässt sich auch geltend machen, dass bei allen Involutionerscheinungen, wie sie bei Kalkentziehung, Hunger, Ueberfütterung zur Beobachtung kommen, gerade die Geisselzellen

(1) O. MAAS. — *Ueber die Einwirkung karbonatfreier und kalkfreier Salzlösungen auf erwachsene Kalkschwämme und auf Entwicklungsstadien derselben.* (ARCH. F. ENTW. MECH., XXII, p. 581-599, 1906.)

(2) O. MAAS. — *Ueber die Wirkung der Kalkentziehung auf die Entwicklung der Kalkschwämme.* (SITZUNGSBER.-GES. MORPH. UND PHYS. IN MÜNCHEN, 1904, p. 4-21, 9 fig.)

die ersten Elemente sind, die sich in Funktion und Lage ändern, während Skelett und Deckzellen, etc., noch lange erhalten bleiben; ferner, dass die Geisselzellen bei der Gemmula- und Knospentwcklung die letzten Elemente sind, die aus den indifferenten Zellen, lange nach Skelett, Gangepithel und Deckzellen entstehen. Ich gebe zu, dass dies als Anpassung auch anders gedeutet werden kann und nicht notwendig gegen die Protozoenhypothese spricht; aber eine Stütze dafür, dass die Geisselzellen die ursprünglichen Elemente der Protozoenvorfahren darstellen, ist es gewiss nicht.

« Zum Schluss möchte ich nur noch bemerken, dass wir uns mit den Theorien über Festsitzen und die vorherige und nachfolgende Gestaltung des Schwammkörpers auf sehr unsicherem Boden bewegen. Vielleicht ist das Festsitzen des Schwammes älter als die Ausprägung der verschiedenen Larvenformen, wie ja auch in anderen benthonischen Tiergruppen planktonische Larvenformen nur eine biologische Anpassung darstellen.

« So sehr ich die Berechtigung solcher Spekulationen zur Verknüpfung und Sichtung der Tatsachen anerkenne und die geistvollen Ausführungen Herrn KEMNA's begrüße, so möchte ich doch die Zeit der tatsächlichen Untersuchungen über Spongien und ihre Entwicklung nicht für abgeschlossen halten, namentlich wenn man zur blossen Beobachtung noch das Experiment zu Hilfe nimmt. »

— M. le professeur VOSMAER (Leiden) écrit à M. SCHOUTEDEN <sup>(1)</sup> :

« Over het algemeen kan ik mij met het betoog van D<sup>r</sup> KEMNA vereenigen. Om twee redenen kan ik echter niet in uitvoerige

---

(<sup>1</sup>) Voici la traduction de ce passage, pour ceux auxquels la langue néerlandaise n'est pas connue :

« Je puis adhérer, dans leurs grandes lignes, aux idées développées par M. KEMNA. Mais pour deux raisons je ne puis me livrer à une discussion approfondie : 1<sup>o</sup> faute de temps; 2<sup>o</sup> car une discussion ne me paraît pouvoir donner encore que peu de fruits, les données dont nous disposons étant encore trop peu nombreuses. Je répète donc à nouveau : nous ne savons pas. Il est en tout cas certain pour moi que les Porifères se séparent de tous les autres Métazoaires par le mode de formation des feuilletts. Les cellules dans la larve qui chez tous les autres Métazoaires ont avant tout un rôle de nutrition (au sens général) sont précisément celles qui chez tous les Porifères ont le rôle de soutien et de recouvrement; et *vice versa*. Avec SOLLAS (et RAY LANKESTER) je divise, en conséquence, le règne animal en Protozoaires et Métazoaires, ces derniers comprenant les Parazoaires (Porifères) et les Entérozoaires. »

discussie treden : 1° ontbreekt mij op het oogenblik de tijd...; 2° lijkt mij een discussie nog weinig vruchtbaar, want wij beschikken nog over te weinig gegevens, en nog steeds zeg ik dus : wij weten het niet. Vast staat bij mij intusschen dit, dat de Porifera reeds door het feit der wijze van kiembladvorming tegenover alle andere Metazoa staan. De soort van cellen in de larve, die bij alle andere Metazoa in de eerste plaats voor voeding (in algemeen zin) zorgen, zijn juist diegenen welke bij Porifera steun en dekking op zich nemen; en omgekeerd. Met SOLLAS (en RAY LANKESTER) deel ik het dierenrijk dan ook in Protozoa en Metazoa, en de laatste in Parazoa (Porifera) en Enterozoa. »

— M. le professeur ED. VAN BENEDEN présente de vive voix quelques observations relatives à l'exposé fait par M. KEMNA.

« L'idée d'une microphagie primitive en rapport avec le caractère choanocytaire, a le mérite d'être nouvelle et permet de comprendre plusieurs des caractères distinctifs des Spongiaires. Mais outre les particularités prises en considération par M. KEMNA, il en est d'autres encore, fort importantes, qui font de l'organisme Spongiaire quelque chose de très singulier et des plus difficile à comprendre phylogéniquement.

« L'embryologie est fort variable; dans quelques groupes, il se produit chez la larve une vraie invagination et, par conséquent, un stade gastrula ou pseudo-gastrula. On serait certes tenté de donner à ces faits de l'ontogénie une haute valeur documentaire. Mais la suite du développement doit faire hésiter. La gastrula se fixe en effet par le blastopore, qui se trouve ainsi obturé par le support! Un tel phénomène est phylogéniquement inconcevable, car un tel animal ne pourrait plus se nourrir. L'invagination larvaire n'est donc nullement comparable à la gastrulation typique; les expressions « ecto- et endoderme », avec leurs significations morphologique et physiologique bien précises, ne sont pas applicables à ce cas spécial. Cette remarque vient appuyer la thèse de M. KEMNA en ce sens qu'elle condamne toute assimilation avec les Métazoaires.

« Ce qui domine l'organisation des Spongiaires, c'est la direction du courant d'eau : il entre par les parois latérales du corps, percées à cet effet de multiples orifices de faible dimension, les pores, et sort par l'osculum. Ici aussi, on peut signaler une connexion logique entre deux caractères anatomiques, car osculum et pores ne se conçoivent

pas l'un sans l'autre. Ces caractères sont déjà assez étranges et sans aucune analogie avec ce qu'on trouve dans les autres groupes animaux. Les détails viennent encore accentuer les singularités : MINCHIN a signalé, en effet, que les pores des parois latérales de l'Éponge ne sont pas des pores intercellulaires, mais sont introcellulaires, percés à travers l'épaisseur d'une seule cellule, le porocyte; celui-ci peut étrangler ou dilater l'orifice, même le fermer entièrement, quitter la place qu'il occupe parmi les cellules de l'épithélium superficiel pour se mêler aux choanocytes et même aller obturer la cavité centrale. Que peuvent bien signifier ces phénomènes et quel singulier mode de préhension des aliments a-t-il fallu pour amener la constitution des porocytes? L'anatomie comparée et l'embryologie paraissent impuissantes à nous le dire; et la théorie de l'origine choanoflagellée n'est pas plus explicite. Il serait intéressant de savoir si M. KEMNA entrevoit la possibilité d'une explication.

« Tout en étant anatomiquement fort simples dans leurs termes inférieurs, les Spongiaires offrent un grand nombre de cellules différentes : cellules sexuelles, porocytes, choanocytes, épithélium, cellules étoilées du mésenchyme, amœbocytes et même des fibres musculaires. Une des caractéristiques des Spongiaires est donc une remarquable diversité des éléments histologiques, une spécialisation poussée fort loin. Ce fait est important et il faut en tenir compte; malheureusement ici aussi s'applique la remarque de tantôt : nous n'avons aucun indice pour leur compréhension rationnelle et on ne voit ni comment ni pourquoi une colonie choanoflagellée a pu les produire. »

— M. H. SCHOUTEDEN objecte que toute la théorie rattachant les Éponges directement aux Choanoflagellates repose sur l'identité supposée de la collerette dans ces deux groupes. Or, y a-t-il identité? La collerette des choanocytes de Spongiaires est une collerette fermée, de l'avis de tous; celle des Craspédomonadines, au contraire, comme l'ont indiqué ENTZ et FRANCÉ, et comme M. SCHOUTEDEN peut le confirmer par ses propres observations, est une collerette enroulée en cornet d'oublie. Ou faut-il admettre, comme l'idée en a été récemment émise par LAMEERE, que la collerette fermée des Spongiaires est dérivée de la collerette en oublie des Choanoflagellates?

— M. LAMEERE, vu l'heure avancée, renonce à prendre la parole et reviendra sur la question des affinités des Spongiaires en une autre

circonstance. Rappelons cependant qu'en 1904, M. LAMEERE a émis, devant notre Société, l'opinion que tous les Animaux, les Métazoaires ou Monostomes comme les Spongiaires ou Polystomes, dérivent d'un même ancêtre Choanoflagellate, la séparation des deux grands groupes s'étant faite ultérieurement.

---

— M. KEMNA répond aux critiques et objections formulées par MM. DELAGE, MAAS, SCHOUTEDEN et VAN BENEDEN. Il nous a fait parvenir la rédaction insérée ci-dessous de sa réponse faite en séance.

« L'exposé que je vous ai fait n'apporte aucun fait nouveau. Mon but a été d'établir une corrélation logique entre les faits connus, une telle corrélation devant forcément constituer un argument nouveau et important en faveur de l'une ou l'autre des phylogénies en présence. Quant à la façon d'entamer le problème et de manipuler les faits, le genre de nourriture, son mode de captage et son mode de traitement ont été considérés comme d'importance primordiale et cet ensemble a servi de point de départ et de guide. C'est une considération d'ordre très général qui a fourni cette idée. Il n'y a en somme que deux fonctions essentielles : la nutrition et la reproduction ; et même si la reproduction n'est qu'un accroissement au delà de l'individualité, la nutrition seule reste en évidence. Quelle que soit la structure lui transmise par ses ancêtres, l'organisme doit s'être adapté à sa nourriture. Ce principe est un axiome ; il doit être applicable à tous les cas. Son application au cas des Spongiaires a fait immédiatement ressortir le caractère choanocytaire, d'un côté dans ses rapports logiques avec le régime microphage, de l'autre avec une digestion intracellulaire. Immédiatement aussi devait apparaître, comme conséquence de cette digestion nécessairement intracellulaire, l'impossibilité d'un tube digestif comme organe unitaire, la possibilité d'un émiettement du système digestif ; et par opposition, une conception nouvelle de la gastrula caractéristique des Métazoaires, comme une adaptation à la macrophagie. On voit que le principe est à la fois très simple et très fécond. La notion d'organe unitaire est également très importante ; elle est de GEGENBAUR, qui l'a appliquée à la corde dorsale des Vertébrés.

« Il y a donc des rapports entre le caractère choanocytaire, la microphagie, la digestion intracellulaire et la tendance évolutive du phylum vers le fractionnement de l'appareil digestif. Or, ces carac-

tères sont distinctifs pour les Spongiaires, et parmi les plus importants; et la corrélation logique, nette et directe établie entre eux, est l'argument. Plus on pourra rattacher étroitement à ce premier groupe d'autres caractères encore, mieux cela vaudra; et si on pouvait les y rattacher tous, même ceux de détail, ce serait l'idéal, car on aurait alors une compréhension complète et probablement exacte de l'organisme spongiaire. Il serait certainement hautement désirable de pouvoir rendre compte des diverses particularités, quelques-unes fort importantes, énumérées par M. ED. VAN BENEDEN. Mais la perfection absolue n'est, ni une exigence légitime, ni une condition nécessaire; et les imperfections ne peuvent infirmer les résultats positifs, sauf dans le cas d'incompatibilité manifeste des faits non couverts avec l'explication. Or, M. VAN BENEDEN a signalé des lacunes, mais non des objections et encore moins des contradictions.

« Dans l'ordre chronologique, qui doit se confondre avec l'ordre rationnel, la microphagie vient en première ligne, affectant déjà l'ancêtre protozoaire. C'est le régime général des Flagellés à nutrition animale. La collerette est une particularité adaptative à ce régime, un perfectionnement probablement physiologiquement important, mais dont on ne voit pas la portée pour l'évolution ultérieure directe; car les conséquences de la modification choanocytaire, le maintien du régime strictement microphage et de la digestion intracellulaire, ne changent en rien la nature du Flagellé, tant qu'il reste à l'état d'individu isolé ou de colonie amorphe. C'est au stade polycellulaire différencié que ces conséquences deviennent agissantes et causales, très clairement pour la tendance évolutive du groupe vers l'éparpillement en corbeilles vibratiles, probablement aussi pour toutes les autres singularités du système nutritif.

« Ce caractère choanocytaire est purement histologique et comme tel, a été quelque peu déclassé par M. MAAS; mais s'il est un legs de l'ancêtre protozoaire, il ne peut affecter que chaque cellule individuellement, être purement histologique, et il n'en sera pas moins primordial. Et s'il a réellement fait tout ce qu'on lui attribue ici, il est tellement important qu'on ne peut assez le mettre en évidence. Alors aussi il n'y a pas lieu, comme le fait M. DELAGE, de se poser sans la résoudre, la question: Quel est le caractère qui a commencé? Dans la théorie de l'origine métazoaire, où tous les caractères distinctifs des Spongiaires doivent nécessairement être des acquisitions nouvelles anormales, un ordre quelconque d'apparition est indétermi-

nable; il découle avec netteté et précision de l'origine choanoflagellée.

« La néo-formation d'une collerette dans un groupe autre que les Choanoflagellés, est suggérée par M. DELAGE comme une possibilité dont il faut tenir compte. Mais à quel stade phylogénique conviendrait-il de placer cette répétition de la modification choanocytaire? Chez les Métazoaires, dès le stade blastula, il y a une tendance manifeste à la prépondérance de l'individualité générale d'ordre supérieur; les cellules perdent leur indépendance physiologique pour devenir les éléments histologiques de l'ensemble; cela est plus marqué encore au stade gastrula et surtout pour le système digestif. Or, la modification choanocytaire est tout juste l'opposé; elle maintient l'individualisation des cellules pour la captation et le traitement de la nourriture; elle est donc contre-indiquée et hautement improbable. Cet argument sera diversement apprécié, selon l'importance attribuée à la notion des tendances d'évolution. On pourrait échapper à l'argument en reculant dans le passé la modification jusqu'au stade unicellulaire; mais alors on retombe dans la théorie de l'origine choanoflagellée, avec la subtilité en plus qu'on prétendrait rattacher les Spongiaires à un groupe spécial et déterminé de choanoflagellés; et dans l'idée de M. DELAGE, ce groupe aurait une origine distincte, serait choanoflagellé par convergence, l'ensemble de la classe étant diphylétiq.

« Il semble cependant qu'il y ait lieu de prendre comme point de départ un groupe assez spécial, peut-être même tout à fait distinct, de Choanoflagellés. M. SCHOUTEDEN a appelé l'attention sur une différence entre la collerette des Spongiaires, toujours en entonnoir à paroi latérale fermée, et celle des Choanoflagellés, en oublie. M. SCHOUTEDEN, qui est spécialiste pour ce groupe de Protozoaires, sans l'affirmer positivement, est cependant fort tenté d'admettre la généralité de cette structure chez les Choanoflagellés. A première vue, c'est un détail assez secondaire, mais à la réflexion, ce caractère devient beaucoup plus important. L'entonnoir à paroi continue comporte nécessairement la pénétration de la poussière alimentaire par la partie apicale de la cellule, partie qui reste naturellement libre quand les cellules s'accolent les unes aux autres par leurs parties latérales pour former un épithélium. Avec le cornet d'oublie, il y aurait conduction de la nourriture vers une vacuole captante à la base, mais en dehors du cornet, sur la paroi latérale du corps, ce

qui semble devoir gêner considérablement le groupement en membrane continue.

« Pour utiliser les faits embryologiques, il a bien fallu y mettre un certain ordre et j'ai pris comme point de départ la larve la plus simple, de la forme adulte la plus simple. M. MAAS objecte qu'il faut se garder de confondre simplicité et primitivité et que dans les deux cas, cette simplicité pourrait être d'acquisition secondaire. C'est possible, mais hautement improbable. Pour l'embryologie, les faits sont des plus clairs, et si leur signification est généralement méconnue, c'est que les esprits étaient sous la prévention du caractère typique de la larve amphiblastula, parce que découverte en premier lieu et présentant par son invagination une ressemblance avec les Méta-zoaires.

« Le résultat du fractionnement de l'œuf est chez *Ascon* une sphère homogène, c'est-à-dire composée de cellules toutes semblables; elles sont simplement flagellées et n'ont pas encore de collerette; c'est une modification cœnogénique en rapport avec la fonction uniquement locomotrice de la larve et la suppression temporaire ou plus exactement le retard de la fonction captante, les réserves accumulées dans l'œuf assurant la nutrition. Mais au stade phylogénique correspondant, il est clair que les cellules étaient choanoflagellées.

« La cavité intérieure de la sphère est remplie par une matière gélatineuse sans structure et qui ne peut provenir que de l'activité sécrétoire des cellules. Au point de vue histologique ou morphologique, on peut donc la considérer comme une basale, formidablement hypertrophiée jusqu'à remplir toute la cavité. Son rôle physiologique apparaît double: elle sert de support à la couche cellulaire et, comme la généralité des sécrétions analogues chez les formes flottantes, elle a probablement un rôle hydrostatique. Toutes ces considérations s'appliquent à l'embryologie, au stade blastula, et aussi au stade phylogénique de blastéa.

« La première modification est le déplacement de quelques-unes des cellules épithéliales dans la profondeur; la masse interne primitivement anhiste, acquiert ainsi une structure histologique par l'immigration venue de la couche cellulaire externe unique (parenchymula). Il n'y a aucune raison pour dénier à ce fait ontogénique une valeur documentaire et on peut donc le transporter tel quel dans la phylogénie. Des phénomènes analogues sont du reste d'une grande fréquence en zoologie. Partout où deux épithéliums sont au contact,

il y a accolement et confusion des basales pour constituer une couche intermédiaire anhiste, qui demeure sans structure tant qu'elle reste peu épaisse (*Hydra*, Anthozoaires), mais qui, lorsqu'elle s'hypertrophie pour augmenter la taille de l'individu, est cellularisée par immigration, probablement pour assurer la nutrition (Méduses). Dans toute la série animale, le derme peut être conçu de cette façon (cas typiques : Échinodermes, *Amphioxus*, Hétérostracés fossiles). La formation de la larve planula est un fait analogue et c'est même cette ressemblance entre planula et parenchymula qu'on pourrait invoquer en faveur de rapports étroits avec les Cœlentérés.

« Dans la planulation, les cellules immigrées, ou délaminiées par division tangentielle, finissent par s'arranger en une seule couche continue épithéliale, l'endoderme, entourant une cavité, la cavité digestive ou archenteron, laquelle se met en communication avec l'extérieur par un orifice, le blastopore. Le résultat final est donc une gastrula aussi typique que celle produite par invagination et on a pour cette raison considéré la délamination comme une modification cœnogénique du procédé de l'invagination; cette interprétation est généralement acceptée, ce qui ne veut pas dire qu'elle soit la vraie. Le plus souvent, dans le procédé par invagination, l'archenteron ne remplit pas au début toute la cavité de la blastula, l'endoderme et l'ectoderme ne sont pas au contact et l'espace qui les sépare est un reste du blastocèle primitif.

« Mais l'endoderme finit par se mettre en contact avec l'ectoderme, soit directement (Cœlentérés), soit par l'intermédiaire des cavités cœlomiques. Alors se forme entre l'ectoderme et l'endoderme ou la somatopleure, par confluence des basales, une couche d'abord anhiste, secondairement cellularisée par immigration, surtout aux dépens de la splanchnopleure. Les couches situées entre l'endoderme définitif du tube intestinal proprement dit et l'ectoderme, sont dénommées « mésoderme » pour les portions dérivées des parois cœlomiques, « mésenchyme » pour la portion de remplissage du blastocèle. Malheureusement, la distinction n'est pas toujours facile à établir et même, dans les cas plus nets, elle n'a pas toujours été appliquée avec une rigueur logique suffisante. Quand dans l'embryologie il apparaît entre l'ectoderme et l'archenteron une couche cellulaire plus ou moins continue, elle est aussitôt dénommée mésoderme; tel est le cas pour le « mésoderme en croix » des Cténo-phores et des Turbellariés et même récemment (DAWYDOFF) pour des

Méduses. De là une regrettable confusion et la nécessité de reprendre l'exposé de ces faits d'embryologie élémentaire pour préciser les termes. Rien, dans la cellularisation de la masse centrale des Spongiaires, ne rappelle une invagination endodermique ou un cœlome; le terme mésoderme est donc inexact, c'est plutôt mésenchyme qu'il faudrait dire. Ainsi tombe la ressemblance avec la planula, car le résultat est fort différent: la constitution d'un archenteron dans le cas des Cœlentérés, d'un simple tissu de soutien dans le cas des Spongiaires. Il ne reste donc plus qu'une identité de procédé; mais la pénétration de cellules dans la substance fondamentale de cet espace blastocœlique libre pour solidifier et agrandir l'organisme, est chose si simple et si naturellement indiquée pour un organisme blastulaire, que la même chose a dû se produire spontanément dans tous les cas analogues, et d'une façon indépendante; ce procédé ne peut donc être indicateur d'affinités.

« En quittant leur rang superficiel dans l'épithélium, les cellules qui s'enfoncent perdent leur flagellum. De nouveau nous pouvons transporter ce détail de l'ontogénie à la phylogénie, avec la seule correction que les cellules de la blastéa en immigrant auront perdu en outre la collerette. Nous trouvons dans ces changements une première indication de ces différenciations histologiques mentionnées par M. VAN BENEDEN, comme difficiles à expliquer par une origine choanoflagellée. Mais l'origine de tous ces éléments du mésenchyme n'est pas douteuse, nous voyons leur transformation se produire sous nos yeux dans l'ontogénie, nous connaissons le résultat final et nous comprenons le but. La situation n'est donc pas aussi désespérée que nous la dépeint M. VAN BENEDEN. Évidemment, il s'agit, dans cet exposé optimiste, uniquement des grandes lignes; la plupart des causes, conditions et circonstances de ces changements histologiques nous échappent; mais cela n'est pas spécial aux Spongiaires et à la théorie choanoflagellée; il y a les mêmes difficultés pour la différenciation histologique des Métazoaires aux dépens de la planula ou de la gastrula; et il n'y a aucune raison d'attribuer à ces imperfections de nos connaissances une valeur d'objection plus grande dans un cas que dans l'autre.

« Une lacune beaucoup plus importante résulte de ce que l'on ne comprend ni la diversité des formes larvaires, ni l'irrégularité de leur répartition. On a bien établi une coordination des diverses formes larvaires, mais elle est en discordance avec la série des adultes; et les

aberrations de la répartition sont tout à fait inexplicables. Il est tout indiqué d'aborder ces problèmes en partant d'*Ascon*.

« Les phénomènes successifs chez cette espèce sont :

« 1° Il y a formation d'une blastula typique ;

« 2° La formation du mésenchyme se fait par immigration cellulaire diffuse, répétée et continuée pendant un certain temps ; formation d'une parenchymula ;

« 3° La modification histologique connexe avec l'immigration se manifeste dans la cellule en même temps que son déplacement ;

« 4° Les couches de la parenchymula s'invertissent par immigration diffuse et continuée pendant quelque temps, des cellules flagellées externes : constitution du système digestif interne.

« Les modifications qui donnent lieu aux autres formes larvaires consistent essentiellement :

« 1° En ce que la différenciation histologique (caractère granuleux, augmentation de taille, perte du flagellum) au lieu de se faire au moment du déplacement, se fait plus tôt, sur des cellules encore en ligne dans la couche épithéliale et assez bien de temps avant leur déplacement ;

« 2° Cette différenciation précoce affecte un nombre de plus en plus grand de cellules, jusqu'à la moitié du nombre total : amphiblastula ;

« 3° La migration en profondeur des cellules superficielles pour la formation du mésenchyme est donc retardée, graduellement réduite, finalement supprimée : absence de parenchymula ;

« 4° L'état définitif avec système digestif interne, au lieu de se constituer par deux migrations successives diffuses, se fait en une fois et en bloc par l'invagination de l'hémisphère flagellé.

« Il ressort clairement de ce résumé comparatif que *Ascon* a la larve la plus simple comme structure, mais en apparence la plus compliquée pour les phénomènes d'évolution, tandis que l'amphiblastula est plus complexe comme structure et plus simple comme phénomènes ; c'est que chez *Ascon* les stades évolutifs sont successifs et par conséquent distincts ; tandis que dans l'autre groupe les stades ont empiété les uns sur les autres de façon à se confondre et à tout brouiller. On conçoit facilement ce second tableau comme une condensation, un raccourcissement, une concentration du premier et le

mélange des caractères comme résultant de la précocité de certains d'eux. Mais peut-on se figurer la marche inverse, c'est-à-dire les caractères déjà diversifiés de l'amphiblastula considérée comme forme primitive, se dissociant et se répartissant sur des périodes distinctes d'une évolution allongée? La tendance à la précocité de certains caractères est générale en embryologie, parce que l'ontogénie doit être un raccourci de la phylogénie; les modifications sont faciles à réaliser et avantageuses, à cause même du moindre temps; elles ont pu se produire à plusieurs reprises et d'une façon indépendante, ce qui est le seul moyen d'expliquer leur irrégulière répartition.

« Le point le plus important qui ressorte de ces considérations est la conception de l'invagination comme une modification cœnogénique du procédé primitif de l'immigration cellulaire diffuse. Partant toujours des Métazoaires, M. DELAGE a interprété cette immigration chez la parenchymula comme une invagination réduite en menue monnaie; en réalité, l'invagination serait une immigration totalisée et régularisée. Les faits semblent fort nets chez les Spongiaires et ce qui se voit clairement chez eux peut servir à expliquer des particularités chez les Métazoaires. La délamination serait le procédé primitif et non l'invagination; la planula et non la gastrula serait le type phylogénique, et RAY LANKESTER aurait raison contre HAECKEL. L'anomalie du « mésoderme en croix » des Méduses, Cténophores et Polyclades, serait une différenciation et une mise à part précoces des éléments destinés à cellulariser le mésenchyme.

« En résumé, en suivant pas à pas une ontogénie, celle de *Ascon*, puis la comparant avec les autres formes larvaires, nous avons pu grouper tous les faits en un ensemble très cohérent, constituant une phylogénie d'une remarquable simplicité pour les principes modificateurs invoqués: la tendance au raccourcissement. On sait depuis longtemps que ce principe régit également l'embryologie des Métazoaires et il n'y a donc rien de nouveau; mais son application rationnelle au groupe des Spongiaires a fait ressortir certaines conséquences, qui semblent applicables au cas parallèle des Métazoaires et peuvent constituer des arguments nouveaux pour quelques-unes des questions les plus importantes et les plus controversées de la morphologie. La possibilité de la nature secondaire et cœnogénique de l'invagination, aussi chez les Métazoaires, résulte trop directement des considérations développées pour ne pas être mentionnée; mais on

comprend qu'il faille se borner ici à cette mention et ne pas entrer dans la discussion plus approfondie d'un problème de cette envergure.

« Le mode d'exposition adopté, tout en mettant bien en évidence la succession des phénomènes, a aussi permis de rencontrer à leur place logique, les objections formulées, pour autant qu'elles se rapportaient à des questions d'une certaine importance générale. Il reste encore quelques remarques sur des points secondaires, mais qui méritent aussi pourtant l'attention.

« Au sujet de la faculté urticante, M. DELAGE semble admettre son inutilité pour la microphagie, mais il estime que cette faculté aurait pu être conservée pour sa fonction protectrice, « qui est la principale ». Seulement, comme la faculté urticante n'existe pas chez les Spongiaires, la remarque vient plutôt à l'appui de l'absence originelle. L'opinion générale est certainement en faveur d'une plus grande importance du rôle protecteur, mais on peut se demander si cette opinion est justifiée. La répartition des trichocystes chez les Ciliés montre nettement que c'est plutôt le rôle offensif qu'il faut considérer comme dominant. Il est également singulier de voir beaucoup de Polypes devant la menace du danger, se rétracter, au lieu de porter en première ligne leurs batteries urticantes, par l'étalement des tentacules; enfin les nématocystes endodermiques ne peuvent certainement jouer qu'un rôle capteur.

« M. MAAS insiste sur l'identité des détails histologiques de la fécondation entre les Métazoaires et les Spongiaires. Le fait a été mentionné par moi et sa valeur démonstrative est une question de plus ou de moins, par conséquent largement d'appréciation personnelle. La différence avec les Protozoaires n'est pas un argument, car les Spongiaires ne sont plus des Protozoaires, pas plus que les Métazoaires; et s'il y a eu des changements dans cette histologie spéciale quand le groupe des Métazoaires s'est constitué, on ne voit pas pourquoi l'autre groupe polycellulaire aurait dû conserver les caractères protozoaires. Ce qui est plus important, c'est l'uniformité de ces modifications chez tous les Métazoaires et aussi les Spongiaires, car l'uniformité est toujours fortement suggestive d'une origine commune. Mais il y a toujours la possibilité d'un parallélisme dans les modifications et précisément nous avons vu un semblable parallélisme entre Spongiaires et Métazoaires dans les premiers stades évolutifs, parce que tous deux dérivent de Protozoaires.

« Les faits d'expérimentation embryologique sont des plus curieux et on ne peut que se féliciter de ne pas les voir maintenus terre à terre, mais utilisés en fonction des grands problèmes. Dans les cas de développement anormal, en réalité pathologique, la couche externe flagellée des Spongiaires est affectée comme l'ectoderme des Métazoaires, dont du reste elle remplit la fonction ; il y a ressemblance physiologique, normale et pathologique. Mais c'est une question, si ces faits ont une portée morphologique, qui est en tout cas peu apparente. Les cellules granuleuses isolées peuvent donner un individu, les flagellées ne le peuvent pas. M. MAAS voit dans ces faits un argument contre l'origine choanocytaire et sa conclusion semble logique. C'est en somme un cas de régénération, de réparation de l'organisme lésé et l'on sait combien peu en général les faits de ce genre sont utilisables morphologiquement ; il n'y a aucune relation entre la néoformation des tissus et leur formation normale aux dépens des couches embryonnaires, par conséquent, aucune concordance avec les données de l'ontogénie. Il y a cependant une indication assez générale : les parties régénérées se forment par des cellules simples, non spécialisées, restées ou tout au moins étant à un degré assez inférieur comme organisation. Or, les cellules de l'ectoderme larvaire sont des flagellées, et même des choanocytes en puissance ; les cellules granuleuses sont morphologiquement plus simples et lors de leur constitution aux dépens des flagellées, il y a rétrogradation manifeste. Considérées à ce point de vue, les constatations de M. MAAS se réduisent à la démonstration que la régénération peut se faire par les éléments les plus simples, et non par les éléments plus différenciés. M. MAAS fonde de grandes espérances sur cette expérimentation embryologique, qu'il pratique avec maîtrise, et sans doute il estime encourageants les résultats déjà obtenus. Une critique plus approfondie vient atténuer cette appréciation optimiste.

« MM. DELAGE et VOSMAER ont fait des réserves sur l'opportunité d'une tentative d'explication. M. VOSMAER regarde nos connaissances comme insuffisantes ; mais ce n'est pas une raison pour ne pas essayer de tirer un meilleur parti de ce que nous savons réellement, sans attendre notamment les renseignements complémentaires de l'expérimentation, comme le voudrait M. MAAS. En organisant logiquement nos connaissances actuelles, nous faisons quelque chose de profitable pour le présent, quelque chose de profitable aussi pour l'avenir, à un double point de vue. D'abord, toute théorie, en soulevant des ques-

tions, peut susciter des travaux; en second lieu, elle peut servir de norme pour apprécier les faits nouveaux. Réciproquement, ces faits nouveaux réagiront sur la théorie pour la confirmer ou l'infirmier, c'est-à-dire la faire entrer dans la Science ou en débarrasser le terrain, ce qui est encore une fois profit, quoi qu'il arrive.

« Reste M. DELAGE, évolutionniste convaincu, même phylogéniste, mais à condition de pouvoir suivre la phylogénie par l'observation, condition qui ne sera pas réalisée de sitôt. Il esquisse cependant une explication de l'inversion des couches en invoquant un tactisme particulier qui aurait amené l'ectoderme métazoaire à changer de place et de fonction. Mais on sait que M. DELAGE considère tous les essais de phylogénie comme principiellement dépourvus de valeur objective, « imprudents et illégitimes »; dans son implacable logique, il ne fait certes pas exception pour cette hypothèse émise par lui en passant, et à laquelle par conséquent, il ne serait pas équitable de donner une importance que son auteur même serait le premier à lui dénier. M. DELAGE veut bien qualifier mon exposé « d'ingénieux et satisfaisant l'esprit », mais comme d'autre part la simplicité et le caractère logique d'une théorie sont pour lui des motifs de plus de se méfier, ces éloges dans sa bouche deviennent graves. Je les accepte cependant et même j'en suis très flatté, car on ne pouvait mieux définir le but de mon travail : satisfaire l'esprit. »

---