

MORPHOLOGIE DES CÉLÉNTÉRÉS

(Suite et fin ⁽¹⁾*)*

Par Ad. KEMNA.

VII

CLASSIFICATION.

26. — *Principes généraux.*

Dans la nature, il n'y a que des individus; mais leur grand nombre rend nécessaire leur répartition en catégories ou groupes, lesquels sont traités comme des individualités et dont le nombre réduit permet les études générales. Ainsi, les quelques milliards d'individus que sont les hommes, sont représentés par le concept *Homo* et le zoologiste travaille avec ce concept unique. Le nombre des individus inclus dans une appellation peut être encore beaucoup plus considérable, par exemple pour les espèces de microbes. Par contre, le Bison n'existe plus actuellement qu'en quelques centaines d'individus; on ne connaît que deux exemplaires d'*Archeopteryx* et beaucoup de fossiles sont même uniques. Les catégories sont donc indépendantes du nombre.

(1) Voir ANNALES DE LA SOCIÉTÉ ROYALE ZOOLOGIQUE ET MALACOLOGIQUE DE BELGIQUE, p. 229, t. XLIII, 1908.

A strictement parler, tous les individus sont distincts; les jumeaux-sosies sont très rares et encore les proches parviennent à les reconnaître. Mais à côté de ces différences, il y a assez de ressemblances pour permettre des réunions d'objets; on fait abstraction des différences individuelles pour ne considérer que les ressemblances et l'ensemble des ressemblances devient les caractères généraux de la catégorie constituée.

Ce faisant, la nomenclature zoologique n'a pas innové; elle a simplement suivi le langage ordinaire, où les mots représentent aussi des catégories plus ou moins générales, créées par l'homme primitif d'une façon quasi inconsciente. La nomenclature a agi scientifiquement, en s'étendant à tous les animaux, avec conscience et précision, formulant l'ensemble des ressemblances comme caractères généraux, dans une diagnose concise.

Continuant le même procédé de concentration, ces groupes primaires ont à leur tour été réunis en des groupes de plus en plus compréhensifs et par conséquent subordonnés les uns aux autres. A mesure que ces groupes deviennent plus compréhensifs, les ressemblances diminuent en nombre, mais celles qui persistent ont plus d'importance, à cause même de leur vaste répartition. Par exemple, si la comparaison s'étend à tous les êtres vivants, le résidu des ressemblances doit contenir les caractères essentiels de la vie.

La classification zoologique s'est faite par la comparaison des objets concrets et les diagnoses sont résultées des objets qu'on a cru pouvoir réunir dans un même groupe. C'est une vérité évidente par elle-même, mais il est bon de la rappeler, parce que la logique pure et la philosophie transcendante émettent la prétention d'établir des catégories par la seule force du raisonnement et d'abord comme des abstractions; dans ces cadres préétablis, les faits devaient ensuite pouvoir se caser. C'est en somme ce qu'a fait LOUIS AGASSIZ (§ 3). Or, il est impossible de déterminer d'avance les caractères à employer pour classer; les caractères varient d'un groupe à l'autre. Par exemple, dans les Polypes hydriques, le nombre des tentacules et surtout leur disposition en verticilles ont une importance pratique; chez leurs Méduses, ce sont, au contraire, le caractère creux ou plein et le groupement en bouquet (lophonémie); et chez les Scyphomédusaires, les tentacules ne sont pas utilisables.

On pourrait renoncer à la détermination de caractères précis, tout en soutenant que la nature générale des caractères peut être prédé-

terminée; par exemple, il y a une tendance assez générale à accorder une grande importance au système nerveux comme caractère de classification, ce système nerveux étant considéré comme essentiellement animal, accomplissant les fonctions psychiques, par conséquent supérieur aux autres, notamment aux systèmes de la vie végétative.

SLADEN, pour les Astéries du Challenger, a fait quelque chose d'analogue, mais la classification à laquelle il est arrivé, concordait avec la classification ordinaire; le principe n'a donc donné rien de nouveau. Il est vrai que l'on pourrait arguer de cette concordance, en faveur du principe; c'est plutôt une simple coïncidence. En somme, le principe consiste à établir une hiérarchie, non des organes, mais des fonctions; les considérations sont physiologiques et non morphologiques. Or, on peut douter que pareille hiérarchisation soit fondée dans la réalité; toutes les grandes fonctions sont également nécessaires. C'est un fait connu que l'importance des organes rudimentaires pour la classification, organes dont l'importance fonctionnelle est ou changée, ou réduite, si pas entièrement nulle. Cet exemple montre qu'il n'y a aucun parallélisme entre l'importance physiologique d'un organe et son importance morphologique pour la classification.

Pour un groupe considéré en lui-même, à part, les caractères généraux sont des ressemblances, qui précisément permettent de réunir les éléments et de les constituer en groupe. Mais pour les rapports des groupes entre eux, il y a aussi des caractères distinctifs, c'est-à-dire des différences, qui précisément permettent de séparer les groupes et de les distinguer les uns des autres. Ces caractères distinctifs consistent en la présence ou l'absence de certains organes ou de certaines particularités et peuvent donc être dits positifs ou négatifs; un caractère distinctif est toujours à la fois positif et négatif car si B diffère de A par un organe en plus, le caractère distinctif est positif pour B, mais négatif pour A.

Ainsi, pas de caractères préétablis, servant de norme pour la réparation des organismes; ces caractères ne peuvent résulter que de la constatation des concordances entre les individus réunis dans un groupe; mais alors, comment a-t-on pu constituer ce groupe, opérer cette réunion. Il semble qu'il y ait là une contradiction fondamentale. Ce n'est qu'une apparence et la réponse y a déjà été donnée. Comme toutes les sciences, la zoologie a commencé par la connaissance vulgaire et celle-là connaît déjà les catégories: Chien, Chat,

Cheval sont des groupes fort précis; de même les catégories plus compréhensives : Quadrupède, Oiseau, Reptile, Poisson. La zoologie scientifique a commencé avec ces concepts, à preuve le classement des Baleines avec les Poissons; elle a moins créé de nouvelles catégories, qu'amendé les existantes en constatant que les caractères les plus apparents, et qui pour cela s'étaient d'eux mêmes imposés à l'attention distraite et à l'intelligence paresseuse du primitif, avaient fait réunir des êtres fort différents à d'autres points de vue, avaient donc fait créer des groupes artificiels. Or, tous les naturalistes ont toujours été intimement convaincus qu'il y avait des rapports naturels et que le rôle de la classification était précisément de mettre en évidence ces rapports naturels; ils n'ont jamais cru que la classification pouvait être indifférente, à preuve les « familles naturelles botaniques » de JUSSIEU; mais il leur eut été impossible de donner une raison plausible pour cette croyance.

La théorie de l'évolution et de la descendance est venue donner cette raison. Les rapports naturels entre les organismes, souvent dits parenté, sont réellement et au pied de la lettre, de la parenté physiologique. Les ressemblances sont l'héritage d'un ancêtre commun et les caractères généraux d'un groupe sont les caractères du progéniteur primitif, des caractères ancestraux. Quelque paradoxal que cela paraisse au premier abord, la détermination des caractères d'un ancêtre depuis longtemps disparu, est donc chose relativement aisée et relativement sûre; de même pour son genre de vie, car il y a un rapport nécessaire entre l'organisation et le genre de vie. Il ne peut y avoir qu'une seule bonne classification : celle qui est conforme à la réalité historique, c'est-à-dire à la marche même de l'évolution. La cause de la plupart des erreurs de la classification apparaît très clairement : des organismes différents de nature et d'origine, occupant le même milieu, ont dû subir des adaptations analogues et nous avons eu le tort de nous baser sur ces analogies, de prendre des convergences pour de la parenté réelle. Un moyen facile de reconnaître qu'un groupe est artificiel, est la difficulté de construire son ancêtre commun, car les caractères des éléments artificiellement réunis sont contradictoires et souvent incompatibles. L'évolution est continue et cette continuité rend toutes les coupes et groupements arbitraires; la classification est facilitée par les lacunes de nos connaissances; les formes de transition, qui combleraient ces lacunes, sont « gênantes ». L'évolution est en général progressive; les

groupes successifs ABC sont de plus en plus parfaits ; par conséquent, pour B dans ses rapports avec A, son ancêtre, groupe antérieur ou d'amont, le caractère distinctif sera positif, car B aura quelque chose de plus que A ; au contraire, le rapport de B avec son groupe produit ou d'aval C, donnera lieu à un caractère distinctif négatif, car B n'aura pas encore tous les caractères de C.

L'évolution amène des stades successifs de développement, que souvent la systématique utilise ; les classes des Vertébrés (Acraniens, Cyclostomes, Poissons, etc.) sont des degrés divers de perfectionnement en une lignée continue. Fort souvent, il y a évolution divergente, en bouquet ; et chacune de ces directions d'évolution est un groupe très naturel ; chez les Mammifères, les Ornithodelphes, Marsupiaux et Placentaires sont des stades successifs ; les divers ordres de Placentaires, comme du reste ceux des Marsupiaux, paraissent être des directions d'évolution. Les groupes ayant ainsi divergé d'un même point et caractérisés naturellement chacun par quelque particularité, peuvent pour le reste de leurs caractères communs, subir la même évolution : séries parallèles (quoique divergentes !) Des ressemblances peuvent donc être le résultat de parenté directe, de convergence ou de parallélisme. Exemples de parallélisme : formes à plan identique chez les Foraminifères perforés et imperforés, aussi les Arénacés ; les Hydrocoralliaires, § 30, l'augmentation du volume du cerveau dans tous les groupes de Vertébrés terrestres.

Les idées exposées ci-dessus sont généralement acceptées ; mais il y a naturellement quelques dissidences ; nous devons nous borner à les signaler. La discontinuité de l'évolution est admise par des paléontologistes et des botanistes (DE VRIES) ; on comprend que les grandes lacunes de la documentation paléontologique puissent produire cette impression. Beaucoup de nos coupes systématiques, qui paraissent des plus naturelles, en fait réuniraient des stades semblables de lignées différentes à évolution parallèle. Soient dans le diagramme les quatre lignées parallèles A à D avec des stades évolutifs de 1 à 4 ; pour les Ammonites, beaucoup de groupes seraient non point tous les A, etc., mais tous les 1 ; au lieu de provenir d'un même ancêtre, d'être monophylétiques, ces groupes seraient donc polyphylétiques ; l'opinion est acceptable. Les Édentés fossiles, *Glyptodon*, etc., reproduisent dans l'arrangement des pièces

A 4	B 4	C 4	D 4
A 5	B 5	C 5	D 5
A 2	B 2	C 2	D 2
A 1	B 1	C 1	D 1

du squelette dermique des dispositions identiques à ce que montrent divers Reptiles fossiles et en sont donc chacun les descendants directs (STEINMANN); ceci semble moins acceptable.

27. — *Caractères généraux et délimitation des Cœlentérés.*

Ces caractères sont :

Histologiquement : la structure diblastique épithéliale, la mésoglée, les cellules urticantes;

Morphologiquement : la structure de gastréa archentérée, la tentaculation périorale;

Physiologiquement : la macrophagie avec digestion extracellulaire.

Les Cœlentérés offrent un bon exemple de l'influence des formes incluses, sur les caractères généraux, quand on veut y inclure les Spongiaires. La perforation des parois, le caractère porocytaire, ne peut être retenu, car les Polypes ne le présentent pas; il y a bien les cinclides chez des Actinies, mais il n'y a pas homologie, ni morphologique, ni fonctionnelle, entre les deux structures. Réciproquement, on ne peut donner comme caractère, des parois pleines, car la particularité porocytaire est un élément essentiel de la structure spongiaire. Il faudra écarter de même les tentacules, les nématocystes, la macrophagie. La nature des couches chez les Éponges étant plus que douteuse, l'homologation avec les Polypes n'est pas possible. De sorte qu'il ne resterait, comme caractère de l'ancêtre, que simplement l'espace de la cavité. Il est à remarquer que cette impossibilité d'établir un ancêtre commun doit faire rejeter toute théorie, autre que l'origine des deux groupes aux dépens de Protozoaires distincts, car les seuls caractères réellement communs sont les caractères cellulaires, et encore, dans leur plus grande généralité.

Parmi ces caractères généraux, il en est d'importance diverse. Tout ce qui a trait à la structure archentérée apparaît immédiatement comme essentiel. Mais, par exemple, la tentaculation n'est pas nécessairement un caractère ancestral et même nous avons admis un premier stade anème; la formation des tentacules pourrait être, soit une formation ultérieure, qui a ensuite passé à tous les descendants, soit un cas de parallélisme d'évolution. A première vue, la faculté urticante pourrait aussi paraître accessoire; mais les rapports avec la macrophagie en feraient, au contraire, quelque chose d'essentiel non

pas seulement une acquisition du premier Cœlentéré, mais même déjà pour ce progéniteur un caractère ancestral, hérité de ses ancêtres précœlentérés (§ 8). La faculté urticante est un caractère général des Cœlentérés, mais ce ne serait pas un caractère distinctif, permettant de délimiter le groupe en amont.

La division en deux couches cellulaires n'est pas davantage un caractère distinctif, car cette division existe déjà chez la planéa et, tel que nous concevons ce stade phylogénique (§ 24), il y a déjà la même spécialisation des fonctions par répartition entre les deux couches. Il en est de même pour la cavité archentérique de la planéa creuse au cœloplanéa. La vraie différence serait la communication directe avec l'extérieur, la stomatisation.

La formation de la bouche pourrait être considérée comme une de ces modifications relativement brusques, une discontinuité de l'évolution; du moins elle paraît ainsi dans l'ontogénie, mais cela ne constitue pas un argument bien probant, du moins pour la question de temps ou de durée. Le procédé de la stomatisation, par simple percement de la paroi diblastique de la cœloplanula peut, au contraire, être considéré comme ancien. Il se produit par écartement des cellules, les deux couches épithéliales étant devenues solidaires par soudure l'une à l'autre; il ne semble pas y avoir de destruction de cellules, ni de structure porocytaire comme chez les Éponges, où les pores traversent le corps d'une cellule. Phylogéniquement, on peut se rallier à la conception de RAY LANKESTER (§ 24, p. 329); d'abord il y aurait eu introduction de la nourriture (déjà relativement volumineuse? et dépassant le pouvoir captant d'une cellule individuelle) dans la cavité planulaire à travers la paroi, indistinctement par toute la surface; puis cet endroit d'introduction aurait été localisé, ce qui aurait permis l'adaptation structurale, en rendant permanent et anatomique, l'orifice jusque là seulement temporaire et causé mécaniquement par l'ingestion de la proie. L'expulsion des résidus de la digestion, la fonction proctale, a aussi pu exercer une certaine influence. En tout cas, l'organe aurait été créé par la fonction; tandis que dans l'hypothèse de la discontinuité de l'évolution, le percement de la bouche aurait été un cas tératologique, une monstruosité accidentelle, qui se trouvant être avantageuse, a été retenue et utilisée secondairement par l'évolution; cette hypothèse est peu plausible.

Il résulte de ce qui précède que la délimitation du groupe vers

l'amont n'est pas aussi simple que cela paraît à première vue, quand on prend aussi en considération les stades phylogéniques disparus. Par rapport à ces ancêtres, le caractère différentiel positif ou d'addition, l'acquisition nouvelle qui justifie la constitution du groupe supérieur, serait donc essentiellement la stomatisation.

Pour la délimitation du groupe vers l'aval, la comparaison s'établit avec les descendants et les caractères distinctifs sont négatifs. Dans les grandes lignes, et par comparaison avec l'ensemble des autres Métazoaires, les Cœlentérés sont acéphales, aproctes, acelomates; plus spécialement comparés à leurs descendants immédiats, les Turbellariés polyclades, les Cœlentérés sont caractérisés par l'absence d'appareil excréteur, de conduits vecteurs pour les organes génitaux et de centre nerveux condensé en un cerveau compact.

De même que pour la limite d'amont, la démarcation d'aval peut prêter à critique et donner lieu à des divergences d'opinion. Les Cténophores jouent ici un rôle analogue à celui des Éponges; tantôt ils sont inclus, d'autres fois écartés. Pour les auteurs qui considèrent les Cténophores comme des Turbellariés modifiés par adaptation à la vie planctonique, ils sont naturellement exclus; les ressemblances avec les Méduses sont alors le résultat, non de parenté réelle, mais de régression et d'évolution convergente (ED. VAN BENEDEEN, LAMEERE). Si pour des raisons pratiques et à cause même de cette convergence, on les laissait dans le groupe dont ils ont adopté la livrée, les Cœlentérés deviendraient un groupe diphylétique. Nous avons déjà fait ressortir que cette question a changé d'aspect par la découverte d'*Hydroctena*, qui relie les Cténophores aux Trachoméduses, conclusion à laquelle s'est rallié LAMEERE. Mais quelle que soit la solution, Cténophores et Polyclades se ressemblent; la structure cténophore est même conservée avec des détails caractéristiques dans la larve de MÜLLER des Polyclades. Quand on prend en considération toutes ces ressemblances sur lesquelles a insisté LANG, la séparation paraît aussi artificielle que celle entre la planéa creuse et la gastréa stomatée.

Rien d'étonnant donc à ce que HÆCKEL, rompant résolument avec les traditions, ait réuni en un seul groupe les Spongiaires, les Cnidaires et les Platodes, sous le nom de « Cœlenterien », opposés aux « Cœlomarien » ou Cœlomates. Mais chose singulière, en même temps il repousse toute relation de parenté directe entre Cténophores et Polyclades; les ressemblances ne sont pas niées, mais considérées

comme « une convergence fortuite » (*System. Phylogenie*, 1896, II, p. 243). Les rapports seraient comme suit : les Gastréades primitifs ont immédiatement divergé en trois branches, — un groupe fixé resté monaxone, d'où sont dérivées les Éponges, — un groupe fixé tentaculé, les Cnidaires, — un groupe libre, rampant, à symétrie bilatérale, qui a donné les Turbellariés rhabdocœles (p. 250). Les Polyclades sont des Rhabdocœles transformés, et non les plus primitifs de Turbellariés.

Les dénominations de « Cœlenterien » comme synonyme de « *Cœlenterata* au sens amplifié » — et de « *Cœlenterata* au sens strict » comme synonyme de Cnidaires, ont l'inconvénient de prêter à la confusion. Le sens d'une dénomination zoologique n'est pas aussi fixe que les termes techniques de la chimie ou de la physique ; il faut admettre une certaine élasticité, mais pas trop. Le langage est en somme une convention où l'usage général mérite plus de considération que la pure logique et la stricte étymologie. Nous garderons donc la dénomination de Cœlentérés dans son sens admis et nous délimiterons le groupe extérieurement, en amont par les organismes planulaires creux non stomatés, en aval par les Turbellariés ; il ira donc des Gastréades (?) aux Cténophores. Nous écartons les Spongiaires, comme un groupe tout à fait distinct, ne faisant même pas partie des Métazoaires ; nous incluons les Cténophores, qui dérivent, non de Polyclades, mais de Méduses ; nous excluons les Turbellariés, quoique descendants directs des Cténophores lobés, parce qu'il faut bien tracer la limite quelque part et parce que l'importance des progrès réalisés chez les Turbellariés justifie la séparation.

La situation du groupe ainsi délimité n'est guère douteuse : les Cœlentérés sont les premiers Métazoaires, des protozoaires coloniaux à éléments cellulaires différenciés en deux couches épithéliales, pour les deux grandes catégories des fonctions physiologiques ; leur cavité digestive macrophage persiste dans tout le reste du règne animal. Tous les autres Métazoaires dérivent des Cœlentérés et sur ce point, les auteurs sont unanimes ; mais les vues sont divergentes quant à la forme de Cœlentéré et à la forme de Métazoaire à rattacher immédiatement l'un à l'autre. HAECKEL établit la connection tout à fait à la base, au stade gastréa et avec les Turbellariés rhabdocœles. LANG passe par les Cténophores aux Polyclades. SEDGWICK, suivi par VAN BENEDEN et par LAMEERE, arrive directement à un

organisme annélide par la structure des Coralliaires, spécialement les Cérianthides. Nous nous sommes raliés à la théorie de LANG, en précisant que le Polyclade est la modification rampante d'un Cténo-phore *lobé* (1903).

28. — *Le Groupe des Gastréades.*

C'est une création de HÆCKEL pour les formes tout à fait primitives, donc une application du principe des coupes d'après les stades successifs d'évolution. Outre le progéniteur, qui y occupe naturellement la place d'honneur, y figurent également *Trichoplax* et *Treptoplax* et les Physémaires décrits par HÆCKEL lui-même.

Cette composition soulève une première question. L'introduction officielle dans le système, de formes purement hypothétiques, qui non seulement reçoivent une place, mais aussi un nom, est une des choses qui ont le plus été reprochées à HÆCKEL. L'existence de pareilles formes est pourtant une conséquence inéluctable de la théorie de la descendance; les idées théoriques peuvent et doivent être aussi précises que les autres; la localisation dans le système et l'attribution d'un nom précisent une hypothèse nécessaire. La seule précaution, mais elle est essentielle, est de ne jamais perdre de vue le caractère hypothétique. Le groupe des Gastréades serait justifié, même si dans la forme actuelle et parmi les fossiles connus, il ne se trouvait rien pour y mettre.

C'est, malheureusement, ce qui semble être le cas. *Treptoplax* et *Trichoplax* sont, l'un sûrement, l'autre très probablement, des blastulas d'Hydromédusaires. Quant aux Physémaires de HÆCKEL, l'exactitude des observations est douteuse; il est nécessaire d'attendre la confirmation avant de pouvoir admettre ces organismes singuliers comme bien établis et les utiliser pour des considérations théoriques.

On a vu plus haut que HÆCKEL dérivait directement des Gastréades, à la fois les Spongiaires, les Cnidaires et les Rhabdocœles. Ces relations de parenté directe influent sur les caractères attribués au progéniteur commun. HÆCKEL ne peut le doter de la faculté urticante, qui n'existe pas chez les Spongiaires et les Turbellariés (sauf quelques indices chez ces derniers); il doit aussi le maintenir libre et mobile, pour pouvoir y rattacher les Rhabdocœles. Dans notre manière de voir, les Éponges étant écartées, la Gastréade peut

être urticante, qualité déjà possédée par des Protozoaires. Comme les Turbellariés sont rattachés au groupe coelentéré supérieur des Cténophores, ils n'interviennent en rien dans notre conception de la Gastréa primitive et nous ne sommes pas obligé de la laisser libre.

Cette dernière question revient en somme à déterminer le genre de vie et elle est d'une importance capitale, car il faut admettre a priori une corrélation entre le genre de vie et la structure; c'est une corrélation de cette nature qui a été établie entre la constitution archentérique, la digestion extracellulaire, la faculté urticante et le régime macrophage. Il s'agit maintenant de voir si cette constitution ou d'autres particularités structurales de la Gastréa s'accordent mieux, soit avec la vie libre, soit avec la vie fixée. Outre les considérations de morphologie, il y a aussi l'embryologie; les stades embryonnaires, la structure et les allures des blastula, planula et gastrula dans les divers groupes pourront fournir des renseignements; et pour des êtres d'une telle simplicité, de menus détails d'organisation ou d'allures peuvent avoir une portée considérable..

Un fait essentiel semble hors de doute : les stades blastula et planula et leurs correspondants phylogéniques sont libres et ciliomoteurs. La forme sphérique de la blastula, sa cavité remplie de mucilage et qui accroît beaucoup la taille, sont des caractères d'adaptation planctonique (§ 23, p. 323). Son homaxonie la rend indifférente quant à la direction de sa progression; elle n'est pas orientée par rapport à elle-même; c'est tantôt telle partie, tantôt telle autre, qui est en avant. Malgré la minceur de sa paroi, la tension produite par le liquide intérieur, la turgescence, peut donner une certaine rigidité et la permanence de la forme.

La planula est fort différente : elle est allongée et pleine. Ces deux modifications peuvent se comprendre comme des adaptations à une natation plus énergique. Il y a maintenant une orientation nécessaire de l'organisme; il se déplace dans la direction du grand axe. Le bourrage de la cavité par les cellules endodermiques doit donner beaucoup plus de rigidité, fort utile pour propulser le corps à travers l'eau. Il n'y a pas un travail général traitant le sujet à ce point de vue; il n'y a que des remarques occasionnelles, éparses dans les mémoires; mais les déductions théoriques ci dessus sont nettement corroborées par les faits dans leur ensemble, quoi qu'il puisse y avoir de nombreuses variantes.

Il en est de même pour la planula creuse, le stade de cœloplanula. Les auteurs mentionnent une foule de modifications sans importance ou sans signification; ou les figures les montrent, sans qu'elles soient mentionnées dans le texte. Or, généralement elles sont interprétables comme des adaptations à la natation, comme des moyens de pallier l'inconvénient d'une structure creuse ayant à traverser le liquide. La planula est en forme de poire, nageant le gros bout en avant; la cavité archentérique est limitée à la partie postérieure, le bout antérieur restant massif; souvent la cavité est peu marquée, une simple fente; souvent aussi dans cette partie antérieure la paroi est plus épaisse, les cellules se développent en hauteur, soit les ectodermiques ou les endodermiques, ou les deux. Du moment que l'attention est attirée, nombre de ces détails sont facilement reconnus comme devant avoir cette utilité spéciale. Ils sont aussi très nettement coextensifs avec la liberté; notamment ils ne se transmettent pas au polype, mais s'atténuent et se perdent lors de la fixation. La planula pleine les présente très rarement et ils n'apparaissent pas chez les formes où la cavité se forme lors de la fixation ou après. Ce sont donc bien des adaptations à la double circonstance de liberté et de creux.

La structure de la planula au moment de sa fixation est assez variable; tantôt elle est pleine, tantôt elle est creuse. En d'autres termes, la fissuration archentérique se produit après ou avant la fixation, ou en même temps. Ce dernier cas semble même être le plus fréquent, d'où résulterait une connexité dans le temps des deux phénomènes. La question est importante, car si pareille connexité est admise phylogéniquement, il n'y a pas eu de stade cœloplanéa libre; alors les cas de cœloplanula libres sont un stade larvaire secondairement intercalé, par un retard dans la fixation ou une fissuration précoce, les deux causes amenant le même résultat. Pour toutes les questions de temps relatif et de succession des phénomènes, l'embryologie est un guide fort douteux. Nous n'avons donc pas les éléments pour faire un choix entre les deux alternatives possibles.

La stomatisation est un changement important, car elle transforme un organisme homaxone (une cœloplanula supposée sphérique) en un organisme monaxone hétéropolaire et cette polarité aura certainement joué un rôle lors de la fixation. Mais ces considérations géométriques ou de promorphologie n'ont pas une portée pratique bien grande et on ne voit pas comment la monaxonie et l'hétéropolarité

auraient pu agir comme causes déterminantes de la fixation. En outre, l'hypothèse d'une œeloplanula sphérique n'est nullement imposée par les faits; au contraire presque toujours la planula pleine est déjà monaxone par allongement et hétéropolaire par le diamètre plus grand du bout antérieur. A première vue, la stomatisation d'une œeloplanéa (le stade phylogénique) ne semble pas de nature à produire un bouleversement dans le genre de vie; mais si cette modification est considérée comme une adaptation à une macrophagie plus prononcée, elle aura eu pour effet, indirectement, de rendre l'organisme, après l'ingestion d'une proie volumineuse, plus lourd, trop lourd pour flotter et l'aura ainsi amené périodiquement en contact avec le fond. Il y aurait là une explication de la fixation, explication possible, plausible même, mais naturellement toujours hypothétique et que par conséquent on ne peut donner comme probable et encore moins affirmer comme certaine. En tout cas, elle a pour elle une certaine logique; mais elle a contre elle le fait fort général du percement de la bouche après la fixation.

La blastula creuse, la planula pleine et la planula creuse peuvent se concevoir comme suffisamment rigides par la pression hydraulique interne; un orifice buccal, faisant communiquer largement avec l'extérieur une vaste cavité archentérique, ne permet plus la turgescence. En outre, les trois premiers stades étant libres, peuvent obéir aux courants par déplacement et sans déformation. Pour une gastréa fixée, il en est autrement. La mésoglée apparaît comme un moyen de donner la rigidité nécessaire, maintenir la forme et permettre l'attitude dressée, essentielle au fonctionnement du Polype. Les notions de fixation, de développement de la cavité archentérique, de stomatisation et de formation de la mésoglée, sont donc connexes. Comme conclusion, on peut doter le gastréade primitif, organisme fixé, d'un archenteron, d'une bouche, de mésoglée et aussi de la faculté urticante, celle-ci héritage de ses ancêtres protozoaires.

Pour la reproduction, à strictement parler, il faudrait faire une distinction entre « éléments reproducteurs » et « éléments sexuels »; ce sont deux spécialisations, successives si l'on veut, mais non nécessairement connexes, et qui peuvent être conçues comme indépendantes. En fait, elles semblent s'être produites, si pas tout à fait simultanément, au moins rapidement l'une après l'autre. La sexualité est déjà nettement ébauchée chez les Protozoaires et elle est tout à fait développée dans trois groupes que nous considérons comme entiè-

rement distincts et d'origine différente : les Volvocinés, les Éponges et les Métazoaires. Conformément aux paragraphes 19 et 20, on peut donc admettre que chez le Gastréade primitif, les œufs et les spermatozoïdes étaient déjà nettement différenciés; que toutes les cellules du corps pouvaient encore se transformer en éléments reproducteurs sexuels, mais que quelques-unes seulement le faisaient; que sous ce rapport il n'y avait aucune différence entre les deux couches dermiques.

Une autre question est la sexualité, non plus des éléments histologiques, mais des individus, — l'hermaphrodisme ou le gonochorisme (sexes isolés). Cette question se pose, non pas spécialement et en premier lieu pour les Gastréades, mais pour les premiers organismes à sexualité histologique. On a posé la question, mais sans la résoudre; et actuellement on ne voit pas bien de quel côté pourrait venir une indication utilisable pour une solution.

La très grande majorité des Cœlentérés sont à sexes séparés, des individus mâles et des individus femelles; même les formes coloniales sont généralement dioïques, c'est-à-dire tous les individus d'une colonie sont ou mâles ou femelles. Mais il y a d'assez nombreuses exceptions et surtout ces exceptions sont réparties de telle façon, que peu de groupes sont sous ce rapport homogènes. Tous les Cténo-phores sont hermaphrodites, de même les Cériantes (quelques cas douteux). La sexualité de *Hydra* semble être sous la dépendance du régime nutritif; l'abondance donne un surplus de femelles, la disette un surplus de mâles, un régime moyen une majorité d'hermaphrodites (NUSSBAUM). La position systématique de *Hydra*, comme la forme la plus simple et probablement la plus primitive, rend cet hermaphrodisme tout spécialement intéressant; mais l'habitat d'eau douce, exceptionnel pour les Cœlentérés, peut avoir été une cause perturbatrice. La Méduse marcheuse *Eleutheria* du Polype hydraire *Clavatella* a des ovaires sur la face ventrale et des amas spermatiques sur la face dorsale. La question se complique par le fait que l'état sexuel peut varier avec l'âge; les Hexactiniaires commenceraient par être femelles, puis deviendraient hermaphrodites (protogynie); chez la Méduse acalèphe sémostome *Chrysaora* l'individu est d'abord mâle (protandrie), puis hermaphrodite, puis femelle, mais sans que ce soit une règle fixe, car il y aurait des individus à sexe constant; l'acalèphe *Linerges* serait aussi hermaphrodite; dans le genre *Zoanthus*, l'hermaphrodisme serait une variation individuelle. Chez

les formes coloniales, le caractère sexuel mixte de la colonie peut être une particularité individuelle par rapport à l'espèce (*Dicoryne*), ou une particularité spécifique par rapport au genre (*Corallium nobilis*, Lacaze-Duthiers). Chez les colonies d'Hydromédusaires, même dans le cas de colonies monoïques, il y a pourtant encore une certaine séparation, car tous les produits d'un même blastostyle sont du même sexe; on ne signale que deux exceptions : *Myriothela* gymnoblaste et *Gonothyrea*, campanulaire calyptoblaste. Chez ce dernier, les deux éléments sexuels ont été reconnus dans le même gonopore (Méduse fixée sur le blastostyle), donc incontestablement un individu unique; mais les cellules mâles seules arrivent à maturité. Chez *Myriothela*, les tiges fertiles portent au bout des glandes mâles et plus bas des œufs; si le « Polype solitaire » est considéré comme un individu, celui-ci est hermaphrodite; si les tiges fertiles sont considérées comme des blastostyles à valeur d'individus, ceux-ci sont également hermaphrodites; on ne pourrait arriver à une sexualité distincte qu'en considérant chaque œuf et chaque glande mâle, comme autant d'individus distincts, bourgeonnés sur le blastostyle; cet exemple montre encore une fois combien est impossible parfois l'application de cette notion d'individualité. La même remarque s'applique avec plus de force encore aux Siphonophores; ici, les colonies sont toujours monoïques et dans les formes où les éléments sont groupés en cormidies, celles-ci ont généralement les organes mâles en dessous des femelles. La position spéciale comme prémédusaire attribuée à *Millepora* rendrait intéressant le caractère monoïque de ses colonies; cette exception à la règle quasi générale des Hydromédusaires se placerait à côté du cas de *Hydra*; mais le fait a été contesté, HICKSON (Cambridge, p. 259) dit que le genre est probablement dioïque, aucun exemple de colonie hermaphrodite n'ayant été trouvé jusqu'à présent; les Méduses produites sont strictement à sexes séparés.

Malgré la séparation des sexes comme caractère le plus fréquent, on peut considérer comme plus probable l'hermaphrodisme primitif du Gastréade, le renseignement fourni par *Hydra* ayant une valeur plus grande. Dans tous les autres groupes du règne animal, il y a des indications fort nettes d'hermaphrodisme primitif, la sexualité distincte résultant de l'arrêt de développement de l'un des éléments, laissant la prédominance à l'autre, comme le montre *Gonothyrea* pour les mâles.

Dans un travail récent, LAMEERE (1908) a attribué une influence morphogénique considérable aux éléments reproducteurs sexuels : ils auraient constitué l'endoderme primitif, la cavité creusée dans leur masse était un gonocœle, son orifice de communication avec l'extérieur un gonopore ; et ce n'est que par un changement de fonction que ce gonocœle serait aussi devenu l'archenteron digestif, et le gonopore la bouche ; de là, dans tout le règne animal, la formation des produits sexuels par l'endoderme (leur origine ectodermique chez les Hydromédusaires ne serait qu'une apparence), l'entérocoëlie, etc. « La première différenciation des organismes multicellulaires est évidemment celle des gonocytes et des somatocystes » et les gonocytes ont formé en principe le massif interne. *Volvox* est cité, comme ayant acquis par convergence, la même disposition ; les cellules reproductrices sont nommées endoderme, « car elles pénètrent dans la mésoglée » ; les cellules restées à la surface peuvent être considérées comme formant un ectoderme. Nous avons déjà fait ressortir que la distinction de gonocytes n'est nullement si essentielle et primordiale, surtout chez les Cœlentérés (§ 19, p. 307). Appliquer des dénominations avec l'intégralité de leur signification morphologique, à des groupes d'origine tout à fait distincte et ne pouvant présenter par conséquent que des analogies, c'est aller au-devant d'une confusion et LAMEERE ne nous semble pas plus heureux avec *Volvox* que Apathy (voir un travail sur *Salinella*). Les gonocytes quittent la surface pour se loger à l'intérieur, mais tout ce qui va à l'intérieur n'est pas nécessairement gonocyte ni même endoderme ; par exemple, chez les Éponges, les cellules produisant les spicules font de même. Nous voyons dans ces faits une chose fort simple : toutes les cellules qui par une spécialisation permanente ou même sous des conditions temporaires (cellules gavées, p. 329) n'ont plus besoin d'être à la surface, utilisent l'espace central disponible et profitent de la protection de sa situation interne. Nous croyons donc ne pas devoir suivre LAMEERE ; la phylogénie généralement admise à partir de la blastéa, mais avec intercalation des stades planéa et cœloplanéa, est en somme ce qu'il y a de plus probable.

Comme caractère général probable des Gastréades, nous admettons l'absence de tentacules ; c'est un caractère négatif et une distinction avec le groupe d'aval. Cette hypothèse de l'a-némie va quelque peu à l'encontre du principe de corrélation entre la vie fixée et la tentaculation (§§ 3 et 11).

29. — *Rapports des autres groupes entre eux.*

Pour les Gastréades, les tentacules, par leur absence, fournissent un caractère distinctif négatif d'avec le groupe d'aval; pour ce groupe d'aval, au contraire, les tentacules sont une acquisition nouvelle et fournissent à la fois un caractère distinctif positif et un caractère général; en effet, les rares cas d'absence de tentaculation peuvent être considérés comme des réductions secondaires.

D'ordinaire, la tentaculation est considérée comme une adaptation à la vie fixée, une compensation de la perte de la mobilité par l'accroissement de la zone d'action de l'animal. Nous avons déjà vu que ce rapport n'est pas exclusif; les filaments pêcheurs des Siphonophores ont la même fonction captante; dans d'autres cas, la fonction est probablement changée et est devenue essentiellement adjuvante à la flottaison (Méduses, verticille aboral des Polypes flottants) ou même locomotrice (*Nemopsis* de HARTLAUB, p. 266); des formes flottantes auraient donc pu acquérir des tentacules.

D'un autre côté, le nématocyste, d'importance considérable pour le captage de la proie, corrélatif avec le régime macrophage et ayant l'inconvénient de ne travailler qu'au contact, aurait, d'après HAECKEL, produit le tentacule par pédonculation de bouquets de nématocystes. Et comme la faculté urticante existerait déjà depuis les Protozoaires, une tentaculation à l'un des stades pré cœlentérés libres serait parfaitement possible. Alors, la tentaculation ne serait pas un caractère distinctif, pour une partie des Cœlentérés par rapport aux autres, mais ne serait même plus un caractère distinctif des Cœlentérés par rapport aux groupes antérieurs; le groupe des Gastréades, basé sur le caractère anème, disparaîtrait.

Les exemples cités plus haut de tentacules de flottaison n'ont pas cette signification; ces exemples sont fournis par des groupes qui ne sont pas inférieurs et primitifs; la répartition zoologique de ces cas montre plutôt une modification secondaire dans la fonction, corrélatrice avec la modification du genre de vie du Polype, qui de fixé est devenu libre. Les considérations sur la tentaculation des stades planéa par exemple, sont tout au plus des possibilités; mais aucun fait ne prouve que ces possibilités ont été réalisées. Il n'y a donc pas de raison pour abandonner l'opinion généralement admise: la corrélation entre la fixation et la tentaculation.

Tout en admettant le principe de cette corrélation, on doit encore

se demander comment elle s'est manifestée et notamment, si elle a été immédiate; en d'autres termes : la fixation et la tentaculation se sont-elles produites en même temps? Il n'y a aucune raison pour admettre comme nécessaire, une relation aussi étroite. Le premier Cœlentéré fixé peut parfaitement se concevoir comme anème, graduellement concentrant ses nématocystes en bouquets péribuccaux, dont tout spécialement la pédonculation apparaît comme une modification essentiellement graduelle. On comprend cette modification comme une conséquence dans le temps, de la fixation réalisée au préalable. On sait la difficulté, dans toutes les questions d'évolution, pour comprendre la première formation des organes, la mise en train de la modification avec les premiers stades encore rudimentaires et d'une efficacité fonctionnelle trop faible. Pour le tentacule, cette difficulté est écartée par la préexistence des bouquets de nématocystes et par la probabilité que même une faible saillie de ces éléments au-dessus de la surface du corps est extrêmement utile.

La conclusion est : la justification d'un stade primitif anème, le groupe des Gastréades; et l'utilisation des tentacules comme caractère distinctif positif pour l'ensemble des autres Cœlentérés.

Généralement les classifications n'accordent pas beaucoup d'importance au groupe des Gastréades, à cause de son caractère hypothétique, conséquence de la disparition de tous ses membres, de la faune actuelle et de l'absence de fossiles. Le premier groupe d'ordinaire reconnu est dit Hydromédusaire, les auteurs considérant que *Hydra* n'est qu'un cas extrême de réduction de phase médusaire. Cette manière de concevoir ou de présenter les choses comporte des conséquences qu'il est nécessaire de bien mettre en lumière.

Par rapport aux Gastréades ou à n'importe quel stade admis comme immédiatement antérieur, c'est-à-dire progéniteur, le groupe des Hydromédusaires présenterait donc, non seulement le caractère distinctif positif de la tentaculation, mais aussi celui de la médusation; et ces deux acquisitions auraient été connexes dans le temps, c'est-à-dire simultanées. On ne connaît aucune raison logique pour une pareille connexité et elle ne pourrait être que l'effet du hasard. Par contre, il y a une série de faits démontrant l'indépendance des deux phénomènes; la longue durée du stade polype dans l'ontogénie, qui fait que la médusation n'apparaît que tout à la fin; la régression des tentacules lors de la médusation; l'absence totale et primitive de toute modification médusaire chez tous les polypes anthozoaires.

L'argument le plus important reste *Hydra* où rien, ni dans la structure de l'animal lui-même, ni dans ses rapports avec les autres polypes, ne justifie l'interprétation de ses organes sexuels comme des méduses entièrement avortées. On a invoqué le genre de vie, l'habitat d'eau douce; mais cette cause n'est certes pas absolument nécessaire, puisque des espèces marines montrent la régression; en outre, cet habitat d'eau douce n'exerce pas infailliblement et nécessairement cette action régressive, puisque *Limnoenida* vit dans le lac Tanganyika et dans le Niger et que *Limnocodium* se maintient dans l'aquarium de Regent Park. Logiquement, le groupe prémédusaire est aussi justifié que celui des Gastréades et il a en outre l'avantage d'être encore représenté dans la faune actuelle. C'est le groupe éleuthéroblaste de ALLMAN (éleuthère, libre; les produits génitaux non engagés dans un organe ou organisme spécial médusaire). Avec HICKSON (Cambridge) nous y incluons les Stylastérides, également sans aucune indication de médusation; chez quelques espèces, il y a autour de l'œuf, se développant sur place en planula, des canaux endodermiques disposés plus ou moins radiairement; cette disposition radiaire a été interprétée comme une structure médusaire. Il est difficile d'y rien voir de semblable; c'est simplement la constitution d'une espèce de placenta par prolifération locale et groupement régulier des canaux du coenenchyme ou par subdivision d'un spadice.

Le stade évolutif suivant est donc caractérisé par le phénomène de la médusation et constitue le groupe des Hydromédusaires proprement dits. Malgré une grande marge de variation, il est fort homogène; seul le sous-groupe des Trachylides serait assez aberrant; mais le stade hydraire n'est nullement si complètement absent, comme la plupart des traités persistent à le dire. Nous avons surtout mis en évidence dans le phénomène de la médusation, la régression préalable des spécialisations structurales du polype et les conséquences de cette particularité: l'évolution à nouveau et indépendante de la méduse.

En admettant la relation entre les Trachoméduses et les Cténophores par *Hydroctena*, les Cténophores constituent un stade ultérieur d'évolution, caractérisé essentiellement par le degré d'organisation de la mésoglée, laquelle devient histologiquement un mésoderme. Comparativement à celui-là, tous les autres caractères distinctifs des Cténophores sont des particularités; les plus curieuses sont la sécrétion sous forme de granules et la digestion par le pharynx ectoder-

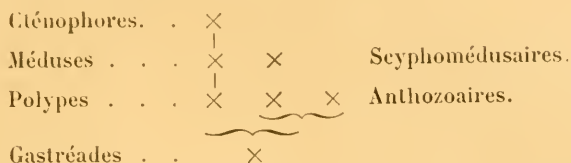
mique, homologue à la sous ombrelle. Au point de vue ontogénique, il y a aussi deux particularités : la formation précoce du mésoderme et le développement direct. La formation précoce du mésoderme est le cas d'un organe fortement développé prenant de l'avance (hétérochronie, comme l'œil des Vertébrés, l'encéphale des Mammifères). Le développement direct est un raccourcissement de l'ontogénie par disparition des phases planula, polype fixé et méduse, analogue au cas des polypes flottants et des méduses pélagiques et déjà nettement indiqué chez les Trachoméduses.

Tous les groupes énumérés jusqu'ici constituent une série naturelle unique, les diverses étapes successives d'une évolution dans une direction constante ; les Gastréades ont donné les Polypes prémédusaires, ceux-ci les Hydromédusaires, lesquels ont fourni les Cténo-phores. Tous ces groupes sont en une seule lignée. Après les Cténo-phores et continuant cette évolution, nous arrivons aux Polyclades et nous sortons du groupe des Cœlentérés. Or, nous n'avons pas rencontré tous les Cœlentérés, nous avons laissé en dehors les Scyphomédusaires, les Anthozoaires et les Actiniaires ; et il n'y a pas moyen, soit de les intercaler dans la série sans en rompre l'ordonnance et la continuité, soit de les faire suivre.

Par l'application du principe des stades successifs, nous avons prétendu baser la classification sur l'évolution même. Il n'y a pas de doute que le principe ne soit juste ; il n'y a pas davantage à douter que l'application n'ait été bien faite : le caractère naturel des coupes établies est frappant et elles concordent d'ailleurs avec la classification généralement adoptée et reconnue bonne. Nous n'avons donc pu errer que par omission : nous avons négligé quelque chose dans l'évolution. Nous avons, en effet, considéré uniquement une évolution dans une seule direction, nous n'avons pas tenu compte de l'évolution divergente, donnant des séries parallèles.

C'est de cette façon qu'on considère généralement le groupe des Cœlentérés. Assez tôt, probablement au stade prémédusaire, outre le groupe des Polypes à éléments sexuels produits ou tout au moins logés dans l'ectoderme, il se serait constitué un groupe à éléments sexuels endodermiques permanents ; ce groupe endoarien aurait également constitué des cloisons verticales au nombre de quatre, subdivisant la partie périphérique de la cavité archentérique en loges (nous réservons la question du stomodeum). Chez quelques-uns, il y a eu médusation comme chez les Hydromédusaires, mais par un autre

procédé (la strobilation) et formation de saccules péribuccaux. Chez les autres, l'évolution a plus particulièrement développé l'appareil cloisonnaire, il y a eu formation d'un stomodeum et il n'y a pas médusation; ce sont les Anthozoaires et les Actiniaires. Si l'on représente graphiquement ces relations sous forme d'un arbre généalogique, on aura à la base le tronc commun, les Gastréades, puis deux grosses branches divergentes.



La classification par stades évolutifs couperait le tableau par des lignes horizontales; Méduses hydriques et Méduses scyphozoaires seraient réunies; Polypes hydriques, Polypes scyphozoaires et Polypes anthozoaires constitueraient également un groupe. C'est en somme l'ancienne classification, jusqu'à ce que les progrès de la zootomie aient révélé les différences morphologiques et le polyphylétisme. Si, au contraire, on fait la séparation par une ligne verticale, on a d'un côté les Hydromédusaires avec les Cténophores et de l'autre les Scyphomédusaires avec les Anthozoaires; c'est la classification actuelle en Hydrozoaires et Scyphozoaires. Dans ce système, des groupes polyphylétiques sont impossibles, mais les deux grandes subdivisions répètent les mêmes stades évolutifs; il y a, dans chaque groupe, des polypes et des méduses.

Ces considérations sont tout simplement l'application aux Cœlentérés des principes fondamentaux de la classification et de l'évolution; elles se résument en ceci: évolution divergente du groupe dans son ensemble en deux séries parallèles; dans chacune de ces séries, classification sériale par stades d'évolution.

Continuant cette application, nous avons d'abord à déterminer la nature des caractères distinctifs entre les deux séries. La situation des produits génitaux est une alternative; chaque groupe réalise un des cas possibles et sous ce rapport, comme valeur intrinsèque physiologique ou morphologique du caractère, on ne voit pas de différence de supériorité ni d'infériorité et les deux groupes sont égaux. Mais il y a en outre les cloisons, les saccules et le stomodeum qui n'existent pas chez les Hydrozoaires et constituent donc pour les Scyphozoaires

des caractères positifs ou d'addition, des acquisitions nouvelles, rendant ce groupe morphologiquement supérieur.

La réunion d'un certain nombre de caractères peut être considérée ou bien comme une rencontre fortuite et le résultat du pur hasard, ou bien comme déterminée par des corrélations logiques. La seconde manière de voir est la seule scientifique; par conséquent, il faut toujours rechercher ces connexités logiques entre caractères, quitte à ne pas toujours parvenir à les établir d'une façon satisfaisante; mais il est évident que la moindre indication, même douteuse, vaudra mieux que rien. Nous avons donc à rechercher quelles relations il pourrait y avoir entre l'endoarie, les saccules sous-ombrellaires, les cloisons et tous autres caractères spéciaux aux Scyphozoaires.

Nous avons déjà indiqué une de ces relations: entre la situation endodermique des produits sexuels et les saccules sous-ombrellaires respiratoires (§ 18, p. 303). Or, une des fonctions du stomodeum des Anthozoaires est l'établissement, par les siphonoglyphes, d'une circulation d'eau à laquelle on accorde aussi une utilité respiratoire. Les deux structures, saccules et stomodeum auraient donc, au moins en partie, la même raison d'être. Il ne faudrait pas en conclure à leur identité morphologique; au contraire, ils paraissent fort différents.

Le rôle morphogénique que jouent les saccules par leurs variations est assez important chez les Scyphomédusaires ou Acalèphes. Ce sont d'énormes poches chez *Periphylla* et les formes primitives, fortement réduites chez les Discoméduses, la modification la plus curieuse est la confluence des saccules chez quelques Rhizostomes. Cette modification se produit chez une forme déjà hautement évoluée, en réalité le terme extrême d'une série (fermeture de la bouche par soudure des franges des bras buccaux); il y a un manubrium bien constitué et saillant, nettement distinct de l'ombelle. Ce développement du manubrium rejette pratiquement les saccules à sa base et leur confluence sépare le manubrium, de l'ombelle, sauf les quatre piliers.

Mais supposons qu'une modification analogue, au lieu de se produire chez une forme très spécialisée, se manifeste au contraire à un stade beaucoup plus primitif, en somme encore polypaire; les invaginations sacculaires occupent le disque buccal, par conséquent elles ne peuvent confluer qu'au centre, par régression des parois séparatrices. Mais précisément à cet endroit se trouve la bouche, que la régression de ces membranes va graduellement abaisser. Il est évident qu'on

obtiendra ainsi une conformation stomodéale, conforme même dans ses détails avec la structure réalisée chez les Anthozoaires. Au moyen de cette modification, on pourrait donc dériver les Anthozoaires des Scyphopolypes.

Nous avons considéré les saccules, avec leur musculature ectodermique et leur soudure à la paroi du corps, comme autant d'adaptations à la natation. Le saccule est fermé, son fond (ou son sommet, d'après l'orientation donnée à l'animal) est aveugle; cela semble une condition mécanique nécessaire pour le bon fonctionnement, qui est l'expulsion de l'eau; la confluence des poches serait donc une condition tout au moins défavorable, si même pas incompatible avec la natation. Ce n'est pas tant la confluence des saccules (réalisée chez les Cuboméduses) que la perforation, qui paraît contre indiquée; si elle a pu se réaliser chez les Rhizostomides, c'est que depuis longtemps la fonction natatoire avait été abandonnée par les saccules et dévolue à l'ombelle même, rapprochant donc ces termes supérieurs, beaucoup plus que les inférieurs, du facies des Hydroméduses. De même chez les Anthozoaires, la modification a pu se produire plus profonde, parce que là également la fonction locomotrice a été abandonnée, mais sans être reprise par d'autres organes, l'animal s'étant fixé.

Dans cette migration des saccules de la périphérie vers le centre, les endroits d'attache à la paroi du corps ou points cathammaux ont nécessairement dû s'étirer en lames; on aurait ainsi une explication rationnelle des cloisons. Il est généralement admis que ces cloisons se sont formées phylogéniquement d'abord en haut et que c'est par extension graduelle ultérieure qu'elles ont fini par occuper toute la hauteur de la colonne et le disque pédieux; cela concorde parfaitement avec l'hypothèse. L'utilité des cloisons a pu être l'augmentation de la surface, tant pour la digestion que pour la formation de produits sexuels; aussi le maintien en place du stomodeum, l'une structure soutenant l'autre. Les rapports étroits du bord des cloisons avec l'orifice inférieur du stomodeum, la bouche morphologique, ont permis aux éléments ectodermiques urticants de se prolonger sur les bords des cloisons, dans la situation la plus efficace pour achever la proie ingérée.

La localisation des produits sexuels dans l'endoderme semble en elle-même une modification peu importante, un détail, surtout par rapport à un ancêtre où ces produits auraient été dans les deux couches. Mais cette particularité de si peu de valeur intrinsèque

aurait été grave de conséquences, à cause de nécessités nouvelles qu'elle a entraînée. Cette localisation a augmenté l'importance de l'endoderme et poussé l'évolution vers le développement des structures endodermiques; les muscles sur les cloisons des Anthozoaires sont endodermiques et ce feuillet joue donc en partie le rôle d'organe de la vie animale.

Un grand nombre de faits, à première vue distincts et isolés, sont maintenant groupés et logiquement coordonnés; les caractères distinctifs positifs des Scyphozoaires par rapport aux Hydromédusaires, de même que les différences entre Scyphomédusaires et Anthozoaires; il en résulte aussi l'établissement de rapports phylogéniques clairs et précis entre les divers groupes, ce qui était surtout nécessaire pour les Anthozoaires. La fusion des quatre saccules en une invagination unique et une supposition qui n'a rien d'extraordinaire ni de difficile à concevoir. Ces explications sont légitimes et fort utiles, mais il importe de ne jamais perdre de vue leur caractère hypothétique et leur insuffisance sur certains points. Voilà pourquoi il convient d'insister tout spécialement sur ces points.

D'abord, la supposition d'une confluence des saccules pour former le stomodeum des Anthozoaires, quelque plausible qu'elle puisse être, ne trouve aucun appui dans les faits connus de l'embryologie des Anthozoaires. Si le stomodeum résulte de la fusion des saccules, les deux structures ne peuvent pas exister en même temps; or, tel serait le cas pour le stade *Scyphula* dans l'ontogénie des Scyphomédusaires d'après GOETTE; ici, il n'y aurait pas seulement silence, mais opposition directe de l'embryologie. Seulement, les faits tels que les décrit GOETTE, sont-ils suffisamment établis? GOETTE les a confirmés, et aussi IDA H. HYDE, mais c'est le même laboratoire; ils ont été contredits par CLAUS, CHUN, HEIN, FRIEDEMANN et il semble en tout cas que leur signification ait été quelque peu surtaxée par leur auteur.

Une autre difficulté résulte de notre propre conception de la phylogénie, notamment du fait que la Scyphoméduse a été considérée comme primitive, et son polype comme un stade larvaire secondairement intercalé; mais le Coelentéré primitif au Gastréade, a été admis comme fixé. Cela donnerait pour les Anthozoaires les stades préables de Gastréade fixé, scyphoméduse libre, scyphopolype fixé, lequel se transforme en Anthozoaire. Ce sont beaucoup de changements de genre de vie; mais nous avons rendu probable des cas analogues pour les Polypes flottants refixés. La règle du raccourcis-

sement ontogénique est toujours la suppression d'un des stades fixés, pour ne pas soumettre deux fois l'organisme aux tribulations de la fixation. Par conséquent, même dans l'hypothèse de cette phylogénie compliquée, l'ontogénie sauterait la phase de gastréade fixé; le développement de la structure médusaire devrait immédiatement être suivi d'une régression complète de toutes les adaptations planctoniques; présenté ainsi, c'est la conservation de ce stade dans l'ontogénie, qui paraîtrait étrange, et non sa disparition; il ne reste donc rien entre le stade planula et la fixation, comme c'est en réalité le cas.

On pourrait toutefois proposer une alternative à l'hypothèse de la primitivité de la Scyphodémuse et à la phylogénie donnée au paragraphe 18, en dotant le polype fixé, premier endoarien, de saccules péribuccaux, organes pour la production d'un courant d'eau respiratoire et à cet effet, pulsatiles; le cas serait analogue à celui des ombelles encore contractiles des Hydroméduses sessiles (p. 227), sauf que l'on compare une organisation nouvelle et débutante avec une organisation, résidu de régression. Mais la même cause qui a, avec beaucoup de probabilité, été efficiente pour conserver l'organe pulsatile, a pu agir également pour en amener graduellement le développement. Et si cela est vrai des Scyphopolypes, on ne voit pas pourquoi cela ne s'appliquerait pas aussi aux Hydropolypes; dans les deux cas, la structure médusaire aurait trouvé sa raison d'être primitive, dans son action pulsatile pour produire un courant d'eau respiratoire, chez un organisme fixé. Le pouvoir locomoteur serait donc antérieur à la libération et à la locomotion; il serait une utilisation autre et ultérieure, après le détachement, que, par ses pulsations, il a pu contribuer à amener. — Chez les Hydropolypes, l'organe pulsatile était une expansion de la partie aborale, d'où résultait la nécessité de détacher le polype tout entier; au contraire, chez le Scyphopolype, l'organe pulsatile était les saccules du disque buccal, c'est-à-dire localisé au pôle oral et la portion à détacher pouvait se limiter à cette région orale, à une tête, respectant le reste de la colonne du Polype: c'est la strobilation.

VIII

HYDROCORALLIAIRES.

30. — Généralités.

La variété des formes des colonies permet de mettre en évidence quelques principes intéressants; il semble aussi possible de préciser davantage les relations phylogéniques des diverses sections. Pour ces raisons, le groupe est traité à part et avec quelque détail. Le lecteur devra avoir constamment sous la main le mémoire de MOSELEY (*Challenger Reports*, vol. II).

Un certain nombre de termes techniques reviendront constamment dans les descriptions; il sera plus facile, surtout pour les tableaux comparatifs, de les écrire en abrégé. Les Polypes stomatés mangeurs, nommés gastrozoïdes, seront désignés par Gz; les Polypes astomes allongés, fonctionnant comme tentacules, les dactylozoïdes, seront Dz. Les divers organes, tentacules, styles, pores, seront représentés par leurs initiales *t*, *s*, *p*; ainsi *Gt* signifiera les tentacules du gastrozoïde, *Gt*₄, *Gt*₁₂, que ces tentacules sont au nombre de 4 et de 12. La présence d'un style dans la loge sera indiquée par *Ds*₁, son absence par *Ds*₀. Les planchers ou tables seront indiqués par un trait horizontal; — ainsi, pour indiquer la présence d'un style et d'une table : *Ds*₁¹. Quelques genres ont deux sortes de dactylozoïdes, des grands *Dz* et des petits *dz*.

Le groupe des Hydrocoralliaires pourrait à la rigueur comprendre *Hydractinia*, *Millepora* et les Stylastérides. Phylogéniquement, les Stylastérides sont considérés ici comme prémédusaires, *Millepora* comme promédusaire, tandis que au contraire *Hydractinia* est un terme extrême de régression médusaire chez un Hydromédusaire. Les ressemblances structurales doivent donc être en majeure partie, non des homologies, mais des analogies de convergence; mais le développement historique des connaissances est résulté de l'étude simultanée; le progrès dans un groupe réagissant sur la compréhension des autres. Il y a donc avantage à les examiner tous.

Les caractères communs d'homologie ou de convergence sont la formation de colonies, le polymorphisme des individus par spécialisation des fonctions, le groupement de ces éléments en systèmes d'une

individualité supérieure, l'évolution de la colonie toute entière vers une forme déterminée.

31. — *Le genre HYDRACTINIA.*

P.-J. VAN BENEDEN a publié en 1841 dans les BULLETINS DE L'ACADÉMIE DE BRUXELLES, des « Recherches sur la structure de l'œuf dans un nouveau genre de Polype »... « qui prendra place entre les Actinies et les Hydres », d'où le nom *Hydractinia*. Les bourgeons médusaires, très fortement réduits dans ce genre, sont pris chacun pour un seul œuf; en réalité, chaque bourgeon renferme plusieurs œufs, mais ce sont des « vitellus multiples ». VAN BENEDEN a pendant plusieurs années admis cette interprétation, qui nous paraît étrange aujourd'hui; la même interprétation s'appliquait dans d'autres cas encore.

En 1844, paraît un mémoire « Recherches sur l'embryogénie des Tubulaires et l'histoire naturelle des différents genres de cette famille qui habitent la côte d'Ostende ». Le mot Tubulaire est ici synonyme de gymnoblaste, comme campanulaire est synonyme de calyptoblaste. Au sujet du nom générique, l'auteur dit page 10 : « En 1839, nous commençons nos recherches sur le développement de ces animaux. Ne connaissant pas bien ces différents types, nous avons jugé plutôt par les caractères extérieurs que ces Polypes formaient le lien entre les Hydres et les Actinies. C'est ce qui nous avait décidé à leur donner le nom d'*Hydractinia* ».

Le polymorphisme n'est pas reconnu pour les dactylozoïdes, qui ne sont pas signalés; mais « les individus portant les œufs n'ont point de tentacules. Est-ce que les tentacules s'atrophient lorsque les œufs se développent? Ce n'est pas accidentellement sans doute que tous ces polypes avaient perdu ces appendices ».

On sait maintenant que *H.* est dioïque, en colonies exclusivement mâles ou femelles; ce caractère dioïque est cause d'une nouvelle erreur : les deux sexes sont pris pour des espèces distinctes. Les bourgeons médusaires portent plusieurs œufs (vitellus divisé!) de couleur rouge : *H. rosea*; les bourgeons mâles ont un capuchon recouvrant le spadice et cette masse spermatique est blanche; la structure est bien reconnue, mais interprétée comme un œuf unique et l'espèce est *H. lactea*. Naturellement, chez aucune de ces deux espèces, on ne connaît le mâle. « Il n'y a pas de polypier »; c'est-

à-dire il n'y a pas de périoderme sur les polypes; mais ils sont « stolonifères et forment une croûte qui recouvre complètement les corps sur lesquels ils se fixent. C'est de la surface des stolons que naissent les bourgeons. » — Ces erreurs du début montrent combien devait être difficile l'interprétation, à cette époque où la théorie cellulaire était une nouveauté (SCHWANN 1839) et où l'histologie détaillée n'existait pas encore.

La structure du cœnosarque encroûtant (DELAGE, p. 72) semble assez compliquée; elle peut se comprendre comme un réseau stoloniaire serré, dont les ectoderms ont conflué, la sécrétion d'une cuticule périodermique externe étant limitée à la face inférieure de la masse stoloniaire; le cas devient alors analogue à celui du squelette corné des gorgonides. Il y a cependant une différence: des portions stoloniaires vivantes, composées des deux épithéliums, restent dans la masse sécrétée, sous forme de canaux.

Cette limitation de la cuticule à la partie profonde ou inférieure des stolons a pour conséquence de laisser la matière vivante du cœnosarque à nu, sa surface libre en contact direct avec le milieu; cette particularité a tout à fait l'air d'avoir été voulue, d'être préméditée; ou en d'autres termes et plus exactement, d'être une adaptation à quelque chose. Il y a, d'ailleurs, à remarquer que dans tout le groupe des cœlentérés, les sécrétions même épidermiques sont fréquemment détournées du rôle protecteur qu'on serait au premier abord tenté de leur assigner, pour assumer un rôle de support, la fonction d'un squelette. La tige cornée des Gorgonides est typique sous ce rapport, puisque morphologiquement externe et une enveloppe, elle est topographiquement un squelette interne. Le recouvrement de la coquille de certains Mollusques par des replis du manteau, pouvant aller jusqu'à rendre la coquille interne, est un fait du même ordre et de nature à intriguer, une fois que l'attention y a été appelée. Une explication des plus intéressantes a été fournie par S.-F. HARMER, le spécialiste en Bryozoaires (BRIT. ASSOC. DUBLIN, 1908): le recouvrement organique ne permet pas la fixation de larves parasites, aussi facilement qu'une substance pierreuse ou cornée dure; il rappelle les observations de SCHIEMENZ sur la destruction des Mollusques par les Astéries, ayant comme condition de pouvoir fixer les ambulacres sur la proie; or, la surface gluante d'une peau ne donne pas prise aux suçoirs des ambulacres. L'explication peut se transporter chez les Cœlentérés. HARMER

mentionne aussi comme moyen très efficace de protection, les épines, piquant et autres excroissances ; et précisément chez *Hydractinia* nous trouvons une surface libre molle, et avec beaucoup de saillies spéciales.

Les Polypes nourriciers ou gastrozoides Gz sont complets, avec une couronne de tentacules bien développés, fonctionnant probablement comme organes de préhension des aliments. Comme c'est malheureusement presque toujours le cas, on ne connaît rien du régime nutritif. GROBBEN a dessiné un polype renfermant une larve nauplius de crustacé (CHUN, pl. XI, fig. 1) qu'on pourrait considérer comme une proie, mais qui serait en réalité un parasite, une larve de Pycnogonide ; chose curieuse, les tentacules de ce Gz sont atrophiés. Les dactylozoides Dz sont des polypes atrophiés par perte des tentacules (*t*₀) ou plus exactement, ces tentacules réduits à des bouquets de nematocystes ; un petit orifice apical est une bouche morphologique mais plus fonctionnelle, qui rend leur nature polypaire évidente ; la musculature basilaire est fortement développée (ED. VAN BENEDEN 1874, BULLETIN, p. 544). — Les épines dont il a été question ci-dessus ont également été considérées comme des individus ; mais leur structure en fait clairement de simples saillies du cœnosarque (CHUN, pl. X, fig. 6) ; au lieu de constituer un creux comme sous les vrais zooïdes, le cœnosarque se soulève dans la papille.

Les Dz sont localisés exclusivement au bord de la colonie ; ils ne sont dans aucun rapport constant avec les Gz. Ceux-ci sont complets, étant tentaculés et n'ayant donc pas besoin de la collaboration d'individus plus spécialement capteurs. La localisation des Dz suggère un rôle défensif de la colonie dans son ensemble. Toutes ces attributions de fonctions ne résultent pas de l'expérimentation physiologique ou de l'observation directe des mœurs ; ce sont des probabilités déduites de la structure. L'indépendance des deux formes de zooïdes composant la colonie et leur séparation d'emplacement sont des détails, mais qui peuvent avoir eu une importance majeure : *Hydractinia* n'était pas bien préparée à évoluer dans la direction progressive de la constitution de cyclosystèmes.

Un intérêt tout spécial s'attache toujours à toute relation entre une structure et les mœurs. La disposition encroûtante a été mise en rapport avec l'habitat sur des coquilles ; les épines ont été considérées comme servant à protéger les polypes fortement rétractés contre les

heurts, quand le Pagure qui occupe la coquille de buccin, la cogne contre un corps dur. *Podocoryne* a le même habitat et les mêmes épines. *Millepora*, avec une structure générale fort analogue, mais formant des colonies fixées à la roche, est dépourvue d'épines.

32. — *Le genre MILLEPORA.*

Dans leur grand ouvrage *Histoire naturelle des Coralliaires* (1860) MILNE-EDWARDS et JULES HAIME ont créé un groupe des Tabulés, pour des polypiers dont les loges sont coupées par des planchers horizontaux ou tables, en compartiments superposés. Ces Polypes tabulés jouent un rôle important dans la constitution des récifs actuels et leurs formes étaient beaucoup plus nombreuses et variées aux âges géologiques, surtout dans le primaire. On connaissait bien la structure d'un Tabulé actuel, *Tubipora*, le « Orgelkoral » des Allemands : les Polypes ont huit tentacules pinnés, des cloisons, un œsophage ; c'est un octocoralliaire typique et on a rangé tous les Tabulés dans ce groupe.

Au moment où cet ouvrage était presque achevé, LOUIS AGASSIZ (1859) annonçait qu'il avait pu examiner un autre Tabulé, *Millepora*. Les Polypes ont quatre à six tentacules courts, capités, non pinnés, pas d'œsophages ni de cloisons ; il y a dimorphisme en Gz et Dz. Le squelette est tabulé, mais l'organisme a la structure hydromédusaire. AGASSIZ a généralisé (indûment) cette conclusion pour tous les Tabulés, d'où le nom de Hydrocoralliaires.

La structure du cœnosarque est essentiellement comme chez *Hydractinia*, sauf que la sécrétion est calcaire ; elle se fait également seulement par la lame inférieure de l'ectoderme ; les canaux superficiels sont donc des gouttières ouvertes en haut et le cœnosarque est à nu. Le port de la colonie est tout autre ; au lieu d'être une mince lame encroûtante, le polypier est massif, épais avec de gros lobes saillants et dressés. L'épaississement du dépôt se fait par la superposition de couches successives du réseau stolonaire, dont les inférieures ne sont plus vivantes. Cet épaississement amène naturellement l'allongement des loges, puis la tabulation, c'est-à-dire la séparation par une cloison horizontale de la partie trop profonde de la loge d'avec le reste. Tous ces phénomènes se tiennent et sont des conséquences en dernière analyse de la nature pierreuse de la sécrétion.

Les Gz ont généralement quatre tentacules : Gt4 (staurationie pri-

mitive, Hydromédusaire inférieur). Les Dz ont une particularité unique, un certain nombre de tentacules répartis sur toute leur longueur; il y a multiplicité tentaculaire $Dt \times$; ils sont plus compliqués que ceux de *Hydractinia*. On pourrait à titre purement hypothétique et uniquement pour coordonner les faits, admettre comme primitive la stauraxonie en un verticille unique péribuccal du Gz ; quelques individus de la colonie ont évolué vers $t \times$ avec licenciement du verticille ou dispersion des tentacules (duplication d'organes). Cette augmentation de la fonction tentaculaire captante s'est exagérée jusqu'au dimorphisme.

Les rapports entre Gz et Dz sont autres que chez *Hydractinia*; au lieu de former une espèce de couronne à une colonie toujours de dimensions restreintes, les Dz sont ici répartis sur toute la surface, mêlés aux Gz , mais pas absolument sans ordre. Les Dz se groupent plus ou moins nettement autour des Gz en un cercle irrégulier; le cyclosystème rudimentaire ainsi constitué reçoit un certain degré d'individualisation et d'isolement par sa situation sur une éminence, faisant saillie au-dessus de la surface du cœnosarque. Pour *Hydractinia*, à cause de la situation périphérique, nous avons considéré les Dz comme les protecteurs de l'ensemble de la colonie et non comme aidant, dans la capture de la proie, les Gz , d'ailleurs suffisamment tentaculés. Dans le même ordre d'idées, chez *Millepora*, le rôle des Dz satellites d'un Gz , doit être essentiellement capteur, la fonction de tentacules, les Gt étant peu nombreux et courts.

Pour continuer la comparaison entre les deux genres, la différence la plus frappante est la taille et le port; or, comme nous l'avons vu c'est précisément la différence la moins essentielle morphologiquement; les cœnosarques ont une structure identique, toutes les différences étant la conséquence de la circonstance assez accessoire d'une sécrétion calcaire chez *Millepora*. La taille réduite d'*Hydractinia* permet une protection de la colonie dans son ensemble, par une couronne périphérique de Dz ; la grande taille de *Millepora* rend une pareille protection de l'ensemble pratiquement impossible. La disposition de *Millepora* ne peut se déduire de celle d'*Hydractinia*, car il est peu probable que la couronne périphérique des Dz aille se disperser sur toute la surface. Réciproquement, le groupement en cyclosystèmes, une fois réalisé, paraît très stable et évolue dans le sens d'une plus grande concentration; il est donc aussi fort improbable que l'arrangement d'*Hydractinia* puisse dériver de celui de *Millepora*. On pour-

rait songer à dériver les deux formes d'un ancêtre commun indifférent, avec Gz et Dz mêlés et répartis sur toute la surface; cette hypothèse, parfaitement admissible pour *Millepora*, n'expliquerait pas la localisation périphérique des Dz chez *Hydractinia*; cette localisation s'explique le mieux par la transformation sur place des Polypes normaux du bord. La conclusion est que le dimorphisme des deux genres est indépendant et que les ressemblances sont simplement des analogies de convergence.

D'autres considérations viennent à l'appui de cette conclusion. La modification des polypes en Dz montre une ressemblance, mais seulement générale; il y a la particularité Dt× de *Millepora*. De même, le polymorphisme n'est nullement identique, rien ne rappelant les blastostyles d'*Hydractinia*, puisque les Gz et le Dz de *Millepora* se transforment directement en Méduses. Quant à cette médusation elle-même, nous avons suffisamment insisté sur les différences, qui nous ont amené à placer ces deux genres aux extrémités opposées d'une lignée évolutive.

33. — *Le genre SPORADOPORA.*

Le polypier se compose de tiges assez fortes, dressées verticalement et nettement aplaties, de façon à donner une section transversale ovale. Les tiges se divisent par une dichotomie assez irrégulière; toutes les branches sont dans le même plan, comme un éventail (port flabelliforme) qui est aussi le plan d'aplatissement des branches; le schéma de cette disposition serait des 0 couchés : ○ ○ ○ .

La plupart des zooïdes sont sur une seule des faces, l'autre étant presque stérile. Il y a dimorphisme en Gz à t4 et Dz nus, non tentaculés, distribués sans aucun ordre. Les planchers sont rudimentaires; du fond de chaque loge de Gz s'élève une tige axiale, le style, qui manque aux Dz; nous avons donc Gs1, Ds0. Réparties sans ordre entre les zooïdes et enfoncées dans le cœnenchyme, sont les ampoules, cavités contenant les produits génitaux. Les mâles seuls sont connus; ce sont des sacs remplis de spermatozoïdes, coiffant un canal endodermique (spadice); il peut y avoir plusieurs sacs dans une même ampoule, chacun avec son spadice s'élevant directement du réseau des canaux endodermiques du cœnenchyme.

Plusieurs de ces faits sont importants. Le port flabelliforme, l'aplatissement des branches dans le même plan, la limitation des

zooïdes à une seule face, sont ici, réalisés chez *Sporadopora*, les caractères absolument typiques du redressement d'une forme encroûtante (§ 22, p. 321), et c'est le premier terme phylogénique, ce redressement opéré, sans d'autres modifications. L'absence de tout groupement des Dz en cyclosystèmes autour des Gz, est également un caractère primitif. On peut donc souscrire à la conclusion de MOSELEY que *Sporadopora* est « le plus ancestral des Stylastérides connus jusqu'à présent ».

L'interprétation des ampoules est le nœud de la question pour déterminer l'emplacement des Stylastérides dans la série évolutive. Si on les considère, soit comme de simples organes, soit même comme des zooïdes modifiés, le groupe des Stylastérides peut être considéré comme au stade prémédusaire. Si, au contraire, dans l'un quelconque des genres du groupe, il y a lieu d'admettre une structure médusaire régressée, cet emplacement devient impossible et le groupe doit rentrer dans les Hydromédusaires.

MOSELEY désigne les ampoules sous le nom de gonanges, comme chez les Calyptoblastes, où sur un blastostyle unique, il y a plusieurs bourgeons médusaires ou sporosacs, dans une enveloppe péridermique commune. La présence de plusieurs sacs génitaux distincts dans une même ampoule n'est pas un argument fort démonstratif et n'est même qu'une analogie assez vague; il n'y a rien qui puisse être homologué à un blastostyle commun, les spadices sortant individuellement et directement du réseau de canaux.

Dans un certain nombre de Stylastérides, il se produit des modifications, qui affectent toujours le spadice. L'endoderme s'étale en une cupule embrassant l'œuf, parfois avec un bord lobulé (*Allopora*), ou échancré plus profondément en une douzaine de lobes (*Cryptohelia*), ou formant un réseau de canaux sur la moitié de la surface de l'embryon (*Errina*). MOSELEY compare avec le spadice ramifié de *Cordylophora*. BOURNE (*Traité de Ray Lankester*, p. 38) interprète au contraire ces structures comme médusaires et parle de canaux radiaires. On a fait observer que si le point de départ était, non un Hydromédusaire à méduse très complète, mais une forme encore primitive et simple, comme *Millepora*, donc un promédusaire, la régression consisterait en une réversion directe au stade prémédusaire, sans que rien vienne rappeler le stade intermédiaire un peu plus compliqué; notamment il n'y aurait pas de nodule ectodermique ou endocodon, la proméduse ne se formant pas encore par le procédé perfectionné et raccourci de l'invagination

Une méduse a des canaux radiaires ; mais tout groupe radiaire de canaux n'est pas nécessairement une méduse. La cupule d'*Errina* est d'abord très épaisse, comme une ombelle, mais c'est par épaissement de l'endoderme lui-même et non par hypertrophie de la mésoglée. En somme, rien dans la structure ne va au delà d'analogies très lointaines. Il est à remarquer que les spécialisations sont en général pour l'œuf, se développant sur place en planule ; or, dans ces conditions, on trouve fréquemment des dispositifs pour une nutrition intense. Morphologiquement, l'interprétation de MOSELEY comme spadices ramifiés est donc la plus probable ; physiologiquement, ces structures sont de fonction placentaire.

La répartition de ces spécialisations dans la série des Stylastérides peut fournir une indication de valeur. La série évolutive chez les Stylastérides est des mieux marquées et il ne peut y avoir de doute sur la direction de l'évolution : *Sporadopora* est certainement le terme initial, *Errina* est un stade ultérieur et *Cryptohelia* est un des termes extrêmes les plus perfectionnés. Combinant la série ainsi établie et hors de conteste, avec l'hypothèse d'une régression médusaire, il faudrait trouver encore le plus de la structure médusaire chez *Sporadopora* et le moins chez *Cryptohelia*. Or, c'est précisément le contraire ; les structures placentaires évoluent avec le groupe et dans la même direction, tandis qu'une régression médusaire devrait suivre l'ordre inverse.

La conclusion générale est donc que les Stylastérides sont un groupe prémédusaire et que *Sporadopora* en est la forme initiale.

34. — Classification des Stylastérides.

L'arrangement des divers genres est résumé dans le tableau suivant, d'après MOSELEY :

		<i>Sporadopora</i> . . .	Gt4	
		<i>Pliobothrus</i> . . .	Gt0	Gs0
	Pores épars, Sporadiques Gs1, Ds0	Dz	<i>Errina</i>	Gt4
			<i>Distichopora</i> . . .	Gt4
		Dz, dz	<i>Labiopora</i>	?
			<i>Spinipora</i>	Gt6
	Cyclosystèmes	Gs1, Ds1	<i>Altopora</i>	Gt12
			<i>Stylaster</i>	Gt8
		Gs1, Ds0	<i>Stenohelia</i> .	
			<i>Conopora</i> .	
		Gs0, Ds0, Gt0 . . .	<i>Cryptohelia</i> .	
			<i>Astylus</i> .	

La première coupe est basée sur les relations de position des deux éléments dimorphes : Gz et Dz . Les genres qui ont les Dz épars, comme *Sporadopora*, ne formant donc pas de cyclosystèmes, constituent le premier groupe des Soradiques. *Distichopora* n'a pas de cyclosystèmes, mais il y a cependant un groupement : il est linéaire ; tous les pores sont sur les bords des lobes calcaires, en trois lignes, les Gz formant la ligne de milieu, le Dz les deux lignes latérales. — A partir de *Allopora*, il y a toujours des cyclosystèmes.

Dans le groupe des Sporadiques, on peut mettre à part *Labiopora* comme ayant deux espèces de dactylozoïdes : des grands Dz , et des petits dz . Par contre, le groupe est bien homogène par rapport au style toujours absent chez le Dz ($Ds0$), toujours présent chez les Gz ($Gs1$), sauf l'exception unique de *Pliobothrus* $Gs0$. — Dans le groupe des cycliques, il y a beaucoup plus de variété. Les styles existent dans les deux espèces de zooïdes $Gs1$ et $Ds1$, ou uniquement $Gs1$ avec $Ds0$, ou bien absents partout $Gs0$, $Ds0$.

La seule inspection de ce tableau permet déjà de reconnaître quelques faits importants. Les styles sont constants pour $Gs1$ dans le groupe sporadique, mais ont une tendance à se réduire et finalement disparaissent dans la série cyclique. L'allure des tentacules n'est pas moins frappante ; pour les Sporadiques, la règle est $Gt4$; de nouveau ici *Pliobothrus* est aberrant avec $Gt0$; mais il y aussi *Spinipora* avec $Gt6$. Le groupe montre donc la stauraxonie primitive, avec modifications dans deux sens opposés, vers l'a-némie secondaire $Gt0$, mais aussi vers la multiplication : $Gt6$. Le groupe cyclique débute avec $Gt12$, mais puis il y a diminution et les termes supérieurs ont $Gt0$; donc contraire à la tendance générale des organismes radiaires à augmenter le nombre des parties. Dans les deux groupes, les directions d'évolution sont donc inverses.

35. — Le genre *PLIOBOTHRUS* et la signification des styles.

La colonie est branchue avec tendance à l'arrangement flabelliforme ; les branches sont ovales sur la coupe ; les Dz sont épars ; tous ces caractères rappellent *Sporadopora*. Un détail de peu d'importance en lui-même est la légère saillie que fait la loge des Dz , en d'autres termes le pore de cette loge (donc Dp) s'ouvre au sommet d'une éminence conique ; mais cette particularité va s'exalter dans les genres suivants et devenir caractéristique pour l'évolution du groupe

des Sporadiques; en outre, d'autres caractères peuvent s'y rattacher logiquement. Pour la saillie des *Dp*, *Pliobothrus* représente très exactement le stade initial, le premier où la modification est indiquée et faisant suite immédiatement au progéniteur *Sporadopora* encore indifférent, avec *Dp* au ras du cœnenchyme.

Pour plusieurs autres caractères, *Pliobothrus* est tout à fait aberrant et c'est *Gz* qui est affecté: il a perdu le style *Gs0*, et les tentacules *Gt0*; sa forme aussi est anormale, au lieu d'être cylindrique, le *Gz* est renflé à sa base, pansu. Or, ces trois mêmes caractères se rencontrent dans les genres extrêmes des cycliques, à partir de *Conopora*: absence de style et de tentacules, forme pansue. Or, les deux groupes sporadique et cyclique sont divergents et constituent des directions d'évolution distinctes; les groupes cycliques supérieurs, *Conopora*, etc. dérivent bien d'un Sporadique, mais d'un Sporadique inférieur, du plus primitif: *Sporadopora*; mais il y a entre le terme primitif et les termes cycliques supérieurs, des formes avec style et tentacules et non pansues. Cela revient à dire que *Pliobothrus* et *Conopora* n'ont aucun lien génétique direct, et que leurs ressemblances doivent être des analogies de convergence, produites d'une façon indépendante. Mais, alors l'association constate de ces trois caractères, modifiés de la même manière, rend probable une connexion logique, qu'il s'agit de déterminer.

MOSELEY l'a essayé; il dit page 77: « Dans tous les Stylostérideres où les gastropores ont des styles (donc *Gs1* dans notre notation symbolique) les gastrozoïdes à l'état d'extension ne doivent pouvoir faire saillie qu'à un faible degré. Le fait que dans quelques genres les gastrozoïdes perdent leurs tentacules semble appuyer cette supposition ». Le passage est clair: le style empêche l'extension du Polype, par conséquent entrave son activité captante, par conséquent les tentacules disparaissent; la relation serait donc *Gs1*, *Gt0*. Or, il suffit de parcourir le tableau du paragraphe précédent pour constater que de toutes les combinaisons possibles, c'est là précisément la seule non réalisée; le rapport est exactement l'inverse: *Gs1*, *Gt* × ou *Gs0*, *Gt0*; style et tentacules sont positivement et directement connexes, toujours ils sont tous les deux présents et ce rapport positif est même très étroit, car le développement du style semble marcher de pair avec le nombre des tentacules (*Distichopora* *Gt6*, *Allopora* *Gt12*); style et tentacules disparaissent ensemble.

Un point peut être considéré comme acquis: l'influence attribuée

par MOSELEY au style sur le fonctionnement du zooïde ne peut pas être exacte; et c'est probablement le contraire qui sera vrai: le style, loin d'entraver la fonction du polype en l'empêchant de faire saillie au dessus du cœnosarque, agira au contraire pour permettre cette saillie, malgré l'approfondissement de la loge résultant de l'épaississement du squelette. Il suffit de regarder les figures du mémoire de MOSELEY, spécialement pour *Sporadopora* et *Distichopora*, pour voir que la profondeur du tube est diminuée parfois des quatre cinquièmes; ce n'est donc pas une hypothèse, mais l'expression d'un fait de dire que le style compense la profondeur du tube et ramène le zooïde plus près de la surface, probablement pour lui maintenir son importance fonctionnelle. Et chose remarquable, on ne voit pas d'autre utilité au style; on pourrait songer tout d'abord à des attaches musculaires (ce qui serait encore un accroissement ou tout au moins le maintien de l'activité du zooïde); MOSELEY a spécialement fait attention sur ce point et n'a pas trouvé de muscles aux G_s; au contraire pour D_s, il y a de ces attaches. HICKSON mentionne l'avantage d'un accroissement de surface digestive, l'endojerme recouvrant la saillie calcaire et ses digitations; c'est là un avantage réel, mais probablement accessoire et qui n'a pas été prépondérant pour déterminer la structure.

De par le rôle attribué ici au style, tout ce qui tend à réduire l'activité du G_z et tout spécialement à le décharger de sa fonction captante pour le laisser se spécialiser uniquement pour la fonction purement digestive, doit en même temps réduire le style et les tentacules. Or, le groupement des D_z autour d'un G_z a pour but et pour effet de transférer la fonction captante aux D_z; à mesure que le cyclosystème se développe, par la concentration et la multiplication des D_z, ceux-ci assument les allures et la fonction d'une couronne tentaculaire, le G_z se réduit à un simple cylindre dont la partie inférieure renflée est logée dans le cœnenchyme. C'est là clairement la direction d'évolution des Cycliques. Mais cette explication ne s'applique pas à *Pliobothrus*, un Sporadique sans aucune tendance vers les systèmes; ses D_z ne sont pas plus nombreux que chez les autres genres voisins; ils sont beaucoup plus longs et plus grêles, ont donc plus l'aspect de tentacules; mais il serait aventuré de baser sur cette différence, les modifications aberrantes; peut-être des détails sur le genre de vie et tout spécialement sur le genre de nourriture, pourraient donner des indications. Ici comme partout, on s'aperçoit com-

bien il est impossible de comprendre et d'expliquer une structure quelconque, quand on ne connaît pas très bien sa fonction; l'ancienne « histoire naturelle » étudiait surtout les mœurs et négligeait l'anatomie. Aujourd'hui on fait quelque peu l'inverse; il est vrai que dans le cas actuel, l'observation des polypes vivants est chose des plus difficiles.

La répartition des styles des dactylozoïdes Ds est assez singulière. Tout le groupe des Sporadiques a $Ds0$; il en est de même pour les Cycliques supérieurs, mais les deux Cycliques les plus primitifs, *Allopora* et *Stylaster*, ont $Ds1$. L'attention de MOSELEY a été attirée sur cette répartition et il dote l'ancêtre du groupe, l'Archistylastéride hypothétique, à la fois des deux espèces de styles, $Ds1$ et $Gs1$, pour expliquer leur existence simultanée dans ces deux genres, l'absence de l'une ou de l'autre forme de style devenant alors une simple affaire de réduction secondaire. Cette explication peut convenir pour les cas de $Gs0$, qui en effet paraissent tous secondaires, se présentant dans les termes extrêmes ou chez un genre aberrant comme *Pliobothrus*, d'autant plus que nous avons donné des raisons plausibles pour pareille régression. Il en est de même encore pour $Ds0$ chez les Cycliques; ce sont également les termes extrêmes de l'évolution qui ont perdu le Ds . Mais cela n'est plus du tout aussi certain pour les Sporadiques; on conçoit malaisément l'évolution du groupe des Stylastérides débutant par la régression totale d'un pareil organe, d'autant plus qu'il y a une autre alternative: la formation du Ds comme un perfectionnement dans le cours de l'évolution.

Il y a des présomptions pour que, chez les Sporadiques, il n'y ait pas eu, ou du moins il ne se soit pas développé de Ds . Chez *Sporadopora*, les orifices des loges ou Dp sont à ras de la surface ordinaire de la colonie. Nous savons que sous ce rapport *Pliobothrus*, quoique autrement aberrant, fait partie intégrante de la série par la saillie débutante des pores. Chez *Errina*, cette saillie est beaucoup plus accusée; elle s'accroît encore chez *Spinipora* et en même temps s'épaissit chez *Labiopora*. Le Dz s'extériorise.

Les termes employés par MOSELEY dans la description des genres sont typiques; chez *Sporadopora*, les pores sont « très profonds »; ceux d'*Errina* ne se prolongent « qu'à une courte distance sous la surface ». Pour *Spinipora*, « les gouttières sont les cavités occupées par les dactylozoïdes, sont en fait les dactylopores, qui sont ici excavés dans une épine saillante;... les pores ne sont certainement pas assez

profonds pour permettre aux zooïdes de s'y rétracter complètement ». MOSELEY insiste aussi sur la signification et l'utilité de ces dispositifs; « les projections nariformes et tubulaires sont sans doute des dispositifs pour étendre la portée des dactylozoïdes et pour les protéger. » Cette interprétation des fonctions, probablement exacte, permet de comprendre l'absence de style, la constance chez les Sporadiques de la formule $Ds0$; comme attache pour la musculature, la gouttière offre toute la surface désirable; comme appareil releveur du zooïde, compensant la profondeur de la loge, le style n'a plus de raison d'être, la loge n'ayant plus aucune profondeur.

Chez les Sporadiques, l'évolution a donc porté surtout sur les Dz spécialisés en deux formes (Dz et dz), et avec des adaptations variées du rebord des loges au Dp . Malgré tout, ce développement des Dz n'a aucun effet sur les Gz qui restent fonctionnels, développent même leur style $Gs1$ et leur tentacules $Gt4$ ou 6 . Le contraste est frappant avec les Cycliques; l'exemple de ces derniers démontre que l'arrangement en cyclosystème des Dz a sous ce rapport plus d'importance que leur perfectionnement individuel.

Les styles Gs et les styles Ds ne semblent pas accomplir les mêmes fonctions; le Gs serait surtout releveur du zooïde sans attaches musculaires; le Ds serait essentiellement pour les muscles. Il y a aussi une différence anatomique: le style des Gz est axial, celui des Dz est pariétal. Il est donc assez douteux que les deux structures soient strictement homologues. Loin de doter le premier stylastéride des deux espèces de styles, comme le voulait MOSELEY, on doit admettre l'absence primitive de toute formation de ce genre chez l'Hydroïde progéniteur déjà coloniaire, mais pas encore dimorphe. Les zooïdes, tous semblables, avaient la structure de Gz tentaculés; les uns ont conservé tous ces caractères et toute la diversité de leur activité fonctionnelle; les autres se sont transformés en Dz . Avec l'épaississement de la colonie, le développement du cœnenchyme et l'approfondissement des loges, les styles Gs se sont développés pour maintenir le polype encore capteur, au niveau de la colonie; la formule était $Gs1 Ds0$. Une partie a évolué dans la direction de l'extériorisation du Dz , par saillie du pore Dp ; ce sont les sporadopores. Une autre a au contraire montré la tendance à approfondir les loges et a aussitôt développé $Ds1$. A ce point de vue, les saillies ou épines des Sporadopores et les Ds des Cycliques sont des organes prenant fonctionnellement la place l'un de l'autre, des organes vicariants. Dans ce

groupe des Cycliques, quand le système est bien concentré, il y a deux phénomènes opposés : la saillie de l'ensemble du système, par relèvement du bord externe des Dp , et l'approfondissement de la partie centrale occupée par le Gz ; l'attitude normale des Dz , fonctionnant maintenant comme tentacules, semble être, à l'état de rétractation, de recouvrir le zooïde central ; dans ce but, toutes les loges Dz sont ouvertes vers le centre, comme une gouttière, une ressemblance avec les Sporadopores ; et il est curieux de remarquer qu'alors le style disparaît et nous avons de nouveau dans les termes supérieurs des Cycliques $Ds0$.

La plupart de ces considérations s'écartent beaucoup de celles de MOSELEY. L'interprétation des faits est toujours plus ou moins une question d'appréciation individuelle et le lecteur ordinaire se laisse en général guider par l'auteur, reconnu comme autorité. Or, dans le cas actuel, celui-là est incontestablement MOSELEY ; c'est à lui que nous devons la presque totalité de nos connaissances sur les Stylastérides. Or, nous avons vu qu'il y a chez MOSELEY, sans doute possible, une erreur de fait : la relation entre la présence du style et l'absence des tentacules non seulement n'existe pas, mais c'est l'inverse qui est vrai. Or, c'est sur cette relation erronée que MOSELEY base sa conception du rôle et de la signification des styles.

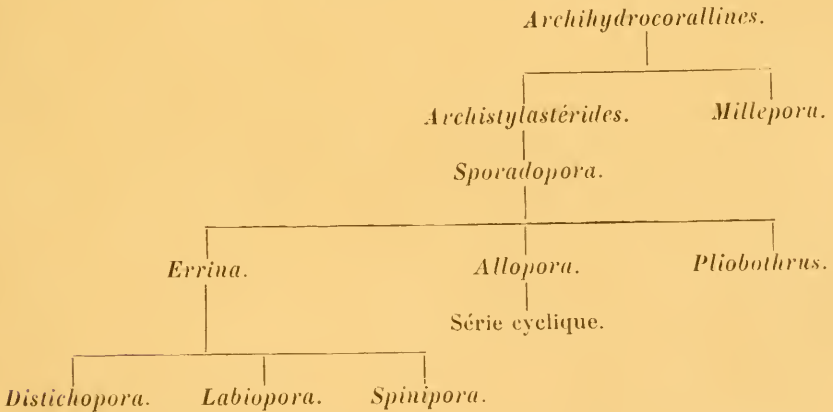
On se demandera comment une chose pareille est possible. C'est en réalité bien simple et j'ai rencontré les cas de ce genre dans un Discours sur les Théories (1905). Les considérations générales, les théories explicatives sont quelque peu tenues en discrédit, à cause de l'élément hypothèse que nécessairement elles comportent. Le travailleur a une tendance à regarder les spéculations comme un hors-d'œuvre, un accessoire sans grande importance ; quand on se passe la fantaisie d'en faire, on se croit quitte en y accordant une attention distraite. MOSELEY cependant fait exception ; une bonne partie de son mémoire est consacrée à des questions de relations entre les groupes, à la phylogénie ; mais incontestablement il a passé trop légèrement sur quelques points, autrement la discordance que nous avons signalée, ne lui aurait pas échappée. Si nous insistons sur son cas, c'est uniquement pour montrer, par un exemple frappant, que la théorie, étant la compréhension des faits, est le couronnement d'un travail et mérite à ce titre toute la puissance intellectuelle du savant.

36. — *Le groupe des Sporadiques.*

Les principaux caractères des genres formant le groupe des Sporadiques sont résumés dans le tableau suivant :

GROUPES.	Gs	Ds	Gt	Dp		BRANCHES
				forme	place	
<i>Sporadopora</i> . . .	$\frac{1}{1}$	0	4	à ras.	épars.	" ovales.
<i>Pliobothrus</i> . . .	$\frac{0}{0}$	0	0	tube ouvert distal.	id.	" id.
<i>Errina</i>	1	0	4	tube ouvert latéral.	id.	" id.
<i>Spinipora</i>	1	0	6	épine gouttière U	id.	dp rondes.
<i>Labiopora</i>	1	0	?	épaissi gouttière N	en ligne.	dp rondes.
<i>Distichopora</i> . .	1	0	4	à ras variable.	Dp et Gp en trois lignes.	" ovales.

MOSELEY donne l'arbre généalogique suivant :

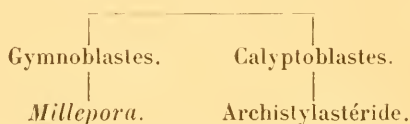


MOSELEY dit, page 89, que la réunion des Stylastérides et des Milléporides semble justifiée dans l'état présent de nos connaissances. Cela revient à accepter le groupe des Hydrocoralliaires et alors un ancêtre unique Archi-hydrocoralliaire se comprend, comme point de départ commun des deux groupes divergents Milléporide et Stylastéride. Le tableau traduit donc bien la conception phylogénique.

Mais immédiatement après, MOSELEY ajoute que les Milléporides par la forme générale de leurs zooïdes, semblent alliés aux Gymno-

blastés, tandis que la présence de gonanges distincts rattache les Stylastérides aux Calyptoblastés.

Nous rencontrons ici de nouveau la conception des cavités dans la cœnenchyme des Stylastérides, comme des gonanges, interprétation laquelle pour le moins, repose sur des bases fort précaires. Or, son adoption ici conduit à des conséquences importantes, car la conclusion inévitable des prémisses est l'origine distincte et indépendante des deux groupes, le caractère diphylétique du groupe des Hydrocoralliaires, c'est-à-dire l'impossibilité de l'existence d'un Archihydrocoralliaire, ancêtre commun. Le commencement du tableau devrait donc être :



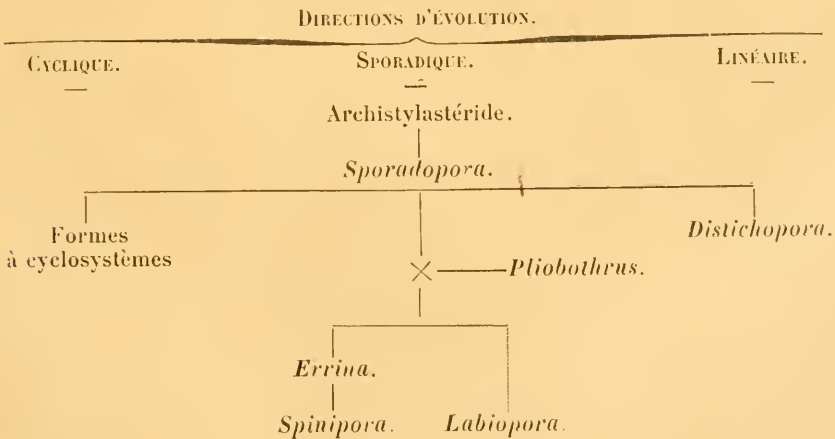
Depuis le travail de MOSELEY, HICKSON a signalé les ampoules génitales chez *Millepora* ; à la rigueur, on pourrait trouver une certaine ressemblance avec les « gonanges » des Stylastérides. Mais HICKSON a signalé également la médusation de *Millepora* qui fait pencher la balance du côté des différences. Il faut donc écarter entièrement les Milléporides.

Nous pouvons accepter un Archistylastéride, mais il sera tout autrement constitué que celui de MOSELEY. Nous avons vu que cet auteur dote le progéniteur de styles aux dactylozoïdes Ds1, pour expliquer la présence de ces organes chez les plus inférieurs des Cycliques, leur absence chez les Sporadiques étant une régression. Mais alors, en stricte logique, *Allopora* avec Ds1 devrait se rattacher directement au progéniteur archistylastéride et non par l'intermédiaire de *Sporadopora*, qui a Ds0. MOSELEY a été frappé par le caractère très primitif de *Sporadopora* et veut avec raison le maintenir en tête ; mais il est alors obligé de faire reparaitre par réversion (p. 100) le caractère Ds1 disparu chez *Sporadopora*. La plupart de ces hypothèses accessoires sont superflues et on peut laisser aux faits leur signification directe. *Sporadopora*, par ses caractères neutres, peut servir de point de départ ; il a transmis ses caractères Gs1 Ds0 à tous ses descendants. Il y a trois branches. *Distichopora* a groupé ses zooïdes en série linéaire et ce mode de groupement ne pouvait pas mener à une évolution ultérieure et progressive ; c'est une branche latérale stérile. Dans une autre direction, il y a eu groupement des

Dz autour des Gz et là, par suite de la formation des cyclo-systèmes comme une individualité d'ordre supérieur, il y a eu progrès; entre autre, ces formes ont développé DsI. Enfin, dans un troisième groupe, l'éparpillement des Dz a été conservé, les modifications ont porté sur Dp, extériorisant Dz, ce qui rend inutile le style et par conséquent Ds0 a aussi été maintenu; c'est le groupe des Sporadiques.

Comme il a déjà été expliqué plus haut, pour la saillie Dp, *Pliobothrus* est le stade initial; mais tel quel, il ne peut pas figurer dans la lignée directe; il est à cause de Gs0 et de Gt0, une forme aberrante de ce stade.

La saillie des Dp continue, se marquant davantage chez *Errina*, puis au même degré chez *Spinipora* et *Labiopora*; la série est bien graduée, mais *Labiopora* présente une difficulté. Chez *Sporadopora* et aussi chez *Pliobothrus* les orifices des Dz(ou les Dp) ont leur direction normale à la surface; déjà chez *Errina* ces orifices ont une orientation spéciale, ils sont un peu inclinés, regardant vers le haut, c'est-à-dire vers l'extrémité des branches de la colonie; la gouttière de *Spinipora*, avec sa concavité tournée dans la même direction, n'est qu'une accentuation de ce dispositif, symbolisé dans le tableau des caractères par la lettre **U** en position normale, son creux en haut. Mais chez *Labiopora*, la fente est en dessous: **∩** renversé; on ne peut pas considérer ce genre comme simplement une *Spinipora* à épines épaissies; on ne peut pas davantage le dériver de *Errina*, qui est déjà **U**; il faut remonter jusqu'au stade indifférent de *Pliobothrus*. Quand on tient compte de ces considérations, il en résulte le tableau généalogique suivant :



La forme ovale des branches est assez persistante; nous devons y voir un caractère primitif, une conséquence du redressement d'une colonie encroûtante. Ce n'est que dans les deux genres extrêmes, *Spinipora* et *Labiopora* que les branches perdent cet aplatissement et deviennent rondes.

L'orientation des épines ou *Dp* est indépendante des *Gz*, mais semble en rapport avec la branche dans son entier, puisque toutes les fentes sont dirigées vers le bout distal de la branche, ou en sens inverse chez *Labiopora*. On pourrait en conclure que les *Dz* fonctionnent, non pour les *Gz*, mais pour l'ensemble de la colonie, pour un rôle protecteur ou défensif, comme le cercle périphérique chez *Hydractinia*.

37. — Les genres *ALLOPORA* et *STYLASTER*.

Ces deux genres ouvrent la série des formes à cyclosystèmes, où les *Dz* gravitent autour des *Gz*.

Les colonies d'*Allopora* sont flabelliformes, les branches sur la coupe sont ovales (ce qu'on peut symboliser par la lettre couchée \ominus), et leur aplatissement est dans le plan général de l'éventail ($\ominus \ominus \ominus$). L'une des faces porte les zooïdes et l'autre est stérile ($\ominus \ominus \ominus$). Nous connaissons tous ces caractères pour être très primitifs et ils justifient le rattachement du genre directement à *Sporadopora*.

Il nous faut ici tenir compte de détails, non pas génériques, mais spécifiques. *Allopora nobilis* a les cyclosystèmes composés de cinq ou six *Dz*, fréquemment assez irrégulièrement disposés, de sorte que le cercle n'est pas parfait. Ces *Dz* et leur loge sont cylindriques, leur coupe transversale est un cercle, sauf la saillie constituant le style. En somme, sauf pour leur groupement, rien jusqu'ici ne signale des relations avec *Gz*; mais le caractère suivant montre une pareille relation. La paroi des loges des *Dz* est ouverte par une fente longitudinale et les fentes des loges de tous les *Dz* d'un même système, sont orientées vers le *Gz* central, auquel les relie une dépression en gouttière du cœnenchyme interposé.

Chez les autres espèces d'*Allopora*, le nombre des *Dz* groupés autour du *Gz* augmente, leur disposition se régularise en un cercle plus parfait; plus pressés les uns contre les autres à cause de leur plus grand nombre, ils sont plus rapprochés, les parties de cœnenchyme squelettique qui les séparent deviennent plus minces et

prennent l'aspect de cloisons rayonnantes, la coupe du D α et de sa loge devient elliptique et les gouttières vers G ρ plus marquées. Il est remarquable de voir ces modifications se produire dans les limites d'un seul genre et par exemple le nombre des D α par système, passer de cinq à quatorze.

Tous ces faits montrent clairement la constitution d'une individualité d'ordre supérieur, par groupement des D α autour d'un G α , agissant comme centre d'attraction. L'impression d'unité est encore accentuée par deux autres modifications. Chaque cyclosystème fait une saillie cylindrique très marquée, au lieu de la simple éminence mal délimitée que nous avons rencontrée chez *Millepora*. En second lieu, les ampoules génitales sont également venues se grouper autour des G α , de façon que pour leur adjonction, les cyclosystèmes sont aussi, comme des individus sexués. Même pour la reproduction asexuée, il paraît que les bourgons pour les nouveaux zooïdes de la colonie proviennent d'un système (non du réseau stolonaire?).

Dans ces conditions, il est assez étonnant de voir le G α , non seulement maintenir ses caractères, mais encore accentuer sa tentaculation jusqu'à Gt12. La différence semble à première vue considérable avec *Sporadopora* et ses alliés, où domine Gt4; mais *Spinipora* avec Gt6 montre que cette multiplication des tentacules n'est pas quelque chose de si extraordinaire. Le gastrozooïde ne semble pas toutefois être resté entièrement indemne; il n'est pas cylindrique, mais en dôme, l'analogue, mais beaucoup moins accusé, de la panse de *Pliobothrus*.

Tous les zooïdes, comme c'est la règle chez les formes coloniales, communiquent entre eux par l'intermédiaire d'un réseau de canaux, qu'on peut considérer comme primitivement stolonaires. Il y a lieu de rappeler ici cette règle, pour constater qu'*Allopora* s'y conforme; les divers éléments d'un cyclosystème gardent sous ce rapport leur indépendance, leur individualité, séparés de leurs congénères par l'interposition d'un réseau vasculaire; leurs cavités ne communiquent pas directement.

Comme on pouvait s'y attendre, il y a exceptionnellement des D α isolés, irréguliers, non embrigadés dans un système.

Dans le genre *Stylaster*, la répartition des cyclosystèmes a subi une modification. Au lieu d'être épars sur une des faces des branches, ils sont localisés sur les côtés ou bords, et en ligne, rappelant donc assez bien *Distichopora*. En même temps, il y a eu une autre modi-

fication : l'accroissement des branches ne se fait plus en largeur, c'est-à-dire dans leur plan primitif, qui est aussi celui de l'étalement flabelliforme général de la colonie; les branches, au lieu de s'élargir s'épanouissent dans la direction perpendiculaire, de l'une face à l'autre, comme le montre le diagramme ·0· ·0· ·0·. L'aspect général, le port de la colonie, en est considérablement modifié, puisqu'au lieu de larges raquettes, il y a des branches plus grêles; les zooïdes sont dans les chenaux entre ces branches. Cet arrangement doit avoir un certain avantage, car il est réalisé chez beaucoup de colonies flabelliformes (Calyptriblastes, Octocoralliaires, Gorgonides, Bryozoaires). Pratiquement, cela équivaut à une fenestration des frondes, à une subdivision du courant, une meilleure utilisation de la proie planctonique; pour la même raison, il y a eu multiplication et dispersion des chambres vibratiles chez les Spongiaires. Quant à la situation des zooïdes, on pourrait dire qu'ils sont mieux dans le courant; mais s'ils étaient sur la face d'impact, on trouverait aussi une explication par le fait qu'ils sont frappés immédiatement et de front par le courant; les explications de ce genre ne signifient donc pas grand'chose. MOSELEY estime que l'épaississement est un renforcement des branches. Cette modification est en somme une particularité, une aberrance d'un genre unique et ne se trouve pas dans la ligne de l'évolution générale des Cycliques.

Les autres caractères de *Stylaster* sont mieux dans la série. Le Gz est fort court et MOSELEY se demande, si même à l'état d'extension, il peut faire saillie au dehors; il est probable qu'en tout cas, il ne parviendrait pas à dépasser sa couronne de Dz. Quoique le style soit conservé, c'est la régression qui commence, et elle se manifeste aussi dans la réduction du nombre des tentacules Gt8. Le Gz a pourtant la forme cylindrique normale et ne montre pas le gonflement basilaire, la panse d'*Allopora*.

Le nombre d'éléments collaborant pour former un système est également de 10 à 14 Dz. Le caractère d'un système comme individualité est plus marqué par le fait que la saillie est non seulement plus marquée, mais présente à son extrémité un évasement, un étalement, qui lui donne une forme conique. Chez *Millepora*, et également encore chez *Allopora*, la saillie résulte plutôt du boursofflement local de la surface ordinaire de la colonie, quoique chez *Allopora* il y a déjà en même temps saillie des Dp. Chez *Stylaster*, c'est la saillie plus forte des Dp, qui limite plus nettement le cyclosystème. Aussi

MOSELEY voit-il dans ce dispositif chez *Stylaster* et même déjà chez *Allopora*, une analogie avec les gouttières saillantes de *Errina* et *Spinipora*. A notre avis, la saillie des *Dp* s'est produite parallèlement dans les deux grandes divisions des Sporadiques et des Cycliques, même avec le détail de leur creusement en gouttière; c'est surtout l'orientation des ces gouttières vers le *Gz*, qui a permis la concentration du système.

Sur la pièce sèche, le *Gp* n'est plus distinct, il a conflué avec les loges des *Dz*; pratiquement, il n'y a plus qu'un orifice unique dont la portion périphérique est subdivisée par des cloisons rayonnantes. Dans l'intérieur de cette cavité, un peu plus bas, il y a une paroi séparant la cavité centrale d'avec les creux des *Dz*; c'est la paroi des *Dz*, dans leur partie basilaire, là où la fente en gouttière ne se prolonge pas. Un peu plus bas encore, il y a un rebord saillant, horizontal et circulaire, nommé le diaphragme; il y a une certaine importance, pour l'interprétation des genres suivants, à bien déterminer sa signification morphologique. Les *Dz* sont à une certaine distance des *Gz* et le fond de l'espace annulaire compris entre la couronne saillante des *Dz* et le *Gp* central, est la surface normale du squelette colonial; à mesure que se fait la concentration des *Dz* par rapprochement vers *Gp*, cette surface se réduit à un simple bourrelet au fond du tube formé en commun par les *Dz*; c'est la structure de *Stylaster*. Un pas de plus dans la concentration, et les loges des *Dz* doivent chevaucher au-dessus du *Gp* et le diaphragme disparaît.

38. — *Les autres genres cycliques.*

Dans les deux genres précédents, le polypier est nettement ramifié; ses branches sont aplaties, toujours quelque peu massives et de nombreux cyclosystèmes sont accumulés sur l'une des faces (*Allopora*) ou sur les bords (*Stylaster*); les dimensions des systèmes sont toujours beaucoup plus petites que celles des branches et les relations sont celles d'une masse ou d'une surface générale servant de support aux zooïdes. Nous avons considéré cette disposition comme primitive et résultant du redressement d'une colonie encroûtante. Chez *Stenohelia*, les cyclosystèmes sont plus gros que les branches, espacés, réunis par des tiges assez longues, grêles, de section ronde. L'aspect est très différent; dans les deux genres précédents, il faut quelque peu chercher les cyclosystèmes; ici, ils frappent immédiatement. Mais le

polyplier est branchu en éventail et tous les systèmes sont tournés vers une des faces.

Les Dz sont au nombre de 12 à 16 par système, ovales sur la coupe, avec un style à peine marqué ou pouvant même faire défaut entièrement ; nous surprenons ici cet organe en voie de régression. La loge du Gz est extrêmement profonde, se prolongeant suivant l'axe des branches, donc à angle droit avec le cyclosystème ; c'est moins une loge qu'un simple tube de communication stolonaire, mais sa nature morphologique est encore indiquée par la présence tout à fait au fond, d'une tigelle saillante, un style rudimentaire. En comparaison avec *Allopora* et *Stylaster*, cette structure est aberrante ; elle rappelle beaucoup plus directement *Sporadopora*.

Par suite de la réduction du diamètre des branches, les ampoules génitales font une forte saillie ; elles sont massées près des cyclosystèmes, au nœud des branches. Les systèmes bourgeonnent les uns des autres.

Supposons les branches de communication réduites à rien ; c'est-à-dire pas d'entre-nœuds : c'est le cas du genre *Conopora*. Cette comparaison ne signifie pas nécessairement pareille dérivation, car on pourrait tout aussi bien, partant de *Conopora* avec ses cyclosystèmes sessiles les uns sur les autres, obtenir *Stenohelia* par formation d'entre-nœuds, par pédonculation. L'arrangement de *Conopora* est massif, irrégulier, les systèmes sont orientés dans toutes les directions.

Ce genre réalise le programme de la concentration continuée ; les Dz ont chevauché au-dessus du Gp , supprimant le diaphragme. Mais il y a eu en même temps une autre modification : un évasement très marqué, et de la couronne des Dz , et de la loge du Gz ; de là, la forme conique d'où on a tiré le nom du genre. Il en résulte que le cyclosystème se compose de deux cônes emboîtés : l'inférieur externe est la loge Gz , le supérieur interne est le cercle des Dz . Il en résulte également que tout au moins sur la pièce sèche, les loges Dz par leur orifice profond, débouchent directement dans la loge Gz ; le système est entièrement unifié, ses éléments composants n'étant plus séparés par un réseau vasculaire. Le Gz lui-même est réduit : $Gs0$, $Gt0$.

Le genre *Astylus* a essentiellement la même structure ; la modification accessoire de l'évasement ne s'est pas produite pour la couronne des Dz ; au contraire, leur partie supérieure fendue a plus avancé vers le centre que leur base. Il en résulte que l'ensemble du creux

se compose de trois parties superposées : une région étroite entre les portions fendues des Dz ; puis en dessous une zone élargie (dôme) délimitée latéralement par la partie pleine des Dz , partie restée en arrière dans le mouvement de concentration; puis en dessous la loge encore plus renflée du Gz . La limite entre ces deux dernières régions correspond à la surface de la colonie, au diaphragme de *Stylaster*.

Or, précisément en cet endroit il y a quelque chose de spécial : une languette qui obture partiellement le Gp morphologique et transforme cet orifice, de circulaire en fer à cheval; l'orientation de cette languette n'est pas quelconque; dans tous les cyclosystèmes, les languettes sont orientées distalement, elles pointent vers le bout des branches. Ce n'est certainement pas un style, car il n'est pas au fond de la loge, et coiffé par le polype; au contraire, MOSELEY mentionne et dessine clairement la languette au-dessus du zooïde, dont l'expansion au dehors doit tout au moins être gênée par cet obstacle.

L'orientation distale des languettes fait songer à la même disposition des épines, les Dp saillants, chez *Errina*; mais rien ne permet de considérer la languette comme une partie d'un Dz modifié. Il y a chez *Errina* un autre détail : le bord du Gp s'élève fréquemment comme une écaille sur une partie de son pourtour, et cette partie est toujours inférieure, de façon que cette saillie est toujours orientée distalement. Les ressemblances sont suffisantes pour homologuer les deux structures.

Chez *Cryptohelia*, il y a aussi une languette, semblablement orientée, mais placée au-dessus des Dz , et recouvrant tout le cyclosystème. Cette différence de position serait essentielle et elle rendrait toute homologation avec la languette d'*Astylus* impossible, si de nouveau il n'y avait ici un détail de structure : de la languette sus-coronaire de *Cryptohelia* descend une lame saillante dans le puits formé par le cercle des Dz , jusqu'au Gp morphologique. MOSELEY en conclut à la nature commune des deux structures; *Astylus* montre à l'état rudimentaire et rentré, l'appareil de *Cryptohelia*; ou bien ce dernier est le développement extériorisé de la languette d'*Astylus*; il ne décide pas entre les deux hypothèses. Pour nous, le choix ne peut être douteux; la languette d'*Astylus* est encore dans sa position morphologique, au bord du Gp dont elle est une saillie, sous les Dz , au niveau de la surface primitive de la colonie; la situation aberrante au-dessus des Dz chez *Cryptohelia* ne peut être qu'une modification secondaire.

Nous pouvons même comprendre la raison de cette modification. L'évolution des Cycliques a été la saillie des Gz en couronne continue; *Cryptohelia* fait nettement exception; les systèmes font à peine saillie; les fissures des loges des Dz ne regardent pas en dedans, mais vers le haut; toute la partie supérieure, la première des trois régions superposées mentionnées tantôt est supprimée; la deuxième région, le dôme, est devenu superficiel, largement ouvert de façon à ce que le Gz est exposé. Le pore morphologique Gp se trouve donc ramené près de la surface et la languette n'a pas beaucoup à se modifier pour se transformer en un opercule tout à fait supérieur recouvrant l'ensemble du cyclosystème. La saillie verticale montre encore la voie suivie pour cette migration vers le haut et dans cette région, les Dz sont atrophiés ou dérangés.

Les Gz n'ont ni style, ni tentacules; les ampoules génitales sont solidaires des Cyclosystèmes. Les branches sont rondes, la colonie est en éventail et tous les systèmes sont du même côté.

39. — *Le groupe des Cycliques.*

Le tableau ci-dessous résume les caractères des genres :

—	Gs	Ds	Gt	Dz	BRANCHES	
<i>Allopora</i>	1	1	12	5-14	∞	
<i>Stylaster</i>	1	1	8	14	0	
<i>Stenohelia</i>	1	:	?	15	○	
<i>Conopora</i>	0	0	0	15	”	pas flabelliforme.
<i>Astylus</i>	0	0	0	18-21	○	languette sous Dz.
<i>Cryptohelia</i>	0	0	0	15-22	○	— us Dz.

Le caractère général est le groupement cyclique des Dz; par rapport aux autres Stylastérides, Sporadiques, c'est là un caractère positif, une acquisition nouvelle, qui met les Cycliques au-dessus des Sporadiques et indique le sens de l'évolution phylogénique.

Ce groupement cyclique se comprend comme une chose fort naturelle et ce n'est pas sa présence dans un groupe, mais bien plutôt son absence dans le groupe des Sporadiques, qui aurait besoin d'explica-

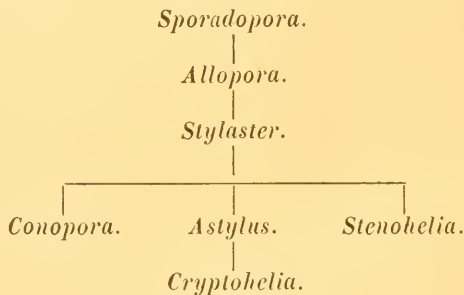
tion. En effet, il semblerait naturel d'attribuer au polymorphisme, à spécialisation anatomique en Gz et Dz, la spécialisation physiologique en appareil digestif et appareil capteur, ce qui ferait des Dz, les organes tentaculaires des Gz. C'est ce qui est réalisé à un si haut degré, que des auteurs ont considéré les Anthozoaires comme la continuation des Hydrocoralliaires ou tout au moins comme étant résultés d'un procédé analogue de formation de l'individu (PERRIER). Mais les cyclosystèmes ne s'individualisent que très graduellement; même quand ils sont déjà nettement constitués par la concentration de leurs éléments, la fusion est loin d'être complète, car ces éléments ne communiquent entre eux que par l'intermédiaire d'un réseau vasculaire. La subordination topographique, anatomique et physiologique des Dz aux Gz n'est donc pas un fait primordial, mais un phénomène d'évolution secondaire. Au moins chez *Hydractinia* et les Stylastérides, probablement aussi chez *Millepora*, le polymorphisme semble avoir eu pour but primitif la défense de la colonie; c'est ce que démontrent la localisation périphérique des Dz chez *Hydractinia* et leur orientation commune par rapport aux branches chez les Sporadiques. Il en résulte le maintien fonctionnel du Gz, même son développement ultérieur par la formation d'un style pour le maintenir à la surface d'une colonie s'épaississant, aussi par l'augmentation du nombre de tentacules. Il est même très remarquable que ce développement progressif du Gz persiste après la constitution des cyclosystèmes, puisque le maximum de tentacules Gt12, se trouve chez *Allopora* et que *Stylaster* a encore Gt8. On peut comprendre ces apparentes anomalies en admettant que les Dz continuent leur fonction essentiellement défensive, mais pour le Gz qu'ils entourent, par exemple, quand celui-ci gavé, digérant et rétracté, laisserait la colonie sans défense; la fonction captante n'est assumée par eux que plus tard et alors le Gz entre en régression.

Parmi les caractères qui ont permis ou facilité l'individualisation, nous avons mentionné la tendance des Dp à faire saillie et la fissuration qui transforme le tube saillant en gouttière. On peut trouver une expression commune pour ces deux faits, qui seraient réellement un seul fait unique: une partie seulement du bord des Dp fait saillie; le cas devient alors analogue à celui de la saillie des Gp chez *Errina* (cette relation est indiquée par MOSELEY), de la languette chez *Astylus* et *Cryptohelia*. Or, ces caractères ne sont nullement particuliers aux Cycliques; nous les avons trouvés chez les Spora-

diques. On ne peut pas dire qu'ils soient généraux pour les Stylastérides, car *Sporadopora* n'a pas de saillies et *Pliobothrus* a les saillies à peine indiquées et pas unilatérales; mais on peut admettre une tendance générale des Stylastérides au développement de ces saillies, et au développement unilatéral sous la forme spéciale d'une épine en gouttière; cette tendance a pu se manifester à divers moments de l'évolution, dans des groupes déjà distincts, par évolution parallèle; la présence de ces structures n'impliquerait donc pas nécessairement des relations de descendance directe. Le fait de la saillie a donc pu se produire d'une façon indépendante chez les divers descendants de *Sporadopora*; pour une cause que nous ignorons, dans un ou dans quelques-uns de ces groupes, les Dz ont été orientés autour des Gz, les creux des épines vers Gz et alors il y a eu évolution des cyclosystèmes, évolution fort rapide comme le montrent les espèces du genre *Allopora*. Cette évolution a consisté essentiellement en la multiplication des Dz, leur marche concentrique, leur aplatissement réciproque, la régression du Gz vers Gs0 et Gt0, la localisation des ampoules ajoutant au système le caractère d'organisme reproducteur. Le port flabelliforme et la limitation des zooïdes à une des formes ne se perdent qu'assez tard dans la série sporadique; sauf l'unique exception de *Conopora*, ces caractères persistent dans toute la série cyclique.

Une remarque intéressante: chez *Cryptohelia*, la languette est devenue un appareil pour l'ensemble de la colonie, un organe unitaire.

Les relations phylogéniques ont été exprimées par MOSELEY dans le tableau suivant:



Ce tableau montre: 1° le rattachement direct du groupe cyclique à *Sporadopora*; — 2° tous les genres forment une série continue; — 3° sauf *Conopora* et *Stenohelia*, formes aberrantes; — 4° rattachées à *Stylaster*.

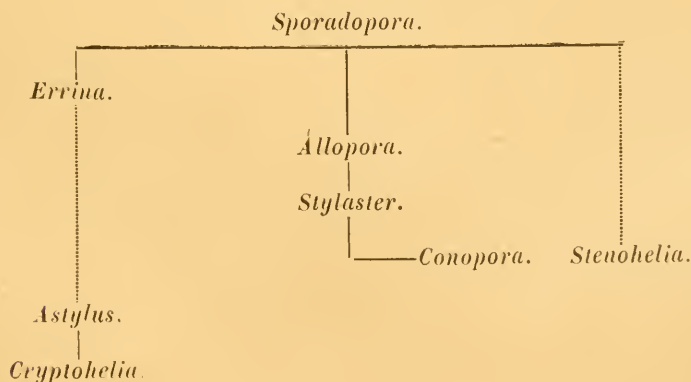
Nous avons discuté antérieurement le premier point, au sujet de l'Archistylastéride avec Gs1 et Ds1; le tableau actuel ne se comprend que dans l'hypothèse d'une réapparition par réversion de Ds1 chez *Allopora*; il est plus simple d'y voir une acquisition nouvelle.

Allopora et *Stylaster* vont très bien ensemble; de même *Astylus* et *Cryptohelia*; les deux groupes peuvent être réunis comme se suivant dans une même lignée (ce que fait MOSELEY), mais à condition de considérer la languette d'*Astylus* comme une nouvelle acquisition; quand au contraire on fait de cette structure l'homologue de l'écaille Gp d'*Errina*, il faudrait, comme pour le Ds du début de la série, admettre, soit une réapparition par réversion, soit une formation par analogie. C'est la dernière hypothèse que nous avons admise pour la saillie des Dp, si fréquente qu'elle est générale après les stades primitifs. Mais tel n'est pas le cas pour la saillie Gp, dont le cas unique est *Errina*; c'est à ce genre qu'il faudrait rattacher directement *Astylus*. Le groupe des Cycliques serait donc diphylétique.

MOSELEY a parfaitement reconnu que *Stenohelia* est une forme aberrante; alors que chez tous les Cycliques la loge du G α est réduite en profondeur, elle est très profonde chez ce genre. Mais ce caractère ne rattache nullement *Stenohelia* à *Stylaster*, pas plus du reste qu'à aucun autre Cyclique; pour le retrouver, il faut remonter jusqu'à *Distichopora* ou *Sporadopora*. Alors *Stenohelia* constitue une autre branche indépendante et le groupe des Cycliques est triphylétique.

Nous ferons de *Conopora* une forme aberrante de *Stylaster*; les relations ne sont pas bien nettes, mais le genre est encore moins mal là qu'ailleurs.

Le tableau généalogique amendé devient donc :



Il a déjà été dit que PERRIER, se basant sur les grandes ressemblances des cyclosystèmes avec un Coralliaire vrai, a admis entre les deux groupes des relations de parenté directe. Les Dz sont devenus les tentacules, les Ds saillants latéralement dans les loges sont les scléroseptes calcaires; le stomodeum est le Gz sans tentacules; sous lui s'est creusé dans le cœnenchyme une sorte de cavité commune, cloisonnée par les Dz; et comme ceux-ci étaient primitivement les individus reproducteurs, la localisation des produits génitaux sur ces cloisons est expliquée. L'embryologie apporterait un argument sérieux: les cloisons des Scyphozoaires auraient un pli ectodermique au milieu, lequel se prolonge jusqu'au bord libre, le dépasserait même pour former le bourrelet pelotonné avec les nématocystes, — juste comme il le faut si les cloisons résultent de la soudure de deux Dz. Aucun auteur récent n'a confirmé ce mode de formation des cloisons; le percement de l'endoderme par l'ectoderme tout le long du bord des cloisons est assez improbable et le mode de formation des bourrelets est tout autre, par empiètement vers le bas de l'ectoderme du stomodeum. — Les allures générales ne sont pas non plus favorables. Les diverses séries de Scyphozoaires, Coralliaires, Actiniaires, commencent avec des formes à quatre ou huit tentacules et nullement avec le nombre élevé de tentacules correspondant à de nombreux Dz. Tout ce qui a été constaté plus tard sur l'orientation des cloisons par leurs masses musculaires et sur leur groupement, base de la morphologie des Coralliaires, indique une individualité unique, primitive, se subdivisant en antimères, c'est-à-dire le contraire d'une fusion des parties d'abord isolées et distinctes. En examinant de plus près, le stomodeum ne se laisse pas interpréter comme Gz sans tentacules; celui-ci se dresse vers le haut, tandis que le stomodeum a des rapports exactement inverses et il n'y a pas moyen de concevoir la transformation. On pourrait beaucoup plus facilement considérer le stomodeum comme la région supérieure du puits formé par la confluence des Dz, le Gz ayant totalement disparu; mais la formation du stomodeum par une invagination nettement ectodermique ne cadrerait pas avec cette manière de voir. La théorie de PERRIER, pour les Coralliaires comme pour les Méduses, était ingénieuse et intéressante, mais peu probable déjà à l'époque où elle a été émise.

SOMMAIRE (1)

Préface.

Une revue des grands traits de la morphologie des principaux groupes d'animaux est un travail considérable, p. 229.

Les principes généraux devraient être déduits de l'étude des groupes zoologiques, pris successivement dans l'ordre de leur évolution, p. 230; c'est une cause possible de comparaisons défectueuses d'appliquer à l'interprétation d'un groupe ancien, les principes fournis par un groupe plus récent, p. 231.

Le présent travail est un complément théorique aux traités ordinaires de zoologie, p. 231.

Tableau de la classification, p. 232.

I. — Historique.

1. — Zoophytes.

ARISTOTE, terme « Zoophyte », p. 233. — Considérés comme concrétions minérales.

MARSIGLI (1711), les fleurs du corail, nature végétale; PEYSSONNEL (1723), nature animale, p. 234.

2. — TREMBLEY (1744).

Variations dans ses idées, p. 235; notions de l'animalité vers le milieu du XVIII^e siècle; les pucerons de BONNET; influence de RÉAUMUR, p. 236.

3. — Radiaires de CUVIER; LOUIS AGASSIZ.

Hétérogénéité du groupe des Zoophytes de LINNÉ, p. 236. — CUVIER, plan de structure radiaire. Confusion zoologique des formes fixées; épuration graduelle du groupe, p. 237.

Valeur des classifications; notion de l'espèce; tentative de L. AGASSIZ de déterminer les caractères des diverses coupes zoologiques, p. 238.

4. — MICHAEL SARS; JAPETUS STEENSTRUP; la génération alternante.

Polypes et méduses placés dans des groupes différents, p. 239. — M. SARS; le polype produit la méduse. Confusion causée par les divers modes de médusation et la régression des méduses fixées; erreur de EHRENBURG sur les sexes, p. 240.

— Premier essai d'organisation, P.-J. VAN BENEDEN. STEENSTRUP et la notion de génération alternante; inconvénient de ne pas mettre en évidence le fait essentiel, p. 241. — Distinctions subtiles entre génération alternante et

(1) Les pages mentionnées dans ce sommaire, à partir de 229 à 337, concernent le volume XLIII (1908); à partir de 143 à 196, elles concernent le présent volume.

métamorphose, p. 242. — Généagénèse de DE QUATREFAGES; digénèse de VAN BENEDEN. La génération alternante est la métamorphose ontogénique ordinaire, combinée avec de la multiplication agame aux divers stades. Chaque stade reproduit son semblable, p. 243.

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

LEUCKART insiste sur la cavité unique; le terme cœlentéré résulte de la comparaison avec les cœlomates, supérieurs; question de méthode, p. 244. — HUXLEY considère la paroi: caractère diblastique, p. 245.

II. — **Histologie.**

6. — *Métazoaire.*

Complexité structurale de la cellule unique du Protozoaire. Pluricellularité et répartition des fonctions, p. 246. — Simplicité structurale des cellules spécialisées; ténacité phylogénique de ces premières spécialisations, p. 247. — Exception des Spongiaires. Nématoblastes et cellules neuro-musculaires, p. 248.

7. — *Structure épithéliale diblastique.*

Le cœlentéré a la structure épithéliale embryonnaire. Conséquences: absence d'organes massifs, de conduits vecteurs, p. 249, d'appareils circulatoire et excréteur. Les premières ébauches de ces fonctions, p. 250. — Répartition logique des fonctions entre les feuillettes, p. 251. — Mésogée anhiste, p. 252.

8. — *Nématoblastes.*

Pseudopodes, mode primitif de préhension des aliments. Tourbillon ciliaire et microphagie; trichocystes et macrophagie. Faculté urticante, caractère général primitif de toutes les cellules du cœlentéré, p. 253. — Intoxication et rétention de la proie. Le rôle défensif est accessoire, p. 254. — Tentacules comme pédonculation des bouquets de nématoblastes. Colloblastes des Cténophores, p. 255.

9. — *Cellules neuro-musculaires.*

Historique. KLEINENBERG; cellule neuro-musculaire. ED. VAN BENEDEN: *Hydractinia*, premier stade de perfectionnement, p. 256. — Objections: HERTWIG, cellule épithélio-musculaire, p. 257. — Discussion des objections, p. 258. — Interprétation de KLEINENBERG, basée sur l'absence supposée de feuillet corné, p. 259.

III. — **Forme polype.**

10. — *Gastrea.*

La *Gastrea*, stade phylétique, p. 259. — La cavité est une adaptation à la macrophagie et à la digestion extra-cellulaire, p. 260. — La cavité archentérique, organe unitaire; exemple inverse des Éponges, p. 261.

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

La forme polypaire en rapport avec la fixation, p. 262; formes libres, larve Actinula, p. 263. — Axes transverses, stauraxonie primitive. Avantages et inconvénients de la fixation; longévité, p. 264, génération agame, p. 265.

12. — *Polypes hydriques flottants.*

Divers modes de fixation des polypes, p. 265. — Cas de flottaison: *Campanularia pelagica* VAN BREEMEN, *Nemopsis* HARTLAUB, *Pelagohydra* DENDY, p. 266; Trachylides *Gonionema* PERKINS, *Liriope* BROOKS, p. 267; *Culina*, larve Actinula de *Tubularie*, p. 268; tableau des caractères des polypes flottants, p. 269.

Individus isolés; particularités des tentacules; cloisonnement de la cavité archentérique, p. 270. — Polypes anormaux par refixation après flottaison, p. 272; disparition du stade ontogénique fixé primitif. Situation exombrelle des tentacules chez les Trachylides, p. 273.

IV. — **Forme méduse.**13. — *Adaptations planctoniques.*

Caractères de flottaison, p. 274. — Cupulation de l'ombrelle, velum, p. 275. — Rôle de dissémination; première fonction possible, pulsations respiratoires, p. 276.

14. — *Rapports avec les Polypes.*

Les trois cas possibles, p. 276. — Régression de la méduse par fixation, p. 277. — Ordre de disparition des caractères médusaires; utilisation des canaux radiaires pour la nutrition des produits génitaux, p. 278. — Importance de la régression, *Hydra*, p. 278. — Retour de méduses fixes atrophiées à la vie libre; *Agastra mira*, p. 279; sporosac de *Dicoryne*, p. 280. — La phase polype secondairement intercalée; place de la larve *Actinula*, p. 281.

15. — *Ontogénie de la méduse hydrique.*

Polypes directement transformés en méduses: Trachylides, *Millepora*, p. 281. — Bourgeons et nodule médusaire; classification de MAC CREADY, p. 282. — Quel est le procédé ancestral? p. 283; bourgeonnement et nodule deux cas de raccourcissement, connexes, p. 284. — Importance du nodule pour déterminer la nature médusaire dans les cas de régression extrême, p. 285. — Régression des structures polypaires par la maturité sexuelle, p. 286. — Interprétation des détails de la médusation des bourgeons; GOETTE, p. 287.

16. — *Morphologie de la Méduse.*

Opinions singulières: MORCH, mollusque; W. THOMPSON, JAEGER, REICHERT, comparaison avec les fleurs, p. 290; S. WRIGHT, colonie d'Hydractinie; 25

PERRIER, nature coloniale, p. 291; LEUCKART, ALLMAN, individualisation des glandes sexuelles, p. 292. — Arguments de PERRIER; HUXLEY, organes individualisés et dissociés, p. 293. — GOETTE, p. 294. — Théories d'unité d'individu: LEUCKART, hydre raccourci; ALLMAN, hydre palmée; HUXLEY, actiniaire flottant, p. 295. — METSCHNIKOW, hydrolithe libérée; ED. VAN BENEDEN, la cavité sous ombrellaire est testiculaire. *Actinula*, p. 296.

17. — *Phylogénie de la méduse hydrique.*

Faits essentiels, p. 297. — Conséquences de la régression polypaire préalable à la médusation; simplicité de la proméduse, p. 298. — Évolution indépendante de nouveaux organes chez la méduse, non homologues à ceux du polype, p. 299. Énumération des cas possibles: prémédusaires, promédusaires, blastostylés, p. 300. — Théorie de l'*Actinula*, p. 301.

18. — *Phylogénie de la scyphoméduse.*

Conséquences de la théorie de la primitivité du polype, p. 301; impossibilité de caractères médusaires chez le polype. Rôle secondaire de la phase polypaire, p. 302. — Nature sacculaire des ténioles, leurs fonctions locomotrice et respiratoire, mais chez la méduse, p. 303. — Le stade méduse était primitif; conséquences, p. 304. — Tableau des relations entre polypes et méduses, p. 306.

V. — **Reproduction.**

19. — *Soma et cellules génitales.*

Reproduction par toutes les cellules d'un Protozoaire colonial; *Salinella*. Spécialisation génitale et soma, WEISMANN, p. 307. — La reproduction ne détruit plus l'individu, p. 308.

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

ED. VAN BENEDEN, sexualité des feuilletés, p. 308. — Confirmation par FOL. Théorie de WEISMANN: Ectoderme reproducteur, migration des éléments sexuels, p. 309; ses conséquences, non conformes aux faits, rectifiées en partie par GOETTE, p. 310. — HAECKEL, p. 311.

21. — *Reproduction agame.*

Relations entre la fécondité, les causes de destruction et la longévité du parent (WEISMANN); la multiplication agame comme supplément de production, p. 312. — La multiplication agame aux divers stades ontogéniques: Œufs à vitellus multiples de P.-J. VAN BENEDEN; au stade morula (*Turritopsis*, *Pennaria*, *Oceana*), p. 313; au stade planula (*Polypodium*, *Trichoplax*); aux stades polype et méduse, p. 314. — Circonstances favorisant la multiplication agame: infériorité zoologique, fixation, parasitisme, p. 315.

22. — *Colonies.*

Formation de colonies par non détachement des bourgeons ; perennité de la colonie. Spécialisation et polymorphisme, p. 315. — Groupement secondaire des éléments différenciés de la colonie : cyclosystèmes des Stylastérides, Ersia et Eudoxia des Siphonophores. La théorie du démembrement et de l'isolement des organes : Siphonophores, *Schizopathes*. Individualisation des colonies, p. 316. — Importance de l'emplacement des bourgeons. Bourgeons de dissémination planuloïdes, p. 317. — Hydrorhize stoloniale, colonies encroûtantes, p. 318. — Redressement de la colonie, p. 320 ; port flabelliforme, arboricole, p. 321. — Polyphylétisme et convergence des formes coloniales, p. 322.

VI. — **Embryologie.**23. — *Notions générales.*

Loi fondamentale d'hérédité. Genre de vie des stades phylétiques, p. 323. — Cénogénèse. Stades larvaires intercalés, p. 324. — Cavités et invagination, p. 325.

24. — *Stade phylogénique planéa.*

Stade planula, p. 325. — Divers modes de délamination ; invagination, p. 326. — Discussion des procédés, par BALFOUR, p. 326. — L'invagination est exceptionnelle chez les Cœlentérés ; elle est un raccourcissement, p. 327. — Anomalie de la fermeture du blastopore, p. 328. — Transformation de la blastéa en planéa (RAY LANKESTER), p. 329. — Comment on pourrait concevoir l'invagination comme procédé phylogénique, p. 330. — Primitivité de la délamination par immigration cellulaire. L'embryologie des Cténophores ; planulation épibolique, p. 331.

25. — *Mésoderme.*

Le procédé d'invagination déterminant les interprétations morphologiques, p. 231. — Anomalies de la répartition zoologique des procédés, p. 332. — Signification des Cténophores comme méduses évoluées ; constitution d'un mésoderme plein. Polyclades : Spécialisation sur place des cellules mésodermiques en organes nombreux et diffus ; fissuration, p. 333. — Les autres Turbellariés : Concentration des organes similaires. Formation du cœlome par fusion des systèmes, p. 334, permettant le procédé cénogénique raccourci de l'invagination, p. 335. — Sommaire de l'évolution du cœlome, p. 335. — Répétition de la fissuration pour la formation du système circulatoire. Unité des phénomènes de l'évolution, p. 336.

VII. — **Classification.**26. — *Principes généraux.*

Groupement des individus par catégories, pour réduire le nombre des unités à considérer, p. 143. — Subordination des catégories, p. 144. — Les caractères

généraux résultent de la comparaison des objets concrets et ne peuvent être prédéterminés, ni théoriquement, p. 144, ni par des considérations de hiérarchie physiologique, p. 145. — Les caractères généraux sont l'ensemble des ressemblances; caractères distinctifs; positifs ou d'addition avec le groupe d'amont, négatifs ou de manquement avec le groupe d'aval, p. 145. — La classification n'est pas quelconque et indifférente; il y a une classification naturelle, p. 146. Importance de la théorie de l'évolution pour ces questions de classification, p. 146. — Utilisation des stades successifs ou des lignées divergentes, p. 147. Opinions dissidentes: discontinuité de l'évolution, polyphylétisme, p. 147.

27. — *Caractères généraux et délimitation des Cœlentérés.*

Énumération. Absence de caractères communs avec les Spongiaires, p. 148. — Importance diverses des caractères, p. 148. — Stomatisation, p. 149. — Caractère distinctif d'amont, p. 149. — Délimitation d'aval, p. 150. — Cas des Cténophores, p. 150. — Situation générale du groupe des Cœlentérés, p. 151.

28. — *Le groupe des Gastréades.*

Sa composition; légitimité d'inclure des formes hypothétiques, p. 152. — Conception du progéniteur, variant avec les rapports phylogéniques lui attribués, p. 152. — Son genre de vie, p. 153; adaptations structurales planctoniques de la blastula, de la planula pleine, p. 153; de la cœloplanula, p. 154. — Moment de la fissuration archentérique, p. 154; importance de la stomatisation, p. 154; de la mésogée, p. 155. Éléments reproducteurs et éléments sexuels, p. 155. — Sexualité de l'individu, p. 156. — Revue des cas chez les Cœlentérés, p. 156. — Hermaphroditisme primitif, p. 157. — Origine gonocytaire de l'endoderme (LAMEERE), p. 158. Absence de tentacules, p. 158.

29. — *Rapports des autres groupes entre eux.*

La tentaculation comme caractère nouveau pour les post-gastréades, p. 159. — La fixation non connexe dans le temps avec la tentaculation, p. 160. — Groupe des Prémédusaires, p. 160. — Hydromédusaires, p. 160. — Cténophores, p. 161. — Ces groupes forment une série continue, p. 162. — Divergence au stade gastréade, groupe endoarien parallèle des Scyphozoaires, p. 162; corrélation logique de ses caractères distinctifs, p. 163. — Saccules des Scyphomédusaires et stomodeum des Anthozoaires comme organes respiratoires, p. 164. — Hypothèse de la formation du stomodeum par confluence axiale des saccules, expliquant les détails de la structure anthozoaire, p. 165. — Conséquences importantes de l'endoarie, p. 165. — Discussion des objections possibles, p. 166. — L'ontogénie des Anthozoaires, p. 166. — Le scyphopolype considéré comme ayant évolué fixé primitivement, p. 167.

VIII. — Hydrocoralliaires.

30. — Généralités.

Intérêt spécial. Termes techniques abrégés. — *Hydractinia*, *Millepora* et *Stylastérides*. Caractères communs, p. 168.

31. — Le genre HYDRACTINIA.

P.-J. VAN BENEDEN (1841 et 1844), p. 169. — Structure du cœnosarque; sa nudité comme protection contre les parasites fixés, p. 170. — Les éléments constitutifs de la colonie Gz et Dz, leur indépendance. — Les épines et le genre de vie, p. 171.

32. — Le genre MILLEPORA.

MILNE EDWARDS et HAINE (1860), groupe des Tabulés, octocoralliaire; AGASSIZ (1859), *Millepora* structure hydraire, p. 172. — Influence de la nature calcaire du cœnosarque, p. 172. — Dimorphisme Gz et Dz; leur groupement en cyclosystèmes rudimentaires, p. 173. — Comparaison avec *Hydractina*, p. 173.

33. — Le genre SPORADOPORA.

Description, p. 174. — Colonie encroûtante redressée, p. 174. — Les ampoules génitales, p. 175. — Structures placentaires chez les Stylastérides, p. 175; leur répartition générique, p. 176.

34. — Classification des Stylastérides.

Tableau, p. 176. — Coupes principales, p. 177. — Évolution divergente des deux subdivisions, p. 177.

35. — Le genre PLIOBOTHRUS et la signification des styles.

Pliobothrus premier stade de la saillie des dactylopores, p. 177, ses caractères aberrants Gs0 Gt0; analogies avec les Cycliques supérieurs, p. 178; relation erronée entre ces caractères, par MOSELEY, p. 178. — Le style comme releveur des Gz, p. 179; absence logique du style Gs0 chez les Cycliques supérieurs, p. 179. — Répartition des styles des Dz, p. 180; leur absence chez les Sporadiques comme conséquence de la saillie des dactylopores, p. 180. — Indépendance des Gs et Dz, p. 181. — Évolution du groupe des Stylastérides, p. 181. — Importance des vues théoriques, p. 182.

36. — Le groupe des Sporadiques.

Tableau des caractères, p. 183. — Tableau généalogique de MOSELEY, p. 183. — Élimination de *Millepora*, p. 184. — Trois directions d'évolution, p. 184. — Tableau généalogique rectifié, p. 185. — Arrondissement des branches, p. 186; direction des épines, p. 186.

37. — *Les genres ALLOPORA et STYLASTER.*

Allopora flabelliforme, p. 186. — Nombre croissant de D₃ chez les diverses espèces, p. 186. — Individualisation du cyclosystème, p. 187. — Gt 12, p. 187; réseau vasculaire entre les Zooïdes, p. 187. — *Stylaster*, épaissement spécial des branches, p. 188. — Gt8 saillie des Dp en gouttière, p. 188. — Morphologie du diaphragme, p. 189.

38. — *Les autres genres cycliques.*

Le genre *Stenohelia*, p. 189. — Le genre *Conopora*, p. 190. — Le genre *Astylus*, p. 190; morphologie de la languette, p. 191. — Le genre *Cryptohelia*, p. 191; situation supérieure de sa languette, p. 192.

39. — *Le groupe des Cycliques.*

Tableau des caractères des genres, p. 192. — Groupement cyclique et polymorphisme, p. 193. — Tableau généalogique, d'après MOSELEY, p. 194; discussion, p. 195. — Tableau rectifié, p. 195. — Rapports avec les Coralliaires, d'après PERRIER, p. 196.
