

## LES EPONGES

### LEUR NATURE METAZOIRE — LEUR GASTRULATION — LEUR ETAT COLONIAL

par Paul BRIEN.

Institut Zoologique Torley-Rousseau. Université Libre de Bruxelles.

**Résumé.** — Les Eponges sont, par leur histologie et leur embryologie, des Métazoaires entérozoa filtrants. L'hypertrophie de l'ectomésenchyme leur confère les caractères originaux de leurs structures, les particularités de leur embryogénèse.

La larve typique est une amphiblastula. Dans la plupart des familles de *Demospongiae*, l'amphiblastula devient une stéréoblastula ou parenchymula, par hypertrophie précoce de l'ectomésenchyme logé dans le blastocoele virtuel. La gastrulation typique dans les cas d'amphiblastula, s'effectue lors de la métamorphose, dans les cas de parenchymula, sans qu'il y ait lieu de supposer un renversement du feuillet.

L'individualité fondamentale est l'Olynthus. Sa croissance s'accompagne et même se confond avec le bourgeonnement, donnant naissance à des colonies. Celles-ci présentent cependant tous les degrés d'intégration et de coordination. Les colonies deviennent dès lors des individualités d'un degré supérieur, allant jusqu'à la constitution d'un véritable pseudo-olynthus.

#### SOMMAIRE.

<i>Introduction</i> .. .. .	198
Les Eponges sont des Métazoaires .. .. .	198
L'individualité de l'Eponge est l'Olynthus .. .. .	202
L'évolution de l'Olynthus .. .. .	203
L'embryogénèse des Eponges .. .. .	205
A. — <i>L'Amphiblastula</i> .. .. .	206
B. — <i>La Parenchymula</i> .. .. .	209
<i>Remarques</i> .. .. .	213
Croissance. — Bourgeonnement. — Formation de colonies. ..	215
Conclusions .. .. .	232
Bibliographie .. .. .	233

## INTRODUCTION.

Les Eponges n'ont point cessé de provoquer la sagacité des zoologistes ni de susciter leurs controverses. Les problèmes qui divisaient, à leur propos, les zoologistes de la seconde moitié du XIX<sup>e</sup> siècle, ne paraissent pas résolus aux yeux des Spongologistes d'aujourd'hui. La nature même de l'Eponge partage leurs opinions. Sont-elles des Métazoaires ? De quel embranchement pourraient-elles se rapprocher ? Constituent-elles des individualités distinctes ou des colonies ? Récemment, l'éminent zoologiste tchèque HADZI a publié un article dans *Razprave*, IX (1966) intitulé : « Le problème de l'individualité des Eponges ». C'était une réponse à l'analyse de ce même problème faite par O. TUZET, M. PAVANS DE CECCATI et J. PARIS, dans les *Archives de Zoologie générale et expérimentale* (1962) intitulée : « Les Eponges sont-elles des colonies ? ».

Il peut paraître hasardeux de prétendre arbitrer ces discussions anciennes et toujours renaissantes. Les données récentes permettent cependant de leur apporter plus d'objectivité. Toutefois, ces différents problèmes en suspens sont liés les uns aux autres et doivent être envisagés simultanément pour proposer une solution qui puisse être acceptée.

## LES EPONGES SONT DES METAZOAIRES.

Des Spongologistes parmi les plus avertis en doutent parfois ! Les Eponges, tout en étant pluricellulaires, pourraient être considérées comme des colonies de Protozoaires : colonies d'infusoires, ainsi que le proposaient DUJARDIN (1841) et LIEBERKUHN (1856); colonies de Rhizopodes, selon CARTER (1848), FERTY (1852); colonies de Flagellates, plus particulièrement colonies de Choanoflagellates, depuis que CLARK (1867) eut découvert des choanocytes, et surtout depuis que SAVIL KENT (1881) révéla l'existence de *Proterospongia Haeckeli* : colonie de choanoflagellates.

Dans sa très belle monographie du *Treatise on Zoology* de R. LANKESTER, tome I (p. 2), MINCHIN souligne que les Eponges sont « the simplest types of cells republic found above the Protozoaires ». Il est certain, en effet, que la physiologie d'une éponge est une physiologie cellulaire, bien plus qu'elle n'est une physiologie tissulaire ou d'organes. Aujourd'hui cependant, il n'est plus permis d'inclure les Eponges parmi les Protozoaires,

à moins que de renoncer à définir et à délimiter tout le règne des Unicellulaires.

Dès 1854 LEUCKART, et après lui E. HAECKEL (1870), ont rangé les Eponges parmi les Métazoaires.

Les Eponges sont essentiellement constituées par un mésenchyme dont les caractères sont ceux d'un mésenchyme de Métazoaire. Dans une substance fondamentale baignent diverses lignées de cellules nues plus ou moins associées : collencytes, lophocytes, pinacocytes, amœbocytes, tokocytes, cellules vacuolaires, granuleuses, sphéruleuses, scléroblastes, spongioblastes, autant de types divers de cellules que l'on retrouve dans le mésenchyme des Métazoaires. L'histologie des Eponges est aujourd'hui étudiée avec soin, selon les techniques les plus modernes. Car c'est par l'histologie des divers types cellulaires qu'on pourra connaître vraiment la physiologie de l'éponge.

Sans doute, les Eponges n'ont pas de cellules musculaires à fibres contractiles lisses ou striées. Tout au plus ont-elles des myocytes. O. TUZET et J. PAVANS DE CECCATI ont décrit des cellules « nerveuses », mais dont on connaît mal les raccords synaptiques. Tout au plus peut-on admettre qu'il s'agit d'une première ébauche des cellules nerveuses, de « protoneurones », plutôt que de neurones vrais. Leurs expansions ténues et filiformes constituent bien une sorte de plexus diffus qui rappelle vaguement le plexus le plus simple du système nerveux sympathique. Toutefois on peut conclure que les Eponges sont des Métazoaires *aneuromyaires*, tandis que tous les Métazoaires sont *neuromyaires*.

On doit reconnaître aussi que les cellules de l'éponge ne constituent pas de véritables tissus d'organes, dans le sens où on les entend chez les Métazoaires. Il n'y a pas, dit-on de véritable épithélium, avec basale, chez les Eponges. Si l'histologie des éponges est très simple, on n'est pas autorisé pour cela à les exclure des Métazoaires. Ceux-ci présentent, en effet, tous les degrés de différenciation histologique. Il y a une grande différence entre l'ectoderme et l'endoderme d'un Coelentéré et ceux des Vers ou ceux des Vertébrés. Les cellules de l'ectoderme de l'Hydre sont à la fois des cellules de revêtement, des cellules glandulaires, des cellules musculaires, alors que ces diverses fonctions sont accomplies par des cellules spécialisées et distinctes dans l'ectoderme d'un Ver. L'épithélium gastrique est de différenciation très variable du Polype à l'Oligochète, à l'Insecte, à celui des Vertébrés. Que dire des parasites qui en sont souvent

privés ! Le mésenchyme des Turbellariés est beaucoup plus simple que celui des Hirudinées, au point que l'on prétend n'y voir aucun rapport avec le mésenchyme issu du mésoderme métamérisé des Annélides ou des Vertébrés.

Non seulement les différenciations histogénétiques et organogénétiques s'accroissent de degré en degré dans l'échelle animale selon une évolution progressive, mais pour chaque animal, quel que soit le niveau des spécialisations et des complications de son organisation, elles ne s'établissent que progressivement au cours de leur ontogénèse. Les animaux les plus élevés dans la hiérarchie phylogénétique passent tous par un stade aneuromyaire. Il n'y a ni muscle ni neurone dans une neurula de vertébré, alors que les ébauches du tube neural, de la tige chordale, que l'endoblaste, l'ectoblaste et que les somites sont déjà présents.

De tout ceci, nous pouvons conclure que le mésenchyme de l'Eponge est celui d'un Métazoaire, mais d'un Métazoaire d'une organisation très simple, sans véritables tissus, sans véritables organes, un Métazoaire aneuromyaire resté au stade par lequel passe tout embryon.

\* \* \*

Si simple et si primitive que soit l'éponge, elle se révèle être un Métazoaire par son embryologie. Son développement suit les stades ontogénétiques qui confèrent à tout le règne animal sa remarquable et grandiose unité. Au cours de sa croissance, et en conséquence de celle-ci, l'éponge passe par l'état physiologique gamétique pendant lequel se différencient ses ovocytes et ses spermatozoïdes. Comme l'ovocyte des Métazoaires, celui de l'éponge présente une polarité, subit une maturation, émet des globules polaires et se segmente. Au cours de son embryogénèse, on reconnaît les stades morula, blastula ou stéréoblastula et gastrula, et les modalités très originales que ces phases présentent dans l'Eponge ne leur enlèvent pas leurs caractéristiques fondamentales de Métazoaire. Enfin, leur embryogénèse aboutit à une larve ciliée libre qui doit se fixer et se métamorphoser pour atteindre à l'édification de l'éponge adulte. Pareille larve est inconnue chez les Protozoaires coloniaux. Elle est fréquente chez bon nombre de Métazoaires aquatiques.

En conclusion, par les qualités de leurs cellules, celles de leur mésenchyme, par leur embryogénèse, les Eponges sont incontestablement des Métazoaires, dont la différenciation histologique et l'organisation sont très primitives. De tous les Métazoai-



res, ce sont les animaux qui sont le plus rapprochés de la souche ancestrale Protozoaire, qu'il n'est pas déraisonnable de chercher parmi les Choanoflagellés coloniaux.

\* \* \*

Si fruste que soit l'organisation de l'Eponge, elle existe néanmoins. L'éponge est un animal filtrant; elle est parcourue par un système aquifère qui fait son originalité. L'ordonnance, les différenciations, les spécialisations de cet organe filtrant sont remarquables et peuvent être l'objet d'études anatomiques comparatives qui en révèlent, dans certains groupes, l'évolution progressive orthogénétique. Sur les trajets des ramifications des systèmes aquifères, s'interposent des « tubes vibratiles » ou des « corbeilles vibratiles » qui sont, eux aussi, de petits organes propulseurs du courant d'eau et organes de captation de la nourriture.

Enfin, cette organisation enrobée dans le mésenchyme, est soutenue par un *squelette* de spicules, calcaires, siliceux ou de spongine. Leur structure et leur disposition caractérisent les divers groupes d'éponges et ont été l'objet d'études nombreuses et importantes.

La connaissance des Eponges et de leur structure est relativement récente, elle date de la fin du XIX<sup>e</sup> siècle et est due à des zoologistes de grand talent, de grand mérite, parmi lesquels on peut citer R. VON LENDENFELD, F.E. SCHULZE, E. HAECKEL, W.K. SOLLAS, RIDLEY, A. DENDY, E. TOPSENT et bien d'autres encore. Certaines de leurs études, notamment celles qui furent publiées dans les *Challenger's Reports* sont parmi les plus beaux monuments zoologiques auxquels nous devons nous référer sans cesse.

Déjà en 1854, LEUCKART avait rapproché les Eponges des Cœlentérés. C'est surtout E. HAECKEL, en 1870, qui les considéra comme très voisines des « Coralliaires », intégrant finalement l'éponge dans sa théorie gastruléenne du Métazoaire. Selon HAECKEL, leur évolution se ferait à partir d'un ancêtre hypothétique *Protascus* qui aurait subi deux évolutions distinctes parallèles : l'une amorcée par un *Prosyncum* (hypothétique), acnidaire ayant donné naissance aux Eponges; l'autre, par l'intermédiaire d'un *Procorallium* (hypothétique), cnidaire dont dériveraient les Coralliaires.

D'abord intégrées aux Cœlentérés, dont elles n'auraient été qu'une division, les éponges sont considérées aujourd'hui comme

de véritables *Entérozoa*. Elles ont un ancêtre commun gastruléen avec les Cœlentérés, mais s'en sont séparées dès leur origine en un embranchement distinct.

C'est la conception qu'en donne Aug. LAMEERE dans son *Précis de Zoologie*, vol. I, 1927-1932. L'ancêtre commun aux Spongiaires et aux Cœlentérés, serait un organisme fixé, en forme d'urne, dont la paroi est à double feuillet : l'endoderme tapissant la cavité atriale-digestive, l'ectoderme étant constitué d'un ectomésenchyme revêtu d'épiderme. Ce sac didermique est réalisé à l'état définitif chez les Eponges et les polypes, et d'une façon provisoire dans l'embryologie de tous les autres Métazoaires au stade gastrula, « symbole morphologique des Métazoaires ».

Il faut cependant rappeler qu'en 1910, dans son *Sommaire d'Eléments de Zoologie*, tout en recherchant l'origine unique des Métazoaires parmi les Craspédines coloniales, dont *Proterospongia Haeckeli* donne le type, Auguste LAMEERE admettait que leur évolution à partir d'une souche commune s'était faite en deux directions, l'une représentée par les *Polystomes* où se rangent les Eponges, la seconde les *Monostomes* comprenant tous les autres Métazoaires, dont les Eponges seraient donc distinctes dès leur origine.

Nous venons de voir qu'Auguste LAMEERE s'est ravisé à partir de 1922, pour rapprocher les deux embranchements des Porifères et des Cœlentérés, dans le groupe des Métazoaires diploblastiques gastruléens, l'Olynthus étant l'homologue du Polype.

#### L'INDIVIDUALITE DE L'EPONGE : L'OLYNTHUS.

L'Olynthus est aux Spongiaires ce que le Polype est aux Cœlentérés. L'Olynthus est l'individualité de l'éponge, comme le Polype est celle du Cnidaire. Dans l'un et l'autre cas, il s'agit d'un organisme aquatique fixé, pareil à un sac, ouvert au pôle apical (l'oscule ou la bouche de l'hypostome), dont la paroi est didermique ecto-endodermique. C'est un organisme de structure primordiale gastruléenne, ainsi que l'entendait HAECKEL.

L'individualité, l'Olynthus, présente tous les caractères fondamentaux des Porifères :

1) Le feuillet « gastrique » qui délimite une cavité atriale « digestive » est constitué d'une couche continue de choanocytes dont la structure et la physiologie sont identiques à celles des Choanoflagellates.

2) L'ectoderme est plus original encore. Il n'est pas un épithélium palissadique, mais forme un ectomésenchyme périphérique. Il est composé d'une substance fondamentale, la mésoglée plus ou moins épaisse ou fluide, dans laquelle se dispersent les cellules de l'ectoderme, sous forme de collencytes. Au contact de l'eau extérieure, les collencytes s'étalent, devenant alors des pinacocytes disposés côte à côte, en une seule couche, formant par leur ensemble une mince lame périphérique mésenthéliale. Toute portion de l'ectomésenchyme en contact avec l'eau se délimite par un pareil mésenthélium pinacocytaire, notamment les parois du système aquifère. Les cellules de l'ectomésenchyme présentent d'autres différenciations. Ce sont souvent des cellules mobiles, migratrices, des amoebocytes de divers types et sans doute de diverses fonctions, des cellules vacuolaires, des cellules à inclusions, granuleuses, sphéruleuses; il s'y différencie des protoneurones, des lophocytes, etc. Certaines cellules de l'ectomésenchyme sont aussi squelettogènes : ce sont les scléroblastes sécrétant des spicules, les spongoblastes élaborant la spongine.

3) L'Olynthus est un Porifère, car, à travers l'épaisseur de son ectomésenchyme, se rangent de grosses cellules, les porocytes, qui peuvent se perforer d'un canal intracytoplasmique. Celui-ci permet à l'eau venant de l'extérieur de pénétrer dans la cavité atriale, selon un courant entretenu par le battement des fouets des Choanocytes. L'Olynthus est un filtre, l'eau qui pénètre à travers la paroi, entraîne des bactéries, des micro-organismes ou des débris organiques, qui sont captés au passage par les Choanocytes du feuillet endodermique. L'eau est ensuite rejetée par l'oscule de l'Olynthus.

Dans cette individualité simple, tout est cependant suffisamment coordonné pour que le battement des cils assure le sens du courant de l'eau, et que l'activité des amoebocytes, recevant la nourriture des Choanocytes, la répartisse dans toute l'éponge.

L'Eponge est donc un Métazoaire, acoelomate didermique, gastruléen, au même titre que le Polype des Cnidaïres.

#### L'EVOLUTION DE L'OLYNTHUS. SA MESENCHYMATION.

L'Olynthus, tel qu'il vient d'être évoqué et dans lequel les Choanocytes sont disposées en une seule couche, délimitant, d'une façon continue, la cavité gastrique atriale, est le plus simple qui soit. C'est l'*Ascon* caractéristique des éponges calcaires homo-

coeles les plus primitives de tout l'embranchement. Dans toutes les autres classes, l'Olynthus subit de profondes altérations et des complications.

L'originalité de leur évolution, celle de tout l'embranchement, consiste dans l'hypertrophie de l'ectomésenchyme, qui fait de l'éponge un massif mésenchymateux. Dans une telle constitution, l'éponge maintient sa fonction fondamentale d'organisme filtrant aquatique. Aussi la mésenchymatisation s'accompagne de profondes modifications qui lui sont corrélatives.

Un système aquifère, souvent compliqué, s'y différencie, composé de canaux et de lacunes, délimités par des pinacocytes et qui permet le courant de l'eau à travers toute l'éponge.

Le feuillet choanocytaire, initialement continu, et délimitant l'atrium se disloque en tubes choanocytaires ou « tubes vibratiles », en « corbeilles vibratiles », enrobés dans le mésenchyme, et interposés entre les canaux inhalants qui amènent l'eau de l'extérieur, et les canaux exhalants qui l'emportent vers la cavité atriale généralement réduite, mais ouverte à l'extérieur par l'oscul.

Les canaux du système inhalant sont souvent ouverts sur toute la surface de l'éponge par des pores inhalants (pores dermiques, stomions) et aboutissent aux tubes vibratiles ou aux corbeilles vibratiles par de petits orifices, les *prosopyles*. Les canaux du système exhalant reçoivent l'eau des tubes et des corbeilles vibratiles par un gros orifice, l'*apopyle*. L'eau exhalée des *tubes vibratiles* et des *corbeilles vibratiles* est collectée par des canaux exhalants, de plus en plus dilatés, dont les plus gros convergent vers l'atrium osculaire, formant une zone osculaire d'aspect plus ou moins étoilé. L'oscul est largement béant en la surface spicale, parfois au sommet d'une petite éminence.

Ces transformations se font par étapes phylogénétiques que l'on retrouve dans les phases de l'embryogénèse. Chez certaines éponges calcaires hétérocoeles, l'Olynthus n'est plus un *Ascon*, mais un *Sycon*. Le feuillet choanocytaire est lobé en tubes radiaires distincts, revêtus ou complètement enrobés par l'ectomésenchyme, selon les espèces.

Le morcellement du feuillet choanocytaire se poursuit chez les Eponges calcaires hétérocoeles, les Démospongiae, jusqu'à son émiettement en corbeilles vibratiles disséminées dans une zone du mésenchyme, le choanosome. C'est le *Leucon*.

La mésenchymatisation de l'ectoderme qui confère aux Eponges leurs caractères originaux, dans l'édification et l'architecture

de l'appareil aquifère, la dispersion du feuillet choanocytaire, influe également sur la disposition et l'agencement des squelettes spiculés ou cornés. Elle retentit enfin sur l'embryogénèse et lui impose des particularités si étranges que les zoologistes en furent embarrassés et qu'ils ont douté que les Eponges fussent vraiment des Métazoaires.

#### L'EMBRYOLOGIE DES EPONGES.

Lorsqu'au cours de l'évolution d'un phylum ou d'un groupe zoologique, un système d'organes est renforcé et compliqué en son organisation et sa spécialisation, une accélération se manifeste en son embryogénèse. Les ébauches de ces organes se délimitent plus hâtivement, leur développement prend précocement une plus grande importance, comme pour devancer la formation des autres organes et leur assurer une priorité, une prédominance correspondant à l'importance qu'ils doivent acquérir. Ce n'est qu'au cours de la croissance de l'embryon que l'harmonie physiologique et fonctionnelle de l'état adulte, se rétablit.

L'embryologie des éponges obéit à cette loi d'accélération d'où lui viennent ses singularités.

Yves DELAGE a eu le mérite d'avoir montré le premier que les Eponges se caractérisent par un renversement des feuilletts embryonnaires. Il reconnut que dans la larve libre, le feuillet externe est celui qui est destiné à devenir l'endoblaste choanocytaire de l'adulte, tandis que le feuillet interne forme son ectomésenchyme périphérique. A la métamorphose consécutive à la fixation, les cellules périphériques endoblastiques choanocytaires pénètrent en effet à l'intérieur de l'embryon pour y prendre leur position définitive, tandis que les cellules ectoblastiques internes deviennent le mésenchyme périphérique qui les enveloppe de toute part. Ce chassé-croisé des deux feuilletts embryonnaires, au moment de la métamorphose et de l'organogénèse du jeune *Olynthus* oozoïde, ce « renversement des feuilletts » corrige ainsi leur « inversion » dans la larve.

Cette particularité suffit dès lors à distinguer les Porifères de tous les autres Métazoaires. Yves DELAGE a cependant précisé sa pensée. Les Porifères, autant que les Coelentérés, sont des *Enterozoa* dont la structure fondamentale est didermique et gastruléenne. Ils se séparent de ceux-ci tout à la base de leur tronc phylogénétique commun. Leur embryologie commence, comme chez tous les Métazoaires, par former un blastula, mais à partir



de celle-ci les feuilletts primordiaux sont inversés. Les Eponges sont *Enanthiodermes*. Ce sont des *Enanthiozoa*.

Les travaux les plus récents ont confirmé les observations de Y. DELAGE, mais ils autorisent cependant à renoncer à la conception d'une « inversion » des feuilletts et à considérer que le « renversement », lors de la métamorphose, est la véritable phase de la gastrulation. La polarité de l'œuf et de la blastula seule est inversée par rapport à celle des larves de Coelentérés, celle de l'œuf et des embryons de Coelomates. Mais la gastrulation des Eponges se déroule comme chez les autres Métazoaires, il n'y a pas d'« inversion de feuilletts embryonnaires ».

#### A. — L'AMPHIBLASTULA.

La segmentation de l'œuf fécondé aboutit à une morula, puis à une blastula typique, ainsi qu'on peut l'observer chez les *Eponges calcaires* et dans les familles les plus primitives des Tétractinelles du groupe *Carnosa* (*Oscarella* et *Plakina*), dans la famille des *Dendrocératines* (*Halisarca*).

1) La blastula de *Clathrina blanca*, selon MINCHIN, est oblongue, polarisée et creuse. Son blastoderme est formé d'une seule couche de cellules flagellées. On distingue, au pôle postérieur, une, deux, quatre (parfois davantage) grosses cellules granuleuses, non flagellées, les « cellules polaires ».

Pendant la vie libre et jusqu'au deuxième jour, certaines cellules du blastoderme, initialement totipotentes, se différencient, perdent leurs fouets et migrent dans la cavité blastocoelénne sous forme de cellules amoebocytes. Cette migration est donc multipolaire, quoiqu'elle ne se produise pas au pôle antérieur. Les cellules polaires bientôt les accompagnent, en se divisant elles aussi en cellules amoebocytes, si bien que la larve blastulénne, initialement creuse, devient massive didermique. Son blastoderme s'est différencié en deux types de cellules, les unes internes, destinées à devenir l'ectoderme, les autres restant à la périphérie et ciliées. Cette larve didermique est la *Parenchymula*.

Chez *Clathrina reticulum* (*Leucosolenia*), la larve, libre à l'éclosion, est également une blastula, à cette différence près qu'elle ne porte plus de cellules polaires, mais sa cavité blastocoelénne contient des cellules amoebocytes, dérivant sans doute des cellules polaires précocement devenues internes. Pendant la vie libre de la larve, ce sont surtout les cellules flagellées du



*pôle postérieur* qui perdent leurs flagelles, pour migrer dans la cavité blastocoelienne, y constituer le massif de cellules amoébocytés de la parenchymula.

Ainsi donc, chez la larve blastuléenne, la polarisation se manifeste par la différenciation qui se produit dans son blastoderme où se ségrègent les futures cellules ectoblastiques des futures cellules endoblastiques, les premières plus particulièrement au pôle postérieur, les secondes étant localisées dans la région antérieure.

Cette polarisation s'accroît, s'intensifie encore dans une espèce voisine, *Leucosolenia variabilis*, et dans les larves de toutes les éponges calcaires hétérocœles. La région postérieure du blastoderme se différencie précocement et est occupée, non plus par des cellules flagellées, mais directement par de grosses cellules granuleuses semblables aux cellules polaires de la blastula de *Clathrina*. Elles s'y disposent en plusieurs assises, si bien que la cavité blastocoelienne en est réduite.

Dans cette blastula, le blastoderme présente donc une ségrégation plus marquée entre les petites cellules flagellées antérieures, qui sont destinées à l'endoblaste, et les grosses cellules non flagellées postérieures, destinées à devenir ectoblastiques. Cette blastula est une *amphiblastula*.

Généralisant ces divers cas, on peut donc conclure que toute blastula d'éponges calcaires est, par sa polarité, une amphiblastula où la ségrégation ecto-endoblastique se réalise à des degrés plus ou moins rapides et accentués.

2) Nous devons à Claude LEVY la connaissance de l'embryogénèse d'éponges primitives du groupe des *Dendrocératines* : *Halisarca dujardini* et *Halisarca metschnikovi*. Dans ces deux espèces, la segmentation aboutit à la formation d'une blastula dont la cavité se remplit de liquide vitellin et limitée par un blastoderme formé d'une couche de cellules flagellées initialement totipotentes.

Lorsque cette blastula se prépare à l'éclosion, des cellules de la région postérieure pénètrent dans le liquide interne blastuléen pour y constituer un massif interne d'aspect variable et dont les cellules sont d'ailleurs de divers types. A l'éclosion, la larve est une parenchymula comparable à celle de *Leucosolenia reticulum*, ainsi que le souligne Cl. LEVY. Les cellules internes ont émigré très précocement du pôle postérieur et les cellules restées périphériques sont flagellées, vectrices de la larve planctonique, ayant d'ailleurs un aspect distinct aux deux pôles de

la larve. Au pôle postérieur aplati et circulaire, elles sont moins serrées, moins nombreuses et à plus gros noyau, tandis que latéralement et au pôle antérieur, elles sont plus tassées et plus petites.

Dans ce cas, on peut déduire qu'au cours du développement embryonnaire, la blastula polarisée de *Halisarca* passe précocement par un stade d'amphiblastula, qu'estompe très vite la réa-lisation de la parenchymula.

3) Chez les Eponges Demospongiae, appartenant au groupe *Oscarella* et *Plakina*, Tetractinomorphes primitives groupées parfois sous le nom de *Carnosa*, la larve libre et nageante est une blastula creuse où la ségrégation ecto-endodermique de son blastoderme est très nette. Ce sont de véritables amphiblastula (K. HEIDER, O. MAAS, H. HERLANT-MEEWIS).

En se référant à l'étude la plus récente, celle entreprise par HERLANT-MEEWIS sur *Oscarella lobularis*, on voit que la larve éclôt au stade blastula creuse, ciliée, oblongue et légèrement dilatée antérieurement. Elle est parfaitement polarisée. Son blastoderme est formé d'une couche de cellules flagellées. Dans le premier tiers antérieur, elles sont étroites, fortement serrées, au point que leurs noyaux paraissent s'étagier en six ou sept rangs. Dans le tiers postérieur, les cellules sont plus volumineuses, leurs noyaux plus dilatés, elles sont moins serrées. Entre ces deux régions, s'intercale un territoire subéquatorial plus réfringent, dont les noyaux présentent un bâtonnet.

Les cellules de la région postérieure sont ectoblastiques et destinées à former l'ectomésenchyme de l'éponge, les cellules antérieures représentent l'endoblaste choanocytaire. Les délimitations des deux territoires morphologiques de l'amphiblastula chez *Plakina*, selon les observations de O. MAAS, se manifestent en outre par une différence de pigmentation : le pôle antérieur est de teinte rosée, le pôle postérieur est plus sombre.

Dans ces trois cas d'éponges primitives appartenant respectivement aux Eponges calcaires, aux *Carnosa*, aux Dendrocératines, la larve blastuléenne devient un amphiblastula par ségrégation dans son blastoderme, d'un territoire ectoblastique, d'un territoire endoblastique. Cette ségrégation s'y réalise cependant différemment et l'on ne peut homologuer l'amphiblastula d'*Oscarella* ou de *Plakina* à celle des Eponges calcaires, à celle de *Halisarca*.

Les larves libres au stade d'amphiblastula, larves d'Eponges

calcaires hétérocoeles, d'*Oscarella*, de *Plakina*, gastrulent de façon typique par invagination dans la cavité blastocoelienne de la région antérieure endo-choanoblastique, qui vient ainsi prendre sa place interne, comme en toute gastrulation de Métazoaire.

Sans doute, la gastrula présente-t-elle des modalités. Dans l'amphiblastula des éponges calcaires, l'invagination gastruléenne se fait pendant la vie libre, si bien que la gastrula se fixe par les lèvres du blastopore. Celui-ci se ferme bientôt, les cellules invaginées perdent leur flagelle, se différencient, tout en délimitant une cavité close, la cavité atriale initialement asconoïde. La jeune éponge devient un Olynthus qui n'aura plus qu'à achever sa différenciation syconoïde ou leuconoïde et à grandir.

Les amphiblastula d'*Oscarella* et *Plakina* gastrulent également, mais au moment où elles se fixent par le pôle antérieur. La larve s'aplatit et la portion du blastoderme antérieur endo-choanoblastique s'infléchit, de telle sorte que la larve se fixe et adhère au support par les bords du blastopore. Celui-ci se ferme de telle manière que les cellules invaginées, tout en se différenciant, forment la paroi délimitant la cavité atriale close, paroi qui bientôt se plisse, passant successivement par les stades asconoïde, syconoïde, pour atteindre le stade leuconoïde.

Lorsque la région antérieure endo-choanoblastique de l'amphiblastula d'*Oscarella* s'invagine, il est bon de remarquer, à la suite de H. Herlant-MEEWIS, que les cellules hautes, tassées et nombreuses, ne participent pas toutes à la formation des choanoblastes. Un grand nombre d'entre elles s'histolysent. Il apparaît donc que le blastoderme cilié a une double fonction, l'une fondamentale et organogénétique, l'autre momentanée et larvaire, la fonction d'un organe vecteur de l'amphiblastula libre au sein des eaux.

En conclusion, les larves des Eponges sont des amphiblastulas, et lorsqu'elles maintiennent ce stade pendant leur vie libre, elles gastrulent selon un processus typique d'invagination.

#### B. — LA PARENCHYMULA.

L'amphiblastula peut cependant évoluer d'une autre manière.

Dans les Eponges *Calcaires homocoeles*, et chez *Halisarca*, parmi les Dendrocératines, la ségrégation dans le blastoderme des lignées cellulaires ecto-mésenchymateuses et ecto-choanoblastiques, se précipite. Le stade amphiblastula n'est plus que virtuel; sa réalisation est sautée. Les cellules destinées à l'ecto-mésenchyme, dont le rôle est si important, se séparent hâtive-

ment du blastoderme et se logent dans la cavité blastocoelienne, le seul espace libre qui leur soit ouvert. Il se forme une parenchymula.

Chez les *Demospongiae*, où l'ectomésenchyme prend un développement plus considérable, le processus de ségrégation histologique s'accélère plus intensément. Au cours de la segmentation, les blastomères postérieurs ectoblastiques sont nombreux et plus gros. Ils occupent une telle place que la blastula ne peut se creuser. Le stade *morula* évolue directement en *stéréoblastula* (fig. 1).

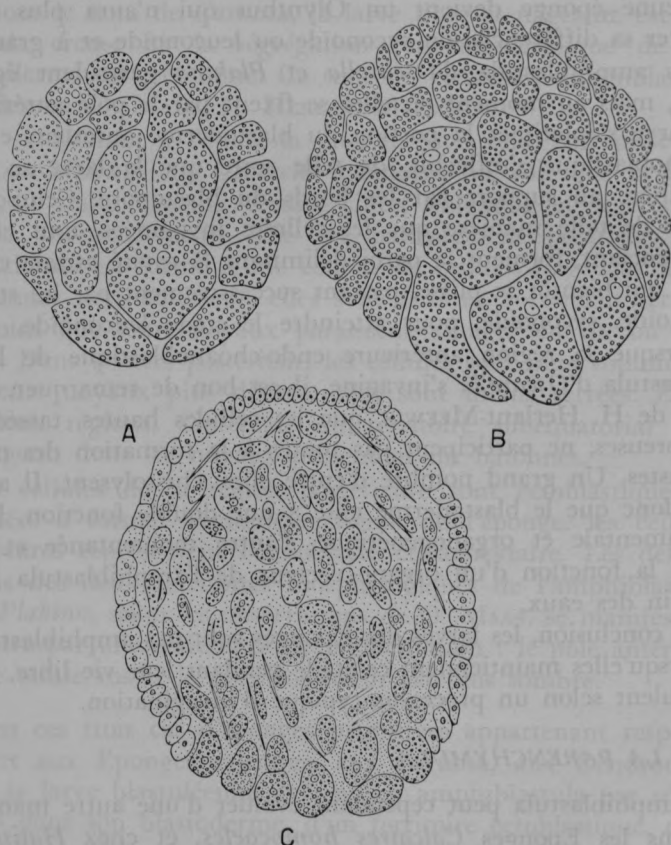


FIG. 1. — Formation de la *Parenchymula* chez *Clavulina fertilis* (Ep. Céractinomorphe).

A et B. Segmentation aboutissant à une stéréoblastula.

C. La parenchymula presque achevée, les cellules périphériques (micro-mères) représentant l'endoblaste et destinées à devenir des choanoblastes; l'ectomésenchyme formé par les macromères, mais se différenciant déjà en collencytes et en sclérobaste, alors qu'il occupe la cavité blastocoelienne (d'après O. Maas).

Les gros blastomères ectoblastiques occupent non seulement la région postérieure du blastoderme, mais ce qui devrait être la cavité blastocoelienne. Par un processus d'épibolie, les micro-mères antérieurs destinés à former l'endoblaste choanocytaire et qui se multiplient, recouvrent la masse des blastomères ectoblastiques. Il se constitue ainsi une parenchymula (fig. 1, c et 2).

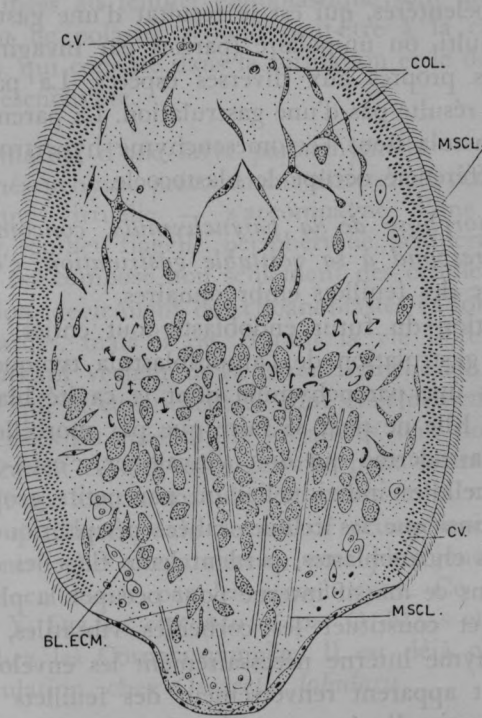


FIG. 2. — *Parenchymula* de *Myxilla* (E. Céactinomorphe).

*C.V.* : cellules flagellées périphériques : les futures choanoblastes endodermiques; dans la cavité blastocoelienne, l'ectomésenchyme déjà en différenciation; *Bl. ECM* : blastomères de l'ectomésenchyme; *M.Scl.* : spicules; *Col* : collencytes (d'après O. Maas).

La parenchymula est donc une amphiblastula dont l'ectoblaste, destiné à former le mésenchyme de l'éponge, est très fortement hypertrophié et hâtivement différencié; il ne peut être inclus dans la région postérieure du blastoderme. Il occupe le seul espace qui soit à sa disposition, celui qui correspond à la cavité blastocoelienne.

Il arrive fréquemment que, comme pour les parenchymula de *Leucosolenia* ou de *Halisarca*, le revêtement cilié périphérique qui entoure complètement le massif interne des cellules ectoblastiques, accentue sa fonction d'organe larvaire, vecteur, nécessaire à la vie planctonique.

Yves DELAGE s'est donc mépris sur la signification de la parenchymula. Il crut y voir l'homologue d'une planula didermique de Coelentérés, qui est le résultat d'une gastrulation par migration multi- ou unipolaire (parfois par invagination) selon les modalités propres aux diverses espèces. La parenchymula d'Eponge ne résulte pas d'une gastrulation. La parenchymula est une stéréoblastula dont l'ectomésenchyme hypertrophié et précocement différencié occupe le blastocoele.

*La métamorphose de la parenchymula, concomitante à la fixation, correspond à sa véritable gastrulation, c'est-à-dire, la mise en place des feuilletts embryonnaires.*

L'invagination du futur endoblaste tout entier, par laquelle s'effectue la gastrulation de l'amphiblastula typique, n'est plus possible dans une parenchymula dont la cavité blastocœlienne est oblitérée. Elle ne peut se faire que par morcellement de la région du blastoderme qui doit s'invaginer, c'est-à-dire par migrations de cellules individuelles ou par petits groupes de cellules. C'est ainsi que les cellules ciliées périphériques, destinées à devenir des choanoblastes, perdent leurs flagelles et pénètrent isolément dans ce massif interne pour occuper la place qui leur est dévolue et constituer les corbeilles vibratiles, tandis que l'ectomésenchyme interne nécessairement les enveloppe de toutes parts. Cet apparent renversement des feuilletts est donc la gastrulation vraie. Il n'y a pas plus de renversement des feuilletts dans la métamorphose d'une parenchymula qu'il n'y en a dans l'invagination gastrulienne normale qui rend *interne* une *portion externe* du blastoderme.

Les Eponges ont donc un développement embryonnaire de Métazoaire. Il passe par les phases caractéristiques : la morula, la blastula ou la stéréoblastula et la gastrulation dont le déroulement est souvent très fortement altéré par l'hypertrophie d'un ectomésenchyme précocement différencié.

Les Eponges sont des *Entérozoa* et non des *Enanthiozoa*, comme le pensait Yves DELAGE.



## REMARQUES.

1) Ce qui est inversé dans l'œuf et la larve libre de l'éponge, ce ne sont pas les feuillet embryonnaires, mais la polarité selon laquelle les territoires présomptifs du blastoderme sont disposés, puisque les cellules destinées à former l'ectomésenchyme n'occupent pas le pôle antérieur de la larve, comme dans l'embryon des autres Métazoaires, mais le pôle postérieur, tandis que les cellules destinées au feuillet endoblastique sont antérieures. Ce renversement de polarité répond peut-être à la caractéristique des Eponges, qui consiste dans la formation et le développement d'un ecto-mésenchyme.

2) La formation d'une larve parenchymelle — stéréoblastula dont l'ectomésenchyme précocement différencié occupe la cavité blastocoelienne virtuelle — s'accompagne d'une autre particularité. Le feuillet flagellé périphérique acquiert une double fonction. Il est composé non seulement des cellules qui, lors de la gastrulation, deviennent des choanoblastes et forment les corbeilles vibratiles, mais il est, durant la vie libre de la larve, l'organe adaptatif vecteur de la parenchymelle au sein de l'eau. Les cellules qui le constituent se sont énormément multipliées. Tassées, pressées les unes contre les autres, leur nombre dépasse considérablement ce qui est nécessaire pour former les choanoblastes du jeune leucon oozoïde. Au cours de la métamorphose, lorsqu'elles s'infiltrent dans le massif ectomésenchymateux, la plupart d'entre elles disparaissent, sans plus jouer aucun rôle, phagocytées en masse par les amoebocytes. Ce fait avait été signalé par Y. DELAGE et confirmé par O. MAAS et H. HERLANT-MEEWIS, chez les *Cornacuspongiae*. Il est déjà observable lors de la gastrulation, chez *Oscarella lobularis*.

3) L'altération de l'embryogénèse est si profonde que dans la parenchymelle des *Cornacuspongiae* les plus évoluées, les feuillet embryonnaires ont perdu leur signification morphogénétique. Il en est ainsi notamment chez les *Spongilides*, éponges d'eau douce cosmopolites. Les cellules du feuillet périphérique ne participent plus du tout à la formation des choanocytes des corbeilles vibratiles. Elles disparaissent à la métamorphose, phagocytées par les amoebocytes. Par contre, dans le massif d'ectomésenchyme en différenciation précoce, il subsiste des cellules embryonnaires qui n'interviennent pas dans sa constitution. Chacune d'elles se divise sur place, engendrant un petit nodule

sphéruleux de choanoblastes. Il se constitue ainsi, au sein de l'ectomésenchyme, de la parenchymula, les ébauches des corbeilles vibratiles.

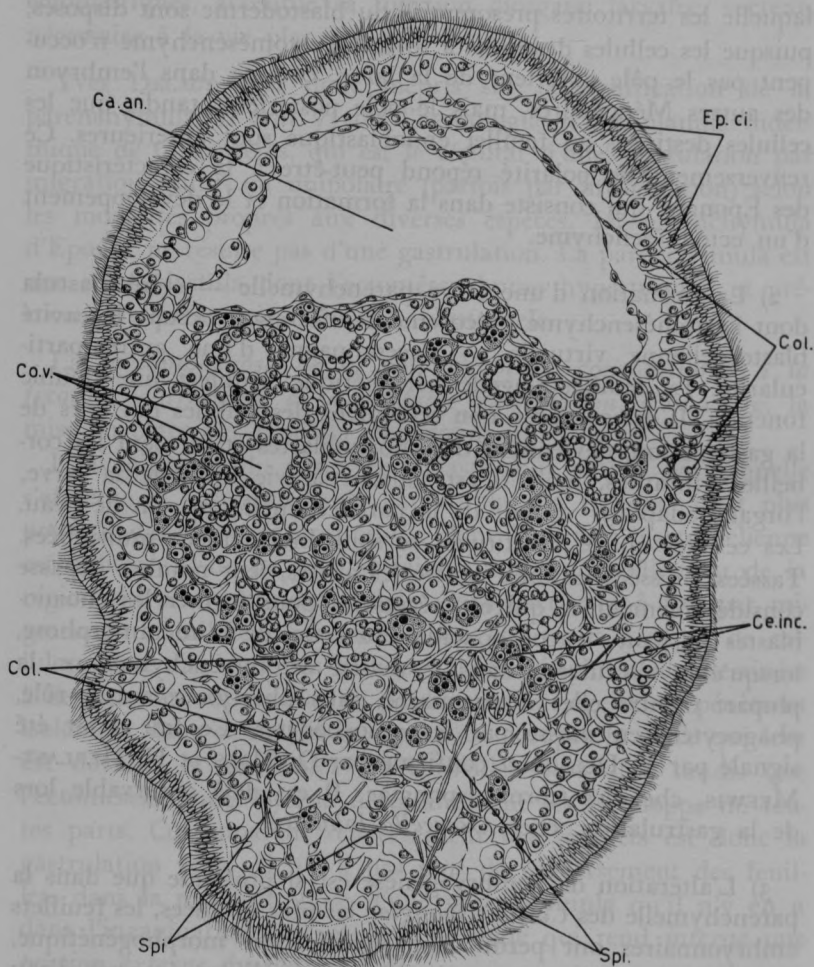


FIG. 3. — Parenchymula de *Spongilla Moorei* en coupe sagittale montrant l'épithélium cilié (*Ep.Ci*) exclusivement larvaire destiné à être totalement phagocyté à la métamorphose.

A l'intérieur, les Collencytes (*Col*) tapissant l'épithélium cilié; la cavité antérieure limitée par des pinacocytes; le massif cellulaire interne constituant l'ectomésenchyme dans lequel on voit, des collencytes (*Col*), des scléroblastes avec spicules (*Spi*), des cellules embryonnaires avec inclusions vitellines (*Ce.me*) et les petites sphérules de choanoblastes (*CO.V.*) ébauches des corbeilles vibratiles (d'après P. Brien, 1967).

Le feuillet cilié périphérique est exclusivement un organe larvaire qui véhicule une jeune éponge presque totalement organisée, mais encore libre (fig. 3) (P. BRIEN et H. HERLANT-MEEWIS).

Cette accélération embryonnaire, qui entraîne toute distinction de feuillet embryonnaires, a amené certains auteurs à imaginer que l'originalité fondamentale des Eponges consiste dans leur formation à partir du seul feuillet endodermique (NOLDEKE).

En réalité, la notion de feuillet embryonnaires s'efface dans les cas d'embryogénèse profondément altérée, dont les éponges évoluées donnent des exemples, ainsi qu'il faut le constater également dans les embryogénèses aberrantes des Salpes, celle des Plathelminthes, autant d'ailleurs que dans la régénération et tous les cas d'ontogénèse blastogénétique (voir P. BRIEN : Reproduction asexuée, *Année Biologique*, 1958).

#### CROISSANCE. — BOURGEONNEMENT. FORMATION DE COLONIES.

L'individualité primordiale de l'Eponge est donc le jeune olynthus issu de la larve après sa fixation et sa métamorphose. Il n'a plus qu'à grandir. Sa croissance peut se faire de deux façons.

Il peut s'accroître solitaire en renforçant son individualité, comme le polype de certains coelentérés : l'Hydre, les Anémones

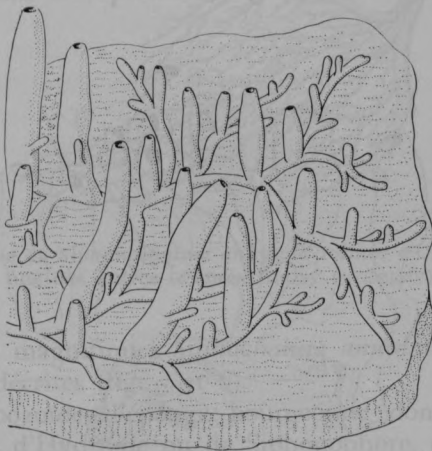


FIG. 4. — Colonie d'une éponge calcaire *Leucosolenia variabilis* formée d'Olynthus distincts nés par bourgeonnement d'un stolon commun rampant sur le support (d'après Minchin).

de mer, les Cerianthes. Ainsi font les olynthus oozoïdes du genre *Sycon*, *Leucandra*, parmi les Eponges calcaires hétérocoeles, et surtout dans les genres *Euplectella*, *Hyalonema*, *Lophocalyx*, parmi les Eponges Hexactinelles. L'olynthus y atteint une forte taille et une très grande beauté.

Plus souvent, le jeune olynthus reste petit mais présente des excroissances locales. Lorsqu'elles sont basales, elles forment des stolons adhérent au support et se ramifient : *Leucosolenia lieberkuhnia*, *Leucosolenia variabilis*, *Leucosolenia fragilis*, *Rhabdoderma* (HADZI). De place en place, sur ces stolons, se forment et s'érigent de nouveaux olynthus bien distincts quoique communiquant entre eux par les stolons mêmes (fig. 4).

Les excroissances apparaissent parfois latéralement sur la paroi de l'olynthus initial et s'individualisent en olynthus nouveaux qui se détachent (*Leucosolenia botryoïdes*) ou, plus souvent, restent attachées à leur géniteur : *Leucosolenia complicata* et *Leucosolenia aspera*.

Parfois même l'olynthus initial se fend longitudinalement et donne deux olynthus distincts, réunis seulement à leur base : *Leucosolenia blanca* (HADZI).

Dans tous ces cas de sicissiparité ou d'excroissances locales devenant des olynthus, il s'agit de bourgeonnement : bourgeonnement stolonial ou bourgeonnement pariétal.

Les deux types de bourgeonnement se retrouvent chez les *Demospongiae Cornacuspungiae*, ainsi que le montrent *Reniera*

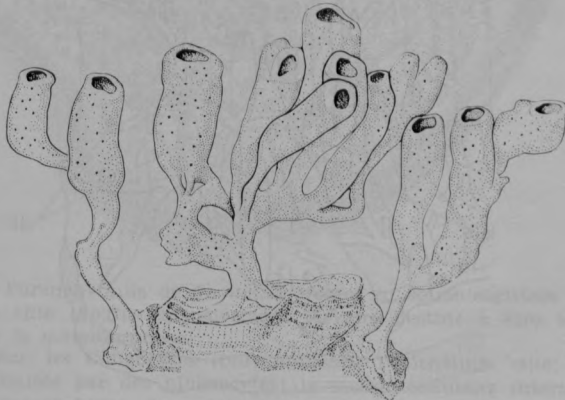


FIG. 5. — Colonie d'une éponge monaxone céractinelle. *Reniera implexa* formée d'Olynthus distincts bourgeonnant les uns des autres (d'après Ridley et Dendy)

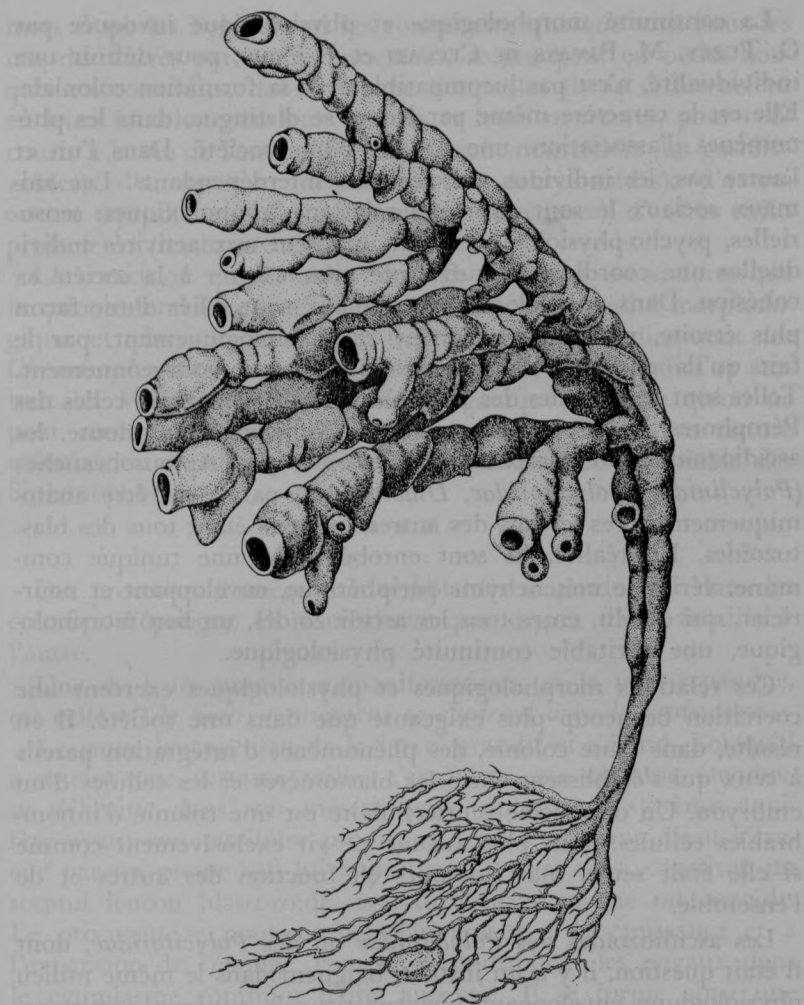


FIG. 6. — Colonie de *Siphonochalina annulata* formée d'Olynthus distincts bourgeonnant les uns des autres (d'après Ridley et Dendy).

*implexa*, et les magnifiques *Siphonochalina annulata*, que RIDLEY et DENDY ont décrites (fig. 5 et 6).

L'olyntus oozoïde d'éponge bourgeonne donc comme un polype oozoïde d'Hydroïde ou de Siphonophore, d'où il résulte une colonie plus ou moins importante.

\*\*\*

La continuité morphologique et physiologique invoquée par O. TUZET, M. PAVANS DE CECCATI et J. PARIS, pour définir une individualité, n'est pas incompatible avec la formation coloniale. Elle est le caractère même par lequel se distingue, dans les phénomènes d'association, une colonie d'une société. Dans l'un et l'autre cas, les individus associés sont interdépendants. Les animaux sociaux le sont par leurs relations tropholaxiques, sensorielles, psycho-physiologiques, qui imposent aux activités individuelles une coordination suffisante pour assurer à la société sa cohésion. Dans une colonie, les animaux sont reliés d'une façon plus étroite, morphologiquement et physiologiquement, par le fait qu'ils dérivent les uns des autres par bourgeonnement. Telles sont les colonies des Hydroïdes, des Bryozoaires, celles des Pérophores, des Botrylles, parmi les Tuniciers. Sans doute, les ascidiozoïdes qui composent les colonies des Aplousobranches (*Polyclinidae*, *Polycitoridae*, *Didemnidae*) paraissent être anatomiquement libres les uns des autres, quoique étant tous des blastozoïdes. En réalité, ils sont enrobés dans une tunique commune, véritable mésenchyme périphérique, enveloppant et nourricier, qui établit, entre tous les ascidiozoïdes, un lien morphologique, une véritable continuité physiologique.

Ces relations morphologiques et physiologiques exercent une coercition beaucoup plus exigeante que dans une société. Il en résulte, dans toute colonie, des phénomènes d'intégration pareils à ceux qui s'établissent entre les blastomères et les cellules d'un embryon. Un organisme pluricellulaire est une colonie d'innombrables cellules, dont plus aucune ne vit exclusivement comme si elle était seule, mais toujours en fonction des autres et de l'ensemble.

Les ascidiozoïdes des *Polyclinidae* ou des *Polycitoridae*, dont il était question, il y a un instant, baignent dans le même milieu physiologique enveloppant que constitue la tunique commune. Quoique apparemment indépendants, ces ascidiozoïdes exercent les uns sur les autres des interattractions si puissantes qu'ils se groupent au sein de la colonie, en *coenobies*, petites unités coloniales. Dans chacune d'elles, ils s'imposent les uns aux autres la même orientation, la même disposition qui font de la *Coenobie* une individualité organisée au sein de la colonie commune (P. BRIEN : Reproduction asexuée, *Année Biologique*, 1958).

Les mêmes phénomènes se produisent dans les colonies d'Hydroïdes et dans celles des Siphonophores, écharpes longues et souples, légères et délicates, transparentes et flottant à la surface des



mers et où les Polypes qui les composent, quoique tous issus les uns des autres par bourgeonnement, se groupent en petits bouts ou cormidies, dans chacune desquelles ils se différencient en leurs fonctions, en leurs formes et leurs structures, pour concourir à la vie de l'ensemble; les uns sont nourriciers (les gastérozoïdes); d'autres sont défenseurs (les dactylozoïdes); d'autres encore reproducteurs (les gonozoïdes ou méduses), d'autres enfin protecteurs (les bractées).

La coercition qui s'établit entre les individus est si forte que la colonie tend à se transformer en une individualité morphologique et physiologique d'un degré supérieur. Telles sont les *Chondrophorides*, parmi les Siphonophores, les Physalies et surtout les Velleles, où l'intégration organique est telle qu'on ne peut reconnaître, dans cet organisme planctonique, sa nature coloniale, si ce n'est par l'étude comparative de l'ensemble des Siphonophores.

\* \* \*

Des processus d'intégration semblables se produisent dans les colonies d'éponges. Ils se réalisent par degrés d'une famille à l'autre.

Une de leurs premières manifestations, et la plus répandue, est celle où *le bourgeonnement se confond avec la croissance*.

Le jeune leucon, issu de la larve, grandit et s'étend. Lorsqu'il a atteint une certaine taille, c'est-à-dire une certaine étendue, se délimite, dans son mésenchyme, un second système aquifère ayant son territoire propre et dont le courant d'eau s'évacue par un oscule qui lui appartient. Il s'est ainsi constitué un second leucon blastozoïde, issu du leucon souche ou oozoïde. Le processus se poursuit corrélativement à la croissance et à l'expansion de l'éponge, comme se multiplient les noyaux dans le cytoplasme commun d'une apocytie. Il se forme ainsi une colonie de leucons de plus en plus nombreux, tous en connexion physiologique les uns avec les autres, tous enrobés dans la même masse de mésenchyme, chacun cependant ayant son individualité physiologique, son territoire drainé par son système aquifère propre, pourvu d'un oscule qui permet de détecter son existence à la surface de l'éponge coloniale. Il s'est produit une polymérisation de leucons blastozoïdes, pendant la croissance du leucon initial oozoïde (fig. 7).

L'éponge coloniale s'étend, mince, revêtante, encroûtante, ou elle s'épaissit en gâteau, se bombe en dôme, devient globuleuse.

Elle se développe par croissance différentielle en coupe, devient lobée, ramifiée ou s'étale en éventail. Son aspect varie de famille à famille, de genre à genre; elle est même variable parfois dans la même espèce selon son biotope. Dans toutes ces colonies

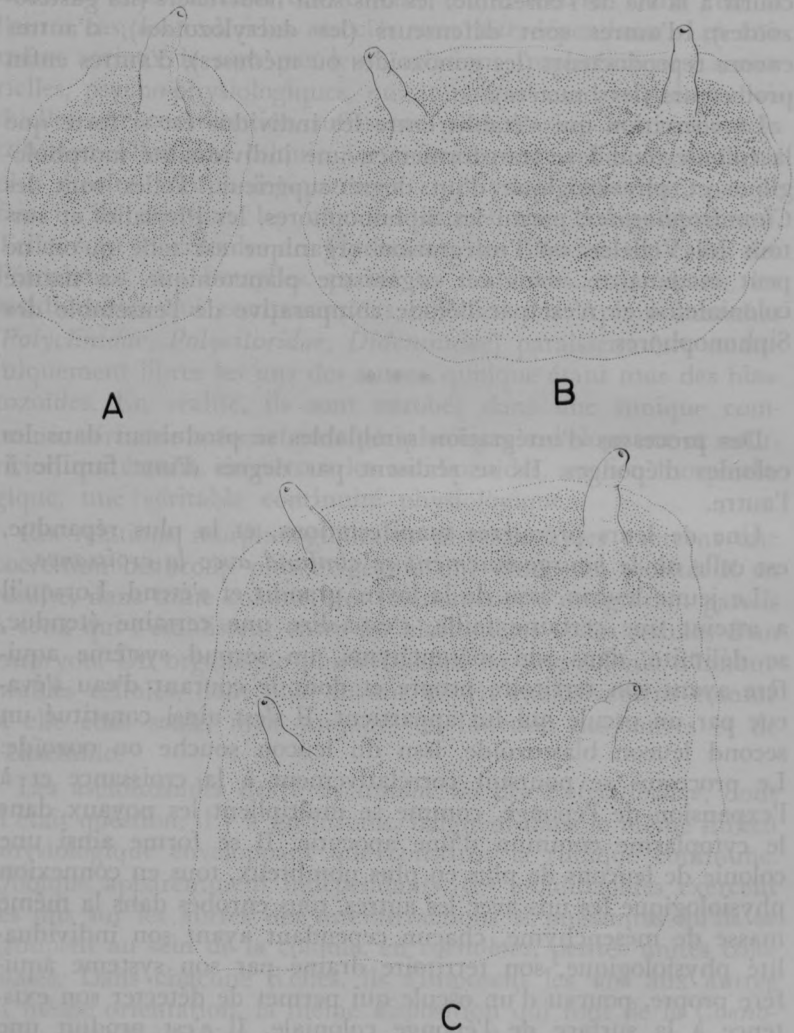


FIG. 7. — Schématisation de l'extension d'une jeune éponge de *Spongilla* à partir d'une larve ou d'une gemmule; la blastogénèse se confond avec la croissance par polymérisation des leucons. Au fur et à mesure que le leucon initial s'étend, il s'y délimite des systèmes aquifères communiquant entre eux, mais cependant physiologiquement et morphologiquement individualisés, chacun ayant son oscule propre (d'après P. Brien).

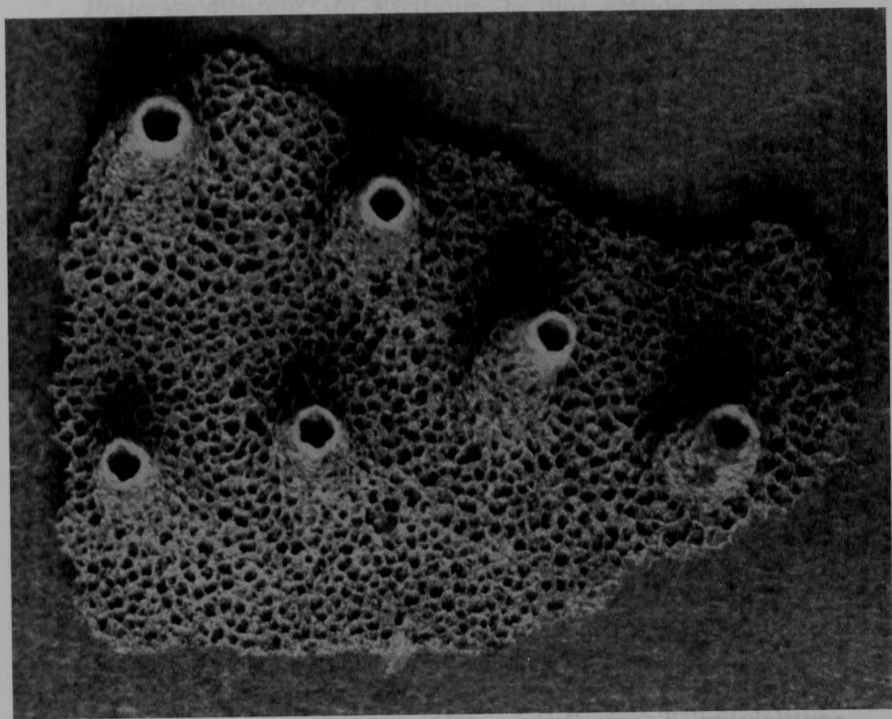
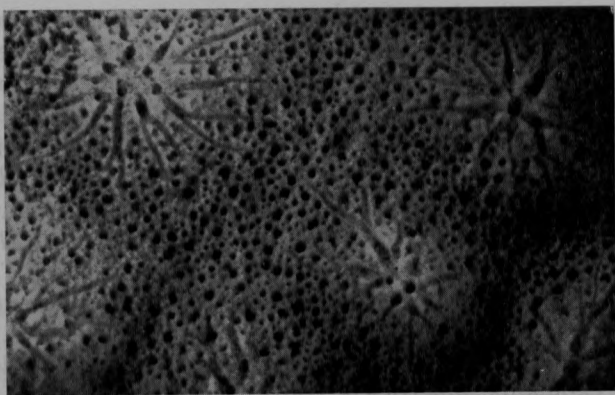


FIG. 8. — Au-dessus : Portion de la surface de *Spongilla uvirae* montrant la répartition régulière des oscules et de leur aire osculaire, où les canaux en étoile convergent vers l'oscule (d'après P. Brien et D. Govaert-Mallebrance).

En dessous : Portion de *Potamolepis pechuelii*, montrant les oscules au sommet de petits tubes osculaires, perpendiculaires à la surface et régulièrement répartis (d'après P. Brien).

cependant, quelle que soit leur forme, les individualités leuconoides, toutes en relation physiologique, se reconnaissent par les oscules distincts ouverts qui sont régulièrement répartis à la surface de l'éponge (fig. 8).

Leur distribution est souvent d'une grande régularité, que l'éponge soit rameuse ou incrustante. *Chalina octoculata* en donne un exemple. Les *Potamolepis*, éponges incrustantes des eaux douces africaines sont remarquables à cet égard (*P. Pechuelii*, *leubnitzae Marshalli*, *micropora*). Dans ces espèces, l'éponge très mince est étalée sur des pierres du fond. Les oscules sont très visibles, également espacés. Chacun d'eux occupe le centre d'un territoire leuconoïde que délimite parfois le tracé des gros canaux exhalants superficiels convergeant vers l'oscule et qui donne à cette région osculaire un aspect étoilé (fig. 8).

Dans l'espèce *P. pechuelii*, les oscules s'ouvrent au sommet de petites éminences tubuleuses, pareilles à de petites cheminées équidistantes, parallèles, perpendiculaires à la surface de l'éponge ou également inclinées, sans doute sous l'effet du courant (fig. 8).

Toutefois l'oscule n'est pas toujours l'indication d'une individualité leuconoïde de la colonie. Il arrive que le même territoire aquifère aboutisse, non pas à un seul oscule, mais à plusieurs. Près de l'oscule principal se sont formés des oscules secondaires. Cette singularité est très visible sur certains échantillons de *Potamolepis pechuelii* (P. BRIEN, 1967).

L'inverse est plus fréquent. L'intégration de la colonie a pour effet de réduire le nombre des oscules, un seul évacuant l'eau d'un territoire correspondant sans doute à la confluence de plusieurs systèmes aquifères leuconoïdes. De telles colonies acquièrent une physiologie d'ensemble, une individualité plus accentuée. Une véritable coordination s'y manifeste à des degrés divers selon les familles ou les espèces.

Certaines éponges s'accroissent en éventail. Dans ce cas, les systèmes aquifères sont polarisés dans la lame mésenchymateuse qui constitue la colonie : une des surfaces est perforée exclusivement de pores inhalants, l'autre est osculaire (*Phakellia ventilabrum*, d'après RIDLEY et DENDY).

Il est des éponges, telles que certaines espèces d'*Eporiopsis*, des îles Célèbes, vivant à 200 et 300 m de profondeur, qui se pédunculisent et constituent par leur ensemble de véritables bouquets. Chaque pédoncule dressé s'épanouit à son sommet, en une sorte de capitule, dont la face inférieure est inhalante, per-

cée exclusivement de pores dermiques, la face supérieure étant exhalante, portant exclusivement les oscules.

L'éponge, le plus souvent, grandit sous forme de gâteau. Les oscules, aussi bien que les pores inhalants, sont répartis sur toute la surface. Toutefois, les oscules ont tendance à se grouper au sommet de la face bombée.

Une croissance différentielle élève parfois les bords périphériques et l'éponge prend la configuration d'une coupe, d'un calice, d'une urne. Dans la paroi mésenchymateuse qui délimite la cavité centrale de cette coupe, le système aquifère se polarise de telle manière que la face extérieure de l'urne ou de la coupe est inhalante, tandis que les oscules s'ouvrent sur la face interne évacuant l'eau filtrée dans la cavité centrale.

*Proterion neptuni*, du Pacifique, la plus grande des éponges Cornacuspongiae, nous en donne un exemple. Elle se développe pareille à un grand vase pédonculé. Cette colonie acquiert ainsi une énorme individualité d'un degré supérieur : elle constitue un *pseudo-olyntus* géant. Ses parois externes sont inhalantes. Les canaux s'ouvrent dans la cavité centrale, *pseudo-cavité atriale*, ouverte à l'extérieur par un *pseudo-oscule*.

L'individualité coloniale s'affirme davantage encore dans certaines espèces du genre *Stylocordyla*. L'éponge prend la forme d'une massue prolongée par un long pédoncule ancré au support. La partie renflée ne possède plus qu'un seul oscule à son sommet, correspondant à une seule cavité atriale centrale, dans laquelle convergent les canaux exhalants (*Stylocordyla stipitata*, de l'Atlantique et de l'Océan Indien en donnent un exemple, d'après SOLLAS).

Ces processus d'intégration d'une colonie en une unité physiologique se produisent polyphylétiquement. Les plus beaux cas nous sont donnés par le groupe des Tétractinomorphes ou Tétractinelles où la coordination est la plus poussée. Ces éponges sont généralement globuleuses. La portion périphérique du mésenchyme commun devient plus consistante et forme un cortex spiculé de microscières qui entoure l'ensemble de l'éponge. En corrélation, le système aquifère inhalant se délimite davantage et s'organise en petits organes remarquables, les *cones criboraux* (fig. 9). Les pores inhalants ne sont plus disséminés d'une façon quelconque, mais groupés en petites constellations bien délimitées, bien circonscrites, réparties à la surface de l'éponge globuleuse. Au niveau de chacune de ces constellations,



les canaux inhalants correspondant à chacun des pores dermiques, confluent en une cavité inhalante qui s'étend radiairement à travers le cortex, descend dans le choanosome où elle se ramifie, pour atteindre les corbeilles vibratiles. A la base du cortex, la cavité s'étrangle par un sphincter de myocytes : elle est ainsi divisée en deux étages, l'*ectocone* inclus dans le cortex et dans lequel s'ouvrent les pores dermiques, l'*endocone* qui descend en se ramifiant dans le choanosome.

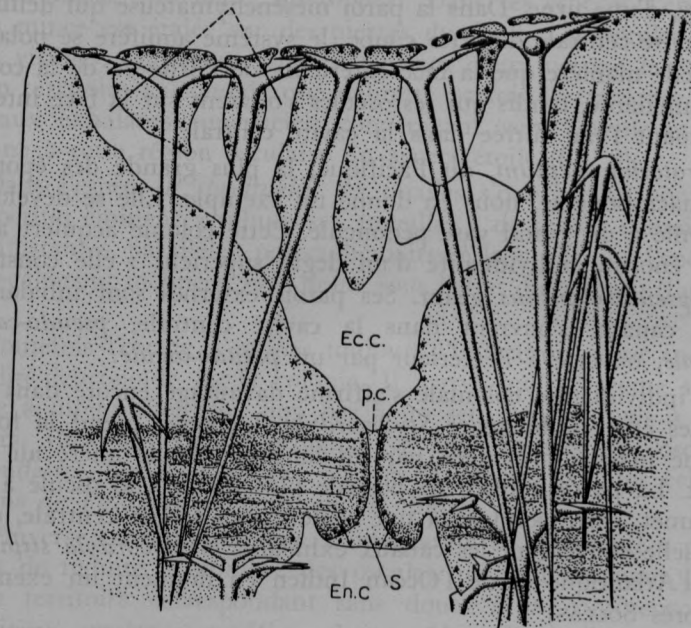


FIG. 9. — Coupe sagittale dans le cortex d'*Astrella Vosmaeri* (Ep. Tetractinelle) pour montrer la structure d'un cône cribiporal.

Ec.c. = ectocone; En.c. = endocone; S. = sphincter (d'après Sollas). (Voir texte.)

Les cônes cribiporaux sont répartis sur toute la surface de l'éponge globuleuse, ainsi que les oscules. Mais souvent les canaux exhalants qui les prolongent, sont collectés par des lacunes atriales centrales qui confluent dans la région apicale de l'éponge. En conséquence, les oscules deviennent de moins en moins nombreux et ils se groupent en champ osculaire. Il en est ainsi chez *Cydonium*, d'après SOLLAS.

Dans l'espèce *Geodia*, les bords du champ osculaire sont surélevés en une margelle délimitant une cavité atriale secondaire,



dans laquelle s'ouvrent les oscules. C'est la *cavité préosculaire* s'ouvrant à l'extérieur par un *préoscule*. La colonie acquiert alors une unité physiologique.

A ce groupe d'éponges appartient l'espèce *Isops neptuni*, la plus grande des éponges Tétractinelles. Sa croissance lui donne la forme d'une urne pareille à un Olynthus. La paroi est polarisée. Sur la surface externe s'ouvrent les cones inhalants cribiporaux. Sur la surface interne débouchent les cones exhalants vasculaires uniporaux. La cavité de la coupe devient un vaste atrium ouvert à son sommet par un *pseudo-oscule*. Ici encore, la colonie acquiert l'unité morphologique et physiologique d'un pseudo-olynthus.

L'éponge peut n'avoir cependant qu'un seul oscule vrai. Chez les *Pachymatisma*, par exemple, les lacunes atriales exhalantes se concentrent vers la région apicale et confluent en une cavité atriale pourvue d'un oscule apical. Il en est de même chez les *Thénéa*, jolies éponges en forme de champignons, vivant sur les côtes méditerranéennes, des Philippines et du Japon, et qui sont implantées dans la vase par un pédoncule formé de divers faisceaux de longs spicules. L'oscule unique est au sommet du chapiteau. Les pores inhalants sont disposés à la face inférieure, de telle sorte que toute l'éponge acquiert, par l'organisation de son système aquifère, une véritable bipolarité. Cette bipolarité devient parfaite chez *Tribrachion* et *Disyringa*, les plus spécialisées des *Tétractinelles* (SOLLAS).

*Tribrachion* est une éponge tétractinelle des eaux profondes de l'Atlantique sud (Bahia). Elle est globuleuse et présente, comme les *Pachymatisma*, une cavité centrale exhalante; celle-ci se continue vers l'extérieur par une cavité préosculaire comparable à celle des *Geodia* mais allongée en un long siphon exhalant. Ce dernier porte sur sa face interne des oscules secondaires et se termine par un oscule principal, plus exactement un préoscule muni d'un sphincter contractile.

La coordination et la bipolarité du système aquifère inhalant et exhalant sont particulièrement remarquables chez *Disyringa dissimilis* du détroit de Torrès (fig. 10). Le corps de cette éponge est sphérique. A chacun de ses pôles, il se prolonge par un siphon : l'un exhalant, l'autre inhalant. La structure du système aquifère y est fondamentalement constituée de la façon suivante : quatre canaux méridiens inhalants, superficiels, s'étendent en se ramifiant dans le corps de l'éponge, entre le

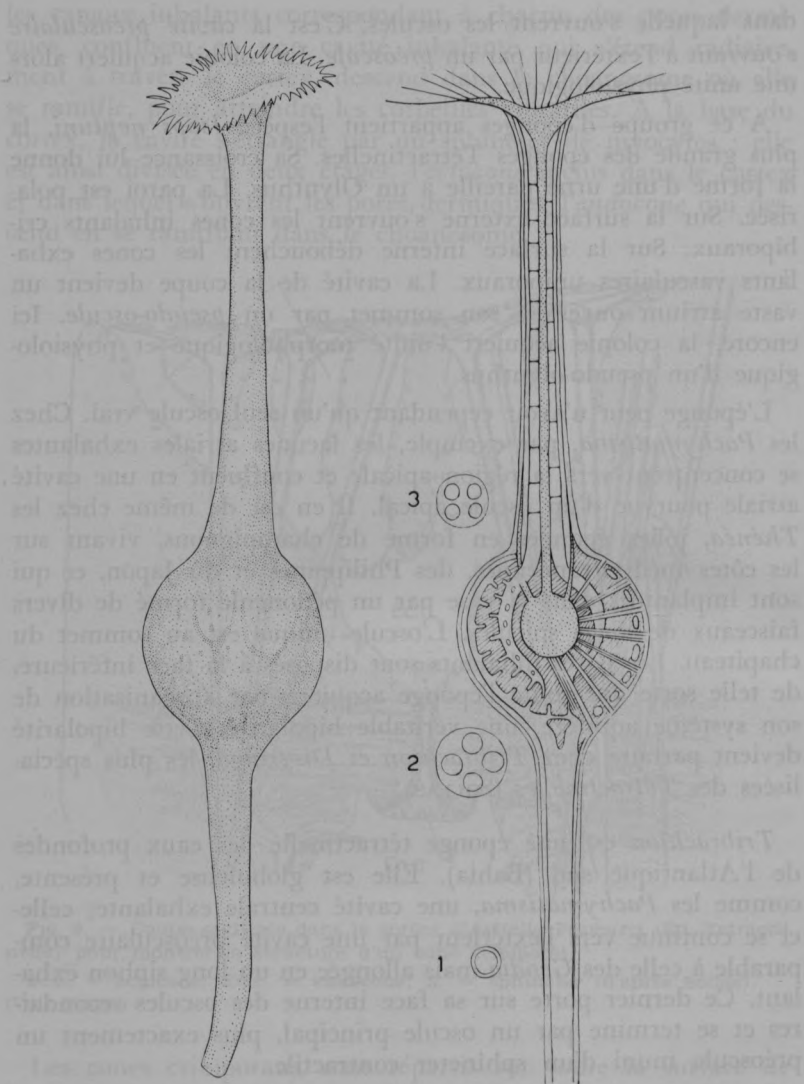


FIG. 10. — *Disyringa dissimilis* (Eponge Tetractinelle du détroit de Torrès); à gauche, l'éponge vue en son ensemble; à droite, coupe sagittale schématisée pour montrer la disposition des canaux aquifères : 1. Le siphon inhalant parcouru par un canal inhalant qui se répartit en quatre canaux inhalants méridiens (2) à la base du cortex, dans le corps globuleux de l'éponge. Quatre autres canaux méridiens exhalants alternent avec les premiers, s'étendent dans le choanosome et se prolongent (3) dans le siphon exhalant diamétralement opposé au siphon inhalant (d'après Solias, voir texte).

cortex et le choanosome. Ces quatre canaux inhalants dérivent d'un canal inhalant qui parcourt le siphon inhalant. La paroi de ce dernier est perforée de stomions. Il existe peut-être aussi un orifice inhalant terminal, mais non observé. Quatre canaux exhalants méridiens, situés dans le choanosome, alternent avec les quatre canaux inhalants périphériques. Ils se prolongent dans le siphon exhalant qui se dilate à son extrémité en un pavillon fermé, mais criblé de petits pores exhalants (osculaires ou proctions). Les quatre canaux inhalants peuvent engendrer secondairement chacun des canaux inhalants secondaires et tertiaires. Au centre du corps de l'éponge se trouve un noyau spiculé qui se prolonge dans le siphon exhalant en un axe spiculé autour duquel se disposent les quatre canaux exhalants. Dans le choanosome du corps de l'éponge, se trouvent les corbeilles vibratiles interposées entre les ramifications des lacunes exhalantes centrales. Cette éponge, initialement coloniale, a donc acquis une coordination remarquable qui lui confère une véritable unité morphologique et physiologique. *Disyringa* est aux Eponges Tétractinelles ce que *Vellela* est aux Siphonophores (fig. 10).

Il est bien clair que dans de tels cas la colonie est devenue une individualité morphologique et physiologique d'un degré supérieur. Ainsi donc, dès que se constitue une colonie par bourgeonnement, elle acquiert, du fait de la continuité des leucons qui la composent, une coordination d'abord floue, informe, mais qui se précise, pour atteindre à une unité morphologique et physiologique véritable. Dans tous les cas, il y a donc continuité des tissus; dans toutes ces colonies il y a des cellules migratrices qui cheminent à travers toute l'éponge, et, parmi ces cellules, les gamètes se constituent, non plus en fonction des leucons, mais en fonction de l'ensemble, dans l'hypophare de la colonie si elle est encroûtante, entre les lacunes du mésenchyme central, si elle est globuleuse.

Ainsi HADZI aussi bien que TUZET, PAVANS DE CECCATI et PARIS ont également raison. L'Eponge est une colonie formée par blastogénèse, comme l'affirme HADZI, mais où le bourgeonnement se confond souvent avec la croissance elle-même et provoque au sein du mésenchyme commun en expansion, la polymérisation des leucons. Cette colonie nécessairement présente une intégration à des degrés variables, qui en fait une unité plus ou moins affirmée, comme l'ont reconnu O. TUZET, M. PAVANS DE CECCATI et J. PARIS.

La notion d'individualité est essentiellement physiologique. Elle est le résultat, la conséquence d'une coordination, suffisamment coercitive entre les composants d'une association biologique. La cellule est une individualité morphologique et physiologique, quelle que soit la complication de sa composition. Dans un animal, les millions de cellules différenciées en tissus et en organes ajustés les uns aux autres, forment à leur tour, une individualité d'un degré supérieur. Les colonies animales deviennent elles aussi des individualités au troisième degré.

Lorsqu'on greffe deux polypes d'Hydre sectionnés longitudinalement et appliqués l'un à l'autre, ils s'unissent en régénérant une Hydre double, mais qui aussitôt se régularise en une Hydre spécifique, normale (P. BRIEN, 1956).

Deux colonies de même espèce, lorsqu'elles se rencontrent, en grandissant fusionnent. Les petites colonies de *Spongilla*, d'*Ephydatia* formées à partir de gemmules isolés, confluent dès qu'elles se touchent en une seule colonie qui acquiert une seule individualité, puisque se forment dans son mésenchyme commun, des gamètes communs.

Toutefois, la confluence entre colonies ne se produit pas toujours, surtout lorsque chacune des colonies a atteint une certaine taille. Une colonie est, en réalité, un cône dont tous les blastozoïdes constituants dérivent par blastogénèse de l'individu oozoïde souche. Chaque colonie acquiert une certaine individualité qui se marque, sans doute, par un état biochimique propre et lui confère une physiologie particulière qui s'oppose à la fusion avec une autre colonie de même espèce cependant. Sur leur ligne d'affrontement persiste une fissure qui les sépare.

Ce phénomène s'observe lorsque plusieurs colonies de *Potamolepis Stendelli*, de certaine importance, se sont établies sur la même roche. En grandissant, elles ont fini par se rencontrer. Une fissure cependant les sépare. Sur la ligne d'affrontement, chaque colonie a produit une sorte de bourrelet qui la délimite. Quelques ponts s'établissent toutefois, unissant les éponges par-dessus leur bourrelet marginal et la fissure de séparation. De toute façon, il se manifeste une opposition physiologique à la confluence véritable (fig. 11) (P. BRIEN, 1967).

Des colonies de *Metania lissostrongyla* s'étalent parfois sur la même branche immergée. Elles ne tardent pas à se rencontrer en grandissant sans qu'il se produise entre elles une véritable

fusion. Une ligne de démarcation très visible les maintient isolées dans cet affrontement (fig. 11).

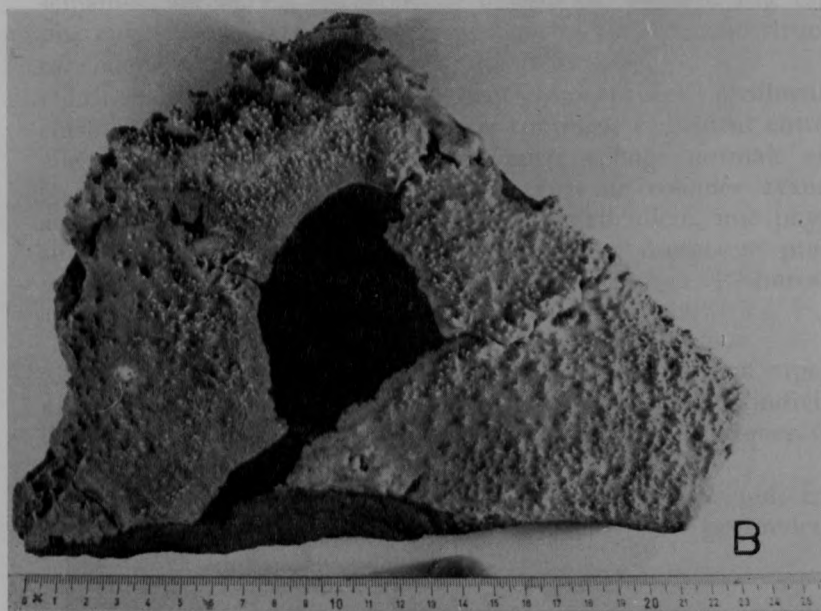
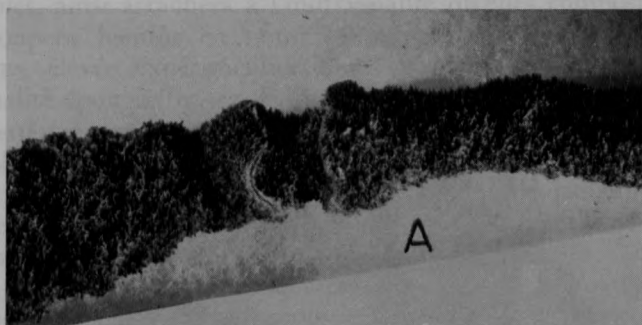
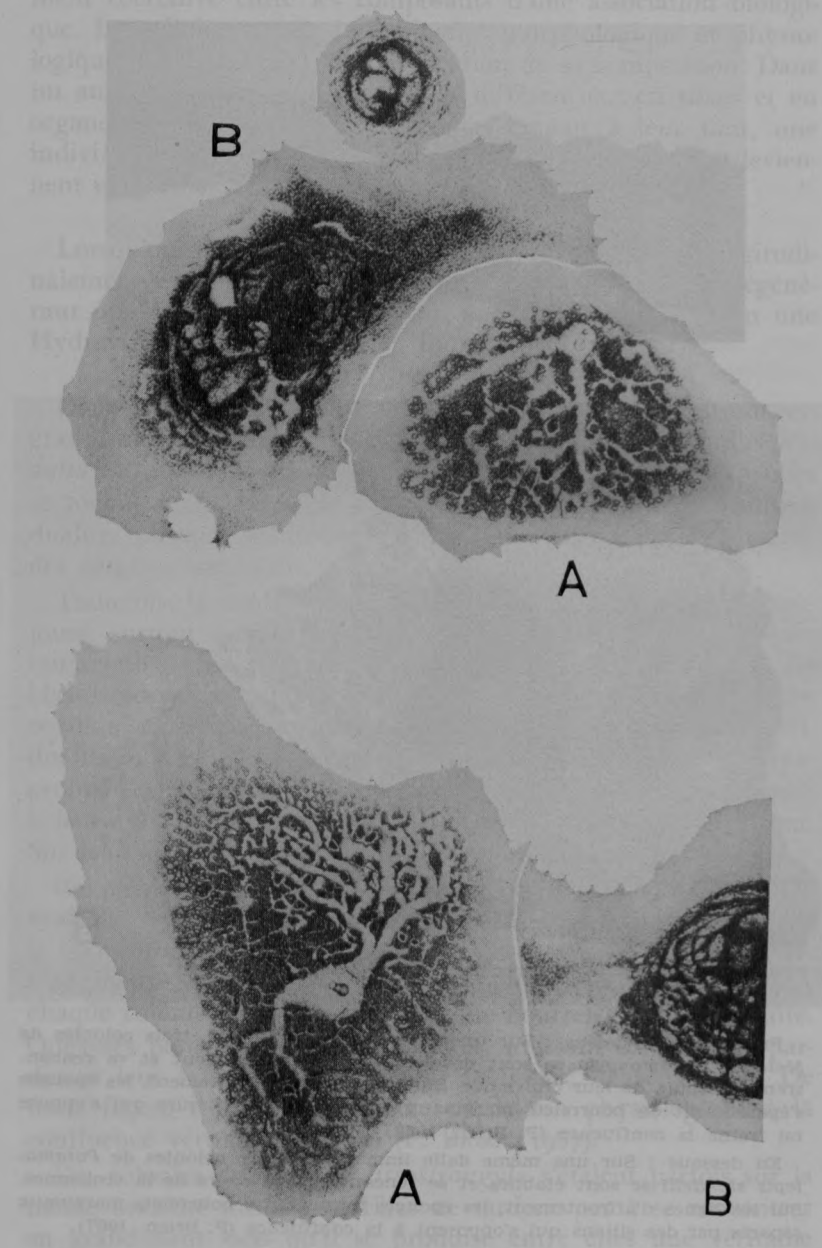


FIG. 11. — Au-dessus : Sur un même rameau immergé, trois colonies de *Metania lissostrongyla* se sont développées indépendamment et se rencontrent au cours de leur croissance. Sur les lignes d'affrontement, les éponges s'épaississent en bourrelets marginaux que sépare une fissure qui s'oppose ou freine la confluence (P. Brien, 1968).

En dessous : Sur une même dalle immergée quatre colonies de *Potamolepis stendelli* se sont établies et se rencontrent au cours de la croissance. Sur les lignes d'affrontement, les éponges forment des bourrelets marginaux séparés par des sillons qui s'opposent à la confluence (P. Brien, 1967).

Une association coloniale acquiert ainsi une sorte d'individualité physiologique. Cela apparaît dans l'expérience suivante.





Si l'on broie une colonie d'éponges, en l'écrasant dans un sac de soie à bluter, on la dissocie en cellules qui, filtrant à travers les mailles de la soie, tombent au fond de l'eau du filtrat. Ces cellules, ainsi arrachées à l'individualité qu'elles composaient, se regroupent bientôt en nombreuses petites sphérules. Chacune d'elles, élevée expérimentalement, reconstitue une petite individualité éponge (fig. 12, P. BRIEN, 1937).

Cette régénération présente toutefois des modalités. Pour qu'elle aboutisse à la reconstitution d'un leucon véritable et fonctionnel, il faut que la sphérule à partir de laquelle se fait cette rénovation contienne, dans un équilibre déterminé, les cellules des trois lignées histologiques fondamentales : collencytes, choanocytes et amoebocytes. Il arrive que cette répartition ne se fasse pas dans la proportion nécessaire; la sphérule subit alors une involution. Elle s'étale, s'accroît, subsiste plusieurs semaines, vivant de la phagocytose des cellules blessées. Elle est une culture de collencytes et d'amoebocytes, sans aucune structure choanosomiale caractéristique de l'éponge.

Les petites éponges, normalement reconstituées, confluent entre elles. Les éponges en involution confluent également entre elles; mais il n'y a aucune fusion entre éponge normale et éponge en involution. Ce sont deux types de colonies ayant acquis en conséquence de leur structure particulière, une physiologie distincte, alors que les cellules qui les composent proviennent toutes de la même éponge souche (fig. 12, P. BRIEN, 1937).

Réciproquement, par fragmentation expérimentale d'un organisme capable de régénération, se reforment autant d'individualités spécifiquement identiques entre elles et identiques à celles dont elles proviennent.

Un spécimen d'éponge d'eau douce est une colonie qui, en s'accroissant, produit des milliers et des milliers de gemmules,

←  
FIG. 12. — *Ephydatia fluviatilis*. Jeunes éponges de sept jours reconstituées, chacune à partir d'une sphérule obtenue après broyage et dissociation cellulaire.

En dessous : A. éponge normalement réorganisée en un leucon pourvu d'un oscule. — B. partie d'éponge en involution.

Au-dessus : A. Deux éponges en involution. — B. Eponge normalement reconstituée en un leucon pourvu d'un oscule.

Les éponges normales confluent entre elles, les éponges en involution confluent entre elles; mais les éponges normales ne confluent pas avec les éponges en involution.

petits bourgeons résistants, pareils à des grains de millet. Au printemps, tout en se disséminant, ils régénéreront chacun un petit leucon. Ainsi naîtront un nombre infini de petites individualités issues d'une seule colonie souche.

Une individualité est capable d'engendrer une infinité d'autres individualités filles. C'est le processus de la reproduction sexuée ou asexuée où l'individu progéniteur émet un nombre parfois considérable de germes (œufs ou bourgeons) qui se développeront chacun en une individualité distincte représentative de l'espèce.

#### CONCLUSIONS.

Par l'histologie du mésenchyme qui les constitue, par leur embryologie à partir d'un œuf ou d'un bourgeon, par la formation d'une larve libre qui se fixe en se métamorphosant, les Eponges sont des Métazoaires.

L'individualité fondamentale est l'Olynthus oozoïde ou blastozoïde, petit organisme *entérozoa* fixé, aquatique, homologue au Polype et d'une structure gastruléenne, mais dont la paroi didermique a une différenciation simple et, en réalité, aneuromyaire.

Son originalité est d'être un *entérozoa* filtrant, à feuillet endodermique choanocytaire, à feuillet ectodermique fortement mésenchymatisé.

L'hypertrophie de l'ectomésenchyme s'accompagne de la dislocation du feuillet endodermique choanocytaire, en tubes ou en corbeilles vibratiles, organes nourriciers et moteurs enrobés dans le mésenchyme, et interposés sur le trajet du système aquifère, entre les canaux inhalants et les canaux exhalants.

L'hypertrophie de l'ectomésenchyme retentit aussi sur l'embryologie dont les modalités singulières ont embarrassé les zoologistes.

La larve libre est une blastula polarisée en une amphiblastula dans le blastoderme de laquelle se ségrègent plus ou moins nettement deux territoires, l'un endoblastique antérieur, l'autre ectoblastique postérieur.

Lorsqu'elle est bien typique, que les territoires sont bien démarqués, l'amphiblastula gastrule par l'invagination du territoire endoblastique.

La phase amphiblastula peut être sautée par accélération dans la ségrégation de l'ectomésenchyme qui se fait par migrations

des cellules ectoblastiques dans la cavité blastocoelienne; ou bien, la segmentation aboutit directement à une stéréoblastula, où l'ectoblaste, précocement formé et différencié, oblitère la cavité blastocoelienne virtuelle. Dans les deux cas, l'amphiblastula est devenue une parenchymula.

La parenchymula ne peut donc être homologuée à une blastula didermique d'Hydroïde. Elle est une stéréoblastula à ectoblaste précocement différencié et interne. L'invagination gastruléenne, lors de la métamorphose, doit s'effectuer à travers un massif cellulaire occupant la cavité blastocoelienne. Elle ne peut s'accomplir que par migrations de cellules isolées. Il n'y a pas, à proprement parler, d'« inversion de feuillets », ni de « renversement de feuillets », mais une mise en place, selon les modalités propres à la stéréoblastula parenchymelle.

Ces anomalies finissent par effacer la signification morphogénétique des feuillets embryonnaires, dans cette embryogénèse embryonnaire, autant que dans l'ontogénèse blastogénétique.

L'individualité fondamentale d'une éponge est l'olynthus, issu d'une larve ou d'un bourgeon.

Exceptionnellement, l'olynthus grandit solitaire. Généralement, il bourgeonne. Le bourgeonnement peut être stolonial ou pariétal. Le plus souvent, la blastogénèse se confond avec la croissance. Dans un mésenchyme commun, en constant développement, se produit une polymérisation des systèmes aquifères leuconoides, chacun ayant son oscule propre. Ces colonies présentent tous les degrés d'intégration qui en font des individualités d'un degré supérieur, parfois remarquablement coordonnées, au point qu'elles réalisent, par leur ensemble, l'unité d'un pseudo-olynthus.

#### BIBLIOGRAPHIE.

- ARNDT, W. (1935). — Porifera. *Tierwelt der Nord und Ostsee*, 3a, 1-140.
- BOROJEVIC, R. et LEVI, Cl. (1965). — Morphogénèse expérimentale d'une Eponge à partir de cellules de la larve nageante dissociée. *Zeitsch. Zellforsch.*, 68, 57-69.
- BRIEN, P. (1932). — Contribution à l'étude de la régénération naturelle chez les Spongillidae. *Arch. Zool. exp.*, 74, 461-506 (18 fig.).
- BRIEN, P. (1937). — La réorganisation de l'Eponge, après dissociation par filtration et phénomènes d'involution chez *Ephidatia fluviatilis*. *Arch. Biol.*, 48, 185-268 (4 pl., 15 fig.).
- BRIEN, P. (1943). — L'embryologie des Eponges. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 19, fasc. 16, 20 p. (3 fig.).

- BRIEN, P. (1967). — Embryogénèse de *Potamolepis stendelli* et de *Spongilia Moorei*. Polyphylétisme des Eponges d'eau douce. *Bull. Ac. R. de Belgique*, T. LIII, 752-777 (12 fig.).
- BRIEN, P. et MEEWIS, H. (1938). — Contribution à l'étude de l'embryogénèse des *Spongillidae*. *Arch. Biol.*, **49**, 177-250 (2 pl.).
- BRONNDSTED, H.V. (1953). — The ability to differentiate and the size of regenerated cells, after repeated regeneration in *Spongilla lacustris*. *Quart. J. micr. Sc.*, **94**, 177-184.
- CONNES, R. (1964). — Contribution à l'étude de la prolifération par voie asexuée chez le Sycon. *Bull. Soc. Zool. France*, **89**.
- CONNES, R. (1966). — Contribution à l'étude histologique des premiers stades d'embryogénèse somatique chez *Tethya lyncurium* (Lam.). *Bull. Soc. Zool. France*, **91**.
- CONNES, R. (1967). — Structure et développement des bourgeons chez l'éponge *Tethya lyncurium* (Lam.). Recherches expérimentales et cytologiques. *Arch. Zool. Exp. gén.*, **108**.
- DELAGE, Y. (1892). — Embryogénie des Eponges. Développement post-larvaire des Eponges siliceuses et fibreuses marines et d'eau douce. *Arch. Zool. exp. gén.*, **10**, 345-498 (pl. 14-21).
- DELAGE, Y. et HEROUARD, Ed. (1899). — Spongiaires. *Traité de Zoologie concrète*. Le Soudier, Paris.
- DUBOSCQ, O. et TUZET, O. (1937). — L'ovogénèse, la fécondation et les premiers stades du développement des Eponges calcaires. *Arch. Zool. exp. gén.*, **79**, 157-316.
- DUBOSCQ, O. et TUZET, O. (1942). — Recherches complémentaires sur l'ovogénèse, la fécondation et les premiers stades du développement des Eponges calcaires. *Arch. Zool. exp. gén.*, **81**, 395-466.
- FAURE-FREMIET, E. (1931). — Etude histologique de *Ficulina ficus*. *Arch. Anal. Microsc.*, **27**, 421-448.
- HADZI, J. (1966). — Le problème de l'individualité chez les Eponges *Razprave (Academia Scientiarum et Artium Slovenica)*, **IX**, 167-204 (13 fig.).
- HAECKEL, E. (1874). — — Die Gastraea. *Theorie. Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, **8**, 1 (pl. 1).
- HENTSCHEL, E. (1923). — Porifera. *Handb. Zool. W. Kükenthal and P. Krumbach*, **1**, 307-418.
- HERLANT-MEEWIS, H. (1948). — Contribution à l'étude histologique des Spongiaires. *Ann. Soc. R. Zool. de Belgique*, **79**, 5-36.
- HYMAN, L.W. (1940). — The Sponges in the *Invertebrates*, vol. I, New York.
- KORSCHULT, E. (1936). — Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. (Korschelt und Heider), Gustav Fischer, Iena.
- LAMEERE, A. (1911). — Sommaire d'Eléments de Zoologie Weissenbruck, Bruxelles.
- LAMEERE, A. (1922). — Notes de Zoogénie. V. L'évolution des Spongiaires. *Ann. Soc. R. Zool. de Belg.*, **53**, 33-39.
- LAMEERE, A. (1927). — Précis de Zoologie, Vol. I. Les Spongiaires. Desoer, Liège.
- LENDENFELD, R. (von) (1889). — A monograph of the horny Sponges. in-4°, **4**, 17 (4 pl.), London.
- LEVI, Cl. (1956). — Etude des *Halisarca* de Roscoff. Embryologie et systématique des Demospongiae. *Arch. Zool. exp. gén.*, **93**, 1-184 (62 fig.).
- MAAS, O. (1893). — Die Embryonal-Entwicklung und Metamorphose der Coranacuspongien. *Zool. Jahrb., Abth. f. Morph.*, **7**, 331-448 (pl. 19-23).
- MEEWIS, H. (1938). — Contribution à l'étude de l'embryogénèse des Myxospongiae *Halisarca (Oscarella) lobularis*. *Arch. Biol.*, **50**, 1-66.
- MEEWIS, H. (1939). — Contribution à l'étude de l'embryogénèse des *Chalinidae (Haliciona limbata)*. *Ann. Soc. R. Zool. Belgique*, **70**, 201-243.

- MEEZIS, H. (1941). — Contribution à l'étude de l'embryogénèse des Éponges siliceuses. *Ann. Soc. R. Zool. Belgique*, **72**, 126-149.
- MINCHIN, M.A. (1900). — Sponges. *A Treatise on Zoology*, 1-178. A. Ray. Lankaster.
- NODELKE, B. (1894). — Die Metamorphose des Süsswasser schammes. *Zool. Jahrb.*, vol. **8**, Abth. f. Anat. u. Ontog. d. Thiere.
- PAVANS de CECCATY, M. (1955). — Le système nerveux des éponges calcaires et siliceuses. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, **71**, 203-288.
- PAVANS de CECCATY, M. (1966). — Les structures cellulaires de type nerveux et de type musculaire de l'Éponge siliceuse *Tethya lyncurium*. *C. R. Ac. Sc.*, **25**, 1818-1819.
- PAVANS de CECCATY, M., GARGOUIL, M. et CORABOEUF, E. (1960). — Les réactions motrices de l'Éponge *Tethya lyncurium* à quelques stimulations expérimentales. *Vie et Milieu*, **II**, 514-560.
- POLEJAEV, N. (1884). — Report on the Keratosa. *Results of the voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. Zoology*, **11**, 1-88 (pl. I-X).
- RIDLEY, S.O. and DENDY, A. (1887). — Report on the Monaxonida *Results of the voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. Zoology*, **20**, 275 p. (51 pl. 1 carte).
- SCHULZE, F.E. (1885). — Report on the Hexactinellida. *Results of the voyage of the H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. Zoology*, **21**, 514 p. (13 fig., 54 pl.).
- SOLLAS, W.S. (1888). — Report on the Tetractinellida. *Results of the voyage of the H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. Zoology*, **25**, 458 p. (44 pl., 1 carte).
- TOPSENT, E. (1894). — Etude monographique des Spongiaires de France. I. Tetractinellida. *Arch. Zool. exp. gén.*, **2**, 259-400 (pl. 11-16).
- TOPSENT, E. (1895). — II. Cernone. *Ibid.*, **3**, 493-590 (pl. 21-23).
- TOPSENT, E. (1898). — Introduction à l'étude monographique des Monaxides de France. *Ibid.*, **6**, 91-113.
- TOPSENT, E. (1900). — III. Monaxonidae Hadromeria. *Ibid.*, **8**, 1-331.
- TUZET, O. (1932). — Recherches sur l'histologie des Éponges, *Reniera elegans* (Bow) et *Reniera simulans* (Johnston). *Arch. Zool. exp. gén.*, **74**, 191-192.
- TUZET, O. (1948). — Les premiers stades du développement de *Leucosolenia botrylloides* et *Clathrina coriacea*. *Ann. Sc. Nat., Paris*, **II**, **10**, 103-114.
- TUZET, O. et PAVANS de CECCATY, M. (1953). — Les cellules nerveuses et neuromusculaires de l'Éponge *Cliona celata*. *C. R. Ac. Sc. Paris*, **237**, 2342-2344.
- TUZET, O., PAVANS de CECCATY et PARIS, J. (1963). — Les Éponges sont-elles des colonies ? *Arch. Zool. exp. gén.*, **102**, 14-19.
- VACELET, S. (1964). — Les Pharétronides. Thèse de la Faculté des Sciences, Aix-Marseille.
- VOSMAR, G.C.J. (1887). — Klassen und ordnungen der Spongien. *Bronn's Thierreich*, **2**, 499 p. (34 pl., 12 fig.).
- WINTERMANN-KILLIAN, G. (1951). — Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Süßwasserschämme. *Zool. Jahrb. Abth. Anat.*, **71**, 427-486.