

SUR LA MORPHOLOGIE DES SPONGIAIRES

Par AUG. LAMEERE

M. PRENANT (1) vient de démontrer que les porocytes de *Clathrina coriacea* procèdent des amibocytes et non des cellules épidermiques comme l'avait avancé MINCHIN (2). Les amibocytes sont susceptibles de prendre l'aspect granuleux caractéristique des porocytes, et il n'est pas douteux que l'opinion de M. PRENANT ne soit la bonne.

Antérieurement, me basant sur l'assertion de MINCHIN, j'avais homologué la couche des porocytes à l'endoderme, d'autant plus que c'est dans le massif des porocytes que se creuse le spongocœle (3).

La découverte de M. PRENANT m'oblige à reprendre le problème des feuillets chez les Éponges.

L'on sait que YVES DELAGE (4), suivi par O. MAAS (5), a bouleversé nos conceptions sur la morphologie des Spongiaires. YVES DELAGE a en effet prouvé que, lors de la transformation de la *varenchymula* en Éponge siliceuse, ce sont les cellules ciliées de la larve qui, en traversant le massif amiboïde interne, deviennent le feuillet gastrique formé de choanocytes; déjà l'on avait constaté que lors de la transformation de l'*amphi-blastula* en *Sycon*, les choanocytes sont formés par les cellules ciliées du pôle antérieur de la larve qui s'invaginent dans l'hémisphère des cellules granuleuses destinées à fournir le feuillet dermique. YVES DELAGE a tiré de cet ensemble de faits la conclusion que les choanocytes représentent l'ectoderme, le feuillet dermique, l'endoderme, que chez les Éponges les feuillets sont renversés par rapport à leur disposition chez les Cœlentérés.

L'argument principal d'YVES DELAGE est que les cellules du feuillet dermique rappellent par leur structure les cellules endodermiques des larves de Cœlentérés, tandis que les choanocytes ont plutôt la physiologie des cellules ectodermiques. Cet argument histologique n'est pas péremptoire; l'on pourrait tout aussi bien soutenir que les choanocytes,

(1) PRENANT (M.). — *Observations sur les porocytes de « Clathrina coriacea »* MONT. (TRAVAUX DE LA STATION ZOOLOGIQUE DE WIMEREUX, IX, 1925).

(2) MINCHIN (E.-A.). — *Sponges*, in RAY LANKESTER: *A Treatise on Zoology*, II, 1900.

(3) LAMEERE (AUG.). — *Les feuillets des Spongiaires* (ANN. SOC. Zool. BELG., L, 1919).

(4) DELAGE (Y.). — *Embryogénie des Éponges. Développement post-larvaire des Éponges siliceuses et fibreuses marines et d'eau douce* (ARCH. DE Zool. EXPÉR., série 2, 10, 1892).

(5) MAAS (O.). — *Die Metamorphose von « Esperia Lorenzi », nebst Beobachtungen an anderen Schwammlarven* MITTH. Zool. STAT. NEAPEL, 10, 1892).

cellules flagellées et digérantes, représentent l'endoderme, vu leur ressemblance avec les cellules flagellées et digérantes qui forment l'endoderme des polypes.

J'ai montré d'autre part qu'il n'est pas possible d'homologuer le feuillet dermique des Spongiaires à l'endoderme puisqu'il est formé d'un épiderme et d'un mésenchyme au lieu d'une unique couche de cellules, et que ce feuillet dermique avait au contraire la plus grande ressemblance comme constitution avec l'ectoderme des Cœlentérés. J'ai donc considéré que l'ectoderme des Éponges était représenté par le feuillet dermique, mais j'ai assimilé à l'endoderme les porocytes, car la position externe des choanocytes dans la larve *parenchymula* m'a fait envisager le feuillet gastrique comme n'ayant pas son représentant chez les Cœlentérés.

Les constatations de M. PRENANT font tomber l'un des arguments essentiels qui me permettaient d'homologuer les porocytes à l'endoderme, à savoir leur dérivation de cellules épidermiques; comme les porocytes sont des amibocytes, il ne peut pas être question d'y voir des cellules endodermiques.

Où se trouve donc l'endoderme de Spongiaires? J'en reviens maintenant à l'opinion des auteurs qui ont précédé YVES DELAGE: l'endoderme est formé par les choanocytes; il est externe dans la larve *parenchymula*, il est interne chez l'adulte, comme chez les Cœlentérés, où il est déjà interne dans la larve *planula*. N'oublions pas que le terme d'endoderme a été appliqué par ALLMAN au feuillet des polypes, formé d'une couche de cellules, qui tapisse la cavité digestive; l'endoderme des Spongiaires est le feuillet formé d'une couche de cellules qui tapisse aussi la cavité digestive.

Je vais m'efforcer de démontrer cette interprétation en reprenant tout le problème des relations des Éponges et des Polypes.

* * *

Il n'y a lieu évidemment de rechercher des homologies entre les Spongiaires et les Cœlentérés qu'à la condition d'admettre que ces deux groupes descendent d'un seul et même ancêtre Protozoaire, que les Spongiaires sont donc des Métazoaires au même titre que les Cœlentérés et leurs descendants les Cœlomates. Et s'il en est ainsi, les Éponges sont primitives par rapport aux Polypes puisqu'elles n'ont ni cellules musculaires ni cellules nerveuses.

Ceux d'entre les zoologistes qui ont considéré les Spongiaires comme étant des Parazoaires, c'est-à-dire comme n'ayant pas de relations directes avec les Cœlentérés, n'ont jamais apporté d'argument bien sérieux en

faveur de leur manière de voir. Au contraire, tout concourt à nous faire penser que l'Éponge et le Polype sont de même souche, car l'une et l'autre ont en commun un système respectable de caractères, parmi lesquels il en est d'absolument originaux.

Tout ce qu'il y a d'essentiel dans la nature de leurs cellules, dans le cycle biologique de leurs gonocytes, dans leur morphologie se retrouve à la fois chez les Spongiaires et chez les Cœlentérés.

Cellules sans chlorophylle et sans membrane véritable, à noyau se divisant par le procédé de la métamitose, avec disparition de la membrane et du nucléole et division d'un centrosome extranucléaire.

Pas de spores; hétérogamie; spermatozoïde très particulier; œuf amiboïde et cannibale; segmentation de l'œuf fécondé en embryon diploïde, la réduction chromatique différée jusqu'à la formation de gamètes naissant en tétrades, dans l'ovogénèse trois œufs sur quatre avortant sous forme de globules polaires.

Une larve pélagique *blastula* flagellée, se fixant par le pôle antérieur, agent de dispersion.

Organismes immobiles, bourgeonnant, creux, chaque unité morphologique de la colonie avec un orifice au pôle opposé au pôle de fixation, la paroi formée de deux feuillets, un interne, d'une seule couche de cellules flagellées digérantes, un externe constitué d'un épiderme épithélial et squelettogène et d'un mésenchyme dans lequel se trouvent les gonocytes.

Il me paraît impossible de supposer que tant de caractères communs, et surtout cette morphologie si spéciale, aient pu apparaître par convergence indépendamment chez les Eponges et chez les Polypes. Nous allons voir au surplus qu'un seul et même type de Protozoaire a pu donner naissance aux unes et aux autres.

* * *

Deux hypothèses ont été faites sur l'origine des Métazoaires, l'hypothèse coloniale qui admet comme ancêtre un Protozoaire unicellulaire et uninucléé ayant par division engendré l'être multicellulaire, et l'hypothèse plasmodiale dérivant le Métazoaire d'un Protozoaire multinucléé dont la croissance aurait amené une division en cellules *a posteriori*.

La seconde hypothèse, mise en avant par A. SEDGWICK et soutenue par YVES DELAGE⁽¹⁾, ne repose que sur des considérations purement théoriques; elle n'est pas appuyée par le mode de formation de l'embryon chez les

(¹) DELAGE (Y.). — *La conception polyzoïque des êtres* (REV. SCIENT., série 4, vol. 5. 1896).

Métazoaires primitifs, Spongiaires et Cœlentérés; elle n'est pas appuyée non plus par l'existence de Protozoaires suggestifs, car ni *Pelomyxa*, ni *Salinella*, en supposant que ce dernier organisme existe réellement, ce qui est plus que douteux, ne peuvent être considérés comme étant sur le chemin qui a conduit aux Métazoaires.

L'autre hypothèse à laquelle sont ralliés la plupart des zoologistes, est bien plus en harmonie avec tous les faits connus. Elle suppose que le Métazoaire doit sa condition multicellulaire au maintien en association de Protozoaires unicellulaires et uninucléés qui ne se seraient point dispersés lors de leur division.

Nous connaissons des Protozoaires multicellulaires à cellules non différenciées : tous procèdent de formes que leur mode d'alimentation n'oblige pas à émigrer; aucun Protozoaire vagabond et vivant de proie ne donne naissance à des colonies; seuls des types à chlorophylle, des types parasites ou des types fixés à digestion vacuolaire et ayant alors des modes de préhension des aliments spéciaux ont formé des associations cellulaires.

Le Métazoaire n'a évidemment pas pour ancêtre un organisme parasite; aucun des êtres chlorophylliens de la nature actuelle ne peut être considéré comme lui ayant donné directement naissance; le Métazoaire doit donc provenir d'un Protozoaire fixé.

Parmi les Protozoaires fixés nous n'avons le choix qu'entre des Infusoires et des Flagellates. Éliminons immédiatement les Infusoires; parmi les Flagellates il n'y a à prendre en considération que les Flagellates sans chlorophylle issus probablement polygénétiqnement des Chrysomonadines, les Amphimonadines, les Monadines, les Bicœcines et les Craspédomonadines.

Ni les Amphimonadines, ni les Monadines, ni les Bicœcines n'ont une structure qui s'accorde avec la cellule des Métazoaires. Il ne reste donc plus que les Craspédomonadines.

Or des faits positifs, et non plus un simple raisonnement, nous amènent aussi à conclure que les Métazoaires ne peuvent provenir que du groupe des Craspédomonadines.

C'est la présence de chaonocytes chez les Spongiaires, c'est la structure si originale du spermatozoïde des Métazoaires, qui nage avec le fouet en arrière, comme une Craspédomonadine, c'est enfin l'existence de Craspédomonadines multicellulaires, et avant tout de *Proterospongia*.

Des diverses Craspédomonadines coloniales que nous connaissons, il faut en effet écarter les formes qui possèdent soit des cellules à deux collerettes, soit des cellules pédonculées, soit des cellules renfermées dans une coque. Il ne reste que *Proterospongia*, ressemblant précisément au type Métazoaire par la dispersion de ses cellules dans une mésoglée

gélatineuse et par une différenciation probable en cellules flagellées périphériques à collerette et en cellules amiboïdes internes.

* * *

Le Métazoaire diffère essentiellement de la Craspédomonadine par son mode de reproduction; chez cette dernière, le seul procédé de multiplication connu est la division longitudinale de la cellule, et dans les associations, les individus se dispersent pour aller coloniser ailleurs. Nous ignorons malheureusement tout de la reproduction chez *Proterospongia*.

Le Métazoaire n'a pas de spores; il est hétérogame, et son œuf fécondé se segmente en un embryon diploïde qui en principe sort de l'œuf sous la forme d'une larve pélagique, la *blastula*.

Il est possible que les spermatogonies et les oogonies ont d'abord été des spores émigrantes; la vie multicellulaire favorisant l'accumulation de réserves, les spores auront pu s'en charger, mais cela aux dépens de leur mobilité. La segmentation de la spore, donnant lieu à la formation hâtive d'une colonie pouvant émigrer sous forme de larve, aura compensé la perte de la dissémination primitive.

D'autre part ce que nous savons aujourd'hui de la fécondation chez les Métazoaires montre qu'il y a une limite à l'accumulation de réserves dans une cellule reproductrice agame; celle-ci ne peut plus à un moment donné se segmenter sans l'intervention d'un agent excitant; l'on conçoit dès lors la transformation des spores en gamètes, en hétérogamètes, les spores se différenciant en spermatogonies et en oogonies, la fécondation rendant l'organisme diploïde, la réduction chromatique apparaissant au moment d'une nouvelle fécondation se faisant maintenant entre les cellules nées de la réduction, spermatozoïde et œuf, enfin, grâce à la fécondation, l'oogonie pouvant entrer maintenant dans une phase de grand accroissement.

Ces suggestions nous permettent d'arriver à cette conclusion importante: la larve des Spongiaires et des Cœlentérés est une véritable larve, c'est-à-dire une forme adaptée momentanément à un milieu qui n'est point celui de l'adulte ancestral, une phase de dissémination d'un type fixé dérivant lui-même d'un Protozoaire fixé. En d'autres termes, la *blastula*, la *parenchymula* et la *planula*, qui ne capturent point de nourriture d'ailleurs, ne sont pas des formes rappelant un ancêtre pélagique des Métazoaires; le Métazoaire n'est pas un organisme fixé qui serait devenu pélagique puis se serait de nouveau fixé; l'Éponge et le Polype étaient déjà fixés quand ils étaient au stade de Craspédomonadine, leur larve est une intercalation dans leur cycle historique. C'est sur l'adulte qu'à dû

porter l'évolution, et c'est secondairement que la larve, par accélération, a dû en être affectée.

* * *

Dans *Proterospongia* c'est à la surface du corps que se trouvent les cellules qui capturent les aliments et qui sont digérantes, l'organisme étant massif.

Chez le Métazoaire, l'organisme est creusé d'une cavité qui est digestive. Je me permets de rappeler ici les considérations que j'ai fait valoir jadis pour admettre que cette cavité avait dû commencer par être une cavité génitale et que son orifice devait avoir été en principe un gonopore ⁽¹⁾.

Chez les Protozoaires pluricellulaires, quand il y a une différenciation cellulaire, l'on trouve des somatocytes et des gonocytes; les gonocytes si l'organisme est massif, abandonnent la périphérie et se développent à l'intérieur du corps. C'est ce que l'on voit chez *Volvox* où les gonocytes quittent le blastoderme et évoluent dans le blastocœle. Quand ils sont mûrs, ils sortent de l'organisme maternel en se perforant chacun un orifice propre. Nous pouvons supposer que chez le Métazoaire ancestral, les gonocytes, rassemblés dans le blastocœle, soient sortis tous par un même orifice opposé au pôle de fixation; nous pouvons aussi admettre que des cellules aient quitté ce blastoderme et soient devenues des somatocytes internes servant de gangue aux gonocytes: nous arriverions ainsi à un type offrant à la surface un feuillet formé de cellules flagellées et digérantes, ce feuillet entourant un massif de cellules (gonocytes et somatocytes) creusé d'une cavité, le gonocœle, limitée par des somatocytes et s'ouvrant par un gonopore.

Dans l'Éponge, l'oscule est un gonopore; le spongocœle est un gonocœle puisqu'il reçoit les larves qui se sont développées dans le blastocœle; le spongocœle est même creusé dans le massif des porocytes, qui en tant qu'amibocytes sont des cellules sœurs des gonocytes.

Dans l'embryogénie de *Clathrina blanca* étudiée par MINCHIN, nous trouvons une *blastula* émigrante à cellules flagellées; de bonne heure au pôle postérieur se différencient deux cellules blastodermiques qui pénètrent dans le blastocœle et s'y multiplient pour donner les archéocytes (gonocytes et amibocytes + porocytes); une seconde rentrée dans le blastocœle, celle-ci multipolaire, fournit les futures cellules épidermiques de l'adulte d'où proviendront les scléroblastes; nous sommes arrivés à la larve *parenchymula*, didermique, à feuillet externe formé d'une couche de cellules flagellées, à feuillet interne mésenchymateux.

⁽¹⁾ LAMERRE (AUG.), — *Éponge et Polype* (ANN. SOC. ZOOLOG. BELG., XLIII, 1908. — ARCH. DE BIOLOGIE, XXIV, 1908).

La larve se fixe par l'extrémité antérieure; une cavité apparaît dans le massif interne, le spongocœle, limité par les porocytes, l'oscule se perforé au pôle supérieur, correspondant au pôle postérieur de la larve; alors les cellules flagellées, restées à la surface les dernières, passent à l'intérieur du massif mésenchymateux et viennent se placer à la surface du spongocœle, en prenant l'aspect de choanocytes, les cellules épidermiques sont mises à découvert et deviennent externes.

Appelons feuillet gastrique le revêtement de choanocytes et feuillet dermique tout le reste, c'est-à-dire l'ensemble de l'épithélium épidermique et du mésenchyme renfermant les scléroblastes et les archéocytes : dans la larve, le feuillet gastrique est externe, le feuillet dermique interne, chez l'adulte, les rapports sont renversés, le feuillet gastrique étant venu revêtir la cavité génitale creusée primitivement dans le massif des gonocytes et devenue secondairement cavité digestive.

Chez *Proterospongia*, il nous est permis d'appeler feuillet gastrique le revêtement de choanocytes qui est à la surface et feuillet dermique les cellules internes : le feuillet gastrique de la larve *parenchymula* est à la surface comme chez *Proterospongia*, mais chez l'Éponge adulte il est allé se placer intérieurement.

Partant de *Proterospongia*, l'évolution de l'Éponge s'est faite en deux étapes :

1° Forme creusée dans le feuillet dermique d'une cavité génitale s'ouvrant par un oscule, avec le feuillet gastrique à la surface du corps;

2° Forme dans laquelle les choanocytes sont allés se placer sur la paroi de la cavité génitale, devenant digestive, les pores inhalants percés dans les porocytes permettant l'apport dans la cavité interne d'eau (et d'aliments) sortant par l'oscule.

Chez le Polype Hydroïde, l'adulte offre : 1° Un feuillet interne, l'endoderme, formé d'une couche de cellules flagellées tapissant une cavité digestive s'ouvrant par un blastopore qui est à la fois exhalant et inhalant; 2° un feuillet externe, l'ectoderme, comprenant un épiderme squelettogène et un mésenchyme renfermant les gonocytes et les cellules nerveuses.

Comparé à l'Éponge adulte, le Polype adulte est conformé exactement de la même manière : l'endoderme de l'un correspond au feuillet gastrique de l'autre, l'ectoderme du Polype a la constitution du feuillet dermique de l'Éponge.

Dans la *planula* du Polype, l'ectoderme est externe, l'endoderme interne, c'est-à-dire que les deux feuillets occupent déjà la position respective qu'ils offrent chez l'adulte. J'y vois simplement une accélération du phénomène présenté par les Eponges.

La blastula du Cœlentéré est recouverte d'un blastoderme flagellé dans lequel se trouvent en germe toutes les cellules futures de l'adulte; il se produit successivement deux rentrées de cellules : la première est celle des cellules endodermiques, de telle façon que reste à la surface de la *planula* le futur ectoderme; plus tard de la couche externe de la *planula* se détache le mésenchyme ectodermique comprenant les cellules indifférentes qui deviennent reproductrices ou nerveuses, et ce qui reste à la surface constitue l'épiderme.

Tout ceci a été bien établi par les études de A. BRAUER⁽¹⁾ sur l'Hydre et d'autres Hydroides.

Dans la larve des Cœlentérés, il y a simplement un changement dans l'ordre des rentrées cellulaires qui se font dans la larve des Éponges; les cellules endodermiques ou gastriques quittent les premières le blastoderme, de sorte que l'ectoderme reste à la surface; la rentrée des cellules correspondant aux archéocytes, les cellules indifférentes, se fait en dernier lieu. Je le répète, c'est un phénomène d'accélération, l'endoderme prenant d'emblée sa position interne.

Chez *Proterospongia*, l'endoderme est à la surface; chez les Éponges il est resté à la surface dans la larve *parenchymula*, mais il devient interne chez l'adulte; chez les Cœlentérés, l'endoderme est à la surface de la *blastula*, confondu avec l'ectoderme dans le blastoderme, mais il devient immédiatement interne dans la *planula*, occupant ainsi la place définitive qu'il aura chez l'adulte.

Il n'y a de renversement des feuillets ni chez l'Éponge ni chez le Polype, mais chez tous les Métazoaires c'est secondairement que l'endoderme est devenu interne.

Éponge et Polype sont au fond exactement semblables, et l'on pourrait concevoir le Polype comme issu d'une Éponge très primitive.

L'oscule doit être homologué au blastopore, car ces deux orifices occupent la même position morphologique, au pôle opposé au pôle de fixation, au pôle postérieur de la larve. Cette homologie a été méconnue et pendant longtemps le Spongiaire a été mal compris car l'on prenait comme base d'interprétation l'embryogénie du genre *Sycon*, plus évolué que le genre *Clathrina*.

Chez *Sycon*, comme aussi chez *Oscarella*, il y a un phénomène d'accélération embryogénique analogue, mais analogue seulement, à ce qui se passe dans la gastrulation par embolie chez certains Cœlentérés et chez les Cœlomates.

Dans la *blastula* des Cœlentérés, la rentrée de l'endoderme peut se

(1) BRAUER (A.) — *Ueber die Entwicklung von "Hydra"* (ZEITSCHR. WISS. ZOOL., 52, 1891).

faire soit par émigration multipolaire ou délamination, soit par émigration unipolaire, les cellules endodermiques se détachant du pôle postérieur, futur emplacement du blastopore; dans l'embolie, les cellules endodermiques localisées aussi sur l'hémisphère postérieur de la *blastula*, sont refoulées ensemble sans cesser de constituer un épithélium.

Dans l'*amphiblastula* de *Sycon*, les cellules endodermiques flagellées, futurs choanocytes, sont localisées sur l'hémisphère antérieur, les cellules ectodermiques granuleuses sur l'hémisphère postérieur; c'est l'inverse de ce que l'on observe chez les Cœlentérés et chez les Cœlomates; la larve se fixe toujours par le pôle antérieur, et il y a embolie de l'endoderme lors de cette fixation; il en résulte la formation d'un orifice, destiné à se fermer, que l'on a homologué au blastopore parce qu'il met la cavité archentérique en communication avec l'extérieur; mais ce n'est pas l'orifice homologue au blastopore, puisqu'il est situé au pôle antérieur de la larve; le véritable homologue du blastopore est l'oscule qui apparaît au pôle opposé au pôle de fixation, comme le blastopore des Cœlentérés, c'est-à-dire au pôle postérieur de la larve.
