

BULLETIN

DU

Musée royal d'Histoire
naturelle de Belgique

Tome XIX, n° 16.

Bruxelles, mars 1943.

MEDEDEELINGEN

VAN HET

Koninklijk Natuurhistorisch
Museum van België

Deel XIX, n° 16.

Brussel, Maart 1943.

L'EMBRYOLOGIE DES ÉPONGES,

par Paul BRIEN (Bruxelles).

La structure didermique des *Spongiaires* paraît unanimement admise et, sans qu'il soit question d'incorporer cet embranchement à celui des *Cœlentérés*, on est autorisé à concevoir l'homologie des feuillettes entre ces deux groupes de *Métazoaires*. Cette opinion correspond à celle de E. HAECKEL, elle fut reprise plus tard par Aug. LAMEBRE (13) en son Précis de Zoologie et, plus récemment, défendue par O. DUBOSCQ et O. TUZET (5, 6). Chez les éponges le feuillet endodermique ou gastrique est représenté par la couche choanocytaire, les tubes ou les corbeilles vibratiles. Le feuillet ectodermique constitue le mésenchyme enveloppant, en fait, toute la masse de l'éponge, son système aquifère et son squelette. Mais l'embryologie des éponges est restée plus déconcertante depuis que Y. DELAGE (3) décrivit, le premier, ce qui devait être appelé le *renversement* ou l'*inversion des feuillettes*. Cette idée avait déjà été émise par BALFOUR, mais Y. DELAGE (4) en crut démontrer la réalité au cours de la métamorphose des larves des éponges Céractinelles. Cette originalité dans l'embryologie des éponges paraissait suffisante à Y. DELAGE pour justifier leur séparation de l'ensemble des Métazoaires, sous le nom d'*Enantizoa*.

Les conclusions extrêmes de Y. DELAGE ne furent pas acceptées; cependant les zoologistes qui ont apporté les contributions les plus importantes à l'embryologie de ce groupe, O. MAAS (17-18) et E. A. MINCHIN (26) notamment, ayant confirmé les

observations de Y. DELAGE, le rapprochement des Spongiaires et des Cœlentérés est resté toujours discuté, en tout cas réticent.

Depuis quelques années, de nouvelles recherches ont mis en doute la conception d'un renversement des feuillettes au cours de la métamorphose des éponges. Plus exactement, tout en reconnaissant la réalité des faits, en tant que processus de développement, elles ont cherché à en découvrir la vraie signification dans le cadre normal de l'embryologie des Métazoaires [P. BRIEN (1), O. DUBOSCQ et O. TUZET (5, 6), P. BRIEN et H. MEEWIS (2), E. KORSCHULT (12)]. Il est en effet possible de concevoir l'uniformité réelle des diverses embryogénèses chez les éponges, d'en établir les similitudes avec celles des Métazoaires et de décrire le prétendu renversement des feuillettes comme l'aspect particulier de la gastrulation normale, c'est-à-dire la mise en place des éléments embryonnaires avant que ne commence l'organogénèse proprement dite. Tel est l'objet des réflexions contenues dans cette note et que les circonstances m'ont amené à poursuivre, grâce à l'accueil que j'ai reçu avec tant d'amabilité au Musée royal d'Histoire naturelle, par son Directeur, M. le Professeur V. VAN STRAELEN et par M. le Docteur E. LÉLOUP, chef du Service des Invertébrés récents.

*
*
*

Afin de mieux situer le problème embryologique des éponges, qu'il me soit permis de rappeler les grands groupes qui composent leur embranchement. On sait qu'il est représenté par deux classes fondamentalement distinctes : les *éponges calcaires* et les *éponges acalcaires*. Les *Calcaires* dont le squelette est formé de spicules calcaires se divisent en *Homocœles* et *Hétérocœles* et ont des structures qui peuvent se ramener à celle de l'Ascon. Ce sont les éponges les plus primitives.

Les *Acalcaires* sont beaucoup plus disparates. Leur structure fondamentale toujours leuconoïde peut s'expliquer à partir d'un stade jeune, momentané, le Rhagon syconoïde. Elles sont donc incontestablement dans un plan morphogénétique supérieur à celui des *Calcaires*. On y reconnaît des types d'éponges très différentes. Celles dont le squelette est constitué de spicules parmi lesquels les spicules à 3 axes (triauxones) et 6 rayons (Hexactines) sont les plus caractéristiques. Ce sont les *Hexactinelles*, les éponges les plus belles et le plus remarquables de tout l'embranchement. Aux *Hexactinelles* s'opposent tout un ensemble d'éponges à squelette siliceux ou corné que SOLLAS

appelle les *Demospongiae*. C'est le groupe le plus considérable. Il comprend les formes les plus diversifiées, les plus répandues, les plus connues et aussi les plus communes. En dépit de leur diversité, les *Demospongiae* constituent un phylum naturel. La base de ce phylum est représentée par des éponges *Tétraxones* possédant des spicules à 4 axes. Il comprend en outre les *Monaxones* dont les spicules sont à un seul axe (monactines ou diactines), les *Cétractinelles* dont les spicules monaxones, monactines ou diactines, s'enrobert dans de la spongine en faisceaux plus ou moins anastomosés, enfin les éponges cornées dont le squelette de soutien est constitué exclusivement de fibres de spongine anastomosée, c'est-à-dire les *Monocératines Dictyocératines*.

L'unité naturelle de l'ordre des *Demospongiae* se trouve parfaitement démontrée par l'anatomie comparée du système aquifère et du squelette, et les divers ordres que nous venons de signaler marquent les étapes morphogénétiques d'une évolution en quelque sorte orthogénétique.

Les *Tétraxones* les plus simples, les *Carnosa*, sont de petites éponges revêtantes à hypophare lacuneux basilaire. Elles n'ont pas de squelette (*Oscarella*) ou bien leur squelette est formé par de petits spicules très divers, mono-, di-, tri-, tétra-, polyactines, susceptibles d'être considérés tous comme des dérivés de microscières tétraxones (*Plakinidae*). Les *Tétractinelles* par contre sont les plus évoluées des Tétraxones. Elles sont globuleuses, l'hypophare lacuneux exhalant y est devenu central, les oscules apicaux. Le système aquifère y acquiert une symétrie rayonnée. Les spicules tétraxones constituent chez les *Tétractinelles* des mégasclères par allongement d'un rayon en rhabdome implanté dans le mésenchyme globuleux à la façon des épingles sur une pelote. Les rhabdomes sont d'ailleurs groupés en faisceaux rayonnants qui soutiennent le mésenchyme lacuneux et choanosomal, tandis que les cladomes formé des 3 autres rayons sont parallèles à la surface, supportent l'ectosome cortical ou émergent à sa surface.

Les éponges *Monaxones*, forment un groupe de transition entre les *Tétractinelles* et les éponges pourvues de spongine. Les mégasclères dérivant des tétraxones sont devenus monaxones, monactines ou diactines. Les unes sont globuleuses et d'une structure fort semblable à celle des *Tétractinelles* auxquelles elles sont rattachées par certains auteurs (HENTSCHEL). D'autres au contraire se rapprochent par leur structure, leur aspect et la réduction de leurs mégasclères, des éponges à spongine.

auxquelles elles sont incorporées (*Monaxonida*, O. RINDLEY et A. DENDY). Ces hésitations montrent, en tout cas, qu'elles sont bien intermédiaires entre ces deux types d'éponges, qu'elles constituent, entre elles, un palier morphogénétique. On peut les considérer en un ordre distinct [*Monaxones* (Hadromerines) E. TOPSENT].

Les éponges à spongine sont de deux types. Celles dont les fibres de spongine enrobent les spicules siliceux monaxones. Ce sont les *Céractinelles* [Monaxonidae-Halichondrines (VOSMAER)]. Les autres sont privées de spicules siliceux propres : ce sont les *Monocératines Dictyocératines* (E. A. MINCHIN). On réunit parfois ces deux types sous le nom de *Cornacuspongiae* (VOSMAER). Sans doute est-il parmi les éponges dites *Monocératines Dictyocératines*, des genres pourvus de spicules propres comme le sont les *Céractinelles*; ceci démontre la parenté incontestable entre ces deux groupes et peut justifier leur réunion. Cependant il reste assez de caractères importants pour en constituer un ordre indépendant et l'on peut invoquer notamment la structure même de leurs fibres cornées, la faculté qu'ont ces dernières d'enrober les corps étrangers (grains de sable, spicules d'autres éponges, radiolaires, foraminifères), remplaçant, en quelque sorte, les spicules initiaux qui s'y trouvaient chez les *Céractinelles*. En résumé l'évolution du phylum des *Demospongiae* présente 4 paliers morphogénétiques qui peuvent caractériser 4 ordres distincts : les *Tétraxones*, les *Monaxones*, les *Céractinelles*, les *Monocératines*.

Mais parmi les éponges Acalcaires, outre ces deux grands groupes homogènes et naturels, Hexactinelles et Demospongiae, il existe d'autres éponges cornées d'une position phylogénétique difficile, ce sont les *Dendrocératines* ainsi appelées par E. A. MINCHIN parce que chez certaines d'entre elles, le squelette est constitué de fibres cornées, non anastomosées, mais ramifiées en buisson. Ce caractère cependant ne se retrouve pas chez toutes les éponges dites *Dendrocératines*. D'autre part, considérant la structure de leur système aquifère et la grandeur des corbeilles vibratiles plus ou moins tubuleuses, R. LEXDEFELD (14) les appela *Hexacératines*, voulant ainsi souligner le rapprochement de ces éponges à fibre cornée des éponges siliceuses *Hexactinelles*. Ce rapprochement paraissait se confirmer du fait que dans un genre de *Dendrocératines*, les *Darwinella*, il existerait des spicules cornés à 3 axes et à 6 rayons comme si dans ces spicules, la spongine s'était substituée à la silice. Mais E. TOPSENT (35), à la suite de E. A. MINCHIN, eut

raison de contester la parenté supposée entre les *Dendrocératines* et les *Hexactinelles*. Les spicules cornés des *Darwinella* sont polyactines et les spicules à 6 branches sont loin d'être les plus fréquents. Les caractères de convergence entre ces deux groupes ne sont pas suffisants pour en justifier la parenté. La ressemblance des *Dendrocératines* avec les *Monocératines* est tout aussi illusoire. Leur squelette de spongine y est d'une tout autre conformation. Il ne paraît pas avoir été préparé par un squelette siliceux comme l'est celui des *Monocératines*. La position des *Dendrocératines* reste donc très énigmatique. En outre ce groupe est hétérogène. On y range des éponges sans squelette et mal connues encore dont les *Halisarca*, les *Bajulus*. Les *Aplysilla*, *Dendrilla*, *Darwinella* sont incontestablement voisines et peuvent être réunies en une famille, celle des *Darwinellidae* à laquelle TOPSENT ajoute une éponge sans squelette : les *Hexadella* et un genre à fibre réticulée les *Megalopastas*. A cette première famille s'opposent des éponges très différentes, par leur structure et leur squelette très anastomosé : les *Janthella* que Y. DELAGE préconisait d'élever au rang d'une famille, les *Janthellidae* à laquelle E. TOPSENT ajoute les *Haddonella*. Enfin il faut encore tenir compte des éponges à fibre réticulée enrobant des corps étrangers, les *Plerophysillidae* (E. TOPSENT).

Tel est dans ses grandes lignes l'embranchement des éponges. En dépit des avatars qu'y apporta l'évolution du mésenchyme, du système aquifère, du squelette, les organismes sont formés de deux feuilletts homologues à ceux qui constituent le polype, ainsi qu'en témoignent l'Ascon chez les éponges Calcaires, le Rhagon chez les éponges Acalcaires.

*
**

Que connaît-on du développement embryonnaire des Eponges ? Après les brillants travaux de Y. DELAGE (3), O. MAAS (17-22) et E. A. MINCHIN (26), les recherches en ce domaine ont marqué une sorte de temps d'arrêt. De grandes lacunes subsistent donc en nos connaissances à ce sujet. Les éponges *Calcaires* furent les mieux étudiées et récemment encore O. DUBOSQ et O. TUZET (5, 6) leur consacrèrent deux mémoires remarquables et importants. Par contre, nous restons dans une ignorance déplorable pour ce qui concerne la reproduction, la gamétogénèse, la maturation, la fécondation, la segmentation chez les *Acalcaires* au sujet desquelles on ne peut signaler récemment que les recherches de M^{lle} O. TUZET (36, 37, 38) chez les *Cliona*

et les *Reniera*, de M^{lle} LEVEAUX (15, 16) sur les *Spongillidac*. Nous disposons pour l'embryogénèse des *Hexactinelles*, des études de IJIMA et de OKADA (28) sur *Vitrollula*, *Leucopsacus* et *Farrea*. Parmi les *Demospongiae*, les Tétraxones primitives, les *Carnosa*, nous sont bien connues grâce aux recherches de F. E. SCHULZE (30), K. HEIDER (9), O. MAAS (19 et 22) et M^{lle} H. MEEWIS (23). Mais on ne possède presque aucun renseignement précis concernant les *Tétractinelles* et les *Monaxones*. Les *Céractinelles* par contre ont fourni des indications importantes au sujet de la segmentation, des larves et de leur métamorphose [Y. DELAGE (3), O. MAAS (17, 18), R. EVANS (7), B. NODELKE (27), P. BRIEN et H. MEEWIS (2)].

En dépit des lacunes trop évidentes, le hasard des recherches nous permet cependant d'avoir des documents suffisants sur l'embryogénèse des plus primitives et les plus évoluées. Nous appuyant sur ce que nous apprennent ces formes extrêmes, il nous est possible de repenser, si l'on ose s'exprimer ainsi, l'embryologie des éponges sans crainte de commettre de trop graves erreurs d'interprétation.

Commençons par les *Demospongiae* où nous connaissons le développement des *Carnosa* et, d'autre part, celui de certaines *Céractinelles*. A l'exception des *Cliona*, le développement se poursuit dans le mésenchyme maternel, c'est-à-dire par une sorte de viviparisme. C'est sous la forme de larve nageante que la jeune éponge éclôt. Sans nous attarder à retracer les premiers stades embryonnaires : la formation de l'œuf, la polarité, sa segmentation totale, égale ou inégale, on peut dire que les *Demospongiae* donnent naissance à deux types de larves : l'*amphiblastula* et la *parenchymula*.

L'*amphiblastula* est la larve des Tétraxones *Carnosa* (*Oscarella*, *Plakina*). Elle nous fut décrite par F. E. SCHULZE (30), H. HEIDER (9), O. MAAS (19, 20, 22), M^{lle} MEEWIS (23). Elle correspond par sa structure, sa polarité, ses possibilités organogénétiques disposées le long de l'axe antéro-postérieur à la *Planula* des Hydroïdes (G. TEISSIER, 32). C'est une Cœloblastula, à cavité blastocœlienne spacieuse, libre, limitée par un feuillet monodermique, flagellé. Elle est ovoïde, sa polarité se manifeste par la forme légèrement dilatée au pôle antérieur, par sa pigmentation plus condensée au pôle postérieur. Un léger étranglement annulaire sépare la portion antérieure de la portion postérieure. Selon M^{lle} H. MEEWIS (23), les noyaux du blastoderme cilié de l'*amphiblastula* d'*Oscarella* sont plus serrés et plus nombreux au pôle antérieur qu'au pôle postérieur.

Enfin dans la région de l'étranglement, les noyaux possèdent un bâtonnet chromatique. Les bâtonnets nucléaires sont orientés de la même façon, leur extrémité proximale étant légèrement inclinée vers l'axe antéro-postérieur de la larve. Ces cellules particulières seraient peut-être sensorielles homologues aux cellules en croix décrites par O. DUBOSCQ et O. TUZET (5) dans l'amphiblastula des Calcaires ainsi que nous le rappellerons dans un instant. Enfin parmi les cellules de l'épithélium cilié on peut découvrir des cellules glandulaires (Fig. 1, A, I).

Cette amphiblastula après un certain temps de vie libre, se fixe par son pôle antérieur à tout support, voire même sur le film superficiel de l'eau de l'aquarium où elles viennent d'éclorre. Mais à ce moment, le pôle antérieur sur lequel l'amphiblastula se pose, s'affaisse et s'infléchit réalisant ainsi une gastrulation par invagination (Fig. 1, A II). La larve toutefois adhère au support par les bords blastoporaux. Sans entrer dans les détails, disons que ceux-ci se rapprochent par concrescence et insensiblement le blastopore se ferme. Sous le recouvrement périphérique de la portion postérieure, la portion antérieure de la larve actuellement infléchie, tend à délimiter une cavité interne complètement close que nous pouvons appeler cavité gastrique. La cavité blastocoelienne par contre est écrasée et réduite à une fente séparant le feuillet périphérique ectoblastique du feuillet gastrique endoblastique. Cette cavité blastocoelienne est bientôt envahie par des cellules venant de l'ectoblaste, formant le mésenchyme dont les éléments essentiels sont les collencytes, amaebocytes et scléroblastes. Chez *Plakina* cet envahissement du mésenchyme se réalise surtout par la région apicale. Ce tissu s'infiltré dans le feuillet gastrique qui se morcelle d'abord en deux moitiés prenant la configuration de deux croissants (Fig. 1, A III), puis en cupules, chacune étant l'ébauche d'une corbeille vibratile. Enfin dans ce mésenchyme envahissant, apparaissent des lacunes confluant en une cavité atriale plus ou moins régulière, limitée par des collencytes-pinacocytes et se mettant en rapport avec les corbeilles vibratiles. Ainsi se réalise le rhagon dont la structure de *Plakina* ou de *Oscarella* n'est qu'une complication par formation de diverticules inhalants périphériques et exhalants atriaux (Fig. 1, A IV).

Chez *Oscarella*, selon M^{lle} H. MEEWIS (23), l'épithélium apical s'affaisse réalisant d'emblée la cavité atriale irrégulière du rhagon tandis que les feuillets gastriques se morcellent en cupules ébauches de corbeilles vibratiles. Celles-ci se disposent autour

de la cavité atriale déjà ramifiée, tandis que des canaux inhalants dérivant de l'épithélium périphérique se constituent.

En résumé l'amphiblastula tout comme la planula présente conformément à la polarité extériorisée, deux portions à possibilités morphogénétiques différentes, mais inversement disposées : la portion postérieure ectoblastique et la portion antérieure endoblastique. Nous verrons par la suite que cette inversion peut, elle-même, s'expliquer. La métamorphose de cette larve au moment de la fixation consiste donc en une invagination de la portion antérieure endoblastique destinée à donner le feuillet gastrique choanocytaire. Tandis que la portion postérieure constituera l'épithélium périphérique, le mésenchyme et tout l'appareil aquifère.

Il en résulte que la métamorphose se confond parfaitement avec la gastrulation. Elle n'a pas d'autres signification que de mettre en place définitive des éléments larvaires avant que ne commence l'organogénèse proprement dite. Ainsi chez les *Tétraxones Carnosa* le développement embryonnaire présente une blastula et une gastrula fondamentalement identiques à celle des Métazoaires. Il ne s'en distingue que par l'orientation différente des localisations morphogénétiques selon l'axe antéro-postérieur, par la fixation de la gastrula sur son blastopore, la dislocation du feuillet gastrique et l'apparition d'un ecto-mésenchyme aquifère propre aux éponges.

*
**

La larve des *Céractinelles*, à son éclosion, est appelée parenchymula (Fig. 1, B I). C'est une larve oblongue ou ovoïde possédant un feuillet périphérique flagellé interrompu au pôle postérieur. La cavité interne est partiellement ou totalement occupée par un massif cellulaire de plus en plus dense dans la région postérieure. Ce massif est formé de collencytes, d'amaebocytes, enfin par des scléroblastes sécrétant des spicules de divers types et plus ou moins nettement orientés. Il est donc constitué par des éléments fondamentaux de l'ectomésenchyme de l'éponge et sont plus ou moins définitivement différenciés. Il est surtout abondant dans la région postérieure dont le pôle n'est pas revêtu par l'épithélium flagellé. Le pôle antérieur est parfois lui aussi dépourvu du revêtement cilié. Dans ce cas, il est formé de cellules qui se continuent avec les cellules du massif interne, c'est-à-dire avec les collencytes. Enfin dans l'épithélium cilié on trouve parfois des cellules glandulaires.

La parenchymula fut identifiée avec raison à une amphiblastula par MAAS (20). Elle ne s'en distingue en fait que par une accélération dans la différenciation postérieure de l'ectomésenchyme. En effet, la parenchymula est polarisée comme l'est l'amphiblastula. Comme cette dernière elle possède une région antérieure flagellée endoblastique et une région postérieure ectoblastique. Ces deux régions larvaires toutefois ne sont plus en continuité sous la forme d'un seul blastoderme. Mais la région ectoblastique postérieure, réalisant ses possibilités morphogénétiques, s'est développée et différenciée précocement en ectomésenchyme. Ce dernier pour se loger dans la larve nageante, n'a d'autre recours que d'envahir le seul espace libre, la cavité blastocoelienne, de l'arrière vers l'avant, partiellement ou complètement. Ainsi se réalise la parenchymula. Elle n'est pas autre chose qu'un amphiblastula ou l'ectomésenchyme postérieur s'est développé et où les deux régions à possibilités morphogénétiques, se sont emboîtées l'une dans l'autre.

Cette coenogénèse embryonnaire dont la parenchymula serait le résultat, se confirme par l'étude des stades de segmentation qui les préparent. Le développement y est considérablement contracté; le stade de blastula creuse qui caractérise la formation de l'amphiblastula est raccourci et même sauté. On ne trouve plus qu'une cavité blastocoelienne réduite chez *Myxilla*, partout ailleurs elle n'apparaît même plus. La segmentation est devenue fort inégale. Elle présente un revêtement antérieur de micromères qui très actifs recouvrent, par un phénomène d'épibolie, le massif postérieur de macromères. Ceux-ci se différencient sur place dans les éléments du mésenchyme tandis que les micromères périphériques prennent la forme de cellules flagellées.

Cette différenciation précoce de la région postérieure de la parenchymula et son développement, qui entraîne l'envahissement de la cavité blastocoelienne, n'est pas de nature à étonner quand on songe à l'importance que le mésenchyme acquiert de plus en plus dans l'histoire évolutive des éponges dont il constitue toute la masse, le squelette et les structures si compliquées du système aquifère.

*
**

La parenchymula étant ainsi comprise, il n'est pas difficile d'imaginer la seule chose qui puisse se produire lors de la gastrulation et de comprendre les processus de la métamorphose tels qu'ils nous sont connus par les travaux de O. MAAS (17, 18).

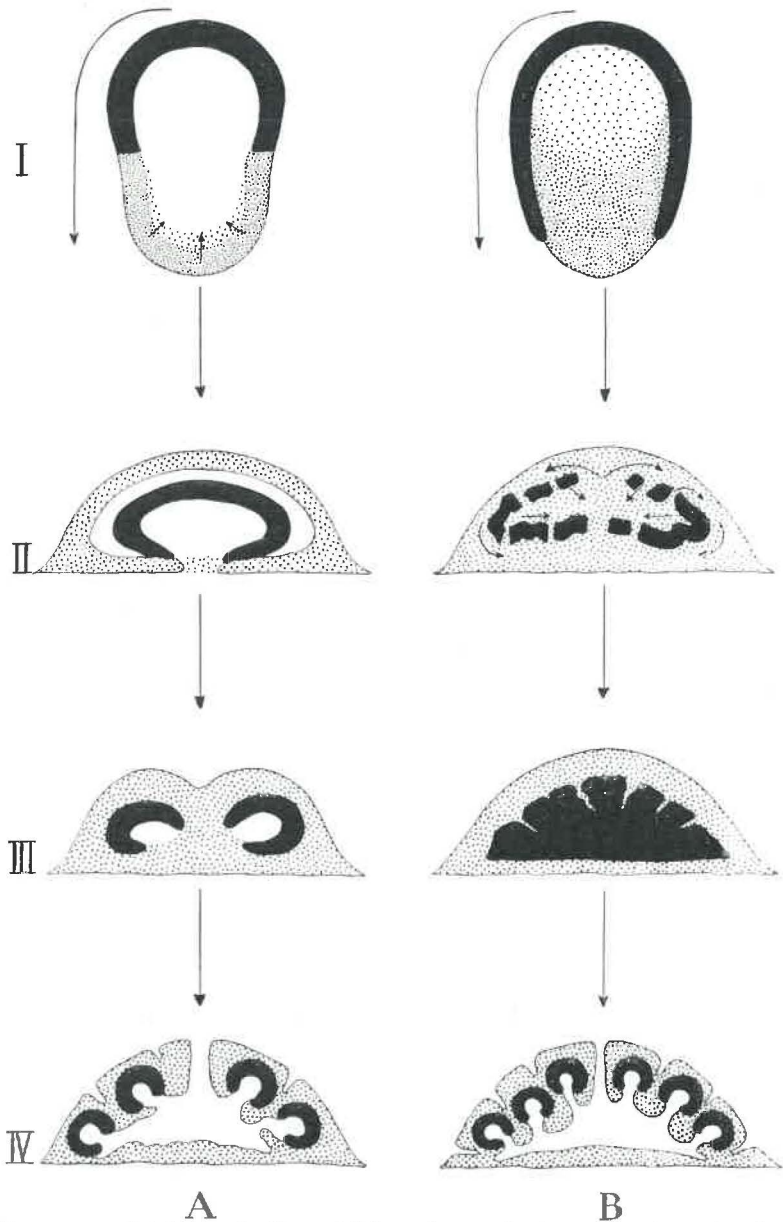


Fig. 1. — Schémas de l'amphiblastula et de la parenchymula des *Demospongiae* et de leurs métamorphoses.

A. — *Plakina et Oscarella* d'après F. E. SCHULZE, K. HEIDER, O. MAAS, H. MEEWIS.

B. — *Myxilla, Chalinula, Axinella, Clathria, Esperia*, d'après O. MAAS.

I : larves, II : gastrulation, III : morcellement du feuillet gastrique, IV : rhagon ou leucon.

La parenchymula se fixe par son pôle antérieur. Mais sa structure même contrecarre l'invagination gastruléenne typique de l'amphiblastula. Les cellules flagellées ne peuvent reprendre leur position définitive qu'en traversant l'ecto-mésenchyme que les hasards du développement a placé dans la cavité de la segmentation. L'invagination gastruléenne prend la forme d'une migration des cellules flagellées périphériques, isolées ou groupées (Fig. 1, B II). Le renversement des feuilletts dont Y. DELAGE (3) avait imposé la notion avec tant de force et de prestige au point qu'en dépit des faits eux-mêmes elle est restée longtemps classique, n'est que l'aspect altéré de l'invagination gastrique primitive. Il n'y a pas d'inversion de feuilletts, mais au contraire, par le chassé-croisé des éléments larvaires dont il vient d'être question, il s'agit de la mise en place normale des feuilletts embryonnaires comme elle se produit dans la gastrulation typique.

Dans ce chassé-croisé les éléments endoblastiques ne sont pas les plus actifs. Ils sont plutôt disloqués, recouverts, refoulés par les collencytes qui surgissent à la périphérie de la larve fixée.

La suite du développement nous confirme l'identité fondamentale entre la métamorphose de l'amphiblastula et celle de la parenchymula. Les cellules flagellées après avoir perdu leurs flagelles se sont groupées en un massif central, position homologue à celle qui résulterait de l'invagination gastruléenne de l'amphiblastula. Le massif central choanoblastique est d'abord recouvert par le mésenchyme ectoblastique. Des éléments de ce dernier l'envahissent et le disloquent comme ce fut le cas pour le feuillet gastrique de l'amphiblastula fixée. Le massif est réparti en petits agrégats dans le mésenchyme qui constitue toute la masse de l'éponge. Ces agrégats sont les ébauches des corbeilles vibratiles (Fig. 1, B III). Pendant que celles-ci se creusent et se différencient, dans les travées mésenchymateuses qui les enrobent de toute part, apparaissent les lacunes et canaux aquifères qui parachèveront le jeune leucon (Fig. 1, B IV). Ces processus correspondent en plus accéléré à ce qui se réalise dans l'édification du rhagon d'*Oscarella* et de *Plakina*. La métamorphose des parenchymula est essentiellement une gastrulation au déroulement altéré. Il n'y a donc pas de différence fondamentale, ni dans la structure, ni dans la gastrulation, entre la parenchymula et l'amphiblastula dont par ailleurs on a montré l'analogie avec les Coelentérés et les autres Métazoaires.

Une remarque reste à faire. Toutes les cellules flagellées de

la périphérie n'interviennent pas dans la constitution du feuillet choanosomial. Dans un jeune leucon, le nombre des choanocytes est inférieur à celui des cellules du feuillet périphérique. Une gastrulation s'accompagne d'une régression d'éléments larvaires. Chez *Oscarella*, M^{lle} H. MEEWIS (23) signale que les 2/3 des cellules flagellées s'histolysent. Selon les observations de Y. DELAGE, certaines d'entre elles chez *Reniera*, un grand nombre chez *Aphysilla*, sont phagocytées par les amaebocytes. Ceci veut dire que le feuillet périphérique antérieur de l'amphiblastula ne correspond pas simplement au feuillet endoblastique mais est en outre un organe larvaire cilié et vecteur. Or chez certaines

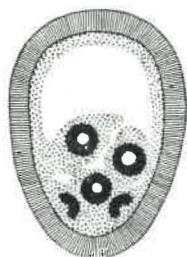


Fig. 2. — Larve de *Spongillidae* (P. BRIEN et H. MEEWIS).

Céractinelles, ce caractère larvaire de l'épithélium cilié s'accroît. La part qu'il prend dans l'édification des choanocytes diminue. Il en est particulièrement ainsi chez les *Spongillidae* où la parenchymula atteint le sommet de l'accélération embryonnaire (Fig. 2). Au cours de la segmentation, la séparation des éléments embryonnaires ectoblastiques et endoblastiques ne s'y produit pas comme dans une amphiblastula, ni comme dans la parenchymula de *Myxilla*, mais un peu à la façon du développement d'une gemmule. C'est-à-dire qu'au sein du massif mésenchymateux, des blastomères restés inactifs se divisent soudain en formant des agrégats de choanoblastes. Si bien que la parenchymula est, en fait, une petite éponge pourvue de tous ses éléments. Le feuillet cilié qui l'entoure sur toute sa surface devient inutile au cours de la métamorphose [P. BRIEN et H. MEEWIS (2)]. On constate d'ailleurs que les cellules flagellées périphériques, lorsqu'elles sont refoulées au milieu du mésenchyme, sont captées par les Amoebocytes qui s'en gorgent littéralement. Y. DELAGE (3) qui avait observé cette capture des cellules périphériques par les amaebocytes, l'interprétait comme une pseudo-phagocytose et un processus de charriage des cellules périphériques vers l'intérieur de l'éponge où elles seraient

libérées des amaebocytes. La phagocytose est bien réelle (NÖLDEKE, 27). Le feuillet cilié périphérique a perdu sa signification organogénétique pour ne conserver que sa fonction locomotrice larvaire. Il disparaît à la métamorphose. Il est possible que le développement des *Spongillidae* se retrouve chez d'autres Céractinelles (H. MEEWIS, 24, 25)).

Cette remarque n'était destinée toutefois qu'à montrer une phase plus accentuée de l'évolution de la parenchymula et conséquemment de la métamorphose. Elle ne doit pas nous faire oublier l'aspect fondamental de la larve et de la gastrulation chez les *Demospongiae* dont nous venons de souligner précisément l'unité et la similitude avec ce qui se produit chez les Métazoaires.

*
* *

Cette uniformité dans le développement embryonnaire des *Demospongiae* s'étend d'ailleurs aux *Eponges Calcaires* les plus primitives incontestablement de l'embranchement des Spongiaires.

La larve typique des *Calcaires* [*Homocoeles* (= *Leucosolenia*), *Hétérocoele* (*Sycandra*, *Grantia*)] est en effet une amphiblastula (Fig. 3, G I). Elle est ovoïde, constituée d'une portion antérieure de cellules flagellées fortement comprimées et à potentialité endoblastique et d'une portion postérieure de grosses cellules granuleuses destinées à former l'ecto-mésenchyme. A la limite de deux régions, il existe 4 cellules en croix, probablement sensorielles [O. DUBOSQ et O. TUZET (5, 6)]. Ces deux auteurs ont fait une étude très importante de la formation de l'amphiblastule des *Sycon* et *Grantia*. Elle dérive d'un œuf polarisé. Le long de son axe principal se dispose un hémisphère apical correspondant à la zone de pénétration du spermatozoïde et représentant le pôle ectoblastique et un hémisphère inférieur chargé de pigment mélanique et qui représente le pôle endoblastique. La segmentation aboutit à la formation d'un premier stade diploblastique formé de 8 cellules supérieures ectoblastiques et de 8 cellules à pigment mélanique, endoblastiques, flagellées sur la face interne. Par multiplication des cellules endoblastiques, il se constitue une blastule ouverte au niveau des cellules ectoblastiques supérieures. C'est la stomoblastule dans la cavité de laquelle sont orientés les flagelles. La bouche de la stomoblastule s'ouvre et la blastule se retourne en s'invertissant. La face interne devient externe, les flagelles sont orientés vers l'extérieur et en même temps le pôle ectoblastique devient postérieur tandis que

les cellules endoblastiques flagellées constituent le pôle antérieur. C'est l'amphiblastula (Fig. 3, C I). Cette excuvation de la stomoblastule est comparable à celle que l'on observe au cours du développement de la colonie des Volvocales qui d'un stade à flagelles internes passe à un stade à flagelles externes. Elle nous révèle aussi le mécanisme des changements d'orientation des deux régions morphogénétiques chez l'amphiblastule, l'endoblaste flagellé devenant antérieur, l'ectoblaste postérieure.

Pendant la nage l'hémisphère antérieur de petites cellules flagellées s'infléchit par une invagination gastruléenne pour devenir le feuillet gastrique, tandis que les grosses cellules granuleuses le recouvrent en feuillet périphérique [METSCHNIKOFF-F. E. SCHULZE (30), E. A. MINCHIN (26)]. Cette inflexion des cellules flagellées endoblastiques correspond à la vraie gastrulation. La pseudogastrulation que l'on observe parfois dans la formation de l'amphiblastula n'est qu'un stade sans importance ainsi que KEMMA (11) le faisait remarquer, et ainsi que O. DUBOSCQ et O. TUZET (5, 6) l'ont si nettement souligné. La larve se fixe par l'orifice d'invagination qui se resserre et se ferme (Fig. 3, C II), tandis que les cellules flagellées devenues internes se différencient en choanocytes autour d'une cavité gastrique. L'amphiblastula des *Calcaires* a donc fondamentalement la structure et le comportement de l'amphiblastula des *Carnosa*; elle en a la polarité, la différenciation selon l'axe antéropostérieur en deux régions ecto-mésenchymateuses et endoblastiques, enfin elle présente la gastrulation par invagination. Elle en diffère toutefois par un état de développement plus accéléré. La gastrulation se produit peu avant la fixation. L'amphiblastula n'est pas ciliée sur toute sa surface, mais uniquement dans la région antérieure endoblastique. Par contre la cavité blastocoelienne est réduite, la région postérieure étant constituée de grosses cellules, non flagellées et granuleuses. Autrement dit chez les *Carnosa* les deux régions de l'amphiblastula sont en continuité en un blastoderme simple et cilié autour d'une vaste cavité blastocoelienne et sont à peine distinctes morphologiquement; tandis qu'elles sont très fortement différenciées et très marquées dans l'amphiblastula des *Calcaires*. En somme l'amphiblastula des éponges calcaires est dans un état intermédiaire entre l'amphiblastula des *Tétraxones* et la parenchymula des *Céactinelles*.

Il faut signaler toutefois que certaines éponges calcaires homocoeles très primitives, les *Clathrina*, essaient non des amphiblastula mais des larves blastuléennes (Fig. 3, D Ia).

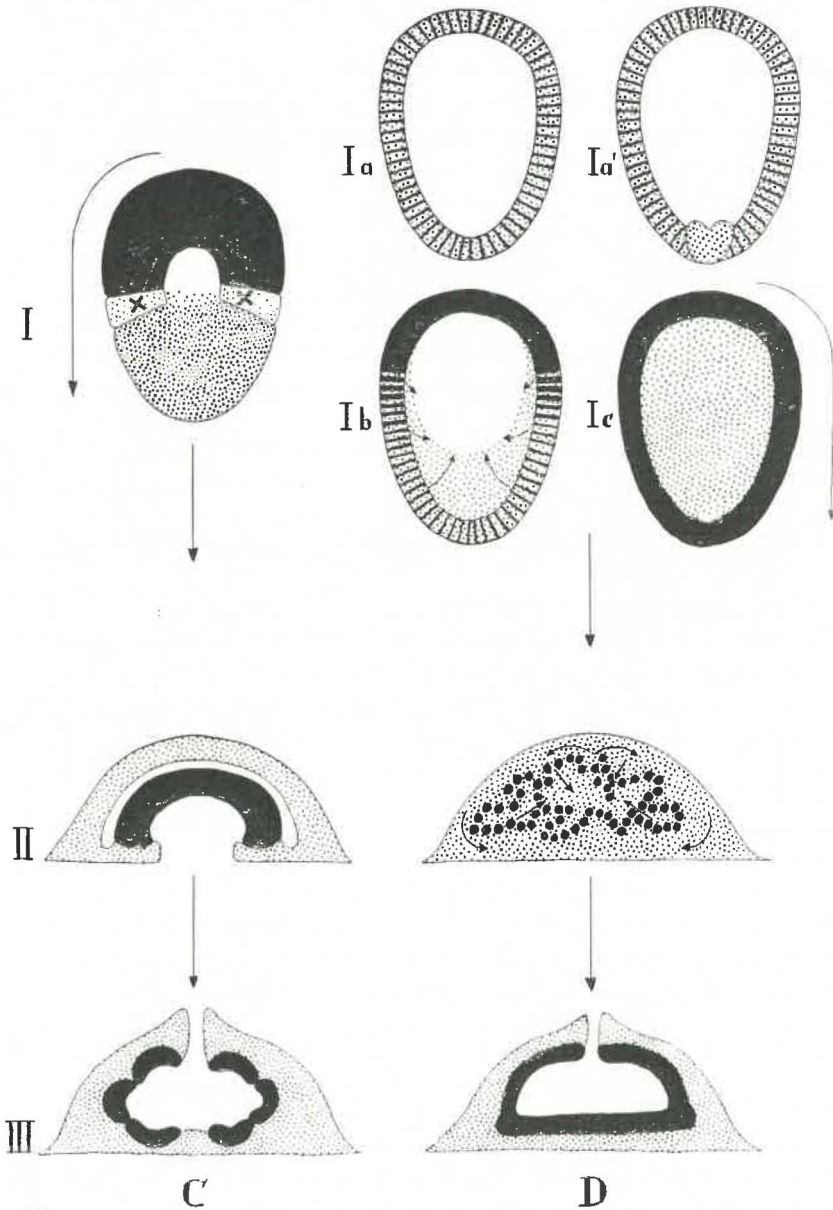


Fig. 3. — Schémas des larves des Eponges calcaires et de leurs métamorphoses.

C. — *Leucosolenia*, *Sycon*, *Grantia*, *Leucandra*, d'après F. E. SCHULZE, E. A. MINCHIN, O. SCHMIDT, O. MAAS, O. DUBOSCQ et O. TUZET.

D. — *Clathrina*, d'après E. A. MINCHIN.

I: Amphiblastula; Ia et Ia': Préamphiblastula de *C. reticulatum* et *C. blanca*; Ib, c: schémas représentant deux phases de la formation de la Parenchymula de *Clathrina*; II: gastrulation; III.: Sycon et Ascon.

Selon les observations de E. A. MINCHIN (26), cette larve est ellipsoïde, polarisée; son blastoderme est formé en toute son étendue de cellules cylindriques flagellées et entoure une grande cavité blastocoelienne entièrement libre (*Clathrina reticulum*, *C. cerebrum*) (Fig. 3, D Ia). La larve de *Cl. blanca* présente cependant à son pôle postérieur 2 ou 4 grosses cellules granuleuses non flagellées fort semblables aux cellules granuleuses de l'amphiblastula des *Leucosolenia* et des *Heterocoelae* (Fig. 3, D Ia'). Ces grosses cellules sont destinées à émigrer dans la cavité blastocoelienne. Selon E. A. MINCHIN (26), elles auraient la valeur de blastomères qui seraient appelés à donner les cellules sexuelles. Or chez les *Calcaires* il semble se confirmer que les cellules sexuelles dérivent des choanocytes. Il est donc plus probable que les cellules polaires granuleuses et non flagellées des *Clathrina blanca* sont des cellules à possibilités ectoblastiques comme celles des amphiblastula des *Hétérocoelae*. Pendant la vie libre de cette larve blastuléenne, se détachent de l'épithélium cilié, des cellules qui, perdant leur fouet, viennent remplir la cavité blastocoelienne pour y acquérir la potentialité ecto-mésenchymateuse. La blastula devient donc didermique et passe par un stade qui rappelle la parenchymula des *Céractinelles* (Fig. 3, D Ib et Ic). Il en résulte que l'épithélium cilié de la larve blastuléenne des *Clathrina* a gardé des potentialités presque totales puisqu'il donnera au stade didermique à la fois l'épithélium cilié périphérique endoblastique et les cellules ecto-mésenchymateuses internes. Cette équipotentialité du blastoderme cilié n'est cependant pas parfaite, car il peut exister des cellules polaires non flagellées et granuleuses, ensuite si la migration est multipolaire chez *C. blanca* et *cerebrum*, elle ne se produit cependant pas au pôle antérieur. Elle est par contre unipolaire postérieure chez *C. reticulum*. C'est-à-dire qu'après l'éclosion et pendant la vie libre, le blastoderme de la larve blastuléenne manifeste incontestablement la tendance à une polarité morphogénétique qui rappelle l'amphiblastula typique. La migration multipolaire ou unipolaire qui se produit dans la larve blastuléenne de *Clathrina* ne doit pas être confondue avec le même type de migration, mais à signification gastruléenne, que l'on observe chez les Hydroïdes. Dans ce dernier cas, en effet, il s'agit de cellules endoblastiques qui viennent se placer au centre de la larve pour y délimiter une cavité gastrique. Dans la larve blastuléenne de *Clathrina* il s'agit, au contraire, du parachèvement d'une larve avant que ne commence la gastrulation véritable au moment de la fixation. En fait le développement

embryonnaire de *Clathrina* est le plus dilaté qui soit chez les éponges. La larve naît sous la forme d'une blastula qui tend vers une amphiblastula, elle se trouve donc à un stade préamphiblastula. Le stade amphiblastula ne s'y réalise cependant que très imparfaitement. Il est même sauté, dépassé et par migration multi- et unipolaire des cellules blastodermiques, la larve devient didermique atteignant un stade, que l'on a appelé parenchymula, mais dans lequel cependant le tissu ecto-mésenchymateux n'a pas la différenciation des parenchymula vraies des *Céractinelles* (Fig. 3, D Ic). Par suite de la présence des cellules ecto-mésenchymateuses accumulées dans la cavité blastocoelienne, la gastrulation ne pourra s'y produire par simple invagination, mais tout comme pour les parenchymula des *Céractinelles*, par migration des cellules endoblastiques restées périphériques à travers l'ectomésenchyme (Fig. 3, D II). Les cellules endoblastiques devenues internes, tapisseront ensuite la cavité gastrique de l'Ascon (Fig. 3, D III).

CONCLUSIONS.

A. — Malgré les diversités des modes de développement des éponges, leur embryogénèse est parfaitement uniforme dans tout l'embranchement. La larve typique est une amphiblastula; on la retrouve chez les Eponges primitives, les *Tétraxones Carnosa*, les *Calcaires Homocoeles* et *Hétérocoeles*. La mise en place des éléments lors de la métamorphose s'y réalise fondamentalement par invagination gastruléenne. La différenciation ectoblastique de l'amphiblastula peut être plus ou moins fortement accentuée, et l'on connaît deux types d'amphiblastula, celle des *Tétraxones* qui paraît le plus simple, celle des Calcaires ou le pôle antérieur endoblastique seul est flagellé. Enfin l'amphiblastula des *Clathrina* tout en étant imparfaitement réalisée devient didermique, ou bien chez les *Céractinelles*, elle est pourvue d'un ectoderme mésenchymateux abondant et précocement différencié; elle est devenue parenchymula. Dans ces deux derniers cas, l'invagination gastruléenne est profondément altérée et remplacée par une migration des cellules ciliées périphériques à travers l'ectomésenchyme larvaire interne.

Les Spongiaires sont donc par leurs larves et leur gastrulation des Métazoaires au même titre que les Cœlentérés.

B. — L'embryologie des éponges n'en possède pas moins d'étonnantes originalités qui en trahit souvent la signification réelle.

Les deux régions formatrices des deux feuillets fondamentaux sont disposées dans l'amphiblastula différemment chez les *Spongiaires* et chez les *Cœlentérés*, puisque la région ectoblastique est au pôle postérieur, la région endoblastique au pôle antérieur. Mais l'inversion de la stomoblastula chez les Calcaires est de nature à nous en expliquer la raison. L'orientation de la larve est celle de l'œuf ayant pivoté de 180°. En fait l'ectoblaste correspond à la région apicale de l'œuf et au point de pénétration spermatique, l'endoblaste à la région inférieure de l'œuf, là où se sont accumulés les pigments mélaniques.

D'autre part, lorsque l'amphiblastula est modifiée, cette modification est toujours due au développement ou même à la différenciation très précoce des éléments ectoblastiques destinés à former l'ecto-mésenchyme. Ceux-ci pour se loger dans la larve nageante envahissent d'arrière vers l'avant la cavité blastocœlienne. Les cellules endoblastiques flagellées larvaires, les futurs choanocytes, restent au contraire périphériques pour ne prendre leur position interne qu'au moment de la gastrulation, c'est-à-dire de la métamorphose. Le développement, la différenciation précoce de l'ectomésenchyme, son activité envahissante dans le développement embryonnaire de la larve s'expliquent par l'importance énorme que ce tissu prend dans l'adulte où il constitue les structures les plus compliquées, les plus importantes. Le développement considérable que prennent les éléments ectoblastiques sous la forme de tissus mésenchymateux, différencie en effet les Eponges de tout le reste des Métazoaires où le feuillet ectodermique joue un rôle plus modeste. Il faut signaler toutefois, que chez les Cœlentérés, le feuillet périphérique forme parfois un ecto-mésenchyme qui est loin d'être négligeable et qui, chez les Hydroïdes en particulier, constitue une couche profonde cambiale de cellules à potentialités multiples.

De toute façon on constate, une fois de plus, chez les éponges, le retentissement de l'évolution des structures sur l'embryon qui leur donne naissance, et que c'est dans les stades embryonnaires que cette évolution s'inscrit d'abord, pour se manifester ensuite, dans l'adulte. Enfin si la gastrulation garde dans toute la série animale la même signification morphogénétique, la mise en place des éléments histogénétiques, les processus selon lesquels elle se déroule n'ont aucune généralité; ils varient d'un groupe à un autre et sont conditionnés par les particularités de l'embryon même.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1. BRIEN, P., 1932, *Contribution à l'étude de la régénération naturelle chez les Spongillidae*. (Arch. Zool. Exp. Gén., Tome 74.)
2. BRIEN, P. et MEEWIS, H., 1938, *Contribution à l'étude de l'embryogénèse des Spongillidae*. (Arch. Biol., T. XLIX.)
3. DELAGE, Y., 1892, *Embryogénie des Éponges*. (Arch. Zool. Exp. Gén., Tome 10.)
4. DELAGE, Y. et HÉROUARD, E., 1899, *Zoologie concrète, Mésozoaires et Spongiaires*. (Paris.)
5. DUBOSQ, O. et TUZET, O., 1937, *L'ovogénèse, la fécondation et les premiers stades du développement des Éponges Calcaires*. (Arch. Zool. Exp. Gén., Tome 79.)
6. — , 1942, *Recherches complémentaires sur l'ovogénèse, la fécondation et les premiers stades du développement des Éponges Calcaires*. (Arch. Zool. Exp. Gén., Tome 81.)
7. EVANS, R., 1899, *The structure and metamorphosis of the larva of Spongilla lacustris*. (Quart. Journ. Micr. Sc., vol. XVIII.)
8. GATENBY, J. B., 1927, *Further notes on the gametogenesis and fertilization of Sponges*. (Quart. Jour. Micr. Sc., vol. LXXI.)
9. HEIDER, K., 1886, *Metamorphose der Oscarella lobularis*. (Arch. d. Zool. Inst. Wien, 6 Bd.)
10. JÖRGENSEN, M., 1910, *Beiträge zur Kenntnis der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen (Sycconen)*. (Arch. Zellf., Bd. IV.)
11. KEMMA, A., 1907, *Les caractères et l'emplacement des Spongiaires*. (Ann. Soc. R. Zool. Malac. Belg., Vol. XLII.)
12. KORSCHULT, E., 1936, *Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Tier*. (Korschelt et Heider) Iena.
13. LAMÈRE, A., 1927, *Précis de Zoologie*. Vol. I, Bruxelles.
14. LENDENFELD (VON), R., 1889, *Monograph of the Horny Sponges*. London.
15. LEVEAUX, M., 1941, *Contribution à l'étude histologique de l'ovogénèse des Spongillidae*. (Ann. Soc. R. Zool. Belg., Tome LXXII.)
16. — , 1942, *Contribution à l'étude histologique de la spermatogénèse des Spongillidae*. (Ann. Soc. R. Zool. Belg., Tome LXXIII.)
17. MAAS, O., 1892, *Die Metamorphose von Esperia lorenzi*. (Mitt. Zool. Stat. Neapel, 10 Bd.)
18. — , 1894, *Embryonalentwicklung und Metamorphose der Cornacuspongien*. (Zool. Jahrb. Anat., 7 Bd.)
19. — , 1898, *Die Keimblätter der Spongien und die Metamorphose von Oscarella*. (Z. f. Wiss. Zool., 63 Bd.)
20. — , 1898, *Die Entwicklung der Spongien*. (Zool. Zbl., 5 Bd.)

21. MAAS, O., 1900, *Die Weiterentwicklung der Spongien nach der Metamorphose.* (Z. f. Wiss. Zool., 67 Bd.)
22. — , 1909 *Zur Entwicklung der Tetractinellidae.* (Verh. D. Zool. Ges., 19 Bd.)
23. MEEWIS, H., 1938, *Contribution à l'étude de l'embryogénèse des Myxospongidae (Halisarca lobularis).* (Arch. Biol., Tome I.)
24. — , 1940, *Contribution à l'étude de l'embryogénèse des Chalinidae: Haliclona limbata (Mont).* (Ann. Soc. R. Zool. Belgique, Tome LXX.)
25. — , 1941, *Contribution à l'étude de l'embryogénèse des éponges siliceuses.* (Ann. Soc. R. Zool. Belgique, Tome LXXII.)
26. MINCHIN, E. A., 1909, *Porifera, in Ray Lancaster: A Treatise on Zoology.* (London.)
27. NÖLDEKE, B., 1894, *Die Metamorphose des Süßwasserschwammes.* (Zool. Jahrb. Anat., 8 Bd.)
28. OKADA, Y., 1928, *On the development of a Hexactinellide Sponge, Farrea Sollasi.* (Journ. Fac. Sc. Univ., Tokio, 2 Bd.)
29. RINDLEY, O. et DENDY, Ar., 1887, *Report on the Monaxonida collected by H. M. S. Challenger during the years 1873-1876.* (London.)
30. SCHULZE, F. E., 1880, *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. Plakinidae.* (Z. f. Wiss. Zool., 34 Bd, 407-451.)
31. SOLLAS, W. S., 1888, *Report on the Tetractinellida collected by H. M. S. Challenger during the years 1873-1876.* (London.)
32. TEISSIER, G., 1931, *Etude expérimentale du développement de quelques Hydroïdes.* (Ann. Sc. Zool. France, 14.)
33. TOPSENT, E., 1894, *Etude monographique des Spongiaires de France. Tetractinellida.* (Arch. Zool. Exp. Gén., vol. 2.)
34. — , 1898, *Carnosa.* (Arch. Zool. Exp. Gén., vol. 3.)
35. — , 1895, *Dendrocératina.* (Arch. Zool. Exp. Gén., Tome 3.)
36. TUZET, O., 1930, *Sur la Spermatogénèse de l'éponge Reniera Simulans.* (C. R. Soc. Biol., vol. CIII.)
37. — , 1931, *Sur la fécondation de l'éponge Siliceuse Cliona viridis.* (C. R. Ac. Sc., Vol. CXCL.)
38. — , 1932, *Recherches sur l'histologie des éponges Reniera elegans et R. Simulans.* (Arch. Zool. Exp., Vol. LXXIV.)