

## QUATRIÈME LEÇON

SOMMAIRE. — Passage des unicellulaires aux métazoaires. — Esquisse de la théorie de la phagocytelle. — Protospongia. — Éponges : leur organisation. — Trois feuillets. — Nutrition des éponges. — Digestion intracellulaire. — Ablation des parties de l'éponge. — Division artificielle. — Introduction des corps piquants. — Utilisation des corps étrangers pour le squelette. — Sort des organismes pénétrés dans le corps des éponges. — Rôle de l'ectoderme dans la protection. — Comparaison avec les Myxomycètes. — Comparaison avec l'inflammation des vertébrés.

Passant au règne animal, nous devons avant tout noter ce fait regrettable que jusqu'à présent on ne connaît pas encore le mode par lequel les animaux polycellulaires, ou Métazoaires, sont dérivés des Protozoaires. La lacune entre les représentants les plus développés de ces derniers et les métazoaires les plus inférieurs est trop grande, et ne peut être comblée qu'à l'aide d'hypothèses, basées sur l'étude embryologique de différents animaux. Faisant abstraction de quelques groupes de parasites, qui ont sans doute perdu beaucoup de leurs traits primitifs (*Dicyémides*, *Orthonectides*), les Métazoaires les plus simples, comme les Éponges, sont déjà composés d'une multitude d'or-

ganes, disposés en trois feuillets bien connus : l'ectoderme, le mésoderme et l'entoderme. Pour se faire une idée d'un état plus primitif, il faut donc recourir aux embryons d'éponges et d'autres animaux inférieurs, tels que les méduses et leurs congénères. Ici on trouvera facilement des stades composés de deux feuillets, dont l'un présente une enveloppe générale de la larve, tandis que l'autre forme des cellules intérieures, groupées d'une façon différente. Tantôt ces cellules forment un amas solide, une sorte de parenchyme, composée d'éléments amiboïdes ; tantôt elles sont disposées régulièrement en une couche épithéliale, qui tapisse une cavité digestive. On a beaucoup discuté pour savoir laquelle de ces deux formes pourrait être considérée comme la plus primitive. Je pense que l'absence d'une cavité digestive, la forme irrégulière des cellules et une série de preuves tirées de la comparaison de l'embryogénie de beaucoup d'animaux inférieurs (dont je ne pourrai pas parler dans cet aperçu pathologique), permettent d'envisager le stade à parenchyme comme de beaucoup le plus primitif. C'est ce stade que j'ai désigné sous le nom de *Phagocytella* (1), à cause de la propriété des cellules de la couche inférieure d'englober différents corps solides, et surtout à cause du fait que cette couche sert à produire les cellules digestives de l'organisme complet. Elle engendre d'abord l'entoderme qui revêt le canal intestinal et ses appendices, et en outre la totalité ou une partie du mésoderme, qui renferme, lui

(1) Voir l'exposé de la théorie de la phagocytella dans mes *Embryologische Studien an Medusen*, Wien, 1886.

aussi, un grand nombre de cellules digestives ou *phagocytes*.

Le stade phagocytella peut se transformer facilement en stade *Gastrula* (1), possédant deux couches épithéliales, dont l'une représente la paroi de l'in-

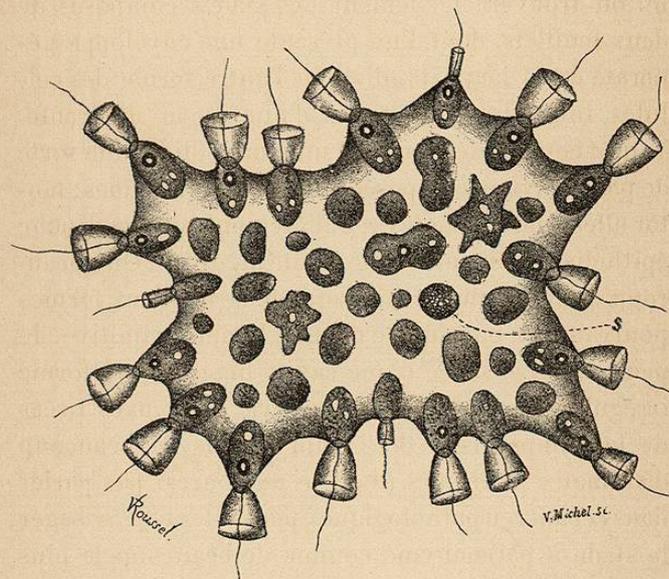


FIG. 22. — *Protospongia Hæckeli* (d'après SAVILLE-KENT).

testin primitif, qui s'ouvre par un orifice primordial, ou blastopore. Cette gastrula ouvre pour ainsi dire la voie à tous les métazoaires.

L'organisme de ces derniers, réduit à sa forme la plus primitive, celle de phagocytella, présente une analogie avec certains protozoaires coloniaux, dont

(1) Voir pour la théorie de Gastraea, HÆCKEL, *Gastraea-Theorie*. Iena, 1874.

les colonies sont constituées par deux espèces d'individus : les individus flagellés, formant une sorte de couche extérieure (fig. 22), et les individus amiboïdes, logeant dans la masse interne de la colonie. Les premiers correspondraient donc aux éléments de l'ectoderme, composé si souvent par des cellules flagellées, et les seconds formeraient une sorte de parenchyme intérieur, composé de cellules amiboïdes et en même temps phagocytes. Dans ces infusoires coloniaux, que M. SAVILLE KENT (1), qui les a découverts, a désignés sous le nom de *Protospongia*, les deux couches ne sont pas encore distinctement limitées, puisque les individus qui les constituent peuvent facilement se transformer les uns dans les autres.

On serait donc en état de reconstituer le lien entre les protozoaires et les métazoaires, par l'intermédiaire des flagellés coloniaux d'une part, et des organismes ressemblant à la phagocytella, d'autre part.

Je ne me serais jamais étendu sur ces hypothèses dans un cours de pathologie comparée de l'inflammation, si leur exposition ne nous fournissait par l'occasion d'apprendre la portée générale de la présence des cellules amiboïdes, capables d'englober les corps solides. Après les avoir rencontrées dans les différentes classes des protozoaires, nous les voyons réapparaître dès les formes les plus primitives des métazoaires. Or, le concours des cellules amiboïdes dans l'inflammation des vertébrés est un fait d'une importance capitale et généralement acceptée.

(1) *The Manual of Infusoria*, 1880-1882.

Dès les métazoaires les plus inférieurs nous aurons affaire avec ces cellules. Les éponges, ou spongiaires, ont une organisation tellement peu développée, que pendant longtemps elles furent considérées comme des colonies de protozoaires, composées, comme la *Protospongia*, d'individus flagellés et d'individus amiboïdes. Ce n'est que plus tard qu'on établit une certaine parenté des éponges avec des polypes et leurs congénères (*Cœlentérés*). Dès lors on s'assura qu'elles sont composées de trois couches caractéristiques. La couche superficielle, ou l'ectoderme, revêt le corps entier de cellules épithéliales plates, limitées entre elles par des contours qui deviennent très nets après l'application d'une solution de nitrate d'argent. Les cellules mêmes sont visiblement contractiles, ce qui s'observe surtout aux bords libres des jeunes individus, où on aperçoit des prolongements amiboïdes appartenant aux éléments ectodermiques. La contractilité de ces cellules joue certainement un rôle dans le phénomène remarquable de l'ouverture des pores nombreux, éparpillés sur la surface de l'éponge entière, et apparaissant entre deux ou plusieurs cellules plates. Ces pores s'ouvrent pour laisser passer un courant d'eau avec les petits corpuscules qu'il tient en suspension. Le liquide pénètre d'abord dans un système de canaux efférents, tapissés également par un épithélium pavimenteux dont l'origine n'est pas encore bien déterminée. Ensuite il passe dans des canaux ou dans des sacs ronds, ou « corbeilles », revêtus par une couche d'épithélium cylindrique dont les cellules sont munies d'un seul grand flagellum.

Ces cellules, qui accusent une analogie frappante avec beaucoup d'infusoires flagellés, appartiennent à l'entoderme, et représentent de véritables phagocytes. Un grand nombre de fines granulations, amenées par le courant, est attiré par ces cellules entodermiques et englobé dans leur intérieur.

Mais en outre de ces phagocytes flagellés d'origine entodermique, les éponges en possèdent un grand nombre d'autres, qui apparaissent sous forme de cellules mobiles, véritables petites amibes, placées entre l'ectoderme et l'épithélium cylindrique, et appartenant au mésoderme. Quoiqu'on ne connaisse pas encore d'une façon suffisante le moyen par lequel les corps étrangers, parvenus dans l'intérieur de l'éponge, pénètrent dans le mésoderme, il est pourtant sûrement démontré que ces corps sont en grande quantité absorbés par les cellules mésodermiques mêmes. Si on ajoute à l'eau, dans laquelle vivent les éponges, une substance colorante, comme le carmin, l'indigo ou la sépia, on remarque bientôt que beaucoup de grains colorés sont englobés par les cellules entodermiques, mais aussi par les phagocytes amiboïdes du mésoderme. Tandis que chez certaines éponges (plusieurs éponges calcaires par exemple), les cellules mésodermiques sont peu nombreuses et jouent par conséquent un rôle secondaire dans l'englobement des corps étrangers, chez d'autres (surtout les silicées), le mésoderme est développé d'une façon prépondérante et ses phagocytes s'emparent d'une grande quantité de ces corps introduits. Il y a quelques espèces, comme par exemple la *Siphonochalina coriacea*, chez lesquelles les

cellules mésodermiques englobent seules tous les corps étrangers, tandis que les cellules cylindriques de l'entoderme ne servent qu'à entretenir le courant continu du liquide à travers l'organisme de l'éponge. Les phagocytes des deux couches peuvent rejeter des matières insolubles, qui se réunissent dans des grands canaux déférents et sont expulsées au dehors à l'aide de grandes ouvertures en forme de cratères, dont les parois sont munies, d'après l'observation de quelques auteurs, de fibres musculaires.

Le fait qui nous intéresse surtout consiste en ceci, que les phagocytes mésodermiques sont non seulement capables d'englober les corps étrangers et de rejeter leurs débris insolubles, mais aussi de digérer les matières provenant du monde extérieur. Depuis longtemps LIEBERKUHN (1) a observé la digestion d'infusoires qui avaient pénétré dans la masse des cellules amiboïdes des éponges d'eau douce, et a soutenu l'analogie de ce phénomène avec la digestion des infusoires par le protoplasma des Rhizopodes ou autres protozoaires. Ce fait fut confirmé par d'autres observateurs. Ainsi j'ai pu (2) constater la dissolution d'une oxytriche, de glaucomes et d'actinophrys au milieu d'amas de phagocytes mésodermiques des jeunes spongilles, après quoi les corps avalés par ces protozoaires furent englobés par les mêmes phagocytes. Les euglènes, entraînées par le courant dans le corps de ces spongilles, sont également entourées par des

(1) Müller's Archiv für Anatomie und Physiologie, 1857, p. 383.

(2) Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, 1879, t. XXXII, p. 371.

phagocytes du mésoderme; tandis que le protoplasma des flagellés mangés est digéré, les grains de chlorophylle et de paramylum restent indéfiniment intacts.

Les cellules mésodermiques des jeunes spongilles,



FIG. 23. — Un phagocyte mésodermique d'une jeune Spongille entouré de plusieurs cellules ectodermiques.

issues des gemmules, englobent les corps étrangers, même à un stade où l'entoderme ne s'est point formé. La jeune éponge n'est constituée alors que par une couche de cellules plates d'ectoderme, et par une masse irrégulière de cellules mésodermiques, dont un certain nombre commence bientôt à sécréter les spicules. Les grains de carmin, suspendus dans l'eau dans laquelle vivent les spongilles, pénètrent dans

l'intérieur de ces dernières, sans lésions apparentes de la paroi, et sont aussitôt englobés par les phagocytes amiboïdes du mésoderme (fig. 23).

Les faits relatés sont tellement constants et faciles à observer, qu'il est vraiment étonnant que M. DE LENDENFELD (1), dans son grand mémoire sur la physiologie des spongiaires, tâche de les mettre en doute. D'après lui le carmin, ajouté à l'eau que filtrent les éponges, ne se dépose que rarement dans les cellules amiboïdes, et uniquement dans les endroits lésés de la surface de leur corps. Dans une éponge normale, ce ne sont que les cellules cylindriques de l'entoderme qui s'emparent de ce carmin. M. DE LENDENFELD souligne ces conclusions, malgré la constatation faite par lui-même que les globules du lait sont facilement absorbés par les phagocytes mésodermiques. Ce dernier fait suffirait à démontrer le rôle de ces cellules dans la digestion intracellulaire des éponges; mais dans son mémoire il y a des indications précises sur la présence des grains de carmin dans les cellules amiboïdes du mésoderme. Ainsi chez la *Chondrosia reniformis*, objet principal des études de M. LENDENFELD, il a observé des grains de carmin en abondance dans ces phagocytes. Ce qui plus est, il les a retrouvés dans ces cellules déjà deux heures et demie après l'introduction du carmin dans l'eau, tandis que les éléments cylindriques des « corbeilles » n'en contenaient encore point.

Le rôle des cellules amiboïdes du mésoderme des

(1) *Experimentelle Untersuchungen über die Physiologie der Spongien*, *Zeitschrift für wissenschaft. Zoologie*, t. XLVIII, 1889, p. 406.

spongiaires dans l'englobement et la digestion des corps étrangers ne pouvant être contesté, j'ai tâché de me faire une idée des conditions dans lesquelles il s'opère. Guidé par ce que nous savons sur les protozoaires et les myxomycètes, qui nous offrent des types de la digestion intracellulaire, et qui sécrètent, autour des corps étrangers englobés, un acide en quantité suffisante pour colorer le tournesol bleu en rouge, j'ai introduit dans l'eau, dans laquelle vivaient des jeunes spongilles, issues des gemmules, des grains de tournesol bleu. Comme la plupart des corps de petit volume suspendus dans l'eau, ces grains furent bientôt incorporés par les éponges, et se trouvèrent surtout dans l'intérieur des phagocytes du mésoderme. Cependant, malgré un séjour prolongé dans ces cellules, le tournesol ne changea point de couleur, ce qui démontre que la digestion des spongilles ne se fait point dans un milieu acide. Ce fait concorde parfaitement avec la découverte de KRUKENBERG (1) d'un ferment trypsique dans l'extrait glycérimé de plusieurs éponges.

Il est facile d'observer ce qui se passe dans l'organisme d'une éponge, dans lequel on a introduit un corps étranger piquant, comme par exemple un petit tube de verre ou une aiguille d'asbeste. L'objet pénètre surtout dans la masse mésodermique, où il se trouve au voisinage des cellules amiboïdes. Celles-ci entourent souvent en partie, ou en entier, le corps étranger, c'est-à-dire réagissent comme s'il s'agissait sim-

(1) *Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Verdauung.* Heidelberg, 1882, p. 52.

plement d'une masse nutritive plus grande que d'habitude (fig. 24). Quelquefois les cellules ne s'accumulent point ou presque pas autour du corps introduit, ce qui montre que ce dernier n'a pas excité une réaction suffisante. D'autres fois les corps inertes, comme les filaments végétaux, attirent une quantité considérable de phagocytes qui les entourent, et se

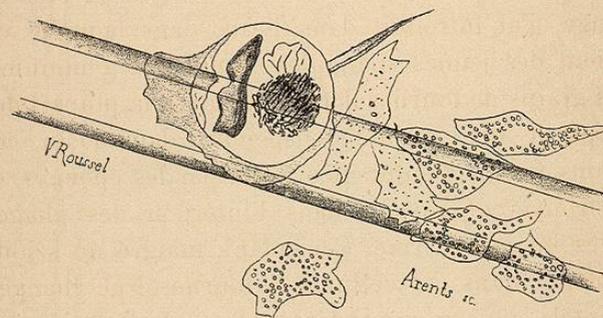


FIG. 24. — Un tube de verre entouré par des phagocytes mésodermiques de la Spongille.

fusionnent partiellement en de petits plasmodes (fig. 25).

Chez plusieurs spongiaires, les grains de sable et autres corps durs, introduits accidentellement, s'entourent d'une masse de spongine, sécrétée par des cellules mésodermiques. Dans ces cas, ces corps étrangers, augmentant la solidité du squelette, sont utilisés par l'éponge.

Comme il a été dit plus haut, les cellules mésodermiques peuvent entourer entre autres des organismes vivants, qui ont pénétré dans l'intérieur de l'éponge, et qui sont alors digérés par la masse de ces phago-

cytes. Des organismes plus résistants peuvent se soustraire à cette influence destructive, et séjourner pendant plus ou moins longtemps dans le corps d'une éponge sans y subir d'altération. Ainsi j'ai observé chez des jeunes spongilles des faisceaux de *Leptotrix* conservés au milieu du mésoderme, dont les cellules,

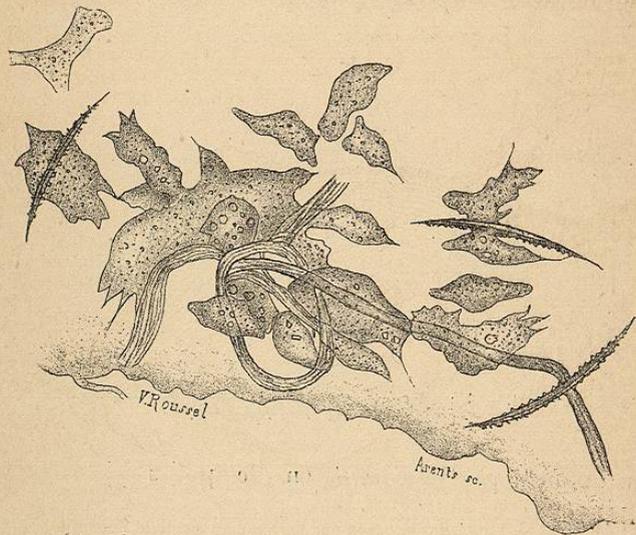


FIG. 25. — Filament végétal entouré par les phagocytes de la Spongille.

réunies en une masse plasmodique, entouraient les filaments de ces bactéries (fig. 26). M. KELLER a trouvé dans l'intérieur de plusieurs éponges (*Hircinia echinata* et *Ceraochalina gibbosa*) des œufs appartenant à des annélides et crustacés, qui se développaient tranquillement au milieu du mésoderme, entourés par des amas de cellules amiboïdes, formant ainsi un véritable follicule (fig. 27).

Il résulte de tous ces faits que les corps étrangers en général, parvenus par n'importe quel moyen dans le parenchyme des éponges, excitent les phagocytes mésodermiques, qui englobent ces corps dans leur intérieur ou les entourent en se réunissant, parfois même en confluant en grand nombre. Si les corps étrangers sont faciles à digérer, ils subissent ce sort; si au con-

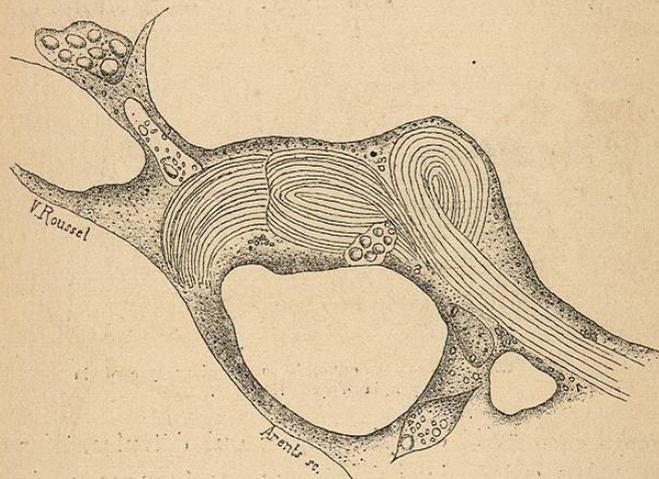


FIG. 26. — *Leptotrix* entourés par les phagocytes de la Spongille.

traire ils sont résistants, ils restent dans l'éponge, entourés par des cellules, présentant ainsi une sorte de commensalisme. Ce dernier phénomène est très répandu parmi les spongiaires. Ces êtres mous, faciles à pénétrer, se prêtent d'autant plus facilement à devenir un asile pour beaucoup d'animaux aquatiques, que les éponges leur fournissent la nourriture en entretenant un courant continu de l'eau et des corps qui y sont en suspension. Aussi connaît-on un très

grand nombre de commensaux des éponges, à partir des algues (zoochlorelles et zooxantelles) qui habitent l'intérieur des cellules mésodermiques, jusqu'aux polypiers (*Stephanoscyphus*), annélides et crustacés qui s'abritent dans les canaux et le parenchyme des spongiaires. Jusqu'à présent on ne connaît pas encore ni de véritables parasites, ni par conséquent de maladies infectieuses de ces animaux. Cela peut tenir d'un

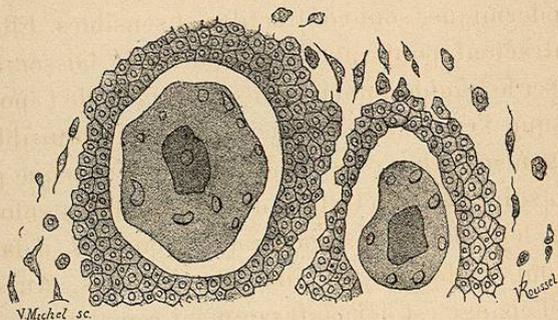


FIG. 27. — Œufs de crustacé entourés par les phagocytes de la *Ceraospongia* (d'après KELLER).

côté à l'efficacité des phagocytes qui détruisent les microbes entrés dans l'intérieur des éponges, mais aussi à l'insuffisance de nos connaissances sur le sujet.

Les spongiaires présentent une analogie avec les protozoaires et les myxomycètes, en ce sens que chez tous ces organismes la fonction digestive et excrétrice joue un rôle dans la réaction contre des corps étrangers qui pourraient nuire à l'organisme. Chez une éponge ou un plasmode, cette réaction consiste simplement dans l'englobement de ces corps, dans leur digestion, s'ils sont digestibles, ou dans leur expulsion à

l'extérieur dans le cas contraire. Chez les myxomycètes, cette fonction est propre à tout le contenu protoplasmique, tandis que chez les spongiaires elle est déjà concentrée dans le mésoderme et en partie dans l'entoderme. L'enveloppe extérieure, ou l'ectoderme en général, n'est pourtant point indifférent pour la protection de l'organisme contre toutes sortes d'agents nuisibles. Les cellules plates, qui composent la couche ectodermique, sont contractiles et sensibles. Elles se contractent pour ouvrir les pores et laisser ainsi passer le liquide ambiant dans l'intérieur de l'éponge, lorsque l'eau n'amène aucuns produits nuisibles à l'organisme. On a observé depuis longtemps que pour bien suivre la pénétration des granulations colorées dans les cellules et organes des spongiaires, il fallait surtout s'adresser aux individus affamés. Aussitôt que l'éponge est déjà suffisamment remplie de petits grains amenés par l'eau, les pores ne s'ouvrent plus, et refusent ainsi l'accès à de nouvelles portions de ces corps.

D'après les expériences de M. DE LENDENFELD, les éponges maintiennent leurs pores fermés pour empêcher l'introduction de substances nuisibles, non seulement quand celles-ci sont sous forme de grains suspendus dans l'eau, mais aussi quand elles sont en solution. De tous les corps employés par lui (carmin, amidon, lait), le lait seulement pénétrait dès le début sans obstacle dans l'intérieur des éponges; pour le carmin les pores se fermaient d'abord, mais se rouvraient bientôt. Les solutions de différentes substances toxiques, comme la morphine, véraltrine ou strychnine,

amenaient le resserrement des pores, qui n'étaient franchis qu'au bout d'un certain temps.

Dans ces phénomènes manifestés par les cellules ectodermiques, contractiles quoique non phagocytaires, on peut établir une analogie, mais aussi une différence avec les plasmodes des myxomycètes. L'analogie consiste en une sensibilité vis-à-vis de la composition chimique du milieu ambiant, propre aux cellules ectodermiques des éponges et au plasmode. La différence s'accuse dans la manière de réagir. Tandis que le plasmode, colonie cellulaire mobile, s'éloigne de la cause qui a provoqué la sensibilité (chimiotaxie, thermotaxie ou autre) négative, l'éponge, organisme immobile, évite cette même cause, en ne la laissant pas pénétrer dans son corps.

Malgré l'insuffisance de nos connaissances, nous avons pourtant le droit d'affirmer que dans la lutte de l'organisme contre les différentes causes nuisibles, les spongiaires mettent en jeu leurs propriétés cellulaires, surtout la sensibilité et la contractilité des éléments ectodermiques et le pouvoir englobant et digestif des cellules du mésoderme et de l'entoderme. Ce résultat pourra servir de point de départ aux phénomènes de réaction plus compliqués qu'on retrouve chez d'autres animaux.

## CINQUIÈME LEÇON

SOMMAIRE. — *Cœlentérés, Echinodermes et Vers.* — Traumatisme et régénération des hydres. — Accumulation des phagocytes chez les méduses acalèphes. — Phagocytes des étoiles de mer. — Inflammation chez les *Bipinnaria*. — Réaction de la part des cellules périscérales des annélides. — Réaction phagocytaire dans les infections des Naïs et des lombrics. — Lutte entre les phagocytes du lombric et les *Rhabditis*. — Infections microbiennes des vers.

Quoique les *Cœlentérés* se distinguent des Spongiaires par une organisation plus élevée, cependant il y a dans ce type des représentants nombreux qui ne possèdent que deux feuillettes, et chez lesquels le mésoderme fait complètement défaut. Or, comme c'est justement le mésoderme qui joue souvent, comme nous avons pu le voir dans l'exemple des éponges, le rôle principal dans les processus pathologiques, il serait intéressant de savoir comment se passent ces phénomènes chez les animaux à deux feuillettes, tels que les hydres et leurs congénères.

Déjà au siècle dernier on observait souvent le polype d'eau douce au point de vue des phénomènes qui succèdent aux lésions de toute sorte, et c'est surtout à