

# LA PONTE ET LE DÉVELOPPEMENT DE *POLYMASTIA ROBUSTA* (DÉMOSPONGES).

par

Radovan Borojevic

Laboratoire de Biologie générale, Strasbourg et Station biologique de Roscoff.

## Résumé

Nous décrivons la morphologie de l'œuf pondu et la formation de la larve chez *Polymastia robusta* Bowerbank. La larve est une blastula aplatie, formée de blastomères flagellés de même taille. Elle est benthique et se déplace en glissant sur son côté plat. La métamorphose et la différenciation cellulaire sont très tardives ; les premières cellules différenciées sont les cellules de la lame basale et marginale.

## INTRODUCTION

Le développement des Tétractinomorphes (Eponges siliceuses ovipares) est très mal connu ; les cellules reproductrices et les larves ont été si rarement observées que Burton (1949) a pu conclure que la majorité de ces Eponges n'ont plus de sexualité et se multiplient uniquement par gemmulation ou par bourgeonnement.

Sollas (1888) a signalé la présence d'œufs et de spermatocystes chez plusieurs espèces de la collection du « Challenger ». Sara (1958) et Sara et Melone (1963) les ont observés chez deux Stelletidae : *Myriastria lactea* et *Stelletta grubii* ; mais nous ne connaissons que le développement d'une seule Tétractinellide, *Tetilla serica* (Lebwohl) ; il a été décrit par Nagai (1910), Kume (1952) et Watanabe (1952, 1960) sous le nom de *Tethya serica* Lebwohl.

Contrairement à ceux de toutes les autres Eponges dont nous connaissons actuellement l'ontogénie, les œufs de *Tetilla serica* se développent fixés sur le support par des prolongements cytoplasmiques. Cette Éponge n'a pas de larve planctonique ni de stades libres dans l'ontogénie car ses blastomères s'étalent dès le stade morula. L'histologie et la différenciation cellulaire au cours de ce développement n'ont pas été étudiées.

Le développement des Clavaxinellides et, notamment celui des *Hadromerida*, est mieux connu. Les œufs ont été décrits chez plusieurs espèces (Lévi, 1956 ; Sara, 1961 ; Siribelli, 1962). Nos connaissances les plus complètes concernent le développement des *Cliona* décrit par Nassonow (1883) et observé ultérieurement par Topsent (1900), Tuzet (1930) et Warburton (1961). Les œufs se développent dans

l'eau libre. Leur clivage est régulier et, après la formation d'une morula formée de cellules égales, ils donnent naissance à une larve nageante du type amphiblastula. Elle est constituée par deux types de cellules ciliées : les antérieures, plus petites et cylindriques et les postérieures, plus grandes, nommées par Nassonow « pigmentzellen » et observées aussi par Topsent chez *C. lobata*.

Le développement de *Tethya aurantium* (Pallas), décrit par Lévi (1956), est comparable à celui de *Cliona* jusqu'au stade de morula qui, chez cette espèce, donne naissance à une parenchymella constituée par des cellules égales. Les réserves vitellines persistent longtemps après la fixation et la différenciation cellulaire, notamment celle des choanocytes, semble être très tardive.

Dans le même travail, Lévi (1956) décrit aussi le développement d'une Axinellide : *Raspailia pumila* (Bow.). Sa segmentation ne diffère guère de celle des *Hadromerida* mais la morula prend l'aspect d'une « semelle » et son développement ultérieur n'a pas été observé.

Nous avons donc décidé de recueillir de nouvelles informations sur le développement des *Tetractinomorpha* et nous avons eu la chance d'obtenir en septembre 1965, à Roscoff, la ponte de *Polymastia robusta* Bowerbank, que nous décrivons ici.

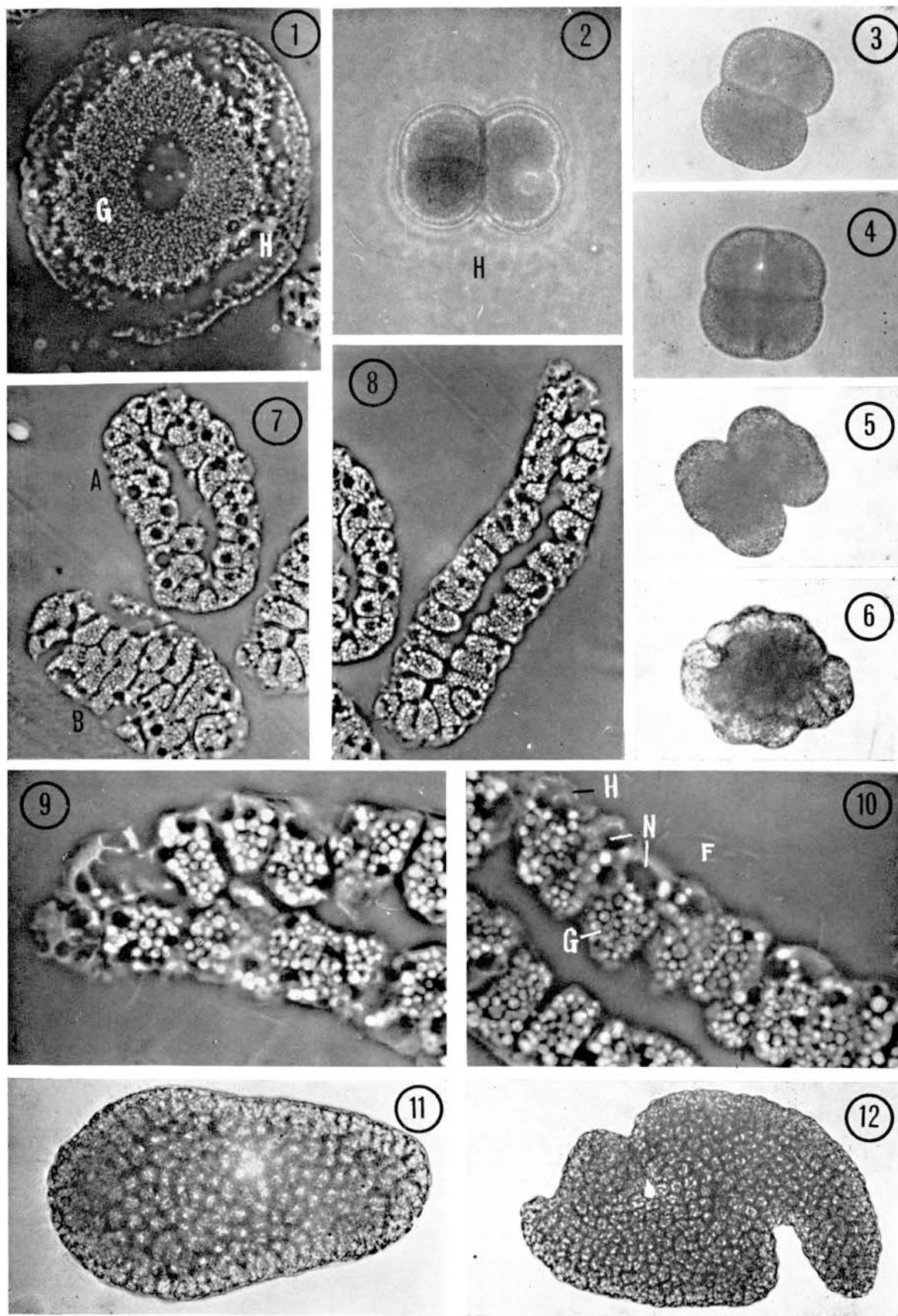
## OBSERVATIONS

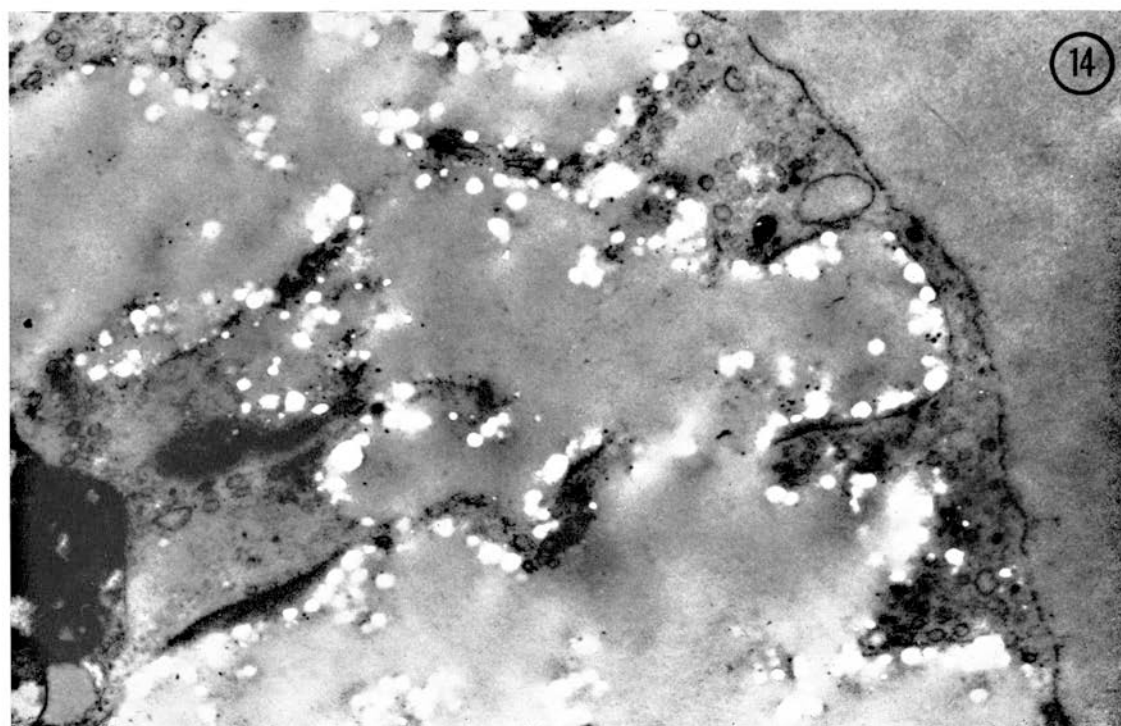
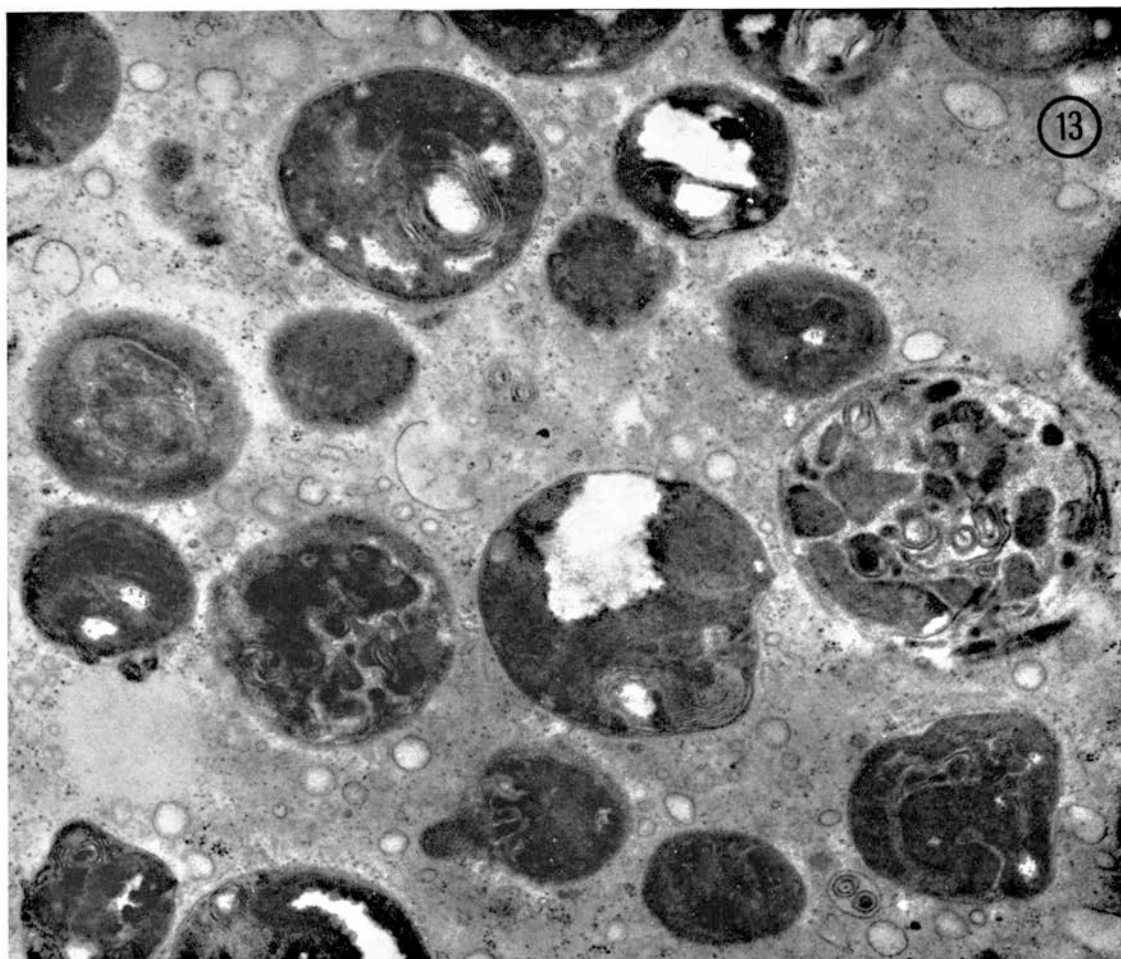
La ponte s'effectue simultanément dans toute l'Eponge, qui se libère de ses œufs en moins de 24 heures. Les œufs sont évacués indépendamment, mais englobés dans un mucus épais et gluant, qui recouvre toute l'Eponge et l'espace voisin. Les œufs ont une couleur orangé intense, leur diamètre est de l'ordre de 100  $\mu$  (Pl. I, 1). Le noyau est central, sphérique, mesurant approximativement 20  $\mu$  de diamètre. Il contient plusieurs petits nucléoles sphériques et est entouré d'une étroite zone plus claire, dépourvue de grains de vitellus. Tout le reste du volume de l'œuf est rempli par ces grains et nous n'avons pas observé de disposition du cytoplasme en réticulum ara-

---

### PLANCHE I

1. - œuf libre. - G : zone contenant des grains de réserves nutritives ; H : zone hyaline.  $\times 400$ .
  2. - stade 4 (photo. *in vivo* en contraste de phase). H : halo hyaloplasmatique.  $\times 160$ .
  - 3, 4, 5 et 6. - stades de clivage.  $\times 160$ .
  7. - coupes transversales de la larve. A : région médiane ; B : région périphérique.  $\times 400$ .
  8. - coupe longitudinale de la larve.  $\times 400$ .
  9. - coupe longitudinale : bord de la larve.  $\times 1.000$ .
  10. - coupe longitudinale : région centrale. F : flagelles ; G : partie granulaire des blastomères ; H : partie hyaline des blastomères ; N : noyaux.  $\times 1.000$ .
  11. - larve libre : aspect général.  $\times 400$ .
  12. - fusion de larves.  $\times 200$ .
- (1 et 7 à 10 : coupes semi-fines, en contraste de phase Anoptal.)





néide, comme Lévi (1956) l'a décrit chez les œufs encore non éclos de *P. mamillaris* (Müller). Le cytoplasme, en microscopie électronique, a un aspect assez homogène et contient un nombre très faible de ribosomes et de petites vacuoles de différentes tailles (Pl. II, 13). Les grains de vitellus sont sphériques, de taille uniforme, mesurant 1-1,5  $\mu$  de diamètre. Le terme de vitellus n'est pas très approprié pour désigner ces grains et il vaudrait mieux utiliser le terme de réserve nutritive, car la structure de chacun d'eux indique clairement qu'il s'agit d'un phagosome dont le contenu contracté et partiellement résorbé a souvent la forme de membranes concentriques, caractéristiques de ce type d'inclusions et correspondent probablement aux cellules englobées par l'œuf au cours de sa croissance.

Chaque œuf est entouré d'un halo clair et transparent qui apparaît dès la ponte et qui persiste au cours de la segmentation jusqu'au stade morula (Pl. I, 2). Ce halo n'est visible sur les œufs vivants qu'en contraste de phase, mais les colorations histologiques et la microscopie électronique révèlent sa structure particulière (Pl. II, 14). C'est une zone de hyaloplasme qui renferme de très grandes plages de mucus, traversées par des prolongements cytoplasmiques réticulés qui s'unissent en surface pour former une mince pellicule continue.

Nous n'avons pas observé la fécondation.

Le clivage est parfaitement régulier ; les divisions se succèdent à 2 ou 3 heures d'intervalle (Pl. I, 3, 4, 5, 6). 12 heures approximativement après l'éclosion, les œufs fécondés passent à l'état de morula, constituée par des blastomères égaux. Pendant les 12 heures suivantes, les divisions continuent et la morula s'allonge et s'aplatit ; 24 heures après l'éclosion, les larves ont leur forme définitive « en semelle » ; elles sont plus larges à la partie antérieure, aplaties et formées de deux couches de grands blastomères qui ne laissent entre eux qu'un espace très réduit (Pl. I, 7 à 11). Leur cytoplasme n'a subi aucune modification. Leurs noyaux sont placés distalement et sont, le plus souvent, piriformes. Le bord externe des blastomères garde l'aspect caractéristique de prolongements hyalins, mais les plages de mucus sont beaucoup plus petites et la zone de hyaloplasme prend un aspect nettement plus compact (Pl. I, 9 et 10). C'est à ce stade que les blastomères développent les flagelles. Ils portent à la base des centrioles typiques, mais sans les racines ciliaires qui entourent la partie distale conique du noyau chez les cellules de l'épithélium larvaire de différentes Eponges (Lévi, 1964).

A ce stade, le nombre de blastomères dans une larve est de l'ordre de 100 à 150 ; leurs flagelles courts ont un mouvement relativement lent, insuffisant pour permettre à la larve de nager. C'est pourquoi elle se déplace sur le support en glissant lentement sur son côté plat. La larve de *Polymastia* n'est donc pas une larve nageante mais une larve benthique rampante : elle ne possède pas l'épithélium cilié qui est un organe de natation formé de cellules spécialisées et entièrement

---

#### PLANCHE II

13. - œuf libre : zone granulaire.

14. - œuf libre : zone hyaline.

différenciées. Les cellules de la larve de *Polymastia* sont des blastomères typiques et, à l'exception de leur flagelle, elles ne montrent aucune différenciation particulière. Même lent, le mouvement des larves suffit à les libérer du mucus dans lequel elles ont été englobées jusqu'alors et à les éloigner du reste des œufs non fécondés qui entrent bientôt en cytolysse. Le développement des larves à partir de ce stade est nettement ralenti : ces organismes plats continuent à ramper sur le fond pendant 15 à 20 jours. Le nombre de leurs cellules augmente faiblement pendant les premiers jours et se stabilise ensuite. Leur structure montre peu de changements ; la partie distale des blastomères contient moins de phagosomes et les vacuoles y apparaissent progressivement. La fusion des larves a lieu assez souvent, mais seulement là où les larves s'amassent et restent en contact prolongé, ce qui est dû à la forme du récipient (Pl. I, 12).

La fixation des larves commence 18 à 20 jours après l'éclosion et toutes les larves encore vivantes se fixent alors en une semaine, de préférence sur des larves déjà fixées, ce qui mène à la formation de plaques cellulaires assez grandes. Au moment de la fixation, aucune différenciation de blastomères ne peut être constatée et leur cytoplasme est toujours plein de réserves nutritives. Semblable à celle de toutes les autres Eponges en développement, la larve de *P. robusta* forme progressivement une lame marginale qui va assurer l'adhésion et permettre la formation d'une Eponge fonctionnelle. Les cellules résorbent leurs réserves nutritives et prennent, en quelques jours, après la fixation, l'aspect typique de cellules de la lame marginale : ce sont les premières cellules entièrement différenciées dans l'ontogénie de *Polymastia*. En même temps apparaissent les premières spicules, mais un mois après l'éclosion, aucune jeune Eponge n'a développé de système aquifère et ne possède de corbeilles vibratiles. La plupart des cellules ont encore, à ce stade, la forme de blastomères non différenciés, bourrés de réserves nutritives.

## DISCUSSION

En comparant l'ensemble de nos connaissances fort incomplètes sur l'ontogénie des Tétractinomorphes, nous sommes obligés d'admettre l'existence de quatre types de développement différents.

1. — Chez *Cliona*, la larve semble être une amphiblastula comparable à la larve d'*Oscarella*. Les œufs sont pondus indépendamment et, après une courte période nécessaire au clivage, donnent naissance aux larves qui nagent activement (Nassonow, 1883, p. 298 : « die freischwimmender Keime »). La durée de la vie larvaire paraît être courte ; Nassonow ne la précise pas, mais les larves se fixent dans les 24 heures si on leur donne un support calcaire.

2. — Chez *Tethya*, la larve a la forme d'une parenchymella typique. Elle possède un épithélium cilié, constitué de cellules différenciées, dépourvues de réserves nutritives. Elles nagent activement, se fixent après une période assez longue de vie libre et subissent une

métamorphose extrêmement lente. La lignée des cellules flagellées, différenciées dans la larve, semble subsister dans la masse centrale de l'Eponge au cours de la morphogenèse, mais nous ne savons pas si elles vont donner des choanocytes. La différenciation des pinacocytes et des cellules de la lame basale a lieu au cours de l'étalement de la larve, tandis que les scléroblastes se différencient plus tardivement.

3. — Le développement de *Tetilla* est un cas très particulier : comme elle n'a pas de stade libre, la différenciation de cellules à flagelles n'a pas lieu au début de son développement, comme c'est le cas chez les autres Eponges, mais seulement à la fin de la morphogenèse de la jeune Eponge ; par contre, l'œuf est déjà capable de se fixer activement sur le support par des pseudopodes ; les cellules de la lame basale et les pinacocytes sont les premières cellules différenciées.

4. — Le cas de *Polymastia* et, probablement, de *Raspailia*, est intermédiaire entre le type de développement de *Tethya* et celui de *Tetilla*. L'œuf n'est pas indépendant et mobile pendant la segmentation, mais englobé et fixé passivement sur le support par le mucus produit par l'Eponge. Le stade morula ressemble beaucoup à celui de *Tethya* (Lévi 1956, p. 47) mais la différenciation s'arrête ici ; tous les blastomères développent des flagelles, forment une seule couche de cellules et gardent leurs réserves nutritives. Cette larve est libre mais rampante et ses cellules à flagelles ne peuvent pas être comparées aux cellules ciliées larvaires d'autres Eponges, qui sont des cellules différenciées et qui vont donner, au cours du développement ultérieur, la lignée des cellules flagellées de l'Eponge adulte. La larve de *Polymastia* est donc une blastula aplatie dont le blastocoele est très réduit en fonction de la forme larvaire « en semelle » et dont les blastomères possèdent des flagelles. Elles ne nagent pas mais sont des organismes benthiques rampants. Après une vie libre très longue, elles se fixent, résorbent leurs flagelles et se différencient selon le mode de différenciation de la morula de *Tetilla* : les choanocytes se différencient après les pinacocytes, les collencytes et les scléroblastes.

Il serait enfin indispensable de rappeler, en parlant du développement des Tétractinomorphes, les « larves cuirassées » de deux Clionidae : *Alectona* et *Thoosa* (Topsent, 1920 et Trégouboff, 1942). L'origine de ces « larves » reste encore incertaine. Mais les autres Clionidae sont ovipares ; la présence de ces « larves » est observée durant toute l'année et leur squelette particulier rappelle le squelette gemmulaire des *Spongillidae* ; enfin, leur origine sexuelle n'a pas été prouvée. Tous ces arguments nous permettent de les distinguer des vraies larves de Clionidae et de les considérer, jusqu'à preuve du contraire, comme des propagules asexuées ainsi que les « embryons » de *Tetilla cranium* (Müller), décrites par Burton (1931).

### Summary

The morphology of the egg and the formation of the larva in *Polymastia robusta* Bowerbank are described. The larva is a flattened blastula, formed of equal and flagellated blastomeres; it lives on the bottom and glides actively on its flattened side. The metamorphosis and the differentiation of the cells are long delayed. The first differentiated cells are those of the basal and marginal epithelium.

## Zusammenfassung

Die Morphologie des gelegten Eies und die Bildung der Larve von *Polymastia robusta* Bowerbank werden beschrieben. Die Larve ist eine abgeflachte Blastula; sie besteht aus gleichgrossen, mit Geissel versehenen Blastomeren. Sie ist benthisch und bewegt sich auf dem Grunde auf ihrer abgeflachten Seite fort. Die Metamorphose und die Differenzierung der Zellen finden sehr spät statt. Die zuerst differenzierten Zellen sind diejenige der basalen und marginalen Epithelium.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BURTON, M., 1931. — The interpretation of embryonic and postlarval characters of certain Tetraxonid sponges, with observation on postlarval growth-stages in some species. *Proc. Zool. Soc. London* 1931-1932, pp. 511-525.
- BURTON, M., 1949. — Non-sexual reproduction in sponges, with special reference to a collection of young *Geodia*. *Proc. Linn. Soc. London* 160, pp. 163-178.
- KUME, M., 1952. — Note on the early development of *Tethya serica* Lebwahl, a tetraxonian sponge. *Nat. Sci. Rep. Ochanomizu Univ.* 8, pp. 97-104.
- LÉVI, C., 1956. — Etude des *Halisarca* de Roscoff. Embryologie et systématique des Démosponges. *Arch. Zool. exp. gén.* 93, pp. 1-184.
- LÉVI, C., 1964. — Ultrastructure de la larve parenchymella de Démosponge. I. *Mycale contarenii* (Martens). *Cah. Biol. Mar.* 5, pp. 97-105.
- NAGAI, M., 1910. — On the fertilisation of the egg and it's cleavage in *Tethya serica*. *Dobutsugaku Zasshi*. 22. pp. 76-85 (en japonais).
- NASSONOW, N., 1883. — Zür Biologie und Anatomie der Clione. *Z. Wiss. Zool.* 39, pp. 295-308.
- SARA, M., 1958. — Studio sui Poriferi di una grotta di marea del Golfo di Napoli. *Arch. Zool. Ital.* 43, pp. 203-280.
- SARA, M., 1961. — Ricerche sul gonocorismo ed ermafroditismo nei Poriferi. *Boll. Zool. Torino* 28, pp. 47-59.
- SARA, M. et MELONE, N., 1963. — Poriferi di acque superficiali del litorale pugliese presso Bari. *Ann. Pontif. Ist. Sup. Sci. Lett. « S. Chiara »* 13, pp. 1-28.
- SIRIBELLI, L., 1962. — Differenze nel ciclo sessuale di *Axinella damicornis* (Esper) ed *Axinella verrucosa* O. Sch. (Demospongiae). *Boll. Zool. Torino* 29, pp. 319-322.
- SOLLAS, W.J., 1888. — Report on the *Tetractinellida* collected by H.M.S. Challenger, during the years 1873-76. *Report Challenger Zool.* 25, pp. 1-458.
- TOPSENT, E., 1900. — Etude monographique des Spongiaires de France. III. Monaxonida (Hadromerina). *Arch. Zool. exp. gén.* (3) 8, pp. 1-331.
- TOPSENT, E., 1920. — Caractères et affinités des *Thoosa* Hanc. et des *Alectona* Cart. Considérations sur leurs germes à armure. *Bull. Soc. Zool. France* 45, pp. 88-97.
- TRÉGUBOFF, G., 1942. — Contribution à la connaissance des larves planctoniques d'Éponges. *Arch. Zool. exp. gén.* 82, pp. 358-399.
- TUZET, O., 1930. — Sur la fécondation de l'éponge siliceuse *Cliona viridis* Schmidt. *C.R. Acad. Sc. Paris* 191, pp. 1095-97.
- WARBURTON, F.E., 1961. — Inclusion of parental somatic cells in sponge larvae. *Nature*, London, 191, p. 1317.
- WATANABE, Y., 1957. — Development of *Tethya serica* Lebwahl, a tetraxonian sponge. I. Observations on external changes. *Nat. Sci. Rep. Ochanomizu Univ.* 8, pp. 97-104.
- WATANABE, Y., 1960. — Outline of morphological observation on the development of *Tethya serica* Lebwahl. *Bull. Mar. Biol. Stat. Asamushi* 10, pp. 145-148.