

ULTRASTRUCTURE DE LA LARVE PARENCHYMELLA
D'*HAMIGERA HAMIGERA* (SCHMIDT)
(DÉMOSPONGE, POECILOSCLERIDA).
ORIGINE DES CELLULES GRISES.

par

Nicole Boury-Esnault

Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie, Muséum National d'Histoire Naturelle
57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Résumé

La larve parenchymella d'*Hamigera hamigera* (Schmidt) possède huit types cellulaires différents : archéocytes, cellules à vacuoles, sclérocytes, collencytes, cellules sphéruleuses, cellules en urne, cellules du pôle postérieur, cellules flagellées périphériques.

A la métamorphose, les cellules en urne et les cellules du pôle postérieur disparaissent ; les pinacocytes se différencient immédiatement à partir des collencytes et des archéocytes ; il apparaît également les cellules grises issues des cellules flagellées de la larve, ce qui n'avait jamais été observé (1).

La larve parenchymella est le type larvaire le plus fréquent chez les Démosponges (Lévi, 1956). De forme ovoïde, le plus souvent de couleur vive, ces larves sont recouvertes presque entièrement de cellules flagellées. Seul le pôle postérieur, toujours de couleur plus foncée, en est parfois dépourvu.

Cette larve possède à l'éclosion presque toutes les catégories cellulaires de l'adulte et parfois même les chambres choanocytaires (chez certaines Spongillidae).

L'ultrastructure de ce type de larve n'est connu que chez *Mycale contarenii* (Martens) (Lévi, 1964) ; Lévi distingue six catégories cellulaires : archéocytes, collencytes, pinacocytes, cellules vacuolaires, cellules globifères, sclérocytes et cellules flagellées périphériques. Chez la même espèce, la morphogenèse expérimentale d'une éponge à partir des cellules larvaires dissociées (Borojevic et Lévi, 1965) ou à partir, soit du massif cellulaire interne, soit de l'épithélium flagellé (Borojevic, 1966) a permis de mettre en évidence le rôle des deux lignées cellulaires : cellules de la lignée flagellée et cellules de la lignée amoeboïde. Ces travaux ont clairement démontré que les choanocytes

(1) Ce travail a été effectué dans le cadre de la RCP 248 et avec l'aide technique de **Mme P. Lévi**.

sont issus des cellules de la lignée flagellée et que les mécanocytes (pinacocytes, collencytes, sclérocytes) et les archéocytes sont issus de la lignée amoeboïde. Il est admis que les cellules à inclusions sont issues des cellules de la lignée amoeboïde (Lévi, 1970).

Parmi les cellules à inclusions, les cellules grises jouent un rôle important dans les phénomènes morphogénétiques (Boury-Esnault, sous presse). Une étude cytologique de l'éponge *Hamigera hamigera* (Schmidt) nous a permis de trouver ces cellules dans l'ectosome ; elles deviennent particulièrement abondantes dans le blastème de régénération qui se forme après suppression partielle de la surface de l'éponge.

La larve parenchymella d'*Hamigera hamigera* nous a semblé être un matériel propice pour essayer de déterminer l'origine des cellules grises au cours de l'ontogenèse.

Matériel et méthodes

Hamigera hamigera (Schmidt) a été récoltée à Banyuls-sur-Mer, où elle est très abondante dans l'étage infralittoral supérieur (Boury-Esnault, 1970). De couleur rouge foncé, encroûtante, cette éponge a des orifices inhalants groupés en crible (Boury-Esnault, 1972). Les larves sont émises pendant les mois de juillet et août.

Les larves et les stades post-larvaires ont été fixés au glutaraldéhyde à 2 p. 100 tamponné par le cacodylate de sodium 0,4 M, suivi d'une post-osmification à 1 p. 100. Pour augmenter le contraste au niveau des membranes et du glycogène, les pièces ont subi une précoloration dans l'acétate d'uranyle à 0,2 p. 100 dans l'alcool à 100° pendant 3 heures. L'inclusion a été faite dans le Durcupan ACM. Les coupes semi-fines, pour l'observation en microscopie optique, ont été colorées par le bleu de toluidine à 1 p. 100, par le bleu de Nil sulfate à 1 p. 100 et par le Noir Soudan B. Les coupes fines pour l'observation en microscopie électronique ont subi la double coloration acétate d'uranyle-citrate de plomb selon Reynolds. Pour conserver intactes les structures basales, les stades post-larvaires ont été fixés et inclus avec le fragment de lamelle sur lequel ils étaient fixés ; cette lamelle a ensuite été dissoute par l'acide fluorhydrique (Borojevic et Lévi, 1967). L'observation a été faite sur un microscope Hitachi HU 11E.

MORPHOLOGIE ET COMPORTEMENT DE LA LARVE

Ovoïdes et flagellées, de couleur orangée, ces larves mesurent de 400 à 500 μ dans leur plus grande dimension. Le pôle postérieur, dépourvu de flagelle, est rouge foncé et a un diamètre légèrement supérieur à celui du pôle antérieur. Ces larves tournent continuellement sur elles-mêmes et ont une nage directionnelle peu active. Au moment de l'émission et pendant les premières 24 heures de vie libre, elles présentent un phototropisme positif. Ce tropisme disparaît ensuite et les larves se fixent au bout de 48 à 60 heures. Les premiers orifices

inhalants fonctionnels apparaissent au bout de 9 à 10 jours et, presque simultanément, un oscule s'ouvre au sommet d'une digitation en doigt de gant.

ANATOMIE DE LA LARVE

Sur une coupe longitudinale de la larve (Planche I, 1) on observe trois régions : une assise de cellules flagellées périphériques, un massif cellulaire interne et, entre les deux, le mésohyle larvaire formé de collagène et de cellules différenciées.

L'assise cellulaire flagellée qui entoure la larve n'a pas une épaisseur constante. Plus large au pôle antérieur (50 à 90 μ), elle diminue progressivement d'épaisseur vers le pôle postérieur (20 à 40 μ) où elle est remplacée par des cellules à inclusions filamenteuses de 8 à 12 μ d'épaisseur (Planche I, 2). L'épithélium flagellé n'est pas homogène et, par place, il est interrompu par des cellules en urne ; dans l'épaisseur de l'assise cellulaire, on trouve des cellules sphéruleuses (Planche I, 4).

Le massif cellulaire interne est excentrique et situé très près du pôle postérieur. Il est constitué d'archéocytes, de cellules à vacuoles et de sclérocytes. Il a un diamètre de 80 à 190 μ . Ce massif cellulaire est séparé du mésohyle larvaire par des faisceaux de collagène dense (Planche I, 3).

Le mésohyle larvaire diminue progressivement d'épaisseur du pôle antérieur au pôle postérieur, du fait de la position excentrée du massif cellulaire interne. Il est constitué de cellules différenciées : collencytes, cellules sphéruleuses, sclérocytes qui semblent issues d'archéocytes ayant émigré depuis le massif cellulaire.

ULTRASTRUCTURE DES CELLULES LARVAIRES

I. - Les cellules flagellées.

Ce sont des cellules hautes (20 à 80 μ) et étroites (Planche II, 5). Dans leur partie apicale, elles ont un diamètre de 1,2 à 2,2 μ et atteignent 3 à 4 μ dans la partie basale où se trouve le noyau. De l'extérieur vers l'intérieur, on y distingue trois zones : une zone superficielle qui est celle des racines flagellaires de 5 à 7 μ de haut ; une zone moyenne constituée essentiellement de granules lipidiques de 10 à 50 μ de haut, et la zone profonde nucléaire.

Des digitations cytoplasmiques superficielles entourent parfois le flagelle à l'extrémité apicale de la cellule. Le flagelle a un diamètre de 0,3 à 0,4 μ . Il est légèrement plus étroit au point de jonction avec la cellule. Au-dessus de ce col, la membrane flagellaire présente, sur 1 à 1,5 μ de hauteur, des structures comparables aux corps denses décrits chez le Flagellé *Pavlova* (Green, 1970) (Planche II, 6). Chaque

élément est formé de 2 à 3 fibrilles de $0,05\ \mu$ de long et $0,01\ \mu$ d'épaisseur, qui semblent s'insérer sur les microtubules flagellaires. De telles structures ont rarement été observées chez les animaux pluricellulaires. Le flagelle est issu d'un cinétosome qui se prolonge par deux racines flagellaires obliques de $4,5$ à $6\ \mu$ de long. Les racines sont composées de filaments de $0,01\ \mu$ de diamètre. Elles sont entourées d'un véritable manchon de mitochondries ovoïdes, de dimensions exceptionnellement grandes ($0,6$ à $1\ \mu$ sur $0,1$ à $0,3\ \mu$) (Planche II, 7). Ce type de mitochondries n'est présent que dans cette zone de la cellule. Il n'y en a pas non plus dans les autres catégories cellulaires de la larve. Un appareil de Golgi parabasal, constitué par l'empilement de 4 à 5 saccules, est situé à la partie supérieure des racines et latéralement par rapport à elles (Planche II, 8). Dans cette zone des racines flagellaires, on observe également des rosettes de glycogène α , des vésicules claires de $0,2$ à $0,4\ \mu$ de diamètre et des inclusions ovoïdes osmiophiles de $0,2$ à $0,5\ \mu$ de diamètre et entourées d'une membrane.

La zone moyenne contient essentiellement des gouttelettes lipidiques de $0,5$ à $1,5\ \mu$ de diamètre qui déforment la membrane cytoplasmique. Peu osmiophiles, elles ne possèdent pas de membrane. Sur le vivant, elles sont de couleur orangée et il est vraisemblable qu'un pigment caroténoïde est lié à ces lipides. Entre les inclusions, le cytoplasme est peu abondant, mais on y trouve cependant des rosettes de glycogène α de $0,03$ à $0,1\ \mu$ de diamètre et quelques mitochondries.

Le noyau basai ovoïde ou légèrement lobé, parfois déformé par la présence de gouttelettes lipidiques, mesure $2,2$ à $3,1\ \mu$ sur $1,4$ à $2,5\ \mu$. Il possède une hétérochromatine très abondante et osmiophile. Son aspect est tout à fait caractéristique. Il est entouré d'une couronne de petites mitochondries de $0,2$ à $0,5\ \mu$ de diamètre.

2. - Les cellules en urne (Planche I, 4 et Planche III, 9).

De place en place, l'assise de cellules flagellées est interrompue par des cellules en urne. Pour 10 à $12\ \mu$ de haut, leur diamètre est de 2 à $2,5\ \mu$ à la partie apicale et atteint $8,5\ \mu$ dans la partie basale. Le noyau petit, de $2,5$ à $3\ \mu$ de diamètre, est situé dans la partie apicale de la cellule. La zone basale est occupée par des gouttelettes lipidiques de $0,3$ à $2\ \mu$ de diamètre, de petites mitochondries ($0,3\ \mu$) relativement nombreuses et par une grande quantité de microvésicules de $0,3$ à $1,5\ \mu$ de diamètre. Il semble que ces vésicules viennent s'ouvrir au niveau de la membrane cytoplasmique. Ces cellules sont peut-être analogues aux cellules « sécrétrices » de la larve à *Oscarella lobularis* (Lévi et Porte, 1962). Elles n'ont pas été retrouvées chez l'adulte.

3. - Les cellules du pôle postérieur (Planche I, 2).

Le pôle postérieur est recouvert par une assise de cellules triangulaires ou cylindriques de 8 à $12\ \mu$ de haut qui se colorent intensément par le bleu de toluidine et le bleu de Nil sulfate. Le noyau,

de 3,5 à 4 μ de diamètre, est homogène. Ces cellules se caractérisent par la présence, dans leur cytoplasme, d'inclusions filamenteuses ; ces inclusions sont formées d'une vésicule à contenu granulaire peu dense dont le centre est occupé par un filament le plus souvent replié en fer à cheval (Planche III, 12). Ces vésicules sont ovoïdes ou lobées et mesurent 0,7 à 2 μ de diamètre. Le filament interne a un diamètre de 0,05 μ . Dans le cytoplasme, on note également de nombreuses mitochondries de 0,3 à 0,7 μ , des microvésicules et quelques gouttelettes lipidiques. La jonction entre ces cellules est du type tenon-mortaise ; il est très intéressant de signaler de part et d'autre des jonctions, la présence de microfilaments (Planche III, 10) pouvant se comparer à ceux des cellules contractiles de l'éponge adulte.

4. - Les cellules sphéruleuses (Planche III, II).

Elles sont localisées au milieu de l'épithélium flagellé, dans la région correspondant aux gouttelettes lipidiques ou sous cet épithélium, dans le mésophyle larvaire. Elles se caractérisent, comme chez l'adulte, par la présence, dans leur noyau, d'inclusions paracrystallines (Boury-Esnault, sous presse). De forme souvent allongée, elles mesurent 9,4 à 35 μ sur 2 à 4,8 μ . Le noyau sphérique ou légèrement ovoïde a des dimensions qui varient de 2,1 à 4,8 μ sur 2,1 à 3,4 μ . Les inclusions intranucléaires sont de deux types : les unes très osmiophiles de forme variable, ovoïdes ou polygonales ; elles mesurent 0,3 à 1,5 μ de diamètre ; on compte de 1 à 8 inclusions de ce type par noyau mais, le plus souvent, 3 à 5. Ces inclusions semblent fusionnées. L'autre type d'inclusion est ovoïde, peu osmiophile et a des dimensions qui varient de 0,3 à 1 μ sur 0,4 à 1,5 μ de diamètre. Il n'y a qu'une seule inclusion de ce type par noyau.

Dans le cytoplasme de ces cellules, on observe quatre types d'inclusions. Des inclusions fibrillaires, parfois très abondantes, sont constituées de filaments de 400 Å de diamètre orientés dans deux plans perpendiculaires. Des inclusions granulaires sont les inclusions cytoplasmiques les plus abondantes ; on en compte de 3 à 15 par cellule ; rondes ou ovoïdes, elles mesurent 0,6 à 2,9 μ de diamètre et sont toujours entourées d'une membrane ; ces inclusions contiennent un matériel granulaire souvent peu dense. D'autre part, on retrouve, dans le cytoplasme, les deux types d'inclusions décrits dans le noyau ; on compte de 1 à 5 inclusions de type clair, toujours ovoïdes, de 0,4 à 2 μ de diamètre ; les inclusions sombres, toujours plus nombreuses (1 à 13), sont polymorphes ; elles ont un diamètre de 0,4 à 3,5 μ . Ces inclusions montrent tant dans le noyau que dans le cytoplasme une structure périodique. Au niveau du Golgi, une activité de synthèse est décelable ; mais il n'est pas possible d'établir une corrélation avec la synthèse de l'un ou l'autre des types d'inclusions. Dans le cytoplasme, on trouve également des rosettes de glycogène α et des mitochondries.

5. - Les archéocytes (Planche V, 25).

Surtout très abondants dans le massif cellulaire interne, ils sont présents également dans le mésophyle larvaire. Ils sont arrondis, par-

fois polygonaux à la périphérie du massif cellulaire. Leurs dimensions varient de 9,3 à 11 μ sur 7,5 à 10 μ . Ils sont caractérisés par la présence d'un noyau à chromatine homogène (3,5 à 4,5 μ de diamètre) à gros nucléole (1 à 1,9 μ de diamètre). Dans le cytoplasme, on observe des inclusions osmiophiles, des inclusions membranaires de type phagosome (de 0,5 à 0,8 μ sur 1,7 à 2,4 μ), des gouttelettes lipidiques, des rosettes de glycogène α et des petites mitochondries de 0,25 à 0,3 μ . L'appareil de Golgi périnucléaire et l'ergastoplasme sont bien visibles.

6. - Les cellules à vacuoles (Planche V, 24).

Localisées dans le massif cellulaire interne et au pôle postérieur, elles sont le support d'un pigment rouge qui est totalement dissous dans les solvants organiques au cours de la fixation et de l'inclusion. Sphériques ou légèrement ovoïdes, leurs dimensions sont assez semblables à celles des archéocytes (7,4 à 11,9 sur 5,4 à 9,3 μ). Le noyau à chromatine homogène mesure 2,7 à 3,4 sur 2,2 à 2,7 μ . Dans leur cytoplasme, on compte sur coupe de 9 à 15 vacuoles presque complètement vidées par la fixation et qui contenaient le pigment rouge vif. Ces vacuoles mesurent 1,1-3,4 sur 0,6-2 μ . Le cytoplasme est très réduit et contient également quelques rosettes de glycogène α et quelques rares mitochondries.

7. - Les sclérocytes (Planche I, 3 ; Planche III, 13).

Ils sont présents à la fois sous l'épithélium flagellé dans le mésohyle larvaire et dans le massif cellulaire interne. Ils sont très allongés autour du spicule qu'ils sécrètent et qui est intracellulaire. Les seuls spicules présents dans la larve sont des styles ; il n'y a pas de microscèles. Certains sclérocytes, surtout ceux du mésohyle larvaire, ne contiennent que le filament axial à section hexagonale (Planche III, 13) ; son diamètre varie de 0,9 à 1,4 μ . Il est entouré d'une membrane qui représente le silicalemmme (Simpson et Vaccaro, 1974) et qui est plus ou moins étroitement appliquée sur le filament axial. Le cytoplasme contient, d'autre part, un très grand nombre de mitochondries sphériques de 0,3 à 0,4 μ de diamètre ; cette abondance de mitochondries pourrait être un caractère de reconnaissance des sclérocytes avant le début de la synthèse du filament axial ; cela a, en effet, été déjà signalé chez *Tethya aurantium* (Connes, 1968) et *Polymastia mamillaris* (Boury-Esnault, sous presse). Le cytoplasme contient également de nombreuses microvésicules, des rosettes de glycogène α , quelques gouttelettes lipidiques et des phagosomes. Le noyau a une chromatine homogène, pas de nucléole et son diamètre varie de 3,1 à 4 μ . Une fois le spicule sécrété, la cellule dégénère.

8. - Les collencytes.

Le massif cellulaire interne est complètement entouré de faisceaux de collagène. Ce collagène semble sécrété par des archéocytes situés à la périphérie du massif cellulaire et par les collencytes du mésohyle

larvaire. Ces derniers sont très semblables aux archéocytes ; dans leur cytoplasme, on observe des gouttelettes lipidiques, des phagosomes et des rosettes de glycogène. Leur noyau est anucléolé ; ils sont polymorphes.

9. - Les bactéries (Planche III, 14).

On trouve également, dans le mésohyle larvaire, le même type de bactérie que chez l'adulte. Ces bactéries appartiennent à la famille des Spiralées ; leur longueur est de 3,5-4,5 μ pour 0,4 μ de large et elles présentent 15 à 20 tours de spires. Sarà et al. (1972) signalent, chez *Clathrina cerebrum* Haeckel, un type de bactérie analogue appartenant au genre *Spirillum*, mais ne présentant que 2 à 3 tours de spires. Ce type de bactérie a également été observé chez *Halisarca* (Lévi, 1956). L'infestation bactérienne se produit donc très tôt dans les tissus maternels, de la même manière que chez *Oscarella lobularis* (Lévi, 1962).

LA LARVE ÂGÉE

Dans une larve âgée, dont la nage est moins active et qui a perdu son phototropisme positif (environ 48 heures après l'émission), il existe peu de changements dans la topographie et l'ultrastructure cellulaire. On remarque cependant une perturbation dans l'alignement des cellules flagellées dont les noyaux deviennent très lobés ; sur coupe, ils prennent une forme en S, en fer à cheval ou en anneau.

LA MÉTAMORPHOSE

Les larves, trois jours environ après l'éclosion, se fixent par le pôle antérieur, mais parfois latéralement. Il se produit alors une désintégration totale de l'épithélium flagellé et on aboutit très rapidement à la formation d'une pupa hémisphérique recouverte de pinacocytes (Planche IV, 15). Le massif cellulaire interne se divise en plusieurs amas (2 à 4) qui émigrent vers la surface de la pupa et participent à la formation du pinacoderme avec les collencytes du mésohyle (Planche IV, 17). Les cellules flagellées perdent leur position périphérique et sont repoussées dans la région basale et au centre de l'hémisphère (Planche IV, 16) ; ces cellules semblent se fragmenter, en particulier dans la région contenant les inclusions lipidiques qui forment des amas phagocytés, au fur et à mesure, par les archéocytes ; les flagelles sont inclus à l'intérieur du cytoplasme et se résorbent progressivement (Planche VI, 29).

Au cours de la métamorphose, deux types cellulaires disparaissent : les cellules en urne et les cellules du pôle postérieur ; elles sont phagocytées par les archéocytes à l'intérieur desquels des pha-

gosomes contenant les éléments caractéristiques des cellules du pôle postérieur sont bien visibles.

Les sclérocytes, les cellules sphéruleuses et les collencytes sont toujours présents et bien discernables dans la pupa.

Les types cellulaires qui apparaissent à la métamorphose sont, d'une part, les pinacocytes dont l'origine est archéocytaire ou collencytaire (Planche V, 21) et, d'autre part, des cellules qui possèdent à la fois des inclusions osmiophiles et des rosettes de glycogène α (Planche V, 26), tout à fait semblables aux cellules grises de l'adulte. Ce type de cellule n'existe pas chez la larve ; mais il est possible de trouver dans la pupa tous les intermédiaires entre ces cellules et les cellules flagellées larvaires (Planche VI, 27 et 28). Ces cellules intermédiaires se caractérisent par leur noyau à hétérochromatine abondante et dense sans nucléole et la présence, dans le cytoplasme, outre les inclusions osmiophiles et le glycogène, d'éléments caractéristiques de cellules flagellées larvaires : flagelle en résorption, racines ciliaires, gouttelettes lipidiques, grandes mitochondries. Des inclusions osmiophiles, tout à fait semblables à celles des cellules grises de l'adulte, sont présentes dans la région apicale des cellules flagellées larvaires, à proximité de l'appareil de Golgi parabasal.

Les deux seuls types cellulaires essentiels absents de la larve sont les cellules grises et les choanocytes ; il est intéressant de souligner leur origine commune à partir des cellules flagellées larvaires.

LES STADES POST-LARVAIRES

Après les premières heures qui suivent la métamorphose, les archéocytes se dispersent dans toute l'éponge, mais restent relativement groupés dans la zone superficielle. Les cellules flagellées paraissent former des amas sphériques (Planche IV, 16), mais sans qu'il soit possible de distinguer encore une différenciation en choanocytes. Les flagelles en résorption restent bien visibles dans le cytoplasme des cellules. En fonction de leur position, les archéocytes se différencient en pinacocytes ou phagocytent les débris cellulaires du centre de la pupa et se chargent de phagosomes. L'exopinacoderme qui entoure la pupa, dès la métamorphose, est constitué de cellules aplaties, fusiformes sur coupe, d'origine collencytaire ou archéocytaire (Planche V, 21). Mais, 24 à 36 heures après la métamorphose, des exopinacocytes en T se différencient, soit par enfoncement du corps cellulaire, soit par mise en place de nouvelles cellules prenant immédiatement l'aspect en T (Planche V, 20, 22, 23).

Une éponge d'un mois possède un ectosome et un choanosome différencié (Planche IV, 19). L'ectosome est composé de quelques couches cellulaires (cellules à vacuoles, collencytes, cellules grises) (Planche IV, 18) entre l'exopinacoderme et l'endopinacoderme qui recouvrent les cavités aquifères. Il est possible de distinguer quelques ostioles, mais qui ne semblent pas encore groupés en crible.

L'éponge est fixée au substrat par une assise cellulaire homogène

de cellules, aplaties et fusiformes sur coupe, dont le noyau est saillant vers l'intérieur de l'éponge et qui émettent vers l'extérieur une fine couche de fibrilles de type collagène (Borojevic et Lévi, 1967) (Planche IV, 19).

Les premières corbeilles choanocytaires sont encore formées d'un très petit nombre de cellules ; dans certaines d'entre elles, on peut déjà observer une cellule centrale différenciée comme chez l'adulte. Les choanocytes possèdent quelques phagosomes qui sont vraisemblablement les résidus de la résorption des flagelles et des inclusions contenues dans les cellules flagellées larvaires, mais qui peuvent être également d'origine archéocytaire. D'autre part, dans le choanosome, on trouve des archéocytes, des collencytes et des sclérocytes. Les premiers faisceaux de spicules se mettent en place perpendiculairement au substrat et leur base est incluse dans la spongine ; mais les microscières ne sont pas différenciés.

L'ontogenèse post-larvaire semble donc fort longue puisque, au bout d'un mois seulement, les premières corbeilles choanocytaires sont fonctionnelles ; mais la différenciation des cribles et des microscières n'a pas encore eu lieu. Lévi (1956) a montré que la durée de formation du rhagon est proportionnelle à la quantité de réserves de la larve. Les réserves d'*Hamigera hamigera* sont relativement importantes, en particulier dans les cellules flagellées ; cela explique sans doute la durée de l'ontogenèse.

DISCUSSION

La larve d'*Hamigera hamigera* (Schmidt) se distingue essentiellement de celle de *Mycale contarenii* (Martens) décrite par Lévi (1964), par la localisation des archéocytes en un massif interne bien individualisé ; elle pourrait se rapprocher de celle d'*Hymeniacidon sanguinea* (Grant) (Lévi, 1956). Par ailleurs, les descriptions des cellules flagellées chez *Hamigera* et *Mycale* sont concordantes ; cependant, chez *Mycale*, le flagelle traverse à sa base une cheminée cytoplasmique à peine esquissée chez *Hamigera*. Par contre, le manchon mitochondrial autour des racines ciliaires d'*Hamigera hamigera* n'a été observé ni chez *Mycale* ni dans les cellules flagellées de la larve amphiblastula d'*Oscarella lobularis* (Lévi et Porte, 1962).

Les cellules du pôle postérieur d'*Hamigera* sont très différentes de celles qui ont été observées chez les autres espèces ; les inclusions filamenteuses du cytoplasme et les microfilaments au niveau des jonctions les distinguent des autres types cellulaires ; par leur forme triangulaire ou cylindrique, elles rappellent les cellules décrites par Delage (1892) chez *Reniera densa*.

Dans le mésohyle larvaire, nous retrouvons, comme chez *Mycale contarenii* (Martens), les types cellulaires les plus différenciés du mésohyle adulte, à l'exception des cellules grises.

La métamorphose se caractérise par la rupture de l'assise flagellée et par la formation d'un pinacoderme, à partir des collencytes et des

archéocytes internes, qui entoure immédiatement la pupa. Cela a été décrit par Delage (1892) chez *Mycale* et *Spongilla* et par Lévi (1956) chez *Halisarca*. La différenciation, au moment de la métamorphose, des cellules grises à partir des cellules flagellées larvaires, n'avait pas encore été observée.

Les cellules de la lignée flagellée sont donc représentées, chez l'adulte, par les choanocytes assimilés aux épithéliocytes (d'après la classification de Willmer, 1960 ; Lévi, 1970) et par les cellules grises considérées comme des amoebocytes ; les cellules de la lignée amoéboïde correspondent aux pinacocytes, collencytes, sclérocytes, cellules contractiles, équivalents des mécanocytes, ainsi qu'aux archéocytes et à certaines cellules mésohylaires à inclusions, analogues aux amoebocytes.

La lignée flagellée n'est donc pas représentée uniquement chez les éponges adultes par les choanocytes ; d'autre part, les cellules mésohylaires proviennent des deux lignées cellulaires fondamentales. La différenciation des cellules des Spongiaires est donc analogue à celle des autres Métazoaires où les amoebocytes ont deux origines embryonnaires différentes (Willmer, 1960).

Summary

Ultrastructure of the parenchymella larva of *Hamigera hamigera* (Schmidt).
Origin of gray-cells.

The parenchymella larva of *Hamigera hamigera* (Schmidt) owns eight different cellular types: archaeocytes, vacuolar cells, sclerocytes, collencytes, spherulous cells, urn-shaped cells, cells of posterior pole, flagellar cells.

During the metamorphosis, urn-shaped cells and cells of posterior pole disappear; pinacocytes are issued from collencytes and archaeocytes; and the gray-cells differentiate from flagellar cells as well as the choanocytes.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOROJEVIC, R., 1966. — Etude expérimentale de la différenciation des cellules de l'éponge au cours de son développement. *Devel. Biol.*, 14, pp. 130-153.
- BOROJEVIC, R. et LÉVI, C., 1965. — Morphogenèse expérimentale d'une éponge à partir des cellules de la larve nageante dissociée. *Z. Zellforschung.*, 68, pp. 57-69.
- BOROJEVIC, R. et LÉVI, c., 1967. — La basopinacoderme de l'éponge *Mycale contarenii* (Martens). Technique d'étude des fibres extracellulaires basales. *J. Microscopie*, 6 (6), pp. 857-862.
- BOURY-ESNAULT, N., 1971. — Spongiaires de la zone rocheuse littorale de Banyuls-sur-Mer. I. - Ecologie et répartition. *Vie Milieu*, 22 (1 B), pp. 159-192.
- BOURY-ESNAULT, N., 1972. — Une structure inhalante remarquable des spongiaires : le crible. Etude morphologique et cytologique. *Arch. Zool. exp. gén.*, 113 (1), pp. 7-23.
- BOURY-ESNAULT, N., 1975 a. — Inclusions paracrystallines chez trois espèces de Démonspores. (Sous presse.)
- BOURY-ESNAULT, N., 1975 b. — Morphogenèse expérimentale des papilles inhalantes de l'éponge *Polymastia mamillaris* (Müller) (Démonspore, Hadromerida). *Arch. Zool. exp. gén.* (sous presse).
- CONNES R., 1968. — Etude histologique, cytologique et expérimentale de la régénération et de la reproduction asexuée chez *Tethya lyncurium* (= *T. aurantium* Pallas) (Démonspores). Thèse doctorat d'Etat. Montpellier, n° AO 2746 C.N.R.S.

- PELAGE, Y., 1892. — Embryogénie des Eponges. *Arch. Zool. exp. gin.*, 10, pp. 345-498.
- GREEN, J.G., 1970. — Studies in the fine structure and taxonomy of flagellates in the genus *Pavlova*. *J. mar. biol. Ass., U.K.*, 50, pp. 1113-1130.
- LÉVI, c., 1956. — Etude des *Halisarca* de Roscoff. Embryologie et systématique des Démosponges. *Arch. Zool. exp. gén.*, 93, pp. 1-181.
- LÉVI, c., 1964. — Ultrastructure de la larve parenchymella de Démosponge. I. - *Mycale contarenii* (Martens). *Cah. Biol. Mar.*, 5, pp. 97-105.
- LÉVI, c. et PORTE, A., 1962. — Etude au microscope électronique de l'éponge *Oscarella lobularis* Schmidt et de sa larve amphibia: tula. *Cah. Biol. Mar.*, 3, pp. 307-315.
- SARA, M., GAINO, E. et VALONTINI, F., 1972. — Nouvelles données sur les associations entre éponges et bactéries. XXIIIe congrès C.I.E.S.M., Athènes.
- SIMPSON, T.L. et VACARRO, c.A., 1974. — An ultrastructural study of Silica deposition in the freshwater Sponge *Spongilla lacustris*. *J. Ultrastr. Res.*, 47, pp. 296-309.

Légende des planches

PLANCHE I

1 : coupe longitudinale d'une larve d'*Hamigera hamigera* (Schmidt), montrant l'assise flagellée périphérique, le massif archaéocytaire interne ; 2 : cellules du pôle postérieur ; 3 : cellules flagellées et archéocytes séparés par des faisceaux de collagène ; 4 : l'assise flagellée périphérique présente trois zones (zone des racines flagellaires, zone des granules lipidiques, zone des noyaux) et est interrompue par les cellules en urne et les cellules sphéruleuses.

PLANCHE II

5 : ultrastructure de l'assise flagellée périphérique. Epithélium d'une larve âgée, montrant des perturbations dans l'alignement des cellules et des noyaux lobés ; 6 : détail de la région apicale d'une cellule flagellée. Noter la présence d'inclusions sombres. Sur le flagelle, présence de microfibrilles qui sont reliées aux microtubules de la hampe flagellaire ; 7 : détail d'une cellule flagellée. Noter, autour des racines flagellaires, les grandes mitochondries ; 8 : détail d'une cellule flagellée : appareil de Golgi parabasal.

PLANCHE III

9 : cellule en urne ; 10 : détail des microfilaments présents à proximité des jonctions de deux cellules du pôle postérieur ; 11 : cellule sphéruleuse. Noter les inclusions intranucléaires ; 12 : détail des inclusions des cellules du pôle postérieur ; 13 : filament axial d'un spicule à l'intérieur d'un sclérocyte ; 14 : bactérie spiralee symbionte.

PLANCHE IV

15 : larve venant de se métamorphoser ; au centre, amas de cellules flagellées ; vers la périphérie, concentration des archéocytes ; 16 : détail du centre de la pupa où l'on voit des cellules flagellées groupées en amas sphériques (flèches) ; 17 : détail de la zone superficielle de la pupa où l'on peut observer la mise en place des pinacocytes ; 18 : cellule grise d'une éponge d'un mois ; 19 : éponge d'un mois où l'on observe les premières corbeilles vibratiles, le basopinacoderme.

PLANCHE V

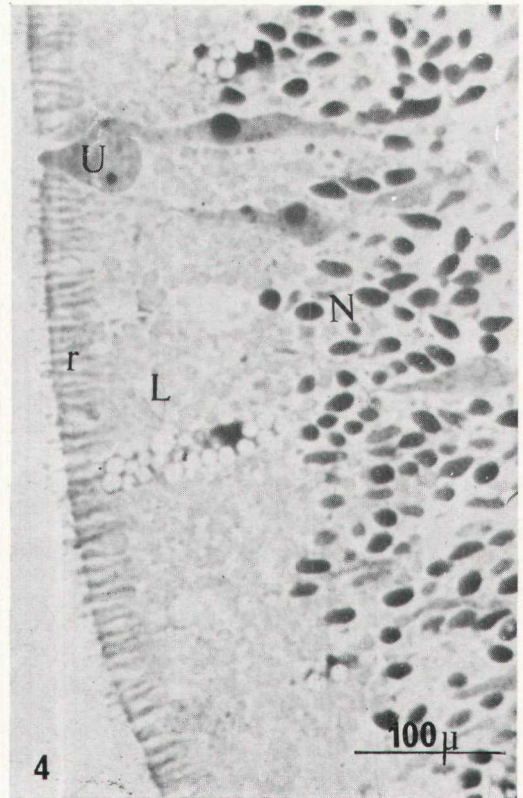
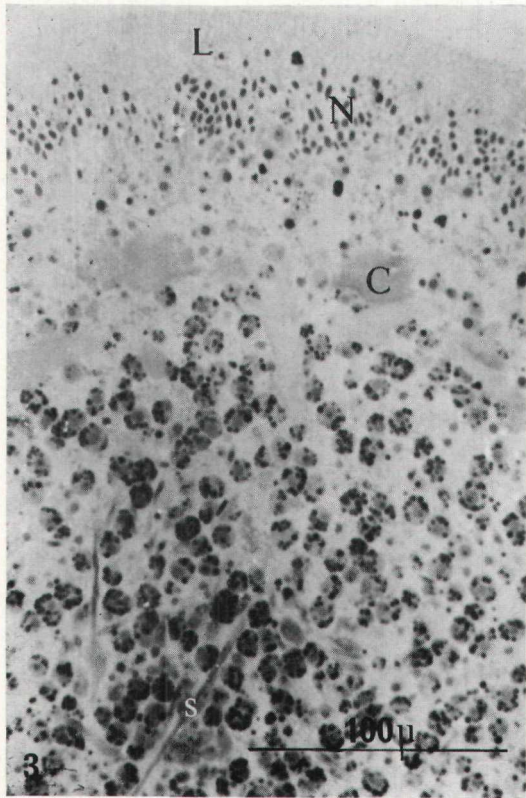
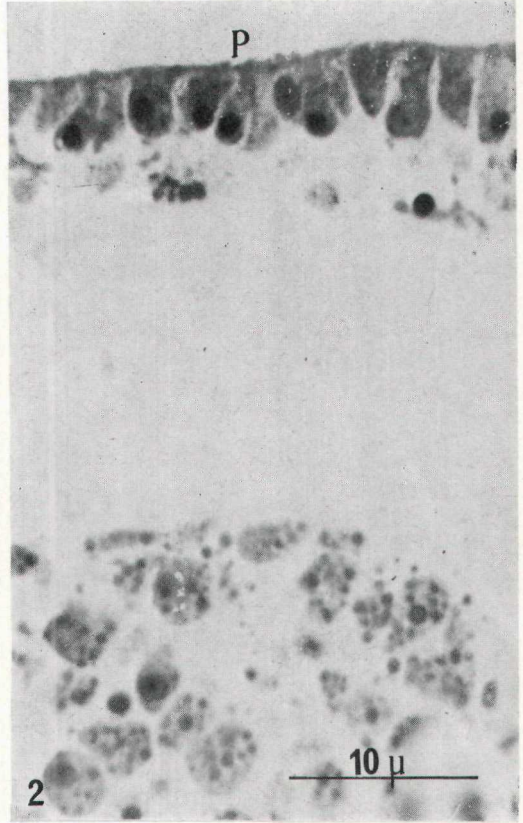
21 : exopinacocyte mis en place immédiatement après la métamorphose ; 20, 22, 23 : plusieurs aspects de la différenciation des exopinacocytes en T ; 24 : cellule à vacuoles ; 25 : archéocyte larvaire ; 26 : cellule grise venant de se différencier dans la pupa.

PLANCHE VI

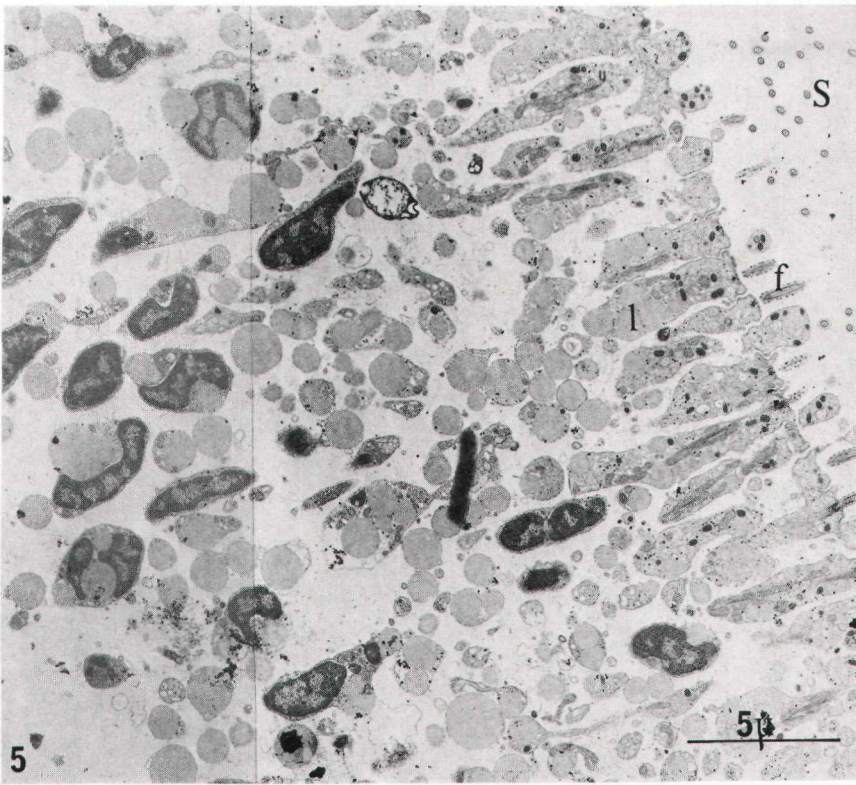
27, 28 : phases intermédiaires de la différenciation des cellules grises ; 29 : cellule flagellée au centre de la pupa, montrant son flagelle en résorption, des inclusions osmiophiles et des granules lipidiques.

Abréviations

A : archéocyte ; B : base de l'éponge ; b : basopinacoderme ; C : collagène ; ch : choanocytes ; E : exopinacocytes ; ec : ergastoplasme ; ec : ectosome ; F : cellules flagellées de la larve ; f : flagelle ; fa : filament axial d'un spicule ; G : appareil de Golgi ; g : glycogène ; i : inclusions osmiophiles ; if : inclusions filamenteuses ; L : zone des granules lipidiques des cellules flagellées larvaires ; l : granule lipidique ; M : mésophyle larvaire ; m : mitochondries ; N : zone des noyaux des cellules flagellées larvaires ; nc : cristal intranucléaire ; nu : nucléole ; P : cellules du pôle postérieur de la larve ; p : phagosome ; r : racines flagellaires ; S : surface de l'éponge ; s : spicule ; U : cellule en urne ; v : vacuole.



N. BOURY-ESNAULT



N. BOURY-ESNAULT

