



HAL
open science

INFLUENCE DE FACTEURS EXTERNES SUR LE DÉVELOPPEMENT GEMMULAIRE D'UNE DÉMOSPONGE MARINE

R Connes, M Gil

► **To cite this version:**

R Connes, M Gil. INFLUENCE DE FACTEURS EXTERNES SUR LE DÉVELOPPEMENT GEMMULAIRE D'UNE DÉMOSPONGE MARINE. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1985, pp.49-55. hal-03021817

HAL Id: hal-03021817

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03021817v1>

Submitted on 24 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

INFLUENCE DE FACTEURS EXTERNES SUR LE DÉVELOPPEMENT GEMMULAIRE D'UNE DÉMOSPONGE MARINE

*Influence of external factors on the gemmular development
in a marine Demosponge*

R. CONNES et M. GIL

Laboratoire de Biologie animale
U.S.T.L., 34060 Montpellier Cedex

SUBERITES DOMUNCULA
GEMMULES
DÉVELOPPEMENT
TEMPÉRATURE
LUMINOSITÉ
pH
pO₂
SALINITÉ

RÉSUMÉ. — Des gemmules de la Démosponge marine *Suberites domuncula* dont les biotopes méditerranéens ne connaissent que de légères variations au cours de l'année, ont été cultivées dans différentes conditions de température, luminosité, pH, pression partielle en oxygène et surtout salinité. L'action de chaque facteur a fait l'objet d'une discussion permettant d'établir des comparaisons entre gemmules d'Eponges marines et d'eau douce. Non indispensables au déroulement complet du cycle biologique, les gemmules de *Suberites domuncula* apparaissent avant tout comme une préadaptation favorable à l'espèce pour sa survie en milieux instables. Cette hypothèse est replacée dans le contexte évolutif de la famille des Suberitidae.

SUBERITES DOMUNCULA
GEMMULES
DEVELOPMENT
TEMPERATURE
LIGHT INTENSITY
pH
pO₂
SALINITY

ABSTRACT. — The gemmules of the marine Demosponge *Suberites domuncula* which occur in mediterranean biotopes with only slight annual variations of environmental factors were cultivated under various conditions of temperature, photoperiod, pH, pO₂ and especially salinity. The action of each factor is discussed in order to compare gemmules of marine and freshwater sponges. The gemmules of *Suberites domuncula*, which are not necessary to complete the life cycle, are considered as a preadaptation for the species to survive in unstable environments. This hypothesis is discussed within the context of evolution of the family Suberitidae.

INTRODUCTION

Parmi les nombreux modes de reproduction asexuée rencontrés chez les Métazoaires inférieurs et en particulier chez les Eponges, les gemmules représentent certainement le plus évolué. Elles sont constituées, en effet, d'une seule catégorie cellulaire rappelant les blastomères d'une morula et protégées par une épaisse couche de collagène, armée ou non de spicules. Leur forme, leur taille, leur nombre et surtout leur richesse en réserves et leur enveloppe protectrice en font des éléments parfaitement adaptés à la dissémination et à la résistance.

Si leur intérêt est évident chez les Spongillidae qui sont appelés, en raison de leur habitat en eau douce,

à subir d'importantes variations saisonnières de l'environnement, il l'est moins chez les Eponges marines. La plupart des espèces qui en sont pourvues vivent, en effet, dans des milieux dont les conditions physico-chimiques varient très peu au cours de l'année. C'est le cas, notamment, pour *Suberites domuncula* des côtes méditerranéennes.

Adhérent fortement les unes aux autres et à la surface d'une coquille unique, les gemmules de *Suberites* ont peu de chances d'être séparées et de contribuer à la dissémination de l'espèce.

Pourvues d'une enveloppe de spongine qui contrôle les relations avec le milieu extérieur, elles sont par contre susceptibles de résister à des conditions défavorables, incompatibles avec la persistance des adultes. Elles constitueraient donc un facteur de

préadaptation à la vie en milieux instables (étangs saumâtres, zones d'estuaires).

Une série d'expériences a été entreprise pour étayer cette hypothèse, en testant l'effet de plusieurs facteurs naturels sur la différenciation cellulaire et la morphogénèse.

MÉTHODES D'ÉTUDE

Les gemmules utilisées dans nos expériences ont été prélevées dans des *Suberites* obtenues par chalutage sur les fonds marins sétois, à une profondeur de 30 à 60 m.

Ces bourgeons grossièrement sphériques, de 150 à 1 000 μm de diamètre, adhèrent fortement entre eux ainsi qu'à la coquille de Gastéropode sur laquelle l'Eponge-mère a pris naissance. Chacun d'eux est séparé de ses voisins, de son support, et des tissus maternels, avec le maximum de précaution pour éviter toute perforation susceptible d'influer sur le développement. Compte-tenu des difficultés d'isolement complet, certaines expériences ont été réalisées à partir de petits groupes de 3 ou 4 individus. 15 à 20 gemmules sont cultivées simultanément dans des boîtes de Pétri de 10 cm de diamètre, renfermant 50 ml d'eau de mer filtrée sur millipore (0,2 μm) et placée durant 1 h sous une rampe U.V. afin de limiter la prolifération des microorganismes. Celle-ci étant inévitable, il s'est avéré préférable de repiquer les gemmules dans un milieu frais tous les deux jours, plutôt que de changer l'eau des boîtes.

L'état de développement des gemmules a été testé par observation au microscope stéréoscopique et au moyen de coupes à la paraffine, colorées à la laque chromique de gallocyanine.

Cette coloration permet de mettre en évidence, avant la germination 4 catégories cellulaires dont nous ne mentionnerons ici que les traits les plus caractéristiques, leur description détaillée ayant fait l'objet d'une publication antérieure (Connes et coll., 1978) :

— les thésocytes initiaux ou thésocytes primaires sont bourrés de plaquettes vitellines et ont un noyau difficilement visible (diamètre cellule : 14 μm — diamètre noyau : 2,8 μm);

— les thésocytes en différenciation ou thésocytes secondaires montrent un noyau volumineux et à gros nucléole, au sein d'une plage cytoplasmique claire (diamètre noyau : 3,3 à 4 μm — diamètre nucléole : 1,5 à 2 μm);

— les archéocytes rappellent, par leurs lysosomes notamment, ceux que l'on rencontre dispersés dans les tissus de l'adulte (diamètre cellule : 8 à 12 μm — diamètre noyau : 3,5 à 4 μm — diamètre nucléole : 1,5 à 2 μm);

— les histoblastes ont un cytoplasme clair et un

noyau anucléolé (diamètre cellule : 7 μm — diamètre noyau : 3 à 3,5 μm).

Le nombre de jours de culture est calculé à partir du moment où les gemmules sont extraites de l'Eponge mère et placées dans des boîtes de Pétri.

Tout résultat repose au minimum sur l'observation de 3 gemmules ayant fait l'objet de coupes sériées de 7 μm d'épaisseur. Les 10 coupes de plus fort diamètre de chaque gemmule sont examinées au microscope.

Les cellules en début de différenciation (thésocytes secondaires et archéocytes) sont comptées sur chaque coupe et la moyenne par coupe, figurant sur les tableaux, est donc établie à partir de 30 comptages. Un pourcentage de cellules en début de différenciation par rapport au nombre initial de thésocytes primaires est ensuite calculé. Ce dernier est, en moyenne, de 52 par coupe.

A partir du début de la germination, 3 stades de développement ont été définis : — stade 1 : germination en cours, — stade 2 : jeune Eponge avec spicules, mais sans oscule. — stade 3 : Eponge avec oscule.

RÉSULTATS

1. Témoins

Les cultures témoins ont été réalisées dans des conditions de température, de salinité, de pH et d'oxygénation considérées comme optimales en fonction de résultats partiels obtenus au cours d'essais préalables : température : 18 °C — salinité : 37 ‰ pH : 7 — pO₂ : 160 torrs.

Au bout de 12 j, la morphogénèse est déjà bien ébauchée et un mois après le début de la mise en culture, il ne reste plus que quelques thésocytes au fond des coques (Tabl. I). Les cellules à gros noyau nucléolé observées dès les premières heures de la

Tabl. I. — Evaluation quantitative et qualitative du développement gemmulaire en conditions optimales.

Quantitative and qualitative estimation of gemmular development under optimal conditions.

Nbre de jours	Nbre de cellules en début de différenciation	% de cellules en début de différenciation par rapport aux thésocytes initiaux	Observations
0	1	1,9 %	Gemmules au repos
2	3	5,8 %	Début de différenciation non significatif
4	9	17,3 %	Nette amorce de différenciation dans la région micropylaire
5	11	21,1 %	Premières mitoses
6	17	32,7 %	Apparition d'histoblastes
8	26	50 %	Premières germinations
10	35	67,3 %	Nombreuses germinations

mise en culture correspondent à des thésocytes primaires n'ayant pas achevé leur maturation plutôt qu'à des thésocytes secondaires. Même au moment de leur prélèvement, en effet, les gemmules ne sont jamais composées à 100 % de thésocytes quiescents rigoureusement identiques.

2. Action de la température

Des gemmules fraîchement extraites de l'Eponge mère sont placées dans des conditions différentes de température et des gemmules ayant subi un refroidissement ou un réchauffement de 1 à 4 j sont replacées dans des conditions optimales. La salinité est maintenue dans les deux cas à 37 ‰.

1. A 6 °C, on n'observe aucune trace de différenciation et de germination, même après 2 mois de culture (Tabl. II, A). A 10 °C, la différenciation est ébauchée au bout d'un mois; aucune germination ne se produit par la suite. A 29 °C, les thésocytes sont rapidement altérés et il n'y a ni différenciation, ni germination.

Avec une salinité de 37 ‰, les températures favorables au développement gemmulaire sont donc comprises entre 13 et 21 °C, avec un optimum entre 18 ° et 21 °C. Le taux de germination est alors de 90 à 100 %. Dans ces conditions optimales, le laps de temps entre le début de la différenciation et la germination est toujours de 6 jours.

2. Des gemmules conservées à 6 °C pendant 1, 2 3 ou 4 jours après leur extraction, se comportent comme des gemmules fraîchement extraites lorsqu'on les replace dans des conditions optimales. Par contre, si le séjour au froid est prolongé au-delà du quatrième jour, le pourcentage de germination décroît.

Des gemmules maintenues pendant les mêmes durées à 29 °C ne récupèrent pas leurs capacités morphogénétiques lorsqu'elles sont replacées à 18 °C ou 21 °C.

3. Action de la luminosité

Des cultures ont été maintenues à l'obscurité totale, avec une photopériode de 10 h de jour/14 h de nuit ou de 12 h de jour/12 h de nuit (température : 17 °C; salinité : 37 ‰).

Dans tous les cas, 85 % des gemmules ont germé au bout de 10 j.

4. Action du pH

Le pH du milieu de culture non modifié était de 6,8 à 7. En maintenant la température à 18 °C et la salinité à 37 ‰, ce milieu a été acidifié par addition d'HCl ou alcalinisé par addition de NaOH.

Tabl. II. — A, Influence de la température sur le déclenchement de la différenciation et de la germination; B, variation du taux de germination en fonction du pH.

A, Influence of temperature on the releasing of differentiation and germination; B, variation of the germination rate according to the pH.

A		
T °C	Début de différenciation	Début de germination
6°	—	—
10°	1 mois	—
13°	7 jours	16 jours
16°	5 jours	10-11 jours
18°	4 jours	9-10 jours
21°	3 jours 1/2	9 jours
29°	—	—

B	
pH	Taux de germination
< 5	nul
5 < pH < 6	très faible
6,8 < pH < 7,5	maximum
7,5 < pH < 8,5	moyen
> 9	nul

Les résultats du Tableau II, B, bien que non quantifiés, montrent que les gemmules de *Suberites* sont plus sensibles aux pH acides que basiques.

5. Action de la pression partielle en oxygène (pO₂)

Les cultures ont été réalisées dans des tubes à prélèvement hermétiquement fermés, contenant de l'eau enrichie en O₂ par barbotage d'air comprimé ou appauvrie par barbotage d'azote. La pO₂ du milieu témoin, ni enrichi, ni appauvri était de 160 torrs. Toutes les cultures ont été remises à une pO₂ de 205 au bout de 20 j.

Une chute de la pression partielle en oxygène (Tabl. III) inhibe le développement des gemmules, la limite inférieure se situant aux alentours de 125 torrs. Cette inhibition est réversible et immédiate avec une bonne oxygénation (pO₂ = 205 torrs).

Tabl. III. — Variation du taux de germination en fonction de la pO₂.

Variation of the germination rate according to the pO₂.

pO ₂ en torrs	Taux de germination après 15 j de culture	Stade de développement au bout de 20 j	Taux de germination après remise à pO ₂ 205 torrs
160	80 %	stades 1 et 2	20 %
205	95 %	stades 2 et 3	5 %
169	90 %	stades 2 et 3	10 %
125	20 %	stade 1	80 %
65	0 %	—	100 %

6. Action de la salinité

En maintenant la température à 17,5 °C, différentes salinités ont été obtenues en laissant s'évaporer de l'eau de mer naturelle ou en y ajoutant de l'eau distillée.

Trois séries de tests ont été réalisées :

— sur des gemmules n'ayant pas ébauché leur différenciation : une seule salinité ou deux salinités successives.

— sur des gemmules en différenciation : des lots de gemmules sont placés dès leur extraction dans des conditions optimales de température et de salinité (18 °C — 38 ‰) pendant des laps de temps variables leur permettant d'atteindre un stade de développement plus ou moins évolué; elles sont ensuite transférées pendant 10 j dans un milieu à 20 ‰, puis remises en conditions favorables.

— sur de jeunes Eponges.

1. Action de la salinité sur des gemmules n'ayant pas ébauché leur différenciation

— Une seule salinité (Tableau IV)

Sur le plan histologique, les gemmules qui ne germent pas ne présentent ni thésocytes secondaires, ni archéocytes. Lorsque la germination est tardive, la différenciation cellulaire l'est également. Si les gemmules qui sont placées en eau douce ne sont pas altérées au cours de leur prélèvement, leurs thésocytes restent en parfait état durant les deux premiers jours.

— Deux salinités successives (Tableau V)

2. Action de la salinité sur des gemmules en différenciation (Tableau V)

Plus le séjour initial à 38 ‰ est long, plus le début de la germination est tardif. Les gemmules qui ont germé (10 j) ou dépassé ce stade (20 j) sont victimes de la chute de salinité.

Le suivi histologique de la différenciation cellulaire révèle que les gemmules n'ayant subi que deux séjours à salinités différentes (10 j à 20 ‰ — 25 j à 38 ‰) manifestent un retard de 8 à 9 j par rapport aux témoins. Mais une fois amorcée, la différenciation s'effectue normalement jusqu'à la germination.

Ce même suivi permet également de constater que le séjour à 20 ‰ succédant à celui à 38 ‰ fait chuter le nombre de cellules en voie de différenciation (essentiellement des archéocytes) par rapport à celui des témoins. Cette diminution va de 44 % pour les gemmules ayant passé initialement 4 j dans une eau à 38 ‰, à 67 % pour celles qui y sont restées 10 j. Le nombre de thésocytes primaires n'augmente pas pour autant : il est au contraire plus faible que chez les témoins.

Tabl. IV. — Influence de la salinité sur le taux et le délai de germination.

Influence of the salinity on the rate and time of germination.

Salinité	Germination
16 ‰	0 % après 20 j
18 ‰	0 % après 20 j
20 ‰	0 % après 20 j
25 ‰	0 % après 20 j
28 ‰	6 % après 23 j
30 ‰	100 % après 13 j
33 à 38 ‰	100 % après 10 j
40 ‰	50 % après 18 j - 70 % après 25 j
42 ‰	52 % après 20 j - 80 % après 32 j
44 ‰	58 % après 18 j
48 ‰	0 % après 20 j
54 ‰	0 % après 20 j
eau douce	0 % après 20 j

Tabl. V. — A, Action d'une salinité optimale sur la germination après un séjour dans un milieu à salinité défavorable; B, influence des variations successives de salinité sur la germination.

A, Action of optimal salinity on the germination after remaining in a medium with unfavourable salinity; B, influence of successive variations of salinity on the germination.

A	1ère salinité	Durée du séjour	2e salinité	Durée du séjour	Germination
	16 ‰	7 j - 10 j - 20 j	37 ‰	1 mois	0 %
	18 ‰	7 j 10 j 20 j	37 ‰	24 j » »	50 % 47 % 0 %
	20 ‰	5 j 10 j 22 j	37 ‰	24 j » »	53 % 75 % 13 %
	28 ‰	7 j 10 j 24 j	37 ‰	13 j 24 j »	100 % 80 % 67 %
	48 ‰ 54 ‰	10 j 10 j	37 ‰ 37 ‰	24 j 24 j	60 % 0 %
	eau douce	1 j 1/2 3 j	33 ‰ 33 ‰	1 mois 1 mois	42 % 0 %

B	1er séjour à 38 ‰	Séjour à 20 ‰	2e séjour à 38 ‰	Germination
	0 j	10 j	25 j	90 %
	2 j	10 j	25 j	90 %
	4 j	10 j	25 j	67 %
	6 j	10 j	25 j	49 %
	10 j	10 j	25 j	46 %
	20 j	10 j	25 j	0 %

3. Action de la salinité sur de jeunes Eponges

Devant les difficultés rencontrées pour conserver en élevage des *Suberites domuncula* adultes, même dans les conditions les plus favorables, nous avons soumis aux mêmes variations de salinité que les gemmules, de jeunes Eponges avec ou sans oscule. Nous avons alors constaté que leur survie n'était possible qu'entre 30 et 44 ‰, c'est-à-dire dans les limites de l'éclosion gemmulaire.

DISCUSSION

Action de la température

Selon le rapport d'H. Tournier (1969) établi au cours de campagnes effectuées dans le golfe du Lion en 1966 et 1967, la température varie entre février et août de 10 ° 67 à 21 ° 50 en surface, de 10 ° 77 à 15 ° 24 à 25 m et de 10 ° 70 à 15 ou 16 ° à 50 m de profondeur.

Les variations annuelles sur les fonds de 50 m où sont récoltées nos Eponges sont donc de l'ordre de 5 ° et aucune de ces températures extrêmes n'est incompatible avec la survie des adultes.

Il faut noter cependant, compte tenu des résultats expérimentaux, que les températures hivernales ne permettent pas le développement de *Suberites* alors que les températures estivales lui sont, au contraire, très favorables.

Contrairement à ce qui se produit pour certaines Eponges d'eau douce comme *Ephydatia mülleri* (Rasmont, 1962) ou marines, comme *Haliclona loosanoffi* (Fell, 1974), aucune vernalisation n'est nécessaire à la germination des gemmules de *Suberites*, qui ne présentent pas de diapause. Le maintien à une faible température immédiatement après l'extraction de l'Eponge mère, constitue plutôt un handicap qu'un facteur stimulant pour la morphogénèse.

Action de la luminosité

Brøndsted et Brøndsted (1953) ont montré que les gemmules vertes de *Spongilla lacustris*, renfermant des Zoochlorelles, germaient plus vite et à plus basse température que les gemmules brunes de la même espèce dépourvues de symbiotes. La vitesse de développement étant la même à la lumière et à l'obscurité, ce n'est certainement pas l'oxygène qui est responsable de cette différence mais probablement un facteur de croissance synthétisé par les Zoochlorelles.

Rasmont et Schmidt (1967) ont observé que les gemmules d'*Ephydatia fluviatilis*, bien que dépourvues d'algues symbiotiques, consommaient davantage d'oxygène le jour que la nuit mais ils ne mentionnent aucun fait concernant l'action de la lumière sur la germination.

Strekal et McDiffet (1974) ne notent aucune différence de comportement entre les gemmules de *Spongilla fragilis* cultivées à l'obscurité totale et celles soumises à l'alternance régulière de 12 h de jour/12 h de nuit.

Compte-tenu des faibles profondeurs auxquelles vivent les Spongillidae, il est possible que la luminosité ait dans certains cas une action sur le développement de leurs gemmules, avec ou sans intervention

d'Algues symbiotiques. Il n'en est pas de même pour les *Suberites* qui ne reçoivent, à 50 m de profondeur, qu'une faible partie de la lumière bleue.

Action du pH

Plus sensibles aux pH acides que basiques, les gemmules de *Suberites* ont un comportement qui rappelle celui d'*Ephydatia mülleri* (Benfey et Reising, 1982). Chez cette espèce, en effet, des pH de l'ordre de 5,8 à 6,5 ne modifient en rien le taux de germination de gemmules cultivées à 20 °C mais font baisser ce dernier dans le cas d'une incubation préalable de 7 j à 5 °C.

Action de la pO₂

L'élévation de la consommation d'oxygène au cours des premières étapes du développement embryonnaire est un phénomène bien connu chez de nombreux Invertébrés. Lindohl et Holter, par exemple, ont noté dès 1940 que la consommation d'oxygène par les œufs d'Oursin doublait durant le premier quart d'heure après la fécondation. Il n'est donc pas surprenant que le même phénomène se manifeste au début de l'embryogenèse somatique correspondant au développement gemmulaire. Brøndsted et Løvtrup (1953) ont ainsi observé un accroissement de la consommation d'oxygène durant la période de prégermination chez les gemmules de *Spongilla lacustris* avec ou sans Zoochlorelles. Rasmont (1962) confirme cette observation chez *Ephydatia mülleri* dont les gemmules activées multiplient par trois leur exigence en oxygène lorsque est levée la diapause hivernale.

On comprend dans ces conditions que les gemmules de *Suberites domuncula* soient sensibles à la pression partielle en oxygène et se développent mieux et plus vite lorsque celle-ci est élevée. Le manque de ce gaz pendant une période relativement longue (25 j) ne lèse pas les éléments reproducteurs mais inhibe leur différenciation; le développement démarre dès que l'oxygénation redevient normale ou supérieure à la moyenne.

Action de la salinité

Les limites de salinité compatibles avec l'éclosion des gemmules de *Suberites domuncula* sont de 30 à 44 ‰, valeurs qui ne sont jamais atteintes dans les zones méditerranéennes où vit cette espèce. Selon H. Tournier (1969), en effet, la salinité varie en surface de 33 à 37,75 ‰ entre février et août et, à 50 m de profondeur de 37,50 à 37,90 ‰ entre les mêmes mois. De part et d'autres de ces limites, les gemmules peuvent résister à une hyposalinité de 18 ‰ ou à une hypersalinité de 48 ‰ et germer lorsque les

conditions redeviennent optimales, si le séjour en conditions extrêmes n'a pas été trop prolongé. Le fait que les jeunes Eponges ne survivent que dans la même fourchette de salinités est en parfait accord avec ces observations.

L'histologie révèle que les gemmules incapables de germer par suite des mauvaises conditions de salinité, ne présentent ni thésocytes secondaires, ni archéocytes. Taux de germination et capacité de différenciation évoluent donc de façon parallèle. On peut ainsi penser que l'inhibition du développement gemmulaire ou tout au moins sa non-activation, se manifeste très tôt, en empêchant les thésocytes primaires de commencer leur différenciation.

La population homogène de thésocytes primaires contenue dans une gemmule fraîchement extraite étant capable de résister à une salinité de 20 ‰, il était tentant de savoir comment se comportait dans les mêmes conditions, la population hétérogène de thésocytes primaires ou secondaires et d'archéocytes d'une gemmule en voie de développement. La deuxième expérience a prouvé que les gemmules résistaient d'autant plus mal à l'hyposalinité qu'elles étaient plus différenciées.

Des cultures placées à 20 ‰ après avoir séjourné durant 20 j à 38 ‰ sont irrémédiablement lésées : le nombre de cellules différenciées est trop important, par rapport aux quelques thésocytes restant encore au fond des coques pour permettre la résistance à l'hyposalinité. Par contre, si l'incubation à 38 ‰ est limitée à 10 j, durée qui permet chez les témoins d'atteindre la germination tout en conservant un fort pourcentage de thésocytes primaires, les gemmules en phase d'éclosion sont capables de supporter une salinité de 20 ‰ pendant 10 j. On assiste donc, entre le 10^e et le 20^e jour de culture, à un renversement du rapport thésocytes/cellules différenciées, qui détermine une évolution à sens unique. On peut admettre, pour expliquer la deuxième situation, que le micropyle de gemmules en train d'éclore est secondairement obturé par une sécrétion de spon-gine.

Ainsi se trouverait isolé du milieu extérieur un lot de thésocytes suffisant pour redonner une Eponge dans des conditions favorables.

L'étude histologique a montré que le séjour à 20 ‰ faisait chuter le nombre d'archéocytes dans des gemmules en cours de développement après incubation à 38 ‰. Puisque le nombre absolu de thésocytes n'augmente pas corrélativement, c'est que les archéocytes sont incapables de se différencier dans ces conditions. Ils ne peuvent pas phagocyter leurs semblables pour reconstituer du vitellus somatique et ils disparaissent après s'être désintégrés. La modification des propriétés membranaires au cours de la différenciation ne leur permet certainement pas de supporter les variations de la pression osmotique liées à l'hyposalinité du milieu. Les thésocytes secondaires, par contre, effectuent un

retour en arrière et ne se distinguent plus des thésocytes primaires.

CONCLUSION

L'intervention qui vient d'être mise en évidence de plusieurs facteurs externes sur le développement gemmulaire d'une Démospone marine, permet de mieux comprendre la finalité de la reproduction asexuée chez cette espèce. *Suberites domuncula* se rencontre dans des zones du plateau continental où les différents facteurs physico-chimiques ne subissent que de très légères variations, incapables de provoquer d'importantes vagues de mortalité. Dans des conditions écologiques aussi stables, la mort des individus doit être échelonnée dans le temps en fonction de leur âge et, compte-tenu de la durée de vie pluriannuelle de cette espèce, la reproduction sexuée suffit, a priori, pour assurer sa pérennité.

Suberites n'est pourtant pas à l'abri d'accidents. Associée à un Pagure qui la déplace en permanence, elle est condamnée à mourir si le Crustacé l'abandonne. Elle subit alors une putréfaction qui n'atteint pas les gemmules, comme le prouve une expérience réalisée au laboratoire et que nous n'avons pas relatée dans ce travail. Lorsque les courants d'eau ont fait disparaître les tissus nécrosés, les gemmules retrouvent des conditions d'oxygénation favorables et elles commencent à se développer.

À la suite d'une mort naturelle ou accidentelle, la reproduction asexuée assure donc la reconstitution rapide des individus et, par voie de conséquence, le maintien de la population.

Les capacités de résistance à des températures et à des salinités inconnues dans les biotopes à *Suberites domuncula* montrent, en outre, que les gemmules représentent pour cette espèce, un élément de préadaptation à la vie en milieux variables, en particulier en eaux saumâtres. Cette préadaptation est encore imparfaite.

La résistance aux basses températures est, par exemple, bien inférieure à celle des Eponges d'eau douce, peut-être en raison de la structure de la coque qui n'assure pas une bonne isolation thermique. En outre, les gemmules de *Suberites* ne présentent pas de diapause et aucune vernalisation n'est nécessaire pour lever celle-ci.

La préadaptation aux variations de salinité est, par contre, beaucoup plus évidente et doit permettre à l'espèce de subsister près de l'embouchure de certains fleuves, qui déversent de façon intermittente, d'importantes quantités d'eau douce. Aucune prospection systématique n'a été faite pour l'instant mais une telle situation se rencontre dans la région de Perpignan où *Suberites domuncula* est abondante sur les roches Torreilles dont les eaux sont parfois très déssalées par suite des apports irréguliers d'eau

douce provenant de l'Agly et de la Têt (J. Paris, communication personnelle).

Il est frappant de constater (Simpson et Fell, 1974) que trois familles seulement de Démosponges marines, les Suberitidae, les Clionidae et les Haliclonidae, fabriquent des gemmules et que, parmi elles, les Suberitidae comportent plusieurs genres et plusieurs espèces adaptées à l'eau saumâtre et même à l'eau douce. *Suberites massa* fréquente dans l'étang de Thau et la lagune de Venise et *Laxosuberites lacustris* signalée par Annandale (1915) dans le lac Chilka en sont les deux meilleurs exemples. *Laxosuberites* forme des gemmules à l'approche de la saison chaude, lorsque le niveau de l'eau baisse et que la salinité augmente. Vacelet (1959) signale que *Terpios fugax* est abondante dans la grotte de Port Miou (près de Marseille) dont les eaux sont très dessalées en raison des apports d'eau douce. Chez les Haliclonidae, *Haliclona loosanoffi*, présente tout l'année dans le « Mystic estuary » (Connecticut) ne passe l'hiver que grâce à ses gemmules dont la diapause est levée lorsque la température augmente (Fell, 1974). Elles peuvent résister, en conditions expérimentales, à des hypo- ou à des hypersalinités (Fell, 1975).

À côté de cela, comme *Suberites domuncula*, plusieurs espèces strictement marines possèdent des gemmules qui ne leur sont pas indispensables. C'est le cas chez les Suberitidae de *Suberites carnosus*, *Ficulina ficus*, *Prosuberites epiphytum* (Topsent, 1900) ou *Prosuberites microsclerus* (Wells et coll., 1964) et chez les Haliclonidae de *Haliclona oculata* (Fell, 1974).

Quelle que soit l'importance prise par les gemmules dans le cycle biologique des Eponges marines, il semble que les espèces qui en possèdent puissent s'adapter plus facilement que d'autres à de fortes variations écologiques, sans se situer pour autant exclusivement dans les zones sujettes à ces variations. Elles se comportent ainsi comme des espèces très eurythermes et très euryhalines. Deux Clionidae, par exemple, *Cliona truitti* et *Cliona vastificata*, productrices de gemmules, sont d'après Hartmann (1958) les Eponges pouvant pénétrer le plus loin dans les estuaires à faible salinité. Hopkins (1956, 1962) utilise en Caroline du Sud la distribution de certaines Cliones comme indicatrice des salinités et de leurs variations : *Cliona celata*, dépourvue de gemmules, indique une salinité élevée et stable.

Une meilleure connaissance de la répartition de *Suberites domuncula* et de son environnement physico-chimique devrait permettre de mieux cerner la voie évolutive adoptée par cette espèce pour conquérir, comme d'autres Suberitidae, des biotopes de plus en plus instables.

BIBLIOGRAPHIE

ANNANDALE N., 1915. Fauna of the Chilka Lake sponges. *Mem. Ind. Mus.*, 5 : 23-54.

- BENFEY T.J. et H.M. REISWIG, 1982. Temperature, pH, and photoperiod effects upon gemmule hatching in the freshwater sponge, *Ephydatia mülleri* (Porifera, Spongillidae). *J. exper. Zool.*, 221 : 13-21.
- BRØNDSTED A. et H.V. BRØNDSTED, 1953. The effect of symbiotic Zoochlorellae on the germination rate of gemmules of *Spongilla lacustris*. *Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren*, 115 : 133-144.
- BRØNSTED H.V. et E. LØVTRUP, 1953. The respiration of sponge gemmules without and with symbiotic algae. *Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren*, 115 : 145-157.
- COMNES R., D. CARRIERE et PARIS J., 1978. Etude du développement des gemmules chez la Démospone marine : *Suberites domuncula* (Olivi) Nardo. *Ann. Sci. Nat., Zool. Biol. animale*, 20 : 357-385.
- FELL P.E., 1974. Diapause in the gemmule of the marine sponge, *Haliclona loosanoffi*, with a note on the gemmules of *Haliclona oculata*. *Biol. Bull.*, 141 : 333-351.
- FELL P.E., 1975. Salinity tolerance and desiccation resistance of the gemmules of the brackish-water sponge, *Haliclona loosanoffi*. *J. exper. Zool.*, 194 : 409-412.
- HARTMAN W.D., 1958. Natural history of the marine sponges of southern New England. *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.*, 12 : 1-155.
- HOPKINS S.H., 1956. Notes on the boring sponges in Gulf Coast estuaries and their relation to salinity. *Bull. mar. Sci. Gulf Caribbean*, 6 : 44-58.
- HOPKINS S.H., 1962. Distribution of species of *Cliona* (boring sponge) on the eastern shore of Virginia in relation to salinity. *Chesapeake Sci.*, 3 : 121-124.
- LINDAHL P.E. et H. HOLTER, 1940. Respiration et fécondation chez les œufs d'Oursin. *C.R. Lab. Carlsberg Danem.*, 23 : 249-257.
- RASMONT R., 1962. The physiology of gemmulation in fresh water Sponges. *Symp. Soc. Study Develop. Growth*, 20 : 3-25.
- RASMONT R. et I. SCHMIDT, 1967. Mise en évidence du caractère photosensible de la respiration des gemmules de Spongillides. *Comp. Biochem. Physiol.*, 23 : 959-967.
- SIMPSON T.L. et P.E. FELL, 1974. Dormancy among the porifera : gemmule formation and germination in fresh-water and marine sponges. *Trans. amer. micr. Soc.*, 93 : 544-577.
- STREKAL T.A. et W.F. Mc DIFFETT, 1974. Factors affecting germination, growth and distribution of the freshwater sponge, *Spongilla fragilis Leidy* (Porifera). *Biol. Bull.*, 146 : 267-278.
- TOPSENT E., 1900. Etude monographique des Spongiaires de France III. Monaxodina (Hadromerina). *Arch. Zool. expér., gén.*, 8 : 1-331.
- TOURNIER H., 1969. Hydrologie saisonnière du golfe du Lion entre 1966 et 1967. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 33 : 265-300.
- VACELET J., 1959. Répartition générale des Eponges et systématique des Eponges cornées de la région de Marseille et quelques stations méditerranéennes. *Rec. Trav. Stn. ma. Endoume*, 16 : 39-101.
- WELLS H.W., M.J. WELLS et I.E. GRAY, 1964. Ecology of sponges in Hatteras Harbor, North Carolina. *Ecology*, 45 : 752-767.

Reçu le 14 novembre 1984; accepté le 7 mars 1984
Received November 14, 1984; accepted March 7, 1984