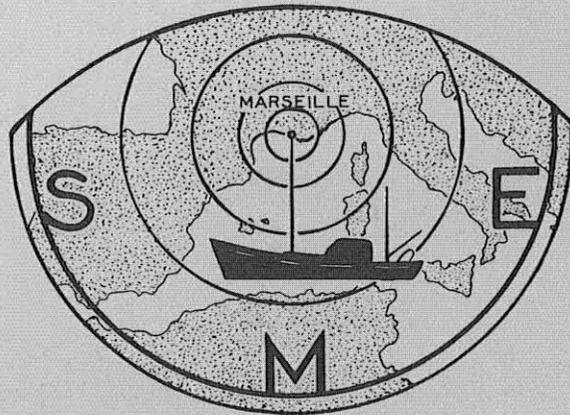


FACULTÉ DES SCIENCES  
DE MARSEILLE



RECHERCHES ET PUBLICATIONS  
SUBVENTIONNÉES PAR LA  
DÉLÉGATION GÉNÉRALE  
À LA RECHERCHE  
SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE  
(COLLEX)

RECUEIL DES TRAVAUX  
DE LA  
STATION MARINE D'ENDOUME



Fascicule : 50 — Bulletin n° 34 — Année : 1964

ÉTUDE MONOGRAPHIQUE DE L'ÉPONGE CALCAIRE  
PHARETRONIDE DE MÉDITERRANÉE, *PETROBIONA MASSILIANA*  
VACELET ET LÉVI  
LES PHARETRONIDES ACTUELLES ET FOSSILES

par Jean VACELET

## INTRODUCTION

Les Eponges Calcaires de l'ordre des Pharétronides (ZITTEL, 1878) sont connues depuis longtemps à l'état fossile. Elles apparaissent dans les terrains permien, le Jurassique et le Crétacé correspondant pour elles à une période d'épanouissement, et de nombreux genres et espèces ont été décrits. Après le Crétacé, les Pharétronides disparaissent des séries anciennes, à l'exception de quelques formes de l'Eocène ; on a cru le groupe complètement éteint de nos jours, jusqu'à la découverte d'un représentant actuel, *Lelapia australis* Gray en 1867. Depuis cette date jusqu'à 1923, neuf espèces, groupées dans six genres, ont été décrites ; toutes proviennent de la région Indopacifique. Mais ces espèces actuelles, véritables reliques d'un groupe si florissant à l'époque secondaire, sont extrêmement rares : pour la plupart d'entre elles, on ne connaît que les exemplaires originaux, c'est-à-dire trois ou quatre individus dans les cas les plus favorables. Aussi nos connaissances sur ces Eponges sont-elles très rudimentaires.

Une dixième Pharétronide actuelle, *Petrobiona massiliana* VACELET et LEVI, 1958, a récemment été découverte, en Méditerranée cette fois. La description originale a été faite d'après trois individus récoltés dans une grotte sous-marine entièrement obscure, mais depuis cette Eponge s'est révélée très commune dans ce biotope particulier.

C'était là une occasion inespérée de faire une étude d'un représentant des Pharétronides, étude susceptible de préciser les rapports entre les Pharétronides actuelles et les autres Eponges Calcaires, et aussi de faire mieux connaître les Pharétronides fossiles. Les particularités écologiques, squelettiques et anatomiques de *Petrobiona massiliana*, en particulier la présence, en plus des spicules calcaires, d'un squelette massif et aspéculeux, contenant des "cordons trabéculaires" sans homologue chez les *Calcarea*, renforçaient encore l'intérêt d'une monographie de ce "fossile vivant".

D'autre part, bien que les Eponges Calcaires soient mieux connues que les Démosponges et les Hexactinellides, matériel plus difficile et moins étudié, bien des points de leur histologie et de leur reproduction restent à préciser ou à élucider ; en particulier, leur histochimie n'a jamais été étudiée, même sommairement, avec les méthodes modernes. Aussi l'intérêt de ce travail ne se limitait pas aux problèmes particuliers des Pharétronides, mais se doublait d'un intérêt plus général. Toutefois, *Petrobiona massiliana* ne constitue pas un matériel très favorable, en raison des difficultés de récolte et d'élevage, de son abondance malgré tout limitée, de la nécessité d'une décalcification prolongée avant l'étude histologique, et de sa faible fécondité ; aussi ne me suis-je pas attardé sur certains problèmes qui seraient plus faciles à résoudre chez *Sycon raphanus* Schmidt par exemple, en insistant au contraire sur ce qui était spécial à la Pharétronide ; l'étude histochimique générale, en particulier, ne prétend pas dépasser le stade d'une ébauche.

Le travail a porté sur environ un millier d'individus, récoltés en toute saison pendant plusieurs années successives ; 350 d'entre eux ont fait l'objet d'une étude histologique.

Au point de vue classification des *Calcarea*, je suivrai celle de BIDDER (1898), récemment reprise par HARTMAN (1958). Cette classification, basée à la fois sur des caractères spiculaires, cytologiques et génitaux, me paraît de loin préférable à la distinction en Homocoèles et Hétérocoèles, qui ne tient compte que des caractères anatomiques. Les Eponges Calcaires sont divisées en deux sous-classes : les Calcaronées (choanocytes à noyau apical, triactines sagittales et larves amphiblastula), et les Calcinées (choanocytes à noyau basal, triactines équiangulaires et larves parenchymella). L'adoption de cette classification ne signifie nullement qu'elle m'apparaisse parfaite ; nous verrons d'ailleurs que son application aux Pharétronides rencontre des difficultés sérieuses, mais je crois que beaucoup de ces difficultés tiennent à l'insuffisance de notre matériel et de nos connaissances.

Ce travail est divisé en deux parties. Dans la première seront étudiées la morphologie, l'histologie et la reproduction de *Petrobiona massiliana*; quelques précisions seront apportées sur les parasites qu'elle héberge et sur les conditions du milieu dans lequel elle vit. Dans la deuxième partie, j'envisagerai ses rapports avec les Pharétronides actuelles et avec deux curieuses Démosponges, *Merlia normani* Kirkpatrick et *Astrosclera willeyana* Lister, chez lesquelles est apparu, certainement par convergence, un squelette calcaire aspiculeux assez proche de celui de *Petrobiona*. L'existence d'un tel squelette, aussi bien celui de certaines Pharétronides que celui de ces deux Démosponges, permettra d'expliquer d'une manière satisfaisante la conservation et la structure fibreuse des Pharétronides fossiles, problème auquel les paléontologistes n'avaient encore donné qu'une solution incomplète.

## MATÉRIEL ET TECHNIQUE

1/ La stricte localisation de *Petrobiona massiliana* dans les grottes sous-marines, surtout en dessous de 5 m de profondeur, ne permettait qu'un seul moyen de récolte, la plongée en scaphandre autonome avec éclairage artificiel.

2/ Le plus souvent la fixation a été faite immédiatement après la récolte. Toutefois certains individus ont été fixés seulement de retour au laboratoire, donc après un séjour plus ou moins prolongé en eau non renouvelée ; d'autres ont été gardés en aquarium obscur en eau de mer courante pendant un temps plus ou moins long, surtout en vue d'obtenir une suite plus complète des stades de la reproduction. Ce séjour en aquarium, dans les conditions dans lesquelles il a pu être réalisé, s'est toujours accompagné d'une dégénérescence rapide de l'animal ; en hiver seulement il a été possible de garder des exemplaires pendant deux ou trois semaines sans altérations trop graves ; par contre en été (où la température de l'eau des aquariums atteignait parfois 25 à 26°C), la dégénérescence des tissus était complète au bout de quelques jours. Le manque de renouvellement de l'eau et une température trop élevée amènent rapidement d'importants changements cytologiques, particulièrement dans les choanocytes.

3/ Pour l'étude de la faune associée à *Petrobiona massiliana*, la méthode des relevés phytosociologiques, applicable dans les parties encore assez éclairées des grottes sous-marines (LABOREL et VACELET, 1958), présente de grandes difficultés d'emploi dans les parties obscures, en raison du faible taux de recouvrement et de la petite taille des animaux sessiles, encroûtants pour la plupart, qui rendent les déterminations *in situ* impossibles. La récolte de ces organismes encroûtants ne peut guère être réalisée que par le prélèvement direct de fragments rocheux des parois ou du plafond des grottes, dont le recouvrement est ensuite étudié au laboratoire.

4/ La structure interne du squelette aspéculeux a été étudiée au moyen de coupes polies ou de lames minces.

5/ L'étude histologique a été faite après une décalcification poussée, que le squelette calcaire massif rend indispensable. L'acide trichloracétique à 5 % et le picroformol nitrique de Roure (*in* PAVANSE DE CECCATY, 1955) ont surtout été employés, avec des durées de 12 à 24 heures. Cette opération n'a pas permis une étude des constituants cytoplasmiques aussi précise que l'on aurait pu souhaiter.

Les tissus ont été examinés soit sur coupes (3, 5 ou 10  $\mu$ ) après inclusion à la paraffine, soit *in toto* après coloration (surtout hématoxyline de Groat) et dilacération.

Fixations et colorations ont été effectuées suivant les méthodes classiques de l'histologie et de l'histochimie :

- Fixation au formol neutre à 10 %, Bouin-Duboscq, alcool-acétique, Helly, Champy et Hirschler G.

- Colorations à l'hématoxyline ferrique de Heidenhain, hématoxyline de Groat, hémalum, associés ou non aux trichromes de Masson et de Prenant ou à l'éosine. Le bleu de toluidine a été également employé pour les colorations générales.

- Les acides nucléiques ont été étudiés par la réaction de Feulgen (contrôlée par témoins), les colorants basiques (principalement le bleu de toluidine), et le test de Schneider à l'acide trichloracétique à 90°C (*in* LISON 1960). La distinction entre ARN et ADN a été faite par la réaction de Feulgen et par la basophilie observée avant et après action de la ribonucléase (Light) à 37°C. Le vert de méthyle-pyronine n'a pas donné de bons résultats, la pyronine prédominant toujours sur le

vert, malgré l'emploi de techniques différentes et de diverses marques de colorants qui se révélaient satisfaisantes sur un matériel autre que les Spongiaires<sup>(1)</sup>.

- Les lipides ont été mis en évidence par le Noir Soudan B après fixation au Helly, au Champy et à l'Hirschler G et inclusion, ou encore après fixation au formol et coloration par le Noir Soudan *in toto*. Le solvant du Noir Soudan employé est l'alcool butylique tertiaire à 35 % (LISON, 1960).

- Pour l'étude des glucides ont été employées la métachromasie au bleu de toluidine à pH variant entre 3,5 et 5, la coloration par le bleu Alcian en solution acide, la réaction de l'acide périodique-Schiff (PAS) ; cette dernière réaction, parfois contrôlée par un traitement des coupes à la pyridine à 60°C pendant 24 h pour éliminer d'éventuelles interférences avec certains lipides, a été combinée avec la digestion par l'amylase salivaire et le blocage par le Dimédon (BULMER, 1959, *in* LISON, 1960) pour la recherche du glycogène.

---

(1) J'ignore les raisons de l'échec de cette coloration, échec qui n'est pas particulier à *Petrobiona*, mais que j'ai observé chez d'autres Eponges Calcaires et même chez des Démosponges. On sait que certains traitements peuvent rendre l'ADN pyroninophile dans la coloration au vert de méthyle-pyronine (eau chaude à 60°, action de désoxyribonucléase, acide perchlorique) (LISON, 1960 ; PEARSE, 1960). Ici la décalcification ne peut pas en être tenue pour responsable, les noyaux d'autres Eponges non décalcifiées présentant la même pyroninophilie, pas plus qu'une dénaturation de l'ADN par la chaleur lors de l'inclusion, car le phénomène est le même chez des dissociations tissulaires colorées *in toto* avant inclusion. Alors que la ribonucléase influe peu sur la pyroninophilie nucléaire lorsqu'elle est employée à 37°, elle l'atténue fortement à 65° ; l'eau à 65° n'a aucun effet. Il est possible que cette pyroninophilie soit naturelle chez les Spongiaires ; on verra que cette particularité des acides nucléiques n'est pas la seule : la faible réactivité des noyaux des Eponges Siliceuses au Feulgen est bien connue ; d'autre part, *Petrobiona massiliana* montre de l'ADN cytoplasmique dans les cellules des cordons (VACELET, sous presse ; cf. aussi p. 36) ; les analyses biochimiques ont également donné des résultats parfois aberrants (BERGMANN et FEENEY, 1950 et 1951).

PREMIÈRE PARTIE  
ETUDE DE PETROBIONA MASSILIANA



## CHAPITRE I

### DESCRIPTION MORPHOLOGIQUE

Les caractères morphologiques et squelettiques des Spongiaires, sur lesquels est basée la grande majorité des descriptions spécifiques, sont souvent fluctuants, particulièrement chez les Eponges Calcaires. SARA (1951) et récemment BURTON (1963) ont insisté sur ce point, et ce dernier auteur a même été amené à réduire d'une façon spectaculaire le nombre des espèces et des genres d'Eponges Calcaires ; de telles réunions d'espèces, si elles sont commodes, n'en masquent pas moins une certaine réalité biologique, qui apparaît si l'on tient compte à la fois des caractères morphologiques et des caractères de la reproduction, par exemple.

Si, dans l'ensemble, les caractères de *Petrobiona massiliana* sont bien définis, l'espèce présente néanmoins à cet égard des variations de la forme externe en rapport avec les conditions du milieu, et des variations individuelles dans la spiculation. SARA (1963) a récemment décrit une autre Pharétronide Méditerranéenne, *Petrobiona incrustans*, qui se distingue par quelques caractères des trois individus dont nous disposons pour la description originale de *P. massiliana* ; la valeur de ces différences, qui sont d'ordres morphologique, spiculaire, écologique et cytologique, sera discutée au cours de l'étude de *P. massiliana*, mais on peut déjà préciser qu'elles ne me semblent pas dépasser les marges de variations normales et les morphoses, telles qu'elles m'apparaissent après l'examen d'un millier d'individus.

#### A - FORME ET DIMENSIONS

La forme normale, dressée, avec une base morte bien développée (VACELET et LEVI, 1958), est susceptible de quelques variations avec l'âge et les conditions écologiques.

Les jeunes individus se présentent sous la forme de croûtes grossièrement circulaires, peu épaisses ; le plus petit exemplaire observé, à oscule central unique, mesure 3 mm de diamètre et son épaisseur ne dépasse pas 1 mm ; le squelette aspéculeux existe déjà, mais est très mince.

La croissance se fait à la fois par augmentation du diamètre, qui dépasse rarement 1 cm chez les *Petrobiona* à oscule unique, et par un accroissement vertical surtout important dans la région osculaire. L'Eponge plus âgée prend une forme hémisphérique, ou, plus souvent, conique. Lorsqu'elle a atteint 7 à 8 mm de haut, il se produit une dégénérescence des tissus de la partie basale, qui se trouve réduite au squelette principal massif, tandis que l'animal poursuit son accroissement vertical ; la zone vivante est ainsi toujours limitée et n'atteint qu'exceptionnellement 12 mm de hauteur. La partie basale morte s'accroît de plus en plus au cours de la vie de l'Eponge et atteint parfois 20 mm de longueur ; cette zone est anfractueuse et irrégulière, souvent recouverte d'épizoaires divers ; sa couleur est d'autant plus sombre que la mort est plus ancienne, et certains exemplaires ont une base brun foncé, une partie intermédiaire brun clair, toutes deux de teinte uniforme, et enfin la partie vivante apicale blanche, séparée des parties mortes par une sorte de collet.

Cet aspect, représenté fig. 160, pl. I, est le plus fréquent. Mais beaucoup d'individus ont plusieurs oscules, le plus souvent 2, parfois jusqu'à 15. L'extension latérale est alors plus impor-

tante (quelques cm). Dans ce cas, la croissance verticale s'effectuant toujours plus rapidement dans les différentes zones osculaires, l'Eponge âgée est formée de plusieurs cônes juxtaposés, d'abord peu distincts, puis, au fur et à mesure de leur croissance verticale et de la mort des différentes parties basales, de plus en plus nettement séparés. On aboutit enfin (fig. 159, pl. I) à un petit massif buissonnant dont seules les extrémités sont vivantes. La ressemblance avec certaines formes fossiles, telles que les *Limnorea* Goldf., est alors frappante ; la forme dressée à oscule unique rappelle plutôt des fossiles tels que les *Blastinia* Zittel.

Suivant les conditions de milieu, et en particulier en fonction de l'agitation de l'eau, forme et dimensions peuvent varier. Ainsi, dans la grotte de Niolon, les individus les plus proches de l'entrée de la grotte sont relativement petits, et leur base morte est peu développée, alors que ceux du fond de la grotte sont généralement plus gros et portés par une base plus longue. Dans la grotte du Mont-Rose (8 m) et dans une des grottes de la calanque de la Triperie (15 m), possédant toutes deux plusieurs ouvertures et dans lesquelles se produit un fort mouvement alternatif de l'eau par mer agitée, *Petrobiona* a un développement vertical peu accentué avec une extension latérale plus grande ; cette tendance à la forme revêtante est plus marquée dans la grotte la moins profonde, où l'agitation de l'eau est plus importante. Le cas d'une grotte de la calanque de l'Oule est encore plus net : l'Eponge est localisée dans un étroit boyau, dont l'entrée s'ouvre, à 10 m de profondeur, dans la partie terminale d'une grande grotte (cf. p. 86) ; la houle y est très fortement accentuée, et très sensible pour un plongeur même par temps calme ; les *Petrobiona* ne dépassent alors pas 1 à 2 mm d'épaisseur, mais couvrent des surfaces plus importantes, atteignant jusqu'à 6 cm<sup>2</sup>. Je pense que c'est à une telle morphose que correspond *P. incrustans* Sara, récoltée à faible profondeur (quelques cm à 1 m) dans une zone assez battue ; en tout cas, d'après mes observations dans la région de Marseille, tous les intermédiaires entre la forme dressée et la forme encroûtante peuvent être trouvés en fonction de l'agitation ; cette différence morphologique n'est donc pas suffisante pour distinguer deux espèces.

## B - COULEUR, CONSISTANCE, SURFACE ET OUVERTURES

La partie vivante est presque toujours d'un blanc très pur, exceptionnellement un peu jaunâtre. La base morte est plus ou moins sombre, ainsi que je l'ai précisé p. 11 ; cette couleur est due à un dépôt minéral (cf. p. 92).

La consistance est très dure, étant donné le peu d'importance des tissus par rapport au squelette massif et leur localisation dans des sillons de ce dernier. La dureté du squelette lui-même est comparable à celle d'un Madréporaire par exemple, et seules les coupes à la scie permettent d'étudier sa structure interne.

La surface de la partie apicale vivante est lisse, mais on aperçoit toujours par transparence les crêtes du squelette.

L'oscule est toujours situé à l'apex de la partie vivante ou, lorsqu'il y en a plusieurs, à l'apex de chacun des mamelons. Son diamètre varie entre 0,6 et 0,8 mm, et tout le système de canaux converge vers lui. Les pores inhalants, nombreux, ovales ou circulaires, de 30 à 45  $\mu$  de diamètre ou de grand axe, sont dispersés sur toute la surface.

## C - SQUELETTE

Le squelette est composé à la fois de spicules calcaires et d'une masse calcaire aspéculeuse qui constitue le squelette principal.

### a) Les spicules. (Fig. 1, p. 13)

Les spicules sont assez variés, mais n'offrent pas de grandes singularités par rapport à ceux des Eponges Calcaires non Pharétronides, si ce n'est la présence de triactines en diapason. On peut distinguer plusieurs catégories :

- Triactines sagittaux (fig. 1, a), de dimensions très variables. Certains d'entre eux possèdent une quatrième actine rudimentaire. Actines : 25-200  $\mu$  / 6-40  $\mu$ .

- Triactines en diapason (fig. 1, b) : l'actine impaire (le "manche" du diapason) est généralement un peu plus longue que les actines paires ("branches") : 30-70  $\mu$  / 5-8,5  $\mu$  contre 20-50  $\mu$  / 4-7  $\mu$ . Les branches sont grossièrement parallèles, soit dès leur point de départ, soit après une portion divergente ; elles sont un peu plus rapprochées chez les grands diapasons que chez les

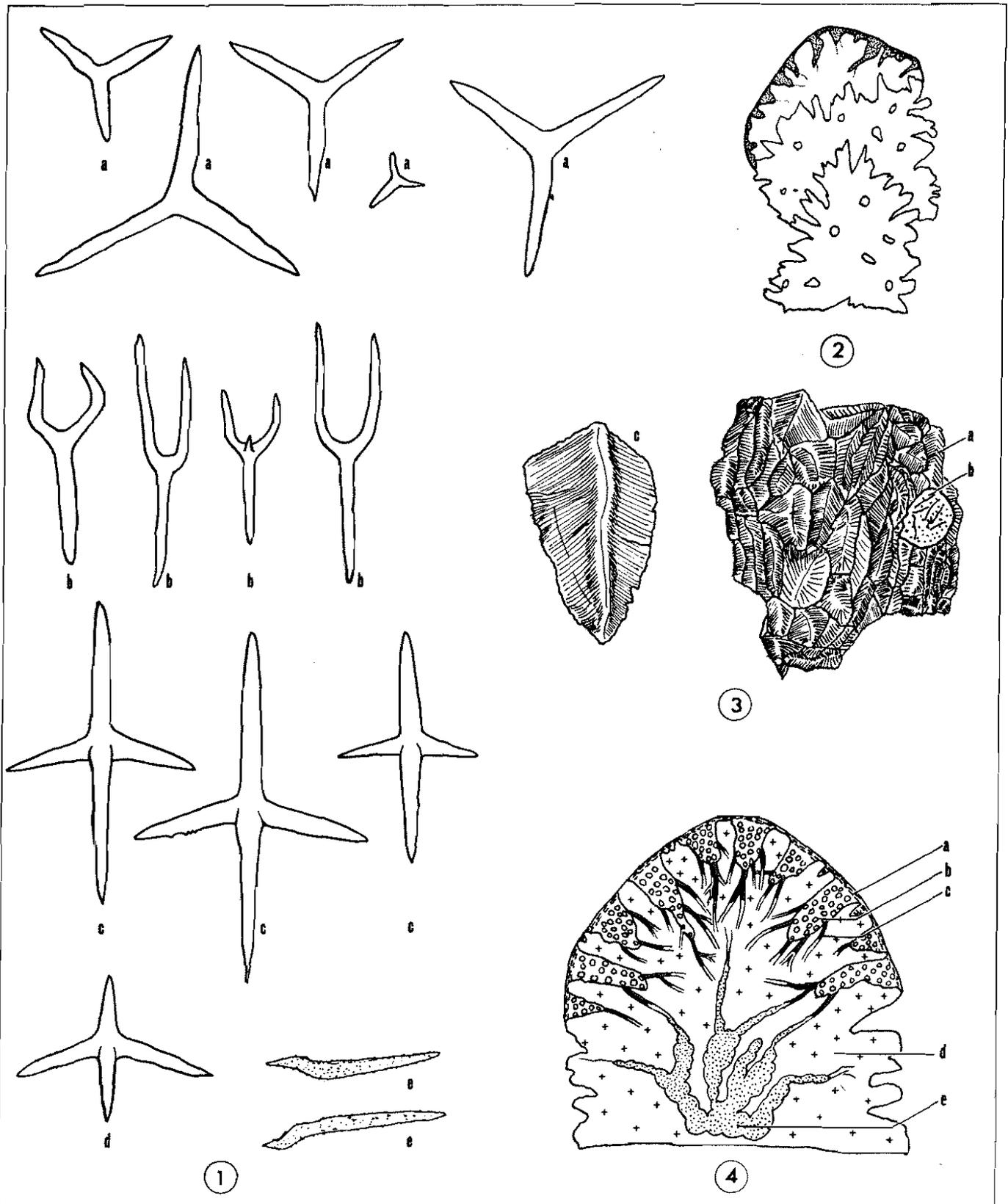


Fig. 1 : Spicules : a : Triactines sagittaux,  $\times 200$  ; b : Triactines en diapason,  $\times 400$  ; c et d : Tétractines cruciformes ; c :  $\times 400$  ; d :  $\times 200$  ; e : Microdiactines,  $\times 1000$ . - Fig. 2 : Coupe de *Petrobia* non décalcifiée, montrant deux lignes d'accroissement ;  $\times 2,5$ . - Fig. 3 : Squelette principal,  $\times 100$ . a : Sphérolithes ; b : cordons trabéculaires avec microdiactines ; c : sphérolithe isolé,  $\times 300$ . - Fig. 4 : Coupe schématique de *Petrobia* ; a : mésenchyme superficiel ; b : choanosome ; c : cordon trabéculaire ; d : squelette principal ; e : Clone.

plus petits. On note parfois un rudiment de quatrième actine entre les branches.

- Tétractines cruciformes, à actines latérales très légèrement rabattues le long de l'axe ; on en distingue deux catégories :

+ Tétractines à actine axiale inférieure courte (fig. 1, d) : actines latérales : 40-130  $\mu$  / 22-28  $\mu$  ; actine axiale supérieure : 32-100  $\mu$  / 22-28  $\mu$  ; actine axiale inférieure : 8-80  $\mu$  / 10-22  $\mu$ .

+ Tétractines élancées, à actines axiales égales plus longues que les latérales ; ces dernières portent souvent de petites dentelures irrégulières sur une portion de leur bord inférieur (fig. 1, c) : actines latérales : 16-40  $\mu$  / 5,5-8,5  $\mu$  ; actines axiales : 30-70  $\mu$  / 5,5-8,5  $\mu$ .

- Macrodiactines basilaires : 270-480  $\mu$  / 11-20  $\mu$ , extrêmement inconstantes, absentes dans la grande majorité des individus.

- Microdiactines en baïonnette (fig. 1, e), légèrement épineuses : 30-60  $\mu$  / 2-3  $\mu$ .

La localisation de ces spicules est assez précise :

- Autour de l'osculum on trouve surtout des tétractines du premier type, dont l'actine axiale inférieure courte est dirigée vers le centre de l'ouverture, tandis que les deux actines latérales, légèrement rabattues, forment le cercle osculaire ; au fur et à mesure que l'on s'éloigne du bord de l'osculum, on trouve des croix de plus en plus grandes, puis des triactines sagittaux dont les actines paires sont parallèles à la bordure de l'orifice.

- Les cordons trabéculaires, localisés dans des canalicules du squelette principal, ne possèdent que des microdiactines.

- Dans le reste de l'Eponge, on trouve des microdiactines, de répartition uniforme, des triactines sagittaux et en diapason, et des tétractines cruciformes du second type ; ces trois dernières catégories sont surtout nombreuses dans le mésenchyme périphérique et plus rares dans l'endosome. Les triactines à rudiment de quatrième actine, peu nombreuses, sont surtout basilaires.

Ainsi que le montre le tableau ci-dessous, les différences d'ordre spiculaire entre *Petrobiona massiliana* et *P. incrustans* Sarà sont peu significatives. Toutefois, SARA a figuré un triactine en diapason épineux, ce que je n'ai jamais observé.

Spicules (Dimensions en $\mu$ )	VACELET et LEVI 1958	Moyenne à Marseille	1 individu en croûte (grotte de l'Oule)	<i>P. incrustans</i> Sarà
Triactines sagittaux	50-200/20-40	25-200/6-40	50-170/10-30	150/20-30
Triactines en diapason (longueur totale)	70-100	50-120	60-90	70-75
Tétractines cruciformes (longueur totale)	300 (maximum)	40-180	80-150	125-150 (maximum : 200)
Microdiactines	30-40	30-60	30-60	30-40

#### b) Le squelette principal

Le squelette principal est une masse calcaire compacte, hérissée de crêtes denticulées. Sur les lames minces, on observe l'aspect représenté fig. 4, p. 13 : le tissu vivant est situé à la périphérie de ce squelette, à l'exception des cordons trabéculaires logés dans des canalicules de 50 à 90  $\mu$  de diamètre. Certaines lames minces montrent une ligne de séparation entre le calcaire recouvert par les tissus vivants et celui de la partie morte (fig. 2), mais d'autres présentent au contraire un squelette homogène et en continuité depuis la base jusqu'au sommet. La présence occasionnelle de cette ligne d'accroissement peut signifier que la croissance est parfois discontinue : les cordons trabéculaires joueraient un rôle de tissu de résistance, capable de régénérer l'Eponge après destruc-

tion des tissus superficiels (cf. p. 40) ; elle peut aussi s'expliquer par une fixation préférentielle des larves sur le squelette d'individus récemment morts, ainsi que cela est connu chez les Huîtres ; aussi la première interprétation ne peut-elle être acceptée avec certitude.

Au point de vue minéralogique, ce squelette est composé d'une calcite magnésienne (analyse aux rayons X de M. PERINET), à structure cryptocristalline, formant des sphérolithes irréguliers à limites bien tranchées, à structure rayonnante, de 80 à 150  $\mu$  de diamètre (fig. 3, p 13). Au niveau des crêtes, ces corps sont disposés assez régulièrement, alors qu'entre elles, ils semblent avoir été déformés et sont beaucoup plus stratifiés. Il n'y a pas trace de matière organique dans ce squelette et après décalcification il ne subsiste aucun résidu.

Les ressemblance entre ces sphérolithes et ceux qui ont été observés chez certaines Eponges Calcaires fossiles et chez certaines Eponges actuelles, est vraiment frappante ; on connaît en effet trois autres Spongiaires actuels possédant un squelette aspéculeux formé de sphérolithes très similaires : une autre Pharétronide (*Murrayona phanolepis* Kirkpatrick, type de la famille *Murrayonidae* dont *Petrobiona massiliana* est le second représentant, cf. p. 98) et deux Démosponges, *Merlia normani* Kirkpatrick et *Astrosclera willeyana* Lister, le squelette de cette dernière étant en aragonite et non en calcite (cf. p. 100 et 101). Les rapports entre les squelettes de ces différentes Eponges seront étudiés dans la deuxième partie.

Les canalicules contenant les cordons trabéculaires sont situés surtout dans les régions correspondant aux dépressions, entre les crêtes du squelette principal. Ces canalicules pénètrent profondément dans la masse calcaire, souvent jusque dans la région centrale, mais ne sont remplis de tissus vivant que sur 1 mm de longueur au maximum. Chez beaucoup d'individus, les canalicules sont occupés et agrandis par diverses Clionides (cf. p. 79) qui transforment souvent la masse calcaire en un véritable réseau.

Aucune structure spiculaire n'est discernable dans ce squelette ; il ne s'agit pas d'une structure à base de spicules soudés ou enrobés d'un ciment calcaire, tel que le squelette des *Minchinellidae* (cf. p. 98), modifiée par un empâtement des spicules poussé à l'extrême, mais d'une formation où les spicules ne jouent aucun rôle et ne prennent aucune part.

La question de la formation de ce squelette sera envisagée p. 33 .



## CHAPITRE II

# ANATOMIE ET HISTOLOGIE

### A - DESCRIPTION ANATOMIQUE

A l'exception des cordons trabéculaires, fins prolongements s'enfonçant dans les canalicules du squelette principal, les tissus sont superficiels et localisés à la surface du squelette principal, surtout entre les crêtes ; ces dernières ne sont généralement recouvertes que d'ecto-mésenchyme superficiel (fig. 4, p. 13 et fig. 5, p. 18). Après décalcification, ces tissus, très lacuneux, forment une calotte de 500 à 600  $\mu$  d'épaisseur au maximum, prolongée vers le centre par les cordons (fig. 162, pl. I).

Le mésenchyme superficiel est formé d'une mésogée abondante, qui contient principalement des scléroblastes et des amœbocytes ; sur coupes, on y observe de nombreuses lacunes laissées par la dissolution des spicules.

Les plus grands canaux atteignent 700  $\mu$  de diamètre au voisinage de l'oscule ; ils se ramifient vers la base de l'Eponge.

Le système aquifère est du type leuconoïde. Les corbeilles vibratiles, entre lesquelles le mésenchyme est extrêmement réduit dans les conditions normales (fig. 164, pl. II.), mesurent 50 à 80  $\mu$ , la dimension la plus fréquente étant 70  $\mu$ . Chaque corbeille est dépourvue de choanocytes dans la zone voisine du canal dans lequel elle débouche ; cette zone est constituée par une membrane formée par quelques cellules de type pinacocytaire dont les limites sont peu nettes, dans laquelle s'ouvre l'apopyle arrondi, parfois un peu ovale, de 10 à 40  $\mu$  de diamètre (fig. 6, p. 18). Les propyles sont probablement les espaces interchoanocytaires.

De quelques unes de ces corbeilles, et en parfaite continuité avec elles, partent les fins cordons trabéculaires cylindriques, de 50 à 80  $\mu$  de diamètre, qui s'enfoncent profondément dans la masse calcaire par les canalicules du squelette principal. Certains d'entre eux se divisent dichotomiquement deux ou trois fois. Ils mesurent en moyenne 500 à 700  $\mu$  de long, mais certains d'entre eux peuvent atteindre 1200  $\mu$  ; ils sont plus nombreux et plus longs dans la partie apicale de l'Eponge qu'à la base.

La masse calcaire est bordée par une membrane pinacocytaire.

### B - LES CHOANOCYTES

Chez *Petrobiona* comme chez les autres Eponges Calcaires, les choanocytes jouent un rôle extrêmement important par leur nombre et par leurs fonctions physiologiques, beaucoup plus diversifiées que chez les Eponges Siliceuses.

#### a) Les choanocytes normaux.

Les choanocytes normaux de *Petrobiona massiliana* ne présentent aucune originalité par rapport aux choanocytes des Eponges Calcaires Calcaronées, à noyau apical, et, pour bien des points, on ne peut que répéter à leur sujet les descriptions des choanocytes de *Sycon raphanus* Schmidt, telles qu'elles ont été faites par divers auteurs, résumées et complétées par DUBOSCQ et TUZET (1939).

Les corps cellulaires cylindriques ou, plus souvent, troncs-coniques (fig. 7, 8 et 9, p. 18) mesurent entre 8 et 10  $\mu$ . Le noyau, apical et fortement basophile, a une chromatine granuleuse et un petit nucléole assez peu net. Ce noyau est généralement piriforme, mais parfois elliptique ou sphérique ;

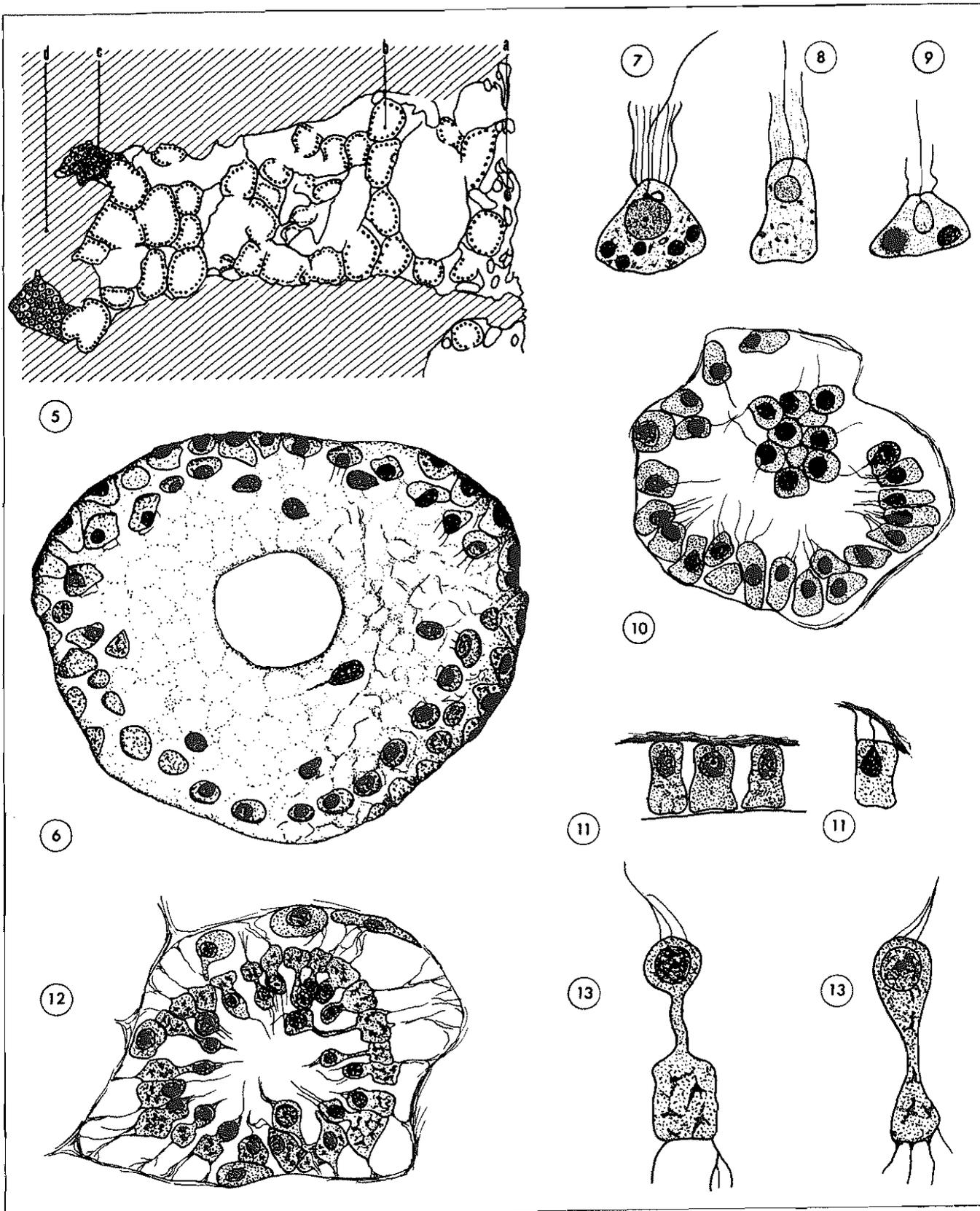


Fig. 5 : Anatomie d'ensemble,  $\times 100$  ; a : mésenchyme superficiel ; b : Choanosome ; c : cordon trabéculaire ; d : squelette principal. - Fig. 6 : Apophyse d'une corbeille, vu d'un canal,  $\times 1000$ . - Fig. 7 : Choanocyte,  $\times 2000$  (Champy, dilacération, contraste de phase). - Fig. 8 : *Idem*, Champy, notr Soudan B. - Fig. 9 : *Idem* Boutin, bleu Alcian, PAS. - Fig. 10 : Amas de choanocytes dans la lumière d'une corbeille,  $\times 1000$  (Boutin, hém. ferr.). - Fig. 11 : Membrane de Sollas,  $\times 2000$  (Boutin, hém. ferr.). - Fig. 12 : Corbeille à choanocytes vespiformes,  $\times 1000$  (Boutin, trichromé). - Fig. 13 : Choanocytes vespiformes,  $\times 2000$  (Boutin, trichrome).

il mesure environ  $3 \mu$ , mais on observe parfois chez certains individus des zones où le noyau des choanocytes, plus régulièrement arrondi, a un diamètre un peu supérieur, atteignant  $4 \mu$ . Le noyau est surmonté par un cône étiré, bien visible chez les Eponges fixées au Bouin, qui se termine par le blépharoplaste, d'où part un flagelle. Le parabasal, fragile, forme un anneau accolé à la partie apicale du noyau, légèrement sur le côté (fig. 7).

La collerette est formée de villosités osmiophiles. L'anneau de Minchin, zone basale hyaline d'où partent les villosités de la collerette des choanocytes de *Sycon raphanus*, mais qui serait absente chez *Grantia compressa* (Fab.) (DUBOSCQ et TUZET, 1939), existe chez *Petrobiona*, mais n'apparaît que rarement et surtout après fixation au Helly ; ce fixateur donne par ailleurs un aspect frisé à la collerette. Assez souvent, on observe après le Champy ou l'Hirschler G une dissociation des villosités osmiophiles, qui apparaissent alors libres sur une certaine partie de leur longueur, ce qui correspond à la structure discontinue suggérée par SAEDELEER (1929) et confirmée par RASMONT (1959) à l'aide du microscope électronique.

La partie basale de la cellule renferme, comme chez *Sycon* et *Grantia*, quelques grosses sphères qui ne résistent à l'inclusion à la paraffine qu'après les fixateurs contenant du tétroxyde d'osmium, composé qui les teinte assez fortement en brun ; elles sont négatives au Noir Soudan ; leur composition demanderait donc à être précisée, car on sait (LISON, 1960) que l'osmiophilie n'est pas un caractère suffisamment électif des lipides.

Sur coupes, après les fixateurs osmiques, ou *in toto* après fixation au formol, le Noir Soudan colore de très fines granulations sphériques (fig. 8, p. 18), un peu allongées ou en haltère, qui ne dépassent pas  $0,5 \mu$  ; leur nombre, généralement faible, est assez variable suivant les zones de l'Eponge : dans certaines régions, l'ensemble des choanocytes de plusieurs corbeilles voisines ont davantage de ces granulations. La transformation de choanocytes en cellules nourricières au cours de certains stades de la reproduction s'accompagne d'une importante augmentation de la quantité de ces granulations soudanophiles (cf. p. 60 et p. 66). Bien que l'on ne puisse pas les mettre en évidence par l'hématoxyline ferrique et la fuchsine acide d'Altmann, probablement à cause de la décalcification, il doit s'agir du chondriome ; leur aspect morphologique rappelle tout à fait celui des mitochondries des choanocytes d'Eponges Calcaires, et l'on sait d'autre part que le Noir Soudan B est capable de colorer le chondriome (BAKER, 1944, *in* LISON, 1960).

Au cours de certains processus physiologiques, en hiver, les choanocytes absorbent des sphères glycoprotéiques libérées par les thésocytes des cordons en migration (cf. p. 38) et contiennent alors quelques inclusions PAS positives dans leur partie basale (fig. 68 et 69, p. 39).

Le bleu Alcian colore souvent une zone ou une inclusion dans la base du choanocyte ; cette région bleu Alcian positive est également métachromatique au bleu de toluidine, et doit très probablement contenir des mucopolysaccharides acides. Leur abondance est très variable suivant l'individu que l'on examine : chez certains, la majorité des choanocytes ont une ou deux inclusions colorables au bleu Alcian, alors que de tels choanocytes sont rares chez d'autres. L'aspect de cette zone est variable lui aussi, et on observe tous les intermédiaires entre une forme irrégulièrement sphérique, bien définie, de  $1$  à  $3 \mu$ , et une simple tache à contours flous qui semble se dissoudre dans le cytoplasme (fig. 9, p. 18) ; ce dernier aspect indique peut-être qu'il s'agit d'une manifestation de la digestion intracellulaire, mais ceci est à vérifier.

Certains choanocytes, surtout ceux des corbeilles les plus superficielles, contiennent une sphère de  $2$  à  $3 \mu$  située sous le noyau, très chromatique et fortement Feulgen positive (fig. 154, p. 80). Je pense qu'il s'agit d'un parasite assez particulier, qui sera décrit plus en détail p. 80.

Enfin, certaines corbeilles périphériques possèdent dans leur lumière des amas de choanocytes dépourvus de collerette, mais ayant gardé leur flagelle, réunis par leur base (fig. 10, p. 18). Ces amas rappellent les agrégats décrits par quelques auteurs au début de la réorganisation d'Eponges Calcaires après dissociation. Je ne connais pas leur signification.

Je signalerai ici un phénomène assez curieux présenté par le noyau de diverses catégories cellulaires de l'Eponge, mais surtout fréquent chez les choanocytes. Chez certains individus, après fixation au Bouin, et dans certaines zones, le noyau de quelques cellules apparaît PAS positif, bien entendu sur les lames n'ayant pas subi de contre-coloration nucléaire. Ceci s'observe chez les choanocytes de quelques corbeilles (surtout les corbeilles les plus internes), chez les thésocytes de quelques zones des cordons, surtout dans les cellules encore pauvres en réserves. Bien que parfois assez intense, le phénomène n'est ni régulier ni constant, et on doit renoncer à y voir l'indice d'une transformation des choanocytes en thésocytes en raison de cette irrégularité. Les autres cellules de l'Eponge ont toujours un noyau normal, PAS négatif ; mais on retrouve des noyaux fréquemment positifs chez les cellules flagellées endodermiques de la jeune amphiblastule (ils n'ont plus été obser-

vés chez l'amphiblastule mûre). Au cours de la segmentation de l'embryon, les noyaux des blastomères sont négatifs lorsqu'ils sont au repos, mais au cours des divisions, les chromosomes eux-mêmes apparaissent rouge pourpre au PAS.

Dans tous les cas, il s'agit d'une coloration homogène du noyau et non de granulations individualisées. La coloration n'apparaît pas sur les lames témoins ; elle est d'autre part rouge pourpre et non rouge un peu violacé comme dans la réaction de Feulgen ; dans le cas des chromosomes des blastomères, la coloration diffuse un peu dans le cytoplasme environnant.

GABE (1962) a donné une revue des cas où des polysaccharides ont été histochimiquement décelés dans les noyaux d'Invertébrés divers ; mais les granulations observées, qui seraient en réalité extranucléaires et contenues dans des invaginations de la membrane nucléaire, sont toujours bien différentes de ce qui a été observé ici. Cette réaction des noyaux demanderait une étude cytochimique plus complète, mais il est probable qu'il s'agit d'un artéfact.

#### b) Les choanocytes modifiés.

Seules seront étudiées ici les modifications *in situ* des choanocytes ; les transformations choanocytaires liées à une phase du cycle sexuel, transformation en gonies ou en cellules nourricières, et les modifications conduisant à d'autres types cellulaires, seront envisagées par la suite.

##### 1/ La membrane de Sollas.

Cet aspect des choanocytes (fig. 11, p. 18), généralement simultanée chez toutes les cellules d'une même corbeille, a déjà donné lieu à de nombreuses discussions ; l'opinion la plus récente, à laquelle je souscris, est celle de RASMONT (1959) qui pense qu'il s'agit bien d'un artéfact de fixation. Chez *Petrobiona*, j'ai observé cette modification assez souvent, surtout après fixation au Bouin-Duboscq ; on peut la trouver dans des corbeilles ayant des choanocytes vespiformes ou en sablier (fig. 19, p. 22).

##### 2/ Les choanocytes vespiformes.

DUBOSCQ et TUZET (1939) ont distingué trois modalités différentes de dégénérescence chez *Sycon raphanus* : émigration massive des choanocytes, dégénérescence par aplatissement, transformation des choanocytes en éléments vespiformes. Les deux premiers de ces phénomènes n'ont pas été vus chez *Petrobiona*, bien que la dégénérescence observée chez des individus gardés quelques jours en aquarium rappelle un peu l'émigration massive. Par contre, la contraction des corbeilles avec apparition de choanocytes vespiformes s'observe assez souvent.

Les modalités de la transformation sont tout à fait semblables à celles décrites chez *Sycon raphanus* et *Grantia compressa* par divers auteurs (surtout BIDDER, 1892 ; DENDY, 1893 ; DUBOSCQ et TUZET, 1939). Les choanocytes se déplacent vers le centre de la corbeille, tout en restant attachés à l'enveloppe mésogléenne par des filaments plus ou moins ramifiés (fig. 12, p. 18) ; dans la zone occupée par ces filaments basaux, on trouve assez souvent des amœbocytes éosinophiles ou hyalins, ou encore des gonocytes, mais ces cellules sont les éléments normaux rencontrés sous les choanocytes des corbeilles non modifiées, et il n'y a pas d'accumulation particulière de cellules sous les choanocytes vespiformes ; les cellules sous-choanocytaires des corbeilles normales sont simplement restées en place au cours de la transformation. Le corps cellulaire du choanocyte s'allonge, tandis que la partie apicale se rétrécit. A la fin de l'évolution (fig. 13, p. 18), le choanocyte montre deux parties nettement distinctes : une partie basale ("plinthe" de BIDDER) épaisse, quadrangulaire, et une partie apicale ("colonne" de BIDDER) très étroite ; le rétrécissement entre ces deux parties est brusque, et les plinthes sont serrées les unes contre les autres alors que les colonnes sont assez écartées. Le noyau est situé à l'apex de la colonne, où il détermine un renflement très net, souvent bien plus accusé chez *Petrobiona* que ne l'ont figuré DUBOSCQ et TUZET chez *Sycon*. Certains choanocytes possèdent encore leur flagelle, mais ils sont, du fait du rétrécissement de la lumière de la corbeille, très emmêlés les uns aux autres et probablement non fonctionnels ; la collerette a le plus souvent disparu. Le noyau est légèrement plus gros et son nucléole apparaît un peu plus nettement, mais cette modification est très légère. Les inclusions cytoplasmiques restent dans la partie basale.

La transformation est toujours générale chez tous les choanocytes d'une même corbeille, mais elle est plus ou moins poussée chez chacun d'eux, et on peut généralement observer les transitions entre le choanocyte presque normal et le choanocyte le plus transformé, chez lequel la partie basale n'est plus reliée à la partie apicale nucléée que par un fin tractus. La séparation de la plinthe et de la colonne, signalée par DUBOSCQ et TUZET (1939), n'a pas été vue, mais l'amincissement considérable de la zone médiane la rend très probable.

Les corbeilles à vespiformes ont été trouvées chez 13 p. 100 des individus étudiés histologiquement, et en toutes saisons ; elles sont généralement peu nombreuses et seuls deux individus ont montré une importante proportion de corbeilles modifiées. Aucune relation n'a pu être établie avec la présence de petits amœbocytes éosinophiles ; les conditions de la fixation ne semblent pas entrer en jeu : quelques jours en aquarium n'élèvent pas sensiblement la proportion des individus ayant de telles corbeilles, non plus qu'un séjour en eau non renouvelée. Ces corbeilles contractées ne sont pas groupées dans une zone particulière de l'Eponge, mais dispersées dans l'ensemble. Il ne s'agit donc pas d'une réponse à une asphyxie générale ou à une mauvaise circulation locale de l'eau.

Le rôle éventuel des conditions de milieu dans l'apparition de ces choanocytes vespiformes n'est cependant pas à éliminer complètement : deux individus chez lesquels les corbeilles modifiées étaient particulièrement nombreuses ont été trouvés dans la même récolte ; malheureusement cette récolte avait dû être limitée à ces deux exemplaires, et on ne peut pas être sûr que le phénomène était absolument général ; cette abondance de corbeilles contractées s'accompagnait, chez ces deux Eponges, d'une particulière richesse en amœbocytes hyalins, mais il est difficile de relier ces deux faits.

DUBOSCQ et TUZET (1939) ont signalé que l'on peut trouver dans les tubes à vespiformes de *Sycon raphanus* des cellules centrales, captant probablement les flagelles des choanocytes et qui pourraient ainsi déterminer l'asphyxie du tube, asphyxie qui déterminerait à son tour l'allongement des choanocytes. Cette explication n'est pas entièrement convaincante : sous l'influence de l'asphyxie, les choanocytes prennent une forme assez différente, dite en sablier, dont il sera question plus loin ; bien que semblant un peu plus nombreuses dans les corbeilles à vespiformes, les cellules centrales sont loin d'y être constantes ; enfin on trouve des *Petrobiona* qui ont des cellules centrales assez nombreuses, mais pas de corbeilles contractées ; peut-être ces dernières allaient-elles apparaître par la suite ?

Selon BIDDER (1892) et DENDY (1893), une accumulation de produits de réserve aurait lieu dans la partie basale, qui, après séparation de la partie apicale, serait absorbée par des amœbocytes ou des gonocytes ; la partie apicale nucléée se transformerait en un nouveau choanocyte. Chez *Petrobiona*, nous avons vu qu'il n'y a pas d'accumulation cellulaire particulière sous les choanocytes vespiformes ; d'autre part, les réactions histochimiques pratiquées n'ont pas montré de matériaux de réserve spéciaux dans la partie basale des vespiformes.

Pour DUBOSCQ et TUZET (1939), la séparation des deux parties ne correspondrait pas à une nutrition d'autres cellules, mais à une épuration des choanocytes, qui se sépareraient de leur base, chargée de sphérules représentant un matériel d'excrétion. Cette explication est également très hypothétique.

La signification des choanocytes vespiformes n'est donc pas encore élucidée ; il est possible que les cellules centrales jouent un rôle dans leur apparition ; il doit probablement s'agir d'un mode particulier de dégénérescence.

Les corbeilles ainsi modifiées présentent une ressemblance avec les premiers stades de la spermatogenèse de certaines Démosponges, où se produit une pédiculisation des choanocytes. Mais on n'observe jamais, chez les vespiformes des Calcaires, de phénomènes nucléaires particuliers ; d'autre part, on les trouve en toutes saisons.

### 3/ Les choanocytes en sablier.

DUBOSCQ et TUZET (1939) ont proposé d'appliquer cette désignation, employée d'abord par SCHULZE et par LENDENFELD sans signification précise, à une forme de choanocyte un peu différente des vespiformes. Ces choanocytes ont été très fréquemment représentés chez les Eponges Calcaires (par exemple BARROIS, 1876 ; LENDENFELD, 1889 ...) sans que leur signification soit reconnue ; certains (DEL RIO HORTEGA et FERRER, 1917) ont même cru qu'il s'agissait de choanocytes particuliers à certaines espèces.

En fait, il s'agit généralement des conséquences d'une asphyxie de l'animal, consécutive le plus souvent à une mauvaise fixation, faite trop longtemps après la récolte. BIDDER (1896), DUBOSCQ et TUZET (1939) et surtout COTTE (1903) ont suggéré ou montré le rôle prédominant de l'asphyxie dans cette transformation des choanocytes. COTTE a constaté qu'un séjour de *Sycon raphanus* dans de l'eau de mer non renouvelée dans laquelle barbotait du gaz carbonique provoquait l'allongement des choanocytes, avec passage du noyau dans la partie distale ; mais généralement les observations ont été faites sur des choanocytes encore peu modifiés, sans migration du noyau.

Chez *Petrobiona massiliana*, qui semble particulièrement sensible aux causes de cette transformation, les choanocytes en sablier ont été observés assez souvent. La modification est toujours

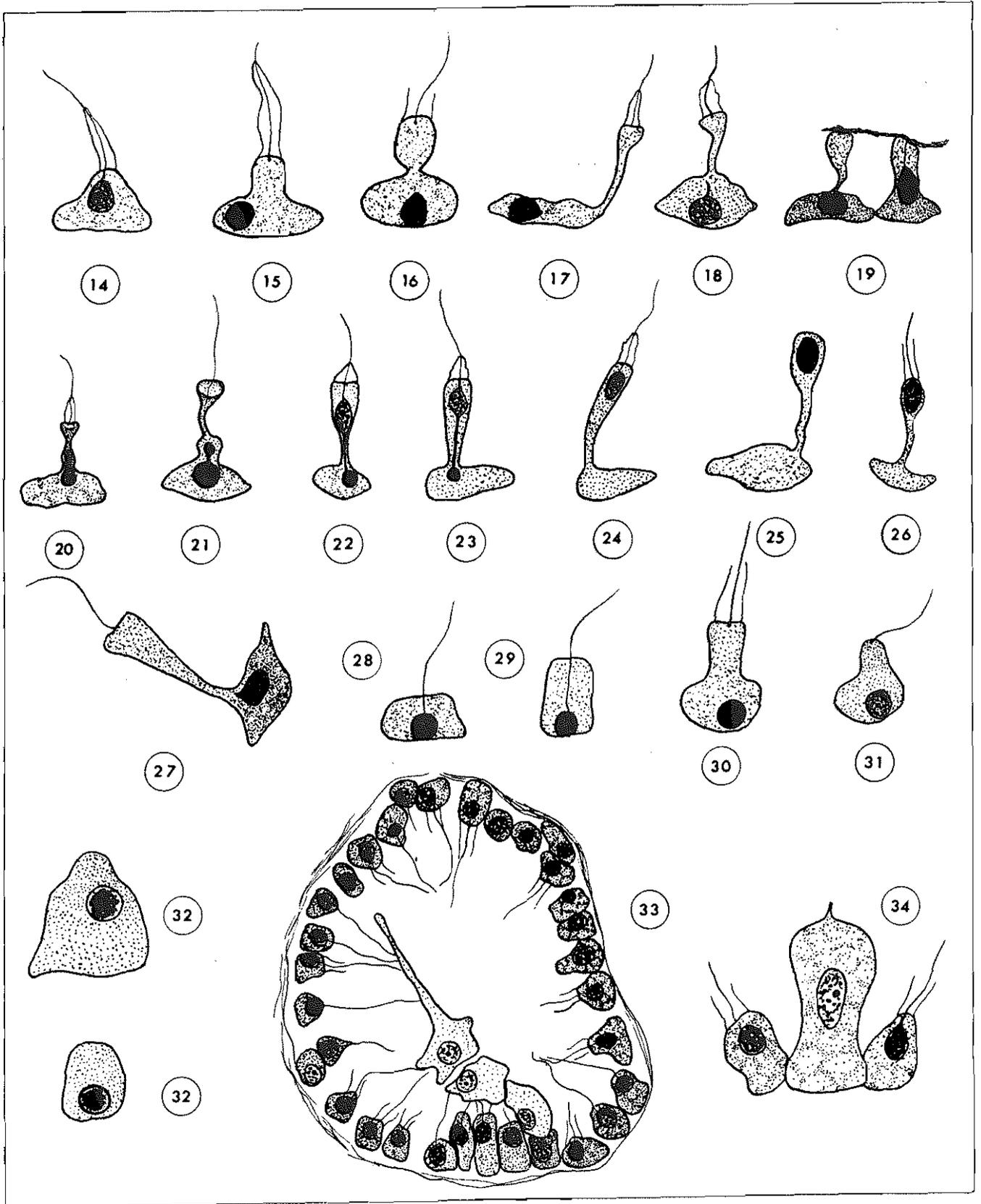


Fig. 14 à 26 : Choanocytes en sable,  $\times 2000$  (formol, hém. ferr. - sauf 19, Bouin, hém. ferr.). Fig. 27 : Choanocyte de *Minchinella lamellosa*, d'après les coupes de KIRKPATRICK (British Museum). - Fig. 28 à 31 : Choanocytes anormaux,  $\times 2000$  (formol, hém. ferr.). - Fig. 32 : Amoebocytes hyalins,  $\times 2000$  (formol, hém. ferr.). - Fig. 33 : Cellules centrales,  $\times 1000$  (Bouin, hém. ferr.). - Fig. 34 : Intermédiaire entre cellule centrale et choanocyte ?  $\times 2000$  (Bouin, hém. ferr.).

plus accentuée dans les parties centrales de l'Eponge, et on peut en trouver tous les stades depuis les corbeilles les plus périphériques jusqu'aux plus internes (fig. 14 à 26, p. 22 ).

Sans perdre ni son flagelle ni sa collerette, le choanocyte pousse vers le centre de la corbeille un prolongement cylindrique, souvent un peu décalé latéralement (fig. 14 et 15). Dans le cas le plus fréquent, le noyau ne suit pas tout de suite ce mouvement, et reste dans la partie basale, où il est lui aussi légèrement décalé ; mais parfois sa migration commence dès le début. Le prolongement cytoplasmique s'allonge, son extrémité s'évase en une sorte d'entonnoir au fond duquel se trouve le blépharoplaste, tandis que sa base se rétrécit ; il prend ainsi une forme en trompette (fig. 16 à 18). Quand ce prolongement a atteint sa longueur maxima (7,5 à 10  $\mu$ ), le noyau, qui est resté relié au blépharoplaste par un filament très peu visible, commence à émigrer dans la partie étirée ; son déplacement se réalise quelquefois par un mouvement du noyau entier, marqué d'une simple constriction au passage de la zone la plus étroite du prolongement cytoplasmique (fig. 20), mais le plus souvent le mouvement se fait d'une manière assez particulière : le noyau pousse d'abord une tigelle dans le prolongement et, semble-t-il, le long du filament l'unissant au blépharoplaste ; quand la tigelle a atteint une certaine longueur, une petite masse de chromatine apparaît à son extrémité, déterminant un léger renflement du cytoplasme (fig. 21), et grossit au dépens du noyau tout en migrant vers l'apex ; c'est probablement ce stade que COTTE (1903) a interprété comme une division amitotique ; en réalité, il n'y a pas de division, et les deux parties du noyau restent toujours reliées par une tigelle. Lorsque la partie supérieure du noyau atteint l'extrémité supérieure du prolongement, elle est devenue plus volumineuse que la partie inférieure, encore logée dans la base de la cellule (fig. 22 et 23) ; le nucléole est alors passé dans la partie supérieure du noyau. A la fin de l'évolution, le noyau tout entier se trouve à l'extrémité du prolongement (fig. 24, 25 et 26). La partie basale du choanocyte a alors une forme très aplatie, bien différente de celle des vespiformes ; sa face inférieure, en contact avec la mésogée, est convexe, tandis que la face supérieure est plane ; les sphérules osmiophiles et les mitochondries sont restées dans la base. La forme et l'aspect du noyau sont redevenus normaux, mais sa colorabilité par le bleu de toluidine est souvent très affaiblie ; flagelle et collerette se sont pas modifiés, et on observe même parfois la membrane de Sollas s'étendant d'un prolongement à un autre (fig. 19). En dessous du noyau, le prolongement cytoplasmique est maintenant très rétréci sur toute sa longueur ; on a l'impression qu'il va se couper en libérant ainsi le noyau avec un peu de cytoplasme et le flagelle ; cette coupure n'est pas certaine ; on l'observe bien dans quelques corbeilles sur les coupes, mais elle peut avoir été provoquée par le rasoir.

L'apparition de ces curieux choanocytes en sablier est certainement due à une asphyxie de l'Eponge en eau trop chaude et non renouvelée, et mes résultats confirment ceux de BIDDER et de COTTE. Chez *Petrobiona*, les choanocytes en sablier se forment très rapidement, et on en trouve chez la plupart des individus qui, surtout en été, n'ont pas été fixés immédiatement après la récolte ; le phénomène a surtout été observé accidentellement, mais on l'obtient expérimentalement avec facilité, par exemple par un séjour de 1 h à l'étuve dans de l'eau à 26°C. L'expérience de COTTE, qui provoquait l'apparition de ces choanocytes par barbotage de gaz carbonique dans l'eau, montre que cette déformation est due à une asphyxie et non à l'élévation de température, qui par conséquent agirait indirectement.

Les nombreuses représentations de choanocytes en sablier, plus ou moins modifiés, que l'on trouve dans la littérature sur les Eponges Calcaires, ne doivent pas avoir d'autres causes qu'une fixation trop retardée après la récolte. En particulier, la forme spéciale de choanocytes représentée par LENDENFELD (1889) après action de strychnine, digitaline ou curare, est très probablement due à l'asphyxie consécutive à l'expérience plus qu'à l'action des produits chimiques. Il est particulièrement intéressant de noter que les choanocytes particuliers décrits par KIRKPATRICK (1908) chez la Pharétronide *Minchinella lamellosa* correspondent à une telle modification (fig. 27, p. 22) ; le noyau, encore basal, n'a pas émigré dans le prolongement, ce qui a conduit KIRKPATRICK à une interprétation erronée : il a pris le prolongement cytoplasmique pour la collerette, à l'intérieur de laquelle il n'a évidemment pas pu suivre le flagelle ; la véritable collerette, à l'extrémité du prolongement, n'a pas été vue. J'ai pu vérifier sur les coupes de KIRKPATRICK conservées au British Museum qu'il s'agissait bien de choanocytes en sablier, et des coupes que j'ai effectuées sur un des échantillons de sa récolte m'ont montré qu'il y avait aussi quelques migrations nucléaires. Or les caractères choanocytaires de *Minchinella* étaient assez difficiles à interpréter du point de vue de la phylogénie et de la classification des Pharétronides (VACELET, 1961 b) ; la place des *Minchinellidae* dans la sous-classe des Calcinées, à noyau basal dans les choanocytes, est ainsi beaucoup moins assurée (cf. p. 98 ).

Le mécanisme d'action de l'asphyxie sur la déformation cellulaire n'est pas connu. COTTE pensait que sous l'influence de l'asphyxie, le noyau se rapprochait du centre de la corbeille, zone la mieux oxygénée ; cette explication reste bien vague.

Il serait intéressant de savoir si ces phénomènes sont réversibles. Une observation faite sur des *Petrobiona* gardées en aquarium semble montrer que les choanocytes peuvent reprendre leur aspect normal lorsqu'ils retrouvent de bonnes conditions ; en effet, deux individus fixés au cours d'un arrêt accidentel dans la circulation de l'eau avaient des choanocytes modifiés, alors que trois autres, fixés 1 jour après reprise de la circulation étaient normaux ; mais les réponses individuelles sont si variées qu'il n'est pas prudent de tirer des conclusions avec un si petit nombre d'individus. Les expériences de COTTE demanderaient à être complétées, d'autant plus que ce processus de dégénérescence peut avoir une importance écologique : la température à laquelle, dans une eau non renouvelée, les choanocytes en sablier apparaissent chez *Petrobiona*, n'est pas très supérieure aux températures estivales des eaux superficielles de la Méditerranée ; il est probable d'ailleurs que des espèces comme *Sycon raphanus* ont une résistance plus forte que celle de la Pharétronide, mais ceci reste à vérifier. Il faudrait aussi savoir si ce phénomène est particulier aux Calcaronées, ou si on le retrouve chez les Eponges Calcaires Calcinées et chez les Démosponges ; un séjour de 1 h dans de l'eau à 26°, qui provoque la transformation des choanocytes de *Petrobiona*, n'a eu aucun effet chez la Calcinée *Clathrina clathrus* (Schm.), mais cette question demande des expériences plus nombreuses et plus précises ; en tout cas, une *Cliona vastifica* Hancock qui perforait une *Petrobiona* dont les choanocytes avaient la forme en sablier, et qui a été incluse en même temps qu'elle, présentait aussi le même phénomène, sans toutefois qu'il y ait migration du noyau.

Je signalerai aussi un autre aspect des choanocytes, observé beaucoup plus rarement, et probablement causé lui aussi par une asphyxie, mais plus brutale ; l'influence du fixateur n'est peut-être pas négligeable dans cet aspect, car c'est à cette modification que SARA (1963) a probablement eu affaire chez *Petrobiona incrustans* ; or ses échantillons avaient été fixés immédiatement après la récolte (communication personnelle), mais à l'alcool, fixateur qui produit généralement des rétractions.

Dans cette modification (fig. 28 à 31, p. 22), le choanocyte, de forme assez variable, a parfois un prolongement, mais court, épais et sans rétrécissement ; le noyau, toujours relié au blépharoplaste resté apical, a émigré dans la base de la cellule ; la collerette a le plus souvent disparu.

Cet aspect, dont le déterminisme est mal connu, est surtout intéressant par la position basale du noyau observée chez des choanocytes de Calcaronées ; ceci apporte quelques éléments de discussion dans la position systématique d'une autre Pharétronide, *Murrayona phanolepis* Kirkpatrick, dont les choanocytes à noyaux basaux peuvent peut-être s'interpréter comme une modification du même ordre (cf. p. 99).

On voit donc, en conclusion, avec quelle prudence on doit interpréter les caractères choanocytaires dans la classification des *Calcarea*. Mais ceci ne veut pas dire que ces caractères doivent être à rejeter ; simplement, nous ne devons pas tenir compte des renseignements basés sur des échantillons insuffisamment nombreux et fixés dans des conditions douteuses. Chez *Petrobiona massiliana*, tous les individus fixés au sortir de l'eau avec un bon fixateur (Bouin, Helly, Champy) ont toujours le noyau des choanocytes apical.

## C - L'ECTO-MESENCHYME

L'ecto-mésenchyme englobe l'ensemble des catégories cellulaires autres que les choanocytes. Alors que ces derniers proviennent des cellules endodermiques flagellées de la larve, l'ensemble de l'ecto-mésenchyme tire son origine des cellules ectodermiques du pôle postérieur, bien que certains amoebocytes puissent dériver des choanocytes.

Chez *Petrobiona*, l'ecto-mésenchyme est relativement très réduit. L'Eponge possède, bien entendu, des revêtements pinacocytaires et des scléroblastes normalement développés ; mais les diverses formes d'amoebocytes, toutes représentées, à la seule exception, peut-être, des mégacytes, sont en moyenne peu nombreuses par rapport à ce qu'on observe chez *Sycon raphanus* par exemple. Jamais très abondants, bien qu'un peu moins rares chez certains individus, amoebocytes, cellules centrales et phagocytes semblent complètement absents chez d'autres.

### a) Les amoebocytes.

#### 1/ Les amoebocytes hyalins.

DUBOSCQ et TUZET (1936 a) distinguent, chez *Sycon raphanus* et *Grantia compressa*, trois sortes différentes d'amoebocytes hyalins : les petits amoebocytes hyalins, les archéocytes qui ont peut-être une signification de cellules germinales, et de grands amoebocytes hyalins ou mégacytes.

Chez *Petrobiona*, les mégacytes semblent manquer complètement ; d'autre part la distinction entre petits amoebocytes hyalins et cellules germinales m'est apparue assez difficile à faire dans le cas général ; pendant la belle saison, on rencontre fréquemment sous les choanocytes des cellules qui sont des cellules germinales ; mais elles semblent avoir d'emblée des caractères d'ovogonies, et je crois que leur origine doit être cherchée directement chez les choanocytes.

Les petits amoebocytes hyalins (fig. 32, p. 22) ont une forme souvent irrégulière, mais on ne les voit jamais pousser des pseudopodes ou s'allonger fortement comme les petits amoebocytes éosinophiles qui sont certainement beaucoup plus mobiles. Leur dimension varie entre 5 et 10  $\mu$ . Le noyau, relativement clair, a une chromatine granuleuse, souvent rassemblée au centre et séparée par une zone claire de la membrane nucléaire fortement colorable ; cet aspect est surtout fréquent après fixation au Bouin ou au formol ; ce noyau est assez gros (3,5-5,5  $\mu$ ) et le rapport nucléoplasmique est relativement élevé par rapport aux autres catégories cellulaires de l'Eponge ; un petit nucléole est souvent visible. Le cytoplasme est toujours faiblement colorable.

Ces cellules, toujours localisées sous les choanocytes, sont rarement nombreuses ; chez certains individus, elles sont même très difficiles, sinon impossibles, à trouver. Chez deux individus, récoltés ensemble au mois d'avril, ils étaient nettement plus nombreux qu'à l'ordinaire ; leur abondance s'accompagnait, chez ces deux Eponges, d'une grande quantité de corbeilles à choanocytes vespiformes (cf. p. 21), mais un rapport entre ces deux faits n'a pas pu être établi ; une filiation entre les amoebocytes hyalins et les cellules centrales des corbeilles est possible, et les cellules centrales ont peut-être un rôle dans la transformation des choanocytes en éléments vespiformes ; mais ce rapport est difficile à retenir, car ici les vespiformes apparaîtraient avant que les amoebocytes se soient transformés en cellules centrales.

Ces amoebocytes sont certainement à l'origine des phagocytes qui seront étudiés plus loin. J'ai observé plusieurs intermédiaires qui ne laissent guère de doutes sur ce sujet.

## 2/ Les cellules centrales des corbeilles.

Découvertes par SOLLAS (1888) chez des Tétractinellides, les cellules centrales des corbeilles vibratiles ont été revues, chez les Démosponges, par plusieurs auteurs, tels que DELAGE (1892), FAURE-FREMIET (1931), LEVI (1960) ; DELAGE et HEROUARD (1899) ont supposé qu'il s'agissait de cellules mésenchymateuses venues se nourrir dans les corbeilles. Chez les Calcaires, elles ont été observées surtout par DUBOSCQ et TUZET (1939), et ces auteurs proposent une interprétation bien plus séduisante que celle de DELAGE et HEROUARD : il s'agirait de mégacytes ayant pour fonction le nettoyage de la chambre flagellée, et aussi, du moins parfois, un rôle dans la régulation de la circulation de l'eau par blocage des flagelles des choanocytes. PAVANS DE CECCATY (1955), qui n'a pas retrouvé ces cellules chez *Sycon raphanus*, mais qui les a observées chez diverses Eponges Siliceuses, adopte l'interprétation d'un rôle régulateur, en considérant qu'il s'agirait d'une action par simple fonction mécanique locale.

Il s'agirait donc là d'éléments inconstants, sauf, peut-être, chez certaines espèces.

Chez *Petrobiona*, les cellules centrales, amoéboïdes, sont identiques à celles de *Sycon raphanus* (fig. 33, p. 22). Les flagelles des choanocytes sont apparemment captés par leurs pseudopodes très découpés, et, en accord avec DUBOSCQ et TUZET (1939), je ne crois pas qu'il s'agisse uniquement d'artéfacts, car les flagelles se fixent bien souvent à l'extrémité même d'un pseudopode. Ces cellules sont volumineuses et leurs expansions peuvent atteindre 30  $\mu$  de long. Le noyau, de taille moyenne (4 à 5  $\mu$ ), a un contenu assez clair, avec un nucléole bien visible. Le cytoplasme hyalin est peu colorable.

Comme chez les autres Eponges Calcaires, l'abondance des cellules centrales est variable suivant les individus, et chez la majorité d'entre eux, la plupart des corbeilles n'en possèdent pas. Lorsqu'il s'en trouve, la corbeille n'en contient le plus souvent qu'une seule ; cependant on peut parfois en trouver plusieurs, et en une occasion, 7 ont pu être observées dans la même chambre flagellée.

La ressemblance entre ces cellules centrales et les mégacytes de *Sycon* et de *Grantia* qui n'en diffèrent que par la présence d'un petit amas pigmentaire, a autorisé DUBOSCQ et TUZET (1939) à considérer ces cellules comme de véritables mégacytes, dont ils ont d'ailleurs observé le passage entre les choanocytes vers la lumière des corbeilles (1936). Chez *Petrobiona*, l'existence de vrais mégacytes est douteuse, et si des phagocytes, assez particuliers, ont bien été observés dans la lumière des corbeilles en certaines occasions, ils sont très différents des cellules centrales ; d'autre part, jamais une cellule centrale ne m'a montré d'activité phagocytaire, courante chez les mégacytes. Aussi je ne crois pas que l'on puisse assimiler ces deux catégories cellulaires ; mais peut-être ont-

elles une origine commune, soit à partir des choanocytes, soit à partir des petits amoebocytes hyalins. Chez la *Pharétronide* étudiée, j'ai vu parfois des cellules allongées dans la ligne des choanocytes (fig. 34, p. 22) qui donnaient l'impression d'une transformation directe d'un choanocyte en cellule centrale ; mais les caractères nucléaires et la colorabilité du cytoplasme rappellent assez ceux des amoebocytes hyalins.

Le rôle des cellules centrales dans l'apparition des choanocytes vespiformes a été envisagé p. 21. Cette relation avec la contraction des corbeilles, d'ailleurs peu nette, mise à part, aucun rapport n'a pu être établi entre l'abondance de ces cellules chez certains individus et d'autres phénomènes physiologiques ou les conditions de la récolte.

### 3/ Les phagocytes.

DUBOSCQ et TUZET (1936 a) ont proposé d'appliquer le terme de *mégacyte* à de grands amoebocytes hyalins de *Sycon raphanus* et de *Grantia compressa*, grosses cellules à fonction phagocytaire, à noyau de 4 à 5  $\mu$  dont le nucléole est généralement excentrique et la chromatine granuleuse ; elles mesurent de 12 à 22  $\mu$ , mais chez les *Sycon raphanus* d'hiver, saison où elles sont plus nombreuses, certaines atteignent 50 et 60  $\mu$  ; le cytoplasme, peu colorable, contient un amas de pigment ocre et des débris des cellules phagocytées.

Chez *Petrobiona*, les cellules à fonction phagocytaire sont assez différentes de ces mégacytes, malgré certaines analogies, et je les appellerai plutôt "phagocytes" pour marquer cette différence. Ces phagocytes ne sont pas particuliers à *Petrobiona*, car DENDY (1915) a décrit des cellules très semblables chez *Grantia*, sans toutefois comprendre leur signification.

Ces cellules mesurent entre 15 et 50  $\mu$ , mais on trouve, dans les zones où elles sont nombreuses, tous les intermédiaires avec des amoebocytes hyalins de 6 à 8  $\mu$ , à noyau de 4  $\mu$  ; ces amoebocytes grossissent, émettent des pseudopodes de plus en plus nombreux et prennent progressivement un aspect très particulier (fig. 35 à 44, p. 27). Les phagocytes dérivent donc des petits amoebocytes hyalins, et non des choanocytes comme les mégacytes de *Sycon* et de *Grantia*.

Chez les phagocytes bien caractérisés (fig. 36 à 44, p. 27), la forme de la cellule est le plus souvent très irrégulière, avec des incisions cytoplasmiques et des prolongements courts ; ces déformations de la surface correspondent souvent à l'englobement d'un choanocyte, ou à une activité migratrice. Le noyau présente des signes de dégénérescence de plus en plus nets au fur et à mesure de la croissance de la cellule ; il est d'abord identique au noyau des petits amoebocytes hyalins, avec la chromatine en granule sur un fin réseau (fig. 35) ; puis le diamètre augmente jusqu'à 12 à 15  $\mu$ , tandis que la chromatine se rassemble en quelques grosses mottes irrégulières et que le réseau disparaît ; le nucléole, souvent excentrique, atteint 3  $\mu$  de diamètre, et quelques nucléoles secondaires plus petits apparaissent ; la membrane nucléaire, épaissie et très chromatique, se déforme irrégulièrement ; ce noyau déformé est souvent repoussé par une des vacuoles du cytoplasme ; au Feulgen, les granules du noyau sont légèrement positifs, l'épaisse membrane nucléaire est négative. Le cytoplasme a un contenu très varié ; on y observe :

- Des cellules phagocytées, plus ou moins digérées, souvent peu reconnaissables ; leur noyau est parfois encore visible et donne alors une réaction faiblement positive au Feulgen ; ces cellules disparaissent peu à peu en formant une vacuole plus claire. Les différents stades de la digestion sont visibles dans tous les phagocytes, sauf dans les plus petits, et les vacuoles formées se réunissent pour constituer de grandes lacunes arrondies atteignant parfois 25  $\mu$  de diamètre, partiellement encombrées de débris clairsemés et peu colorables ; cette grande vacuole, habituellement accompagnée de plus petites, repousse souvent le noyau vers la périphérie.

- Une grosse inclusion fortement chromatique, qui se trouve soit dans une vacuole, soit en plein cytoplasme ; quelques rares phagocytes en possèdent deux (fig. 43), alors que les plus petits en sont dépourvus. Cette inclusion subit une évolution très nette qui s'achève lors de la dégénérescence complète de la cellule ; elle apparaît d'abord comme une masse sphérique à contours bien nets, mesurant entre 5 et 8  $\mu$  ; elle est alors fortement colorable par l'hématoxyline ferrugineuse et Feulgen positive, mais faiblement basophile ; puis cette masse grossit jusqu'à 12 à 14  $\mu$ , et se désagrège, lorsqu'elle atteint cette taille, en fins granules ayant toujours les mêmes affinités chromatiques. Ces granules, de 0,8 à 1  $\mu$ , se dispersent dans le cytoplasme et dans la plus grande vacuole, tandis que l'ensemble de la cellule se déforme encore davantage ; l'inclusion chromatique finit par disparaître entièrement, remplacée par de nombreux granules grossièrement rassemblés dans les vacuoles très déformées, dont ils occupent souvent la bordure (fig. 40, 41 et 42). J'ai observé une fois un phagocyte en pleine dégénérescence, dont les granules étaient en cours de libération dans un petit canal de l'Eponge. Cette évolution se produit chez presque tous les phagocytes ; cependant, certains d'entre

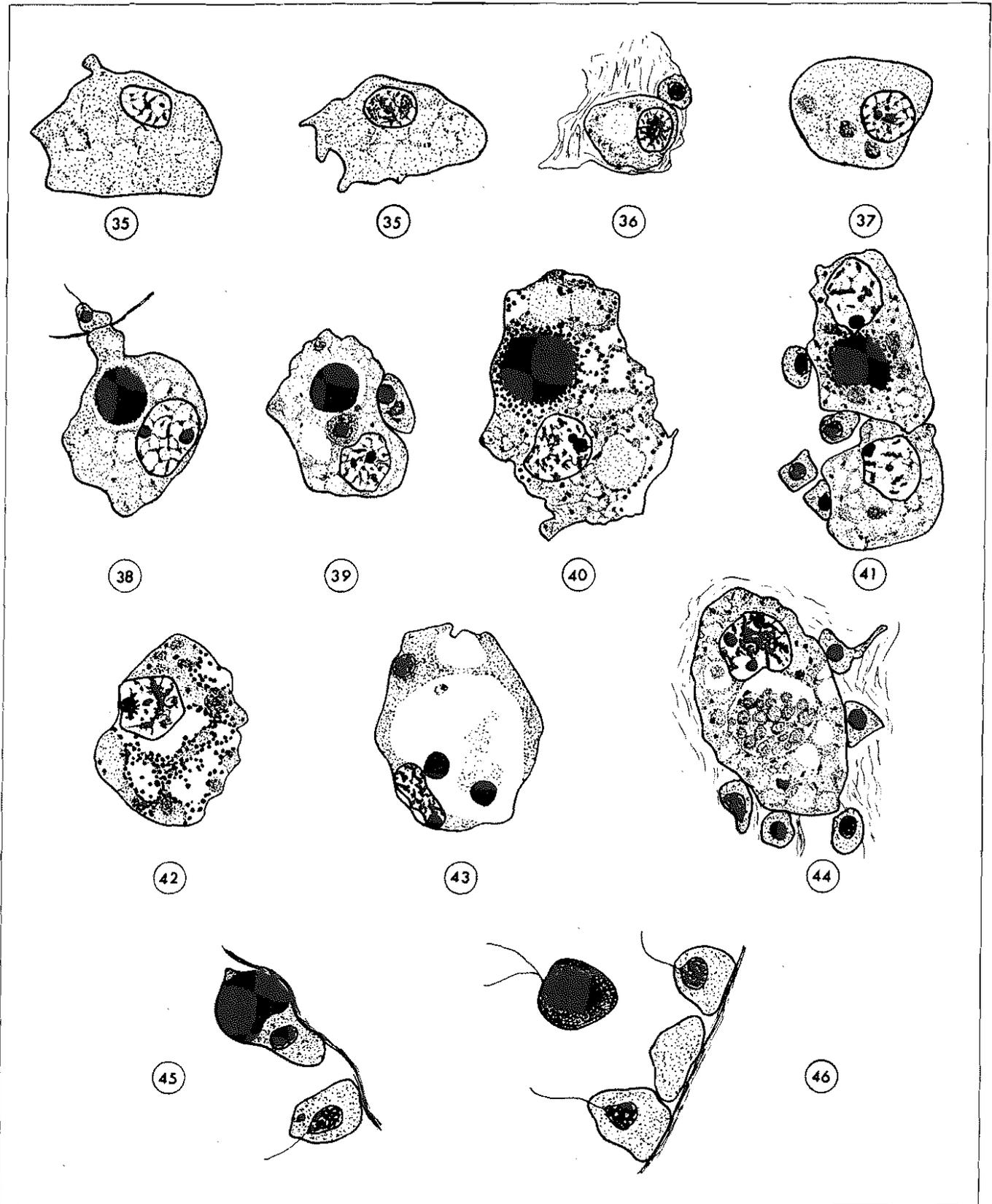


Fig. 35 : Phagocytes au début de leur différenciation,  $\times 2000$ . - Fig. 36 à 44 : Différents stades de l'évolution des phagocytes,  $\times 1000$ .  
 - Fig. 45 et 46 : Sphérules chromatiques des individus à phagocytes,  $\times 2000$ . - Bouin, hém. ferr..

eux, bien que de grande taille, ne présentent que des vacuoles et des cellules ingérées, sans grosse inclusion chromatique.

- Enfin quelques phagocytes ont aussi quelques petites inclusions sphériques de 2 à 3  $\mu$ , dont l'écorce seule est chromatique.

Ces grosses cellules, facilement repérables sur les coupes, sont très inconstantes chez *Petrobiona*, et je ne les ai observées que chez 15 individus (sur 350 étudiés histologiquement) ; mais elles sont généralement très peu nombreuses chez ces rares exemplaires, et toujours localisées à une petite zone de l'Eponge ; aussi ont-elles dû parfois passer inaperçues et la proportion réelle doit être un peu supérieure aux 4 à 5 p. 100 signalés plus haut ; il est cependant hors de doute qu'il s'agit d'éléments très inconstants. Seul un individu, récolté au mois de mars, en possède une quantité assez grande : toute une zone de cette Eponge, correspondant à un des sillons du squelette principal, est en pleine involution (fig. 163, pl. II) ; on y observe un développement important de la mésogée et des collencytes, avec disparition des corbeilles, rappelant assez la dégénérescence présentée par les tissus des *Petrobiona* gardées quelques jours en aquarium. Les phagocytes, très nombreux dans cette zone, semblent les principaux responsables de la disparition des corbeilles ; on les voit en effet se déplacer activement dans la mésogée, s'insinuer entre les choanocytes et pénétrer dans la lumière des corbeilles, dont beaucoup ont perdu la plupart de leurs choanocytes. Dans tout le reste de cet individu, on ne trouve pas un seul phagocyte.

Les 15 exemplaires contenant des phagocytes ont été récoltés durant toutes les périodes de l'année, sauf à la fin de l'été et en automne, malgré de nombreuses récoltes effectuées durant cette saison.

Aucune relation ne peut-être établie entre leur présence et un stade de la reproduction. D'autre part leur apparition n'est pas due à une involution de l'Eponge, comme celle des "macrocytes" des *Halisarca*, qui apparaissent lors de l'involution de l'animal après la période de reproduction (LEVI, 1956) ; les spécimens en dégénérescence fixés après un séjour plus ou moins long en aquarium n'ont pas davantage de phagocytes que les autres.

Il semble y avoir peu de rapports entre ces cellules si particulières et les mégacytes décrits par DUBOSCQ et TUZET (1936) chez *Sycon* et *Grantia* ; chez ces derniers, les mégacytes, bien que plus nombreux en hiver, et pouvant alors prendre une forme géante, semblent des éléments normaux de l'Eponge ; leur infestation par des Coccobacilles tassés autour du noyau, signalée par ces auteurs, semble être un phénomène bien différent de ce qui a été observé chez *Petrobiona*.

Par contre, DENDY (1915) a décrit chez *Grantia compressa* des "phagocytes" qui auraient un rôle dans la reproduction en exerçant une activité phagocytaire en faveur des ovocytes, et certains d'entre eux, grossissant plus, exagéreraient cette activité qui n'aurait plus lieu que pour leur propre compte. Ces grosses cellules, trouvées seulement chez quelques individus de *Grantia*, ressemblent souvent beaucoup aux phagocytes de *Petrobiona* ; DENDY a figuré dans certaines d'entre elles de grosses inclusions chromatiques tout à fait semblables à celles que j'ai observées. Ces cellules particulières peuvent donc exister, à côté de vrais mégacytes, chez d'autres Calcaires. Le rapport avec la nutrition de l'ovocyte, envisagé par DENDY, est certainement inexistant. DENDY avait aussi signalé la possibilité que ces cellules soient des "Amibes" parasites étrangères à l'Eponge, décrites par ORTON (1913), hypothèse qui est aussi à rejeter, ne serait-ce qu'en raison des intermédiaires qui existent entre améobocytes hyalins et phagocytes.

L'existence de ces cellules me paraît plutôt due à un autre phénomène parasitaire. En effet, on trouve dans les zones où les phagocytes sont rassemblés, des sphérules vivement colorables par l'hématoxyline ferrique ; leurs dimensions (5-7  $\mu$ ) sont identiques à celles des inclusions chromatiques des phagocytes au début de leur évolution. Ces sphérules sont soit dans la mésogée, soit dans les corbeilles, parfois même logées dans des choanocytes très déformés (fig. 45, p. 27) ; j'ai pu en observer une, pourvue de flagelles probablement choanocytaires, située juste au-dessus d'un choanocyte anuclée (fig. 46). Elles se colorent en bleu verdâtre par le bleu de toluidine, et sont Feulgen négatives, caractères qui peuvent indiquer la présence d'une coque protectrice chez la sphérule libre, coque qui disparaîtrait après ingestion par le phagocyte, laissant alors apparaître les caractères de colorabilité de l'inclusion chromatique. Il semblerait donc s'agir d'une réaction à un certain stade de l'infestation par un parasite ; ce parasite serait absorbé par des améobocytes particuliers, qui auraient acquis une fonction phagocytaire, et il constituerait l'inclusion chromatique du cytoplasme de ces cellules. A l'intérieur du phagocyte, il subirait une évolution, par disparition de la coque (ce qui expliquerait le changement dans la réaction de Feulgen), augmentation de volume et finalement désagrégation en corpuscules qui seraient libérés par la mort du phagocyte. La destinée de ces petits corpuscules après leur libération ne m'est pas connue, et il est bien difficile de savoir si ces phénomènes correspondent à une destruction du parasite ou, au contraire, à sa multiplication ; les granules

n'ont rien perdu de leur colorabilité lors de leur libération, et ne semblent pas avoir subi une digestion de la part du phagocyte ; ils sont toujours Feulgen positifs, mais leur couleur bleu pâle avec le bleu de toluidine (alors que les noyaux des cellules de l'Eponge sont violet foncé), apparue dès le début de l'ingestion, indique peut-être une dégradation. Il est possible aussi qu'il s'agisse d'un stade du cycle du parasite présent durant toute l'année dans des choanocytes de l'Eponge sous la forme d'une sphère Feulgen positive de 2 à 3  $\mu$  de diamètre, qui représenterait un stade de repos (cf. p. 80) ; en effet, ces deux parasites ont en commun l'absence apparente de cytoplasme, étant tous deux constitués de sphères, plus ou moins grosses, Feulgen positives ; ils appartiennent en tout cas certainement au même groupe, qui reste d'ailleurs bien énigmatique.

Cette hypothèse me semble, malgré les caractères assez extraordinaires du parasite, être celle qui explique le mieux les phénomènes observés et leur succession. C'est la présence de ce parasite qui induirait une activité phagocytaire chez certains amoebocytes hyalins, activité qui n'est pas dirigée seulement contre lui, mais aussi contre les choanocytes normaux de l'Eponge ; d'autre part, si cette activité aboutit le plus souvent à l'ingestion du parasite, ce n'est pas toujours le cas, et quelques rares phagocytes n'absorbent finalement que des cellules de l'Eponge, contribuant peut-être seulement au nettoyage de la zone infestée.

L'inclusion Feulgen positive de ces phagocytes pourrait aussi être interprétée comme une accumulation des noyaux des cellules phagocytées ; mais cette hypothèse n'explique ni la présence de sphérules particulières dans les zones où se trouvent les phagocytes, ni l'évolution que subit l'inclusion à l'intérieur du phagocyte.

#### 4/ Les amoebocytes éosinophiles.

Les amoebocytes éosinophiles, ou amoebocytes granuleux, ont été étudiés surtout chez *Clathrina coriacea*, et chez *Sycon raphanus* et *Grantia compressa* ; de telles cellules ont, par ailleurs, été signalées chez quelques autres Eponges Calcaires ; chez ces diverses espèces, leur aspect est assez constant. Des amoebocytes acidophiles existent aussi chez les Démosponges, mais nous ne savons pas s'il s'agit d'éléments homologues ; leur signification n'est d'ailleurs pas mieux connue.

Ces amoebocytes sont de petites cellules mobiles, qui ne dépassent 10  $\mu$  que chez *Grantia*. Le diamètre de leur noyau est toujours faible, environ 2  $\mu$  ; le cytoplasme est bourré d'inclusions éosinophiles, dont les dimensions et l'aspect varient suivant les espèces ; d'après SARA (1955 a), ces granules se colorent vitalement par le bleu Trypan.

Leur origine, leur signification et leur destinée sont des plus discutées. D'après PRENANT (1925), chez *Clathrina coriacea*, les amoebocytes granuleux dériveraient des hyalins ; SARA (1955 a) arrive à la même conclusion par coloration vitale au bleu Trypan. Chez la même Eponge, mais surtout chez *Sycon* et *Grantia*, DUBOSCQ et TUZET (1936 a) les font plutôt dériver des choanocytes ou des cellules endodermiques de la puppe, ce qui correspond aux observations de GATENBY (1920 a). Enfin, PAVANS DE CECCATY (1955) pense que toutes les cellules mésenchymateuses pourraient subir cette évolution granuleuse. PRENANT (1925) leur attribue une destinée de porocytes pigmentés chez *Clathrina*, mais VOLKONSKY (1929), confirmé par DUBOSCQ et TUZET (1936 a), nie l'apparition de pigment dans ces cellules granuleuses ; SARA (1955 a) voit leur expulsion dans la lumière des tubes, surtout chez *Leucosolenia botryoides* (Ellis et Sol.), et leur désagrégation ultérieure. Même obscurité dans leur signification : TOPSENT (1892 les considérait comme réservoirs nutritifs chez *Clathrina coriacea* ; DUBOSCQ et TUZET (1936 a) ont signalé leur plus grande abondance chez les jeunes *Grantia* l'adulte n'en ayant que très peu ; SARA a également souligné une abondance très variable d'un individu à l'autre, probablement liée à une différence d'activité physiologique : ils sont plus fréquents chez les jeunes sans ovocytes que chez les adultes ayant des ovocytes en développement, où ils peuvent manquer complètement ; alors que les différents auteurs ne signalent pas d'activité phagocytaire chez ces cellules, et que DUBOSCQ et TUZET affirment même qu'elles ne sont certainement ni macrophages ni microphages, SARA leur attribue un comportement de macrophage chez quelques *Clathrina* et *Leucosolenia*, et une signification d'éléments à caractères histiocytaires à fonction de défense et peut-être trophique.

Chez *Petrobia*, les amoebocytes éosinophiles (fig. 47 à 49, p. 31) sont des cellules de petite taille, de forme arrondie ou ovale quand elles sont au repos, mais souvent en déplacement. Leurs dimensions varient entre 5 et 7  $\mu$  pour les formes arrondies ; les cellules en migration peuvent atteindre 13 à 14  $\mu$  de long. Les pseudopodes sont toujours arrondis, réguliers et peu nombreux ; il y a, plus généralement, un pseudopode unique (fig. 47) ; de toute évidence, les pseudopodes ne correspondent pas à une activité phagocytaire, mais à une activité locomotrice.

Le noyau est normalement arrondi et très petit (2-2,5  $\mu$ ) ; son contenu, fortement chromatique, est homogène, mais on distingue parfois un tout petit nucléole. Au cours des migrations de la cellule, il est souvent déformé et allongé. Chez quelques individus, peu nombreux et en mauvais état, le noyau

présentent de curieux aspects polylobés, qui doivent être pathologiques (fig. 49).

Le cytoplasme est bourré de très fines granulations éosinophiles et fuchsinophiles qui ne prennent pas l'hématoxyline ; cet aspect est un peu différent de celui des amoebocytes granuleux de *Grantia* et de *Sycon*, et surtout de *Clathrina* et de *Leucosolenia*, chez lesquels les inclusions sont plus grandes, parfois à écorce plus colorable, et sidérophiles. Ce cytoplasme est PAS négatif et non mé-tachromatique ; après fixation au tétr oxyde d'Osmium, il montre une grande quantité de petites inclusions sphériques soudanophiles (fig. 48), qui sont probablement des mitochondries ; ces inclusions sont nettement plus nombreuses que chez les choanocytes et les autres catégories amoebocytaires.

Toujours clairsemés, les amoebocytes éosinophiles se rencontrent partout dans le corps de l'Eponge ; il y en a cependant beaucoup moins dans le mésenchyme périphérique que sous la ligne des choanocytes et que dans les cordons trabéculaires. Par exemple, des comptages effectués sur plusieurs coupes de deux individus fixés respectivement en décembre 1958 et en juin 1959, fournissent les chiffres suivants :

0 -1	amoebocytes éosinophiles	dans le mésenchyme périphérique.
3 -3	"	" sous les choanocytes des corbeilles superficielles.
23-18	"	" sous les choanocytes des corbeilles internes
1 -1	"	" dans la ligne des choanocytes.
23-24	"	" dans les cordons.

Chez des individus où ces cellules sont rares, on ne les trouve bien souvent que dans les cordons, parfois plus nombreux à leur point de départ. Cette localisation ne signifie pas qu'elles soient à l'origine des cordons, car aucun intermédiaire n'existe entre elles et les thésocytes, mais peut s'expliquer, plus simplement, par le fait que les cordons représentent le tissu le plus dense de toute l'Eponge. Enfin, j'en ai très rarement observé dans les amphiblastules.

Comme chez les autres Calcaires, ces cellules ne sont pas des éléments constants, et nombreux sont les individus chez lesquels il est impossible d'en trouver une seule ; la proportion des individus ainsi dépourvus d'amoebocytes éosinophiles est assez difficile à préciser, car l'éosinophilie de ces cellules est plus ou moins forte avec le fixateur utilisé. Avec le Bouin, par exemple, les éosinophiles sont plus difficiles à repérer qu'avec le Helly ou le formol ; aucune de ces cellules n'a pu être trouvée chez 50 p. 100 environ des individus fixés au Helly. Leur constance et leur abondance sont nettement plus grandes chez les jeunes Eponges, qui en sont toutes pourvues.

Cette abondance particulière chez les formes juvéniles mise à part, les relations entre la présence des éosinophiles et les autres phénomènes observés chez les différents individus ne sont pas très nettes et ne donnent que peu d'indications sur leur signification physiologique. On en trouve plus souvent chez les exemplaires ayant souffert d'une asphyxie avant la fixation, dont les choanocytes ont la forme en sablier, et chez ceux dont les thésocytes sont en migration dans les tissus, donc dans des cas de dégénérescence ou de bouleversement physiologique. Par contre, la dégénérescence observée chez les individus gardés en aquarium ne s'accompagne pas d'une augmentation sensible de la proportion des individus pourvus de telles cellules. La présence d'un stade quelconque de la reproduction n'a aucune influence.

L'origine des amoebocytes éosinophiles n'est pas plus claire que chez les autres *Calcarea* ; leur position éventuelle dans la ligne des choanocytes (position qui ne s'accompagne pas d'une désagrégation, telle que l'a signalée SARA (1955 a) chez diverses Homocoeles) peut indiquer une origine choanocytaire ; cette provenance me semble la plus vraisemblable chez *Petrobiona*, mais ne peut-être affirmée. En tout cas, il est probable que leur différenciation doit se faire très rapidement, ainsi que l'indique leur abondance un peu plus grande chez les individus ayant subi une asphyxie de courte durée (parfois 1 h seulement) avant la fixation.

La signification de ces cellules demeure assez mystérieuse. Il ne s'agit pas, chez *Petrobiona*, de macrophages ; il est plus difficile d'affirmer qu'elles ne phagocytent pas des bactéries, rôle que l'on peut être tenté de leur attribuer en raison de leur présence plus constante et en plus grande abondance chez des exemplaires ayant séjourné en eau chaude non renouvelée ; mais alors, l'envahissement par de nombreuses bactéries au cours de séjours en aquarium devrait provoquer leur apparition, ce qui ne semble pas être le cas, et d'autre part comment expliquer leur abondance chez les jeunes ? Leur présence assez fréquente dans les cordons, et surtout près du point de départ de ces derniers, pourrait être rapprochée du rôle de trophocyte que leur attribue HERLANT-MEEWIS (1948) dans la gemmulation de *Suberites domuncula* (Olivi) : les cellules acidophiles se liquéfieraient

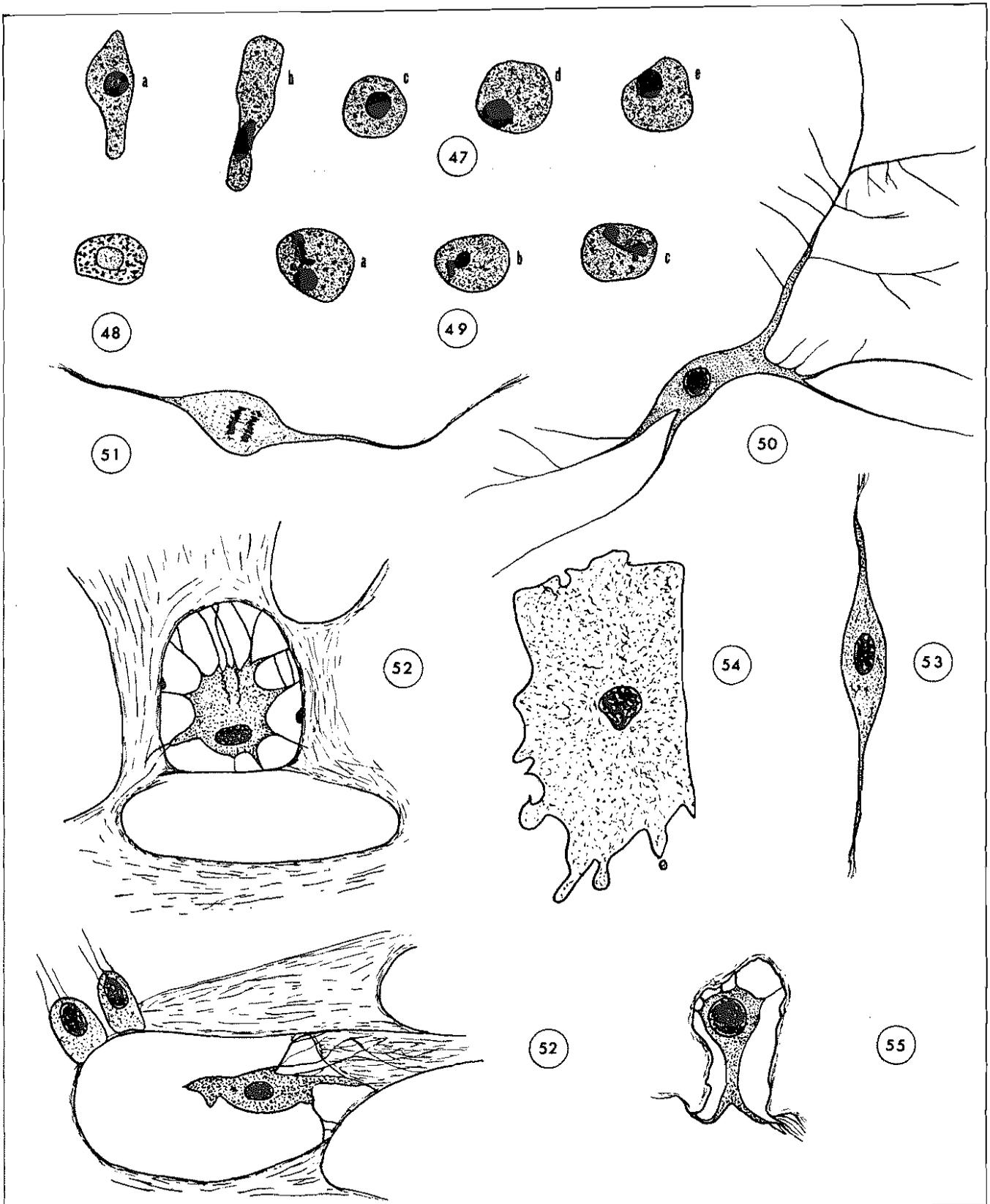


Fig. 47 : Amoebocytes éosinophiles, x 2000 (formol, hém. ferr., éosine). - Fig. 48 : Idem, Champy, noir Soudan. - Fig. 49 : Amoebocytes éosinophiles à noyau polylobé, x 2000 (formol, hém. ferr., éosine). - Fig. 50 : Collencyte, x 1000 (formol, hém. ferr., dilacération). - Fig. 51 : Cellule en division chez un individu gardé 9 j. en aquarium, x 1500 (Bouin, hém. ferr.). - Fig. 52 : Cellules araignées ?, x 2000 (formol, trichrome). - Fig. 53 : Pinacocyte vu en coupe, x 2000 (formol, hém. ferr.). - Fig. 54 : Idem, vu de face. - Fig. 55 : Cellule épithéliale, x 2000 (Bouin, hém. ferr.).

dans la gemmule en formation, l'enrichissant ainsi en éléments nutritifs. Mais si un rôle dans l'enrichissement des cordons est possible chez la Pharétronide, il ne saurait être généralisé à l'ensemble des Eponges Calcaires, en l'absence de telles accumulations de cellules à réserves.

#### b) Les collencytes et la mésoglée.

Les collencytes de *Petrobiona* ne se distinguent guère de ceux des autres Eponges Calcaires, qui ont été étudiés principalement par DEL RIO HORTEGA et FERRER (1917). Ce sont des cellules très découpées (fig. 50, p. 31), à longs prolongements ramifiés pouvant dépasser 80  $\mu$  de longueur, de diamètre régulièrement décroissant, formant une sorte de réseau conjonctif noyé dans la mésoglée; leur noyau, de 4  $\mu$  de diamètre, possède un petit nucléole; le cytoplasme ne montre pas de particularités.

Ces cellules sont normalement peu nombreuses, mais elles sont susceptibles de prendre une grande importance dans certains cas de dégénérescence. Dans des zones en involution, envahies par des phagocytes sous l'action probable d'un parasite, la mésoglée, anormalement abondante, contient de nombreuses cellules étoilées ou fusiformes (fig. 163, pl. II). Le même phénomène se produit dans l'ensemble des tissus des individus conservés un certain temps en aquarium: les corbeilles, plus ou moins contractées et parfois désorganisées, sont séparées par une grande quantité de mésoglée dans laquelle se trouvent de nombreux collencytes; beaucoup d'entre eux, d'ailleurs, ont un noyau en activité mitotique peut-être anormale: les chromosomes, épais, courts et appariés, se trouvent toujours enveloppés de la membrane nucléaire, et on n'observe pas d'autres stades de la division.

Chez certains individus, on observe des cellules étoilées isolées dans des cavités de la mésoglée du mésenchyme périphérique (fig. 52, p. 31); ces cellules semblent différentes des collencytes et correspondent plutôt aux cellules araignées, décrites comme cellules à fonction nerveuse par PAVANS DE CECCATY (1955); elles ont été observées en trop petit nombre pour me permettre d'entrer dans la controverse qu'à suscitée cette interprétation (JONES, 1962; PAVANS DE CECCATY, 1962). Il s'agit en tout cas, chez *Petrobiona*, d'éléments inconstants.

L'ensemble des cellules de l'Eponge baigne dans la mésoglée, que l'on a souvent considérée comme sécrétée par les collencytes, mais qui, d'après JONES (1956), proviendrait plutôt des choanocytes et des amoebocytes. Comme chez les autres Calcaires, cette mésoglée ne présente sous la forme d'une substance claire, montrant de fines fibrilles plus ou moins ramifiées dans un fond homogène. Cette substance, fortement colorable par le bleu d'aniline et le vert lumière, est PAS positive; la réaction au PAS est surtout intense dans les fibrilles, alors que le fond est toujours faiblement coloré. Ces fibrilles peuvent être plus ou moins serrées: dans le mésenchyme superficiel, la mésoglée est toujours lâche, alors que dans le choanosome, les corbeilles sont séparées par une lamelle mésogléenne mince mais plus dense; enfin dans les cordons, surtout dans les zones où les cellules sont très serrées, de très denses lamelles de mésoglée, véritablement écrasées et dont la structure fibrillaire n'apparaît plus, dessinent des alvéoles polygonales où sont logées les cellules.

Au point de vue histochimique, nous ne savons pratiquement rien sur la mésoglée des Eponges Calcaires. D'après HERLANT-MEEWIS (1949), les fibrilles qui se colorent par la résorcine dans la mésoglée de *Clathrina coriacea*, seraient chimiquement différentes du "collagène" hyalin dans lequel elles se trouvent et correspondraient à un précurseur de l'élastine; mais les colorations à la résorcine et à l'orcéine conduisent à la même interprétation chez différentes Démospouges, où des méthodes plus nombreuses et plus sûres montrent au contraire la présence de collagène (GROSS, SOKAL et ROUGVIE, 1956; PAVANS DE CECCATY et THINEY, 1963).

#### c) Les pinacocytes.

Parfois assimilés aux collencytes, les pinacocytes sont des cellules de revêtement, qui, sur les coupes de *Petrobiona*, se présentent comme des cellules très aplaties et allongées, atteignant 40 à 60  $\mu$  de long (fig. 53, p. 31). Vus de face, surtout dans les préparations *in toto* après dilacération, les pinacocytes constituent un épithélium pavimenteux, formé de champs polygonaux dont les limites sont parfois indistinctes; quand ces limites sont visibles, elles sont soit régulières, soit incisées de lobes courts et arrondis (fig. 54, p. 31); sous cet angle, le noyau, de 4 à 6  $\mu$ , est piriforme.

Les membranes dans lesquelles sont percées les ouvertures des corbeilles sont également formées par de tels épithéliums pinacocytaires (fig. 6, p. 18). Ici, les apopyles ne sont donc pas intracellulaires.

La surface externe de l'Eponge comporte aussi de curieuses "cellules épithéliales" décrites par DENDY (1893), les "flash-shaped cells" de MINCHIN, souvent isolées dans une petite cavité, en forme d'ampoule ou de bouteille (fig. 55, p. 31).

Aucun porocyte n'a été observé.

d) Les scléroblastes.

Les scléroblastes ne présentent aucune originalité chez *Petrobiona*. Ils sont surtout abondants dans le mésenchyme superficiel ; leur absence au sein des cordons, où se trouvent pourtant des microdiactines en bafonnette, indique que ces spicules ont été sécrétés ailleurs, et isolés en même temps que les cellules lors de la formation du cordon.

Ces scléroblastes sécrètent les spicules, mais la fabrication du squelette principal aspéculeux peut difficilement leur être imputée et la question de l'origine de ce squelette sera discutée ici.

Etant donné le caractère très exceptionnel d'un tel squelette chez les Spongiaires (seuls quatre cas sont connus), il n'est pas trop invraisemblable d'envisager une origine étrangère. On peut supposer tout d'abord que le squelette a été sécrété par un autre animal, un Madréporaire par exemple, et recouvert ou perforé par l'Eponge après sa mort ; cette explication a été invoquée par WELTNER (1909 et 1910) pour *Merlia normani* Kirkpatrick et *Astrosclera willeyana* Lister, et par RAUFF (1913) pour *Murrayona phanolepis* Kirkpatrick ; je donne p.100 des raisons de rejeter entièrement cette hypothèse, qui n'est pas acceptable non plus dans le cas de *Petrobiona massiliana* : cette Eponge possède toujours son squelette et a toujours les mêmes rapports avec lui, aucun animal connu en Méditerranée ne possède un tel squelette (celui des Madréporaires, morphologiquement différent, est constitué d'aragonite et non de calcite).

D'autre part, KIRKPATRICK (1911 b et 1912 b) a affirmé que le squelette aspéculeux des Démosponges *Merlia normani* et *Astrosclera willeyana* était sécrété par des algues "dégénérées" (*Rhododiplobia cor-margaritae* Kirkpatrick), trouvées à la fois dans la chair et dans le squelette de ces deux Eponges. KIRKPATRICK n'a publié que de courtes notes préliminaires annonçant un travail plus complet, et n'a donné aucune preuve de son assertion. J'ai pu consulter, au British Museum, des notes de KIRKPATRICK ayant trait à *Merlia normani*, sans y trouver de détails supplémentaires, sauf un dessin représentant un organisme unicellulaire biflagellé qui pourrait d'ailleurs être une spore d'algue perforante. Aucun argument en faveur de cette hypothèse n'apparaît chez *Petrobiona*, pas plus que sur les coupes de *Merlia* faites par KIRKPATRICK ou par moi. Il est connu que les algues symbiotiques jouent un rôle dans l'élaboration du squelette de Madréporaires récifaux hermatypiques, mais les Zooxanthelles n'agissent qu'en eaux bien éclairées, alors que toutes ces Eponges à squelette aspéculeux supplémentaire vivent soit assez profondément, soit dans des grottes obscures ; d'autre part, les Zooxanthelles ne sont responsables que d'une augmentation de la vitesse de croissance. L'origine étrangère du squelette de ces quatre Eponges ne peut donc pas être soutenue.

Avant d'affirmer la sécrétion par des algues du squelette de *Merlia normani*, KIRKPATRICK (1911 a) lui attribuait un caractère endogène, et pensait que les cellules responsables de la sécrétion du calcaire étaient groupées, sous la forme d'amas cellulaires, dans des cryptes du squelette principal. Or, *Petrobiona* a elle aussi des cellules massées dans des cavités du squelette aspéculeux, les cordons trabéculaires, et chez les deux Eponges, bien que l'une soit une Démosponge, l'autre une Calcaire, les deux tissus sont assez semblables, formés de grosses cellules riches en glycoprotéines ; on est alors tenté de leur attribuer une fonction dans la sécrétion du calcaire. En fait, un rapport existe entre ces formations cellulaires et le squelette, mais c'est simplement une évolution en thésocytes de cellules isolées dans des cavités du squelette ; d'autre part, cette explication ne vaudrait pas pour *Astrosclera willeyana* et *Murrayona phanolepis*, puisque ces Eponges n'ont pas d'amas cellulaires particuliers ; or le squelette de *Petrobiona* a certainement la même origine que celui de *Murrayona*, étant donné les points communs entre ces deux Eponges, qui font partie de la même famille. Enfin, on voit mal comment pourrait s'effectuer la croissance d'un squelette absolument rigide sécrété par des tissus enfermés à l'intérieur même de la masse calcaire. Les cordons de *Petrobiona* et les amas cellulaires des cryptes de *Merlia* ne sont donc pas à l'origine du squelette principal.

La catégorie cellulaire responsable de l'élaboration de ce squelette ne peut pas être précisée pour l'instant. Il semble vraisemblable d'attribuer cette fonction aux pinacocytes qui bordent le squelette principal chez *Petrobiona* et *Murrayona*, mais aucun caractère visible ne permet de distinguer ces cellules des pinacocytes qui forment le revêtement des canaux ; on peut invoquer, en faveur d'un rôle dans la squelettogenèse des pinacocytes de revêtement interne, le fait que cet épithélium s'interrompt au point de départ des cordons, qui correspondent justement à des lacunes du squelette principal.

Chez *Astrosclera*, la formation du squelette est certainement différente : les sphérolithes apparaîtraient, selon LISTER (1900) et KIRKPATRICK (1910 c), sous la forme de pseudosphérolithes, à l'intérieur même de cellules spéciales. D'autre part, il s'agit d'aragonite, dont l'élaboration fait

intervenir des mécanismes enzymatiques différents.

e) Les cordons trabéculaires ; les thésocytes.

1/ Morphologie.

Les cordons trabéculaires, formations cylindriques s'enfonçant, à partir de corbeilles vibratiles internes, dans des canalicules du squelette principal (fig. 4, p. 13 et 5, p. 18), hérissent la partie interne de la calotte de tissu qui subsiste après décalcification (fig. 162, pl. I) ; ils sont surtout nombreux dans la partie apicale et médiane, alors que la partie basale en est parfois entièrement dépourvue. Leur nombre est variable, et quelques individus, assez exceptionnels, en ont très peu ; un exemplaire d'assez grande taille n'en possédait même qu'une dizaine, tous apicaux.

Leur point d'attache (fig. 164, pl. II) est toujours la portion interne de certaines des corbeilles situées en bordure du squelette principal, généralement au fond des sillons de ce dernier. De même diamètre que la corbeille sur laquelle il s'attache (40-85  $\mu$ ), le cordon est toujours en parfaite continuité avec elle. La longueur des cordons, très variable, peut atteindre 700 à 800  $\mu$  et parfois même 1200  $\mu$  ; quelques uns d'entre eux se divisent deux ou trois fois dichotomiquement. Généralement, le canalicule n'est pas rempli sur toute sa longueur et les lames minces faites sur des spécimens non décalcifiés montrent des canalicules vides dans la partie centrale, parfois occupés et agrandis par des Démosponges perforantes.

Bien que très courts, les cordons existent déjà chez les plus jeunes individus observés, qui mesurent quelques mm de diamètre sur 1 mm d'épaisseur.

Les cordons ne possèdent qu'une seule catégorie spiculaire, des microdiactines, qui sont les spicules les plus répandus dans le choanosome.

2/ Histologie.

Les cordons sont pratiquement constitués par une seule sorte de cellules, dont les caractères et la destinée montrent qu'il s'agit de cellules à réserves (VACELET, 1962) ; je les appellerai par conséquent *thésocytes*, sans que l'emploi de ce terme implique une exacte identité d'origine et de caractères avec les thésocytes des Démosponges. On y trouve parfois quelques amœbocytes éosinophiles, mais ils sont inconstants et peu nombreux.

L'aspect histologique et cytologique est variable et correspond à une évolution de ces cordons qui peut se résumer ainsi : augmentation progressive des dimensions et des réserves cytoplasmiques au cours de la formation du cordon et de l'entassement des cellules dans les canalicules, mobilisation et migration des cellules riches en réserves lors de certaines conditions physiologiques.

I - Caractères cytologiques (fig. 58 à 63, p. 35).

Les dimensions des thésocytes varient de 9 à 10  $\mu$  chez les cellules encore peu riches en réserves, à 17  $\mu$  à la fin de leur évolution.

Au cours de cette accumulation de réserves, le noyau ne subit aucun changement apparent ; il est toujours assez petit (2,5-3,5  $\mu$ ), et généralement très basophile dans son ensemble ; parfois, cependant, la chromatine est rassemblée au centre et séparée par une zone claire de la membrane nucléaire, épaisse, fortement colorable et positive au Feulgen. Chez les gros thésocytes, le rapport N/P est devenu très faible. Les contours de ce petit noyau sont toujours irréguliers, parfois même quadrangulaires. Le nucléole, très petit, est le plus souvent indiscernable des grains de chromatine.

Le cytoplasme présente une très légère basophilie d'ensemble, qui disparaît après action de la ribonucléase. Ce fond cytoplasmique est, suivant les cas, soit PAS négatif, soit faiblement PAS positif. Il contient trois sortes d'inclusions, toutes peu nombreuses dans les petites cellules, mais dont le nombre et la densité augmentent beaucoup en même temps que les dimensions cellulaires :

- Des inclusions sphériques (fig. 62, p. 35), atteignant 2  $\mu$ , apparaissent sur les coupes après fixation au tétroxyde d'osmium (Champy, Hirschler G) et coloration au Noir Soudan B ; elles ne se colorent pas par l'osmium ni par l'hématoxyline ferrique. On les observe aussi après fixation au formol neutre et coloration au Noir Soudan sur les tissus examinés *in toto*, mais avec ce fixateur ainsi qu'avec le Helly, elles sont dissoutes au cours de l'inclusion. Leur forte soudanophilie et leur insolubilisation par le tétroxyde d'osmium indiquent qu'il s'agit de lipides.

- Des inclusions d'un deuxième type, plus nombreuses que les précédentes, remplissent la majeure partie du cytoplasme des grands thésocytes ; elles mesurent en moyenne 2  $\mu$  de diamètre, mais certaines peuvent atteindre 5  $\mu$  de diamètre et sont alors isolées du reste du cytoplasme par une mince zone hyaline (fig. 60, p. 35). Elles sont d'abord faiblement acidophiles et PAS positives

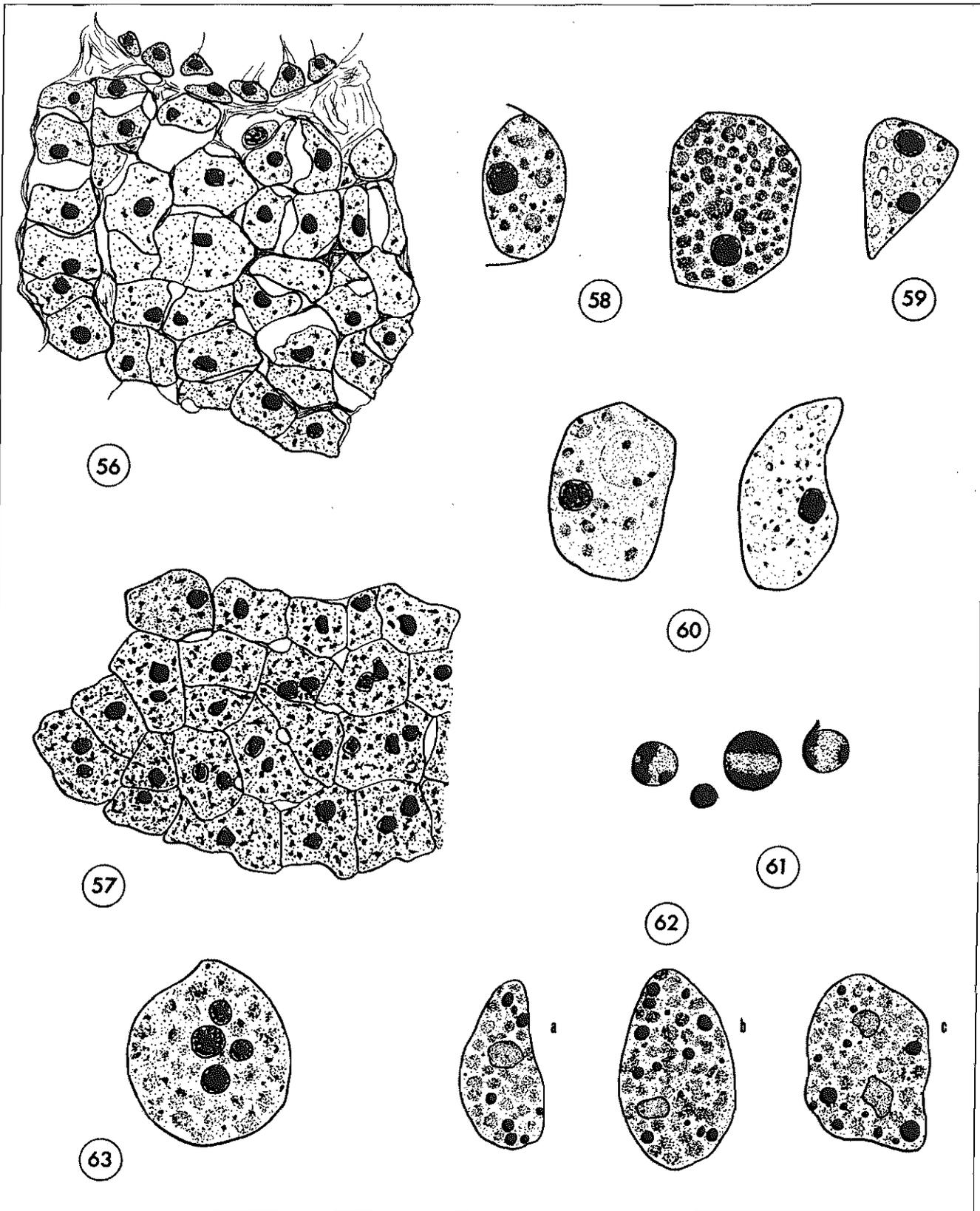


Fig. 56 : Attache d'un cordon sur une corbeille, x 1000 (Bouin, trichrome). - Fig. 57 : Cordon, zone à cellules serrées, x 1000 (Bouin, trichrome). Fig. 58 : Thésocytes, x 2000 (Bouin, PAS, bleu de toluidine). - Fig. 59 : Thésocyte, x 2000 (Helly, bleu de toluidine). - Fig. 60 : Idem, (Helly, Feulgen, vert lumière). - Fig. 61 : Inclusions et granulations des thésocytes, x 4000 (Bouin, PAS, bleu de toluidine). - Fig. 62 : Thésocytes, x 2000 (Hirschler G, noir Soudan B) ; a : début de cordon ; b et c : extrémité de cordon. - Fig. 63 : Thésocyte plurinucléé, x 2000 (formol, hém. ferr.).

dans les petits thésocytes, mais leur colorabilité s'accroît au cours de l'évolution de la cellule, et leur réaction au PAS devient finalement très forte ; elles sont négatives au bleu Alcian et se colorent orthochromatiquement par le bleu de toluidine. L'amylase salivaire est sans effet sur leur réaction au PAS, qui est bloquée par le Dimédon : il ne s'agit donc pas de glycogène, mais de glycoprotéines neutres. Après fixation au Helly, on note, sur coupes, une légère soudanophilie à leur niveau, ce qui indique la présence d'un peu de lipides ; mais on ne peut que difficilement leur imputer leur réaction au PAS, qui apparaît après tous les fixateurs et n'est pas influencée par l'action de la pyridine à 60° pendant 24 heures (sur coupes).

- A ces inclusions PAS positives sont souvent liées des granulations de forme irrégulière, dont les affinités tinctoriales sont les mêmes que celles des noyaux. Comme les deux catégories précédentes, elles sont d'autant plus nombreuses que la cellule est plus grosse ; cependant, leur nombre diminue chez les gros thésocytes en migration. La plupart de ces granulations se trouvent à la périphérie des inclusions PAS positives, sous la forme d'un petit grain sphérique ou irrégulier, ou d'un croissant (fig. 58 à 61, p. 35 ; fig. 165 et 166, pl. II) ; certaines inclusions en portent plusieurs, souvent diamétralement opposées, parfois reliées par une petite tigelle ; d'autres en sont dépourvues ; enfin quelques granulations isolées dans le cytoplasme ne semblent pas en rapport avec les inclusions glycoprotéiques ; parmi celles-ci, certaines, sphériques, atteignent 2  $\mu$  de diamètre, alors que les dimensions moyennes sont de l'ordre du micron ; enfin, quelques unes, sphériques, montrent seulement un petit secteur PAS positif. Les aspects sont donc extrêmement variables.

La répartition de ces granulations est homogène dans la cellule. Quelques unes sont situées près du noyau, mais leur densité n'est pas sensiblement supérieure à son voisinage ; bien que certaines apparaissent accolées à la membrane nucléaire, on ne peut affirmer qu'elles en proviennent.

Ces granulations sont fortement basophiles, et l'hématoxyline ferrique les colore avec beaucoup d'intensité. Elles sont positives au Feulgen (négatives sur les préparations témoins) ; la réaction est plus faible après fixation à l'alcool acétique et au tétr oxyde d'osmium, alors qu'après le Bouin et le Helly, elle est comparable en intensité à celle des noyaux. La ribonucléase ne supprime pas leur basophilie, mais elles prennent alors une teinte moins violacée avec le bleu de toluidine ; l'enzyme a d'ailleurs le même effet sur la coloration des noyaux. Par contre, la basophilie disparaît après action de l'acide trichloracétique à 90° C (test de Schneider).

La réaction de Feulgen est actuellement considérée comme très spécifique de l'ADN. Le test de Schneider jouit également d'une bonne spécificité pour l'ADN et l'ARN (LISON, 1960), et ce dernier ne semble pas exister en quantité appréciable dans les granulations. On peut en conclure qu'il s'agit presque certainement d'ADN. Cependant quelques réserves doivent être faites, car si l'analyse biochimique des acides nucléiques d'Eponges donne des résultats normaux dans le cas général (BERGMANN, WATKINS et STEMPIEN, 1957), des nucléosides anormaux ont été isolés chez *Cryptotcthya crypta* (spongothymidine, spongouridine et spongosine) (BERGMANN et FEENEY, 1950 et 1951) ; cette Eponge montre par ailleurs une teneur anormalement faible en ARN (BERGMANN, WATKINS et STEMPIEN, 1957 ; NIGRELLI et STEMPIEN, 1963). Bien que cette donnée ne permette pas d'avoir une confiance absolue dans la spécificité de la réaction de Feulgen chez les Eponges, il est très vraisemblable qu'il s'agisse d'ADN. L'intensité plus ou moins forte de la coloration de ces granulations par le Feulgen suivant les fixateurs employés indique probablement une différence entre l'ADN cytoplasmique et l'ADN nucléaire ; d'autre part, il doit se produire une dégradation de cet ADN au cours de l'évolution de la cellule, car on observe une modification de la colorabilité : les inclusions PAS positives seront libérées par les thésocytes et ingérées par les choanocytes (cf. p. 38) ; à ce stade là, les inclusions possèdent parfois un granule sidérophile, qui n'est plus Feulgen positif (fig. 168, pl. III).

J'ai discuté ailleurs (VACELET, sous presse) de l'interprétation que l'on pouvait donner à cette localisation de l'ADN dans les thésocytes de *Petrobiona* en tenant compte d'autres signalisations d'ADN cytoplasmique. En effet, on a signalé plusieurs fois de l'ADN cytoplasmique chez quelques animaux et végétaux ; suivant les cas, des interprétations différentes ont été données : provenance étrangère d'origine infectieuse ; réserve d'ADN ou précurseur d'ADN stocké ou synthétisé dans le cytoplasme ; ADN issu du noyau jouant un rôle métabolique dans le cytoplasme. Les granulations Feulgen positives de cette Eponge ne correspondent probablement pas à la présence d'un virus : leur généralité dans les cellules des cordons de tous les individus, l'augmentation de leur nombre au cours de l'accumulation des réserves, leur disparition progressive lors des migrations, leurs dimensions relativement grandes, sont peu en faveur de cette explication, que l'on ne peut cependant pas encore écarter de façon formelle. Il ne semble pas non plus s'agir d'une réserve d'ADN ou d'un précurseur d'ADN, comme dans le cas des ovocytes, ni d'une synthèse dans le chondriome de l'ADN nucléaire, telle qu'elle se produirait chez des cellules en culture soumises à l'action d'une désoxyribonucléase acide

(CHEVREMONT et coll. , 1960). Il est plus intéressant de rapprocher le cas des thésocytes de *Petrobiona* de ceux où l'ADN signalé dans le cytoplasme aurait une intervention métabolique directe, telle qu'elle a été envisagée pour la glande salivaire d'*Helix aspersa* (LEUCHTENBERGER et SCHRADER, 1952) : dans cette glande, la quantité d'ADN nucléaire baisserait corrélativement à l'augmentation de polysaccharides cytoplasmiques, ce qui indiquerait une intervention directe de l'ADN dans le métabolisme glucidique. Une telle hypothèse serait assez séduisante dans le cas de *Petrobiona*, et on peut invoquer, en sa faveur, la liaison des granulations avec les inclusions PAS positives (peut-être due, d'ailleurs, à la fixation), leur augmentation simultanée, et la disparition progressive de l'ADN cytoplasmique lors de la migration des cellules (stade où la synthèse de la glycoprotéine est probablement terminée). La nature de cette intervention éventuelle ne peut pas être précisée avec les techniques utilisées.

## 2 - Description histologique

L'aspect histologique des cordons est assez variable suivant les individus, et dans un même spécimen, on observe aussi des différences suivant les zones de l'Eponge et le niveau du cordon examiné. Ces variations correspondent soit à un tassement progressif des thésocytes dans lesquels les réserves s'accumulent, soit à une mobilisation des thésocytes riches en réserves sous l'effet de certaines conditions physiologiques.

Dans le cas le plus couramment rencontré durant la belle saison, chez des individus fixés aussitôt après la récolte, les petites cellules pauvres en réserves sont situées au début des cordons et on observe l'augmentation progressive de leur taille et de leurs réserves cytoplasmiques au fur et à mesure que le cordon s'enfonce dans le canalicule. Les cellules sont groupées par deux ou trois dans des capsules polygonales de mésoglée (fig. 56 et 57, p. 35) ; cette dernière, écrasée, forme des parois minces, mais très denses, dans lesquelles les fibrilles ne sont plus visibles ; cette densité entraîne une colorabilité beaucoup plus forte que dans les autres régions de l'Eponge. Au début du cordon, les cellules, de contours arrondis, laissent une lacune au centre de la capsule qui les enveloppe (fig. 56). Puis, dans la profondeur, leur agrandissement produit un écrasement du tissu ; les cellules s'appliquent étroitement aux parois de la capsule, tandis que la lacune centrale se réduit ; enfin, les cellules d'une même capsule entrent en contact, et les limites de leur cytoplasme deviennent floues ; le tissu prend alors un aspect de syncytium, délimités en polygones par les minces travées mésogléennes (fig. 57, p. 35 ; fig. 166, pl. II). On observe parfois quelques noyaux de forme allongée, qui correspondent peut-être à des divisions nucléaires par étranglement ; il est possible qu'un tel processus contribue aussi à la formation de cet aspect syncytial, bien que dans une mesure beaucoup plus faible (le nombre de noyaux par capsule n'étant pas beaucoup plus grand, en moyenne, dans les parties de cordons syncytiales) ; il doit être responsable de la formation de quelques cellules de taille normale, mais plurinucléées (fig. 63, p. 35).

Cet aspect semble correspondre à des cordons en cours de formation, les petits thésocytes représentant les cellules nouvelles. L'origine de ces nouveaux thésocytes n'est pas élucidée de façon très claire ; il est probable qu'il s'agit de choanocytes progressivement isolés dans les canalicules par suite de la croissance du squelette principal, et qui entraîneraient avec eux un peu de mésoglée du fond de leur corbeille vibratile, avec quelques microdiactines. Parfois des corbeilles entières sont isolées : certains individus montrent en effet, dans la partie proximale de quelques uns de leurs cordons, des cavités bordées de cellules plus ou moins dégénérantes encore faiblement positives au PAS ; la destinée de ces corbeilles n'est pas connue, mais il ne semble pas qu'il s'agisse là du processus normal de formation des cordons, car au-dessus d'elles, se trouvent déjà quelques petits thésocytes bien plus typiques et groupés par deux ou trois dans des capsules. Etant donné l'extrême pauvreté du mésenchyme chez *Petrobiona*, il semble douteux qu'une catégorie cellulaire autre que les choanocytes puisse donner naissance aux cordons. Les petits amoebocytes éosinophiles, que l'on rencontre parfois dans des cordons, à n'importe quel niveau, ne se transforment jamais en thésocytes, mais jouent peut-être un rôle de trophocytes, en venant dégénérer à leur contact.

Au cours de la gemmulation de *Suberites domuncula* (Olivier), les thésocytes seraient "des amoebocytes quelconques qui se transformeraient sur place, lorsqu'ils occupent une certaine localisation dans l'Eponge" (HERLANT-MEEWIS, 1948) ; ici les thésocytes ne dériveraient pas des amoebocytes, mais des choanocytes ; ceci serait assez vraisemblable, étant donné le rôle primordial que jouent les choanocytes chez les Eponges Calcaires.

La plus grande abondance et la longueur généralement supérieure des cordons de la partie apicale, zone de croissance plus active, montrent que leur formation résulte plus d'un isolement passif que d'un mouvement actif de cellules migrant dans les canalicules.

Assez fréquemment, et en toutes saisons, des cordons présentent dès leur point de départ

l'aspect syncytial normalement localisé en profondeur (fig. 164, pl. II) ; cependant, la réaction du PAS est généralement plus forte en profondeur. Il doit probablement s'agir de zones où la croissance est moins rapide, et où les cellules enfermées dans le canalicule ont eu le temps d'accumuler quelques réserves avant l'arrivée de nouvelles cellules.

Quelques cordons montrent, parfois, dans leur partie superficielle, des cellules ayant la même disposition que dans les cas précédents, mais étroites et aplaties contre la mésoglée, et très peu PAS positives ; en profondeur, l'aspect de ces cordons est normal. Ces images, peu fréquentes, correspondent peut-être aux tout premiers stades de la transformation en thésocytes, ou à un processus de dégénérescence.

Dans certaines conditions physiologiques, plus ou moins faciles à préciser, les thésocytes des parties syncytiales des cordons reprennent leur individualité et se transforment en grosses cellules arrondies. Le phénomène peut aboutir dans certains cas à une véritable mobilisation des thésocytes qui se répandent alors dans le choanosome.

A la fin du printemps, en été et en automne, la transformation, toujours limitée, consiste en une simple réindividualisation des thésocytes, qui se produit soit au début du cordon, soit sur l'ensemble de sa longueur, parfois sur une portion quelconque encadrée par deux zones syncytiales. Tout en restant dans leur capsule mésogléenne à parois étroites et denses, les cellules reprennent une forme ovale, en laissant de nouveau une lacune au centre de la capsule (fig. 165, pl. II).

En hiver, le phénomène peut s'accroître de façon considérable. Les cordons subissent un très fort relâchement près de leur point d'attache ; la lamelle de mésoglée qui séparait les groupes de cellules plus ou moins individualisées, se relâche, et on distingue à nouveau les fibrilles fortement PAS positives dans un fond plus faiblement coloré (fig. 64, p. 39 ; fig. 167, pl. III) ; les thésocytes, bien individualisés, de forme ovale et poussant souvent des pseudopodes effilés, migrent dans cette mésoglée sans que l'on puisse encore reconnaître les groupes cellulaires de chaque capsule. Les cellules se déplacent ainsi vers les corbeilles, puis dans l'ensemble des tissus, jusque dans l'épiderme. Le cordon se vide ainsi progressivement de ses cellules, et on observe souvent l'aspect représenté fig. 64 : une zone en contact avec la corbeille où quelques thésocytes se déplacent dans une mésoglée très relâchée, une zone où les thésocytes arrondis et individualisés sont encore groupés dans les capsules mésogléennes, passant progressivement à une zone syncytiale écrasée. Contrairement à ce qui s'observe durant la belle saison, la réaction du PAS ne présente aucun gradient depuis le début du cordon jusqu'à son extrémité. La mobilisation des thésocytes peut se produire jusqu'au vidage complet des cordons, et, à la fin de l'hiver, on trouve quelques amas de mésoglée lacunaires et anhistes, à côté de cordons, toujours plus nombreux, qui ne se sont qu'incomplètement vidés et qui ont repris leur aspect normal.

Les thésocytes en migration ne se distinguent guère des cellules restées en place ; ils poussent quelques pseudopodes (fig. 65, p. 39) et le nombre des granules Feulgen positifs du cytoplasme diminue ; le fond cytoplasmique apparaît généralement plus hyalin, et les très grosses inclusions PAS positives (jusqu'à  $5 \mu$ ) que l'on observe parfois dans les cellules en place, n'existent plus. A la sortie des cordons, leurs dimensions peuvent atteindre  $25 \mu$  ; il y a ensuite une légère diminution, probablement apparente et due à l'émission de pseudopodes. Ces gros thésocytes, facilement repérables dans les tissus par leur grande taille, et surtout par leur réaction PAS positive très forte et leurs granulations cytoplasmiques basophiles, se placent sous la ligne des choanocytes (fig. 66, p. 39 ; fig. 168, pl. III) ; quelques uns ont été observés entre les choanocytes eux-mêmes (fig. 67 et 70, p. 39), et certains d'entre eux montrent une rupture de la membrane cytoplasmique, permettant une libération des inclusions PAS positives dans la lumière des corbeilles, où elles sont captées par des choanocytes (fig. 67 et 69, p. 39). Ces images sont rares, mais quelques unes d'entre elles sont très nettes ; j'ai pu voir, en particulier, à plusieurs reprises, un globule PAS positif accolé à un choanocyte, juste à la base de la collerette (fig. 69). POURBAIX (1933) a montré que c'était par cette zone que se fait l'absorption de la nourriture : les réserves libérées par les thésocytes se comporteraient donc comme un aliment étranger. Malgré leur netteté, ces images sont trop exceptionnelles pour que l'on puisse conclure avec certitude à une telle absorption ; mais cette interprétation est clairement confirmée par la présence en abondance dans les choanocytes, surtout dans la partie basale, mais parfois au-dessus ou à côté du noyau, d'inclusions PAS positives de mêmes dimensions moyennes que celles des thésocytes (fig. 66, 68 et 69, p. 39 ; fig. 167, pl. III) ; ces inclusions intrachœanocytaires PAS positives n'apparaissent que chez les individus où se produisent les migrations ; chez les exemplaires où les migrations sont localisées à une zone particulière, seuls les choanocytes de cette zone en montrent de nombreuses. Ces inclusions, qui sont conservées par tous les fixateurs, résistent à l'extraction, sur coupes, par la pyridine à  $60^{\circ}\text{C}$  pendant 24 h ; il ne peut donc pas y avoir confusion avec les sphérules basales osmiophiles des choanocytes, probablement lipidiques. Le nombre de ces inclusions dans chaque choanocyte dépasse rarement 5 ou 6 ; les granules

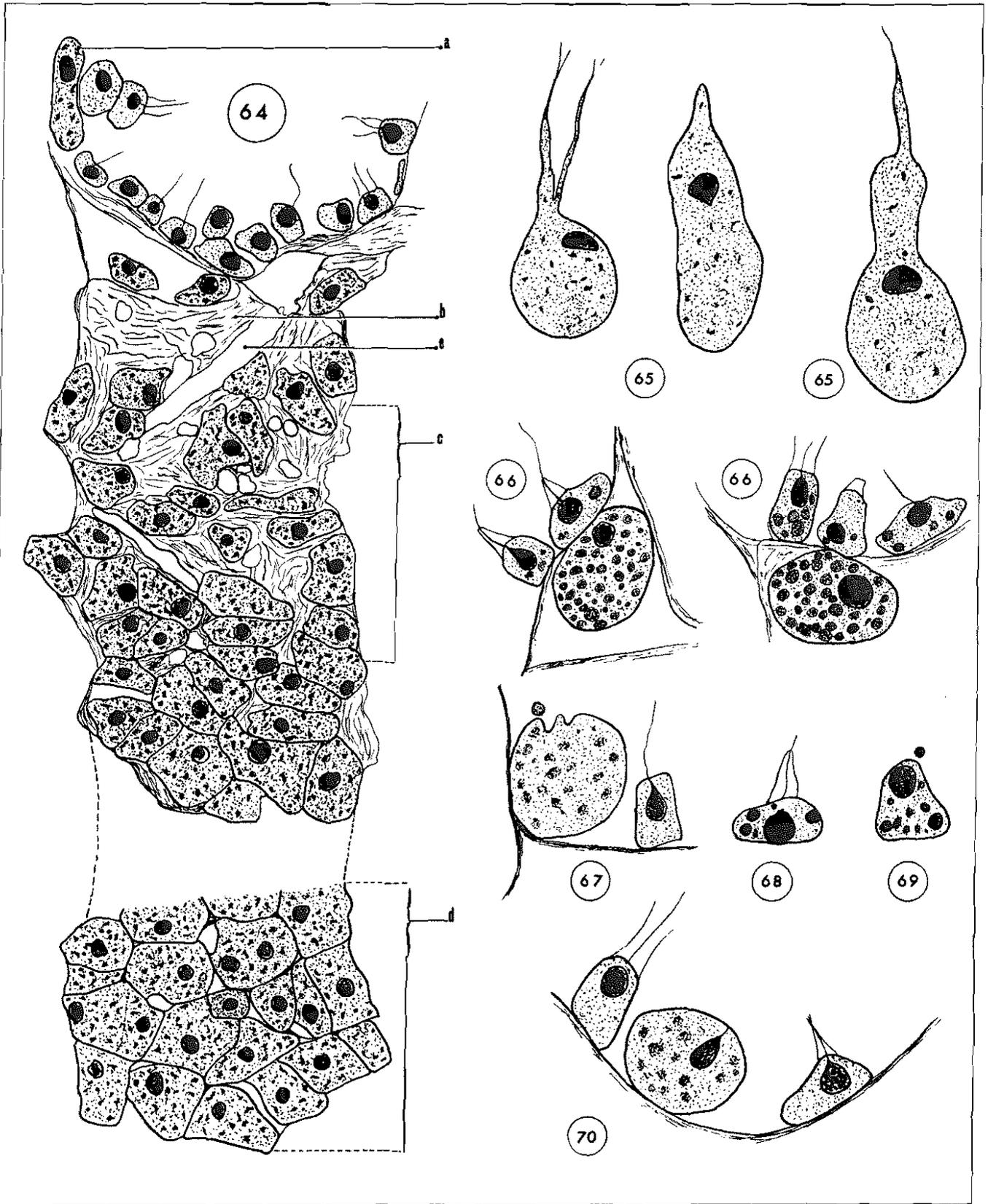


Fig. 64 : Cordon au cours des migrations cellulaires, x 1000 (Bouin, trichrome) ; a : thésocyte en migration dans le choanosome ; b : zone de départ des thésocytes ; c : zone à thésocytes arrondis ; d : zone à thésocytes serrés ; e : lacune laissée par un microdiactine.  
 - Fig. 65 : Thésocytes en migration, x 2000 (Bouin, hém. ferr., dilacération). - Fig. 66 : Thésocytes en migration sous des choanocytes, x 2000 (Bouin, PAS, bleu de toluidine). - Fig. 67 : Thésocyte en désagrégation dans la ligne des choanocytes ? x 2000 (Bouin, hém. ferr.). - Fig. 68 et 69 : Choanocytes à inclusions PAS positives, x 2000 (Bouin, PAS, hém. de Groat). - Fig. 70 : Intermédiaire thésocyte-choanocyte ? x 2000 (Bouin, hém. ferr.)

qui étaient liés aux inclusions PAS positives dans les thésocytes, n'apparaissent plus avec le Feulgen et les colorants basiques, mais sont parfois encore colorables par l'hématoxyline ferrique. Dans les choanocytes, les inclusions ont souvent une zone superficielle plus fortement colorable, et parfois sont assez diffuses, ce qui traduit probablement une digestion.

Cette destinée des thésocytes doit être la plus courante. Mais une autre voie peut probablement être suivie ; en effet, on rencontre assez souvent des thésocytes migrateurs de dimensions inférieures à la normale (10-15  $\mu$ ), cependant riches en réserves et fortement PAS positifs ; il est probable que ces cellules proviennent des grands thésocytes qui se diviseraient (d'ailleurs, quelques rares mitoses ont été observées chez des thésocytes juste au moment de la sortie du canalicule) ; d'autre part, on note parfois la présence, dans la ligne des choanocytes, de cellules de dimensions intermédiaires entre les thésocytes normaux et les choanocytes ; enfin, j'ai observé une fois (fig. 70, p. 39) une cellule de 12  $\mu$ , donc plus grande que les choanocytes entre lesquels elle était placée, PAS positive, dont le noyau était pourvu d'un petit rhizoblaste. Tout ceci donne l'impression qu'une transformation directe des thésocytes en choanocytes doit être possible ; mais elle est certainement moins fréquente et moins générale que leur désagrégation. Cette transformation n'aurait d'ailleurs rien d'extraordinaire étant donné la ressemblance des cellules des cordons avec les cellules totipotentes des gemmules et réduites des Eponges Siliceuses. A ce sujet, il n'est pas impossible que les cordons puisse jouer parfois un rôle de tissu de résistance, capable de régénérer l'Eponge entière après mort des tissus superficiels ; la démonstration n'a pas pu en être faite, mais deux faits plaident en faveur d'un tel phénomène : d'une part, la résistance supérieure des cordons qui, chez des individus gardés en aquarium pendant un temps suffisamment long, ont toujours une survie nettement plus longue que celle du reste des tissus ; d'autre part, la présence chez certains spécimens d'une strie d'accroissement dans le squelette principal, indiquant probablement qu'il a eu une régénération après mort des tissus superficiels (cf. p. 14).

Le déterminisme de cette mobilisation des thésocytes était très intéressant à envisager, mais malheureusement la méthode expérimentale était d'application assez difficile. Quelques observations montrent néanmoins que le relâchement des cellules et leur réindividualisation sont les préludes aux phénomènes de migration ; ces derniers ne se réalisent que dans certaines conditions.

Le relâchement non suivi de migration apparaît parfois chez certains cordons d'individus récoltés et fixés dans les mêmes conditions que les spécimens à cordons tous syncytiaux dans les parties riches en réserves, et les raisons physiologiques de cette modification ne sont, alors, pas connues. Mais ce phénomène est surtout le fait d'individus ayant souffert : on trouve des cordons relâchés chez des *Petrobiona* possédant des choanocytes en sablier, qui apparaissent sous l'effet d'un séjour en eau chaude non renouvelée (cf. p. 21) ; expérimentalement, un séjour de 1 h dans de l'eau de mer à 25 ou 26°C produit régulièrement un fort relâchement des thésocytes ; la même constatation a été faite après séjour en aquarium, mais dans ce cas la modification se produit aussi en des saisons où l'échauffement de l'eau des aquariums était faible, et la température ou une mauvaise oxygénation de l'eau ne sont alors pas nettement en cause ; il semble donc s'agir d'une réponse, plus générale que celle des choanocytes en sablier, à un milieu défavorable.

Dans les conditions naturelles, ce relâchement ne se poursuit par la mobilisation des thésocytes que durant la période hivernale. Le phénomène est d'ailleurs assez irrégulier, et il est rare qu'il soit généralisé à tous les individus d'une même récolte : par exemple, 2 individus sur 2 le 30/1/1958, mais seulement 3 sur 17 le 15/1/1962 ; d'autre part, il est bien souvent limité à une zone de l'Eponge ; aussi les résultats obtenus sur le petit nombre d'individus dont j'ai pu disposer demandent à être vérifiés. La mobilisation n'a jamais lieu, chez les spécimens fixés immédiatement après la récolte, durant les mois d'avril (23 individus étudiés) et de mai (38 individus) ; par contre, sur 26 spécimens gardés en aquarium de 2 à 24 jours en mai, 6 ont montré des thésocytes en migration ; durant le printemps, de mauvaises conditions artificielles sont donc susceptibles de déclencher le phénomène, mais ceci ne se produit plus en été ou en automne, où de nombreux individus ont pourtant été gardés en aquarium jusqu'à dégénérescence complète des tissus sans qu'il y ait mobilisation des cellules des cordons, mais un simple relâchement. Ces observations peuvent peut-être indiquer l'existence d'une sorte de diapause un peu comparable à celle des gemmules de certaines Spongillides (RASMONT, 1961), la "germination" des cordons de *Petrobiona* ne pouvant être déclenchée par un choc physique que pendant la période printanière ; mais il est plus probable que les différences saisonnières dans les conditions d'élevage, nettement plus mauvaises durant la saison chaude et entraînant alors trop rapidement une dégénérescence des tissus, en sont responsables.

### 3 - Conclusion.

Les caractères des cellules des cordons trabéculaires de *Petrobiona massiliana*, leur mobilisation pendant la mauvaise saison, et l'absorption par les choanocytes des matériaux de réserve qu'elles

libèrent, permettent d'interpréter ces cordons comme des formations de réserve. De tels faits sont, chez les Eponges Calcaires, tout à fait particuliers à cette Pharétronide. Par contre, il y a quelques analogies avec les amas cellulaires de la "silico-calcaire" *Merlia normani*, et d'autre part avec les gemmules et réducties des Eponges Siliceuses.

L'existence d'un tissu très comparable dans les cryptes de *Merlia normani*, Démosponge pourvue à la fois de spicules siliceux et d'un squelette aspiculeux calcaire (cf. p. 101), est tout particulièrement intéressante, car elle montre que l'existence des cordons est liée à celle d'un squelette principal massif, et une comparaison entre les deux Eponges, de position systématique si éloignée, est indispensable. *Merlia* n'était connue que de Madère ; je l'ai retrouvée en Méditerranée dans des grottes sous-marines (VACELET, 1961 a), mais elle est malheureusement très rare dans cette mer et deux spécimens seulement ont pu être étudiés.

Les aspects morphologiques ont été étudiés en détail par KIRKPATRICK (1911 a). Ici aussi, le tissu est enfermé dans des canalicules, ou cryptes, plus courts que ceux de *Petrobiona* à cause de la forme revêtante de l'Eponge ; le diamètre de ces cavités n'est pas uniforme, car il y a des rétrécissements annulaires, percés en leur centre d'un étroit orifice ; le tissu se présente ainsi sous la forme d'un chapelet, ou de "cylindres moniliformes". Les cellules, de 8 à 15  $\mu$ , lâches au début, mais écrasées les unes contre les autres dans la profondeur, sont séparées par des lamelles de mésogée, dessinant des polygones contenant chacun une seule cellule (et non deux ou trois comme chez *Petrobiona*) ; leur cytoplasme est bourré d'inclusions qui présentent une réaction au PAS faible près du point de départ, beaucoup plus forte dans la profondeur ; les individus méditerranéens dont j'ai pu disposer, peu développés, ne possédaient qu'un seul cylindre, peu PAS positif ; mais chez des exemplaires de KIRKPATRICK conservés au British Museum, les amas cellulaires formaient plusieurs cylindres successifs, et ceux des dernières chambres étaient très fortement PAS positifs. Il y a donc ici aussi une accumulation progressive de réserves. La substance de réserve est toujours PAS positive après action de l'amylase salivaire ; sa réaction est bloquée par le Dimédon : il ne s'agit donc pas de glycogène. Le noyau de ces cellules est très petit (1,5 à 1,7  $\mu$ ) et peu visible. Aucun des individus étudiés n'a subi une fixation permettant une bonne réaction de Feulgen, et il n'est pas possible de préciser s'il y a aussi de l'ADN cytoplasmique dans ces cellules. Ces éléments ressemblent beaucoup aux thésocytes totipotents des gemmules de Démosponges.

Bien que KIRKPATRICK ait récolté des *Merlia* en hiver, il n'a pas signalé de migrations de ces thésocytes, et je n'en ai pas vu sur ses propres coupes ou sur les miennes. La destinée de ces cellules n'est donc pas connue, mais les analogies avec les cordons de *Petrobiona* montrent qu'elles doivent avoir un rôle similaire.

La présence simultanée d'un squelette aspiculeux et d'amas de cellules à réserves chez *Petrobiona* et *Merlia* montre une liaison entre ces deux formations. La première hypothèse de KIRKPATRICK, attribuant aux amas cellulaires un rôle dans la sécrétion du calcaire aspiculeux, ne peut pas être soutenue, ainsi que je l'ai montré p. 33. Je crois plutôt que le squelette aspiculeux offre, par ses cavités, une possibilité d'isolement pour certaines cellules, qui subiront alors cette évolution particulière. Ceci n'est pas sans analogies avec la formation des gemmules des Démosponges : ces gemmules se forment souvent au contact du support, et d'abord par une accumulation cellulaire dans des cavités de ce dernier (HERLANT-MEEWIS, 1948) ; ce n'est qu'après que se constitue une coque protectrice qui réalise un isolement plus complet. Chez *Petrobiona* et chez *Merlia*, la particularité principale est, au fond, le fait que l'Eponge sécrète elle-même un substrat caverneux qui permettra de telles accumulations de cellules. *Astrosclera willeyana* et *Murrayona phanolepis* ne présentent pas de phénomènes de cette sorte malgré leur squelette aspiculeux, probablement parce que ce squelette, beaucoup plus lacuneux, ne permet pas un isolement suffisant.

Le rôle de l'isolement cellulaire dans la différenciation et l'accumulation de réserves chez les Eponges mérite d'être pris en considération. POURBAIX (1935) et LEVEAUX (1939) attribuent un rôle à l'asphyxie dans le déclenchement de la gemmulation des *Spongillidae*, asphyxie due à une désorganisation du choanosome à la base de l'Eponge, et qui inhiberait les réactions d'assimilation en faveur de la formation de substances de réserves ; d'après ANNANDALE (1915), la gemmulation des Clones serait induite par l'isolement partiel de portions d'Eponges dans les galeries qu'elles creusent ; d'après cet auteur, il ne saurait y avoir d'influence saisonnière dans le cas de certaines espèces qui forment des gemmules à de grandes profondeurs, dans des conditions de milieu stables ; TOPSENT (1900, p. 67) avait déjà nié une influence saisonnière dans la gemmulation des Clones. RASMONT (1961) conteste lui aussi un déterminisme exogène dans le déclenchement de la gemmulation et pense que, chez les *Spongillidae*, la gemmulation est déterminée par un déséquilibre entre le nombre des archéocytes et celui des autres catégories cellulaires, théorie qui s'appuie sur des expériences précises ; chez ces Eponges, les phénomènes sont beaucoup plus complexes que la for-

mation des cordons de *Petrobiona* et de *Merlia*, et il est difficile de les comparer ; mais le point intéressant est que l'accumulation des réserves cellulaires semble être, dans tous les cas, sous la dépendance d'un isolement préalable, de détermination et de réalisation plus ou moins simples.

## CHAPITRE III

### REPRODUCTION

#### I - INTRODUCTION

Les Eponges Calcaires sont certainement les Spongiaires les mieux connus au point de vue ovogénèse et développement ; ceux-ci ont été particulièrement bien étudiés chez *Sycon raphanus* Schmidt et *Grantia compressa* (Fabricius). Les principaux travaux sur ce sujet ont été résumés par DUBOSCQ et TUZET (1937) qui ont étendu ces recherches à d'autres espèces : *Leucandra* diverses, *Sycon elegans* (Bow.), *Leucosolenia botryoides* (Ellis et Solander), *Clathrina coriacea* (Montagu). SARA (1955 b), COLUSSI (1958) et LUTFY (1957 a et b) ont, depuis, apporté quelques précisions sur le développement de *Sycon raphanus*, *Grantia compressa* et *Clathrina coriacea*.

Ces quelques espèces, bien connues, mises à part, nous ne disposons que d'observations fortuites et très incomplètes pour l'ensemble des autres Eponges Calcaires ; la plus grande lacune réside dans la sous-classe des Calcinées, à larves parenchymella, où seule la reproduction du genre *Clathrina* est connue.

Chez les Pharétronides actuelles, nous ne connaissons qu'un seul stade du développement de *Minchinella lamellosa* Kirkpatrick, chez qui a été décrite sommairement et d'après des individus mal fixés, une larve de type parenchymella (KIRKPATRICK, 1908).

Cette bonne connaissance de l'ovogénèse et du développement des Eponges Calcaires, du moins de certaines espèces, rend très frappante l'ignorance à peu près absolue dans laquelle nous sommes de leur spermatogénèse. Alors que chez les Démosponges nous connaissons la spermatogénèse de la plupart des ordres, chez les Calcaires, la seule observation valable est celle de GATENBY (1920 a), qui a décrit, chez un seul individu de *Grantia*, des spermatozytes et des spermatozydes flagellés ; bon nombre d'auteurs (HAECKEL, 1871 ; SCHULZE, 1875 ; POLEJAEFF, 1882 et 1883 ; DENDY, 1915) ont décrit des stades de la formation des spermatozoïdes, mais GATENBY (1920 a et b, 1927) a montré qu'il ne s'agissait pas de spermatogénèse, mais de parasites unicellulaires, rejetant ainsi toutes les descriptions de "morula spermatozytiques" antérieures. Chez la Pharétronide *Minchinella lamellosa*, KIRKPATRICK (1908) décrit brièvement des formations qui seraient des amas de spermatozydes, qui, par éclatement, libèreraient des spermatozoïdes à tête ovale ; j'ai revu les coupes de cet auteur au British Museum, et il ne s'agit pas de spermatogénèse, mais de sortes de cellules sphéruleuses, souvent infestées par des bactéries.

GATENBY (1927) a essayé d'expliquer cette anomalie en supposant une transformation très rapide de certains choanocytes, et croit avoir observé des stades préliminaires de cette transformation : ce seraient des choanocytes dépourvus de collerette, possédant une sphère de petits granules au-dessus du noyau, lequel est réticulé.

Chez *Petrobiona*, je n'ai pas été plus heureux que les auteurs précédents, et je n'ai eu aucune image de la spermatogénèse ; les choanocytes particuliers de GATENBY, dont on peut d'ailleurs douter qu'il s'agisse de spermatogonies, n'ont pas été observés.

## II - OVOGENESE ET DEVELOPPEMENT

### A - GENERALITES -

#### a) Période de reproduction.

Les données sur la période de reproduction des Eponges Calcaires sont très peu nombreuses et, le plus souvent, notées fortuitement au cours d'un travail histologique. Ces renseignements montrent, d'une manière générale, une période de reproduction très étalée durant toute la belle saison, avec un ou deux stades présents dans chaque individu, et synchrones chez les différents individus ; chez *Grantia compressa*, toutefois, DUBOSCQ et TUZET (1937) signalent la présence simultanée de nombreux stades chez chaque individu.

La période de reproduction de *Petrobiona massiliana* est conforme au type général.

L'apparition des premières jeunes ovogonies et des premiers jeunes ovocytes, un peu plus tardive que chez *Sycon raphanus* et *S. elegans*, ne se fait, à Marseille, qu'en avril ou en mai suivant les années ; ces différences annuelles doivent être imputables à la température de l'eau. Cette première apparition est souvent beaucoup plus importante que les suivantes, mais il y a beaucoup de déchets ; en effet, les premières amphiblastules mûres, généralement observées en juillet, ne sont pas particulièrement nombreuses. L'époque de l'apparition des séries suivantes est très variable, et l'éclosion d'autres amphiblastules est étalée sur une période qui va de la fin septembre à décembre, et même parfois à janvier.

A partir du mois de juin, beaucoup d'individus possèdent deux stades différents, souvent d'inégale abondance. Mais ceci n'est pas absolument général, et on observe des différences suivant les années, suivant les localités, et suivant l'époque de l'année (en automne 1959, trois ou même quatre stades différents ont été observés chez la même Eponge).

A quelques rares exceptions près, les éléments sexuels sont remarquablement synchrones chez les individus d'une même grotte ; par exemple, 10 spécimens ont été récoltés le 15 octobre 1962 : 3 étaient stériles, 6 avaient de jeunes stomoblastules exactement au même stade, 1 seul, légèrement en retard, n'avait que les premiers stades de la segmentation. Toutefois, en automne 1959, où certains individus montraient plus de deux stades à la fois, le synchronisme n'existait que pour un seul de ces stades.

Ce synchronisme est moins net entre spécimens de grottes différentes dans la région marseillaise, et, bien que l'évolution se fasse à peu près à la même période, la concordance est moins parfaite ; mais il ne s'agit toujours que de faibles différences. D'autre part, un des deux stades présents peut être très abondant dans une grotte et avoir avorté chez les *Petrobiona* d'une autre grotte, pour des raisons peu claires d'ailleurs ; ainsi, le 2 juillet 1963, on trouve à la grotte du Figuier (cf. carte, p. 84) des ovocytes d'une soixantaine de  $\mu$  et des blastules à flagelles internes, alors que dans la grotte de la Triperie, distante de 200 m seulement et à une profondeur légèrement inférieure, il n'y a que des ovocytes un peu en retard par rapport à la grotte du Figuier ; au contraire, dans la grotte de l'Oule, c'est le stade le plus jeune qui a disparu, car le 10 juillet 1963, il n'y a que de très jeunes amphiblastules. On peut parfois mettre cette disparition de certains éléments sexuels, qui se produit seulement au cours des premiers stades de l'ovogenèse, sur le compte d'une période de froid au printemps (le printemps rigoureux de 1962 semble avoir été ressenti dans plusieurs grottes), mais il est difficile d'expliquer de cette façon des différences entre grottes voisines ; la profondeur ne semble pas avoir d'importance (par exemple, à la Triperie, les individus récoltés à 5 m ont une évolution identique à celle des individus récoltés à 15 m).

#### b) Richesse en éléments sexuels ; localisation.

La richesse en éléments sexuels et la proportion des individus stériles sont également assez variables d'une grotte à l'autre ; par exemple, les *Petrobiona* de la grotte de la Triperie, normalement fécondes en juin 1961, ont été particulièrement peu fertiles au cours de 1962 et de 1963, alors que durant ces deux années, celles des grottes de Niolon, du Congloué et du Veyron le sont davantage.

La quantité d'ovocytes d'une taille supérieure à  $20\mu$  et d'embryons est toujours très faible par rapport aux Eponges Calcaires étudiées par d'autres auteurs ; par exemple, une coupe longitudinale de  $5\mu$  d'épaisseur d'un individu particulièrement fécond, de 1 cm de haut, montre au maximum une quinzaine d'éléments sexuels. Cette pauvreté contraste remarquablement avec la richesse d'un *Sycon raphanus* par exemple, souvent littéralement bourré de produits sexuels ; on peut la rap-

procher de la grande quantité de réserves emportées par la larve, et de la longévité certainement plus élevée chez *Petrobiona*. L'étude cytologique de la reproduction n'en est évidemment pas facilitée.

Ovocytes et embryons sont généralement dispersés dans toutes les zones de l'Eponge. Lorsqu'on trouve deux stades à la fois, ils sont souvent répartis dans des zones différentes, mais ici aussi, cette règle n'est pas absolue et il y a parfois des mélanges. Chez *Sycon elegans*, DUBOSCQ et TUZET (1944) ont signalé que le stade le plus avancé était situé dans la zone de l'Eponge la plus âgée, de nouveaux stades apparaissant dans les tubes radiaux nouvellement formés ; rien de tel ne s'observe chez *Petrobiona*, et fréquemment, des amphiblastules et des ovocytes sont diamétralement opposés sur des coupes transversales, et donc situés dans des parties de même âge ; cette différence doit s'expliquer par une durée de vie plus élevée et par une croissance beaucoup plus lente. Toutefois, il arrive, chez quelques individus récoltés au printemps, que les ovogonies et les jeunes ovocytes soient localisés à la base de l'Eponge, et en un nombre si important que l'on peut douter que cette partie puisse ensuite reprendre un aspect normal, car la plupart des choanocytes sont transformés.

### c) Durée des différents stades.

La durée de l'évolution des éléments sexuels a pu être approximativement déterminée dans la région de Marseille, et ces résultats sont résumés dans le tableau suivant, basé sur des observations faites pendant plusieurs années et en diverses saisons : il ne s'agit que de valeurs moyennes, car les stades printaniers semblent avoir une évolution un peu plus lente, alors qu'elle est accélérée à la fin de l'été ; la température de l'eau a certainement un rôle prépondérant dans cette vitesse d'évolution.

L'ensemble du développement, depuis la prophase méiotique jusqu'à l'amphiblastule mûre, demande entre 75 et 85 jours.

Ovocyte en prophase méiotique  $\xrightarrow{15 \text{ j.}}$  ovocyte de  $50\mu$   $\xrightarrow{12 \text{ j.}}$  ovocyte à amas moruliforme  $\xrightarrow{15 \text{ j.}}$  ovocyte en fin de vitellogenèse  $\xrightarrow{8 \text{ j.}}$  stomoblastule à flagelles internes  $\xrightarrow{10 \text{ j.}}$  amphiblastule à 4 cellules ectodermiques  $\xrightarrow{20 \text{ j.}}$  amphiblastule mûre.

En conclusion, la reproduction de *Petrobiona* est répartie sur la majeure partie de l'année, comme cela semble être le cas chez beaucoup d'Eponges Calcaires. Toujours discrète, elle ne s'accompagne qu'exceptionnellement d'un bouleversement des tissus.

## B - LES PREMIERS STADES DE L'OVOGENESE -

### a) Les ovogonies.

L'origine des ovogonies chez les Eponges Calcaires a été assez discutée, mais DUBOSCQ et TUZET ont maintenant démontré leur provenance choanocytaire. Je n'ai pas suivi avec certitude la transformation des choanocytes en ovogonies, comme DUBOSCQ et TUZET (1944) l'ont vue chez *Sycon elegans* ; cependant, certains choanocytes qui, chez des individus où les ovogonies sont nombreuses, montrent une basophilie cytoplasmique assez accentuée, peuvent être considérés, avec assez de vraisemblance, comme des intermédiaires. Etant donné le nombre parfois très élevé d'ovogonies et la grande réduction du mésenchyme de *Petrobiona*, cette origine choanocytaire des gamètes ne fait guère de doute ; d'ailleurs, lorsque l'apparition des ovogonies se fait en grand nombre dans certaines zones, elle s'accompagne d'un bouleversement des corbeilles très significatif ; certaines corbeilles, encore réparables par leur enveloppe de mésoglée, sont entièrement transformées et ne montrent plus que des ovogonies à différents stades et de très jeunes ovocytes.

Cette évolution brutale, localisée à la base de l'Eponge, est assez exceptionnelle ; elle n'a été observée qu'au printemps. Au cours de l'évolution normale, beaucoup plus discrète, l'interprétation des divers éléments est plus difficile ; on trouve souvent, sous la ligne des choanocytes, des cellules d'une dizaine de  $\mu$ , avec un noyau nucléolé de  $5\mu$  environ au repos ou non ; certaines d'entre elles doivent représenter des cellules germinales, mais je n'ai pas réussi à les distinguer avec certitude des ovogonies et des jeunes ovocytes. Seuls seront décrits ici les stades que l'on peut interpréter sûrement d'après les résultats de DUBOSCQ et TUZET.

Au repos, les ovogonies sont des cellules (fig. 71, p. 46) de  $7,5$  à  $8,5\mu$ , à noyau de  $4,5$  à  $5,3\mu$  ; le nucléole mesure  $1\mu$  environ. Leur cytoplasme de forme assez régulière contient quelques zones faiblement basophiles.

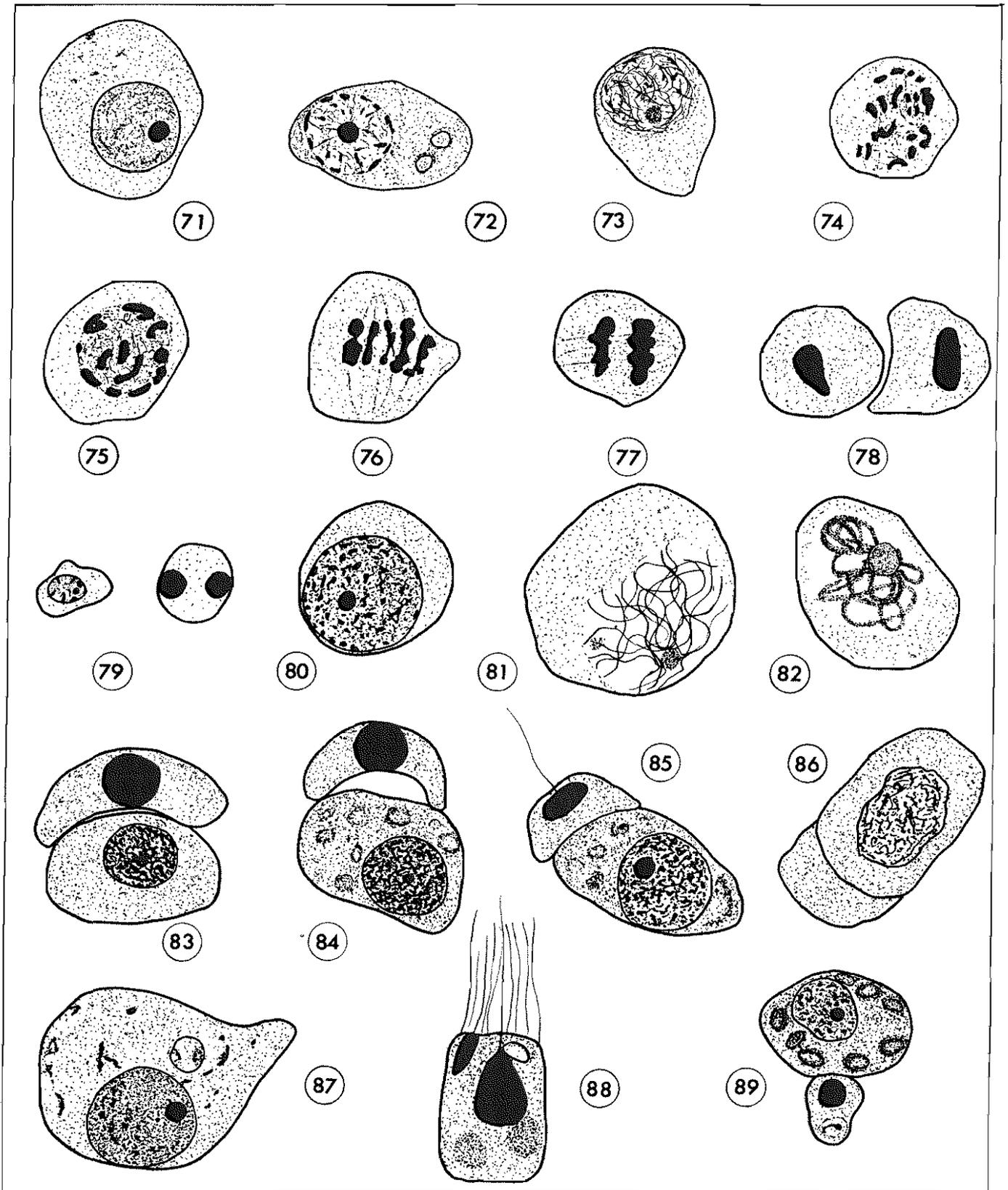


Fig. 71 : Ovogonie I dans le mésenchyme. - Fig. 72 à 75 : Prophase d'ovogonies I dans le mésenchyme. - Fig. 76 et 77 : Ovogonies I en métaphase et en anaphase dans la lumière d'une corbeille. - Fig. 78 : 2 ovogonies II dans une corbeille. - Fig. 79 : Jeunes ovocytes dans la lumière d'une corbeille. - Fig. 80 : Ovocyte revenu dans le mésenchyme. - Fig. 81 et 82 : Ovocytes en prophase méiotique. - Fig. 83, 84 et 85 : Jeunes ovocytes surmontés d'un choanocyte aplati. - Fig. 86 : Ovocyte (?) à calotte cytoplasmique. - Fig. 87 : Ovocyte après la prophase. - Fig. 88 : Choanocyte absorbant une inclusion, peut-être le spermatozoïde. - Fig. 89 : Ovocyte captant la cellule charriante ? . - x 4000, sauf fig. 89 (x 2000). 71 à 79 : formol, hém. ferr.. 80 à 87 : Boulin, hém. ferr.. 88 : Champu, hém. ferr.. 89 : Boulin, pyronine, dilacération.

Au cours de la division ovogoniale, la chromatine devient plus granuleuse, puis filamenteuse, tandis que le nucléole perd de sa colorabilité (fig.72 et 73, p. 46). Puis les chromosomes s'individualisent par coupure du filament et s'apparient. Ces chromosomes appariés, souvent en forme d'haltère et arqués, ressemblent à ceux décrits par JÖRGENSEN (1910) et par DUBOSCQ et TUZET (1937) chez *Sycon raphanus* lors de la mitose ovogoniale. Dans certains cas favorables, on peut apprécier le nombre de paires, qui, certainement supérieur à 10, se situe entre 12 et 15 ; 14 semble la valeur la plus probable. La membrane nucléaire disparaît (fig.74 et 75, p. 46) et les chromosomes se rassemblent en une plaque équatoriale, où, bien qu'épaissis et serrés, ils apparaissent néanmoins toujours groupés par paires (fig.76, p. 46). Cette ovogonie en métaphase passe entre les choanocytes et pénètre dans la lumière d'une corbeille ; alors légèrement plus petite (6 à 7,4 $\mu$ ), elle se déforme davantage et pousse souvent de courts pseudopodes. L'anaphase se produit soit entre les choanocytes, soit plus souvent au centre d'une corbeille (fig.77, p. 46). Les deux ovogonies de deuxième ordre (fig.78, p. 46) se redivisent sans doute immédiatement, et quelques métaphases observées dans des cellules voisines, de 4,5 à 5 $\mu$ , doivent correspondre à cette division.

Cette deuxième division donne les ovocytes, qui sur les coupes, apparaissent souvent groupés par quatre dans la lumière des corbeilles. Ces ovocytes sont de petites cellules (fig.79, p. 46) arrondies, de 3,5 à 4,2 $\mu$  de diamètre, à cytoplasme très peu basophile, dont le noyau de 2,1 $\mu$  montre quelques gros granules et un petit nucléole. Ils sont souvent situés très près des choanocytes, sans montrer toutefois d'appareil de fixation tel que celui qui a été observé chez *Grantia* (DUBOSCQ et TUZET, 1937). Un certain nombre d'entre eux, probablement appelés à dégénérer, sont binucléés ou présentent des malformations nucléaires, phénomène fréquent chez les jeunes ovocytes d'Eponges.

#### b) Le petit accroissement de l'ovocyte.

Le jeune ovocyte retourne dans le mésenchyme après un léger accroissement qui va se poursuivre sous la ligne des choanocytes. L'ovocyte, qui mesure environ 7 $\mu$  avec un noyau de 4 à 5 $\mu$  lors de son passage entre les choanocytes (fig.80, p. 46), atteint bientôt 9 à 10 $\mu$ .

C'est à ce moment que se situe la prophase méiotique, qui est donc, comme chez *Sycon elegans*, nettement plus précoce que chez *Sycon raphanus* ou *Grantia compressa*. Les images de cette prophase ne semblent pas offrir de particularités, mais elles sont, dans le cas général, assez difficiles à distinguer des mitoses ovogoniales ; j'ai vu cependant quelques cas indubitables de stades leptotènes, avec de longs filaments enroulés qui s'épaississent et forment des anses qui semblent attachées au nucléole (fig.81 et 82, p. 46).

Un peu avant la prophase, mais aussi parfois durant la prophase, ou un peu après, le jeune ovocyte est souvent surmonté d'un choanocyte aplati dont la base est concave, en contact avec lui soit par les deux bords de la concavité, soit par toute la surface (fig.83, 84 et 85, p. 46). Ce choanocyte, généralement dépourvu de flagelle et de collerette, joue probablement un rôle nourricier, mais je n'ai pas pu déterminer s'il était englobé ou seulement sucé. On trouve chez certains individus gardés quelques jours en aquarium, des cellules de 7 à 9 $\mu$  (fig.86, p. 46), qui montrent sur un côté une sorte de calotte cytoplasmique énigmatique ; il doit s'agir d'aspects de dégénérescence.

### C - LA CAPTURE DU SPERMATOZOÏDE ET LA CELLULE CHARRIANTE -

Le curieux mode de fécondation des Eponges est connu depuis les travaux de GATENBY (1920), confirmés par DUBOSCQ et TUZET. La pénétration du spermatozoïde dans la collerette d'un choanocyte situé au-dessus d'un jeune ovocyte, suivie de son enkystement dans cette cellule charriante, semble général chez les Eponges Calcaires et a été décrite chez quelques rares Démospouges. Ce phénomène existe certainement aussi chez *Petrobiona*, mais il n'a pas pu être observé ; la capture du spermatozoïde se produit généralement au voisinage de la prophase méiotique ou un peu après ; or mon matériel est très pauvre pour les stades succédant immédiatement à cette prophase. Quelques images ont bien été observées, mais il pourrait tout aussi bien s'agir de parasites ; le choanocyte absorbant un corpuscule représenté fig.88, p. 46 n'était pas situé au-dessus d'un ovocyte et cette image est très douteuse.

La cellule charriante sera décrite plus loin, alors qu'elle est déjà enfoncée dans l'ovocyte ; elle n'a jamais été reconnue avec certitude à l'état libre, ce qui s'explique aisément par l'insuffisance du matériel et par la brièveté de sa phase autonome, due à la précocité de la fécondation chez la Pharétronide.

J'ai observé une fois une cellule contenant une inclusion accolée à un ovocyte de  $12,5\mu$ , qui pourrait bien représenter le début de l'enkystement du spermatozoïde (fig.89, p. 46), mais cette image est elle aussi très insuffisante.

## D - LE GRAND ACCROISSEMENT DE L'OVOCYTE ET LA FECONDATION -

### a) La capture de la cellule charriante et la pseudofécondation.

Le noyau revient au repos, après la prophase méiotique, chez l'ovocyte d'une dizaine de  $\mu$  (fig.87 et 89, p. 46) ; ce noyau est assez homogène, avec cependant quelques petits grains de chromatine, et un nucléole de 1 à  $1,2\mu$  ; il mesure régulièrement  $5\mu$ . Le cytoplasme présente une basophilie de fond assez accentuée, avec des formations fibrillaires prenant encore plus fortement les colorants basiques ; cette basophilie cytoplasmique, qui disparaît très facilement sous l'action de la ribonucléase, doit être due à l'ARN et les diverses formations fibrillaires correspondent probablement à l'ergatoplasme. A ce stade, l'ovocyte n'a pas encore reçu la cellule charriante.

L'ovocyte aborde alors une phase de nutrition active, sans intervention de cellules spécialisées comme chez *Sycon* ou *Grantia*, mais avec émission de lobopodes, tandis qu'il reçoit la cellule charriante et le spermatozoïde. Mon matériel est très pauvre pour ces stades là ; seuls quatre exemplaires (dont un seul était bien fécond) m'ont montré le passage de l'ovocyte d'une dizaine de  $\mu$  à l'ovocyte de  $35\mu$ .

Des ovocytes de  $15$  à  $20\mu$  ont été vus chez deux individus. Ils montrent déjà un grand axe longitudinal, parallèle à la ligne des choanocytes sous laquelle ils se trouvent, et un petit axe transversal perpendiculaire. Leur noyau, de  $8$  à  $9\mu$ , contient de nombreux grains de chromatine sur un réseau (fixation au Bouin) ; le nucléole, de  $3\mu$ , montre une petite vacuole. A ce stade, l'ovocyte pousse seulement quelques expansions courtes et épaisses, par lesquelles il commence à englober ou à sucer des choanocytes normaux.

Alors que chez l'un de ces exemplaires, l'ovocyte n'a pas encore reçu la cellule charriante, on distingue déjà dans les très rares ovocytes de l'autre, une cellule complètement enfoncée dans le cytoplasme au pôle de l'axe transversal ; le spermiozyste n'a pas été distingué dans cette cellule.

C'est donc lorsqu'il mesure de  $15$  à  $20\mu$ , au début de l'émission de pseudopodes, que l'ovocyte reçoit une cellule particulière ; les stades suivants vont montrer qu'il s'agit bien de la cellule charriante, qui est par conséquent reçue très précocement.

Des ovocytes un peu plus développés ont été observés chez deux autres exemplaires.

Chez le premier, fixé au Bouin, les ovocytes, relativement nombreux, mesurent aux environs de  $25\mu$  (fig.90 à 94, p. 49) ; en pleine période de nutrition active, ils émettent, par la face opposée au point de pénétration de la cellule charriante, donc par la région végétative, des lobopodes longs de plus de  $20\mu$ , qu'ils appliquent sur des choanocytes non modifiés d'une corbeille voisine ; ces choanocytes doivent être sucés et, peut-être, englobés ; des rétrécissements s'observent par endroits sur ces expansions, qui sont prolongées par de très fins filaments (fig.90 et 91, p. 49). Cette émission ne correspond pas à un déplacement, comme chez *Sycon raphanus* où l'ovocyte doit aller dans l'atrium chercher sa cellule nourricière ; ici, l'ovocyte se nourrit, puis sera nourri sur place, et les pseudopodes n'ont qu'une fonction trophique, comme chez *Sycon elegans*. Remarquons que les choanocytes sucés sont ceux qui se trouvent au voisinage de la face végétative de l'ovocyte ; ceux de la corbeille tangente à la face animale ne sont pas touchés. Le noyau mesure de  $10$  à  $12\mu$ , sa chromatine forme des granules bien individualisés fixés sur un réseau, surtout aux nœuds de ce dernier ; le nucléole, de  $3,5$  à  $4\mu$ , est souvent de forme irrégulière ; il semble parfois y avoir des extrusions nucléolaires (fig.92, p. 49), phénomène qui a été observé au début de nombreuses ovogénèses, mais que l'on a beaucoup discuté ; l'expulsion complète du nucléole hors du noyau, dont je n'ai eu qu'une seule image, est douteuse, et il s'agit probablement d'un artéfact indiquant cependant une consistance différente du nucléole à ce stade ; cependant, on observe fréquemment le nucléole accolé à la membrane nucléaire, parfois même en partie expulsé et déformé au passage de la membrane, ce qui montre une activité particulière à ce moment. Une forte émission chromidiale se produit alors, et le cytoplasme se remplit de petites inclusions sidérophiles.

La face de l'ovocyte qui n'émet pas de lobopodes s'incurve très fortement en son milieu, qui coïncide avec le pôle de l'axe transversal, c'est-à-dire le pôle animal d'où dérivera finalement l'ectoderme larvaire (cf. p. 76) ; elle forme en ce point une dépression profonde et à bords très nets qui atteint presque le noyau ; dans cette dépression se trouve logée une petite cellule ( $7$  à  $8\mu$  de

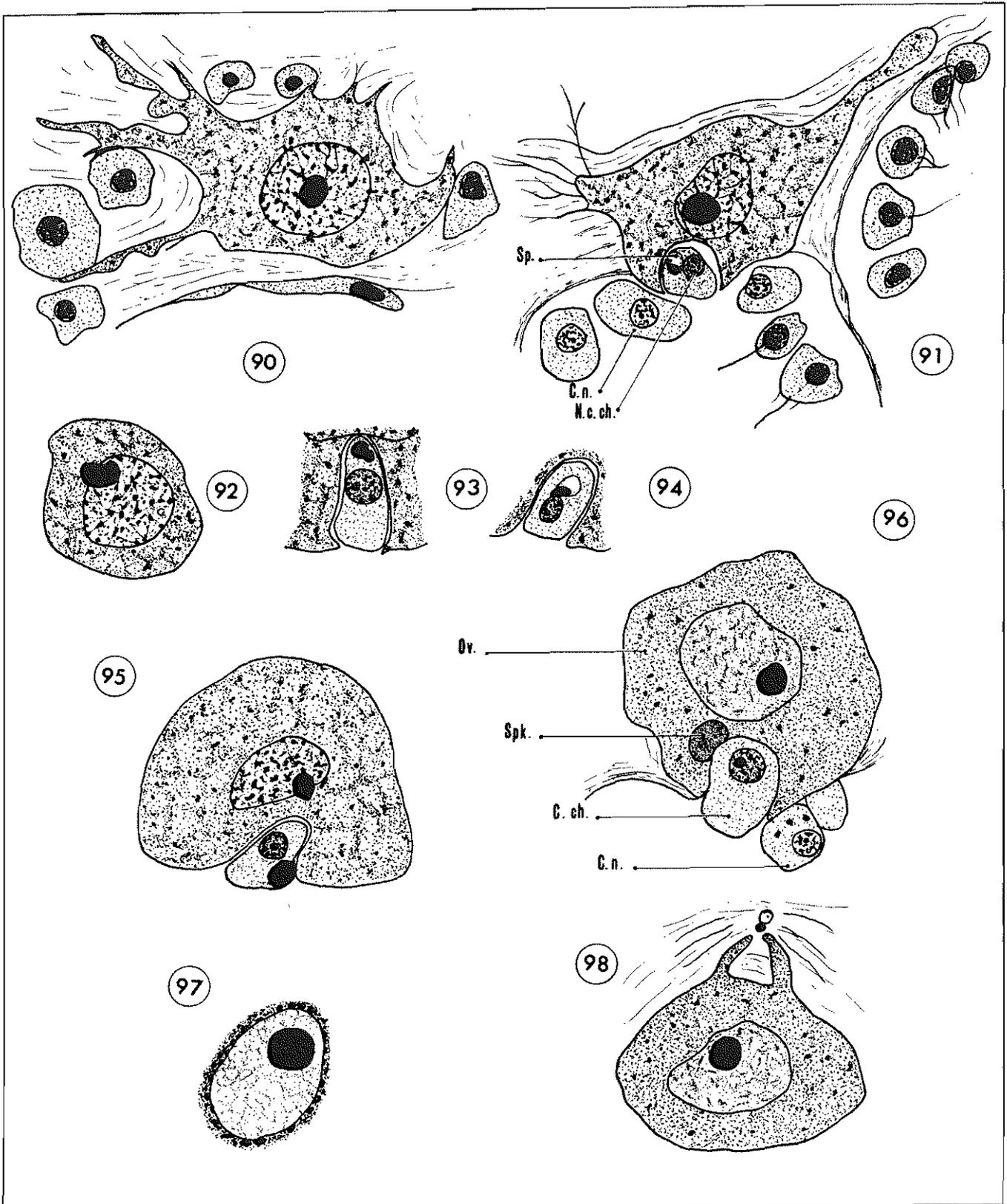


Fig. 90 : Ovocyte en phase de nutrition active, vu par le pôle végétatif. - Fig. 91 : *Idem*, avec la cellule charriante. - Fig. 92 : *Idem*, expulsion partielle du nucléole. - Fig. 93 et 94 : Détail de la cellule charriante enfoncée dans l'ovocyte. - Fig. 95 : Ovocyte avec cellule charriante contenant le spermatozoïde enkysté. - Fig. 96 : Transmission du spermiokyste à l'ovocyte. - Fig. 97 : Noyau de l'ovocyte (même stade que 96). - Fig. 98 : Ovocyte au même stade que 96, captant une inclusion énigmatique. - x 1500, sauf 93 et 94, x 2000. 90 à 95 : Bouth, hém. ferr. 96 et 98 : Helly, hém. ferr. 97 : Champy, hém. ferr. - Ov. : ovocyte ; Sp. : spermatozoïde ; Spk. : spermiokyste ; C. ch. : cellule charriante ; N. c. ch. : Noyau de la cellule charriante ; C. n. : cellules nourricières.

long en moyenne), entièrement enfoncée dans le cytoplasme de l'ovocyte, comme chez *Leucandra gossei* (Bow.) (DUBOSCQ et TUZET, 1942) ; parfois même, les bords de la dépression se referment légèrement (fig. 93), mais cette cellule ne sera pas englobée, à la différence de ce que DUBOSCQ et TUZET (1942) ont signalé chez *Leucandra nivea* (Grant) ; au contraire, elle ressortira par la suite. Le noyau de cette cellule mesure régulièrement  $3\mu$ , et sa chromatine est rassemblée en petits granules se détachant sur un fond sombre ; le nucléole est petit, mais bien net et constant. Son cytoplasme ne montre ni amas de pigments comme chez *Sycon raphanus* et *Grantia compressa*, ni sphères comme chez *Sycon elegans* ; on y distingue parfois le spermiokyste, et je figure (fig. 91, 93 et 94) les trois images les plus nettes que j'ai pu en obtenir. A vrai dire, si tous les ovocytes ont cette cellule enfoncée dans leur cytoplasme, on ne distingue pas le spermiokyste dans beaucoup d'entre elles, même en suivant cette cellule sur plusieurs coupes successives ; il s'agit pourtant sans conteste de la cellule charriante. Quand le spermiokyste est visible, il a une structure tout à fait normale ; il est toujours formé de deux parties distinctes et on y distingue soit deux granules de taille inégale accolés (fig. 93), soit un granule de  $1,5\mu$  à côté d'une vacuole portant un petit granule périphérique (fig. 91 et 94) ; ce dernier aspect ressemble à celui de la spermie encore nue de *Sycon elegans*. Chez cette espèce, le spermatozoïde s'entoure rapidement d'une coque sidérophile (DUBOSCQ et TUZET, 1944) ; il est possible que ce soit une coque semblable, qui sera d'ailleurs fortement développée plus tard, qui cache la spermie sans être elle-même colorable, ce qui expliquerait peut-être la rareté des images. Ce kyste est toujours situé entre le noyau de la cellule charriante et le fond de la dépression, ce qui est conforme au cas général. Le point de rentrée de la cellule charriante dans l'ovocyte est très constant. Les deux ou trois choanocytes qui se trouvent au contact de l'ovocyte près de ce point de rentrée montrent déjà les premiers signes d'une transformation en cellules nourricières, transformation qui va ensuite s'étendre à l'ensemble de la corbeille dont ils font partie ; ils ont perdu leur flagelle et légèrement grossi ( $10$  à  $14\mu$ ), ainsi que leur noyau, qui, plus clair que celui des choanocytes normaux, atteint  $4,5\mu$  et possède un nucléole plus gros et plus net (fig. 91).

Chez le deuxième individu, fixé au Bouin lui aussi, les ovocytes (fig. 95, p. 49) sont un peu plus gros ( $30-35\mu$ ) et leur noyau, à réticulation moins nette, atteint  $12$  à  $14\mu$  ; l'émission des pseudopodes a cessé, et l'ovocyte a pris la forme qu'il gardera durant le reste de son développement : le pôle de pénétration de la cellule charriante, c'est-à-dire celui qui se trouve juste sous la ligne des choanocytes, est aplati, tandis que le pôle opposé, végétatif, est généralement renflé en dôme. La cellule charriante, toujours complètement enfoncée dans l'ovocyte, et alignée sur la face plane de ce dernier, comme chez *Leucandra gossei*, a légèrement augmenté elle aussi et mesure maintenant une douzaine de  $\mu$ , avec un noyau de  $4\mu$  et un nucléole de  $1$  à  $1,2\mu$  ; son cytoplasme est un peu vacuolisé. Le renforcement de l'ovocyte qui contient cette cellule a parfois une partie de sa membrane épaissie, ce qui doit représenter une ébauche de l'appareil de capture du spermiokyste, si bien développé chez d'autres Calcaires. Le spermatozoïde n'est plus visible, mais on trouve à sa place une inclusion de  $4\mu$  irrégulièrement sphérique, fortement colorable par l'hématoxyline ferrique, bleu verdâtre avec le bleu de toluidine ; déjà très dure, elle résiste au rasoir qui la déplace fréquemment hors de la cellule charriante, où la place qu'elle occupait est alors signalée par une vacuole. Il s'agit certainement du spermiokyste, mais la formation de la coque a lieu tardivement ici, un peu comme chez *Sycon elegans* ; chez cette dernière espèce, la spermie est d'abord nue, puis tandis que le noyau de la cellule charriante disparaît, des bâtonnets chromatiques se forment et constituent une coque autour du gamète mâle ; DUBOSCQ et TUZET (1944) doutent de l'origine nucléaire de cette coque, malgré la simultanéité de sa formation avec la disparition du noyau ; chez *Petrobiona*, la coque apparaît alors que le noyau est toujours normal, ce qui confirme cette manière de voir. Je n'ai eu aucune image de la formation de cette capsule. Enfin, la modification des choanocytes voisins de la cellule charriante se poursuit et s'étend de part et d'autre, intéressant ainsi un nombre croissant de choanocytes.

Mon matériel est un peu plus abondant pour le stade suivant, caractérisé par la transmission du spermiokyste à l'ovocyte de  $35$  à  $40\mu$  (fig. 96 et 97, p. 49) ; mis à part un léger grossissement, l'ovocyte et son noyau n'ont pas changé. Le spermiokyste a grossi jusqu'à  $5\mu$  ; toujours très dur, il n'a pas une forme bien définie et est tantôt sphérique, tantôt ovoïde ; sauf en cas de déplacement accidentel, on le trouve toujours maintenant dans l'ovocyte, généralement dans l'étroit espace compris entre le noyau et le fond de la dépression ; remarquons la précocité de sa transmission à l'ovocyte par rapport aux autres Eponges Calcaires.

La cellule charriante a grandi elle aussi ( $15\mu$ ) ; son noyau de  $6\mu$  est encore normal et pourvu d'un beau nucléole. Elle n'est plus exactement alignée sur la face plane de l'ovocyte, mais commence à faire légèrement saillie au dehors.

Chez un individu contenant de tels ovocytes, l'un d'entre eux, de même taille que les autres, mais dépourvu de cellule charriante, présente une image énigmatique, certainement anormale (fig. 98, p. 49) ; il envoie deux prolongements en forme de pinces vers un petit corpuscule, formé d'une tête chromatique accolée à une vacuole claire contenant un petit grain ; ce corpuscule, libre dans la mésogléa, ressemble assez à la spermie lorsqu'elle est contenue dans la cellule charriante ; aucune interprétation ne peut être donnée de cette curieuse figure.

On retrouve encore les futures cellules nourricières de plus en plus nombreuses autour de la cellule charriante.

Un complexe s'ébauche donc autour de l'ovocyte ; nous allons maintenant assister à la mise en place de ces divers éléments, en particulier à l'accolement des cellules nourricières sur la cellule charriante, puis à leur évolution simultanée (dégénérescence des cellules nourricières, transmission de leurs matériaux nutritifs à l'ovocyte par l'intermédiaire de la cellule charriante dont le noyau s'hypertrophie, dégénérescence finale du complexe nourricier lors de l'apparition du vitellus dans l'ovocyte). Trois stades seront distingués pour la commodité de l'exposé, mais en réalité l'évolution est très progressive.

b) La formation du complexe de l'ovocyte (fig. 99 à 109, p. 52 et p. 54).

Tout en conservant sa forme générale hémisphérique, et en restant rattaché à la capsule mésogléenne et pinacocytaire qui l'entoure sur trois côtés par de fins tractus cytoplasmiques (fig. 100, p. 52), l'ovocyte croît rapidement et atteindra  $60\mu$  à la fin de ce stade. L'émission de lobopodes et la nutrition active sont complètement arrêtées.

Le noyau passe de  $15\mu$  à  $25\mu$  environ ; sa structure, variable avec les fixateurs, est généralement une vague réticulation de filaments "moussus", parfois groupés en amas plus ou moins nets. Au Champy et à l'Hischler, sa membrane est doublée extérieurement par des plaquettes colorables par l'hématoxyline ferrique, qui lui donnent un aspect pointillé (fig. 102, p. 52) ; ces plaquettes, qui ont parfois l'aspect de petites vésicules à centre clair, sont certainement les homologues des formations appelées "tégosomes chromidiaux" par DUBOSCQ et TUZET (1944) chez l'ovocyte de *Sycon elegans*. Le nucléole atteint très tôt la taille de  $5$  à  $6\mu$  qu'il gardera longtemps, mais reste homogène.

Le cytoplasme de l'ovocyte garde le même aspect que précédemment après fixation au Bouin. Après les fixateurs osmiques, il montre un grand nombre de petites gouttelettes lipidiques soudanophiles et noircies par le tétr oxyde d'osmium, réparties surtout dans une zone périnucléaire. Il est négatif au PAS.

Le spermiokyste montre lui aussi une croissance rapide, passant de  $5\mu$  à  $13\mu$  à la fin de ce stade ; cette croissance, assez inattendue, s'accompagne, au début, d'une régularisation de la forme, qui devient tout à fait curieuse. Il s'agit d'une sphère dont le quart inférieur est tronqué ; cette partie inférieure est légèrement concave, sauf en son milieu où se trouve une éminence d'abord courte et arrondie, puis plus développée et conique (fig. 99, 100 et 102, p. 52 ; fig. 108, p. 54). Les fibrilles qui relient le spermiokyste à la cellule charriante s'attachent sur cette zone tronquée, tandis que la partie arrondie est en contact avec le noyau de l'ovocyte, souvent légèrement déprimé. En des cas exceptionnels, le spermiokyste a l'orientation inverse, avec le pôle concave tourné vers l'ovocyte ; cette orientation anormale est peut-être un artefact, les déplacements du kyste par le rasoir étant fréquents ; cependant on ne distingue pas dans ce cas la lacune qui accompagne un tel déplacement.

Cette forme est acquise alors que le spermiokyste mesure entre  $6$  et  $9\mu$ , et, le léger développement de la pointe basale mis à part, restera identique jusqu'à la fin du développement. La pointe basale n'est pas toujours visible, car suivant l'orientation du kyste, elle peut être dissimulée par les bords de la sphère qui se prolongent légèrement vers la base.

Les parois du kyste sont formées par une substance jaunâtre très dure, qui se colore assez fortement par l'hématoxyline ferrique ; négative au Feulgen et au PAS, cette substance présente une forte métachromasie négative, prenant une teinte vert émeraude avec le bleu de toluidine, à tous les pH essayés ( $3$  à  $7$ ) et même en prolongeant le temps de coloration dans une solution diluée. Ces caractères de coloration ne permettent guère de préciser sa nature ; la métachromasie négative la rapproche un peu de la spongine, mais cette dernière, inconnue chez les Eponges Calcaires, est PAS positive (GROSS, SOKAL et ROUVIE, 1956). A un fort grossissement, en contraste de phase, la surface apparaît très finement chagrinée. Sa dureté est telle que le kyste n'est pas entamé par le rasoir dans les coupes après inclusion à la paraffine.

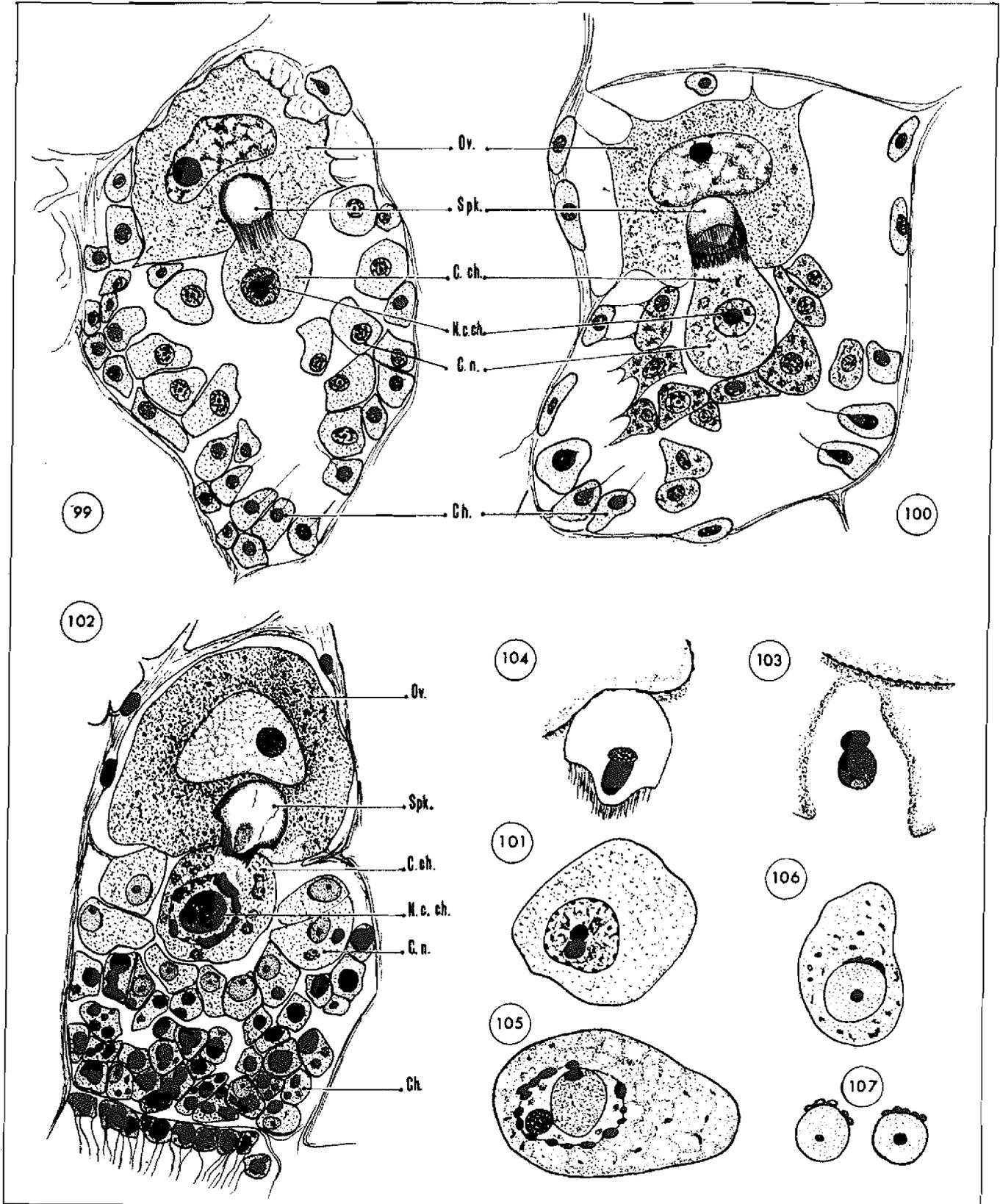


Fig. 99 : Début de la formation du complexe de l'ovocyte, x 1000 (Boutin, hém. ferr.). - Fig. 100 : Idem, migration des cellules nourricières vers la cellule charriante, x 1000 (formol, hém. ferr.). - Fig. 101 : Cellule charriante au même stade, x 2000 (Boutin, hém. ferr.). - Fig. 102 : Complexe de l'ovocyte, hypertrophie du noyau de la cellule charriante, x 1000. - Fig. 103 : Même stade que 102, spermatozoïde hors de la capsule, x 2000. - Fig. 104 : Idem, spermatozoïde visible dans la capsule, x 1500. - Fig. 105 : Idem, cellule charriante, x 1500. - Fig. 106 et 107 : Idem, cellule nourricière et détail du noyau, x 2000. - 102 à 107 : Hirschler G, hém. ferr. - Ov. : ovocyte ; Spk. : spermatokyste ; C. ch. : cellule charriante ; N. c. ch. : noyau de la cellule charriante ; C. n. : cellules nourricières ; Ch. : choanocytes.

Ce kyste est entièrement opaque, et l'on distingue seulement, parfois, une sorte de vacuole de section triangulaire. Toutefois, chez un individu fixé à l'Hirschler G, quelques kystes ont été partiellement coupés et on distingue alors plus ou moins clairement la spermie elle-même (fig. 102, 103 et 104, p. 52) ; ces images, exceptionnelles, montrent parfois la spermie logée en partie dans le prolongement conique. La structure de la spermie ne peut pas être précisée en détail : elle est nettement composée de deux parties, une petite sphère antérieure de  $2\mu$ , à laquelle est accolé un ovoïde de  $3\mu$  de plus grand diamètre, un peu moins chromatique ; ces deux parties doivent représenter respectivement la tête du spermatozoïde et son corps mitochondrial. Malgré leur petit nombre (quatre en tout), ces images rappellent suffisamment les spermatozoïdes enkystés des autres Eponges Calcaires pour que leur interprétation ne soit pas douteuse.

La cellule charriante, un peu plus grande, est maintenant presque complètement expulsée de l'ovocyte ; durant tout ce stade, sa partie extérieure va s'accroître (jusqu'à  $25\mu$ ), tandis qu'elle reste reliée à l'ovocyte et au kyste par un épais prolongement logé dans la dépression. Ce prolongement s'attache au kyste par un faisceau de fines fibrilles PAS positives.

Son noyau subit une dégénérescence très particulière ; ses dimensions augmentent régulièrement de  $6$  à  $12-15\mu$ . Au lieu du nucléole unique, on trouve d'abord, dans le noyau de  $7$  à  $8\mu$ , trois granules inégaux de  $1$  à  $3\mu$ , à côté de grains chromatiques plus petits (fig. 99, 100 et 101, p. 52) ; ces granules sont Feulgen négatifs, mais il n'est pas sûr qu'il s'agisse d'une multiplication nucléolaire. Puis les granules grossissent beaucoup, tandis que d'autres granules plus petits et irréguliers apparaissent à la périphérie du noyau et grossissent à leur tour (fig. 102 et 105, p. 52 ; fig. 108 et 109, p. 54) ; il apparaît ainsi un amas formé d'une couronne de petits corpuscules entourant deux ou trois granules centraux dont l'un, moins chromatique, peut atteindre  $8$  à  $9\mu$ . Cet amas n'a plus un aspect nucléaire, et est d'ailleurs entièrement Feulgen négatif ; son aspect est très curieux après coloration au bleu de toluidine (pH 4) : les petits granules périphériques ont une écorce violette alors que leur centre est bleu ; les plus gros granules centraux sont orthochromatiques, alors qu'un plus petit est métachromatique ; ce dernier représente peut-être l'ancien nucléole. L'interprétation de ces phénomènes ne sera tentée qu'après avoir suivi l'évolution ultérieure de ce noyau (cf. p. 74), mais on peut noter tout de suite la différence avec les autres Eponges Calcaires, chez lesquelles le noyau de la cellule charriante reste normal (sauf chez *Sycon elegans*, où il disparaît).

Le cytoplasme est d'abord assez homogène et peu basophile ; puis, il se vacuolise de plus en plus fortement (fig. 108, p. 54). A la fin de ce stade, il est PAS négatif, mais contient, après fixation osmique, un assez grand nombre de petites gouttelettes lipidiques soudanophiles, très semblables à celles du cytoplasme de l'ovocyte.

Des modifications importantes se produisent dans la corbeille à laquelle est adossé l'ovocyte ; la transformation des choanocytes en cellules nourricières, localisée au voisinage immédiat de la cellule charriante lors des stades précédents, s'étend progressivement à l'ensemble de la corbeille, et les cellules une fois transformées migrent vers la cellule charriante (fig. 99, p. 52) ; bientôt, elles l'entourent complètement sur ses trois faces libres, d'abord sur un rang (fig. 100 et 102, p. 52), puis sur deux, enfin sur plusieurs (fig. 108, p. 54), tandis que dans le premier rang les cellules commencent à s'aplatir ; il subsiste généralement un mince espace entre la cellule charriante et sa couronne de cellules nourricières.

Ces cellules, plus grandes que les choanocytes, ont un noyau clair de  $5\mu$  ; seul le nucléole, qui dépasse souvent  $1\mu$ , est très basophile. La lumière de la corbeille disparaît complètement, remplie de cellules en voie de transformation. Les choanocytes, dépourvus de cil et de collerette, grossissent tout en s'approchant de la cellule charriante, tandis que leurs sphérules basales osmio-philés se fondent peu à peu dans le cytoplasme (fig. 102, p. 52) ; simultanément leurs mitochondries deviennent plus nombreuses ; mes préparations ne m'ont pas permis de suivre l'évolution du parabasal de ces choanocytes, qui est probablement à l'origine du beau corps de Golgi vésiculeux appliqué sur la partie du noyau de la cellule nourricière en regard de la cellule charriante (fig. 102, 106 et 107, p. 52) ; sur les meilleures lames, il s'agit d'une série de petites vésicules placées côte à côte, dont l'écorce seule est bien colorable par l'hématoxyline et un peu par le noir Soudan ; cet appareil de Golgi est assez résistant, et n'a pas été détruit par la décalcification, ce qui est très exceptionnel dans les autres catégories cellulaires. Le cytoplasme des cellules transformées est négatif au PAS, à l'exception de quelques inclusions très faiblement positives, situées entre le noyau et la cellule charriante, et donc au-dessus du complexe de Golgi ; dans quelques cas, après fixation au Bouin, un mince liseré faiblement PAS positif semble souligner, à l'endroit où se trouvait le complexe de Golgi, détruit par ce fixateur, les contours des vésicules.

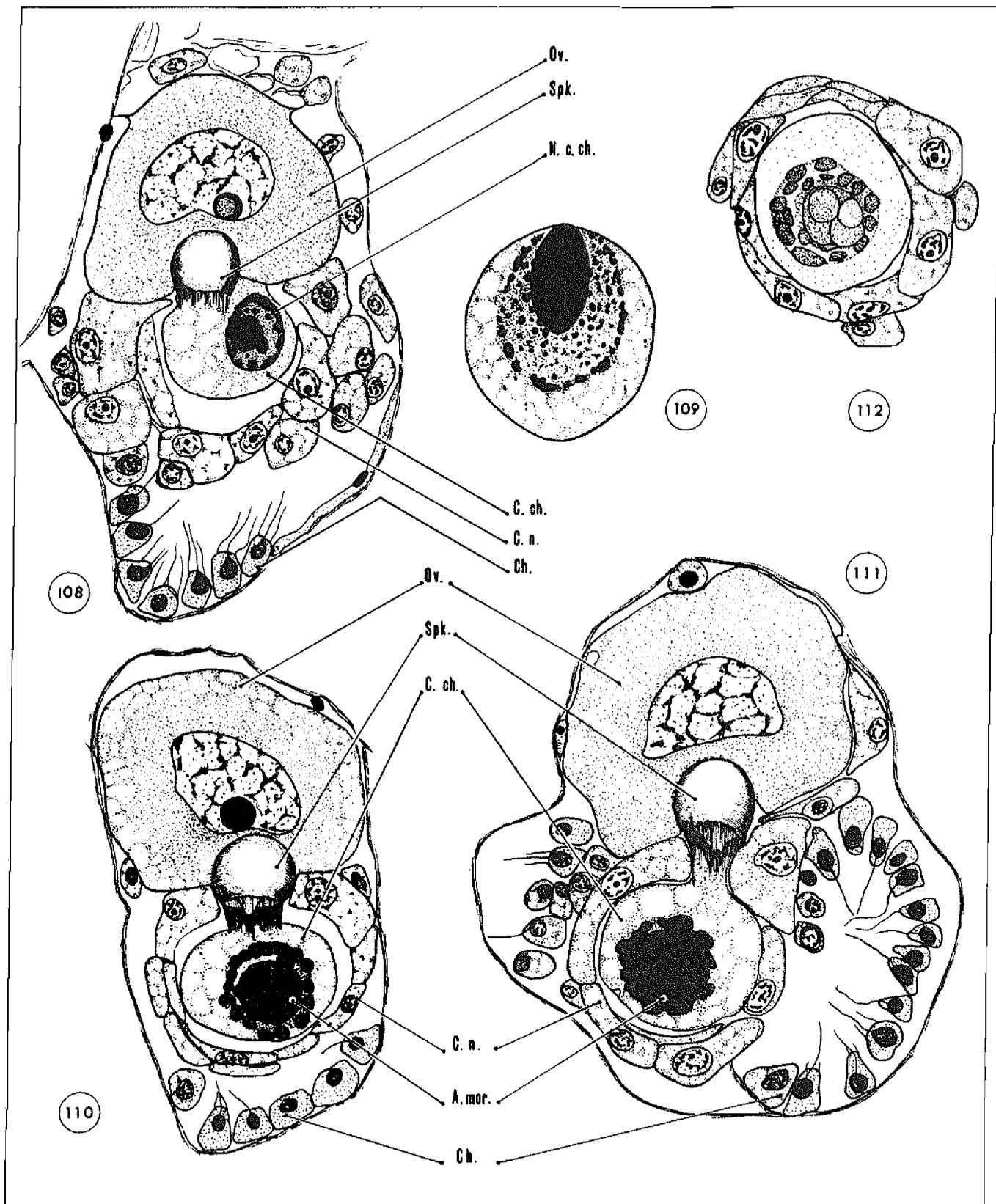


Fig. 108 : Complexe de l'ovocyte, hypertrophie du noyau de la cellule charriante. - Fig. 109 : *Idem*, détail de la cellule charriante. Fig. 110 et 111 : Ovocyte à amas moruliforme. - Fig. 112 : *Idem*, cellule charriante avec couronne de cellules nourricières. - x 1000, sauf 109, x 2000. Bouïn, hém. ferr., sauf 112, Bouïn, contraste de phase. - Ov. : ovocyte ; Spk. : spermiokyste ; C. ch. : cellule charriante ; N. c. ch. : noyau de la cellule charriante ; A. mor. : amas moruliforme ; C. n. : cellules nourricières ; Ch. : choanocytes.

c) L'ovocyte a amas moruliforme (fig.110, 111 et 112, p. 54 ; fig. 169, pl. III ).

Au cours de ce stade, qui se terminera à la disparition de la cellule charriante et à l'apparition du vitellus, l'ovocyte ne change pas beaucoup ; conservant la même forme, et sans montrer d'activité phagocytaire, il ne s'accroît plus que très lentement, et à la fin de ce stade, il ne dépasse pas 70  $\mu$ . Par contre, son noyau, dont la structure reste identique, se gonfle un peu plus nettement, passant aux environs d'une trentaine de  $\mu$ . Le nucléole garde longtemps les mêmes dimensions, 5,3 à 5,5  $\mu$ , mais perd de sa colorabilité et de son homogénéité, et présente souvent des vacuoles claires (fig.108, p. 54) ; sa basophilie est fréquemment limitée à un croissant périphérique ; peu de temps avant l'apparition du vitellus, il grandit rapidement jusqu'à 10  $\mu$ . Le cytoplasme reste PAS négatif.

Le spermikyste atteint sa taille maxima (16  $\mu$ , parfois même 18  $\mu$ ) à la fin de cette période ; ces dimensions, relativement considérables, sont très remarquables, car le plus grand des spermikystes signalés chez les autres Calcaires atteint seulement une dizaine de  $\mu$  (chez *Sycon elegans*, d'après les dessins de DUBOSCQ et TUZET, 1944) ; son aspect n'a pas beaucoup changé (fig.110 et 111, p. 54 ; fig.169, pl. III ), à l'exception du renflement de la partie tronquée, qui est devenu maintenant un véritable prolongement conique, dont la pointe est un peu pigmentée. Si l'on voit ce kyste dans le plan de section de la base, ce prolongement dépasse légèrement, et la section apparaît un peu denticulée. La partie apicale arrondie s'appuie sur le noyau de l'ovocyte, qui, déprimé assez profondément, devient réniforme. On ne distingue toujours rien dans ce kyste.

La dégénérescence de la cellule charriante s'accroît. Arrondie, mesurant maintenant entre 30 et 40  $\mu$ , elle a un cytoplasme très vacuolisé et PAS négatif. A la place du noyau se trouve un gros amas moruliforme de 20 à 25  $\mu$  de diamètre, provenant de l'accumulation et de la fusion partielle des granules qui l'ont envahi au stade précédent. Cet amas comporte une partie centrale formée de gros grains ronds inégaux (5 à 6  $\mu$  au maximum), très serrés les uns contre les autres et souvent indistincts ; autour se trouve une première couronne de granules plus petits et plus irréguliers, étroitement appliqués sur la masse centrale ; puis vient une deuxième couronne qui est souvent séparée de l'ensemble central par une mince zone claire.

La mûre tout entière est très fortement colorée par l'hématoxyline ferrique. Au bleu de toluidine, à des pH assez bas et avec des solutions à 0,1 %, la partie centrale de l'amas se colore en vert bleuâtre, à l'exception d'un granule métachromatique, qui semble assez constant et qui doit correspondre au plus petit des granules observés dans le noyau de la cellule charriante au stade précédent ; les granules de la deuxième couronne périphérique ont une écorce violacée du côté externe, verte du côté interne ; cet aspect est naturellement variable avec les conditions de la coloration, et avec des solutions plus diluées ou des pH plus élevés, l'ensemble de l'amas est métachromatique. Au Feulgen, les résultats sont peu nets ; généralement entièrement négative, la mûre a la partie centrale parfois légèrement plus rosée que sur les préparations témoins, mais la différence est très faible. PAS et noir Soudan sont négatifs.

Les cellules nourricières se sont maintenant insinuées entre l'ovocyte et la cellule charriante, qui, légèrement décollée de l'ovocyte, n'est plus reliée à lui que par le prolongement, d'ailleurs moins épais, qu'elle enfonce vers le spermikyste ; seul ce prolongement ouvre une brèche dans la couronne continue que forment les cellules nourricières autour de la cellule charriante.

Ces cellules, disposées sur plusieurs rangs (généralement trois) sont très aplaties et leurs limites sont floues. Celles du rang le plus proche de la cellule charriante, dont elles sont séparées par un mince espace, ont complètement dégénéré : très plates (2 à 3  $\mu$ ), elles ont fréquemment perdu leur noyau ; le phénomène est moins accentué pour le deuxième rang, encore moins pour le troisième, et autour enfin, on voit encore des cellules nourricières normales qui s'approchent, tandis que dans le fond de la corbeille quelques unes montrent encore des caractères choanocytaires.

A la fin de ce stade, l'ovocyte aura absorbé tous les choanocytes de la corbeille primitive, dont il ne reste rien.

d) La fin de la nutrition de l'ovocyte (fig.113 à 115, p. 56 ; fig.170, pl. III ).

L'ovocyte grossit encore très légèrement, et son plus grand diamètre atteint 75  $\mu$ , parfois 80  $\mu$ . Cette dimension est nettement supérieure à celle de l'ovocyte de *Sycon raphanus* ou des *Leucandra* (40 à 50  $\mu$  au maximum), mais se rapproche plus de celle de *Sycon elegans* (60 à 70  $\mu$  d'après les dessins de DUBOSCQ et TUZET, 1944) qui reçoit un peu plus de nourriture grâce à un complexe spécial. L'ovocyte de *Petrobiona* est néanmoins bien plus petit que celui des Eponges Calcaires Calcinées : 100  $\mu$  chez *Clathrina coriacea* (TUZET, 1947), 170 chez *C. depressa* Dendy (DENDY, 1891).

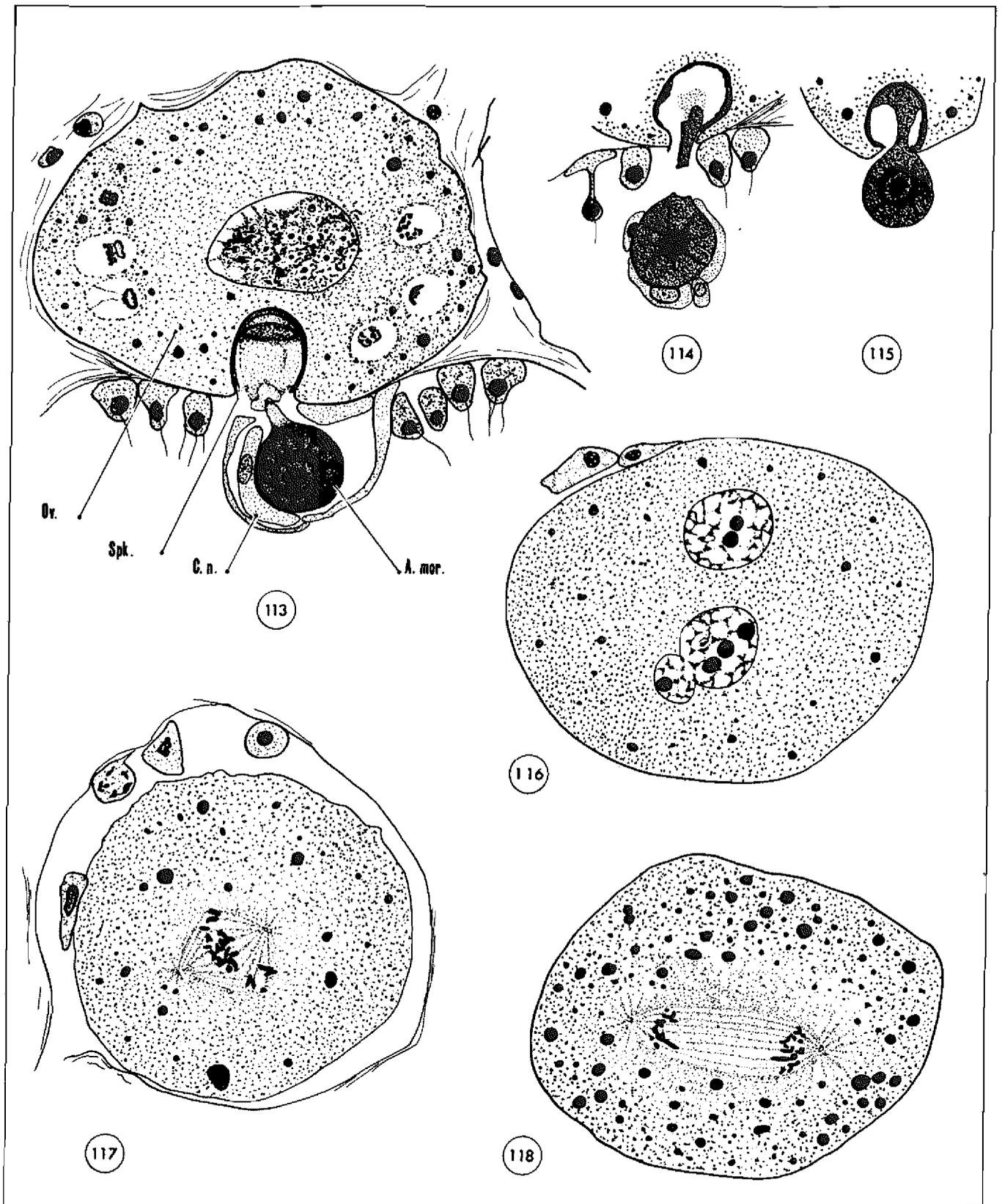


Fig. 113 : Ovocyte à la fin de la croissance. - Fig. 114 et 115 : *Idem*; kyste et amas moruliforme en dégénérescence. - Fig. 116 : Ovocyte à deux pronuclei mâle et femelle ? - Fig. 117 : Première division, métaphase (dessin combinant plusieurs coupes). - Fig. 118 : Première division, anaphase (montage *in toto*). -  $\times 1000$ . Bouin, hém. ferr., sauf 114 et 115, formol, hém. ferr. - Ov. : ovocyte ; Spk. : spermatocyte ; A. mor. : amas moruliforme ; Cn. : cellules nourricières.

Le noyau ne change pas ; son nucléole, de  $10\mu$ , devient moins basophile et encore plus vacuolisé, et finalement se fragmente.

Le cytoplasme contient quelques petits amas chromatiques réticulés isolés dans des vacuoles, qui semblent être des restes de cellules ingérées, et il est possible qu'il y ait une nouvelle période phagocytaire ; on voit d'ailleurs parfois quelques petites cellules à noyau d'aspect pycnotique, dérivées des choanocytes des corbeilles voisines, passer à travers la capsule mésogléenne qui entoure l'ovocyte ; l'ovocyte a, d'autre part, une forme moins régulière, sans qu'il s'agisse toutefois d'une véritable émission de pseudopodes comme, au même stade, chez *Sycon elegans* et *Leucosolenia botryoides*. De nombreuses inclusions de  $2$  à  $3\mu$  de diamètre, colorables par l'hématoxyline et le PAS, apparaissent alors, tandis que l'ensemble du cytoplasme se charge de fines granulations PAS positives, résistant à l'amylase salivaire, et bleu Alcian négatives ; on observe parfois, surtout après fixation au Bouin, des "images de fuite" de ce matériel PAS positif, qui se localise en croissant à un des pôles de la cellule.

La croissance du spermiokyste s'arrête aux environs de  $18\mu$ , et son enveloppe, ramollie, est enfin attaquée par le rasoir ; sa forme est moins régulière. Sur les coupes, sa paroi, toujours verte au bleu de toluidine, atteint  $1\mu$  d'épaisseur. Il s'étend depuis le noyau de l'ovocyte jusqu'à l'extérieur, où sa partie postérieure, correspondant à la partie tronquée prolongée par une pointe conique du stade précédent, est ouverte et laisse passer un filament chromatique qui le relie directement à ce qui reste de la mère de la cellule charriante. Ce filament, épais de  $2\mu$ , parfois pelotonné, s'épanouit à l'intérieur du kyste pour s'attacher à sa paroi par une zone élargie. La pointe du kyste et les fibrilles qui la rattachaient à la cellule charriante ont disparu. A l'intérieur du kyste, rien n'est Feulgen positif, et rien ne peut être clairement interprété comme une spermie.

Le cytoplasme de la cellule charriante disparaît complètement. Par contre, la mère centrale subsiste jusqu'à la fin ; elle est maintenant presque au contact de l'ovocyte. Elle se rétrécit légèrement par rapport au stade précédent ( $15-18\mu$  au lieu de  $20-25\mu$ ) et les granules qui la constituent se fusionnent davantage les uns avec les autres ; on distingue généralement un gros granule central, entouré d'une couronne de granules plus petits et peu nets ; la partie périphérique, qui a pris une importance relative plus grande, est souvent plus claire, et les granules, soudés les uns aux autres, y sont indiscernables dans la plupart des cas : il s'agit plutôt maintenant d'une épaisse écorce parcourue par quelques travées rayonnantes que d'une couronne granulaire comme au stade précédent.

Les caractères de coloration de cet amas ne se sont guère modifiés ; il est un peu plus clair avec l'hématoxyline. Au bleu de toluidine, la coloration est toujours variable, mais le granule métachromatique a disparu ; le centre est généralement bleu, alors que la périphérie est légèrement métachromatique. La ribonucléase diminue un peu la basophilie de la région périphérique, mais son action est très faible, et s'il y a de l'ARN, il y est en petite quantité. Ici aussi, le Feulgen a donné parfois des résultats très faiblement positifs. PAS et bleu Alcian sont négatifs.

Pas plus qu'aux stades précédents, ces caractères histochimiques ne permettent de préciser la nature de l'amas moruliforme, qui doit être surtout protéique. La métachromasie "négative" (ou "bathochrome"), observée dans certaines conditions surtout avant la fusion des granules, a été signalée pour les acides nucléiques très dilués (LISON, 1960), ce qui peut être rapproché de la faible action de la ribonucléase et de la réaction parfois un peu positive au Feulgen. Cette accumulation de granules contient sans doute une petite quantité d'ARN et d'ADN.

Quelques dernières cellules nourricières s'aplatissent et dégèrent au contact de cette masse. La corbeille dans laquelle s'est déroulée l'évolution du complexe a complètement disparu ; l'amas a traversé la paroi de la corbeille voisine et se trouve maintenant entre les choanocytes, normaux, de cette dernière. Je ne crois pas qu'il s'agisse de la même corbeille dont les choanocytes auraient été remplacés au fur et à mesure de leur absorption, car la corbeille nourricière est de plus en plus réduite au cours de l'évolution du complexe, et d'autre part, les choanocytes, que je n'ai pas vu migrer à partir de corbeilles normales, le feraient sans perdre leur flagelle et leur collerette, ce qui est peu vraisemblable. Cette nouvelle corbeille jouera un rôle important dans la suite du développement, en fournissant la capsule nourricière de la larve.

La suite de l'évolution doit alors être très rapide, et malgré l'étude de nombreux exemplaires fixés aux moments les plus favorables, une lacune subsiste entre ce stade et les premières mitoses de segmentation. Les deux noyaux de l'ovocyte représenté fig.116, p. 56 correspondent peut-être aux *pronuclei* mâle et femelle ; cet ovocyte a été observé chez un individu qui présentait déjà les premiers stades de la segmentation, et cette image unique est peut-être anormale. Cette lacune ne facilite pas l'interprétation des images décrites, qui sera discutée dans la partie générale.

## E - LE DEVELOPPEMENT DE L'EMBRYON -

Le développement embryonnaire va suivre le schéma classique chez les Eponges Calcaires : la segmentation fournit une stomablastule à flagelles internes ; grâce à un retournement, les flagelles passent à l'extérieur et on aboutit à une amphiblastule qui est nourrie par des choanocytes modifiés.

a) La segmentation (fig.117 et 118, p. 56 ; fig.119 à 122, p. 59).

Lors des premières divisions de segmentation, l'embryon est situé sous la corbeille dans laquelle se trouvait l'amas pycnotique des derniers stades de la nutrition de l'ovocyte ; j'ai observé une fois, dans cette corbeille, des débris peu chromatiques qui correspondent peut-être au reste de l'amas, mais cette observation est unique et peu nette, et il est possible que cette formation soit absorbée par l'ovocyte. Dès la première division, les choanocytes de la partie, légèrement aplatie, de la corbeille au contact de l'embryon, vont subir une modification d'abord faible : accroissement du noyau, allongement de la cellule, apparition de quelques inclusions cytoplasmiques ; cette transformation va s'accroître au cours du développement, et ce sont ces choanocytes modifiés qui formeront la partie de la capsule nourricière en contact avec le pôle postérieur de la larve après le retournement ; la collerette et le flagelle peuvent disparaître très tôt, dès le stade à huit blastomères, mais ils subsistent parfois plus longtemps. Les choanocytes du reste de la corbeille demeurent inchangés.

La première division a été observée deux fois, à la métaphase et à l'anaphase (fig.117 et 118, p. 56). Le fuseau, allongé et terminé par de beaux asters, est parallèle au grand axe de l'œuf, lui-même parallèle à la ligne des choanocytes modifiés sous-jacents. La deuxième division est synchronique dans les deux blastomères ; son plan de clivage est perpendiculaire au premier, mais encore perpendiculaire au grand axe de l'œuf. La division équatoriale n'a pas été clairement suivie.

Les chromosomes sont assez grands ; plusieurs sont arqués ou en haltère, d'autres en bâtonnets très courts. Leur nombre, dans les coupes les plus complètes ou après montage *in toto*, varie entre 24 et 28, le dernier chiffre apparaissant comme le plus probable. C'est donc un nombre chromosomique très voisin, sinon identique, de celui trouvé par DUBOSCQ et TUZET chez plusieurs Eponges Calcaires Hétérocoeles. Plusieurs images montrent un chromosome nettement plus grand que les autres (fig.118, p. 56 ; fig.119 à 121, p. 59), mesurant  $3,2\mu$  à la métaphase et atteignant  $5\mu$  à l'anaphase ; il est à rapprocher du grand chromosome, peut-être sexuel, observé par DUBOSCQ et TUZET (1937) au cours des premiers stades de la segmentation de *Grantia compressa*, mais ici il est bien plus long ( $5\mu$  au lieu de  $2,6\mu$ ). Les autres chromosomes sont parfois appariés, mais jamais très nettement.

Les noyaux vésiculeux, qui sont fréquents, montrent que la reconstitution des noyaux doit se faire par vésiculation des chromosomes en karyomères, mais le processus n'a pas pu être suivi en détail. Les nucléoles sont toujours en nombre inférieur à celui des paires de chromosomes, contrairement à ce que croyait JÖRGENSEN (1910) chez *Sycon raphanus*, idée mise en doute par DUBOSCQ et TUZET.

Le cytoplasme de l'œuf en segmentation et des premiers blastomères présente les mêmes caractères que celui de l'ovocyte à la fin des processus de vitellogenèse, avec de nombreuses chromidies et de fines granulations PAS positives qui sont maintenant aussi bleu Alcian positives ; on observe souvent des "images de fuite" du matériel PAS positif. Parfois, la région animale montre une vacuole claire, contenant une substance filamenteuse, qui est certainement le reliquat de la capsule du spermiokyste (fig.117, p. 56) ; j'ai représenté sur la même figure, qui combine plusieurs coupes, deux ou trois cellules en dégénérescence, dont l'une en division anormale, qui pourraient bien représenter les globules polaires, à l'un des pôles du grand axe de l'œuf en segmentation. Le reliquat de la capsule se retrouve encore dans la blastule à 4 cellules, dans la zone à destinée ectodermique ; ce marquage confirme bien la coïncidence du territoire ectodermique de l'embryon avec la zone animale de l'ovocyte.

D'autres blastomères montrent dans une zone correspondant à peu près aux pôles du grand axe de l'œuf, sur les côtés de l'embryon, une plage faiblement colorable par l'hématoxyline ferrique, qui, aux stades suivants, marquera les futures cellules en croix ; il s'agit de ce que DUBOSCQ et TUZET ont appelé "déterminant des cellules en croix", plage particulière qu'ils ont d'abord considérée comme reliquat fusorial (1937), puis (1941) comme un dérivé possible du corps de Golgi. Chez *Petrobiona*, ce déterminant, simple plage un peu plus sombre, n'est jamais formé d'olives chromatiques comme chez *Sycon* ou chez *Grantia*. Ce caractère peu différencié persistera d'ailleurs jusque dans les cellules en croix de l'amphiblastule. Il n'est pas impossible que cette différence

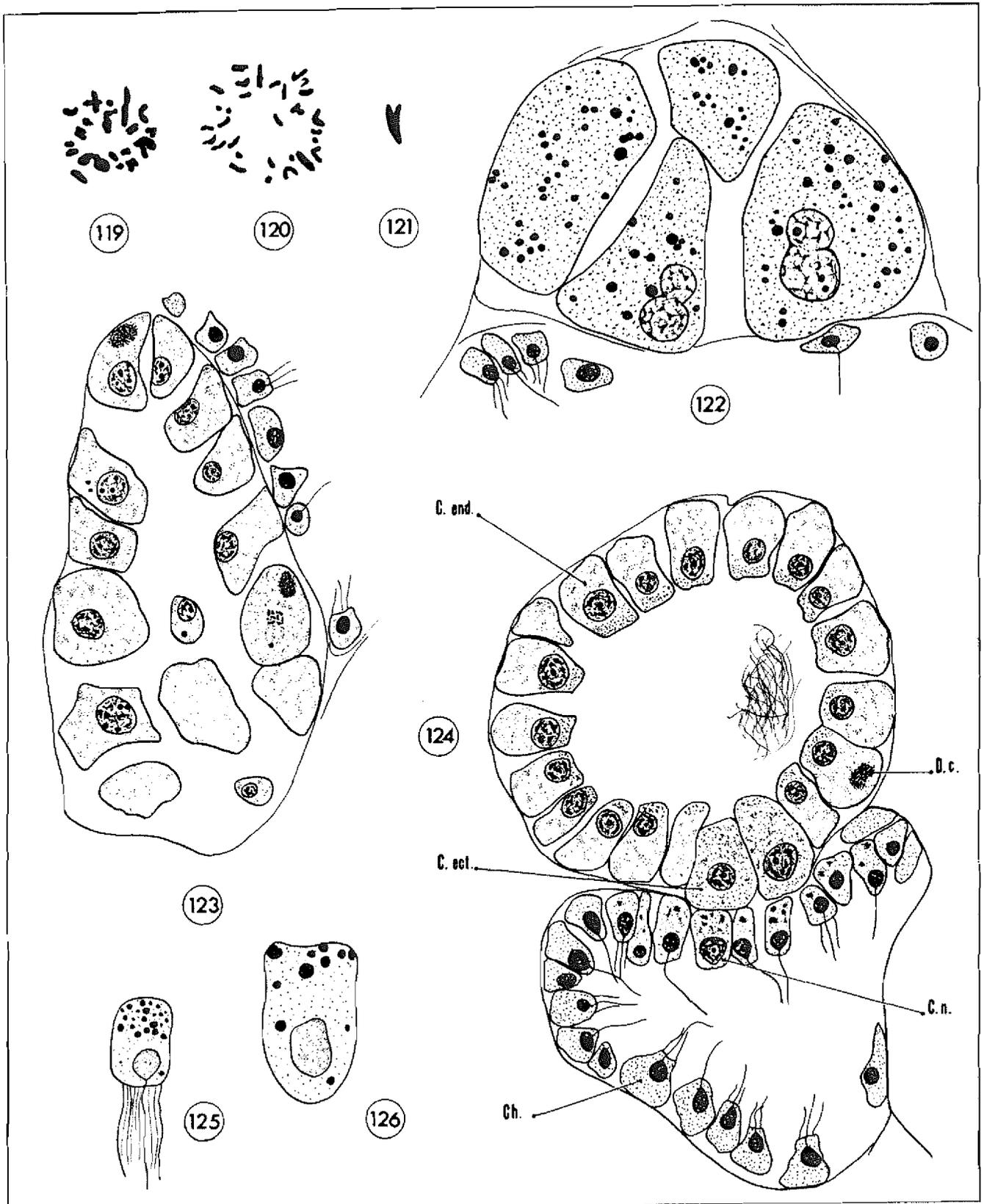


Fig. 119 et 120 : Chromosomes, plaques équatoriales dans des blastomères,  $\times 2000$  (montage *in toto*). - Fig. 121 : Chromosome en *y*,  $\times 2000$ . - Fig. 122 : Stade à quatre blastomères,  $\times 1000$ . - Fig. 123 : Jeune blastule,  $\times 1000$ . - Fig. 124 : Stomoblastule avant l'apparition des flagelles internes,  $\times 1000$ . - Fig. 125 : Choanocyte modifié au dessus de l'embryon, au noir Soudan,  $\times 2000$ . - Fig. 126 : Cellule endodermique de la stomoblastule, au noir Soudan,  $\times 2000$ . - Boutin, hém. ferr., sauf 125 et 126, Chompy, noir Soudan B. - C. end. : cellules endodermiques ; C. ect. : cellules ectodermiques ; D. c. : déterminant des cellules en croix ; C. n. : futures cellules nourricières ; Ch. : choanocytes.

soit d'origine technique : la ribonucléase diminue la basophilie déjà faible de ces déterminants, ce qui indique la présence très probable d'acide ribonucléique ; or cet acide peut être extrait par les solutions acides utilisées ici pour l'indispensable décalcification ; mais ce point, en l'absence de données sur la composition des olives chromatiques des déterminants des autres Eponges Calcaires, reste à préciser ; il serait intéressant de rechercher si ces olives ne doivent pas leur colorabilité à de l'ARN. Au PAS, cette zone, négative, tranche sur le reste du cytoplasme PAS positif.

Au stade de 4 blastomères, j'ai vu, une fois, quelques choanocytes s'insérant entre les blastomères ; une telle absorption a été observée par DUBOSCQ et TUZET et par LUTFY (1957 a) dès le stade 2, ainsi qu'à des stades plus avancés (absorption par la "bouche" de la blastule). Le phénomène est certainement exceptionnel ici.

#### b) La stomoblastule.

Mon matériel est assez complet pour l'évolution de la jeune blastule jusqu'au retournement.

##### 1/ La jeune stomoblastule (fig.123, p. 59).

Les choanocytes en contact avec la jeune stomoblastule poursuivent l'évolution amorcée dès le début de la segmentation, et ils sont maintenant bien distincts des choanocytes normaux ; flagelle et collerette sont absents ou très déformés, la cellule est très allongée, parfois même pédonculisée ; son noyau a grossi jusqu'à 4,5-5 $\mu$  et le nucléole tranche plus nettement sur un contenu clair ; le cytoplasme contient des inclusions basophiles, négatives au PAS. Après fixation au Champy, ces futures cellules nourricières montrent une augmentation des granulations soudanophiles, probablement les mitochondries, qui sont plus nombreuses et plus grosses (jusqu'à 1 $\mu$ ) que dans les choanocytes des corbeilles normales (fig.125, p. 59) ; mais alors que la déformation morphologique est limitée aux cellules en contact avec la blastule, cette accumulation de lipides se produit dans l'ensemble de la corbeille vibratile, et doit donc précéder la transformation ; ceci montre d'autre part que l'induction exercée par l'embryon sur les choanocytes voisins s'étend déjà à toute la corbeille.

La cavité de segmentation est maintenant formée, et les nombreuses divisions ont leur fuseau orienté parallèlement au bord de la blastule. L'embryon ne montre pas d'ouverture, "bouche" qui, chez *Sycon* et *Grantia* (DUBOSCQ et TUZET, 1937), livre temporairement passage à des choanocytes nourriciers ; cette bouche ne doit pas se former chez *Petrobiona* car il n'y a qu'exceptionnellement des cellules dégénérantes dans la cavité de segmentation, et dans ce cas elles doivent plutôt provenir des premiers stades de la segmentation. La forme "stomoblastule" n'est donc pas vraiment pas réalisée à ce stade ; je conserverai néanmoins le terme, car une ouverture apparaîtra, au milieu du pôle ectodermique, au cours du retournement.

Dans cette jeune blastule, les blastomères sont tous identiques, et on ne distingue pas encore les cellules endodermiques des ectodermiques ; l'embryon est néanmoins polarisé par les choanocytes modifiés, tangents au futur pôle ectodermique, et par les quatre blastomères marqués du déterminant des cellules en croix, décalés vers le pôle ectodermique.

Les caractères cytoplasmiques de ces blastomères sont restés les mêmes que lors des premières mitoses de segmentation. Les noyaux, gros et à plusieurs nucléoles, ne sont plus vésiculeux. C'est à ce stade que j'ai observé une réaction PAS positive des chromosomes au cours des divisions (cf. p. 20).

##### 2/ La différenciation des feuillets et la poussée des flagelles (fig.124 à 126, p. 59 ; fig.127 à 131, p. 61).

Les cellules ectodermiques ne deviennent discernables des endodermiques que chez la stomoblastule plus âgée chez laquelle les mitoses se sont ralenties.

Lors de leur différenciation, la stomoblastule a toujours les mêmes rapports avec la corbeille vibratile qui lui servira de capsule nourricière ; il est possible qu'il y ait déjà échange de matériaux nutritifs entre les choanocytes modifiés et le pôle ectodermique, comme cela est admis par DUBOSCQ et TUZET (1944) dans le cas de *Sycon elegans*, mais je pense plutôt que l'essentiel de la nutrition aura lieu après le retournement ; il faut néanmoins remarquer la grande ressemblance des cellules nourricières chez les deux espèces. Un peu avant le retournement, ces cellules nourricières s'aplatissent.

Au moment de la poussée des flagelles, la grande cavité centrale montre souvent, au-dessus des cellules endodermiques, quelques globules homogènes et PAS positifs (fig.127, p. 61), d'origine et de signification inconnues.

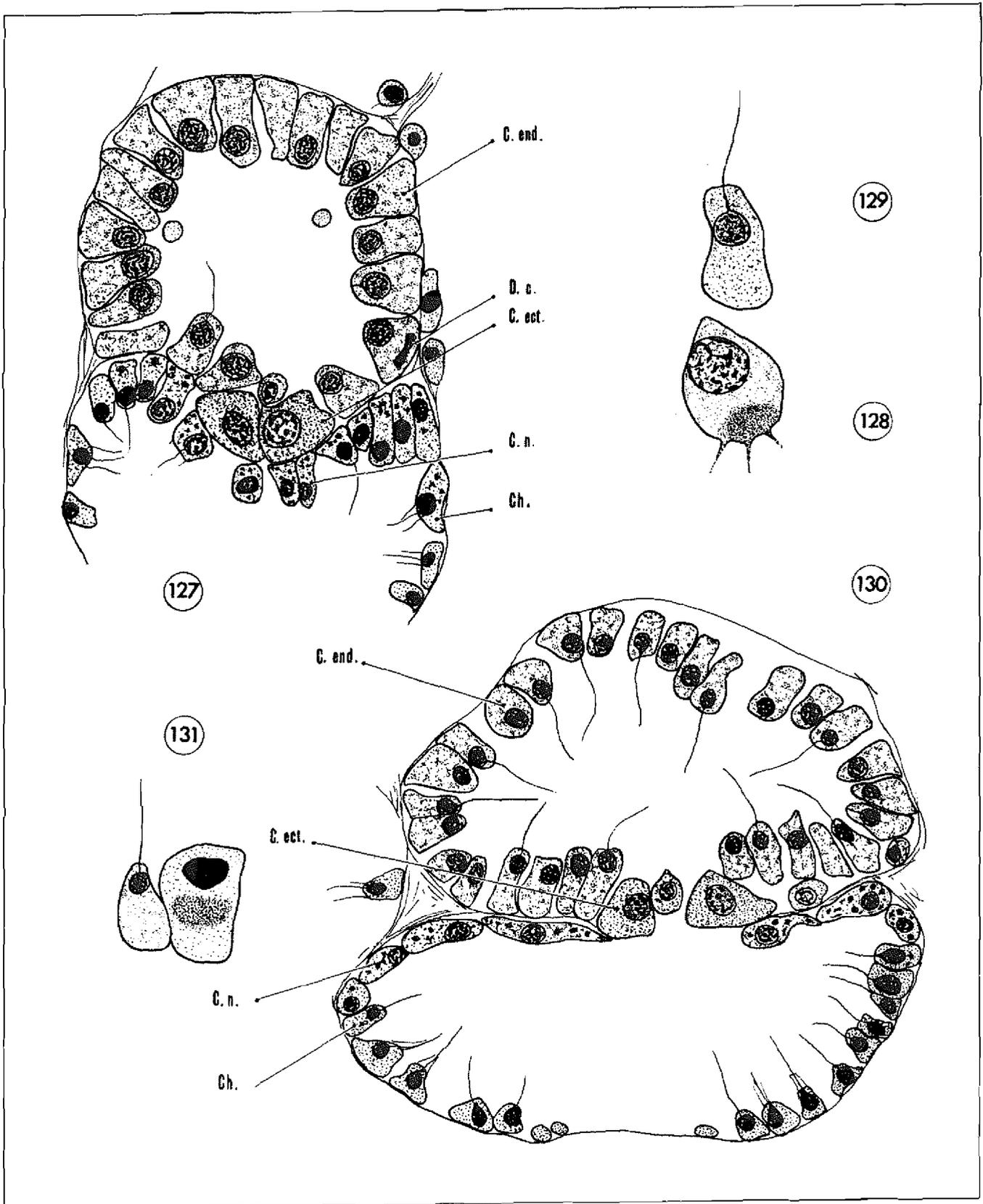


Fig. 127 : Stomoblastule au cours de la poussée des flagelles, x 1000. - Fig. 128 : Future cellule en croix, x 2000. - Fig. 129 : Cellule endodermique, x 2000. - Fig. 130 : Stomoblastule après la poussée des flagelles, x 1000. - Fig. 131 : Même stade que 130, future cellule en croix et cellule endodermique, x 2000. - Bouin, hém. ferr. C. end. : cellules endodermiques ; C. ect. : cellules ectodermiques ; D. c. : déterminant des cellules en croix ; C. n. : futures cellules nourricières ; Ch. : choanocytes.

Cette cavité de segmentation montre parfois des filaments enchevêtrés peu colorables (fig.124, p. 59) qui rappellent ceux décrits par DUBOSCQ et TUZET (1937) au centre de l'amphiblastule de *Grantia* après le retournement, ou dans la stomoblastule de *Clathrina coriacea* (TUZET, 1948) ; leur signification n'est peut-être pas la même ici, car ils ne semblent pas prolonger la base des cellules, mais sont indépendants d'elles. Ils sont inconstants et le plus souvent localisés à l'un des côtés de la cavité.

Les cellules endodermiques sont d'abord peu différentes des ectodermiques. Elles mesurent une quinzaine de  $\mu$  de haut sur une dizaine de large. Le noyau, de 6 à 7 $\mu$  de diamètre, est déjà situé à l'apex interne de la cellule ; son nucléole est de forme assez irrégulière. Leur forme est cylindrique ou conique, avec un plateau peu marqué. Leur cytoplasme contient les mêmes fines granulations PAS et bleu Alcian positives que les premiers blastomères, mais ces réserves cytoplasmiques sont un peu moins abondantes que dans les cellules ectodermiques ; après fixation au Champy, on y observe un nombre très variable de sphérules soudanophiles de 1 à 1,4 $\mu$  (fig.126, p. 59) ; certaines d'entre elles n'en contiennent que trois ou quatre, alors que dans d'autres elles sont très nombreuses et groupées sous le noyau où elles forment une sorte d'amas.

L'évolution de ces cellules se poursuit par diminution de taille, tandis que le noyau devient piriforme et pousse vers le sommet une courte tigelle terminée par un blépharoplaste. Le flagelle apparaît alors (fig.129, p. 61), d'abord dans quelques cellules seulement, puis dans toutes. Juste avant le retournement, les cellules flagellées ne mesurent plus que 9 à 11 $\mu$  de haut sur 3 à 4 de large, tandis que leur noyau ne dépasse pas 3 $\mu$ .

Les futures cellules en croix ne se distinguent d'abord des autres cellules endodermiques que par leur déterminant ; je n'ai pas pu suivre leur division, mais leur diminution de taille tout à fait parallèle à celle des cellules flagellées montrent qu'elles doivent se diviser comme ces dernières ; comme l'on en trouve que 4 au maximum, leur déterminant doit donc aller dans une seule des cellules filles. Leur position est toujours au voisinage du point de courbure de la blastule au contact de la corbeille vibratile sur laquelle s'exerce l'induction, au troisième, quatrième ou parfois cinquième rang après les cellules ectodermiques. Leur noyau est d'abord (fig.128, p. 61) identique à celui des futures cellules flagellées, mais par la suite il reste sphérique et la cellule n'acquiert ni flagelle ni blépharoplaste ; il prend parfois un aspect un peu dégénéré juste avant le retournement (fig.131, p. 61). Le déterminant, homogène et peu chromatique comme dans les premiers blastomères, forme à la base externe de la cellule, sous le noyau, une plage allongée de 5 à 6 $\mu$  de long ; cette position est fixe et non pas variable comme chez *Sycon raphanus* et *Leucosolenia botryoides* (DUBOSCQ et TUZET, 1947 ; TUZET, 1948). Le cytoplasme est PAS positif comme celui des cellules flagellées, mais le déterminant, négatif, forme une plage plus claire dans ces préparations.

Les futures cellules ectodermiques (cellules granuleuses) sont au nombre de quatre, sur une seule couche au fond de la stomoblastule, ce qui constitue une différence assez importante avec les autres Hétérocoeles, chez qui on en compte huit au début, et encore davantage après la fermeture de la bouche (DUBOSCQ et TUZET, 1937). Ces quatre cellules, qui gardent un aspect de blastomère, ne se diviseront que bien après le retournement.

La position de ces cellules granuleuses est un peu variable par rapport à la ligne des cellules endodermiques ; tantôt elles sont parfaitement alignées avec ces dernières (fig.124, p. 59) ; mais d'autres fois, elles enfoncent légèrement la ligne des choanocytes modifiés qui les surmontent, et sont alors recouvertes par les endodermiques (fig.130, p. 61) ; dans le cas représenté à la figure 127, elles ont même franchement pénétré dans la corbeille et franchi la lamelle de mésoglée qui sépare cette corbeille de la cavité où se trouve l'embryon ; les futures cellules nourricières sont alors directement en contact avec elles. Ce mouvement constitue une ébauche du retournement, mais se produit parfois bien avant ce dernier : en fait, il semble bien y avoir un mouvement de va-et-vient des cellules ectoblastiques au cours de l'évolution de la stomoblastule ; en effet, elles sont dans la ligne des endodermiques au début, puis en dehors de cette ligne au cours de la poussée des flagelles, et de nouveau en dedans un peu avant le retournement ; la position est la même chez toutes les blastules d'un même individu, qui sont au même stade.

Les dimensions et l'aspect de ces cellules restent constants au cours de l'évolution de la stomoblastule. De forme tantôt arrondie, tantôt quadrangulaire, elles mesurent entre 15 et 20 $\mu$  ; leur noyau, de 6 à 7 $\mu$ , jamais apical comme chez les endodermiques, contient de nombreux grains chromatiques et un nucléole d'environ 1 $\mu$ . Le cytoplasme présente les mêmes réactions que celui des cellules flagellées, mais la réactivité au PAS y est un peu plus accentuée.

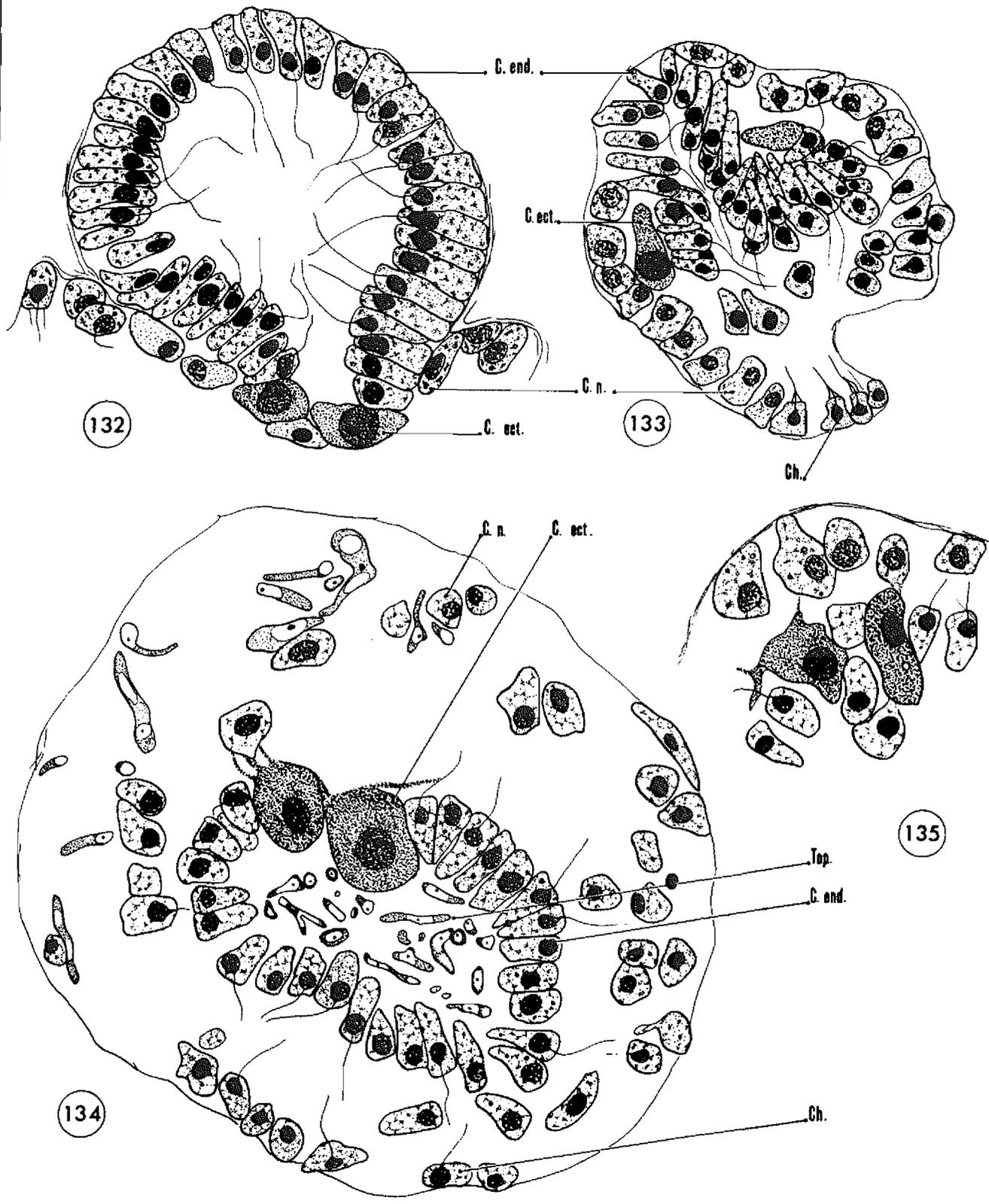


Fig. 132 : Stomoblastule prête au retournement. - Fig. 133 : Stomoblastule au cours du retournement. - Fig. 134 : Jeune amphiblastule (infestée de *Topsentella*) peu de temps après le retournement. - Fig. 135 : Pôle postérieur d'une amphiblastule un peu plus âgée, avec passage de cellules de la capsule nourricière entre les cellules ectodermiques. -  $\times 1000$ . Bouïn, hém. ferr., sauf 134 (formol, hém. ferr.)  
 C. end. : cellules endodermiques ; C. ect. : cellules ectodermiques ; C. n. : cellules nourricières ; Ch. : choanocytes ; Top. : *Topsentella*.

c) Le retournement (fig.133, p. 63).

Le retournement de la stomoblastule n'a pu être observé que chez un seul individu qui, à côté de quelques rares stomoblastules âgées, possédait deux embryons légèrement en avance sur les autres et en cours de retournement. Malheureusement leurs coupes sont assez mal orientées ; d'autre part la fixation de cet exemplaire a été assez mauvaise et les tissus sont contractés. Aussi les détails du processus demandent à être vérifiés.

L'inversion des surfaces chez *Petrobiona* a pour effet de faire passer l'embryon dans la corbeille vibratile qui surmonte le pôle postérieur ectodermique, corbeille sur laquelle l'embryon a exercé une induction dès le début de la segmentation et qui va maintenant servir de capsule nourricière. Il se produit une véritable dévagination de la stomoblastule dans cette corbeille.

Le mouvement semble se faire sous la direction des quatre cellules ectodermiques, qui pénètrent franchement maintenant dans la corbeille et qui glissent ensuite sur la partie basale des cellules endodermiques voisines ; ce déplacement est certainement actif, car on voit ces grosses cellules initiales de l'ectoderme pousser un prolongement dans la direction de leur déplacement, tandis que le noyau reste dans la partie renflée ; il semble que ces quatre cellules granuleuses ne migrent pas deux par deux de chaque côté de l'embryon, mais plutôt chacune de leur côté suivant deux plans à peu près perpendiculaires ; un tel déplacement actif des cellules granuleuses a été signalé chez *Grantia* (DUBOSCQ et TUZET, 1937), mais il semble moins net chez cette dernière que l'image que j'en ai eu ici. Les cellules flagellées donnent l'impression de suivre passivement le mouvement, et je n'ai pas vu, chez ces deux embryons, de dôme formé par les cellules flagellées du fond de la blastule (*Grantia*). La destinée des cellules en croix n'a pu être suivie durant le retournement ; c'est au voisinage de ce stade qu'elles doivent perdre leur déterminant, qui n'apparaîtra plus par la suite.

Le retournement a donc pour effet de mettre en place l'embryon par rapport à sa capsule nourricière, comme chez *Sycon raphanus* et *Grantia compressa* ; mais au lieu d'un processus d'étirement d'un amas de choanocytes émigrés près du pôle ectodermique de la larve, il y a ici dévagination totale de l'embryon dans une corbeille vibratile qui va servir à la nutrition. Il n'y a donc pas de véritable membrane placentaire. Ce phénomène explique très bien la présence de deux amphiblastules par capsule, parfois observée chez quelques individus relativement féconds : deux ovocytes se sont développés sous les choanocytes d'une même corbeille, dans laquelle les deux embryons se trouvent réunis après l'inversion ; mais l'induction exercée par les deux embryons, généralement diamétralement opposés, ne s'effectue jamais sur les mêmes choanocytes, et les deux amphiblastules se font face par leur pôle cilié.

Ce retournement avec passage entre des choanocytes est à rapprocher de celui de *Sycon elegans* (DUBOSCQ et TUZET, 1944), chez qui l'excurvation se passe dans un tube radial.

Il faut remarquer que l'origine choanocytaire de la capsule nourricière de l'embryon, découverte par DUBOSCQ et TUZET (1937), est absolument indubitable chez *Petrobiona*, dont les choanocytes se modifient en restant en place.

Enfin, je dois signaler avoir vu quelques stades anormaux, très exceptionnels : chez des exemplaires contenant des amphiblastules assez avancées, quelques embryons, apparemment du même âge, n'ont pas dû réussir à se retourner, et sont en train de dégénérer ; leurs cellules postérieures ne se sont pas multipliées (fig.144, p. 68).

d) L'amphiblastule.

1/ La jeune amphiblastule après le retournement (fig.134 et 135, p. 63).

Les stades succédant immédiatement au retournement sont également très mal représentés dans mon matériel (un seul individu, fortement infesté par des *Topsentella* et assez désorganisé).

L'embryon est entièrement entouré par sa capsule nourricière, dont les cellules ne sont transformées qu'en face des quatre éléments ectodermiques ; ce sont des cellules un peu aplaties, mesurant entre 8 et 15  $\mu$ , pourvues d'un noyau clair de 4  $\mu$  environ, à nucléole très chromatique ; le cytoplasme, peu colorable, contient quelques inclusions sidérophiles. Quelques unes d'entre elles commencent déjà à entrer en relation avec les cellules ectodermiques, et même (fig.135), à passer entre ces dernières.

Les cellules endodermiques flagellées, allongées (11-12  $\mu$ /4-5  $\mu$ ), n'ont pas encore pris leur forme définitive, plus haute et plus étroite ; leur noyau est piriforme et le flagelle bien développé. Je n'ai pu observer les cellules en croix à ce stade.

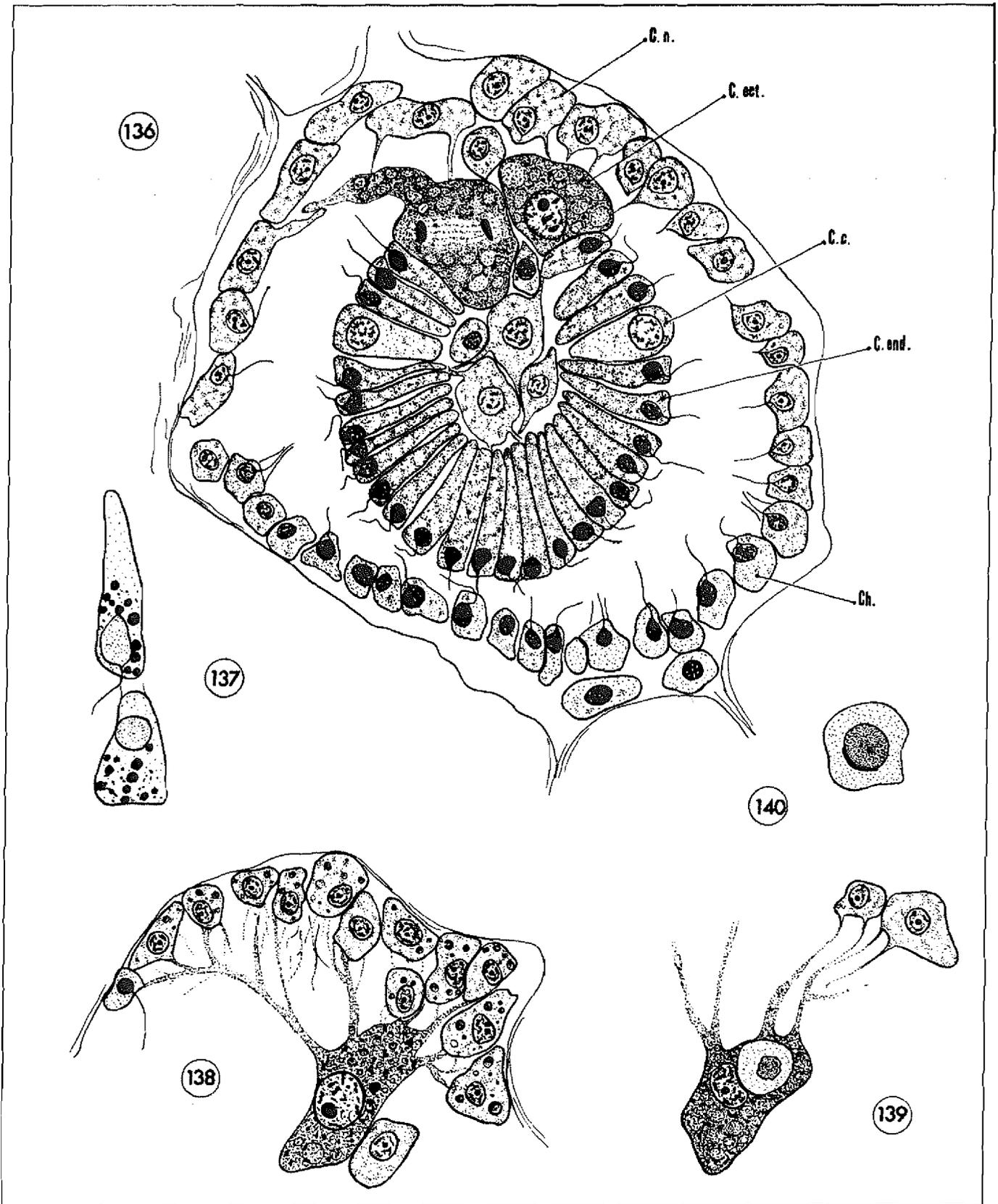


Fig. 136 : Jeune amphiblastule en nutrition, au début de la multiplication des cellules ectodermiques,  $\times 1000$  (Boutin, bleu de toluidiné).  
 - Fig. 137 : Cellule flagellée endodermique et choanocyte de la capsule nourricière,  $\times 2000$  (Champy, noir Soudan). - Fig. 138 : Relations entre une cellule ectodermique et la capsule nourricière,  $\times 1000$  (Boutin, hém. ferr.). - Fig. 139 : Cellule ectodermique ayant absorbé une cellule nourricière,  $\times 1000$  (Boutin, hém. ferr.). - Fig. 140 : Cellule de la capsule nourricière,  $\times 2000$  (Champy, hém. ferr.). - C. n. : cellules nourricières ; C. ect. : cellules ectodermiques ; C. c. : cellules en croix ; C. end. : cellules endodermiques ; Ch. : choanocytes.

Les cellules ectodermiques sont toujours au nombre de quatre seulement, et l'embryon est en majeure partie constitué de cellules flagellées ; du fait de ce petit nombre de cellules ectodermiques, égal à celui des granuleuses de la larve de *Clathrina contorta*, l'aspect de la larve à ce stade rappelle de façon assez frappante celui des larves parenchymella des *Clathrina* avant l'édition de leur massif cellulaire interne.

Les dimensions et l'aspect de ces cellules du pôle postérieur n'ont toujours pas varié depuis qu'elles sont distinctes des cellules endodermiques ; mais, à ce stade, elles commencent à émettre quelques prolongements vers les cellules de la capsule nourricière.

La cavité des amphiblastules de cet échantillon est remplie de *Topsentella*, dont l'abondance ne permet pas d'affirmer l'absence de cellules internes. Certainement très tôt après le retournement, quelques cellules nourricières, détachées de la capsule, s'insinuent entre les quatre cellules ectodermiques (fig.135). Ce phénomène va prendre une certaine ampleur par la suite.

## 2/ La nutrition de l'amphiblastule (fig.136 à 140, p. 65 ; fig.171, pl. III).

Au stade suivant, l'amphiblastule, dont la cavité centrale se réduit, prend une forme ovoïde qui ressemble déjà beaucoup à celle de l'amphiblastule mûre.

La capsule nourricière comprend toujours deux parties distinctes, mais la zone de choanocytes non modifiés, face au pôle antérieur cilié de la larve, se réduit par rapport à la partie proprement nourricière, qui s'étend de part et d'autre du pôle postérieur. Au stade représenté à la figure 136, l'ancienne corbeille vibratile est formée de deux hémisphères sensiblement égaux, l'un formé de choanocytes encore normaux (bien que bourrés de mitochondries dans leur partie basale), l'autre de cellules nourricières. La transition entre les deux zones est d'ailleurs progressive : les choanocytes perdent leur flagelle et leur collerette, les sphérules basales osmiophiles disparaissent, tandis que se forment quelques inclusions colorables par l'hématoxyline ; le noyau perd de sa colorabilité et grossit jusqu'à 5 ou 6 $\mu$ , le nucléole devient plus net. Les cellules les plus modifiées, situées en face du pôle postérieur, sont allongées et aplaties ; elles atteignent 20 à 25 $\mu$  sur 10 $\mu$ . Après fixation au Champy, on aperçoit parfois un épaississement de la membrane nucléaire du côté situé vers la larve ; cet épaississement, souvent un peu vacuolisé (fig.140, p. 65), doit représenter un appareil de Golgi vésiculeux analogue à celui des cellules nourricières de l'ovocyte, mais il a toujours été beaucoup moins net. Le cytoplasme est clair avec les colorants basiques, mais l'hématoxyline colore quelques inclusions sphériques, identiques à celles que l'on observe dans les choanocytes allongés situés au-dessus de l'embryon en segmentation ; ces inclusions, peu nombreuses par rapport à celles décrites dans les membranes placentaires d'autres Eponges Calcaires, sont très légèrement PAS positives, alors que le reste du cytoplasme est entièrement négatif. On observe aussi de nombreuses inclusions soudanophiles, surtout dans la partie externe de la cellule (fig.137, p. 65).

Ces cellules émettent quelques pseudopodes vers les cellules ectodermiques de l'embryon ; d'autre part, beaucoup d'entre elles migrent vers le pôle postérieur, et passent entre les cellules ectodermiques, suivant le même processus qu'au stade précédent, mais en plus grand nombre. Malgré ce départ d'un certain nombre d'entre elles, les cellules de la capsule restent toujours jointives, en raison de l'aplatissement d'un nombre de plus en plus grand de choanocytes.

Il faut remarquer la grande ressemblance entre les cellules nourricières de l'embryon et celles du complexe de l'ovocyte ; après le retournement, la transformation de choanocytes en cellules nourricières se fait suivant un processus identique à celui observé pour l'ovocyte ; par contre, la transformation, beaucoup plus lente, qui a eu lieu au cours de la segmentation et du développement de la blastule, présente des modalités morphologiques légèrement différentes, avec un allongement cellulaire particulier.

Les cellules endodermiques se sont beaucoup allongées et mesurent maintenant 20 à 25 $\mu$  sur 5 $\mu$  ; elles sont de forme conique, avec un plateau supérieur élargi et une base étroite ; le noyau, piriforme, est fortement colorable ; son nucléole se distingue mal, avec les fixateurs habituels, des autres grains chromatiques ; chez certaines amphiblastules, le noyau des cellules flagellées apparaît positif au PAS (cf. p. 19). Le cytoplasme contient de petites inclusions PAS et bleu Alcian positives, métachromatiques au bleu de toluidine, qui ressemblent beaucoup aux réserves cytoplasmiques de l'ovocyte mûr et des blastomères ; ces inclusions sont généralement réparties d'une manière homogène dans le cytoplasme, mais chez certaines larves le matériel PAS positif est concentré dans la partie basale de la cellule. Par contre, les inclusions lipidiques soudanophiles, de 1 $\mu$  de diamètre environ, sont strictement localisées à l'apex de la cellule flagellée, autour du noyau (fig.137, p. 65).

Les quatre cellules en croix sont situées du deuxième au cinquième rang après les ectodermiques ; à ce stade, elles sont un peu plus courtes que les cellules flagellées, mais surtout plus larges, et de contour arrondi ( $15-18\mu/9-10\mu$ ) (fig. 136, p. 65) ; leur noyau sphérique de 6 à  $7\mu$  montre un grand nombre de petits grains chromatiques reliés par un réseau ; le nucléole est très petit et peu distinct. Le cytoplasme reste très clair avec les différents colorants utilisés, et seule la zone située au-dessus du noyau contient des granulations PAS positives identiques à celles des cellules flagellées ; cette localisation est l'inverse de celle observée par DUBOSCQ et TUZET chez les cellules en croix d'autres Eponges Calcaires, où les substances glycoprotéiques se trouvent au contraire dans la partie basale. Il n'y a plus trace du déterminant, et on ne distingue aucun corps chromatique.

Les cellules ectodermiques du pôle postérieur sont toujours au nombre de quatre seulement, mais elles se sont considérablement accrues : elles mesurent maintenant de 25 à  $35\mu$ . Au stade représenté sur la figure 136, elles commencent enfin à se diviser. Elles poussent des pseudopodes très longs et ramifiés, parfois très fins, d'autres fois bien plus épais, vers les cellules de la capsule nourricière, sur lesquelles ils s'appliquent (fig. 138 et 139) ; ces pseudopodes atteignent parfois les choanocytes encore pourvus de leur flagelle et de leur collerette qui se trouvent en regard du pôle cilié de la larve, entourant ainsi une bonne partie de la surface de l'amphiblastule ; très ramifiés, ils peuvent mesurer jusqu'à  $50\mu$  de long.

Le noyau, à membrane épaisse, a grossi lui aussi (8 à  $11\mu$ ) ; il possède un gros nucléole de  $2\mu$  de diamètre, un ou deux nucléoles accessoires plus petits, et des grains chromatiques gros et irréguliers.

Le cytoplasme, assez basophile dans son ensemble, contient plusieurs sortes d'inclusions :

1/ Des sphérules colorables par l'hématoxyline ferrique, de 1 à  $2\mu$  de diamètre, qui ressemblent assez à celles des cellules nourricières ; une capture directe de ces inclusions par les pseudopodes est probable (des images tout à fait analogues ont été observées par DUBOSCQ et TUZET (1942) chez *Leucosolenia botryoides*), bien qu'elles n'aient été observées que dans les corps cellulaires.

2/ De nombreuses petites granulations PAS positives, résistant à l'amylase salivaire, qui ressemblent beaucoup à celles des cellules endodermiques.

3/ De grosses inclusions de 2 à  $6\mu$ , sphériques, fortement positives au PAS ; cette forte réaction disparaît après action de l'amylase salivaire : elles contiennent donc du glycogène ; cette identification est confirmée par le traitement au Dimédon (BULMER, 1959, *in* LISON, 1960) qui bloque les aldéhydes produites par l'oxydation des glucides, mais qui est beaucoup moins actif dans le cas du glycogène. Les plus grosses de ces inclusions ont souvent un point basophile sur leur bordure.

4/ De petites sphérules soudanophiles analogues à celles des cellules endodermiques, mais moins nombreuses et de distribution homogène.

5/ Quelquefois, enfin, on trouve dans le cytoplasme une cellule nourricière entièrement phagocytée (fig. 139) ; chez *Leucosolenia botryoides*, DUBOSCQ et TUZET (1942) ont envisagé un passage des cellules placentaires vers la cavité centrale par phagocytose par les cellules granuleuses ectodermiques, suivie d'un rejet dans la cavité ; ce processus ne se réalise certainement pas chez *Petrobiona*, car ces cellules phagocytées sont toujours en cours de digestion, alors que les cellules centrales sont normales à ce stade.

Une quatrième catégorie cellulaire a fait son apparition dans la larve ; ce sont les cellules internes, qui remplissent presque entièrement la cavité centrale, assez réduite à ce stade. Ces cellules sont tout à fait semblables à celles de la capsule nourricière, et on peut d'ailleurs facilement suivre leur passage entre les cellules ectodermiques. Quelques unes, plus petites, ont un noyau homogène et plus dense, d'aspect pycnotique (fig. 136).

### 3/ L'étalement des cellules ectodermiques (fig. 141 à 144, p. 68).

Deux phénomènes simultanés se produisent alors : multiplication active des cellules ectodermiques qui s'étaient sur un seul rang, et accentuation de l'entrée des cellules nourricières dans la cavité de la larve. La forme de l'amphiblastule va en être modifiée d'une façon très nette : la division des cellules ectodermiques et leur étalement écartent les deux bords du feuillet endodermique, et il en résulte un aplatissement suivant l'axe longitudinal de l'embryon ; cet aplatissement s'accompagne d'un agrandissement de la cavité centrale, qui peut ainsi se remplir de plus nombreuses cellules nourricières (fig. 141, p. 68). La déformation est parfois beaucoup plus marquée, et on observe quelques larves, à ce stade, dont le feuillet cilié, complètement déroulé, est plan (fig. 142)

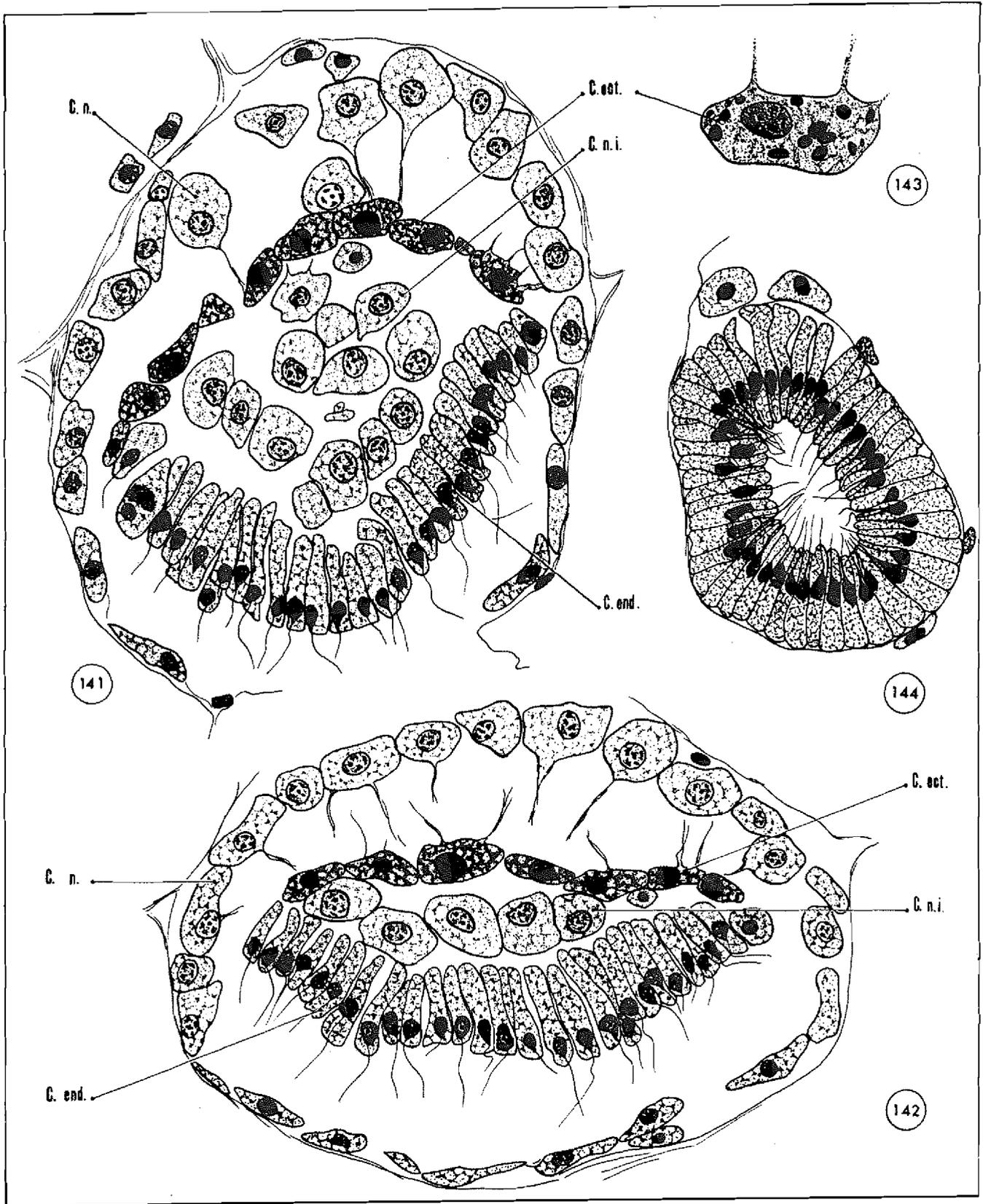


Fig. 141 et 142 : Amphiblastule après la multiplication des cellules ectodermiques, x 1000 (Bouin, hém. ferr.). - Fig. 143 : Détail d'une cellule ectodermique, x 2000 (Bouin, PAS, bleu de toluidine). - Fig. 144 : Larve anormale, de même âge que 141 et 142, qui ne s'est pas retournée, x 1000 (Bouin, hém. ferr.). - C. ect. : cellules ectodermiques ; C. n. : cellules nourricières ; C. n. i. : cellules nourricières internes ; C. end. : cellules endodermiques.

sur sa plus grande partie ; en dessous, le feuillet ectodermique est lui aussi très peu incurvé .

Les deux parties différentes de la capsule nourricière sont devenues beaucoup moins distinctes et tous les choanocytes de l'ancienne corbeille se sont progressivement transformés. Les cellules situées en face du pôle postérieur ont le même aspect qu'au stade précédent, et effectuent des échanges actifs avec les cellules ectodermiques ; au contraire, celles qui sont opposées au pôle cilié n'ont aucun rapport avec la larve ; beaucoup plus plates que les premières, elles semblent en grande partie vidées de leurs matériaux nutritifs (elles ressemblent beaucoup aux cellules qui entourent encore l'amphiblastule prête à l'éclosion). Cet aspect conduit à supposer que la larve a effectué une rotation dans la capsule, tournant alors son pôle postérieur vers des choanocytes "neufs", tandis que restent en place les cellules nourricières épuisées, maintenant en face du pôle antérieur. Ce processus doit être facultatif : quand deux embryons se trouvent dans la même capsule, le développement est normal, bien que les cellules nourricières soient en nombre moindre pour chacun d'eux.

Les cellules endodermiques subissent peu de modifications ; le matériel PAS positif de leur cytoplasme, un peu moins abondant, est maintenant toujours localisé à la base de la cellule ; d'autre part, le cytoplasme a acquis une forte affinité pour le vert lumière et le bleu d'aniline dans les colorations trichromiques. Une vacuole est souvent visible sous le noyau.

Les cellules en croix, généralement peu faciles à distinguer des cellules flagellées, n'ont pas beaucoup changé.

Les cellules ectodermiques du pôle postérieur ont par contre beaucoup évolué ; les divisions amorcées au stade précédent se poursuivent rapidement ; le plan de clivage est toujours perpendiculaire à la surface du pôle postérieur et toutes ces cellules se trouvent ainsi disposées sur une seule couche. Elles ne mesurent plus qu'une dizaine de  $\mu$  de long sur 5 à 7 de large. Le noyau, qui ne dépasse pas  $5\mu$ , est devenu très homogène, avec un ou parfois deux petits nucléoles ; son aspect est un peu pycnotique, mais ceci n'est qu'une apparence. Le cytoplasme est toujours fortement basophile et bourré d'inclusions, mais les dimensions de ces dernières ont diminué et sont plus régulières (2 à  $3\mu$ ) (fig.143, p. 68) ; la majorité d'entre elles contiennent du glycogène, beaucoup plus constant (ou plus régulièrement fixé) qu'au stade précédent. Plus ou moins étroitement appliquées sur les cellules internes, ces cellules continuent à émettre des pseudopodes, maintenant beaucoup plus courts, vers les cellules de la capsule nourricière ; quelques unes de ces dernières continuent leur migration vers elles.

Les cellules internes sont devenues beaucoup plus nombreuses, sans que l'on observe de divisions ; cette augmentation est certainement due au passage plus important des cellules de la capsule entre les cellules ectodermiques. Leurs caractères sont toujours identiques à ceux des cellules nourricières demeurées en place, mais leurs échanges par pseudopodes avec les cellules ectodermiques sont beaucoup moins accentués, et on a l'impression qu'elles constituent une sorte de réserve ; très peu sont dégénérantes. Leur nombre est considérablement supérieur à celui observé chez les amphiblastules d'autres Eponges Calcaires.

Cette interprétation des divers éléments cellulaires de la larve est assez différente de celle que j'ai donnée en 1960 (a) pour le même stade, qui était alors le seul observé ; je pensais que les cellules centrales représentaient les éléments ectodermiques (cellules granuleuses), alors que la couche externe postérieure était formée de cellules nourricières détachées de la capsule et venant dégénérer au contact du pôle postérieur. Lorsqu'on ne connaît que ce stade, et par comparaison avec les amphiblastules déjà décrites chez d'autres Calcaires, cette interprétation apparaît assez vraisemblable. En fait, c'est certainement une erreur, due au nombre anormalement grand des cellules internes, à la disposition sur une seule couche régulière des cellules ectodermiques et à leur ressemblance avec les choanocytes nourriciers qui viennent former une couche dégénérante au contact du pôle postérieur de l'amphiblastule de *Leucosolenia botryoides* (DUBOSCQ et TUZET, 1942). L'identité morphologique des cellules internes et des cellules de la capsule nourricière, l'observation du passage de ces dernières entre les cellules postérieures soit à ce stade soit dès après le retournement, l'orientation des fuseaux de divisions et la présence de glycogène dans le cytoplasme des quatre grosses cellules ectodermiques puis dans la couche postérieure, rendent maintenant cette interprétation insoutenable.

#### 4/ L'amphiblastule mûre (fig.145 à 151, p. 70).

L'amphiblastule prête à l'éclosion (fig.145) mesure de 80 à 90 $\mu$  de long sur 60 à 70 de large, et, comme pour l'ovocyte arrivé à maturité, cette taille est nettement supérieure à celle des autres amphiblastules connues chez les Calcaronées, qui ne dépassent pas une soixantaine de  $\mu$  de long.

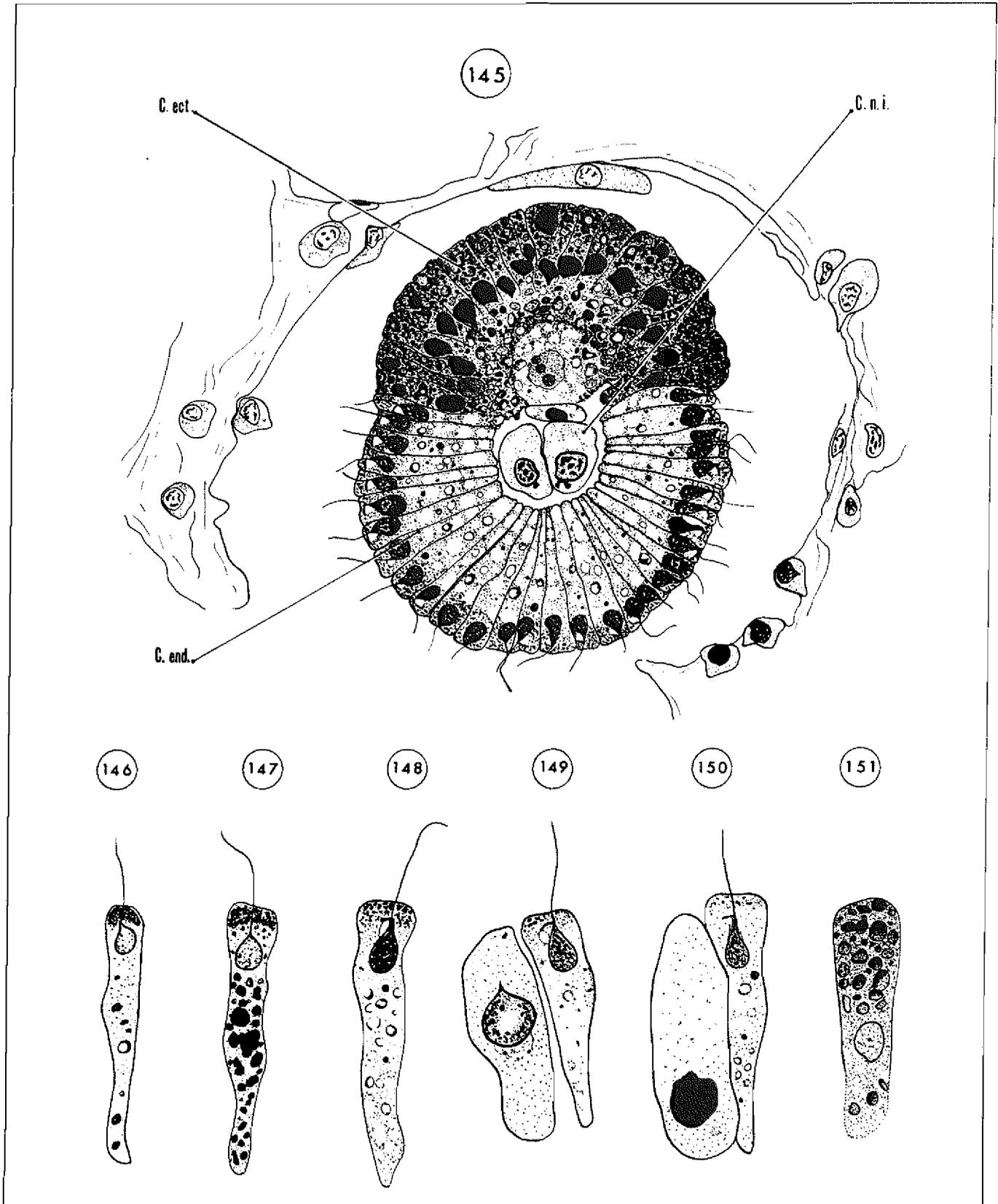


Fig. 145 : Amphiblastule mûre,  $\times 1000$  (Bouin, hém. ferr.). - Fig. 146 : Cellule endodermique,  $\times 2000$  (Bouin, PAS). - Fig. 147 : Idem, Helly, PAS. - Fig. 148 : Idem, Bouin, hém. ferr. - Fig. 149 : Cellule endodermique et cellule en croix,  $\times 2000$  (Bouin, hém. ferr.). - Fig. 150 : Idem, Helly, hém. ferr. - Fig. 151 : Cellule ectodermique,  $\times 2000$  (Bouin, PAS). - C. ect. : cellules ectodermiques ; C. n. i. : cellules nutritives internes ; C. end. : cellules endodermiques.

Sa forme est redevenue arrondie, comme avant la multiplication des cellules granuleuses ectodermiques ; elle est maintenant constituée de deux hémisphères à peu près égaux ; la partie postérieure est toutefois un peu plus aplatie que la partie antérieure.

La capsule nourricière s'est complètement désorganisée, et si l'on trouve encore, au stade représenté fig.145, quelques cellules périphériques dans la cavité où se trouve la larve, elles sont très aplaties et dégénérées ; je ne crois pas possible la retransformation ultérieure de ces cellules en choanocytes.

Comme aux stades précédents, on trouve parfois deux amphiblastules par cavité, toujours opposées par leur pôle antérieur.

Les cellules endodermiques flagellées (fig.146 à 150) n'ont pas beaucoup changé de forme ; elles sont simplement un peu plus coniques et plus serrées, ce qui est dû à l'incurvation du feuillet ; elles mesurent environ  $25\mu$  sur  $4$  à  $6\mu$ .

Le noyau, piriforme et à petit nucléole, est surmonté par un parabasal "en bec d'oiseau" qui, ainsi que l'ont noté DUBOSCQ et TUZET (1937), est devenu très résistant et apparaît même après fixation au Bouin-Duboscq. Tout comme chez les autres amphiblastules de Calcaronées, l'orientation du parabasal s'inverse au sommet du pôle cilié ; ici, il est toujours orienté vers ce sommet, comme chez *Leucandra gossei* (Bow.) (DUBOSCQ et TUZET, 1942), alors que chez *Sycon raphanus* et *Grantia compressa* (DUBOSCQ et TUZET, 1937), il est dirigé vers le pôle postérieur. Je n'ai pas vu de prolongement court du côté opposé au bec d'oiseau, et le parabasal paraît donc être unique ; la tigelle à l'extrémité de laquelle il s'attache est décalée par rapport à l'axe de la cellule. Dans les préparations au Bouin, on ne distingue pas la partie chromophile doublant la partie chromophile, comme l'on décrit DUBOSCQ et TUZET, mais l'extrémité du bec s'appuie sur une vacuole qui est elle-même en contact avec le noyau et qui ne double pas le parabasal (fig.149) ; mais il évidemment difficile de distinguer ce qui est artéfact.

Le plateau cellulaire contient de fins granules PAS et bleu Alcian positifs, métachromatiques au bleu de toluidine et colorables par l'hématoxyline ferrique ; ce matériel PAS positif, constant avec les différents fixateurs et décalcificateurs employés, résiste à l'amylase salivaire. La partie basale de la cellule montre, à côté de granulations identiques aux précédentes, mais rares et dispersées, de grosses inclusions atteignant  $2\mu$  de diamètre, non métachromatiques, fortement positives au PAS ; ces inclusions sont bien fixées par le Helly suivi d'une décalcification au liquide de Roure ; par contre, le Bouin suivi de l'acide trichloracétique les conserve moins bien (fig.146 et 147) ; après fixation au Champy, elles sont colorées en brun par le tétroxyde d'osmium et fortement soudanophiles ; le caractère PAS positif ne disparaît pas après action de la pyridine à  $60^\circ$  pendant 24 h sur les coupes ; ces inclusions doivent donc contenir des glycolipides. Elles semblent exister chez les cellules flagellées de la majorité des amphiblastules des Eponges Calcaires.

Les cellules en croix (fig.149 et 150) existent toujours et se distinguent des cellules flagellées par leur largeur supérieure, leur noyau plus gros qui présente quelques signes de dégénérescence (forme irrégulière, chromatine irrégulièrement répartie), l'absence de flagelle et leur cytoplasme généralement PAS négatif ; parfois cependant on note une zone faiblement PAS positive un peu au-dessus du noyau (alors que chez les autres Eponges Calcaires, la substance glycoprotéique est située plutôt au-dessus du noyau, d'après DUBOSCQ et TUZET, 1937). Ces cellules en croix sont donc beaucoup moins différenciées que celles décrites par DUBOSCQ et TUZET dans leurs différents travaux, et il n'y a aucune trace des curieux appareils cytoplasmiques, olives chromatiques, globes réfringents, faisceaux fibrillaires, etc. décrits par ces auteurs. Mais, ici aussi, beaucoup d'images montrent une dégénérescence de la cellule, sans toutefois qu'une expulsion ait été observée comme chez *Sycon elegans*.

Les cellules ectodermiques montrent une importante évolution. Leur nombre a considérablement augmenté ; il est certainement supérieur à celui de l'amphiblastule de *Grantia* (DUBOSCQ et TUZET, 1937, l'estiment à 16 dans ce cas). D'autre part, le feuillet s'est incurvé, et les cellules, plus allongées ( $15-20\mu/5-7\mu$ ), se sont disposées radialement, avec leur grand axe perpendiculaire à la surface de l'amphiblastule et non plus parallèle comme au stade précédent ; serrées côte à côte, de forme conique, leur disposition ressemble maintenant beaucoup à celles des cellules flagellées. Leur pointe interne, moins effilée que celle des cellules endodermiques, est aussi moins nette, et les limites cellulaires deviennent très floues vers l'intérieur ; une telle altération de la partie basale des cellules granuleuses a été observée par DUBOSCQ et TUZET chez différentes amphiblastules de Calcaronées, en particulier chez *Leucandra gossei* (1942), et ces auteurs attribuent un

rôle important dans ce phénomène à des bactéries, nombreuses dans la cavité centrale de la larve ; chez *Petrobiona*, une intervention de bactéries est beaucoup plus douteuse, car elles sont rares, en particulier les spirochètes ; d'autre part, il apparaît nettement ici que les cellules centrales des amphiblastules ne sont pas des ectodermiques altérées, idée déjà réfutée pour l'amphiblastule de *Grantia* par LUTFY (1957 a).

Le noyau, de forme irrégulière et de position variable, mesure de 4 à 8 $\mu$  ; il est toujours plus clair au Feulgen que celui des cellules endodermiques.

Le cytoplasme est éosinophile et fuchsinophile. Il contient un grand nombre d'inclusions de 2 à 3 $\mu$  de diamètre, plus nombreuses dans la moitié apicale de la cellule ; ces inclusions, brunes après fixation au Champy, sont fortement colorables par l'hématoxyline ferrique, soit en masse, soit seulement par leur écorce (fig.151) ; le bleu de toluidine les teinte en bleu clair, avec souvent un très petit granule violet sur leur bordure, granule qui n'est pas digérable par la ribonucléase et qui semble Feulgen négatif. Au PAS, les inclusions sont nettement positives (on note des différences d'intensité dans la réaction suivant le décalcificateur employé : très vive après le liquide de Roure, elle est moins forte après l'acide trichloracétique). L'amylase salivaire supprime la réaction PAS positive des inclusions, mais laisse subsister une coloration de fond plus faible dans le cytoplasme ; par contre, après action du Dimédon, seules les inclusions sont encore PAS positives. Ces formations, de nature certainement complexe, contiennent donc du glycogène (dont la fixation est améliorée par l'acide picrique du liquide de Roure), polysaccharide apparaissant dans les cellules ectodermiques peu de temps après le retournement, et maintenant en quantité nettement plus grande ; les petites granulations glycoprotéiques, qui se trouvaient dans le cytoplasme aux stades précédents, ont disparu. La réaction faiblement positive au PAS de l'ensemble du cytoplasme indique l'apparition d'une autre glycoprotéine diffuse. On ne peut pas affirmer, avec les techniques employées, que le glycogène est localisé dans les inclusions (on connaît la difficulté de sa fixation).

La cavité centrale de la larve est réduite à une petite chambre hémisphérique située sous les cellules flagellées, dans laquelle se trouve parfois deux ou trois cellules identiques aux cellules internes du stade précédent, encore normales ou en dégénérescence, parfois avec une ou deux inclusions PAS positives. Exceptionnellement, un ou deux petits amœbocytes éosinophiles se trouvent dans cette cavité, catégorie cellulaire déjà signalée chez diverses amphiblastules ; l'origine maternelle de ces amœbocytes apparaît très probable, car les rares cas observés l'ont toujours été chez des individus particulièrement bien fournis en éosinophiles.

Une autre cavité analogue se distingue sous les cellules ectodermiques, mais elle est encombrée par les matériaux provenant de la base de ces cellules.

Cette amphiblastule contient donc beaucoup de réserves, et on peut distinguer quatre sortes de matériaux PAS positifs :

- les granulations PAS et bleu Alcian positives de l'apex des cellules flagellées représentent très probablement le reste des réserves de l'ovocyte, car elles ont été observées durant tout le développement de l'embryon ;

- les glycolipides de leur partie basale apparaissent par contre seulement chez la larve mûre.

- Une glycoprotéine diffuse existe dans les cellules ectodermiques.

- La substance de réserve la plus importante est certainement le glycogène des cellules ectodermiques, qui semble se former grâce aux abondants matériaux cédés à ces cellules par la capsule nourricière. L'existence de ce polysaccharide n'avait encore été démontrée, chez les Spongiaires, que chez les *Spongillidae* (RASMONT, 1961 ; LUTFY, 1961) ; alors que chez ces dernières, ce glucide existe dans plusieurs catégories cellulaires (pinacocytes, amœbocytes, ovocytes et cellules des gemmules), chez *Petrobiona*, il n'apparaît que dans les cellules ectodermiques de la larve.

Nous connaissons mal la nature des substances de réserve des amphiblastules des autres Eponges Calcaires, étudiées par des méthodes peu précises d'un point de vue histochimique, mais les aspects à l'hématoxyline ferrique et au tétr oxyde d'osmium décrits par DUBOSCQ et TUZET et par GATENBY correspondent très bien à ceux observés chez *Petrobiona*, et il est probable que l'étude histochimique d'autres amphiblastules fournira des résultats analogues.

La libération de la larve, sa vie planctonique, sa fixation et sa métamorphose n'ont pas pu être observées.

### III - DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS

D'une manière générale, les processus de la reproduction chez *Petrobiona* se déroulent comme chez les autres Eponges Calcaires Calcaronées : même mystère pour la spermatogenèse ; même origine des ovogonies ; la fécondation se déroule de la manière qui semble générale chez les Eponges, avec l'intervention d'une cellule charriante ; l'ovocyte et la larve sont nourris par l'Eponge mère grâce à des cellules dérivées des choanocytes ; au cours du développement apparaît une blastule à flagelles internes qui subit une inversion des surfaces.

Dans le détail, quelques différences apparaissent, qui ont été analysées au cours de la description des phénomènes. Ces différences, parfois assez importantes, permettent néanmoins à cette Pharétronide de prendre sa place dans la série de complexité croissante qui, pour la fécondation, va de *Leucandra nivea* à *Sycon elegans* (TUZET, 1947) ; mais la complexité atteinte ici est très nettement supérieure.

#### A - LIGNEE GERMINALE ET OVOGONIES -

Pour l'origine des gonies et les premiers stades de l'ovogenèse, mes observations ne font que confirmer, mais avec moins de précision, les conclusions de DUBOSCQ et TUZET : origine choanocytaire des ovogonies, division de l'ovogonie 1 dans la lumière des corbeilles, avec un appariement précoce des chromosomes (comme chez les Diptères et chez les oursins *Nesipilia* (TENNETT et ITO, 1941, in RAVEN, 1961)), passage des quatre ovocytes dans le mésenchyme où ils vont s'accroître. *Petrobiona* ne présente aucune particularité notable.

#### B - FECONDATION ET DEVELOPPEMENT DE L'OVOCYTE -

La nutrition de l'ovocyte et la fécondation présentent par contre d'importantes singularités.

On doit tout d'abord remarquer la grande précocité de la transmission du spermiochrome à l'ovocyte ; elle a lieu en effet lorsque l'ovocyte mesure seulement  $30\mu$  et est donc encore très loin de sa taille maxima ( $75-80\mu$ ). Chez les autres Calcaronées, cette transmission n'a lieu que lorsque l'ovocyte est près du terme de sa croissance ; par contre, chez la Calcinée *Clathrina coriacea*, le phénomène se situe bien avant la fin de l'accroissement (TUZET, 1947). Chez *Petrobiona*, la fécondation, ou pseudofécondation, est donc encore plus précoce que chez la plupart des autres Calcaires, puisqu'elle se situe au début de l'accroissement et non à la fin. DUBOSCQ et TUZET (1937) ont pensé que le spermiochrome pourrait avoir un rôle de protection du spermatozoïde en rapport avec la précocité de son entrée dans le cytoplasme de l'ovocyte ; en effet, dans le cas général, le gamète mâle n'est pas accepté par l'ovocyte avant les mitoses réductionnelles, ou alors est simplement digéré. Je ne crois pas que les grandes dimensions et la forme particulière du spermiochrome de *Petrobiona* soient directement liées à la précocité de la fécondation chez cette espèce (celui de *Clathrina coriacea*, qui est dans le même cas, reste petit et peu visible) ; il faut plutôt y voir une relation avec le rôle du kyste dans la nutrition de l'ovocyte.

La nutrition de l'ovocyte a montré des images très curieuses, dont l'interprétation doit être recherchée maintenant.

La grosse inclusion chromatique dure du cytoplasme de l'ovocyte représente certainement le spermiochrome et doit contenir la spermie ; bien que son contenu soit le plus souvent invisible, les quelques images observées un peu avant la formation de l'amas moruliforme ne laissent aucun doute. Mais une difficulté apparaît pour les stades postérieurs à la formation du vitellus : l'intérieur du kyste devient visible, mais la spermie n'y est plus reconnaissable. L'existence à ce stade d'une relation nette entre l'amas et l'intérieur du kyste pourrait faire penser que le spermatozoïde est ressorti du kyste et passé dans l'amas, mais ceci est peu vraisemblable ; je croirais plutôt qu'il est resté dans le kyste et que sa chromatine, très diluée, est devenue indiscernable. Une autre hypothèse est possible : la maturation et la conjugaison des *pronuclei* auraient déjà eu lieu ; dans le cas général, ces phénomènes sont très rarement antérieurs au grand accroissement de l'ovocyte, et c'est également ce qui se passe chez les Eponges Calcaires ; mais chez *Hippospongia equina*, la conjugaison se situe avant la fin de l'accroissement (TUZET et PAVANS DE CECCATY, 1958) ; cette hypothèse est difficilement conciliable avec l'observation de deux *pronuclei* et de globules polaires chez *Petrobiona* au début de la segmentation (cf. p. 58), mais ces images sont si exceptionnelles que l'on peut difficilement en tenir compte.

La cellule charriante ne pose guère de problème d'interprétation lors des premiers stades ; mais l'amas moruliforme est plus mystérieux. Son point de départ est certainement le noyau de la cellule charriante, dont l'hypertrophie est assez difficile à comprendre ; au début, on pourrait penser à une multiplication nucléolaire, mais cette idée est à abandonner pour les stades ultérieurs, et le nucléole doit probablement être représenté par le granule qui se distingue des autres par sa basophilie et sa métachromasie plus accentuées. Il pourrait s'agir aussi des noyaux des cellules nourricières qui viennent s'appliquer contre la cellule charriante ; seuls les matériaux cytoplasmiques seraient utilisés et les noyaux s'accumuleraient autour de celui de la cellule charriante ; ceci expliquerait l'existence probable dans la "mûre" d'acides nucléiques très dilués ; mais aux premiers stades, la cellule charriante n'a encore aucune cellule appliquée sur elle alors que son noyau a déjà deux ou trois granules supplémentaires ; peut-être n'ai-je pas vu les premières absorptions.

Il est probable que cet amas ne sera pas absorbé par l'ovocyte ; en effet, lors des premiers stades de la segmentation, on n'en retrouve pas trace dans le cytoplasme des blastomères ; par contre, j'ai vu une fois, dans la corbeille située au-dessus d'un embryon au stade 4, quelques débris peu chromatiques qui pourraient bien en représenter les restes. Seule l'observation de stades intermédiaires permettra d'élucider cette question.

Le rôle nutritif des choanocytes modifiés qui, dans le complexe, entourent la cellule charriante, est indiscutable ; mais les matériaux ne sont pas transmis directement à l'ovocyte, et c'est la cellule charriante qui joue le rôle d'intermédiaire. Cette nutrition va être très importante, puisque c'est l'ensemble d'une corbeille tout entière qui est absorbée. Chez ces cellules nourricières, le complexe de Golgi a pris la forme vésiculeuse appliquée sur le noyau qui est caractéristique des cellules à forte activité sécrétrice ; mais alors que dans le cas général, les cellules nourricières ont le corps de Golgi tourné vers l'ovocyte, il est ici tourné vers la cellule charriante ; l'existence de quelques sphérules faiblement PAS positives dans la zone cytoplasmique comprise entre le noyau et la cellule charriante indique, dans une certaine mesure, un rôle dans l'élaboration ou la condensation des produits nourriciers ; mais on ne peut pas parler d'une véritable accumulation glucidique à son contact, telle qu'elle a parfois été signalée, et d'autre part les échanges se font sous une forme non figurée. Ce complexe de Golgi ressemble beaucoup à celui décrit dans les cellules granuleuses des larves de *Sycon* et de *Grantia*, et à celui de la membrane placentaire des amphiblastules ; le rôle nutritif des cellules possédant un tel appareil est évident dans le deuxième cas, mais moins net dans le premier.

Chez les autres Eponges Calcaires, TUZET (1947) a pu classer les phénomènes de la fécondation par ordre de complexité croissante ; dans le cas le plus simple, celui de *Leucandra nivea*, la cellule charriante et le spermio-kyste sont absorbés par l'ovocyte, et la cellule charriante joue le rôle d'une simple cellule nourricière ; dans le cas le plus compliqué, celui, de *Sycon elegans*, la cellule charriante anucléée est entourée de quatre cellules, qui doivent la nourrir et la protéger, et l'ensemble forme un complexe charriant.

Chez *Petrobiona*, les phénomènes sont bien plus complexes que chez *Sycon elegans*, et ce ne sont pas seulement quatre cellules qui entourent la cellule charriante, mais tous les choanocytes d'une corbeille vibratile. Cependant, il ne s'agit au fond que de l'exagération d'un phénomène qui se produit chez toutes les autres Calcaires dont la fécondation est connue, et qui apparaît plus ou moins nettement en raison de sa discrétion : la cellule charriante, après avoir cédé le spermio-kyste, joue un rôle de cellule nourricière, soit qu'elle soit englobée (*Leucandra nivea*), soit qu'elle reste en relation avec l'ovocyte par l'intermédiaire du kyste ou de l'appareil de capture formé par l'ovocyte ; il est très probable, comme le supposaient DUBOSCQ et TUZET (1944), que chez *Sycon elegans*, les cellules du complexe charriant nourrissent la cellule charriante, mais aussi l'ovocyte, par son intermédiaire. Chez *Petrobiona*, l'ensemble d'une corbeille vibratile passe dans la cellule charriante, qui s'hypertrophie ainsi que son noyau, puis dans l'ovocyte ; le kyste, qui a considérablement grossi, joue certainement un rôle important dans ce dernier phénomène. Après la pseudo-fécondation, cellule charriante et spermio-kyste restent en place et jouent alors un rôle dans la nutrition de l'ovocyte ; ce rôle est discret chez les espèces où le gamète mâle est transmis à la fin de l'accroissement de l'ovocyte ; il est très important chez *Petrobiona*, chez qui la pseudo-fécondation a lieu avant que l'ovocyte ait commencé sa nutrition. Cependant, chez la Calcinée *Clathrina coriacea*, la pseudo-fécondation est également précoce, mais l'absorption des cellules nourricières se fait suivant un procédé direct.

Le cas de *Petrobiona* n'est pas unique ; sans préjuger de l'existence de phénomènes comparables chez les autres Pharéronides, on trouve une image très significative chez *Megapogon raripilus* Jenkins. Chez cette Calcaire à anatomie syconoïde, JENKINS (1908) a figuré (Pl.35, fig.110) des ovocytes "doubles", flanqués d'une cellule contenant un amas de granules (dont l'un se colore diffé-

remment) et une inclusion, entourée d'une couronne de cellules aplaties ; d'après JENKINS, la plus petite partie, multicellulaire, de cet ovocyte double, serait peut-être nourricière, et l'amas de granules représenterait des matériaux nutritifs. Le même auteur signale aussi des ovocytes doubles chez *Megapogon raripilus* Jenkins, mais la fixation de ses échantillons a été moins bonne ; la petite partie serait faite de plusieurs couches concentriques de cellules autour d'une cellule centrale. J'ai pu revoir les préparations de JENKINS, conservées au British Museum, et il est indubitable que les ovocytes doubles d'*Achramorpha nivalis* sont presque identiques au complexe de l'ovocyte de *Petrobiona* lorsque ce dernier mesure une quarantaine de  $\mu$ , c'est-à-dire au début de sa formation (fig.152) ;

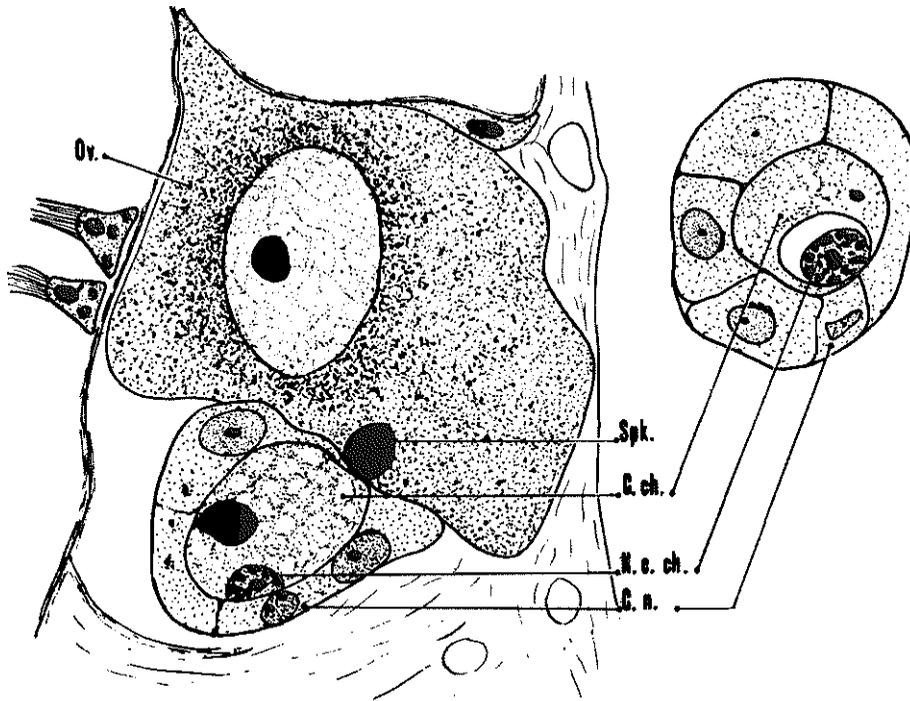


Fig.152 - Ovocyte d'*Achramorpha nivalis* Jenkins, d'après les coupes de JENKINS. x 1500. Ov. : ovocyte ; Sp.k. : Spermiokyste ; C.ch. : Cellule charriante ; N.c. ch. : Noyau de la cellule charriante ; C.n. : cellules nourricières.

le noyau de la cellule charriante contient des granules semblables à ceux de *Petrobiona*, seulement un peu plus nombreux et plus petits, et il y a dans son cytoplasme une inclusion de forme irrégulière qui n'existe pas chez la Pharétronide. Le spermiokyste, que JENKINS n'avait pas remarqué, se trouve déjà dans le cytoplasme de l'ovocyte ; de forme ovoïde, il mesure de 5 à 6  $\mu$ . Je n'ai pas vu de cellule nourricière migrer vers la cellule charriante, qui n'est entourée que par une seule rangée de cellules déjà assez aplaties, et il est probable que la nutrition, moins importante, se poursuit moins longtemps ; ces cellules nourricières appliquées sur la cellule charriante ont la même structure que celles de *Petrobiona*, et montrent en particulier un beau corps de Golgi vésiculeux tourné vers le centre de l'amas cellulaire. On ne connaît malheureusement pas d'autres stades du développement de cette espèce.

#### C - LE DEVELOPPEMENT DE L'EMBRYON -

La principale particularité de l'embryologie de *Petrobiona* réside dans la différenciation très tardive de son ectoderme. En effet, après les premières mitoses, d'orientation classique, la placula diploblastique, 8 cellules endodermiques et 8 cellules ectodermiques, de *Sycon raphanus* et de *Grantia compressa*, n'apparaît pas ; ceci rappelle un peu le cas de *Leucandra aspera*, chez qui 8 cel-

lules supérieures restent indifférenciées jusqu'à la stomoblastule. Ici, ces ectoblastes ne sont que 4 et n'évolueront qu'après le retournement ; elles sont alors nourries par la capsule de cellules nourricières, puis se divisent pour constituer le pôle ectodermique de l'amphiblastule. Cette différenciation tardive de l'ectoderme est à rapprocher du cas des *Clathrina*, chez lesquelles des blastomères resteraient indifférenciés jusqu'à la sortie de l'embryon.

Les cellules en croix existent, comme chez toutes les larves connues d'Eponges Calcaires ; mais elles sont relativement très peu différenciées, et ce sont des cellules beaucoup plus normales que toutes celles décrites par DUBOSCQ et TUZET. Il serait tentant d'établir un rapprochement entre cette faible différenciation et la localisation écologique de *Petrobiona* ; en effet, DUBOSCQ et TUZET (1937) ont d'abord pensé attribuer à ces cellules un rôle sensoriel, intervenant dans le phototropisme de la larve. Mais il faudrait pour cela connaître le comportement de la larve : elle est certainement photonégative, étant donné la localisation de *Petrobiona* dans les grottes obscures ; mais l'est-elle d'emblée, ou passe-t-elle d'abord, comme la plupart des larves d'invertébrés marins, par une période photopositive ? Ces cellules en croix appartiennent en tout cas au type "non fonctionnel", distingué par DUBOSCQ et TUZET (1941) pour celles des amphiblastules de *Sycon elegans* et de *S. coronatum* Ellis et Sol..

Les cellules nourricières de l'embryon ont la même origine et la même structure que celles de l'ovocyte ; les modalités de la transformation sont très légèrement différentes, les choanocytes nourriciers montrant un allongement qui ne se manifeste pas lors de la nutrition de l'ovocyte.

Il n'y a pas de véritable membrane placentaire, comme chez *Sycon raphanus* et *Grantia*, mais la stomoblastule, au cours de son retournement, se dévagine dans une corbeille qui va constituer sa capsule nourricière. Une grande quantité de cellules de cette capsule vont gagner le centre de la larve, qui est ainsi nourrie par l'intérieur et par l'extérieur ; ce passage de cellules nourricières à l'intérieur de l'embryon rappelle un peu ce qui se passe chez les Tricladés.

L'amphiblastule mûre montre une quantité de réserves importante ; celles des cellules endodermiques semblent dériver en majeure partie des réserves accumulées par l'ovocyte ; la plus grande partie de celles des cellules ectodermiques sont élaborées à partir des matériaux fournis par la capsule nourricière. Ces cellules ectodermiques, riches en glycogène, sont particulièrement nombreuses par rapport à celles des autres amphiblastules d'Eponges Calcaires à l'éclosion. La quantité de cellules absorbées au cours de l'ensemble du développement est plus grande que dans le cas des autres Calcaronées : en plus des choanocytes sucés ou englobés au cours de la croissance de l'ovocyte, deux corbeilles vibratiles tout entières sont absorbées, une par l'ovocyte, l'autre par l'embryon.

#### D - LA POLARITE DE L'OVOCYTE -

La polarité de l'ovocyte est normale : c'est le pôle animal, point de pénétration de la cellule charriante, qui donnera l'ectoderme larvaire (fig.153, p. 77). Mais le développement de *Petrobiona* est intéressant à deux points de vue : du fait de la réception précoce du spermiokyste et de la constance de son point de pénétration, la polarité est très nettement définie dès le début de la croissance de l'ovocyte ; d'autre part, la destinée de ce pôle animal peut être suivie plus facilement que chez les autres Calcaires, car il est repérable par l'amas pycnotique dérivant du noyau de la cellule charriante, par les restes de la capsule du spermiokyste que l'on retrouve au début de la segmentation, et par l'induction précoce exercée par le pôle ectodermique sur des choanocytes. Comme chez les autres amphiblastules d'Eponges Calcaires, l'ectoderme sera postérieur, c'est-à-dire que la larve sera inversée.

#### E - CONCLUSIONS -

Malgré ses particularités, la reproduction de *Petrobiona massiliana* est indiscutablement du type Calcaroné. Ceci pose de nouveau le problème déjà rencontré au sujet des choanocytes (cf. p. 23), celui de l'homogénéité de l'ordre des Pharétronides dans la classification d'HARTMAN. En effet, *Minchinella lamellosa* semble avoir des larves parenchymella (KIRKPATRICK, 1908 ; cf. p. 98 et fig.157), et par conséquent un développement de Calcinée. Ce problème sera discuté plus loin.

Une comparaison des phénomènes de la reproduction de *Petrobiona* et des autres Calcaronées confirme un fait qui ressortait des études de DUBOSCQ et TUZET : complication anatomique et complication des phénomènes de la reproduction ne vont pas de pair. Si *Petrobiona*, d'anatomie leu-

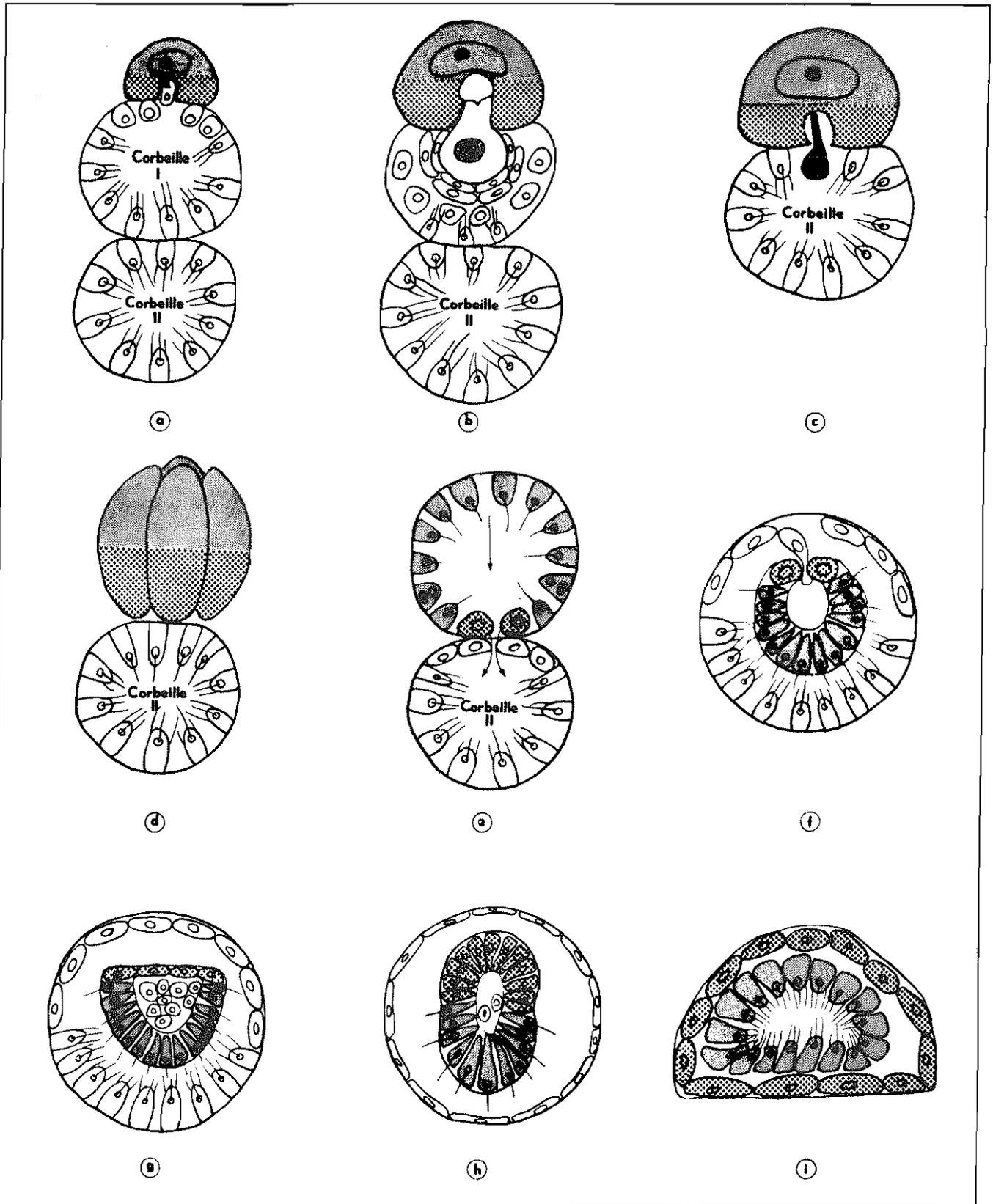


Fig. 153 : Schéma général du développement de *Petrobia massilians*. - Petit pointillé : zone endodermique. Gros pointillé : zone ectodermique. En blanc : cellules maternelles. - a : capture de la cellule charriante ; b : ovocyte à amas moruliforme ; c : ovocyte à la fin de la nutrition ; d : segmentation ; e : stomoblastule à flagelles internes ; f : jeune amphiblastule après le retournement ; g : étalement des cellules ectodermiques de l'amphiblastule ; h : amphiblastule mûre ; i : métamorphosée (n'a pas été observée chez *Petrobia*).

conolde et de structure générale très évoluée, a un développement complexe, ce développement ressemble surtout à celui d'espèces synocoides ; on a vu en effet que dans le détail, son développement se rapproche davantage de celui de *Sycon elegans* que de celui des *Leucandra* ; d'autre part, les particularités de la fécondation et de la nutrition de l'ovocyte de la Pharétronide se retrouvent, presque identiques, chez la syconolde *Achramorpha nivalis*. Je ne crois pas que cette nutrition de l'ovocyte si particulière indique une quelconque filiation entre *Petrobiona* et *Achramorpha nivalis* ; il est plus vraisemblable de n'accorder, pour l'instant du moins, aucune signification phylogénique à ces phénomènes, qui doivent être en rapport avec une fécondation anormalement précoce et avec une vitellogenèse particulièrement importante ; le cas de *Sycon elegans* montre qu'il ne s'agit pas de phénomènes entièrement nouveaux, mais plutôt de l'exagération d'une tendance du complexe de fécondation à servir de complexe nourricier, tendance commune à toutes les Calcaronées mais plus ou moins développée en fonction de la quantité de vitellus de l'ovocyte mûr. Mais rien de tel ne se produit chez les Calcinées, dont les ovocytes sont plus gros et plus riches en vitellus : leur nutrition se fait suivant un mode bien plus simple, par absorption directe des cellules nourricières ; on peut douter que ce mode de nutrition soit, comme le croit SARA (1955 b), plus archaïque que celui de la Calcaronée *Leucosolenia botryoides* car il est très proche de celui des Démosponges.

*Petrobiona* semble avoir un nombre chromosomique très voisin de celui des *Sycettidæ* et *Grantiidæ*, probablement 14 paires au lieu de 13. *Leucosolenia botryoides* et *Clathrina coriacea*, par contre, n'en auraient que 12, et ceci serait en faveur de la division des Calcaires en Homocoeles et Hétérocœles ; mais encore faudrait-il savoir exactement à quoi s'en tenir pour les Homocœles, SARA (1955 b) ayant trouvé chez les mêmes espèces un nombre bien inférieur à celui indiqué par DUBOSCQ et TUZET (1942) et TUZET (1947).

## CHAPITRE IV

### PARASITES ET ÉPIZOAIRES

#### A - LES PARASITES -

##### a) Organismes perforants.

Le squelette calcaire massif des individus bien développés et non revêtants est fréquemment perforé par des organismes divers, parmi lesquels les Clionides sont les plus importants.

##### 1/ Les Clionides.

La Clione la plus fréquente dans le squelette de *Petrobiona* est *Cliona labyrinthica* Hancock, Eponge rare et profonde dont la seule signalisation méditerranéenne était le Rech Lacaze-Duthiers (sur polypiers, entre 500 et 600 m, d'après TOPSENT (1900)). Cette Eponge semble avoir une prédilection pour les substrats calcaires organiques, et, alors qu'elle est très commune dans le squelette de *Petrobiona*, elle n'a pas été trouvée dans les parois des grottes obscures.

Après décalcification complète, *C. labyrinthica* forme une masse jaunâtre constituée par une juxtaposition de lobes de 0,5 à 1 mm, émettant de fins prolongements dirigés vers l'extérieur ; ces prolongements, légèrement lobés, entrent parfois en contact avec les tissus de l'Eponge Calcaire, mais seulement par l'extrémité des cordons. La zone superficielle du squelette n'est pas attaquée, sauf à la base, et aux rares points où les papilles apparaissent dans les tissus de la partie vivante de *Petrobiona*. Il est probable que la Clione profite, au début de son attaque, des parties terminales des canalicules, dépourvues de tissus, et progresse en les agrandissant ; en effet, après décalcification partielle, certains des canalicules sont occupés par des cordons trabéculaires, tandis que d'autres, d'un diamètre sensiblement égal, sont remplis par les prolongements de la Clione (fig. 4 , p. 13 ).

Les oxes ( $110-170\mu/2,5-7,5\mu$ ) sont un peu plus fins chez tous les individus examinés que ceux des spécimens de TOPSENT ; ils sont en désordre dans les cavités, parallèles dans les prolongements et très nombreux dans les papilles.

Beaucoup moins fréquente, *Cliona vastifica* Hancock se présente sous un aspect identique. Il s'agit d'une Eponge commune et à large répartition.

*Cliona janitrix* Topsent est peu abondante, mais bien développée dans les individus qu'elle perforé. C'est la deuxième signalisation de cette Eponge, décrite de Bonifacio (Corse) ; ses caractères concordent parfaitement avec la description de TOPSENT (1932) ; sa couleur est jaunâtre, et ses sphincters orangés sont très caractéristiques.

Une autre espèce, beaucoup moins développée et ne formant que quelques filaments, se rencontre rarement, soit seule, soit associée à une des précédentes ; elle est de couleur blanche, et sa spiculation (oxes, spirasters lisses, spirasters épineux) ne correspond à celle d'aucune autre Clione méditerranéenne.

Enfin, *Alectona millari* Carter, rare et peu développée, est une parasite de Madréporaires profonds, que SARÀ (1961) a récemment trouvée dans des grottes superficielles.

Les *Petrobiona* perforées par ces Clionides, surtout par *C. labyrinthica* et *C. vastifica* qui sont les plus importantes tant pour la fréquence que pour les dégâts commis, montrent sur les coupes à la scie un aspect réticulé, rappelant de près celui du squelette principal d'*Astrosclera willeyana* (cf. p.100), de *Murrayona phanolepis* (cf. p. 98 ) ou encore de beaucoup de Pharétronides fossiles ; les spicules siliceux plus ou moins bien conservés, oxes ou tylostyles, que l'on observe chez certaines de ces dernières, représentent probablement des traces d'attaques analogues (cf. p.108).

Environ 40 p.100 des individus bien développés sont perforés par une Clione ; les exemplaires jeunes ou revêtants sont beaucoup plus rarement attaqués.

2/ Organismes perforants divers.

Chez les individus relativement bien exposés à la lumière, on rencontre parfois une algue Siphonée perforante, probablement du genre *Ostreobium* ; les zones perforées par cette algue, situées toujours du côté le mieux éclairé, ont une teinte verdâtre. Après décalcification, les ramifications de l'algue restent fréquemment attachées aux tissus de *Petrobiona* et s'observent sur les coupes à l'emplacement du squelette principal. Les coupes faites par KIRKPATRICK chez un individu de *Murrayona phanolepis* montrent un organisme apparemment identique, que j'ai également trouvé chez *Merlia normani*.

Un autre organisme, d'aspect très semblable, mais incolore, est probablement un champignon perforant.

b) Autres parasites.

Le Protozoaire *Topsentella fallax* Duboscq et Tuzet, commun chez *Sycon raphanus*, est normalement rare dans les tissus de *Petrobiona*. Par contre, on en trouve souvent de grandes quantités chez les individus gardés en aquarium pendant quelques jours, ou chez ceux qui ont eu à souffrir d'un séjour, même peu prolongé, en eau non renouvelée, surtout en été (cf. l'amphiblastule représentée fig.134, p.63, appartenant à un spécimen asphyxié) ; ceci montre que le parasite doit se reproduire très rapidement. Les aspects sont identiques à ceux décrits par DUBOSCQ et TUZET (1936 b).

Bien plus fréquent est un autre Protozoaire parasite d'affinité inconnue. Il se présente (fig.154) sous l'aspect d'un corps sphérique basophile soit intracellulaire, soit libre dans la mésoglye ou dans la lumière des corbeilles. Le plus souvent, le parasite, peu abondant, se trouve dans les choanocytes, surtout ceux des corbeilles les plus superficielles, et dans quelques cellules épidermiques, mais jamais dans les thésocytes ou les amoebocytes. Parfaitement sphérique, il mesure régulièrement  $2,2\mu$  ; il est fréquemment isolé dans une vacuole du cytoplasme de la cellule parasitée, et s'appuie parfois sur son noyau qu'il déforme un peu ; la cellule est quelquefois anucléée. Le parasite est toujours très fortement colorable par les colorants basiques et l'hématoxyline, et présente une forte réaction positive au Feulgen, bien plus intense que celle des noyaux des choanocytes. Ce corps sphérique correspond donc à un noyau et aucune zone cytoplasmique n'est décelable.

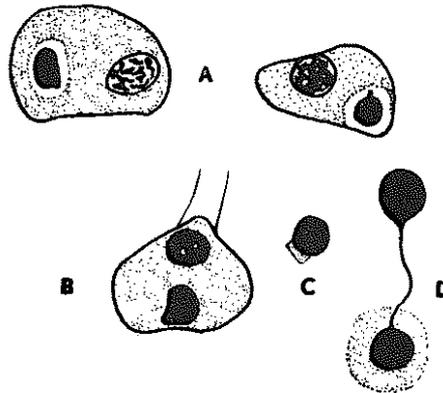


Fig.154 - Parasite de *Petrobiona*. A : Bouin, Hém. ferr. B : Helly, Feulgen. C : Le parasite libre dans une corbeille, Champy, Hém. ferr. D : Division, Champy, Hém. ferr.

Chez certains spécimens, le parasite est localement beaucoup plus développé ; il est alors à la fois intracellulaire et libre. Cette prolifération locale s'accompagne d'une désorganisation des tissus. Son aspect est un peu différent quand il est libre ; en général, il est encore sphérique, mais pourvu d'une sorte de voile très court et peu colorable ; d'autres fois il s'étire, et prend souvent la forme de deux boules de diamètre inégal reliées par un filament, ce qui correspond probablement à une division.

L'Eponge semble bien tolérer cet organisme lorsqu'il est intracellulaire et peu abondant ; un examen minutieux en décèle chez la plupart des individus et durant toutes les périodes de l'année. Par contre, la prolifération locale s'accompagne d'une dégénérescence de la zone infestée, mais sans qu'apparaissent des phagocytes.

Cet organisme ne correspond pas du tout au *Syncripta spongiarum* Bidder, que je n'ai jamais observé chez *Petrobiona*, ni aux autres parasites décrits chez les Eponges Calcaires ; il n'est pourtant pas spécial à cette Pharétronide, car je l'ai observé, peu commun, chez *Clathrina clathrus*. Son interprétation en tant que parasite me paraît la plus vraisemblable, malgré le caractère assez extraordinaire que constitue l'absence apparemment complète de cytoplasme ; il est douteux qu'il s'agisse de noyaux de cellules phagocytées, hypothèse qui n'explique pas les formes libres dans la mésoglée ou au centre des corbeilles, le voile dont ces formes sont parfois pourvues, la présence des sphères dans les choanocytes qui ne sont pas des macrophages, et enfin l'intensité de leur réaction de Feulgen (les noyaux pycnotiques ont souvent une réaction de Feulgen plus intense, due à une réduction de leur dimension, mais ici l'intensité de la réaction est hors de proportion avec la condensation qu'auraient subie ces noyaux).

On observe beaucoup plus rarement un autre parasite certainement voisin du précédent, correspondant d'ailleurs peut-être à une phase de son cycle. C'est celui qui provoque l'apparition chez l'Eponge des phagocytes particuliers étudiés p. 26 .

Dans les zones en involution où se trouvent ces phagocytes, on observe des corpuscules sidérophiles de 5 à 7  $\mu$  de diamètre, Feulgen négatifs (fig. 45 et 46, p. 27 ) ; je donne p. 28 des raisons de penser que ces sphérules sont absorbées par les phagocytes dont elles ont déclenché l'apparition ; elles deviennent alors Feulgen positives, sans doute après digestion d'une coque ; puis, après croissance dans le phagocyte jusqu'à 15  $\mu$  environ, le parasite se désagrège en particules, toujours Feulgen positives, de 0,8 à 1  $\mu$ , libérées dans les canaux de l'Eponge ; cette désagrégation peut correspondre soit à la destruction du parasite, soit au contraire à sa multiplication.

Ici aussi, on pourrait interpréter l'inclusion des phagocytes comme résultant des noyaux des cellules ingérées ; mais ceci n'explique pas la désagrégation de cette inclusion, ni la présence des sphérules dans la mésoglée.

Ce parasite, observé, comme les phagocytes, chez 15 individus sur 350, semble absent à la fin de l'été et en automne. Il existe probablement chez d'autres Eponges Calcaires (cf. p. 28 ).

Chez les individus fixés immédiatement après la récolte, les bactéries de la mésoglée sont relativement peu nombreuses ; leur nombre augmente considérablement lorsque l'Eponge séjourne en aquarium. Je n'ai jamais trouvé chez *Petrobiona* le Tréponème décrit par DUBOSCQ et TUZET (1936 a) chez *Clathrina coriacea*, alors que des *Clathrina* récoltées dans les mêmes grottes en avaient souvent beaucoup.

## B - LES EPIZOAIRES

Des organismes assez nombreux vivent en épizoaires sur la base morte des individus bien développés. Cette faune ne se distingue pas de celle que l'on trouve sur les parois mêmes des grottes obscures et sera étudiée en même temps qu'elle dans le chapitre suivant.



## CHAPITRE V

### RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE. CARACTÈRES ÉCOLOGIQUES

La localisation de *Petrobiona massiliana*, très précise, présente une originalité certaine : l'Eponge n'a encore été trouvée que dans les parties les plus sombres des grottes sous-marines entre 5 et 25 m de profondeur ; *P. incrustans* Sarà a été récoltée à quelques dizaines de cm de profondeur seulement, mais aussi dans une zone obscure de grotte. Ce biotope particulier explique que l'on ait si longtemps méconnu la présence d'une Pharétronide en Méditerranée, alors qu'elle y est, en réalité, très commune. Le peuplement général de ces grottes, très pauvre d'un point de vue quantitatif, pose des problèmes encore non résolus (LABOREL et VACELET, 1959).

#### A - LOCALISATION DES RECOLTES. EXTENSION GEOGRAPHIQUE

*Petrobiona massiliana* a été récoltée, en toutes saisons, dans plusieurs grottes de Méditerranée occidentale et orientale :

##### a) Méditerranée occidentale.

###### 1/ Région de Marseille (cf. carte, p. 84) :

- Grotte de Niolon (LABOREL et VACELET, 1958) : rare dans la zone du laminoir, 13 m ; abondante dans un boyau à l'est de la grotte principale, 8 m.
- Réseau du Veyron, 22 m, rare.
- Grotte du Mont Rose, 8 m, rare.
- Grotte du Figuier, 5 à 12 m, abondante.
- Grotte de la Triperie : très abondante dans la grotte principale, 6 à 14 m, et sous des blocs éboulés à la sortie de la grotte, 18 m.
- Grotte de la face sud du Grand Congloué, 22 m, peu abondante.
- Grotte de l'Oule, 10 m, très abondante.

###### 2/ Autres régions :

- Grotte du phare de Bonifacio, 8 m.
- Une grotte de l'île Sainte-Marguerite (Cannes), 8 m, peu abondante.

##### b) Méditerranée orientale.

- Trois grottes de Paléokastriza (Corfou), entre 5 et 15 m, peu abondante.
- Une grotte à Navarin, 25 m, rare.

En fait, rares sont les grottes suffisamment obscures visitées avec soin où n'aient pas été trouvés quelques exemplaires de la Pharétronide ; je ne peux citer qu'une grotte du Cap Falco, aux Baléares, dans laquelle l'Eponge n'a pas été observée malgré des conditions très favorables. Cette constance dans les grottes obscures rend très probable une répartition de *Petrobiona massiliana* dans l'ensemble de la Méditerranée, du moins dans les régions où existent de telles grottes, le littoral calcaire étant évidemment beaucoup plus favorable à cet égard que le cristallin.



Il est possible que son aire de répartition déborde dans l'Atlantique ; je n'ai pu explorer, sans succès, qu'une grotte assez peu obscure, à Lagos (Portugal). Mais il faut signaler que KIRKPATRICK (1908) a trouvé un triactine calcaire en diapason de  $52\mu$  dans un échantillon de *Merlia normani* de Madère ; après étude d'exemplaires de *Merlia* plus nombreux, il a considéré (1912 a) que cette Eponge n'était pas une Pharétronide et que ce spicule était étranger ; il en a déduit qu'une Pharétronide devait vivre non loin de *Merlia*, et n'ayant pas réussi à la récolter malgré 12 jours de dragages, il a suggéré qu'elle vivait dans des grottes : "Off Porto Santo Island, in submarine holes or caves, possibly almost inaccessible to dredges, there must be a Pharetronid Sponge". L'indice est évidemment très faible, mais on doit remarquer que les signalisations de *Merlia* en Méditerranée montrent que sa niche écologique est très proche de celle de *Petrobiona*, dans des zones légèrement plus éclairées des grottes (cf. p.101), donc un peu plus facilement accessibles aux dragages.

Cette présence d'une Pharétronide en Méditerranée est intéressante, car toutes les autres Pharétronides actuelles sont indopacifiques, alors que les Pharétronides Inozoaires fossiles étaient principalement européennes avec quelques formes indopacifiques. Il semble donc s'agir d'un groupe appartenant à la faune de la Téthys, qui ne survit que par quelques reliques indopacifiques ; *Petrobiona massiliana*, seul témoin des nombreuses espèces européennes du Secondaire, apparaît donc comme une survivante de l'ancienne faune méditerranéenne.

## B - CONDITIONS DE VIE. LES GROTTES SOUS-MARINES OBSCURES

L'étude de ces grottes a été entreprise en collaboration avec LABOREL à Niolon (LABOREL et VACELET, 1958), puis étendue à huit autres grottes de Méditerranée occidentale et orientale (LABOREL et VACELET, 1959). Quelques autres ont été explorées depuis, surtout dans la région de Marseille.

### a) Topographie

Les grottes étudiées, creusées dans des falaises calcaires entre 5 et 25 m de profondeur, correspondent souvent à un ancien réseau karstique.

Formes et dimensions sont extrêmement variées. Les zones obscures correspondent, soit à des cavités ou à de petits diverticules de grottes encore assez éclairées, soit aux parties terminales de boyaux étroits s'enfonçant dans la falaise, soit à des salles importantes très éloignées de l'entrée ou isolées par un étranglement ou par une chicane. La plus longue grotte explorée (grotte de la Triperie) mesurait une cinquantaine de mètres de long. La diminution de l'éclairage est le plus souvent progressive. Alors que les premières grottes étudiées étaient des culs-de-sac, plusieurs autres (Figuier, Veyron, Mont Rose, Oule) ont plusieurs entrées, ce qui est important pour les mouvements de l'eau.

### b) Les principaux facteurs abiotiques

Les facteurs abiotiques les plus importants dans les niveaux superficiels pour le benthos sessile sont la lumière et l'agitation de l'eau. Dans les grottes obscures, ces deux facteurs jouent un rôle primordial.

#### 1/ La lumière

L'établissement du peuplement de ces grottes dépend avant tout de l'affaiblissement de la lumière. Cet affaiblissement est causé soit par des conditions topographiques particulières, soit, dans le cas des grottes larges et longues, par l'épaisseur de la couche d'eau à traverser pour atteindre le fond ; dans ce deuxième cas, la modification qualitative de la lumière sera plus importante que dans le premier. L'obscurité est accentuée par l'absence de réflexion sur les parois, recouvertes par un enduit noir (cf. p. 92). Parfois (grotte du Figuier) l'obscurité peut être absolument totale même pour un œil adapté, l'ouverture de la grotte étant alors totalement perdue de vue.

Les exigences de *Petrobiona* vis à vis de ce facteur sont très nettes, et l'Eponge est toujours localisée dans des zones à éclairage très faible, que la grotte soit battue ou très calme, située à 25 m de profondeur ou à 5 m. C'est donc le facteur primordial.

Lorsqu'on pénètre vers des zones de moins en moins éclairées, *Petrobiona* apparaît alors qu'un éclairage artificiel n'est pas encore indispensable. Le maximum de densité du peuplement (qui peut

atteindre 320 individus au m<sup>2</sup> à la grotte de la Triperie) est rapidement atteint dans des zones plus obscures ; puis se produit une raréfaction très progressive vers le fond de la grotte, tandis qu'augmente la taille moyenne des individus. Enfin, la zone totalement obscure de la grotte du Figuier semble n'être pas favorable à l'installation de la Pharétronide, car aucun individu n'y a été observé.

La quantité de lumière reçue par chaque surface rocheuse varie, indépendamment de la proximité plus ou moins grande de l'ouverture de la grotte, en fonction de son orientation. La répartition des individus suivant les différentes orientations montre encore l'importance primordiale de la lumière : dans les zones relativement bien éclairées, l'Eponge est localisée aux surfaces parallèles à l'axe longitudinal de la grotte, ou même dans les fissures ; plus profondément, elle s'établit aussi sur les surfaces directement exposées aux faibles rayons qui proviennent encore de l'ouverture.

On peut parfois remarquer quelques légères différences apparentes suivant les localités ; à la grotte de la Triperie, par exemple, *Petrobiona* a son maximum d'abondance dans une zone plus éclairée que de coutume ; mais ces différences demandent à être vérifiées par des mesures effectuées par enregistrement durant toute la journée et en différentes saisons, c'est-à-dire avec différentes orientations des rayons solaires.

*Petrobiona massiliana* est donc une espèce très sciaphile, ne supportant qu'une luminosité réduite. Toutefois, cette sciaphilie n'explique pas entièrement sa stricte localisation dans les grottes obscures, car l'Eponge pourrait se rencontrer sur des substrats durs profonds, ce qui n'est pas le cas ; on peut mettre cette absence sur le compte de l'envasement qui se produit alors sur les substrats accessibles à la drague ; mais la Soucoupe plongeante du Cdt. COUSTEAU m'a permis d'observer des falaises situées entre 80 et 300 m (Tombant de Nice), où de nombreuses surfaces verticales ou légèrement surplombantes offraient des conditions de vie très comparables à celles des grottes où vit la Pharétronide ; pour l'instant les récoltes sont impossibles dans ce biotope, mais l'observation directe a été suffisamment précise pour que l'on puisse considérer l'absence de *Petrobiona* comme très probable. Il serait intéressant de visiter des grottes situées à plus de 25 m, pour vérifier s'il y a bien une disparition progressive.

## 2/ Les facteurs hydrodynamiques

L'appréciation de ce facteur est plus difficile que celle de la lumière : dans ces grottes littorales, les plongées ne peuvent avoir lieu que par mer calme ou peu agitée, et il est très difficile de se rendre compte de ce qui se passe par forte tempête.

L'agitation de l'eau est évidemment différente dans les grottes à plusieurs ouvertures, où les mouvements des vagues sont parfois fortement accentués, et dans les culs-de-sac, où le choc des vagues ne produit qu'une brutale élévation de pression.

Dans les grottes à plusieurs entrées, les fortes agitations modifient profondément la morphologie de l'Eponge, qui prend une forme revêtante, d'autant plus accentuée que les mouvements sont plus violents (cf. p. 12) ; dans un boyau de la grotte de l'Oule, dont l'ouverture est située dans une grande grotte exposée à la houle, et probablement relié à l'air libre par son extrémité, les *Petrobiona* encroûtantes sont les seuls animaux capables de résister aux violents mouvements des eaux et forment l'essentiel du peuplement. Ce facteur peut être limitant dans les grottes très superficielles.

Certaines grottes en culs-de-sac sont au contraire très calmes, et il se produit alors fréquemment une accumulation de vase sur les planchers et les replats ; dans le boyau de Niolon, par exemple, où des plongées ont été effectuées par mer relativement agitée, l'eau est toujours très limpide par rapport à l'extérieur, et une épaisse couche de vase très fine couvre le plancher sur lequel sont établis des *Cerianthus membranaceus* (Spallanzani). Le développement de *Petrobiona* est alors normal, et aucun individu, sauf les très jeunes, n'a tendance à l'encroûtement ; certains organismes prennent parfois une forme un peu analogue, avec une partie basale morte et une partie apicale vivante ; c'est le cas, en particulier, du Madréporaire colonial *Madracis pharensis* (Heller). Ce calme exagéré peut aussi être limitant pour l'ensemble de la faune et pour *Petrobiona* dans les parties les plus profondes des culs-de-sac, par manque de renouvellement de l'eau, et peut expliquer, dans une certaine mesure, la pauvreté ou même, parfois, l'absence totale de peuplement de certaines parties de grottes (cf. p. 91). D'autre part, dans de tels culs-de-sac, les *Petrobiona* sont généralement localisées aux plafonds ou aux parois verticales, la vase qui couvre les surfaces horizontales empêchant leur installation sur ces dernières.

### 3/ Autres facteurs

- L'influence de la dessalure sur *Petrobiona* et sur le peuplement des grottes obscures n'est pas connue. Aucune *Petrobiona* n'a été trouvée dans la grotte de Port Miou (CORROY et coll., 1958), où se produit une forte résurgence.

- La teneur en oxygène dissous intervient probablement dans les zones où le renouvellement de l'eau se fait mal. Une prise d'eau effectuée dans une zone à *Petrobiona* à peuplement général déjà fortement appauvri, dans la grotte du Figuier, a montré un taux en oxygène dissous normal par rapport à l'extérieur de la grotte, mais une étude suivie sera nécessaire avant de pouvoir conclure à l'intervention de ce facteur dans la pauvreté du peuplement des grottes obscures.

- L'influence de la température est également mal connue. Elle est peut-être importante pour *Petrobiona* elle-même, car la température à laquelle apparaissent les choanocytes en sablier, en eau non renouvelée, n'est pas très élevée par rapport à celle des eaux de surface de Méditerranée en été (cf. p. 24). D'autre part, il existe peut-être une relation entre ce facteur température et les exigences vis à vis de la lumière : il apparaît, paradoxalement, que beaucoup d'espèces sessiles tolèrent un ensoleillement beaucoup plus fort dans les régions chaudes que dans les régions froides. Par exemple, le Madréporaire *Madracis pharensis* (Heller) est moins sciaphile en Méditerranée orientale qu'en Méditerranée occidentale, plus froide ; les Eponges commerciales qui, dans la région de Marseille, sont localisées dans les grottes, sont plus photophiles en Mer Egée ou en Tunisie ; J. PICARD m'a signalé que l'algue *Halimeda tuna* (Ellis et Solander) Lamouroux, relativement sciaphile à Marseille, l'est beaucoup moins en Tunisie, où elle est alors plus fortement calcifiée ; j'ai signalé (VACELET, 1959) la pauvreté de la faune de Spongiaires des niveaux superficiels de la Méditerranée nord-occidentale, pauvreté qui contraste avec la richesse des mêmes niveaux dans les régions tropicales (DE LAUBENFELS, 1950). Pour *Petrobiona*, trop peu de récoltes ont été faites en dehors de la région provençale pour que ce phénomène apparaisse nettement, mais il est néanmoins intéressant à considérer à son sujet : c'est en effet une espèce exceptionnellement sciaphile vivant dans des eaux tempérées, mais appartenant à un groupe localisé dans des eaux tropicales ; ce phénomène peut également avoir eu de l'importance dans les changements d'exigences écologiques que semblent avoir présentés les Pharétronides depuis le Crétacé.

### c) Le peuplement

#### 1/ L'appauvrissement quantitatif

Dans les grottes sous-marines obscures, il se produit un affaiblissement considérable de la faune fixée (LABOREL et VACELET, 1958 et 1959), appauvrissement qui indique, certes, le caractère défavorable de ce milieu, mais dont les raisons exactes sont encore mal élucidées.

En effet, après l'exubérance des peuplements à dominance animale des parties moyennes des grottes sous-marines de Méditerranée occidentale (faciès du *Parazoanthus axinellae* (O. Schmidt), faciès à *Eunicella cavolini* Von Koch, faciès à *Corallium rubrum* Lamarck, etc.), le taux de recouvrement, qui atteignait partout 100 %, devient nettement plus faible au fur et à mesure que la lumière diminue. Cette raréfaction commence dès la dernière partie du faciès à Corail, zone où le taux de recouvrement varie entre 80 et 90 % ; le peuplement des grottes obscures, caractérisé principalement par l'apparition de *Petrobiona*, ne débute qu'à la fin de ce faciès, avec ou sans intercalation d'une zone à Madréporaires (fig. 155, p. 89). Progressivement, le recouvrement apparent décroît, et dans certaines zones, 20 % seulement de la surface des parois apparaissent peuplées d'après l'observation *in situ* ; le recouvrement réel est toujours un peu plus important, car beaucoup d'espèces de ce peuplement sont très chétives et difficiles à distinguer sur place du fait de leurs faibles dimensions et de leur couleur grisâtre ; ces espèces encroûtantes recouvrent cependant une bonne partie de la surface.

Les explications possibles à cet appauvrissement quantitatif seront examinées après l'étude qualitative de la faune.

#### 2/ Etude qualitative.

Quelques renseignements sur la faune vagile ont déjà été fournis (LABOREL et VACELET, 1959) ; la question est actuellement étudiée en détail par LEDOYER. Contrairement à la faune sessile, la faune vagile est souvent riche, soit qu'il s'agisse d'animaux cherchant un refuge diurne, soit, parfois, d'espèces localisées dans les grottes, telles que *Hemimysis speluncola* Ledoyer, qui forme fréquemment des essaims très denses.

Pour la faune sessile, des données sur les deux grottes les plus étudiées sont groupées dans un tableau, p. 90, dans lequel j'ai adopté la présentation utilisée par SARA dans ses études sur les Spongiaires des grottes superficielles de Méditerranée ; cette présentation, moins précise que celle des méthodes phytosociologiques, est d'application plus facile quand il s'agit d'une faune aussi pauvre et de détermination *in situ* aussi difficile que celle des grottes obscures.

Le passage entre la biocoenose des grottes sous-marines typique et le peuplement des zones obscures se fait par l'intermédiaire d'une zone de transition encore faiblement éclairée, dans laquelle le taux de recouvrement varie entre 90 et 60 % et où l'on assiste à la disparition rapide de beaucoup d'espèces du faciès à *Corallium rubrum*, le plus sciaphile de ces peuplements de grottes. Ainsi, dans la grotte principale de Niolon, *Corallium rubrum* Lamarck, *Parazoanthus axinellae* O. Schmidt, *Oscarella lobularis* (O. Schmidt), *Agelas oroides* (O. Schmidt), *Pyura vittata* (Stimpson), *Halicynthia papillosa* (L.), diverses *Reniera*, *Spongia* et *Ircinia*, pour ne citer que les espèces les plus importantes, disparaissent rapidement à partir d'un certain seuil de l'intensité lumineuse ; d'autres (*Verongia cavernicola* Vacelet, *Spongia officinalis* L., *Ircinia fasciculata* (Esper), *Pleraplysilla spinifera* (Schulze)) se raréfient ou ont une faible vitalité ; quelques espèces plus tolérantes prennent une importance relative plus grande dans les zones intermédiaires : *Leptopsammia pruvoti* Lacaze Duthiers, *Caryophyllia smithi* Stokes et Broderip, *Chondrosia reniformis* Nardo ; enfin apparaît un nouveau lot d'espèces qui n'étaient pas représentées dans le faciès du Corail, parmi lesquelles *Petrobiona*. Mais ce schéma ne représente qu'une grossière approximation, et le détail de cette zone de transition est extrêmement variable dans le détail dans les différentes grottes, ainsi que le montre, à titre d'exemple, la comparaison entre la grotte E de Niolon et la grotte de la Triperie présentée dans le tableau p. 90. La variante la plus importante est celle dans laquelle le Corail est remplacé par *Madracis pharensis* (Niolon E, Veyron), espèce un peu plus sciaphile (du moins en Méditerranée occidentale) qui colonise la zone de transition. Cette variabilité se manifeste également dans la position des premiers individus de *Petrobiona* par rapport aux autres espèces (fig. 155, p. 89) ; en particulier, dans la grotte du Congloué, le Corail pénètre plus profondément que de coutume, et *Petrobiona* se trouve mélangée avec quelques pieds rabougris de cette espèce.

Le peuplement des zones obscures proprement dites est composé de trois groupes d'espèces :

1/ Des espèces de la biocoenose des grottes normales, qui arrivent à survivre, mais dont la vitalité est généralement faible (groupe 1 du tableau).

2/ Des espèces qui n'ont pas été trouvées dans les grottes normalement éclairées, mais qui vivent dans différents peuplements des étages infralittoral et circalittoral ; ce sont donc des animaux qui "sautent" les zones très riches des grottes sous-marines, où ils doivent subir une trop forte concurrence de la part des espèces exubérantes dans ces zones. Ces espèces sont généralement chétives et rares dans les grottes obscures, mais *Diplastrella bistellata* Schmidt est au contraire abondante et bien développée.

3/ Enfin de rares espèces sont des caractéristiques exclusives de ce milieu. La plus importante est *Petrobiona massiliana*, qui est une excellente caractéristique. Les autres sont beaucoup plus douteuses ; la forme arrondie, à oscule unique, de *Petrosia dura* n'est qu'une morphose ; de petits individus, nombreux et constants, d'un *Penares* sp., représentent probablement une morphose de *Penares helleri* (Schmidt), dont elle se distingue par la faiblesse de la spiculation et par l'inconstance des mégasclères, qui sont exceptionnels. Quelques autres Spongiaires, à vitalité extrêmement réduite, appartenant aux genres *Plakortis* Schulze, *Timea* Gray, *Stylopus* Fristedt, *Jaspis* Gray, *Hymedesmia* Bow., *Reniera* Schmidt, représentent peut-être des espèces non décrites qui seraient des caractéristiques ; mais elles demandent un complément d'étude, car il pourrait bien s'agir de formes anormales ou de morphoses, comme cela est sûrement le cas pour *Petrosia dura*.

Quelques espèces non représentées sur le tableau, qui vivent en petit nombre dans d'autres grottes obscures, appartiennent aux groupes 1 et 2, et ne sont ni constantes ni caractéristiques ; ce sont les Bryozoaires *Onychocella angulosa* (Reuss), *Schizomavella mamillata* Hincks, *Celloporina caminata* (Waters), *Escharoides mamillata* (Wood) (dét. Y. GAUTIER), quelques *Serpulidae*, les Spongiaires *Spongiocella pulchella* (Soverby), *Dercitus plicatus* (Schmidt), *Chelonaplysilla noevus* (Carter), *Thoosa mollis* Volz, *Cliona viridis* (Schmidt), *Microciona poecilosclera* Sarà et Siribelli, le Madréporaire *Paracyathus pulchellus* (Phillipi).

On voit donc que les grottes obscures sont peuplées principalement par une faune coralligène très appauvrie par la disparition de beaucoup de grandes espèces et par la vitalité très réduite de celles qui survivent. Seules *Petrobiona massiliana*, *Penares* sp. et *Diplastrella bistellata* Schmidt préfèrent ce biotope aux zones plus éclairées des grottes.

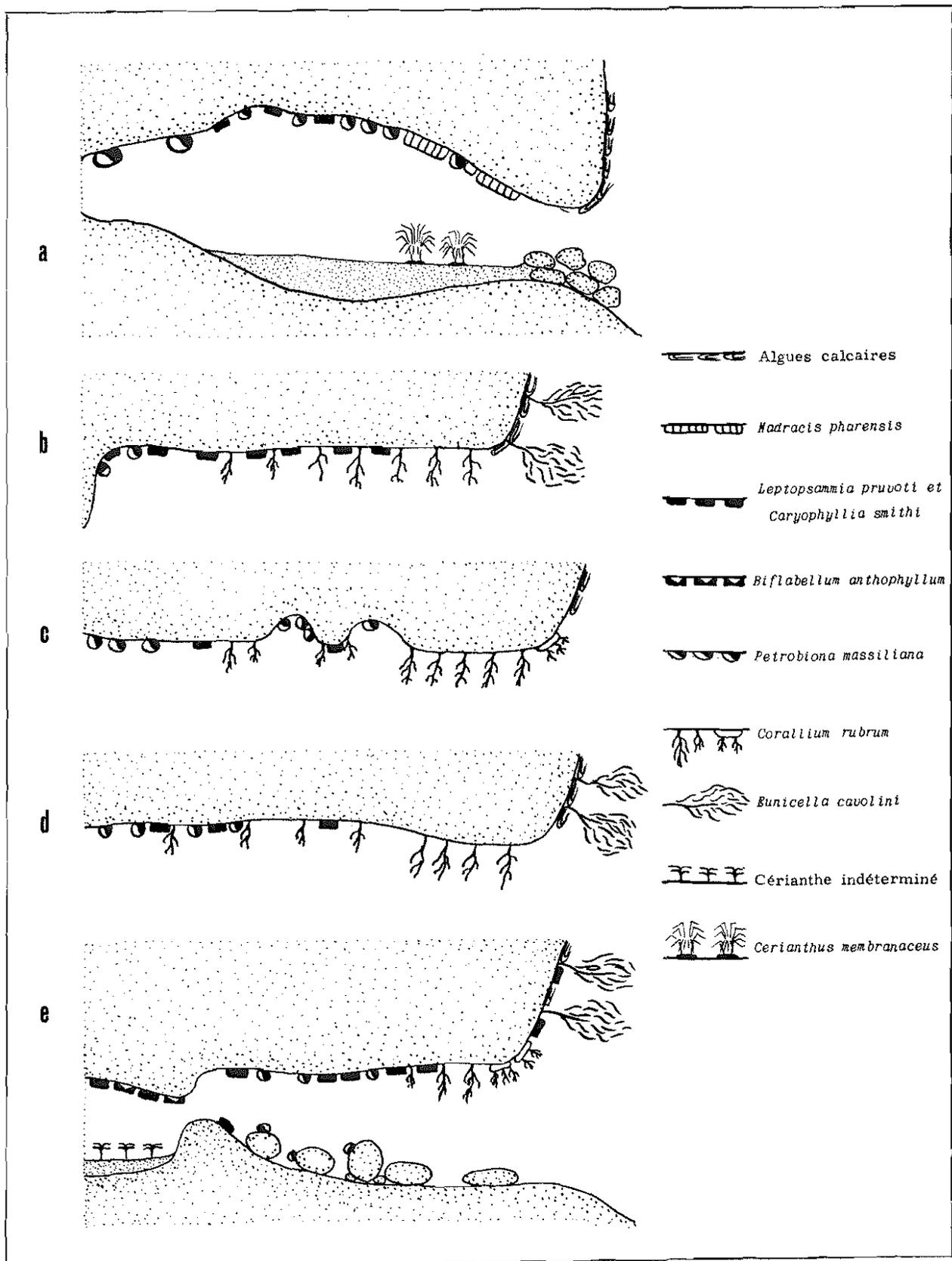


Fig. 155 : Zonation schématique de quelques espèces dans diverses grottes sous-marines. - a : Niolon, boyau Est ; b : Niolon, grotte principale ; c : Triperie, paroi Ouest ; d : Grand Congloué ; e : Figuiet.

	Biocoenose des grottes, peuplement animal dominant. (Espèces principales)						Zones obscures					
	Niolon, boyau E			Triperie			Niolon, boyau E			Triperie		
	1	2	3	1	2	3	4	5	6	4	5	6
<i>Clathrina coriacea</i>	A	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Acanthella acuta</i>	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Parazoanthus axinellae</i>	A	A	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Spongia officinalis</i>	A	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Spongia nitens</i>	A	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Eurypon lacazei</i>	.	.	.	r	.	r	.	.	.	.	.	.
<i>Corallium rubrum</i>	.	.	.	A	A	r	.	.	.	.	.	.
<i>Agelas oroides</i>	A	A	r	A	A	r	.	.	.	.	.	.
<i>Aaptos aaptos</i>	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.
<i>Hoplangia durothrix</i>	.	.	.	.	r	A	.	.	r	.	.	.
<i>Oscarella lobularis</i>	A	A	A	r	.	.	A	r	.	.	.	.
<i>Axinella damicornis</i>	.	.	.	.	.	r	.	.	.	r	.	.
<i>Verongia cavernicola</i>	A	A	A	.	.	.	r	r	.	.	.	.
<i>Aplysilla sulfurea</i>	.	.	.	.	r	.	.	.	.	r	.	.
<i>Ircinia fasciculata</i>	A	A	A	.	.	.	A	r	r	.	.	.
<i>Chondrosia reniformis</i>	A	A	A	.	.	.	A	r	.	.	.	.
<i>Pleraplysilla spinifera</i>	A	A	A	A	A	A	r	.	.	r	r	.
1 <i>Erylus euastrum</i>	.	.	.	.	.	r	r	.	.	.	r	.
<i>Crella mollior</i>	.	.	.	r	A	A	.	.	.	r	.	.
<i>Petrosia dura (f. branchue)</i>	A	A	A	A	A	A	r	.	.	r	.	.
<i>Caryophyllia smithi</i>	.	A	A	A	r	r	A	A	r	r	.	.
<i>Leptopsammia pruvoti</i>	.	r	A	A	A	A	A	r	r	A	r	.
<i>Madracis pharensis</i>	.	r	A	.	.	.	r	.	.	.	.	.
<i>Plakina trilopha</i>	.	r	r	.	.	.	r	r	.	.	r	.
<i>Plakortis simplex</i>	r	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Spongia virgulosa</i>	.	.	.	.	r	.	.	.	.	A	.	.
<i>Stryphnus mucronatus</i>	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.
<i>Merlia normani</i>	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.
<i>Rhabderemia minutula</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.
2 <i>Spirastrella minax</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.
<i>Prosuberites epiphytum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.
<i>Erylus discophorus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.
<i>Plakinastrella copiosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.
<i>Diplastrella bistellata</i>	.	.	.	.	.	.	A	A	r	.	A	.
<i>Petrosia dura (f. ronde)</i>	.	.	.	.	.	.	.	A	.	r	A	.
3 <i>Penares sp.</i>	.	.	.	.	.	.	A	A	r	A	A	.
<i>Petrobiona massiliana</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

A : espèce abondante

r : espèce peu abondante ou rare.

1, 2, 3, 4, 5, 6 : zones d'obscurité croissante.

### 3/ Les causes de l'appauvrissement

On peut, tout d'abord, essayer d'expliquer le caractère défavorable de ce milieu pour la plupart des espèces par les facteurs hydrodynamiques, soit que l'agitation de l'eau soit trop forte, soit au contraire que le renouvellement de l'eau se fasse mal. Ce sont deux explications à retenir dans quelques cas extrêmes, mais elles ne sont pas valables dans le cas général :

- Dans certaines grottes à plusieurs ouvertures, l'accentuation de la houle rend impossible le maintien des grandes formes dressées et opère une sélection sévère ; on pourrait lui attribuer la pauvreté du boyau de la grotte de l'Oule par exemple. Mais on peut remarquer que des parties mieux éclairées ont un peuplement très riche malgré une exposition à une violente agitation

(arche de la grotte principale de Niolon, entrées du réseau du Veyron, par exemple). Par conséquent, l'agitation n'est qu'exceptionnellement limitante.

- Dans les culs-de-sac, la stagnation de l'eau, déjà invoquée par ABEL (1959), est très probablement responsable des zones entièrement azoïques qui s'observent parfois dans les parties terminales ou aux plafonds. Le cas le plus remarquable est celui de la grande grotte de la Triperie (fig. 156) : tout le fond de la grotte (0 à 3 m de profondeur) ainsi que, dans la partie médiane, toutes les zones situées au-dessus de 5 m de profondeur, dont l'eau est légèrement plus chaude, sont entièrement azoïques ; cette zone dépeuplée remonte progressivement près de l'entrée et disparaît un peu avant celle-ci. Les parois et les stalactites, nombreuses dans cette grotte, ne sont recouvertes que de tubes vides de divers Serpulidés (*Serpula concharum* Langerhans, *Pomatos-tegus polytrema* (Philippi), *Vermiliopsis infundibulum* (Philippi) (dét. G. BELLAN)), qui indiquent très probablement qu'un renouvellement de l'eau par une tempête exceptionnelle permet le développement, durant un temps limité, d'animaux sessiles à croissance rapide. La preuve en est donnée par l'observation suivante : à la fin du mois d'août 1963, la Soucoupe Cousteau a pénétré dans cette grotte et y a fait de nombreuses évolutions, d'où un important brassage de l'eau ; or le 11 octobre 1963, HARMELIN a observé des Serpulidés vivantes, encore de petite taille, installées dans des zones normalement azoïques ; ces Serpulidés étaient mortes le 16 janvier 1964, trois mois plus tard. Un phénomène analogue doit se produire dans des zones assez limitées des plafonds des grottes de l'île Plane et du Figuier. Une étude hydrologique suivie serait nécessaire pour préciser le mécanisme exact de l'établissement de ces zones azoïques ; des mesures isolées, à la grotte de la Triperie, semblent montrer que cette stagnation de l'eau ne s'accompagne pas d'une diminution du taux de l'oxygène dissous susceptible d'entraver d'une façon aussi nette la vie animale fixée ; la température n'atteint pas non plus des valeurs limitantes ; la salinité est normale. Il est possible qu'un déficit alimentaire joue le rôle le plus important.

Mais il faut remarquer que, dans ces cas, la limite entre la zone azoïque et les zones peuplées est nette et brusque, bien différente de l'appauvrissement progressif habituel. D'autre part, à luminosité égale, dans les zones où il n'y a pas formation de poches d'eau, un cul-de-sac et une grotte à deux ouvertures ne présentent pas de grande différence de richesse, ce qui exclut l'influence des facteurs hydrodynamiques. VASSEUR (sous presse) a observé un appauvrissement comparable dans des parties obscures de tunnels sous-récifaux de la région de Tuléar, très battus.

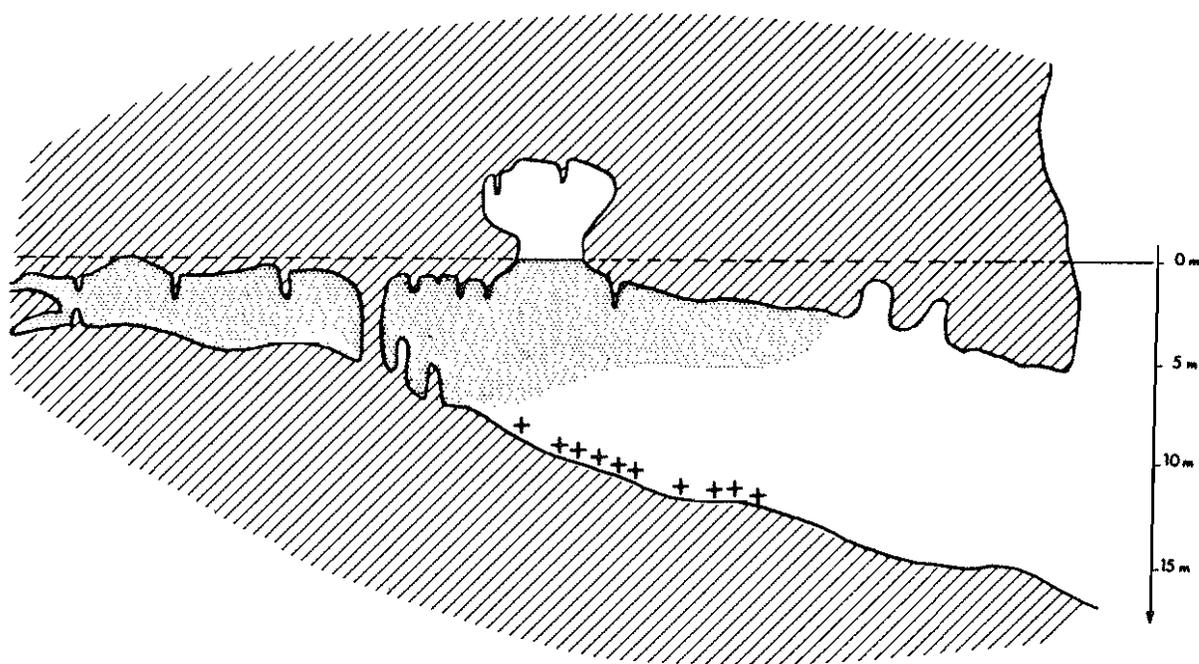


Fig.156 - La grotte de la Triperie. En pointillé, zone azoïque. + : peuplement de *Petrobrtona*.

Enfin, l'explication de la pauvreté des grottes obscures par un mauvais renouvellement de l'eau ne vaut pas pour la faune vagile, généralement très riche (mais pauvre dans les poches d'eau stagnante).

L'influence de l'obscurité semble bien plus importante, mais est difficile à expliquer. Cette influence reste d'autant plus incertaine qu'une exception se présente à la grotte du Figuier ; en effet, un diverticule totalement obscur de cette grotte, situé à une trentaine de mètres de l'entrée et séparé par une chicane de la grotte principale (fig.155, p. 89), montre une faune anormalement riche (taux de recouvrement apparent de 40 à 60 %) ; certains Madréporaires de grottes (*Caryophyllia smithi* Stokes et Broderip, *Leptopsammia pruvoti* Lacaze Duthiers, ce dernier subfossile) ont une forte vitalité et présentent même des formes géantes ; le Madréporaire *Biflabellum anthophyllum* (Ehrenberg), espèce coralligène que l'on ne trouve jamais dans les grottes sous-marines, est ici très abondant et bien développé ; le plancher est recouvert d'un peuplement dense d'un petit Cérianthe indéterminé ; par contre *Petrobiona* a complètement disparu. Ce petit diverticule, d'accès difficile et dangereux, demanderait un complément d'étude, car on ne peut encore affirmer qu'il n'y a pas un renouvellement important de la faune par des espèces encore plus sciaphiles, qui trouveraient là leurs conditions optimales.

Dans le cas général, l'obscurité n'agit pas seulement par l'intermédiaire des tropismes larvaires, car bon nombre d'espèces s'établissent ; elle agit aussi sur leur développement, puisque les individus, une fois métamorphosés, restent chétifs. Mais un effet direct de l'obscurité sur la vitalité des espèces de la biocoenose des grottes est hypothétique et reste à étudier.

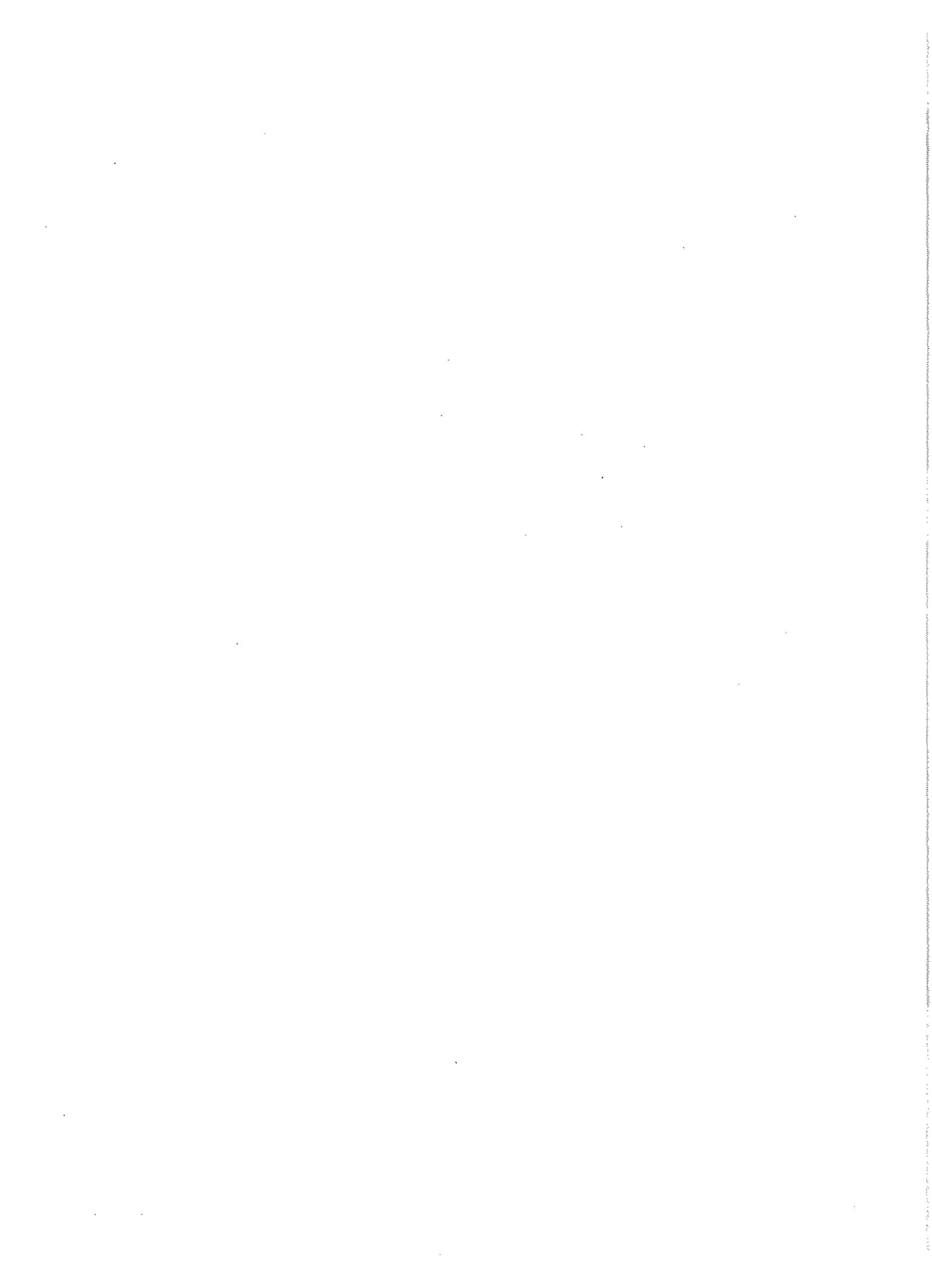
Un effet inhibiteur indirect pourrait être imputé à la présence d'un dépôt minéral noirâtre (LABOREL et VACELET, 1959), constitué d'oxyde de fer et de manganèse (analyse ALLEMAND), observé sur les parois des grottes obscures et dans toutes les microcavités des rochers dans les zones littorales (par exemple galeries de Clones, perforations de Lithodomes abandonnées par leurs hôtes, cavités formées lors de la construction de concrétions, etc.) ; son origine est inconnue. Il est intéressant de rapprocher ce recouvrement des dépôts de même nature qui se produisent sur les substrats durs à partir de quelques centaines de mètres de profondeur, ainsi que des nodules d'oxydes de fer et de manganèse des grands fonds du Pacifique (RILEY et PRAPAS SINHASANI, 1958) ; ces nodules s'élaboreraient, à l'obscurité et au froid, par action bactérienne (GRAHAM et COOPER, 1959) ; dans les grottes, l'influence des basses températures n'est pas à envisager, mais l'obscurité semble prédominante. Une influence biologique de ces dépôts sur la fixation des larves ou sur la vie des espèces serait à étudier. En effet, on doit rapprocher cette pauvreté générale des grottes obscures de celle des substrats durs profonds. PERES (1959 et 1961) a signalé des rochers bathyaux à très faible taux de recouvrement ; j'ai pu, ainsi que J. PICARD, observer avec la Soucoupe Cousteau, sur le tombant de Nice, un appauvrissement de la faune sessile des surfaces verticales et surplombantes, donc non envasées, à partir de 270 m. Autant que l'on en puisse juger, cet appauvrissement m'a semblé moins important entre 270 et 300 m que dans les grottes obscures, dans les zones dont l'éclaircissement est, très approximativement, égal ; ceci est peut-être dû à la difficulté du renouvellement, dans les grottes obscures littorales, de la faune de la biocoenose des grottes par une faune bathyale ; pour les Spongiaires, qui constituent, comme dans les grottes obscures, l'essentiel du peuplement de ces surfaces verticales ou surplombantes profondes, la faune semble différente et beaucoup plus variée en profondeur ; la grande difficulté des récoltes ne permet malheureusement pas de préciser cette différence qualitative.

#### d) Conclusions

En définitive, le peuplement des grottes obscures ne peut pas être considéré comme une biocoenose particulière, malgré la présence d'une vraie caractéristique, *Petrobiona massiliana*, et de quelques espèces douteuses, qui sont probablement des morphoses particulières de certains Spongiaires. Je crois plutôt qu'il s'agit d'un aspect d'appauvrissement de la biocoenose des grottes et falaises sous-marines, où les places laissées libres par les espèces insuffisamment sciaphiles ne peuvent être prises par les espèces bathyales ; celles-ci seraient éliminées par les fluctuations des conditions ambiantes, la température trop élevée, et par diverses difficultés d'installation. L'abondance de *Petrobiona* permet de considérer ce peuplement comme un "faciès à *Petrobiona*" de la biocoenose des grottes. La disparition ou la faible vitalité de la plupart des espèces de cette biocoenose posent des problèmes qui demandent des recherches étendues à des grottes plus nombreuses permettant des comparaisons entre des cas aussi variés que possible, une étude physico-chimique complète et l'étude des effets directs et indirects de l'obscurité.

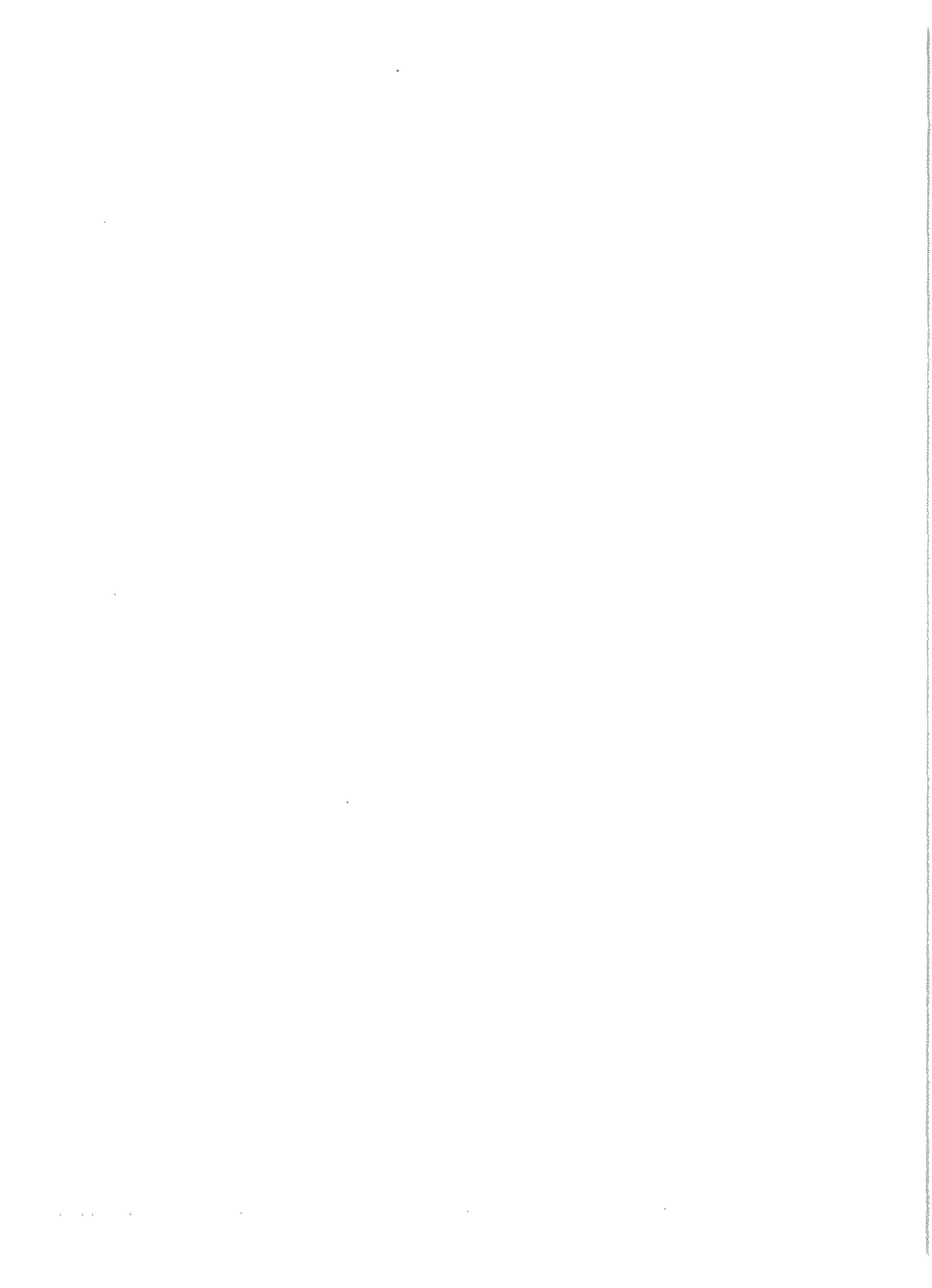
Remarquons, au sujet de *Petrobiona massiliana*, que ses exigences écologiques ne sont pas différentes de celles de *P. incrustans* : les échantillons de SARA (1963) ont été récoltés à une profondeur plus faible, mais dans une grotte à lumière très atténuée, et l'auteur signale un important appauvrissement de la faune sessile.

Les curieuses analogies entre ces exigences écologiques et celles des autres Eponges à squelette aspicleux supplémentaire seront envisagées au chapitre suivant.



DEUXIÈME PARTIE

RELATIONS DE PETROBIONA MASSILIANA  
AVEC QUELQUES EPONGES ACTUELLES ET FOSSILES



## CHAPITRE VI

### LES PHARÉTRONIDES ACTUELLES

*Petrobiona massiliana* n'est pas un cas unique dans les mers actuelles, et quelques Eponges présentent avec elle soit une parenté, soit des particularités communes. En effet, elle fait partie des Eponges Calcaires Pharétronides, et d'autre part, deux Démosponges, "fausses Pharétronides", ont acquis par convergence un squelette calcaire aspéculeux ressemblant beaucoup à celui de certaines Pharétronides.

#### A - LES PHARETRONIDES "VRAIES"

On connaît actuellement 10 espèces de Pharétronides, réparties en 7 genres et 3 familles, toutes extrêmement rares et localisées dans la région indopacifique, à l'exception de *Petrobiona*, Méditerranéenne et commune dans son biotope. Il s'agit, en fait, de véritables reliques.

L'homogénéité du groupe des Pharétronides, créé par ZITTEL (1878) pour des Eponges Calcaires fossiles, a été discutée par DENDY et ROW (1913) ; en effet, certains caractères considérés comme primordiaux dans la classification de BIDDER (position du noyau des choanocytes, caractères larvaires, caractères des triactines) indiquent une origine diphyllétique. D'autre part, on ne peut que difficilement donner une définition générale du groupe, les points communs entre les *Lelapiidae* et les autres familles de Pharétronides étant peu nets : seul, le triactine en diapason caractérise ces Eponges.

#### a) Les *Lelapiidae*

Les *Lelapiidae* ne se distinguent guère de l'ensemble des Eponges Calcaires, et ne sont caractérisées que par l'arrangement en "fibres" de certains spicules. Les spicules constitutifs des fibres, réunis les uns aux autres par de la mésogée, sont des triactines, soit en diapason à longues branches parallèles et rapprochées (chez les *Lelapia*), soit modifiés par perte presque totale des actines latérales (chez *Kebira*) ; ces deux sortes de spicules ont été interprétées comme une adaptation à la constitution de fibres. Toutes ces Eponges ont, par ailleurs, des triactines sagittaux et des choanocytes de type Calcaroné, à noyau apical. Rien n'est connu de leur reproduction.

Trois genres ont été décrits : *Lelapia* Gray, 1867, d'Australie ; *Kebira* Row, 1909, de Mer Rouge ; *Paralapia* Hozava, 1923, du Japon. Le dernier genre est synonyme de *Lelapia* (HOZAVA, 1929), qui comprend alors 3 espèces, tandis que *Kebira* est monospécifique. Récemment, BURTON (1963) a proposé d'inclure dans le genre *Lelapia* deux Eponges qui possèdent des triactines en diapason, *Leucetta pandora* Haeckel et *Leucortis pulvinar* Haeckel ; la possession de triactines en diapason est effectivement un caractère de Pharétronide, mais nous ignorons leur disposition chez ces deux Eponges et il est difficile d'en décider dans ces conditions. BURTON a également proposé une importante réunion des espèces et des genres de *Lelapiidae*, famille qui se trouve réduite à *Lelapia australis*, ce qui est difficile à accepter : les diverses modifications des triactines constituant les fibres chez *Lelapia* et *Kebira* sont des différences d'ordre générique, et la réunion des espèces est certainement prématurée si l'on considère le nombre d'individus examinés jusqu'à présent. Toutes ces Eponges sont très littorales.

Les *Lelapiidae* sont donc d'indubitables Calcaronées. Leurs particularités sont si peu importantes par rapport aux Eponges de l'ordre des Sycettides que l'on peut presque douter du bien-fondé de leur isolement dans l'ordre des Pharétronides.

#### b) Les *Minchinellidae*

Les *Minchinellidae* sont des Calcaires beaucoup plus aberrantes. On retrouve chez elles le spicule en diapason ; mais ici il n'entre pas dans la constitution de fibres, et les actines formant les branches du diapason sont courtes et écartées. Leur originalité principale réside en l'existence d'un ciment calcaire qui enrobe peu à peu l'ensemble des spicules et les soude les uns aux autres, pour constituer finalement un réseau très solide, à la surface et dans les mailles duquel se trouvent les tissus vivants.

On connaît trois genres et quatre espèces actuelles : *Petrostroma schulzei* Döderlein, 1892, du Japon (195-392 m) ; *Plectroninia hindai* Kirkpatrick, 1900, de Funafuti (90 m) ; *P. deansii* Kirkpatrick, 1911 b, des Iles Christmas (90 m) ; *Minchinella lamellosa* Kirkpatrick, 1908, des Nouvelles Hébrides (126 m).

Ces quatre Eponges ont, en plus des diapasons, des triactines sagittaux, caractère de Calcaronées. Les caractères histologiques et la reproduction ne sont connus que chez *Minchinella*, mais se rapprochent davantage des Calcinées. En effet, KIRKPATRICK (1908) a décrit et sommairement figuré des embryons de type parenchymella ; d'autre part les choanocytes sont très particuliers, avec un noyau basal et une collerette en forme d'entonnoir étroit dont le point de départ est un peu excentrique ; le flagelle est visible à l'intérieur de la collerette, mais non à l'intérieur ; ces choanocytes auraient un aspect plus "Leucosolenioïde" que "Clathrinoïde". J'ai pu étudier les spécimens de KIRKPATRICK au British Museum, et ces choanocytes particuliers sont en réalité (fig. 27, p. 22) des choanocytes en sablier, modification due à une asphyxie subie par l'Eponge avant la fixation, ainsi que je l'ai signalé p. 21 ; malheureusement, on ne peut pas préciser la position du noyau dans les choanocytes normaux, et on ignore s'il s'agit de choanocytes de type Calciné ou Calcaroné ; toutefois, les choanocytes en sablier n'ayant encore été signalés, à ma connaissance, que chez des Calcaronées, il est assez vraisemblable que les choanocytes de *Minchinella* appartiennent à ce dernier type. La question de la larve est plus problématique ; je n'en ai pas retrouvé sur les coupes que j'ai pu faire sur un fragment du spécimen B de KIRKPATRICK ; sur les lames de KIRKPATRICK, il s'agit de quelques groupes de larves isolées, avec leur membrane placentaire, du reste des tissus ; la coloration en est très mauvaise. Cette larve (fig. 157) a un aspect de parenchymella, mais elle demanderait à être étudiée plus en détail sur des individus mieux fixés, car elle offre des particularités par rapport aux parenchymella des *Clathrina*, et, par contre, certaines analogies avec un stade du développement de *Petrobiona*. La larve montre des invaginations dont certaines accueillent des cellules de la capsule nourricière ; ces cellules semblent bien passer à l'intérieur, car les cellules centrales leur ressemblent beaucoup. Ces caractères sont assez différents de ceux des parenchymella des *Clathrina*, dont les cellules internes dérivent des cellules flagellées ou granuleuses de l'embryon et non des tissus maternels ; il faut rappeler que chez *Petrobiona*, un peu après le retournement, la jeune amphiblastule offre quelques ressemblances avec une parenchymella, avec des cellules granuleuses très peu nombreuses et des cellules internes d'origine maternelle. Néanmoins, nous devons, pour l'instant, considérer la larve de *Minchinella* comme une parenchymella.

En définitive, il est difficile de placer *Minchinella lamellosa* et les autres genres dans le cadre de la classification de BIDDER et d'HARTMAN : les triactines et, probablement, les choanocytes sont du type Calcaroné ; les larves sont du type Calciné.

#### c) Les *Murrayonidae*

Les *Murrayonidae* sont, elles aussi, des Eponges Calcaires très aberrantes. Elles possèdent, comme les *Minchinellidae*, un squelette calcaire rigide, mais qui n'est pas d'origine spiculaire ; il s'agit de corps calcaires polygonaux unis en un réseau solide ou en une masse compacte. Les triactines en diapason, à branches courtes et écartées, ne sont pas réunis en fibres ; les autres triactines sont en majorité sagittaux. C'est à cette famille qu'appartient *Petrobiona*, l'autre représentant étant *Murrayona phanolepis* Kirkpatrick, 1910 a, des Iles Christmas (83 m).

La réunion de ces deux espèces dans la même famille pose encore un problème. En effet, si tous les caractères de *Petrobiona* conduisent indiscutablement à la placer dans la sous-classe Calcaronée, *Murrayona* est une Calcaronée par ses triactines sagittaux, mais une Calcinée par ses choanocytes dont les noyaux apparaissent basaux sur les lames de KIRKPATRICK (VACELET, 1961 b). Malgré quelques différences dans la morphologie et la spiculation de ces deux Eponges (squelette principal formant un réseau chez *Murrayona*, une masse centrale creusée de canalicules conte-

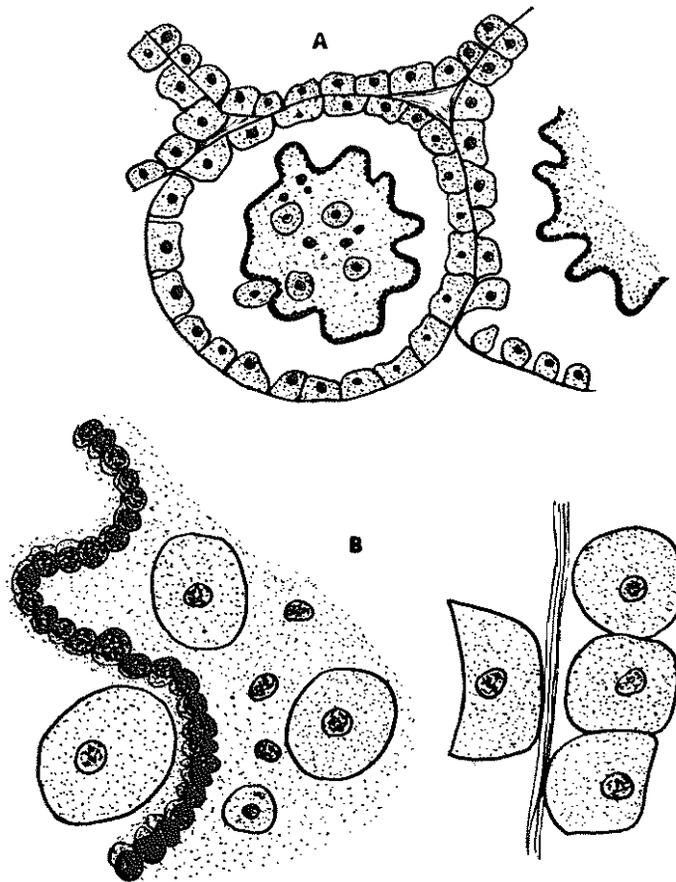


Fig 157 - Embryons de *Minchinella lamellosa*, d'après les coupes de KIRKPATRICK (British Museum) A : Schéma général, B : Détail de l'embryon et de la capsule nourricière.

nant un tissu de réserve chez *Petrobiona* ; écailles calcaires superficielles chez *Murrayona*, absentes chez *Petrobiona* ; triactines seuls chez *Murrayona*, tétractines, triactines et diactines chez *Petrobiona* , leurs affinités sont très nettes, et il ne peut être question de les placer dans deux sous-classes différentes à cause de la seule position du noyau dans les choanocytes d'un individu unique. La principale critique faite à la classification de BIDDER est la variabilité physiologique de la position du noyau des choanocytes, et nous avons vu des exemples de cette variabilité chez *Petrobiona*, p. 21 et p. 24 , en fonction des conditions de fixation ; KIRKPATRICK (1910 a) précise que les individus de *Murrayona* ont été fixés, "a little time after capture", à l'alcool méthylique, qui n'est pas un bon fixateur cytologique ; la forme des choanocytes de *Murrayona*, conique, rappelle davantage celle des choanocytes des Calcaronées que celle, cylindrique, des choanocytes des *Clathrina*. Etant donnée la fragilité des caractères choanocytaires chez les Eponges Calcaires, on ne doit les utiliser comme critères de classification que dans des cas indubitables, vérifiés chez de nombreux

individus fixés convenablement. Aussi, je crois préférable de maintenir *Petrobiona* et *Murrayona* dans la même famille, que je placerai dans les Calcaronées, à l'inverse de DENDY et ROW (1913) et de HARTMAN (1958). Toutefois, l'existence d'un squelette calcaire aspéculeux chez les Démospouges *Merlia normani* et *Astrosclera willeyana* ne permet pas d'écarter complètement l'hypothèse d'une apparition indépendante et par convergence d'un squelette principal chez une Calcinée et chez une Calcaronée ; mais le point commun que constitue le spicule en diapason la rend très peu vraisemblable.

En conclusion, ce que nous connaissons des Pharétronides actuelles ne permet que difficilement de les faire entrer dans le cadre de la classification de BIDDER et de HARTMAN. En toute rigueur, on devrait placer les *Lelapidae* et *Petrobiona massiliana* dans les Calcaronées, les *Minchinellidae*, *Murrayona phanolepis* et *Petrobiona incrustans* plutôt dans les Calcinées ; cette solution ne tient pas compte des triactines sagittaux de ces dernières Eponges, et est en désaccord complet avec leurs évidentes affinités. Mais cette difficulté d'application de la classification d'HARTMAN à certaines Pharétronides ne doit être due, à mon avis, qu'à la connaissance insuffisante que nous avons de ces Eponges. Dans l'attente de données plus précises, le regroupement de l'ensemble dans les Calcaronées me semble la meilleure solution.

## B - LES "FAUSSES PHARETRONIDES"

Un squelette calcaire aspéculeux existe aussi chez deux Démospouges, et cette extraordinaire association a été souvent mise en doute, certainement à tort.

### a) *Astrosclera willeyana* Lister

D'après la description de LISTER (1900), cette Eponge a une forme très voisine de celle de certaines Pharétronides fossiles. Son squelette est composé de polyèdres d'aragonite, petits et dispersés dans les tissus en surface, soudés les uns aux autres dans l'intérieur pour former une masse solide ; il n'y a pas trace de couche squelettogène, mais les polyèdres, qui ont d'abord un aspect de sphérostères, sont d'origine intracellulaire. Les individus étudiés provenaient de Lifu (180 m) et de Funafuti (63 m). LISTER place cette Eponge au voisinage des Pharétronides, dont la distingueraient ses spicules calcaires polyédriques, tandis que WELTER (1910) la place dans le genre de Pharétronides fossiles *Stellispongia* Orb. .

L'Eponge fut retrouvée par KIRKPATRICK (1910 b) aux Iles Christmas (83 m), et l'auteur décrit des acanthostyles siliceux dans les tissus, spicules considérés comme étrangers par LISTER. KIRKPATRICK pensa d'abord qu'il s'agissait d'une Ectyonine, et que les particules d'aragonite seraient étrangères et captées sélectivement par l'Eponge, mais (1910 c) reconnut bientôt que les sphérostères avaient une origine intracellulaire.

En 1912 (b), KIRKPATRICK révisé encore son jugement et explique la structure de cette Eponge par une association avec une algue unicellulaire responsable de la formation du calcaire, sans fournir d'argument en faveur de cette hypothèse. OKULITCH et DE LAUBENFELS (1953) acceptent cette interprétation.

WELTNER (1910) et RAUFF (1913) pensent qu'il s'agirait simplement d'un squelette de Madrépore perforé par une Eponge Siliceuse. MORET (1952) se rallie à cette opinion.

J'ai retrouvé, en collaboration avec VASSEUR (sous presse), *Astrosclera* à Madagascar, dans des grottes obscures du récif de Tuléar. Le spécimen étudié est conforme aux descriptions de LISTER et de KIRKPATRICK ; nous avons pu nous convaincre qu'il s'agit d'un organisme bien défini, possédant à la fois des acanthostyles siliceux et un squelette principal calcaire ; la forme de ce squelette n'a rien à voir avec celle d'un Madrépore, et on ne connaît aucune Eponge, perforante ou non, qui ait une spiculation identique ; la localisation de l'animal rend peu vraisemblable son association avec des algues, et si l'on acceptait cette hypothèse, cette association consisterait en une symbiose obligatoire et constante, puisque l'on trouve toujours simultanément le squelette calcaire et l'Eponge ; l'ensemble serait quand même un organisme bien défini.

La position systématique d'*Astrosclera* reste très problématique. DE LAUBENFELS (1936) place la famille des *Astroscleridae* dans les Poeciloscélérides Plocamiiformes, en supposant que l'Eponge n'a gardé que les acanthostyles hérissants ; l'affinité pour les Poeciloscélérides, indiquée par la spiculation composée uniquement d'acanthostyles, peut n'être que très lointaine. L'Eponge est vivipare (LISTER, 1900), ce qui confirme son appartenance à la sous-classe Céractinomorphe.

#### b) *Merlia normani*

L'histoire de *Merlia normani* est également très compliquée car KIRKPATRICK a changé d'avis plusieurs fois.

Lors de sa description originale, KIRKPATRICK (1908) place *Merlia* dans les Pharétronides à cause du squelette principal calcaire et d'un spicule en diapason, malgré la présence de spicules siliceux (Madère, 108 m).

Pour WELTNER (1909), repris plus tard par RAUFF (1913), il s'agit encore d'un organisme calcaire (inconnu cette fois) perforé par une Eponge.

KIRKPATRICK considère plus tard (1909 et 1910 d) le triactine en diapason comme étranger ; l'ensemble comprendrait deux organismes différents : une Eponge à squelette calcaire aspéculeux, *Merlia normani*, associée à une Eponge Siliceuse qu'il décrit sous le nom de *Noronha scalariformis*.

En 1911 a, KIRKPATRICK publie une description très détaillée, basée sur de nombreux individus récoltés à Madère entre 108 et 162 m. Il considère cette fois *Merlia normani* comme une Eponge Siliceuse sécrétant elle-même le squelette calcaire grâce au tissu particulier contenu dans les cryptes de ce squelette.

KIRKPATRICK (1912 b et c) reprend enfin la même explication que pour *Astrosclera* : le squelette calcaire serait sécrété par une algue unicellulaire associée à une Eponge Siliceuse ; comme pour *Astrosclera*, aucune preuve n'est fournie.

J'ai signalé, en 1961 (a), *Merlia* en Méditerranée orientale (Matapan, grotte, entre 15 et 35 m, récolte J. LABOREL) ; j'ai depuis retrouvé cette espèce en Méditerranée occidentale (un individu unique, fixé sur la base d'une *Petrobiona*, dans la grotte de Niolon à Marseille), où elle semble très rare.

Le genre *Merlia* est peut-être représenté par une autre espèce dans l'Indopacifique, ainsi que le laisse supposer la trouvaille par DENDY (1921) d'un clavidisque, spicule caractéristique du genre *Merlia*, étranger dans une préparation de *Tedania* ; ce clavidisque est de taille supérieure à ceux de *M. normani*. Signalons enfin que HINDE et HOLMES (1892) ont trouvé des clavidisques dans des dépôts tertiaires de Nouvelle-Zélande.

La spiculation de *Merlia normani*, composée de tylostyles, raphides, trichodragmates, clavidisques et sigmas, est assez particulière, mais conduit à la rapprocher des *Sigmaxinellidae* (LEVI, 1955) si l'on admet, avec KIRKPATRICK (1911 a), que les clavidisques dérivent de sigmas. Elle appartiendrait donc à la sous-classe Tétractinomorphe, alors qu'*Astrosclera* est plutôt à placer dans les Cétractinomorphes ; ces deux Eponges n'ont finalement aucun point commun, car leur squelette principal calcaire est également très différent : celui d'*Astrosclera*, composé d'aragonite, est d'origine intracellulaire ; celui de *Merlia* est, comme chez les *Murrayonidae* *Petrobiona* et *Murrayona*, en calcite et n'est pas fabriqué à l'intérieur des tissus.

### C - CONCLUSIONS

Il existe donc actuellement quelques Eponges hypercalcifiées, soit par soudure des spicules (*Minchinellidae*) soit par construction d'un squelette aspéculeux, ce dernier apparaissant, par deux mécanismes différents, à la fois chez deux Eponges Calcaires parentes, et chez deux Eponges Siliceuses sans lien de parenté. Comme nous le verrons dans le chapitre suivant, c'est une hypercalcification identique, bien plus répandue autrefois, qui a permis la conservation des Pharétronides fossiles. Un fait digne d'attention est la similitude des conditions écologiques dans lesquelles vivent actuellement ces Eponges hypercalcifiées.

#### a) Comparaison écologique

*Merlia normani* a été récoltée en dragages entre 108 et 162 m, à Madère ; en Méditerranée, elle a été récoltée deux fois dans des grottes entre 8 et 25 m, à Niolon sur la base d'un individu de *Petrobiona*, et à Matapan dans une zone un peu plus éclairée.

*Astrosclera willeyana* provient de dragages entre 63 et 180 m ; aux Iles Christmas, les individus signalés par KIRKPATRICK (1910 b) proviennent d'un fragment rocheux remonté par l'ancre après accrochage à 83 m, sur lequel elle voisinait avec *Murrayona phanolepis*, dont les spécimens types proviennent de cette récolte ; ce fragment rocheux est conservé à sec au British Museum, et j'ai pu m'assurer que les deux espèces sont fixées côte à côte sur la même face, mais on ne peut pas préciser s'il s'agit d'une face horizontale ou surplombante. *Astrosclera* est d'autre part

assez commune dans les parties les plus obscures des tunnels sous-récifaux de Tuléar ; il est vraisemblable que *Murrayona*, dont les exigences écologiques sont identiques, y vit aussi, mais elle n'a pas encore été récoltée dans ces zones pratiquement inexplorées (trois plongées de P. VASSEUR).

Les profondeurs de récolte des *Minchinellidae* varient entre 90 et 195-392 m ; les deux *Plectroninia* ont été trouvées sur des fragments rocheux remontés par la drague.

Ces conditions de vie sont tout à fait comparables, sinon identiques : *Petrobiona* vit uniquement dans les grottes obscures, *Merlia* et *Astrosclera* à la fois dans les grottes obscures et sur des substrats durs aux environs de 100 à 200 m, substrats sur lesquels sont localisées *Murrayona* et les *Minchinellidae*. Ceci peut expliquer l'extraordinaire rareté des Pharétronides indopacifiques : il est probable que ces Eponges vivent dans les grottes obscures de ces régions, encore inexplorées, dont elles ne "sortent" qu'à partir d'une centaine de m de profondeur ; même à 80-90 m, elles doivent être encore localisées aux surfaces surplombantes, car, dans quatre cas sur six, elles ont été récoltées parce que la drague ou l'ancre ont remonté un important fragment de substrat.

Pour les Pharétronides fossiles, on a peu de renseignements écologiques. On les considère comme littorales par rapport aux Lithistides et aux Hexactinellides, bien que certaines d'entre elles aient été trouvées associées à des Hexactinellides (HINDE, 1883). Leur abondance peut être prodigieuse dans certains sédiments ("Sponge gravels" de Farringdon, par exemple). Les dépôts dans lesquels elles se trouvent indiquent seulement un caractère littoral.

La grande abondance de ces Eponges dans certains sédiments exclut la possibilité de leur localisation dans les grottes obscures du type méditerranéen. Par contre, il ne serait pas impossible qu'elles aient été localisées dans des grottes récifales comme celles de Tuléar, dans les récifs jurassiques et crétacés ; mais la rareté de leur association, dans les sédiments, avec des Polypiers ou des Spongiaires susceptibles de constituer des récifs rend cette hypothèse peu vraisemblable.

#### b) Interprétation

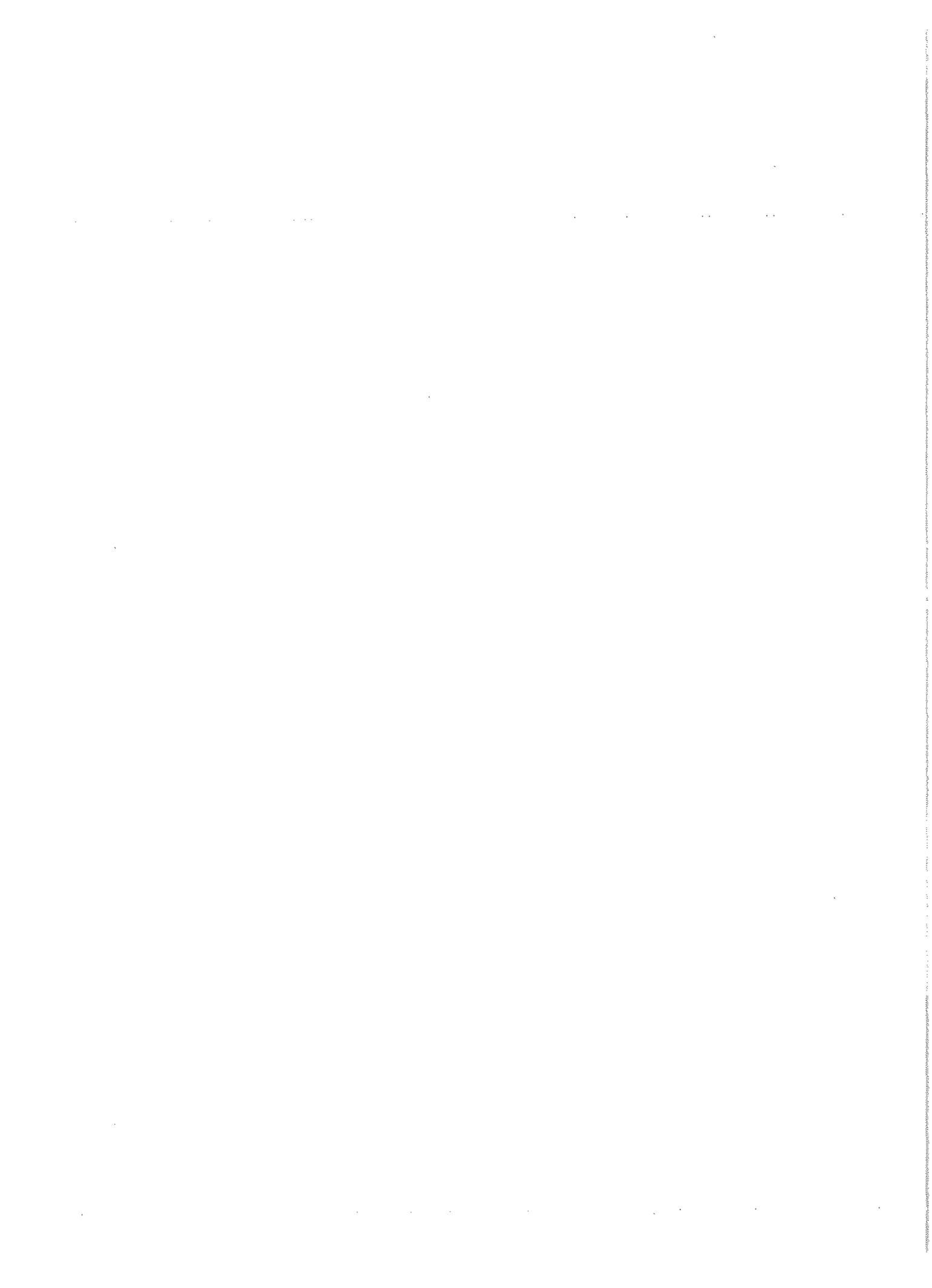
Il est troublant de constater que le remarquable phénomène de convergence que constitue l'hypercalcification, apparue dans des groupes différents d'Eponges, s'accompagne d'une localisation écologique très voisine, sinon identique, tant pour les espèces méditerranéennes et atlantique que pour les espèces indopacifiques. Plusieurs interprétations sont possibles.

On peut d'abord considérer l'hypercalcification comme une adaptation ou une réaction à un facteur abiotique régnant dans les grottes et sur les substrats durs entre 100 et 200 m. Cette explication, qui rend bien compte de l'apparition du squelette dur calcaire dans plusieurs groupes différents, n'est pas satisfaisante. D'une part, l'hypercalcification est apparue en dehors des grottes, puisque les Pharétronides fossiles, déjà fortement calcifiées, n'étaient pas des cavernicoles. D'autre part, on voit mal le rapport entre la présence de ce squelette et la vie dans les grottes ; le rôle de l'obscurité est entièrement hypothétique et d'autant moins vraisemblable que l'hypercalcification s'effectue suivant trois modalités différentes. Le rôle de l'agitation de l'eau a peut-être plus d'importance, et on pourrait interpréter le squelette rigide comme une adaptation à l'agitation violente qui règne dans certaines grottes ; il est certain que *Petrobiona*, sous sa forme encroûtante, est à peu près la seule espèce capable de vivre dans des tunnels très battus, comme la grotte de l'Oule (cf. p. 86) ; à Tuléar, l'eau des tunnels sous-récifaux dans lesquels vit *Astrosclera* est affectée de très violents mouvements de va-et-vient, et les Eponges qui y vivent sont des formes rigides : Lithistides, *Strongylcphora durissima* Dendy (VASSEUR, sous presse ; VACELET et VASSEUR, sous presse). Mais *Petrobiona* ne se développe bien que dans les grottes très calmes, où elle prend la forme dressée ; la forme des Pharétronides fossiles, souvent voisine de celle des *Petrobiona* dressées, indique qu'elles devaient vivre aussi dans des eaux assez peu agitées. D'autre part, bien d'autres biotopes littoraux sont soumis à de violentes actions hydrodynamiques, en particulier les entrées de grottes sous-marines, et l'hypercalcification devrait apparaître chez les Eponges qui y vivent, ce qui n'est pas le cas. En conclusion, l'existence d'un squelette calcaire dur peut permettre la vie de certains Spongiaires dans les grottes obscures très battues, mais on ne peut pas considérer cette formation comme une adaptation aux grottes obscures en général.

En second lieu, on peut envisager une migration des Pharétronides dans les grottes à la fin du Secondaire, ou une survivance dans ce milieu des seules espèces préadaptées ; les cavernes sous-marines joueraient alors un rôle de milieu conservateur, comme les cavernes terrestres qui ont

permis la survie de nombreux types ancestraux. Les Pharétronides actuelles sont effectivement des reliques ; d'autre part, les grottes sous-marines obscures sont, comme les cavernes terrestres, un milieu assez défavorable pour la plupart des espèces, dans lequel des reliques auraient pu être soustraites à la concurrence de nouvelles formes. Mais il faudrait alors considérer le squelette supplémentaire comme un caractère archaïque dans plusieurs groupes d'Eponges très différents ; d'autre part, un parallèle avec la conservation de caractères archaïques chez les cavernicoles terrestres ne peut être établi qu'avec beaucoup de réserves, les grottes sous-marines littorales explorées présentant des conditions moins extrêmes et surtout beaucoup moins stables au cours de longues périodes que les grottes terrestres.

En définitive, le rapport entre l'hypercalcification et la vie dans les grottes sous-marines de ces Eponges actuelles demeure inconnu. Un seul fait apparaît nettement, c'est que l'hypercalcification est apparue en dehors des grottes, et que la localisation actuelle des Eponges hypercalcifiées n'est pas très ancienne ; il semble bien y avoir eu, depuis le Secondaire, une évolution dans les exigences écologiques de ces Eponges. Cette évolution serait-elle liée à des changements des conditions de milieu elles-mêmes, en particulier de la température ? On a vu p. 87 que, pour certaines espèces, la sciaphile semble augmenter lorsque la température est plus faible ; mais cette hypothèse qui a peut-être une part de vérité dans des cas comme ceux de *Petrobiona* et de *Merlia*, est plus douteuse pour les Pharétronides indopacifiques et pour *Astrosclera*, sciaphiles dans des eaux tropicales.



## CHAPITRE VII

### LA STRUCTURE DES PHARÉTRONIDES FOSSILES

Le groupe des Pharétronides a été défini par ZITTEL (1878) pour des Eponges fossiles constituées de fibres de spicules calcaires et dont le système canalifère est creusé dans la masse des fibres anastomosées. ZITTEL (1878) et HINDE (1882) ont montré qu'il s'agissait d'Eponges calcaires à l'origine, et non pas, comme le soutenaient HAECKEL (1872) et SOLLAS (1877) qui déniaient aux fragiles Calcaires toute possibilité de conservation, d'Eponges siliceuses ayant subi une calcification secondaire.

STEINMANN (1882) a proposé ensuite une division des Pharétronides en deux groupes :

- Les Inozoaires, à système aquifère de type probablement leuconoïde, correspondent à la définition de ZITTEL.

- Les Sphinctozoaires, dont le système aquifère serait syconoïde, consistent en une série de chambres communiquant avec l'extérieur par des pores ; les parois des chambres sont constituées de fibres de spicules calcaires ; ce dernier groupe n'est connu qu'à l'état fossile. ZITTEL (1896) sépare plus nettement ces deux groupes, en conservant le nom de Pharétronides pour les Inozoaires, qui constituent un ordre différent de celui des Sphinctozoaires.

La structure et la conservation de ces fossiles ont été très discutées. Les Eponges Calcaires normales, dont les spicules sont réunis par de la mésoglée, sont incapables de se fossiliser, sauf circonstances exceptionnelles, et l'on ne connaît que très peu de fossiles ayant leur type d'organisation (*Leucandra*, *Protosycon* Zittel et *Protoleucon* Bolk.) ; pourtant, ces Eponges primitives existaient certainement en grand nombre en même temps que les Pharétronides, contrairement à l'opinion de ZITTEL (1878), pour qui la rareté des fossiles de Calcaires normales indiquait qu'elles descendaient des Pharétronides. Par contre, les Pharétronides avaient une structure très favorable à la fossilisation, car elles se sont conservées en grand nombre ; plusieurs hypothèses essaient de préciser quelle était cette structure, et en particulier à quoi correspondait, sur le vivant, la "fibre" des fossiles.

#### a) Les hypothèses

1/ STEINMANN (1882), qui pensait d'ailleurs que les Pharétronides n'étaient pas des Eponges, mais une branche éteinte de Coelentérés, a supposé que la fibre était constituée, chez l'animal vivant, de spicules réunis par de la spongine, comme chez les actuelles *Chalinidae*. Cette théorie n'a pas été acceptée, car la spongine se fossilise très mal (très peu d'Eponges Cornées fossiles sont connues), et surtout spongine et spicules calcaires ne vont jamais de pair dans la nature actuelle et il n'y a aucune raison de supposer qu'il en était autrement à d'autres époques.

2/ DUNIKOWSKI (1883) et RAUFF (1893) admettent que les spicules étaient simplement réunis par de la mésoglée, et qu'à la mort de l'Eponge les tissus se sont calcifiés ; la fibre n'aurait pas existé chez l'Eponge vivante, mais serait secondaire et due à la fossilisation. Deux faits plaident en faveur de cette théorie "mésogléenne" : les Pharétronides actuelles *Lelapiidae* ont effectivement des spicules réunis en fibres par de la mésoglée ; ces fibres sont formées par des triactines particuliers, les triactines en diapason, modification spiculaire que l'on a interprétée comme une adaptation à la constitution de fibres ; or on a trouvé des diapasons chez quelques Pharétronides fossiles, ainsi qu'une autre adaptation, le triactine pseudodiactine, à actine impaire vestigiale ("filiform spicule" de HINDE). Aussi cette théorie a-t-elle été généralement acceptée (MORET, 1921 et 1952 ; DE LAUBENFELS, 1955).

En fait, on peut faire de nombreuses et graves objections :

- Malgré leurs fibres de spicules, les *Lelapiidae* actuelles sont aussi fragiles que les Calcaires normales actuelles, et il ne peut être question de leur fossilisation en grand nombre, surtout dans les zones littorales. La mésoglée se décompose très vite à la mort de l'animal, et les spicules sont alors dissociés ; si l'on admet une calcification très rapide de cette mésoglée, elle aurait tout aussi bien pu se produire chez l'ensemble des Eponges Calcaires.

- Les fibres des *Lelapiidae* sont plus minces que celles des fossiles (70 $\mu$  par exemple chez *Lelapia australis* Gray, au lieu de quelques centaines de  $\mu$  chez les fossiles).

- Les fibres des fossiles sont formées le plus souvent par plusieurs catégories spiculaires, parfois disposées sans ordre ; la fibre des *Lelapiidae* ne comprend que des triactines modifiés disposés parallèlement.

3/ DÖDERLEIN (1898) et HINDE (1900) se basent sur l'actuelle *Petrostroma schulzei* Döderlein, dont les spicules sont soudés par un ciment calcaire, pour expliquer la structure et la conservation de certains Pharétronides fossiles. La découverte d'autres *Minchinellidae* actuelles ayant la même structure, la similitude d'organisation de ces Eponges récentes avec certains fossiles particulièrement bien conservés de l'Eocène (*Plectroninia halli* Hinde) ou même du Crétacé (*Porosphaera* Steinmann), le squelette très résistant obtenu par cette soudure, rendent cette explication entièrement satisfaisante, mais pour certains fossiles seulement. En effet, les fibres des *Minchinellidae* actuelles ne contiennent généralement qu'un seul spicule, alors que chez beaucoup de fossiles, les fibres sont plurispiculées ; d'autre part, chez les actuelles, le dépôt de ciment a pour premier effet de constituer des pointes coniques sur les spicules, pointes qui sont réunies ultérieurement par dépôt d'autres couches dans les zones profondes de l'Eponge ; de telles déformations des spicules constitutifs des fibres n'apparaissent pas chez la majorité des Pharétronides fossiles, même bien conservés.

Cette explication est certaine pour les genres *Porosphaera* Steinmann, *Bactronella* Hinde, *Petrostroma* Döderlein et *Plectroninia* Hinde ; d'après HINDE (1900), elle est possible pour quelques fossiles ayant des fibres du type *Setrostomella* Zittel.

4/ WELTER (1911), tenant compte lui aussi d'une Eponge actuelle, suppose que les Pharétronides avaient une structure comparable à celle de *Astrosclera willeyana* ; la fibre des fossiles serait formée, à l'origine, de sphérules calcaires et n'aurait pas une structure spiculaire. Cette hypothèse est très séduisante parce que des Eponges actuelles comme *Astrosclera*, *Nerlia* et les deux *Murrayonidae*, à squelette principal aspicleux, ont une dureté favorable à la fossilisation et peuvent se conserver, même dans des biotopes littoraux, au même titre que des Madréporaires par exemple. Mais deux objections ont été faites :

- WELTNER (1909 et 1910) refuse d'admettre que *Nerlia* et *Astrosclera* sont des organismes bien définis : il s'agirait selon lui de squelettes de Madréporaires ou d'autres organismes calcaires perforés par des Eponges (cf. p. 100 et p. 101). RAUFF (1913) accepte entièrement cette interprétation et l'étend aussi à *Murrayona phanolepis*.

- RAUFF (1913) montre également que cette hypothèse ne peut pas expliquer la présence des spicules dans la fibre des fossiles ; en effet, le réseau calcaire qui aurait donné la fibre est entièrement aspicleux chez ces Eponges actuelles, et les spicules sont, au contraire, dans les tissus vivants situés dans les mailles du réseau.

5/ Reprenant l'hypothèse de WELTER, j'ai montré (VACELET, 1960 b) que l'on pouvait réfuter les objections précédentes : d'une part, il est hors de doute que *Astrosclera*, *Nerlia* et les *Murrayonidae* possèdent un squelette aspicleux bien à elles (le cas d'*Astrosclera* que j'ai considéré comme douteux en 1960 m'apparaît certain maintenant ; même si l'on accepte la théorie de KIRKPATRICK, attribuant le squelette aspicleux à une algue unicellulaire symbiotique, on peut alors l'étendre aux Pharétronides fossiles). D'autre part, la présence de spicules dans les fibres des fossiles, alors que la "fibre" de ces Eponges actuelles est aspicleuse, peut s'expliquer d'une manière très vraisemblable : ce ne serait pas le réseau calcaire primitif qui constituerait la fibre des fossiles, mais un moulage des cavités de ce réseau, cavités originellement occupées par les tissus vivants qui contiennent les spicules. Les spicules de la fibre ne seraient alors que des spicules restés en place dans les cavités au cours de la fossilisation. Le squelette principal aspicleux peut soit s'être conservé en gardant sa structure sphérolithique, soit avoir changé de structure, soit avoir été remplacé par un autre matériel (silice en particulier), soit avoir complètement disparu en laissant le moulage de la structure d'origine.

#### b) Arguments en faveur de l'hypothèse du squelette aspicleux primaire

On peut invoquer plusieurs arguments en faveur de cette théorie :

1/ Le grand nombre de Pharétronides trouvées à l'état fossile indique que leur structure était très favorable à la fossilisation. Parmi les Eponges Siliceuses ne se sont conservées en abondance que les Lithistides et les Hexactinellides Dictyonines, dont les spicules soudés formaient un réseau rigide persistant après la mort. Les squelettes aspicleux calcaires des quatre Eponges actuelles sont comparables, au point de vue rigidité et cohésion, au squelette des Lithistides et des Dictyonines. La grande majorité des Invertébrés fossiles nombreux dans les dépôts sont des organismes ayant eu un squelette rigide et cohérent, le plus souvent calcaire ; il serait bien extraordinaire que les Pharétronides fissent exception.

2/ La conservation des Invertébrés à squelette calcaire rigide s'est faite le plus souvent par un moulage des parties internes, tandis que le squelette lui-même disparaissait ; Lamellibranches, Brachiopodes, etc. ne sont connus, dans la majorité des cas, que par leur moulage. Il n'est donc pas invraisemblable de supposer que certaines des Pharétronides fossiles ont subi ce phénomène ; HINDE (1883) avait remarqué qu'à la différence des Eponges Siliceuses fossiles, aucune Pharétronide n'avait été rencontrée à l'état de moulage : en réalité, la plupart des Pharétronides fossiles sont elles aussi le moulage de la structure d'origine, qui, plus fragile que chez les Lithistides et les Dictyonines, a plus fréquemment disparu.

3/ La forme des "fibres" et l'organisation générale de ce que l'on obtiendrait par moulage de *Murrayona* ou d'*Astrosclera* seraient quasiment identiques à celles de beaucoup de Pharétronides fossiles. Le squelette principal de *Merlia*, en croûte peu épaisse, est moins favorable, ainsi que celui de *Petrobiona*, qui est trop massif ; mais ce dernier est souvent perforé par des Clones qui y creusent des galeries de quelques dixièmes de mm de diamètre (cf. p. 79). Les mailles du réseau d'*Astrosclera* et de *Murrayona* ont des dimensions comparables à celles des fibres des Pharétronides fossiles. La ressemblance de la forme externe de certaines Pharétronides actuelles et fossiles est très frappante ; quelques fossiles présentent même une base de structure plus grossière séparée par des bourrelets annulaires de la partie apicale, tout comme *Petrobiona* ou *Astrosclera*.

4/ Il est plausible que des spicules de l'Eponge soient parfois restés emprisonnés dans les mailles du réseau du squelette principal : *Plectroninia halli* Hinde, de l'Eocène, qui n'a subi aucun moulage et dont les lames minces montrent un aspect identique à celui des *Minchinellidae* actuelles, a conservé des spicules libres dans les mailles du réseau bien longtemps après la mort.

Certains de ces spicules peuvent avoir été siliceux à l'origine, soit qu'il s'agisse d'une "fausse Pharétronide", soit qu'ils aient appartenus à une Eponge perforante ou secondairement installée dans le réseau. De tels spicules siliceux ont été signalés plusieurs fois (par exemple par DUNIKOWSKI (1883), par ZITTEL (1878) ; on a souvent trouvé des tylostyles chez des Sphinctozoaires, cf. p. 108).

Il n'est pas étonnant, dans les conditions où se sont conservés les spicules, qu'ils apparaissent le plus souvent en désordre dans la "fibre". Toutefois, chez certaines fossiles, les spicules ont nettement une orientation parallèle ; d'autre part, les triactines en diapason et les pseudo-diacines indiquent une adaptation des spicules à la formation de fibres, comme chez les *Lelapidae* actuelles. Ces deux faits montrent que, parfois, les spicules étaient groupés en fibres chez l'Eponge vivante ; HINDE (1883) en donne de beaux exemples. Je ne crois pas que cette constatation puisse être opposée à l'hypothèse du moulage ; les *Minchinellidae* et les *Murrayonidae* actuelles ont les spicules en désordre dans les tissus, mais il est possible que certaines fossiles aient eu à la fois un squelette principal rigide et des spicules rangés parallèlement ; les dix Pharétronides actuelles sont des reliques, et ne représentent certainement qu'une partie des types d'organisation qui ont existé.

5/ La structure sphérolithique du squelette principal des *Murrayonidae* et des "fausses Pharétronides" actuelles a été observée chez quelques fossiles particulièrement bien conservés ; les cas les mieux connus sont ceux de *Corynella gracilis* (Münster) et de la Sphinctozoaire *Thaumastocoelia cassiana* Steinmann (cf. p. 108). A l'exception de STEINMANN (1882), les paléontologistes ont considéré cette structure, que l'on rencontre fréquemment chez les Pharétronides du Trias de St Cassian, comme secondaire et due à la fossilisation. Les dimensions remarquablement voisines des sphérolithes des squelettes aspicleux actuels et des sphérolithes des fossiles et leur ressemblance à tous les points de vue, rendent le contraire plus vraisemblable. Le tableau suivant donne les dimensions des sphérolithes de ces Eponges :

<i>Merlia normani</i>	: 40-80 $\mu$
<i>Astrosclera willeyana</i>	: 40-150 $\mu$
<i>Murrayona phanolepis</i>	: 30-60 $\mu$
<i>Petrobiona massiliana</i>	: 80-150 $\mu$
<i>Corynella gracilis</i>	: 80-200 $\mu$
<i>Thaumastocoelia cassiana</i>	: 70-200 $\mu$

La Sphinctozoaire *Thaumastocoelia cassiana* fournit d'autres arguments en faveur de la nature primaire de ses sphérolithes, arguments qui seront donnés au paragraphe suivant.

Parfois cependant, la structure sphérolithique est secondaire ; par exemple, les lames minces de HINDE de *Tremacystia anastomosans* (Parkinson), conservées au British Museum, montrent des sphérolithes qui au lieu d'être externes, comme chez *Thaumastocoelia*, remplissent toute la cavité centrale ; mais il faut remarquer que les sphérolithes sont alors plus petites et ne sont pas rayonnées comme dans les structures primaires. L'ensemble des Pharétronides fossiles de Farringdon et de Warminster, étudiées par HINDE, ont une "fibre" très bien conservée, mais tout ce qui correspondait au squelette aspéculeux a été complètement déformé par recristallisation ou par épigénisation.

En conclusion, les *Murrayonidae* et les *Minchinellidae* actuelles nous offrent très probablement une image proche de ce que furent les Pharétronides fossiles : soit un squelette principal formé de sphérolithes calcaires soudés entre eux, soit un squelette rigide formé de spicules soudés par un ciment calcaire. Bien que les *Lelapiidae* aient probablement existé au Secondaire, elles ne nous ont pas laissé de traces à cause de leur fragilité. Il est possible que certaines Pharétronides fossiles aient été en réalité de "fausses Pharétronides", comme l'actuelle *Astrosclera*.

### c) Les Sphinctozoaires

Le problème de la fossilisation des Sphinctozoaires se pose comme pour les Inozoaires : on les a trouvés en grand nombre dans les sédiments et il ne peut être question de leur attribuer une fibre de spicules réunis par de la mésoglye. D'autre part, les individus de *Thaumastocoelia cassiana* étudiés par STEINMANN (1882) ont conservé une enveloppe de sphérolithes calcaires semblables à ceux des *Murrayonidae* actuelles. Mais l'anatomie de ces Eponges est différente de celle des Inozoaires, et, comme le groupe a entièrement disparu, la reconstitution que l'on peut proposer est nécessairement plus hypothétique.

Le fossile n'est pas ici une masse réticulée, mais une succession de chambres dans les parois desquelles se trouvent les spicules. Le squelette rigide ne pouvait pas être interne, car dans ce cas, les spicules, contenus dans les tissus vivants superficiels, auraient disparu dans tous les cas, n'étant pas retenus dans d'étroits canaux. On doit donc admettre que le squelette dur était externe, et nous connaissons au moins un cas où il a été observé dans cette position, celui de *Thaumastocoelia cassiana* ; les polygones calcaires que STEINMANN (1882) décrit dans la couche externe de ce fossile ont une structure rayonnante et étaient perforés par des Thallophytes (l'interprétation des traces de cet organisme perforant a été contestée par RAUFF (1893) ; mais LISTER (1900), tout en pensant que les sphérolithes étaient dus à la fossilisation, a reconnu la ressemblance de ces traces avec des Champignons perforants actuels) ; enfin, les polygones les plus internes sont un peu plus petits que les externes ; cette couche existait donc chez l'Eponge vivante, et était fabriquée par la zone interne, qui contient les spicules et devait être constituée de tissus vivants. Mais dans la plupart des cas, ce squelette externe a disparu, et seul son moulage subsiste.

Une Eponge du genre *Sollasia* Steinmann, par exemple, devait donc avoir une organisation telle que la représente le schéma fig. 158. Peut-être le squelette rigide ne se limitait pas à la zone externe, mais bordait aussi la cavité centrale. D'autre part, l'existence de cette cavité centrale n'est pas très sûre, et DE LAUBENFELS (1955) pense plutôt qu'il y avait un remplissage complet par les tissus vivants ; le remplissage de la partie centrale par un matériel calcaire ou quartzique différent de celui des zones spiculeuses périphériques indique plutôt qu'il s'agissait d'une cavité, mais ceci reste à préciser, ainsi que les modalités exactes du moulage.

Un problème se pose si l'on admet ce schéma : celui de la croissance de l'organisme, limité par une carapace rigide externe. On peut trouver une explication dans l'anatomie si particulière des Sphinctozoaires : ne pouvant agrandir les chambres, l'Eponge en édifie une série ; ces chambres successives témoigneraient alors de l'existence d'un squelette rigide externe et non pas d'une anatomie syconoïde du système aquifère, anatomie que l'on a parfois, avec beaucoup d'audace, attribuée à ces Eponges.

Cette hypothèse permet aussi d'expliquer l'existence chez quelques Sphinctozoaires de tylostyles, qui étaient très probablement siliceux à l'origine ; ces spicules, toujours arrangés régulièrement, la pointe vers l'intérieur, sont superficiels par rapport aux spicules calcaires (quand ces derniers ont été conservés, ce qui n'est pas toujours le cas) ; parfois ils entourent les pores (*Verticillites helveticae* De Loriol (CARTER, 1883 et 1884) ; *Barroisia anastomans* (Mantell) (RAUFF, 1913) par exemples). Ces tylostyles pourraient très bien indiquer la présence de Cliones qui auraient perforé le squelette externe aspéculeux ; leur arrangement régulier rappelle celui que l'on observe autour des diaphragmes des Cliones actuelles (TOPSENT, 1888).

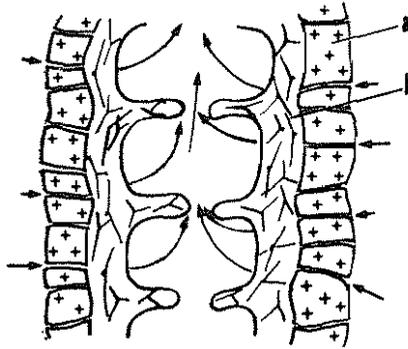


Fig. 158 - Reconstitution hypothétique d'une Sphinctozoaire de type *Sollasia*. a : squelette aspiculeux externe .  
b : tissus vivants et spicules calcaires.

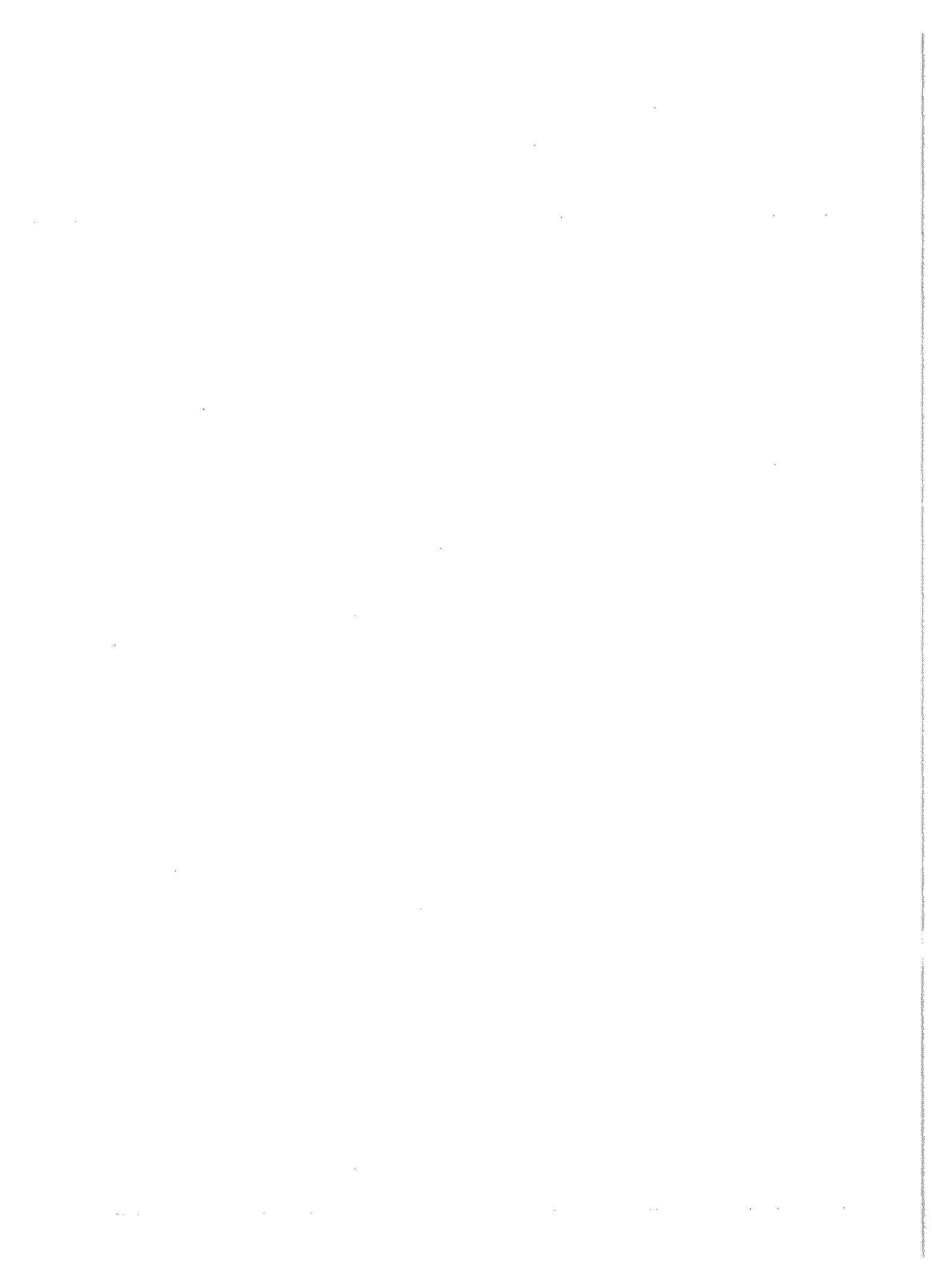
Malgré le caractère nécessairement hypothétique de cette reconstitution, il semble que l'on puisse appliquer la théorie du moulage au problème de la fossilisation des Sphinctozoaires ; mais ici le squelette dur, qui a servi de moule, est externe par rapport aux tissus. L'étude de Sphinctozoaires bien conservées, envisagée sous cet angle, permettra probablement de préciser la structure qu'avaient ces Eponges sur le vivant.

#### d) Rapport des Pharétronides avec les Archéocyathes

On a actuellement tendance à placer les Archéocyathes dans un phylum particulier, après les avoir diversement interprétés et placés dans différents phylums. Cette classification semble justifiée, mais le problème doit être repris en fonction des résultats précédents.

Les arguments que l'on invoque pour les rapprocher des Spongiaires ont été résumés et critiqués par OKULITCH et DE LAUBENFELS (1953) ; or certaines de leurs critiques ne sont pas valables. En effet ces auteurs nient l'existence des Eponges actuelles à squelette aspiculeux supplémentaire, telle que *Astrosclera*, et acceptent l'interprétation de KIRKPATRICK (1912 b) pour qui ce squelette serait dû à une algue. On a vu p. 33 que cette interprétation était très douteuse ; de toute façon, une telle association, qui serait obligatoire et constante à l'heure actuelle, aurait tout aussi bien pu l'être au Cambrien. D'autre part, le cas des Sphinctozoaires montre que ce squelette aspiculeux pouvait être externe et percé de pores.

Toutefois, d'autres arguments avancés par ces auteurs justifient la séparation des Archéocyathes et des Spongiaires : les Archéocyathes n'ont pas de spicules (ce qui pourrait, à la rigueur, s'expliquer par une dissolution due à leur grande ancienneté) ; ils ont une symétrie plus ou moins nette, mais plus générale que chez les Spongiaires ; enfin leur paroi est double dans la majorité des cas, alors que chez les Sphinctozoaires, il n'y aurait qu'une paroi externe. Mais si l'on admet que les Sphinctozoaires avaient une paroi externe primaire, leur ressemblance avec les Archéocyathes apparaît bien plus grande.



## CHAPITRE VIII

### LA CLASSIFICATION DES PHARÉTRONIDES

Les données fournies par les Pharétronides actuelles permettent d'apporter quelques modifications à la classification générale de ce groupe.

Je crois préférable de ne pas séparer Sphinctozoaires et Inozoaires dans deux ordres différents, comme le font ZITTEL (1896), MORET (1952) et DE LAUBENFELS (1955), mais de les conserver à titre de sous-ordres des Pharétronides. Leur organisation est différente, mais on trouve dans les deux cas des triactines modifiés en pseudodiactines, ce qui est un point commun non négligeable. Cette classification a d'autre part l'avantage de séparer plus nettement toutes ces Eponges des Calcaires normales. Les différences du système aquifère, qui serait leuconoïde chez les Inozoaires et syconoïde chez les Sphinctozoaires, ne peuvent pas être retenues, l'anatomie des tissus vivants des Sphinctozoaires étant totalement inconnue. Le rejet du terme *Sphinctozoa* Steinmann par DE LAUBENFELS (1955) et son remplacement par *Thalamida* sont inacceptables, et seule la terminaison doit être modifiée pour éviter un double emploi avec le nom de genre *Sphinctozoa* et la terminaison -zoa qui "seems inappropriate for an ordinal division of the Calcispongia".

Les subdivisions des Inozoaires utilisées par les paléontologistes présentent des inconvénients ; les *Lithoninae* Döderlein et les *Dialytinae* Rauff correspondent respectivement aux actuelles *Minchinellidae* et *Lelapiidae*, mais ces dernières ont une structure non fossilisable. DE LAUBENFELS (1955) a proposé une classification en deux sous-ordres, Chalarines et Stéréines, basée sur le mode d'union des spicules, soudés latéralement ou bout à bout ; cette distinction n'est évidemment pas applicable aux fossiles dont les spicules n'étaient pas soudés ; elle n'est valable que chez les fossiles ayant la même structure que les *Minchinellidae* actuelles, c'est-à-dire les *Lithoninae*, mais il n'y a pas grand intérêt à subdiviser ce petit groupe (DE LAUBENFELS a d'ailleurs placé dans ses Stéréines, à spicules soudés bout à bout, l'ensemble des *Lithoninae*-*Minchinellidae* sans tenir compte du mode d'union des spicules : les *Petrostroma*, par exemple, ont les spicules soudés latéralement et devraient donc être placés dans les Chalarines). Il vaut beaucoup mieux, je crois, utiliser les familles distinguées chez les Pharétronides actuelles : les fossiles seront répartis entre les *Minchinellidae*, à spicules soudés sur le vivant, et les *Murrayonidae*, à squelette principal aspicleux. Peut-être pourra-t-on conserver, à titre de sous-familles, des subdivisions basées sur la forme externe (DE LAUBENFELS) ou sur la structure de la "fibre" (HINDE, 1883). La classification des Sphinctozoaires, qui est un problème paléontologique, ne sera pas envisagée.

#### Classification proposée :

Ordre Pharetronida Zittel (1878) : Eponges Calcaires actuelles et fossiles, possédant soit un squelette aspicleux rigide supplémentaire, soit des spicules réunis en fibres par de la mésoglée ou soudés les uns aux autres par un ciment calcaire. Une catégorie de triactine sagittal présente généralement une modification particulière (diapason, réduction des actines latérales, réduction de l'actine basale).

- Sous-ordre Inozoina Steinmann (1882) (*nom. correct. pro Inozoa*) : Pharétronides non segmentées, à système aquifère probablement toujours leuconoïde.

- Famille *Lelapiidae* Dendy et Row (1913) : Inozoines actuelles, dont le squelette comprend des triactines réunis en fibres par de la mésoglée. Genres *Kebira* Row et *Lelapia* Gray.

- Famille *Minchinellidae* Dendy et Row (1913) : Inozoines actuelles et fossiles dont certains spicules sont soudés, latéralement ou bout à bout, par un ciment calcaire. Genres *Minchinella* Kirkpatrick, *Petrostroma* Döderlein, *Plectroninia* Hinde, *Porosphaera* Steinmann, *Porosphaerella* Welter, *Sagittularia* Welter, *Bactronella* Hinde ....

- Famille *Murrayonidae* Dendy et Row (1913) : Inozoïnes actuelles et fossiles à squelette aspicleux supplémentaire. Genres actuels : *Murrayona* Kirkpatrick et *Petrobiona* Vacelet et Lévi. Genres fossiles : la majeure partie de ceux placés par DE LAUBENFELS (1955) dans son sous-ordre Chalarines (1).

- Sous-ordre *Sphinctozoina* Steinmann (1882) (*nom. correct. pro Sphinctozoa* Steinmann) : Pharétronides segmentées, à système aquifère inconnu, probablement à squelette rigide externe.

L'étude des Pharétronides actuelles a montré (cf. p.100) que la place de cet ordre devait être, du moins provisoirement, dans la sous-classe Calcaronée. Les caractères sur lesquels est basée la classification de BIDDER, adoptée ici, ne sont pas connus chez les fossiles, à l'exception des caractères spiculaires ; or, chez les rares Inozoïnes et Sphinctozoïnes où les triactines sont connus, ils sont toujours à prédominance sagittale, ce qui confirme cette classification.

Il ne faut pas oublier que parmi les fossiles, il y a très probablement des Eponges Siliceuses "fausses Pharétronides" du type *Astrosclera* ou *Nerlia* ; ce type d'Eponge est actuellement très rare, mais a pu être abondant au cours des temps géologiques. Ces Eponges ne peuvent être reconnues que lorsqu'on connaît les spicules du fossile, ce qui est rare. Le cas de *Pharetrospongia strahani* Sollas (1877) est peut-être explicable de cette façon.

-----  
(1) Il est probable qu'un certain nombre d'entre eux devront plutôt être placés dans les *Minchinellidae*, par exemple *Sestrostomella* Zittel et *Tretocalia* Hinde (HINDE, 1900) ; ceci est une question purement paléontologique qui demanderait une révision détaillée des Pharétronides fossiles.

## RÉSUMÉ

1/ L'Eponge Calcaire *Petrobiona massiliana*, relique en Méditerranée du groupe des Pharétronides à répartition mésogéenne, est caractérisée principalement par la présence d'un squelette calcaire massif dans lequel on ne discerne aucune trace de structure spiculaire. Les tissus vivants, contenant des spicules calcaires parmi lesquels des triactines en diapason, se trouvent à la surface de ce squelette, à l'exception de formations mésenchymateuses très particulières, les cordons trabéculaires, qui s'enfoncent dans des canalicules de la masse calcaire.

2/ L'étude histologique permet de reconnaître toutes les catégories cellulaires connues chez les autres Eponges Calcaires, à l'exception des mégacytes. *Petrobiona* se distingue par la grande réduction du mésenchyme et surtout par ses cordons trabéculaires.

Les choanocytes appartiennent au type Calcaroné, à noyau apical. Ils peuvent, comme chez les autres Calcaires, présenter deux modifications principales : les choanocytes vespiformes correspondent sans doute à une dégénérescence particulière ; les choanocytes en sablier, à long prolongement dans lequel migre le noyau, se forment toujours sous l'effet d'une asphyxie. Sous l'effet d'une asphyxie brutale, le noyau peut parfois devenir basal.

Les amoebocytes sont presque toujours en nombre très faible. On peut en distinguer quatre sortes : amoebocytes hyalins, cellule centrale des corbeilles, amoebocytes éosinophiles et phagocytes. Les amoebocytes éosinophiles, inconstants, sont plus nombreux chez les individus en déséquilibre physiologique et chez les jeunes. L'observation de quelques phagocytes permet d'apporter des précisions sur ces cellules très rarement décrites chez les Eponges Calcaires ; il semble que leur apparition dans l'Eponge soit déterminée par un parasite particulier, qui, après absorption par la cellule, se désagrège en petits granules Feulgen positifs.

Les cordons trabéculaires sont constitués d'une seule catégorie de grosses cellules de réserve, thésocytes dont le cytoplasme contient des inclusions glycoprotéiques ; ces inclusions portent souvent un granule basophile, positif à la réaction de Feulgen et probablement constitué d'acide désoxyribonucléique ; cet ADN cytoplasmique ne peut avoir un rôle génétique, et son intervention directe dans le métabolisme de la cellule semble vraisemblable. En hiver, les thésocytes peuvent se disperser dans l'ensemble des tissus, où ils se désagrègent ; leurs inclusions glycoprotéiques sont alors absorbées par les choanocytes. Ces formations sont sans équivalent chez les Eponges Calcaires, mais rappellent dans une certaine mesure les gemmules des Démosponges ; elles ont peut-être un équivalent dans les masses cellulaires de l'Eponge "silico-calcaire" *Merlia normani* ; l'analogie de structure montre un rapport entre ces formations et le squelette aspéculeux de ces deux Eponges : il est probable qu'il s'agit de choanosome partiellement isolé par suite de la croissance du squelette et évoluant alors en tissu de réserve.

3/ Les phénomènes de la reproduction se déroulent suivant le schéma classique chez les Eponges Calcaires ; il y a cependant d'importantes particularités, surtout dans la nutrition de l'ovocyte et de la larve.

La période de reproduction est étalée sur la plus grande partie de l'année.

Le spermatozoïde est transmis à l'ovocyte par l'intermédiaire d'une cellule charriante, dans laquelle il s'est enkysté ; cette pseudofécondation est très précoce chez *Petrobiona*, puisqu'elle se situe au début du grand accroissement de l'ovocyte et non à la fin comme chez la plupart des autres Calcaires. De plus, cellule charriante et spermiokyste restent en place durant tout le grand accroissement et s'hypertrophient considérablement : c'est par leur intermédiaire que sont transmis à l'ovocyte les matériaux nutritifs apportés par des cellules nourricières dérivées de choanocytes ; le noyau de la cellule charriante se transforme en un amas moruliforme très particulier.

La segmentation, normale, conduit à une stomoblastule à flagelles internes ; mais les quatre cellules ectodermiques restent longtemps indifférenciées et ne se divisent pas. Lors du retournement, qui fait passer la surface flagellée à l'extérieur, l'embryon se dévagine dans une corbeille dont les choanocytes ont été progressivement modifiés en cellules nourricières dès le début de la segmentation.

La larve ainsi réalisée est une amphiblastula ; elle se nourrit grâce à des pseudopodes émis par les quatre cellules ectodermiques vers la capsule nourricière, et aussi grâce au passage de ces cellules nourricières dans sa cavité centrale. Tout en poursuivant cette activité trophique, les cellules ectodermiques, dans lesquelles apparaît alors du glycogène, se multiplient et constituent enfin le pôle postérieur de la larve mûre.

4/ Le squelette aspéculeux de *Petrobiona* est souvent perforé par des Clones, dont certaines étaient considérées comme rares. Les tissus vivants de l'Eponge hébergent quelques parasites.

5/ *Petrobiona massiliana* est strictement localisée dans les zones obscures des grottes sous-marines, biotope où elle est très commune. Dans ces zones, la faune sessile subit un appauvrissement très net et compte surtout des espèces à vitalité réduite. Dans la plupart des cas, cet appauvrissement semble en rapport avec l'obscurité ; mais l'influence, directe ou indirecte (effet d'un dépôt d'oxydes de fer et de manganèse sur les substrats), de cette dernière demeure hypothétique.

6/ Un squelette aspéculeux analogue à celui de *Petrobiona* existe chez une autre Pharétronide, *Murayona phanolepis*, et chez deux Démosponges aberrantes, *Merlia normani* et *Astrosclera willeyana*, qui ont à la fois des spicules siliceux et un squelette calcaire. D'autres Pharétronides, les *Minchinellidae*, ont des spicules calcaires cimentés en un réseau solide. Toutes ces Eponges hypercalcifiées semblent plus ou moins strictement localisées aux grottes sous-marines ; cette curieuse convergence est inexplicée.

7/ L'existence d'un squelette aspéculeux calcaire chez ces Eponges permet de comprendre la conservation en grand nombre des Pharétronides fossiles, dont la structure fibreuse demeurerait mal expliquée. La "fibre" correspondrait, non pas à une structure existant chez l'Eponge vivante, mais au moulage des cavités d'un réseau aspéculeux rigide. Cette hypothèse peut s'appliquer à la fossilisation des Sphinctozoaires, Pharétronides segmentées disparues depuis le Crétacé ; mais on doit supposer que chez ces Eponges, le squelette aspéculeux constituait une carapace externe.

8/ Ces données permettent de réviser les grandes lignes de la classification des Pharétronides actuelles et fossiles.

## BIBLIOGRAPHIE

- ABEL (E. F.), 1959 - Zur Kenntnis der marinen Höhlenfauna unter besonderer Berücksichtigung der Anthozoen. (Ergebnisse der Österreichischen Tyrrhenia-Expedition 1952, Teil V). *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 30, Suppl., 1 - 94.
- ANNANDALE (N.), 1915 - Indian boring sponges of the family Clionidae. *Rec. Indian Mus. Calcutta*, 11, 1 - 24.
- BARROIS (C.), 1876 - Mémoire sur l'embryologie de quelques Eponges de la Manche *Ann. Sc. nat.*, 6, 3, 1 - 84.
- BERGMANN (W.), FEENEY (R. J.), 1950 - The isolation of a new thymine pentoside from sponges. *J. Amer. chem. Soc.*, 72, 2 809.
- BERGMANN (W.), FEENEY (R. J.), 1951 - Contribution to the Study of Marine Products. XXXII. The nucleosides of sponges. I. *J. Org. Chem.*, 16, 981 - 987.
- BERGMANN (W.), WATKINS (J. C.), STEMPIEN (M. F.), 1957 - Contribution to the Study of Marine Products. XLV. Sponge Nucleic Acids. *J. Org. Chem.*, 22, 1 308 - 1 313.
- BIDDER (G. P.), 1892 - Note on Excretion in Sponges. *Proc. R. Soc. London*, 51, 474 - 485.
- 1896 - The Collar-cells of Heterocoela. *Quart. J. micr. Sc.*, 38, 9-43 ; pl. II.
- 1898 - The Skeleton and Classification of Calcareous Sponges. *Proc. R. Soc. London*, 64, 61 - 76.
- BURTON (M.), 1963 - *A Revision of the Classification of the Calcareous Sponges* - London, British Museum (Natural History), 693 p.
- CARTER (H. J.), 1883 - On the microscopic Structure of thin Slices of Fossil Calcispongiae. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (5), 12, 26 - 30.
- 1884 - On the *Spongia coriacea* of Montagu, = *Leucosolenia coriacea* Bk., together with a new Variety of *Leucosolenia lacunosa* Bk., elucidating the Spicular Structure of some of the Fossil Calcispongiae ; followed by Illustrations of the Pin-like Spicules of *Verticillites helvetica* De Loriol. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (5), 14, 17 - 29 ; Pl. I.
- CHEVREMONT (M.), BAECKELAND (E), CHEVREMONT-COMHAIRE (S.), 1960 - Contribution à l'étude du métabolisme et de la synthèse cytoplasmique d'acide désoxyribonucléique en culture de tissus. *Bull. Acad. R. Méd. Belge*. VI, 25, 349 - 367.
- COLUSSI (A.), 1958 - Sulla degenerazione di ovociti in *Sycon raphanus* (O. Schmidt) (Calcispongiae). *Annu. Ist. zool. Univ. Napoli*. 10, (1), 1 - 6, Pl. I.
- CORROY (G.), GOUVERNET (C.), CHOUTEAU (J.), SIVIRINE (A.), GILLET (R.), PICARD (J.), 1958 - Les résurgences sous-marines de la région de Cassis. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 55, n° 1 131, 1 - 35.
- COTTE (J.), 1903 - Sur quelques phénomènes dégénératifs, observés chez *Sycandra raphanus*. *C. R. Assoc. Franç. Avanc. Sc.*, 31, 733 - 739.
- DELAGE (Y.), 1892 - Embryogénie des Eponges. Développement postlarvaire des Eponges siliceuses et fibreuses marines et d'eau douce. *Arch. Zool. exp. gén.*, (2), 10, 345 - 498, pl. XIV - XXI.
- DELAGE (Y.), HEROUARD (E.), 1899 - *Traité de Zoologie concrète*. II. Mésozoaires - Spongiaires. Paris, Schleicher Frères, 244 p.

- HORTEGA (P. DEL RIO), FERRER (F.), 1917 - Contribución al conocimiento histológico de las Epongas. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. nat.*, 17, 354 - 394.
- DENDY (A.), 1891 - A Monograph of the Victorian Sponges. I : The Organisation and Classification of the *Calcarea Homocoela*, with Description of the Victorian Species. *Trans. R. Soc. Victoria* 3, 1 - 81, 13 pl.
- 1893 - Studies on the Comparative Anatomy of Sponges. V : Observations on the Structure and Classification of the *Calcarea Heterocoela*. *Quart. J. micr. Sc.* (2), 35, 159 - 257, pl. 10 - 14.
- 1894 - Studies on the Comparative Anatomy of Sponges. VI : On the Anatomy and the Relationships of *Lelapia australis*, a living representative of the fossil Pharetrones. *Quart. J. micr. Sc.*, 36, 127 - 142, pl. XIII.
- 1915 - Observations on the Gametogenesis of *Grantia compressa*. *Quart. J. micr. Sc.*, (n. s.), 60, 313 - 376, pl. 23 - 26.
- 1921 - Report on the Sigmatotetragonida collected by H.M.S. "Sealark" in the Indian Ocean. *Trans. Linn. Soc. London, Zool.*, 18, 1 - 164, 18 pl.
- DENDY (A.), ROW (R.W.), 1913 - The Classification and Phylogeny of the Calcareous Sponges, with a reference List of all the described Species, systematically arranged. *Proc. zool. Soc. London, 1913*, 714 - 813.
- DÖDERLEIN (L.), 1892 - Ueber *Petrostroma schulzei*, n. g., n.sp. der Kalkschwämme. *Verh. deutsch. zool. Ges.*, 2, 143 - 145.
- DÖDERLEIN (L.), 1897 - Ueber die Lithonina, eine neue Gruppe von Kalkschwämmen. *Zool. Jb.*, Abt. Syst., 10, 15 - 32, pl. 2 - 6.
- DUBOSCQ (O.), TUZET (O.) 1936 a - Les amoebocytes et les cellules germinales des Eponges calcaires. *Mém. Mus. Hist. nat. Belg.*, (2), 3, 209 - 226.
- 1936 b - *Topsentella fallax* n. g., n.sp. parasite du mésenchyme de *Sycon raphanus*. *Arch. Zool. exp. gén. N. R.*, 78, 3, 137 - 144.
- 1937 - L'ovogenèse, la fécondation et les premiers stades du développement des Eponges calcaires. *Arch. Zool. exp. gén.*, 79, 2, 157 - 316, pl. 6 - 19.
- 1939 - Les diverses formes des Choanocytes des Eponges calcaires hétérocoeles et leur signification. *Arch. Zool. exp. gén.*, 80, 5, 353 - 388, pl. 9 - 10.
- 1941 - Sur les cellules en croix des *Sycon* (*Sycon ciliatum* Fabr., *Sycon coronatum* Ellis et Sol., *Sycon elegans* Bower.) et leur signification. *Arch. Zool. exp. gén., N. R.*, 81, 4, 151 - 163.
- 1942 - Recherches complémentaires sur l'ovogenèse, la fécondation et les premiers stades du développement des éponges calcaires. *Arch. Zool. exp. gén.*, 81, 5, 395 - 466, pl. 14 - 16.
- 1944 - L'ovogenèse, la fécondation et les premiers stades du développement du *Sycon elegans* Bower. *Arch. Zool. exp. gén.*, 83, 4, 445 - 459, pl. 24 et 25.
- DUNIKOWSKI (E. von), 1883 - Die Pharetronen aus dem Cenoman von Essen und die systematische Stellung der Pharetronen. *Palaeontographica*, 29, 3, 281 - 324, pl. 37 - 40.
- FAURE-FREMIET (E.), 1931 - Etude histologique de *Ficulina ficus* L. (Demospongia). *Arch. Anat. micr.*, 27, 421 - 448.
- GABE (M.), 1962 - Résultats de l'histochimie des polysaccharides : Invertébrés. In : GRAUMANN (W.), NEUMANN (K.), 1962 - *Handbuch der Histochemie* - Stuttgart, Fisher.
- GATENBY (J.B.), 1920 a - The germ-cells, fertilization and early development of *Grantia* (*Sycon*) *compressa*. *J. Linn. Soc. Zool.*, 34, 261 - 297, pl. 19 - 23.
- 1920 b - Further notes on the oogenesis and fertilization of *Grantia compressa*. *J. R. Micr. Soc.*, (2), 40, 277 - 282, pl. 5.
- 1927 - Further notes on the gametogenesis and fertilization of Sponges. *Quart. J. Micr. Sc.*, 71, 2, 173 - 188, pl. 19 - 21.

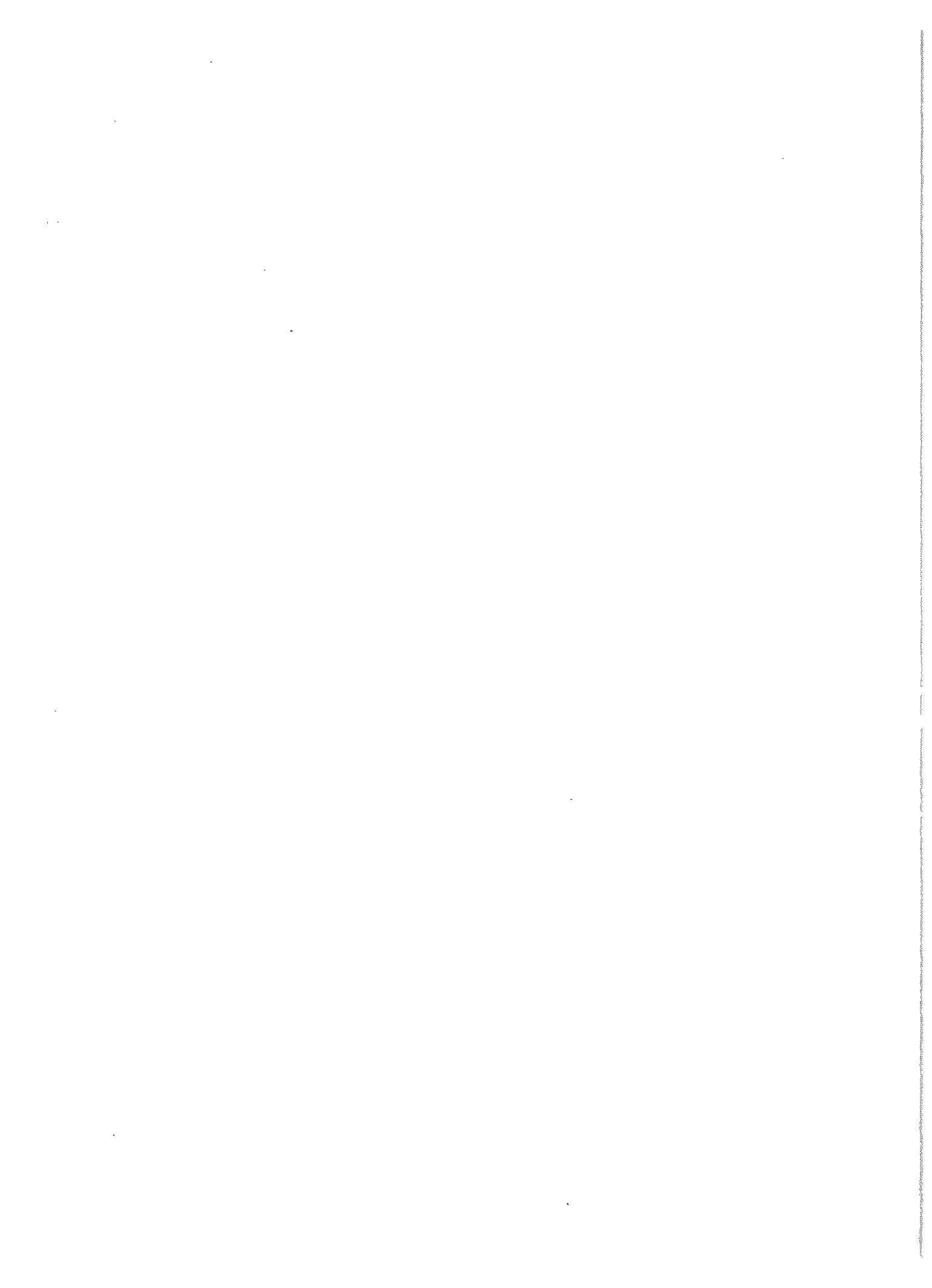
- GRAHAM (J. W.), COOPER (S. C.), 1959 - Biological origin of Manganese-rich deposits on the Seafloor. *Nature*, London, 183, 1 050 - 51.
- GRAY (J. E.), 1867 - Notes on the arrangement of Sponges, with the description of some new genera. *Proc. zool. Soc. London*, 492 - 558, pl. 17 - 18.
- GROSS (J.), SOKAL (Z.), ROUGVIE (M.), 1956 - Structural and chemical studies on the connective tissue of marine Sponges. *J. Histochem. Cytochem.*, 4, 227 - 246.
- HAECKEL (E.), 1871 - Ueber die sexuelle Fortpflanzung und das natürliche System der Schwämme. *Jena. Z.*, 6, 641 - 651.
- 1872 - *Die Kalkschwämme* - Berlin - T. 1, 418 p.; T. 2, 484 p.; T. 3, 60 pl.
- HARTMAN (W. D.), 1958 - A re-examination of Bidder's classification of the Calcarea. *System. Zool.*, 7, 3, 97 - 110.
- HERLANT-MEEWIS (H.), 1948 - La gemmulation chez *Suberites domuncula* (Olivi) Nardo. *Arch. Anat. micr. Morph. exp.*, 37, 4, 289 - 322.
- 1949 - Contribution à l'étude histologique des Spongiaires. *Ann. Soc. zool. Belg.*, 79, 5 - 36.
- HINDE (G. J.), 1882 - Notes on fossil Calcispongiae, with descriptions of new species. *Ann. Mag. nat. Hist.* (5), 10, 185 - 205, pl. 10 - 12.
- 1883 - *Catalogue of the fossil Sponges in the Geological Department of the British Museum*. - London. - VIII - 248 p., 38 pl.
- 1900 - On some remarkable Calcisponges from the Eocene strata of Victoria (Australia). *Quart. J. geol. Soc.*, 56, 50 - 66, pl. 3 - 5.
- HINDE (G. J.), HOLMES (W. M.), 1892 - On the Sponge-Remains in the Lower Tertiary strata near Oamaru, Otago, New Zealand. *J. Linn. Soc. London*, 24, 117 - 262, pl. 7 - 15.
- HOZAWA (S.), 1923 - On a new genus of calcareous Sponge. *Annot. zool. jap.*, 10, 18, 183 - 190, I pl.
- 1929 - Studies on the calcareous sponges of Japan. *J. Fac. Sc. Univ. Tokyo. Zool.* 1, 277 - 389, 12 pl.
- JENKIN (C. F.), 1908 - Porifera. III, Calcarea. *National Antarcti Exped. (Nat. Hist.)*, London, 4, 49 p., 12 pl.
- JONES (W. C.), 1956 - Colloidal Properties of the Mesoglea in Species of *Leucosolenia*. *Quart. J. Micr. Sc.*, 97, (2), 269 - 285.
- 1962 - Is there a nervous system in Sponges? *Biol. Rev.*, 37, 1 - 50.
- JÖRGENSEN (M.), 1910 - Beiträge zur Kenntnis der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen (Syconen). *Arch. Zellforsch.*, 4, 163 - 242, pl. 11 - 14.
- KIRKPATRICK (R.), 1900 - Description of Sponges from Funafuti. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (7), 6, 345 - 362.
- 1908 - On two new Genera of recent Pharetronid Sponges. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (8), 2, 503 - 514, pl. 13 - 15.
- 1909 - Notes on *Merlia normani*, Kirk. *Ann. Mag. nat. Hist.* (8), 4, 42 - 48.
- 1910 a - On a remarkable Pharetronid Sponge from Christmas Island. *Proc. R. Soc. London*, 83, 124 - 133, pl. 10 - 11.
- 1910 b - On the affinities of *Astrosclera willeyana*, Lister. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (8), , 380 - 383, pl. II.
- 1910 c - A Sponge with a siliceous and calcareous skeleton. *Nature*, London, 83, 338.
- 1910 d - Further notes on *Merlia normani*, Kirkp. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (8), 5, 288 - 291.
- 1911 a - On *Merlia normani*, a Sponge with a siliceous and calcareous skeleton. *Quart. J. Micr. Sc.*, 56, 657 - 702, pl. 32 - 38.

- 1911 b - On a new Lithonine Sponge from Christmas Island. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (8), 8, 177 - 179.
- 1912 a - Note on *Astrosclera willeyana* Lister. *Proc. R. Soc. London*, (B), 84, 579 - 580.
- 1912 b - Note on *Merlia normani* and the "Monticuliporas". *Proc. R. Soc. London*, 85, 562 - 563.
- 1912 c - *Merlia normani* and its relation to certain palaeozoic fossils. *Nature, London*, 89, 502 - 503.
- LABOREL (J.), 1960 - Contribution à l'étude directe des peuplements benthiques sciaphiles sur substrats rocheux en Méditerranée. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 33, (Bull. 20), 117 - 173.
- LABOREL (J.), VACELET (J.), 1958 - Etude des peuplements d'une grotte sous-marine du golfe de Marseille. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 55, n° 1 120, 20 p.
- LABOREL (J.), VACELET (J.), 1959 - Les grottes sous-marines obscures en Méditerranée. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 248, 2 619 - 2 621.
- LAUBENFELS (M.W. de), 1936 - A discussion of the Sponge fauna of the Dry Tortugas in particular and the West Indies in general, with material for a revision of the families and orders of the Porifera. *Pap. Tortugas Lab.*, 30, 1 - 225, 22 pl.
- 1950 - An ecological discussion of the Sponges of the Bermuda. *Trans. zool. Soc. London*, 27, 155 - 201.
- 1955 - Porifera : In : MOORE (R.C.) - *Treatise on Invertebrate Paleontology* - University of Kansas Press - E 21 - E 122.
- LENDENFELD (R. von), 1889 - Experimentelle Untersuchungen über die Physiologie der Spongien. *Z. wiss. Zool.* 48, 406 - 700, pp. 26 - 40.
- LEUCHTENBERGER (C.), SCHRADER (F.), 1952 - Variation in the amount of desoxyribose nucleic acid (DNA) in cells of the same tissue and its correlation with secretory function. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S.*, 38, 99 - 105.
- LEVEAUX (M.), 1939 - La formation des gemmules chez les Spongillidae. *Ann. Soc. R. zool. Belg.*, 70, 53 - 96.
- LEVI (C.), 1955 - Les Clavaxinellides. (Démospouges Tétractinomorphes). *Arch. Zool. exp. gén.*, 92, N.R., 78 - 87.
- 1956 - Etude des *Halisarca* de Roscoff. Embryologie et systématique des Démospouges. *Arch. Zool. exp. gén.*, 93, I, 1 - 181.
- 1960 - Reconstitution du squelette de l'éponge *Ophlitaspongia seriata* (Grant) à partir de suspensions cellulaires. *Cahiers Biol. Mar.*, 1, 353 - 358, 2 pl.
- LISON (L.), 1960 - *Histochimie et cytochimie animales. Principes et méthodes* - Gauthier-Villars, Paris 3° éd. - 2 vol., 842 p.
- LISTER (J.J.), 1900 - *Astrosclera willeyana*, the type of a new family of Sponges. *Willey's Zoological results*, 4, 459 - 482, pl. 45 - 48.
- LUTFY (R.G.), 1957 a - On the origin of the so-called mesoblast cells in the amphiblastula larva of the calcareous sponges. *Cellule*, 58, 231 - 236, 1 pl.
- 1957 b - On the placental membrane of calcareous sponges. *Cellule*, 58, 239 - 246.
- 1960 - Histochemical studies on glycogen in the cells of the freshwater sponge *Ephydatia fluviatilis*. *Cellule*, 61, 145 - 149, 1 pl.
- MORET (L.), 1921 - Révision du genre *Jereica* Zittel (éponge Lithistide crétacée). Sur le tissu fibreux des Rhizomorines et des Pharétrones. *Bull. Soc. géol. France*, (4), 21, 125 - 151, 2 pl.
- 1952 - Spongiaires. In : PIVETEAU (J.), *Traité de Paléontologie* - Paris, Masson - 1, 330 - 374.
- NIGRELLI (R.F.), STEMPIEN (M.F.), 1963 - The possible presence of an abnormal nucleic acid in the Sponge *Cryptotethya crypta*. *J. Histochem. Cytochem.*, 11, n° 3, 395 - 400.

- OKULITCH (V. J.), DE LAUBENFELS (M. W.), 1953 - The systematic position of Archaeocyatha (Pleospoges) *J. Paleont.*, 27, 3, 481 - 485.
- ORTON (J. H.), 1913 - On a habitat of a marine Amoeba. *Nature, London*, 92, 371 - 372.
- PAVANS DE CECCATY (M.), 1955 - Le système nerveux des Eponges calcaires et siliceuses. *Ann. Sci. nat. Zool.*, (II), 17, 14, 206 - 288, 2 pl.  
 - 1962 - Système nerveux et intégration chez les Spongiaires. *Ann. Sci. nat. Zool.*, (12), 4, 127 - 137.
- PAVANS DE CECCATY (M.), THINEY (Y.), 1963 - Microscopie électronique de la fibrogenèse cellulaire du collagène, chez l'Eponge siliceuse *Tethya lyncurium* LK. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 256, 5 406 - 8.
- PEARSE (A. G. E.), 1960 - *Histochemistry, theoretical and applied* - Boston - Little, Brown & C°.
- PERES (J. M.), 1959 - Deux plongées au large du Japon avec le bathyscaphe français F.N.R.S. III. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 56, n° 1 134, 28 p.  
 - 1961 - *Océanographie biologique et biologie marine. I : la vie benthique* - Paris, Presses universitaires de France - VIII - 541 p.
- POLEJAEFF (N.), 1882 - Ueber das Sperma und die Spermatogenese bei *Sycandra raphanus* Hckl. *Anz. K. Akad. Wiss. Wien, Math. - nat. Cl.*, 25, 237 - 238.  
 - 1883 - Ueber das Sperma und die Spermatogenese bei *Sycandra raphanus* Haeckel. *Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien.*, 86, I, pp. 276 - 298, 2 pl.
- POURBAIX (N.), 1933 - Mécanisme de la nutrition chez les Spongiillidae. *Ann. Soc. zool. Belg.*, 64, 11 - 20, 1 pl.  
 - 1935 - Formation histochimique de gemmules d'Eponges. *Ann. Soc. zool. Belg.*, 66, 33 - 37.
- PRENANT (M.), 1925 - Observations sur les porocytes de *Clathrina coriacea* Mont. *Trav. Sta. Zool. Wimereux*, 9, 198 - 204.
- RASMONT (R.), 1959 - L'ultrastructure des choanocytes d'éponges. *Ann. Sci. nat. Zool.*, (12), 1, n° 2, 253 - 263.  
 - 1961 - Physiologie de la reproduction asexuée des Spongiillides. *Bull. Soc. zool. France*, 86, n° 5, 630 - 645.
- RAUF (H.), 1893 - Palaeopongologie. *Palaeontographica.*, 40, 233 - 346.  
 - 1913 - *Barroisia* und die Pharetronenfrage. *Palaeontol. Z.* I, 74-144, 2 pl.
- RAVEN (C. P.), 1961 - *Oogenesis: the storage of developmental information* - Oxford, London, New York, Paris, Pergamon Press - 274 p.
- RILEY (J. P.), SINHASANI (P.), 1958 - Chemical composition of three Manganese nodules from the Pacific Ocean. *J. Mar. Res.*, 17, 466 - 482.
- ROW (R. W. H.), 1909 - Report on the Sponges collected by Mr Cyril Crossland in 1904 - 5. Part I. Calcareous. (XIII - th report on the marine biology of the Sudanese Red Sea). *J. Linn. Soc. London.*, 31, 182 - 214, pl. 19 - 20.
- SAEDELEER (H. de), 1929 - Recherches sur les choanocytes ; l'origine des Spongiaires (note préliminaire). *Ann. Soc. zool. Belg.*, 60, 16 - 21.
- SARA (M.), 1951 - Sulla variabilità dei caratteri tassonomici e significato della specie nelle Calcispongie. *Annu. Ist. zool. Univ. Napoli.* 3, 5, 1 - 6.  
 - 1955 a - Osservazioni sugli amebociti eosinofili di *Cathrina* e *Leucosolenia* (Calcispongiae) e sulla loro colorazione vitale con blù trypan. *Boll. Zool.*, 22, 43 - 50.  
 - 1955 b - La nutrizione dell'ovocita in Calcispongie Omoceli. *Annu. Ist. zool. Univ. Napoli*, 7, 1 - 30.  
 - 1961 - La fauna di Poriferi delle grotte delle isole Tremiti. Studio ecologico e sistematico. *Arch. Zool. ital.*, 46, 1 - 59, 2 pl.  
 - 1963 - Una nuova specie di Faretronidi (*Petrobiona incrustans*) dal Mediterraneo e considerazioni sulla sistematica delle Calcispongie. *Monit. zool. ital.*, 70 - 71, 229 - 237, 1 pl.

- SCHULZE (F. E.), 1875 - Ueber den Bau und die Entwicklung von *Sycandra raphanus* Haeckel. *Z. Wiss. Zool.*, 25, suppl., 247 - 280, pl. 18 - 21.
- SOLLAS (W. J.), 1877 - On Pharetronia strahani, Sollas, a fossil Holoraphidote Sponge from the Cambridge "Coprolithe" Bed. *Quart. J. geol. Soc. London*, 33, 242 - 255, pl. 11.
- 1888 - Report on the Tetractinellida collected by H. M. S. Challenger, during the years 1873 - 1876. *Rep. Challenger, Zool.*, 25, I - CLXVI, 1 - 458, 44 pl.
- STEINMANN (G.), 1882 - Pharetronen-Studien. *N. Jb. Miner. Geol. Paläont.*, 2, 139 - 191, pl. 6 - 9.
- TOPSENT (E.), 1888 - Contribution à l'étude des Clionides. *Arch. Zool. exp. gén.*, (2), 5 bis, suppl., 1 - 165, pl. 1 - 7.
- 1892 - Notes histologiques au sujet de *Leucosolenia coriacea* (Mont.), Bwk. *Bull. Soc. zool. France.*, 17, 125 - 129.
- 1900 - Etude monographique des Spongiaires de France. III, Monaxonida (Hadromerina). *Arch. Zool. exp. gén.*, (3), 8, 1 - 331, pl. 1 - 8.
- 1932 - Note sur les Clionides. *Arch. zool. exp. gén.*, 47, 549 - 579.
- TUZET (O.), 1947 - L'ovogenèse et la fécondation de l'éponge calcaire *Leucosolenia (Clathrina) coriacea* Mont. et de l'éponge siliceuse *Rentiera elegans* Bow. *Arch. Zool. exp. gén.*, 85, 127 - 148, 2 pl.
- 1948 - Les premiers stades du développement de *Leucosolenia botryoides* Ellis et Solander et de *Clathrina (Leucosolenia) coriacea* Mont. *Ann. Sci. nat.* (11), 10, 103 - 114.
- TUZET (O.), PAVANS DE CECCATY (M.), 1955 - La mobilisation en amœbocytes des cellules des *Halysarca* (éponges siliceuses). Les polyblastes chez les éponges. *C. R. Soc. Biol.*, 149, 799 - 801.
- TUZET (O.), PAVANS DE CECCATY (M.), 1958 - La spermatogenèse, l'ovogenèse, la fécondation et les premiers stades du développement d'*Hippospongia communis* Lmk. (= *H. equina* O.S.). *Bull. Biol.*, 92, 4, 331 - 348.
- VACELET (J.), 1959 - Répartition générale des Eponges et systématique des Eponges cornées de la région de Marseille et de quelques stations méditerranéennes. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 26, (bull. 16), 39 - 101, 3 pl.
- 1960 a - Les choanocytes et la larve de *Petrobiona massiliana* Vacelet et Lévi 1958, Eponge Pharétronide méditerranéenne. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 251, 2 405 - 7.
- 1960 b - Interprétation nouvelle de la fibre des Eponges Pharétronides (*Calcispongia*) fossiles d'après les Pharétronides actuelles. *N. Jb. Paläont., Mh.*, 10, 433 - 439.
- 1961 a - Quelques Eponges remarquables de Méditerranée. *Rec. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 25, 3, 351 - 354.
- 1961 b - The Order Pharetronida in Hartman's Classification of the *Calcarea*. *Syst. Zool.*, 10, 1, 45 - 47.
- 1962 - Existence de formation de réserve chez une Eponge calcaire Pharétronide. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 254, 2 425 - 6.
- sous presse - Acide désoxyribonucléique dans le cytoplasme de cellules à réserves d'une Eponge calcaire Pharétronide. *Arch. Anat. micr. Morph. exp.*
- VACELET (J.), LEVI (C.), 1958 - Un cas de survivance, en Méditerranée, du groupe d'Eponges fossiles des Pharétronides. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 246, 318 - 320.
- VACELET (J.), VASSEUR (P.), sous presse - Spongiaires des grottes et surplombs des récifs de TULEAR (MADAGASCAR). *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume, suppl.*
- VASSEUR (P.), sous presse - Contribution à l'étude bionomique des peuplements sciaphiles infralittoraux de substrat dur dans les récifs de Tuléar (Madagascar). *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume, suppl.*
- VOLKONSKY (M.), 1929 - Les grains des porocytes et des cellules sphéruleuses de l'ascon *Clathrina coriacea* (Mont.). *Bull. Soc. zool. France*, 54, 380 - 385.
- WELTER (O. A.), 1911 - Die Pharetronen aus dem Essener Grünsand. *Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl.*, 67, 1 - 82.

- WELTNER (W.), 1909 - Ist *Merlia normani* Kirkp. ein Schwamm ? *Arch. Naturgesch.* 75, 139 - 141.  
- 1910 - Ist *Astrosclera willeyana*, Lister, eine Spongie ? *Arch. Naturgesch.* 76, 128 - 134.
- ZITTEL (K.A.), 1878 - Studien über fossile Spongien. 3 te Abt. Monactinellidae, Tetractinellidae und Calcispongiae. *Abh. K. Bayer. Akad. München*, 13, 91 - 148 (1 - 48), pl. 11 et 12.  
- 1883 - *Traité de Paléontologie*, trad. BARROIS - Paris, O. DOIN - 764 p.

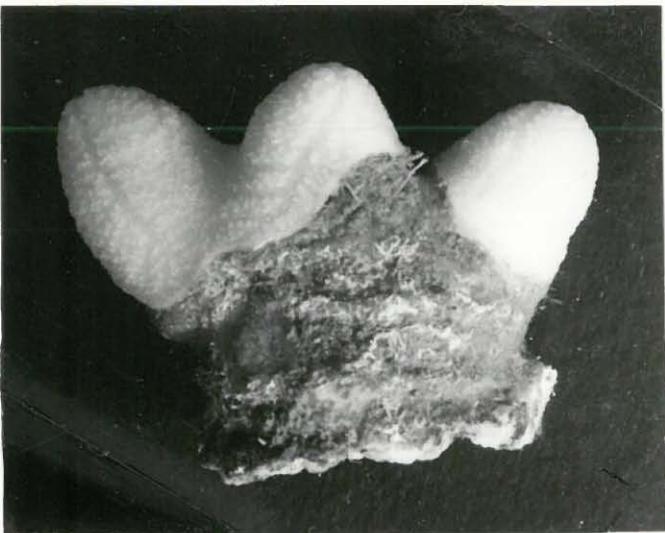


## SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION.....	5
MATERIEL ET TECHNIQUES.....	7
PREMIERE PARTIE : ETUDE DE <i>PETROBIONA MASSILIANA</i>	
CHAPITRE I - DESCRIPTION MOPHOLOGIQUE	
A - Forme et Dimensions.....	11
B - Couleur, Consistance, Surface et Ouvertures.....	12
C - Squelette.....	12
a) Les spicules.....	12
b) Le squelette principal.....	14
CHAPITRE II - ANATOMIE ET HISTOLOGIE	
A - Description Anatomique.....	17
B - Les Choanocytes.....	17
a) Les choanocytes normaux.....	17
b) Les choanocytes modifiés.....	20
1 - Membrane de Sollas.....	20
2 - Les choanocytes vespiformes.....	20
3 - Les choanocytes en sablier.....	21
C - L'ecto-mésenchyme.....	24
a) Les amoebocytes.....	24
1 - Les amoebocytes hyalins.....	24
2 - Les cellules centrales des corbeilles.....	25
3 - Les phagocytes.....	26
4 - Les amoebocytes éosinophiles.....	29
b) Les collencytes et la mésoglée.....	32
c) Les pinacocytes.....	32
d) Les scléroblastes.....	33
e) Les cordons trabéculaires ; les thésocytes.....	34
1 - Morphologie.....	34
2 - Histologie.....	34
1 - Caractères cytologiques.....	34
2 - Description histologique.....	37
3 - Conclusions.....	40

	Pages
<b>CHAPITRE III - REPRODUCTION</b>	
I - INTRODUCTION.....	43
II - OVOGENESE ET DEVELOPPEMENT.....	44
A - Généralités.....	44
a) Période de reproduction.....	44
b) Richesse en éléments sexuels ; localisation.....	44
c) Durée des différents stades.....	45
B - Les premières stades de l'ovogenèse.....	45
a) Les ovogonies.....	45
b) Le petit accroissement de l'ovocyte.....	47
C - La capture du spermatozoïde et la cellule charriante.....	47
D - Le grand accroissement de l'ovocyte et la fécondation.....	48
a) La capture de la cellule charriante et la pseudofécondation.....	48
b) La formation du complexe de l'ovocyte.....	51
c) L'ovocyte à amas moruliforme.....	55
d) La fin de la nutrition de l'ovocyte.....	55
E - Le développement de l'embryon.....	58
a) La segmentation.....	58
b) La stomoblastule.....	60
1 - La jeune stomoblastule.....	60
2 - La différenciation des feuilletts et la poussée des flagelles.....	60
c) Le retournement.....	64
d) L'amphiblastule.....	64
1 - La jeune amphiblastule après le retournement.....	64
2 - La nutrition de l'amphiblastule.....	66
3 - L'étalement des cellules ectodermiques.....	67
4 - L'amphiblastule mûre.....	69
III - DISCUSSION ET CONCLUSIONS.....	73
A - Lignée germinale et ovogonies.....	73
B - Fécondation et développement de l'ovocyte.....	73
C - Le développement de l'embryon.....	75
D - La polarité de l'ovocyte.....	76
E - Conclusions.....	76
<b>CHAPITRE IV - PARASITES ET EPIZOAIRES.</b>	
A - Les parasites.....	79
a) Organismes perforants.....	79
b) Autres parasites.....	80
B - Les épizoaires.....	81
<b>CHAPITRE V - REPARTITION GEOGRAPHIQUE - CARACTERES ECOLOGIQUES.</b>	
A - Localisation des récoltes. Extension géographique.....	83
B - Conditions de vie. Les grottes sous-marines obscures.....	85
a) Topographie.....	85
b) Les principaux facteurs abiotiques.....	85

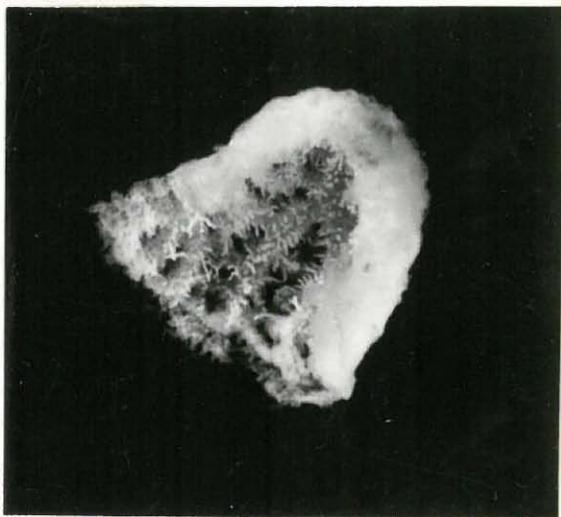
	Pages
1 - La lumière.....	85
2 - Les facteurs hydrodynamiques.....	86
3 - Autres facteurs.....	87
c) Le peuplement.....	87
1 - L'appauvrissement quantitatif.....	87
2 - Etude qualitative.....	87
3 - Les causes de l'appauvrissement.....	90
d) Conclusions.....	92
DEUXIEME PARTIE - RELATIONS DE <i>PETROBIONA MASSILIANA</i> AVEC QUELQUES EPONGES ACTUELLES ET FOSSILES.	
CHAPITRE VI - LES PHARETRONIDES ACTUELLES	
A - Les pharétronides "vraies".....	97
a) Les <i>Lelapidae</i> .....	97
b) Les <i>Minchinellidae</i> .....	98
c) Les <i>Murrayonidae</i> .....	98
B - Les "fausses pharétronides".....	100
a) <i>Astrosclera willeyana</i> Lister.....	100
b) <i>Merlia normani</i> Kirkpatrick.....	101
C - Conclusions.....	101
a) Comparaison écologique.....	101
b) Interprétation.....	102
CHAPITRE VII - LA STRUCTURE DES PHARETRONIDES FOSSILES	
a) Les hypothèses.....	105
b) Arguments en faveur de l'hypothèse du squelette aspéculeux primaire.....	106
c) Les Sphinctozoaires.....	108
d) Rapports des Pharétronides avec les Archéocyathes.....	109
CHAPITRE VIII - LA CLASSIFICATION DES PHARETRONIDES	
RESUME.....	113
BIBLIOGRAPHIE.....	115



159



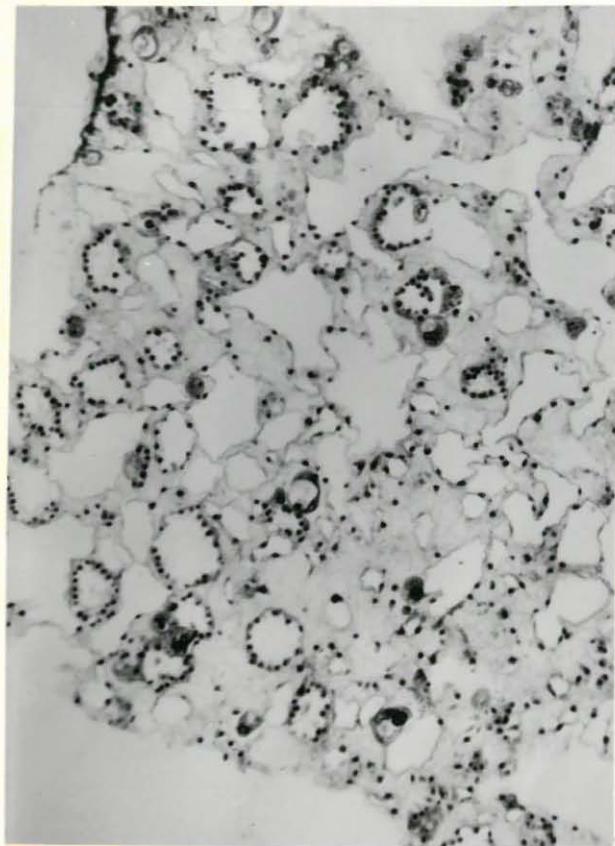
160



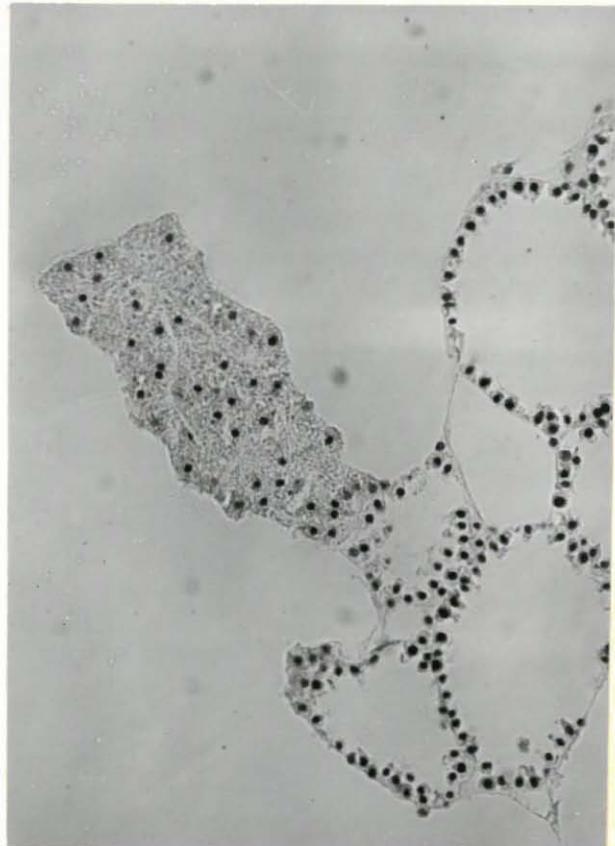
162



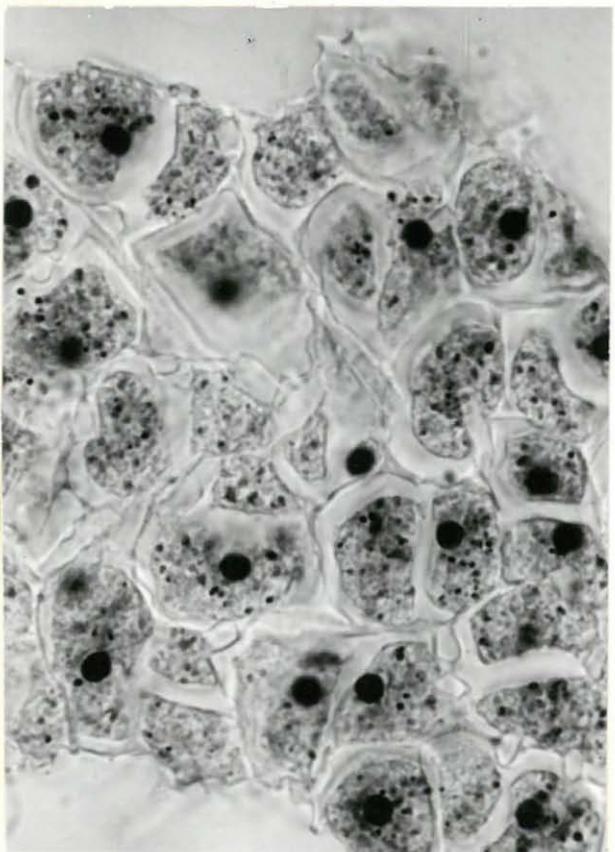
161



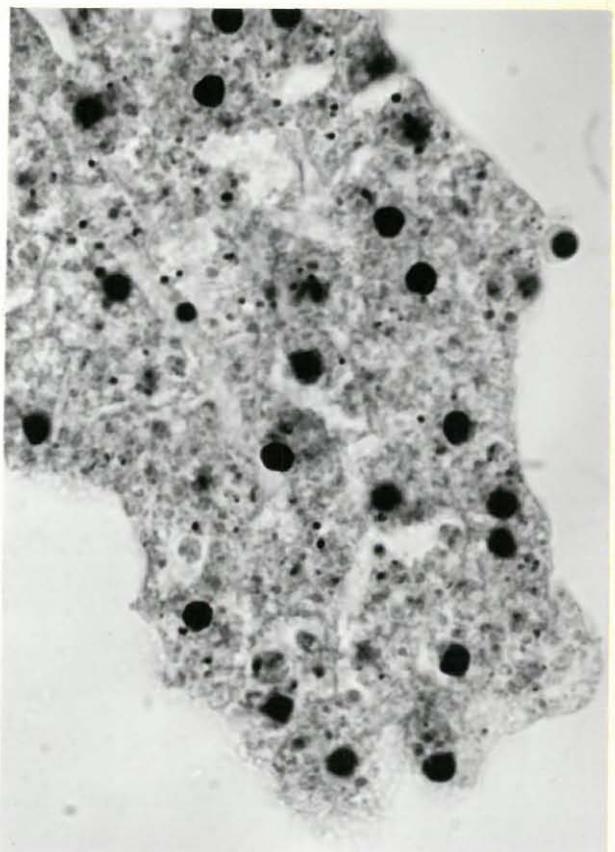
163



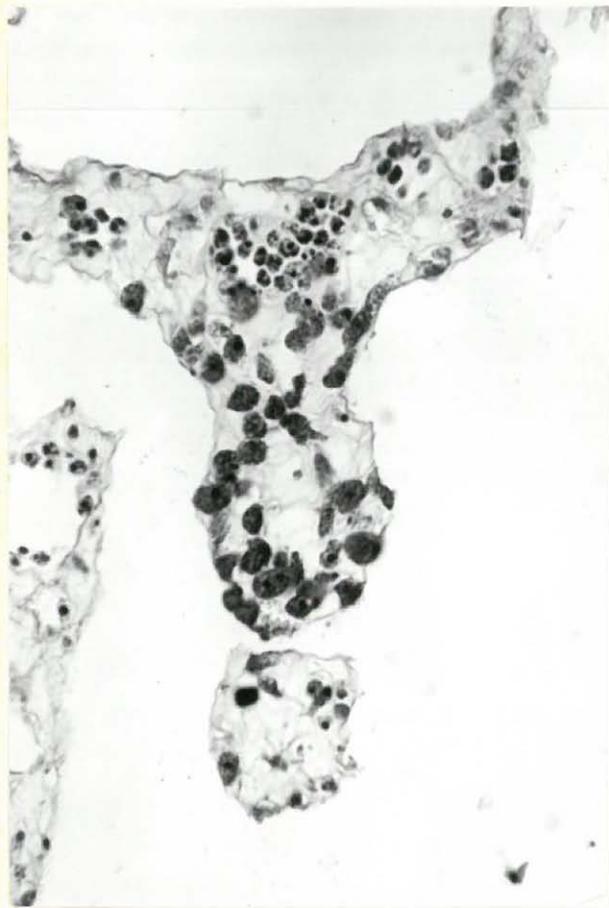
164



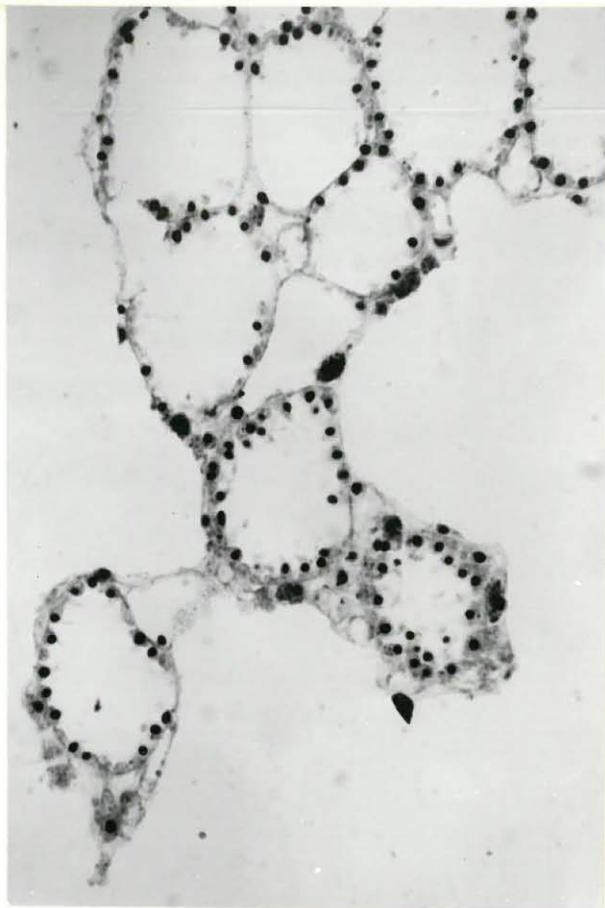
165



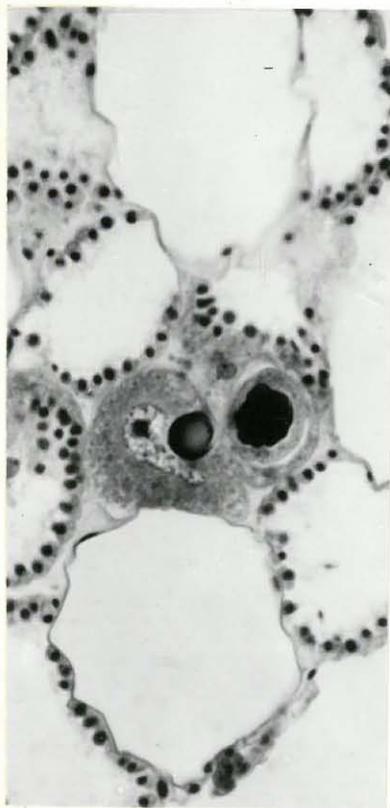
166



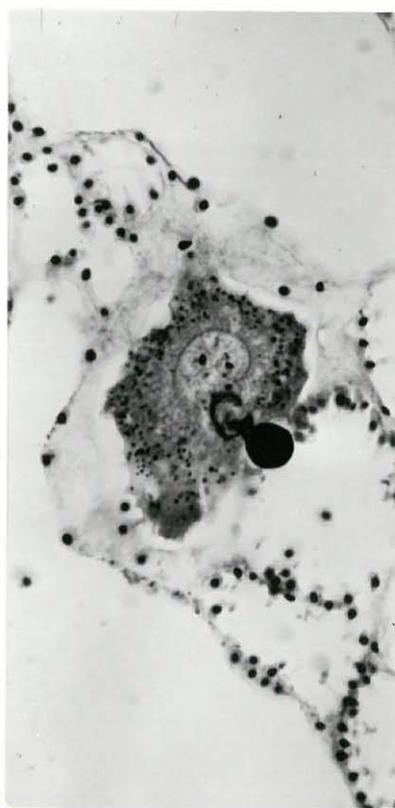
167



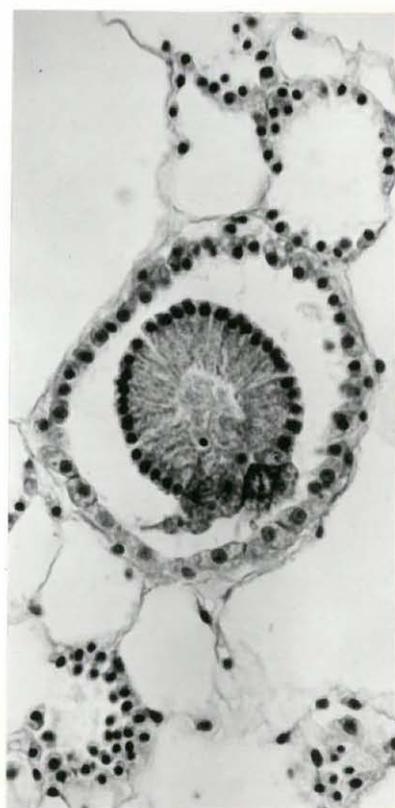
168



169



170



171

IMP. LOUIS-JEAN — GAP  
Dépôt légal n° 319 — 1964