

# ÉPONGES CALCAIRES DES CÔTES DE FRANCE

## III. DISCUSSION SUR LA TAXONOMIE DES ÉPONGES CALCAIRES :

*APHROCERAS ENSATA* (BOWERBANK) ET *UTE GLADIATA* sp. n.

par

Radovan BOROJEVIĆ

Laboratoire de Biologie Générale de Strasbourg et Station Biologique de Roscoff

---

Les caractères qu'on peut utiliser pour établir une classification des Éponges Calcaires ont été beaucoup discutés, et différents auteurs ont souligné leur importance respective pour appuyer le système qu'ils proposaient.

HAECKEL, après avoir construit un système compliqué et artificiel uniquement fondé sur la forme externe des Éponges (1870), fut le premier à saisir l'importance de la spiculation et de l'organisation du système aquifère pour la systématique des Calcaires. En redécrivant dans sa monographie (1872) toutes les Éponges calcaires connues à l'époque, il a jeté les bases de notre connaissance de ce groupe. Son système esthétique et géométrique était pourtant peu naturel et fut bientôt très critiqué, notamment par POLEJAEFF (1883).

De nouveaux systèmes ont été élaborés presque simultanément à la fin du siècle dernier. BIDDER (1898) propose, suivant les idées de MINCHIN (1896), la séparation de tous les Calcaires en deux groupes : *Calcinea* et *Calcaronea*, d'après la position du noyau dans les choanocytes, la forme de la larve et la forme générale des triactines, acceptant ainsi le diphyllétisme du groupe. D'autre part, DENDY (1891, 1892, 1894...) publie ses travaux sur les Éponges calcaires de l'Australie, transformant le système de POLEJAEFF (1883) en une classification

basée sur l'anatomie comparée du système aquifère et la structure générale du squelette. Les résultats de ses longues recherches sur les Calcaires, principalement de la région Indo-Pacifique, sont résumés dans son mémoire rédigé en collaboration avec Row (1913) sur la classification et la phylogénie des Calcaires. Ce système, très critique et prudent, a été accepté par de nombreux chercheurs, puis complété et modifié, notamment par HARTMAN (1958), qui l'a combiné avec le système de MINCHIN et BIDDER, et qui a créé ainsi un système basé non seulement sur l'anatomie et la spiculation, mais aussi sur l'embryologie et la cytologie de ces Éponges.

La révision du Système des Éponges calcaires de BURTON (1963) est un nouveau tournant dans la classification de ce groupe. Impressionné par la variabilité de ces éponges, par les formes qu'il considère comme intermédiaires entre des espèces appartenant à différents genres et familles du système de DENDY, par l'irrégularité des caractères de la spiculation et de l'anatomie, et surtout par les difficultés de la nomenclature, BURTON a décidé de grouper un grand nombre de formes en quelques « espèces », prenant ce terme dans un sens très large; il réunit ainsi, sous un même nom, des éponges qui présentent certaines ressemblances d'aspect externe et de spiculation, mais dont les caractères anatomiques, cytologiques et embryologiques sont très différents.

C'est la position adoptée déjà par VOSMAER pour les Acalcaires. Si la valeur systématique de la présence ou de l'absence d'une ou plusieurs catégories spiculaires a déjà été plusieurs fois contestée, notamment par THACKER (1908), TOPSENT (1934, 1936, 1937) et SARA (1953), BURTON expose aussi ses doutes quant à la valeur systématique de la forme du système aquifère, de la position du noyau dans les choanocytes, et de la forme de la larve, retenant seulement la forme externe et les caractères principaux de la spiculation (BURTON, 1963, p. 27 : "In the following pages, therefore, the spicules only will, with rare exceptions, be used in diagnoses"). Comme cet auteur a déjà, *a priori*, accepté l'extrême variabilité de la spiculation au sein d'une même espèce, il réunit sous le même nom les formes les plus diverses vivant dans des mers ou des Océans différents. Si, d'autre part, on conteste les différences décrites entre les dizaines d'espèces différentes, il devient presque impossible d'accepter les différences notées entre les

autres : il est par exemple difficile de comprendre pourquoi *Sycon elegans* (Bowerbank) et *Sycon gelatinosum* (de Blainville), qui sont sans doute proches et extrêmement semblables, sont considérées dans le système de BURTON comme deux espèces différentes, réunies chacune à beaucoup d'autres éponges, et il est difficile d'expliquer pourquoi *Sycon (Grantessa) ramosum* (Haeckel) est isolée des 122 espèces de *Sycon*, *Granita*, et *Leuconia* réunies sous le nom de *Scypha ciliata*, si ce n'est à cause de la constatation de HAECKEL (1872) que cette éponge n'a pas d'oscule, ce qui est inexact et physiologiquement impossible.

Nous avons déjà indiqué (BOROJEVIĆ, 1966), après HARTMAN (1964), JONES (1964) et TUZET (1964), que nous ne pouvons pas accepter le système de BURTON, qui nous paraît trop simplifié et peu naturel : mais il nous a paru indispensable de vérifier la valeur systématique des caractères rejetés par BURTON.

### 1) Position du noyau dans les choanocytes

Il nous paraît hors de doute que la position du noyau dans les choanocytes est un caractère dont l'importance est de premier ordre. La proposition de BURTON (1963, p. 31) : " Until such time as very extensive research has proved or refuted the value of the position of the nucleus I propose to ignore it " est inacceptable. Il ne faut pas oublier que ce caractère est toujours accompagné par ceux de la forme des spicules, de la structure des premiers stades du développement embryonnaire et plus tard de la larve, et souvent par la forme externe et l'anatomie de l'éponge. Si un de ces caractères devient secondairement aberrant ou atypique, les autres indiquent invariablement l'appartenance de l'éponge à l'un ou à l'autre des grands groupes de Calcaires; toutes les Éponges Calcaires *non-Pharetronida* peuvent être classées sans difficulté dans les groupes des *Calcinea* ou des *Calcaronea*, et chacun de ces groupes est une unité homogène constituée par des formes qui possèdent de nombreux caractères communs, et dans laquelle on peut assez facilement établir les rapports phylogénétiques probables.

La position des *Pharetronida* dans ce système est encore discutée,

mais nous sommes d'accord avec HARTMAN (1958, 1964) pour considérer que la division des autres Calcaires en deux groupes, proposée par MINCHIN et BIDDER, est raisonnable, et fondée sur des caractères valables.

## 2) Caractères anatomiques

Il est plus difficile de se faire une opinion sur la valeur systématique de la forme du système aquifère et de la spiculation.

Nous avons d'abord étudié *Sycon ciliatum* et *Leuconia fistulosa* pour vérifier la constatation de BURTON (1963, p. 8), qu'il s'agit de formes différentes d'une même espèce, qui sont reliées par des spécimens intermédiaires. Nous n'avons pas eu la chance de retrouver ces formes intermédiaires dans nos collections, assez importantes, des côtes de Roscoff, de la rade de Brest et de l'embouchure de la Loire, qui sont sans doute comparables à celles de Plymouth, étudiées par BURTON. Ces deux espèces vivent dans des biotopes différents : *L. fistulosa* sur les fonds vaseux et relativement profonds, *S. ciliatum*, à la grève. Leurs spicules sont assez semblables, mais *L. fistulosa* se reconnaît facilement par sa forme en sac irrégulier et souvent comprimé, et peut devenir 5 fois plus grande que *S. ciliatum*, qui est régulièrement tubiforme. Dans les spécimens jeunes de *L. fistulosa* ou dans les spécimens adultes, dans la région sousjacent à l'oscule, les corbeilles vibratiles normalement sphériques peuvent être plus ou moins allongées, mais jamais tubulaires : leur apopyles s'ouvrent sur les lacunes irrégulières qui donnent sur la cavité centrale, leur squelette est désordonné, et elles ne possèdent pas de cônes distaux, mais sont couvertes d'une couche de spicules dermiques. *S. ciliatum* est un des plus typiques représentants du genre *Sycon*. Ses corbeilles sont régulières et digitiformes, leurs apolyles s'ouvrent directement sur la cavité centrale avec la régularité des nids d'abeilles; leur squelette est ordonné et elles se terminent par des cônes distaux allongés, couronnés de touffes de diaclines. On trouve le long des côtes de Bretagne d'autres espèces de *Sycon* par exemple *S. raphanus* qui ressemblent plus à *L. fistulosa* par leur forme externe, ou par l'irrégularité de leurs tubes radiaires, mais leur spiculation est très différente de celles de *S. ciliatum* et

*L. fistulosa*. Même si on écarte l'idée que BURTON ait pu confondre plusieurs espèces de *Sycon*, le fait que nous n'ayons pas pu trouver de spécimen intermédiaire entre *S. ciliatum* et *L. fistulosa* montre que ces formes, si elles existent, doivent être très rares, et dans ce cas l'hypothèse de JONES (1964) d'un phénomène d'hybridation serait plus acceptable.

L'étude des Eponges Calcaires de Roscoff nous a posé d'autre part un nouveau problème.

Nous avons trouvé à Roscoff, en assez grande quantité, *Aphroceras* (*Leuconia*) *cliarensis* Stephens et *Leuconia* (*Leucallis*) *impressa* Hanitsch, et nous avons facilement constaté la très grande similitude des spicules de ces deux espèces, à l'exception des diactines. D'autre part, TOPSENT (1937) a déjà remarqué l'étrange ressemblance entre *A. cliarensis* et *Ute glabra*, dont la présence à Roscoff a été déjà plusieurs fois signalée (TOPSENT, 1891; PRUVOT, 1897; PRENANT, 1927; LÉVI, 1950), et a soulevé la question de la position de ces deux espèces dans la classification de DENDY et ROW (1913), dans deux genres différents et relativement éloignés, uniquement en raison de l'organisation de leur système aquifère.

*Aphroceras cliarensis* (Stephens) a été déjà plusieurs fois signalée sur les côtes des Iles Britanniques (STEPHENS, 1912; DENDY, 1914; BURTON, 1957, 1963); sa présence en Bretagne était donc prévisible. C'est une éponge solitaire; ses tubes sont allongés et mesurent le plus souvent entre 1 et 2,5 cm de haut sur 4 à 6 mm de diamètre. La surface est rendue brillante par la présence de diactines longitudinaux, mais les microdiactines sont assez nombreux et donnent à l'éponge une hispitation très fine, mais dense, bien visible à faible grossissement. L'oscule est une simple ouverture circulaire, sans couronne. Cette forme est assez commune au niveau inférieur de la grève de Roscoff, mais on la trouve encore plus abondamment sur les parois rocheuses et les fonds durs jusqu'à 40 m de profondeur. Dans les endroits protégés, leurs tubes sont minces et hauts, mais dans les localités exposées aux vagues elles sont plus robustes; dans la grotte des Duons, très exposée, on trouve souvent des échantillons qui ont la forme ovoïde, parfois légèrement comprimée. Leurs parois sont très épaisses, et leur surface contient peu de microdiactines et relativement peu de grands diactines longitudinaux. La surface gastrique de tous les échantillons

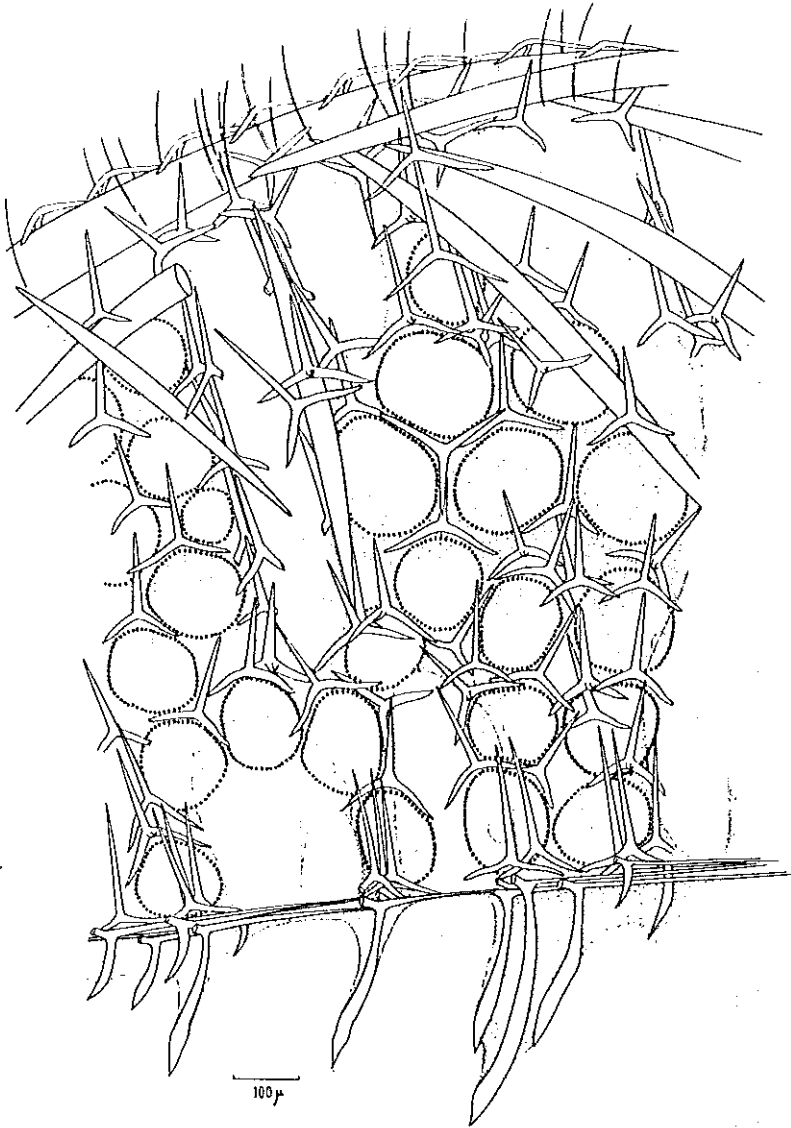


FIGURE 1

*Aphroceras ensata* (Bowbk) forma *cltarenensis* (Stephens) Coupe, radiate.

est hautement hispide, grâce aux actines apicales des tétractines gastriques, qui ont la forme, caractéristique, de sabre.

Le choanosquelette est constitué de triactines et de plus rares

tétraclines, avec l'actine apicale en forme de crochet. Parmi les spicules normaux on trouve dans tous les spécimens des triactines et des tétraclines déformés, avec l'angle oral asymétrique. L'organisation du squelette de la paroi est assez irrégulière; chez les spécimens à paroi épaisse on observe des canaux exhalants bien développés, et un système de lacunes subdermiques. Bien que normalement des diactines soient situés dans la région dermique, on en trouve en nombre plus ou moins grand, plantés obliquement dans la paroi. Ils restent pourtant toujours internes, et, chez les spécimens à paroi épaisse, longent les canaux inhalants sur toute leur longueur (Fig. 1).

Dans le canal sortant du vivier de la Station Biologique de Roscoff, où le courant est presque constamment très fort, et en certains endroits des Duons, nous avons récolté en grande quantité des spécimens de l'éponge décrite par HANITSCH, sous le nom de *L. impressa*.

Ils sont le plus souvent ovoïdes; leur oscule est nu; leur surface gastrique est identique à celle de *A. cliarensis*; la structure de leurs parois est comparable à celle de spécimens à paroi épaisse de la même forme. Le squelette dermique seul diffère nettement de celui de *A. cliarensis* par l'absence de diactines dermiques, avec d'assez rares microdiactines. Une zone de lacunes subdermiques est nette chez la plupart des échantillons. Notons que, parmi les spécimens typiques de *L. impressa*, on en trouve quelques-uns qui possèdent de rares diactines longitudinaux dermiques, et ne diffèrent plus du tout des spécimens *A. cliarensis* des Duons. Nous avons étudié en détail la spiculation de ces deux formes et, excepté la présence ou l'absence des diactines, les spicules sont analogues par leur forme, leur taille et leur quantité relative.

Spicules (Fig. 2 et 3).

*Triactines du choanosome* : sagittaux, à l'actine impaire rectiligne, 70  $\mu$  - 150  $\mu$ /10  $\mu$  - 13  $\mu$ ; actines paires légèrement courbées, 80  $\mu$  - 120  $\mu$ /10  $\mu$  - 13  $\mu$ .

*Triactines subgastriques* : semblables aux triactines du choanosome 100  $\mu$  - 170  $\mu$ /10  $\mu$  - 13  $\mu$ , actines paires 70  $\mu$  - 120  $\mu$ /10  $\mu$  - 13  $\mu$ .

*Tétraclines du choanosome* : semblables aux triactines du choanosome, portant une actine apicale plus mince à la base, recourbée en forme d'épine effilée à l'extrémité mesurant jusqu'à 50  $\mu$  de long.

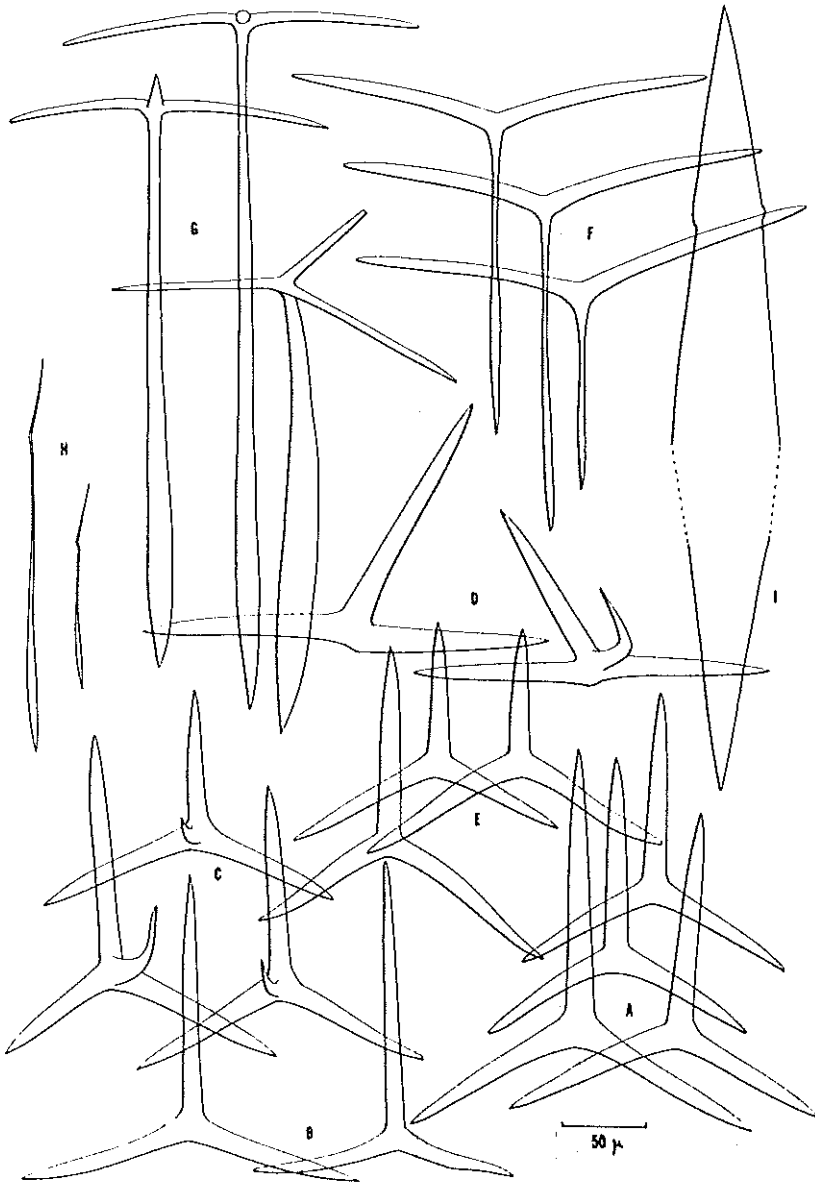


FIGURE 2

*Aphroceras ensata (Bowbk) forma ellarensis (Stephens) Spicules*

- A. — Triactines du choanosome.
- B. — Triactines subgastriques.
- C. — Tétraactines du choanosome.
- D. — Triactines et tétraactines du choanosome anormaux.
- E. — Triactines dermiques.
- F. — Triactines gastriques.
- G. — Tétraactines gastriques.
- H. — Microdiactines.
- I. — Diactines longitudinaux dermiques.



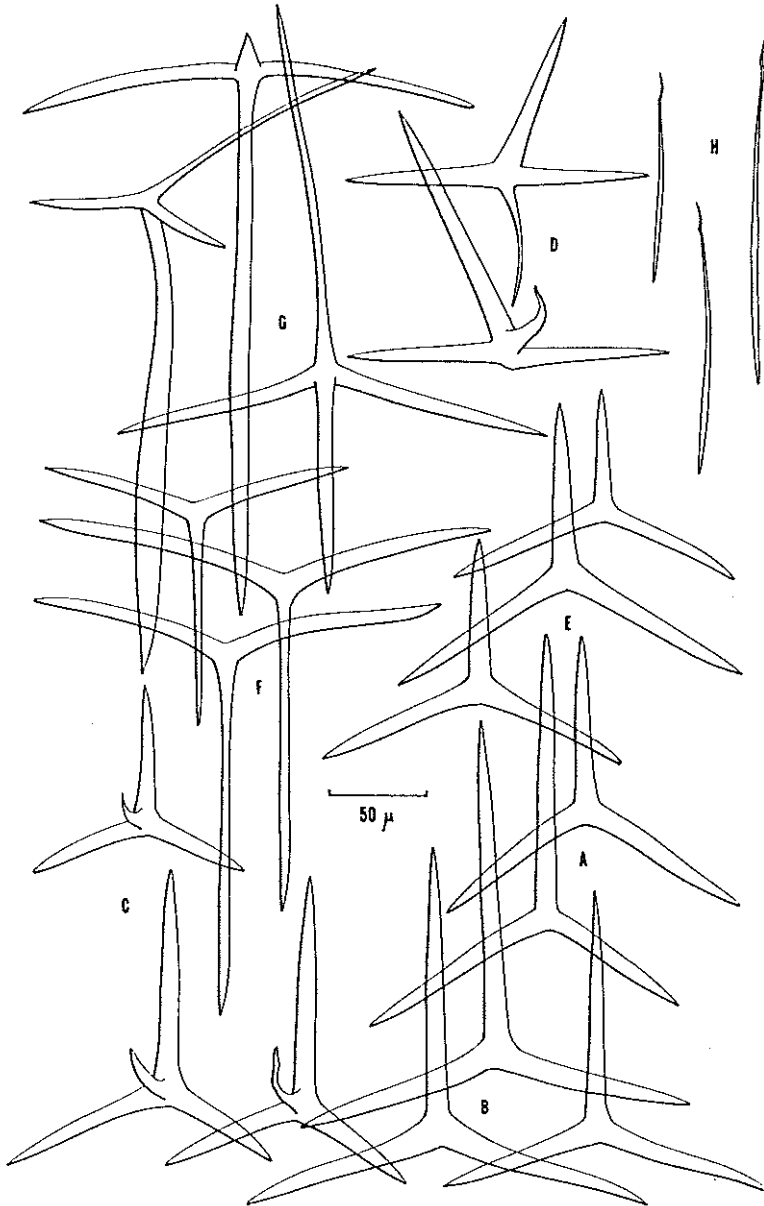


FIGURE 3

- Aphroceras ensata* (Bowbk) forma *impressa* (Hantsch) Splcales
- A. — Triactines du choanosome.
  - B. — Triactines subgastriques.
  - C. — Tétraactines du choanosome.
  - D. — Tétraactines du choanosome anormaux.
  - E. — Triactines dermiques.
  - F. — Triactines gastriques.
  - G. — Tétraactines gastriques.
  - H. — Microdiactines.

*Triactine et tétractines du choanosome anormaux* : dérivés de spicules normaux, ces triactines et tétractines ont l'angle oral asymétrique, formé d'une actine paire dans sa position normale, l'autre étant recourbée vers l'arrière dans le prolongement de la première.

*Triactines dermiques* : semblables aux triactines du choanosome, avec l'actine impaire légèrement plus courte.

*Triactines gastriques* : très sagittaux; l'actine impaire fine et rectiligne ou courbée légèrement dans la partie proximale avec la partie distale parfois légèrement épaissie,  $100\ \mu - 250\ \mu / 2\ \mu - 5\ \mu$ ; actines paires  $100\ \mu - 150\ \mu / 7\ \mu - 10\ \mu$  à la base.

*Tétractines gastriques* : semblables aux triactines, avec l'actine impaire généralement plus courte et l'actine apicale grande, en forme de sabre, mesurant jusqu'à  $450\ \mu$  de long sur  $20\ \mu$  de largeur latérale; les tétractines de la région osculaire ont l'actine apicale nettement plus petite et courbée oralement.

*Microdiactine* : leur taille et nombre varient considérablement entre différents spécimens,  $70\ \mu - 250\ \mu / 5\ \mu$  au maximum; leur partie distale est effilée et courbée en forme de baïonnette.

*Diactines longitudinaux dermiques* : abondants chez les spécimens typiques de *A. cliarensis*, absents chez *L. impressa* mesurent jusqu'à  $1\ 000\ \mu$  de long sur  $160\ \mu$  de diamètre; une extrémité est différenciée en faible fer de lance.

L'espèce citée sous le nom d'*Ute glabra* sur les côtes de Bretagne est beaucoup plus rare qu'on peut le supposer d'après la littérature. Tous les spécimens qui sont déposés dans les collections de la Station Biologique de Roscoff et que nous avons étudiés sont, en effet, des *A. cliarensis* (il est difficile de distinguer ces deux formes sans une étude détaillée de leur anatomie). Nous avons récolté des spécimens du genre *Ute*, de deux formes nettement distinctes, le plus souvent sur les blocs et rochers à 30-40 m de profondeur à Astan et au Pot de Fer, ainsi que sur les cailloux dragués à An Tachad, localités qui appartiennent au biotope décrit par PRUVOT (1897) comme « Graviers à Bryozoaires » et sont rattachés par CABIOCH (1961) à la « communauté à *Axinella dissimilis* et *Phakellil ventilabrum* »; on les trouve plus rarement sur les cailloux dragués au Trou aux Singes, un fond à Ophiures, et sur les fonds durs de la Baie de Morlaix.

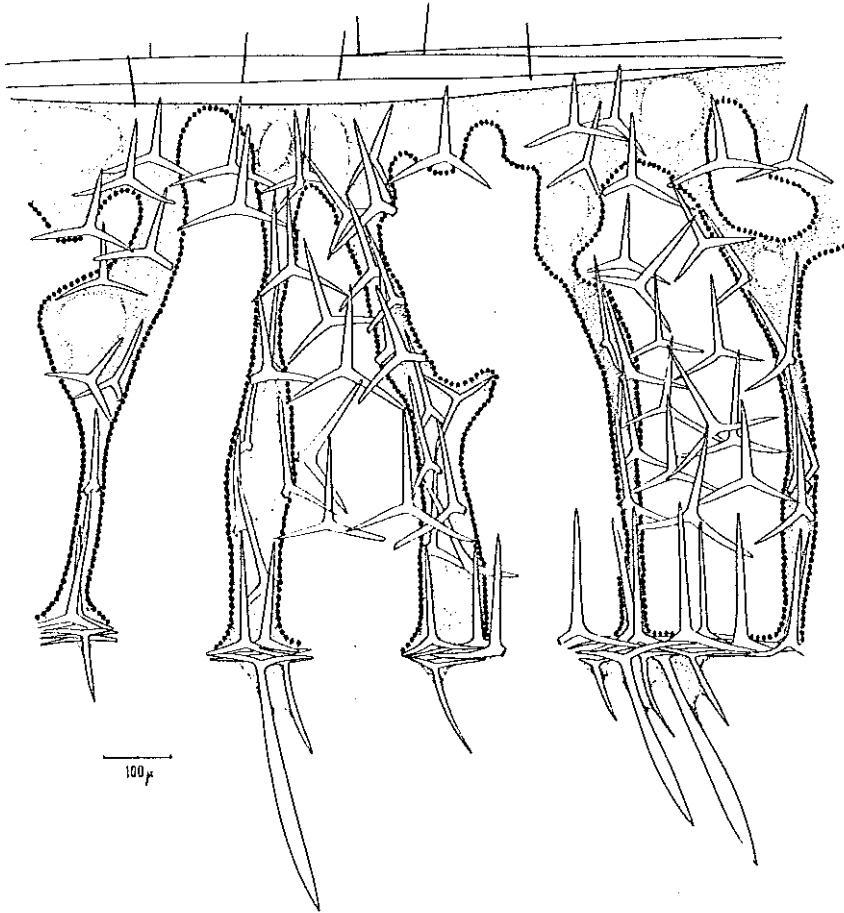


FIGURE 4

*Ute gladiata* sp. n. Coupe radiale

La majorité des spécimens se présentent sous forme de tubes solitaires, minces et brillants. Ils ont jusqu'à 20 mm de haut, mais leur diamètre ne dépasse généralement pas 3 mm. Leur système aquifère est nettement syconoïde, mais relativement irrégulier, et les tubes radiaires sont ramifiés dans la partie distale. Des lacunes subdermiques sont parfois présentes et les canaux inhalants sont très étroits. Le squelette dermique est constitué exclusivement de diaclines longitudinaux. Ils sont rangés en 1 ou 2 couches, strictement parallèles, et forment une sorte de carapace nettement délimitée vers l'intérieur de

l'éponge; ces diactines n'entrent jamais obliquement entre les parties distales des tubes radiaires. Les triactines dermiques n'existent pas; seuls de rares triactines du choanosome peuvent se trouver partiellement dans la région interne du squelette dermique, mais jamais à la surface. Les microdiactines sont assez nombreux dans le squelette dermique, plantés radiairement entre les diactines dermiques. Le choanosquelette est assez irrégulier, surtout dans la partie interne de la paroi. Une rangée de triactines subgastriques sépare le squelette gastrique de rangées de triactines qui servent de support aux tubes radiaires. Bien que cela soit assez rare, dans toutes les parties du choanosquelette les triactines peuvent développer une quatrième actine, petite et courbée. Le squelette gastrique est mince, percé régulièrement par les apopyles des tubes radiaires et constitué de triactines et tétractines sagittaux à l'actine impaire très longue. L'actine apicale de tétractines gastriques est en forme de sabre (Fig. 4).

Spicules (Fig. 5).

*Triactines du choanosome* : presque équiangulaires; actine impaire rectiligne :  $100 \mu - 160 \mu / 9 \mu - 10 \mu$ ; actines paires :  $70 \mu - 120 \mu / 10 \mu$ .

*Triactines subgastriques* : très sagittaux; actine impaire  $100 \mu - 160 \mu / 9 \mu - 10 \mu$ ; actines paires :  $60 \mu - 100 \mu / 9 \mu - 10 \mu$ .

*Tétractines du choanosome* : semblables aux triactines avec une actine apicale pointue et courbée en forme d'épée, mesurant jusqu'à  $30 \mu$  de long.

*Triactines gastriques* : actine impaire longue et mince, légèrement plus épaisse dans sa partie distale;  $150 \mu - 400 \mu / 2 \mu - 7 \mu$ ; actines paires seulement légèrement courbées :  $50 \mu - 100 \mu / 10 \mu - 12 \mu$ .

*Tétractines gastriques* : semblables aux triactines avec une quatrième actine en forme de sabre, mesurant jusqu'à  $450 \mu / 25 \mu$  d'épaisseur latérale.

*Triactines et tétractines du bord osculaire* : semblables aux tri- et tétractines gastriques, avec l'angle oral plus ouvert et les actines paires légèrement recourbées.

*Diactines longitudinaux* : presque rectiligne : jusqu'à  $1000 \mu$  de long sur  $70 \mu$  de diamètre; une pointe est parfois différenciée en un fer de lance très faible.

*Microdiactines* :  $60 \mu - 120 \mu / 1 \mu - 2 \mu$ , avec la partie distale courbée en forme de baïonnette.

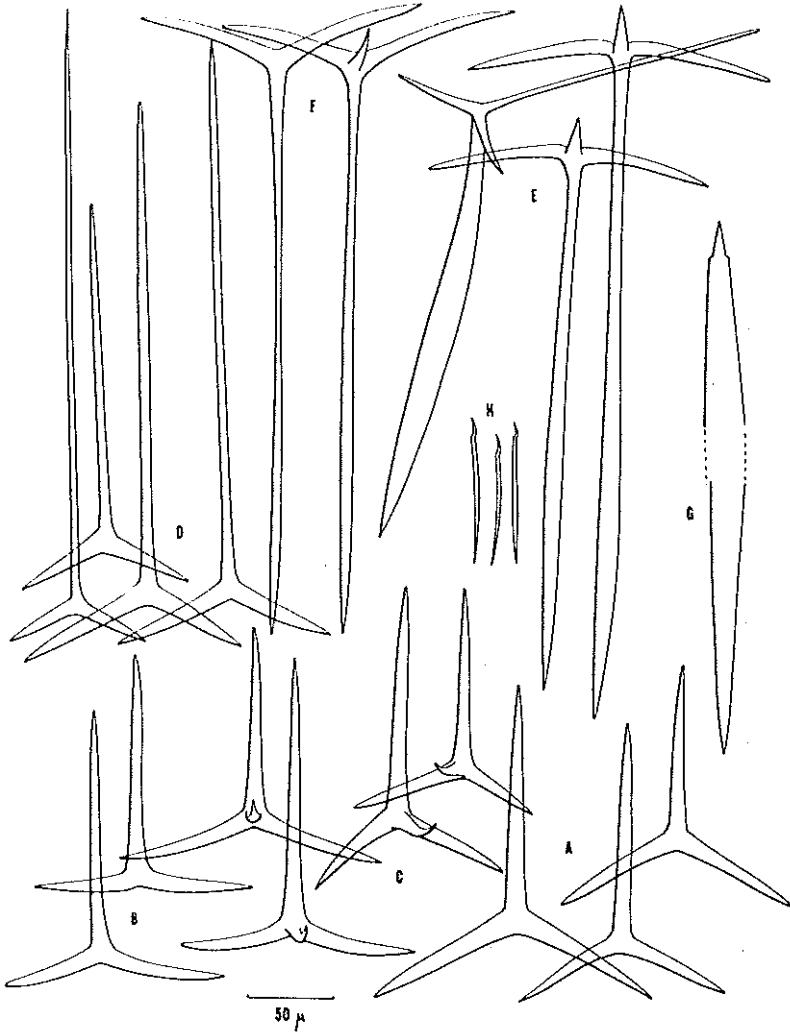


FIGURE 5

*Ute gladiata* sp. n. *Sptentes*

- A. — Triactines du choanosome.
- B. — Triactines subgastriques.
- C. — Tétractines du choanosome.
- D. — Triactines gastriques.
- E. — Tétractines gastriques.
- F. — Triactines et tétractines du bord osculaire.
- G. — Diactines longitudinaux.
- H. — Microdiactines

Cette éponge diffère d'*Ute glabra* par absence de la couche de triactines dermiques, et ces caractères ne correspondent à aucune espèce d'*Ute* actuellement connue ; nous la désignerons sous le nom d'*Ute gladiata* sp. n. [nous discuterons plus loin la position systématique de l'espèce décrite sous le nom de *Grantia ensata* par BOWERBANK (1864-1882)].

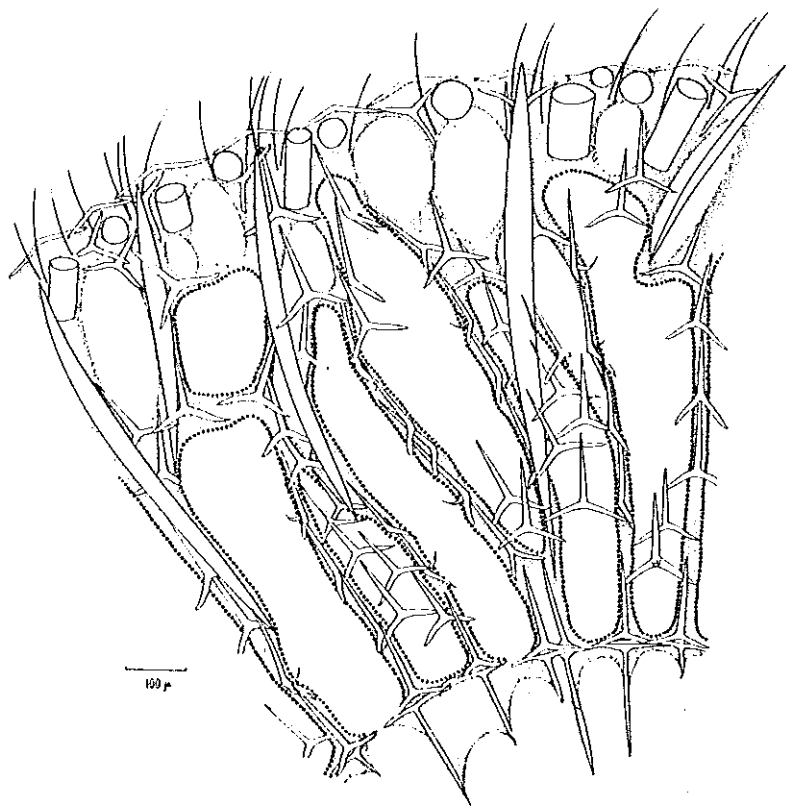


FIGURE 6

*Aphrocerus ensata* (Bouwk) forma *syconoides* f.n. Coupe transversale

Quelques spécimens se présentent par contre sous forme de tubes plus robustes. Leur surface externe est comparable à celle d'*A. clarensis* : les diactines et les triactines y forment un squelette épais et désordonné, les diactines sont souvent obliques ou presque radiales et entrent dans la partie externe de la paroi; ils ne dépassent pas la surface dermique (Fig. 6).

Le système aquifère est comparable à celui d'*Ute gladiata*, bien qu'il soit moins régulier. La spiculation est par contre identique à celle d'*A. cliarensis* et notamment les triactines gastriques n'ont jamais l'angle oral aussi petit que ceux d'*U. gladiata*. Notons enfin que ces spécimens proviennent du fond dur de la Baie de Morlaix et de sa limite (Astan et Pot de Fer), distribution qui correspond à celle d'*A. cliarensis*.

La description détaillée de toutes ces formes nous permet maintenant de discuter la valeur de leurs caractères morphologiques pour leur taxonomie.

#### A) Présence ou absence d'une catégorie de spicules.

Bien que les spécimens de *L. impressa* et d'*A. cliarensis* puissent être facilement distingués, nous avons pourtant décidé de les considérer comme deux formes d'une seule espèce. La présence ou l'absence de diactines dermiques est l'unique caractère qui les distingue; dans les cas typiques, il peut être accompagné par la forme externe plus ou moins ovoïde, mais ces cas nets et extrêmes sont reliés par de nombreuses formes intermédiaires : les spécimens ovoïdes avec peu de diactines peuvent rappeler ceux d'*A. cliarensis*, si ces spicules forment un cortex continu, mais, si ces diactines sont encore plus rares et laissent entre eux de larges zones recouvertes seulement d'une couche de triactines, ils ressemblent plus à *L. impressa*.

Nous avons signalé plus haut que la structure de la région dermique dépend clairement de l'exposition de l'éponge au courant et aux vagues. Le fait qu'un cortex particulièrement développé recouvre des éponges d'eaux calmes, peut paraître surprenant. Mais on trouve une organisation semblable chez d'autres éponges calcaires; les tubes de *Leucosolenia botryoides*, qui vivent sur des roches très exposés aux vagues sont soutenus par un squelette léger et grêle constitué presque exclusivement de tri- et tétracines; *Leucosolenia variabilis*, qui se trouve le plus souvent sur des parois rocheuses par 15 à 20 m de profondeur à l'intérieur de la Baie de Morlaix, possède un squelette dense de tri- et tétracines recouvert d'une couche épaisse de diactines. *Grantia compressa*, qui vit à côté de *L. botryoides*, a un squelette

dermique très faible; *Amphiute paulini*, éponge à squelette dermique particulièrement développé, est commune sur les parois et les surplombs abrités. Il semble donc que le squelette dermique serve plus à la protection contre le dépôt de détritux à la surface de l'éponge qu'à la protection contre l'effet mécanique des vagues. Aux endroits exposés, les éponges sont continuellement nettoyées par les vagues, leur surface est donc propre et les orifices inhilants peuvent être placés directement à la surface.

Cet exemple confirme donc la constatation de THACKER (1908) : chez certaines espèces de Calcaires la présence d'une catégorie de spicules peut être facultative. Nous insistons cependant sur le fait qu'on ne peut utiliser ce seul critère à des fins taxonomiques et qu'il est impossible de le généraliser. Il est indispensable de vérifier si ce caractère est isolé, comme dans le cas cité, ou s'il est accompagné d'autres caractères morphologiques constants; la présence de nombreuses formes intermédiaires doit être également constatée, pour qu'on puisse conclure à la conspécificité des deux formes.

Cette réserve devant la mise en synonymie de formes qui se distinguent par la présence ou l'absence d'une catégorie de spicules est surtout importante quand il s'agit d'espèces qui possèdent peu de catégories spiculaires et dont les autres caractères morphologiques sont très variables, comme c'est le cas chez les *Clathrina*. Il nous semble enfin indispensable de préciser toujours de quelle forme il s'agit quand on cite une espèce où cette variabilité est constatée.

## B) Système aquifère.

La ressemblance entre la spiculation des spécimens d'*Ute gladiata* et d'*A. cliarensis* est frappante, mais une étude détaillée de plusieurs échantillons montre qu'il existe certains caractères morphologiques, nets et constants, qui les distinguent. C'est d'abord la structure du squelette dermique : chez *Ute gladiata*, c'est une couche régulière de diactines strictement longitudinaux qui n'entrent jamais obliquement dans le choanosome, comme c'est le cas chez *A. cliarensis* où, par ailleurs ce squelette possède toujours des triactines dermiques, absents chez *U. gladiata*. Le choanosquelette est constitué des mêmes



éléments dans les deux espèces, mais la rangée de diactrines subgastriques est beaucoup plus nette, chez *Ute gladiata*, et les spicules du choanosome sont disposés beaucoup plus régulièrement; ces deux caractères sont probablement conditionnés par l'organisation du système aquifère. Les spicules de ces deux éponges sont très semblables, sauf les triactines gastriques qui sont nettement différents. Les triactines déformés du choanosome, toujours présents dans *A. cliarensis* et *L. impressa* manquent totalement chez *U. gladiata*. Toutes ces différences sont constantes et nous les avons retrouvées dans les spécimens d'*A. cliarensis* d'Anglesey et dans les spécimens d'*Ute gladiata* des Iles des Glénans; ceci indique que ces deux éponges appartiennent à deux espèces distinctes, quoique proches et probablement parentes. Leur distribution écologique est aussi très nettement différente: *A. cliarensis* est une éponge littorale; elle est commune au niveau inférieur de la grève, et descend sur les parois rocheuses jusqu'à 35-40 m de profondeur; on ne la trouve pas sur les fonds du large. *Ute gladiata* est au contraire une éponge des eaux plus profondes. On la récolte en plongée, uniquement à Astan et au Pot de Fer: ces deux localités se trouvent déjà à la limite des associations à *Phakellia* et à *Axinella* et des fonds à Ophiures, qui sont précisément les deux types de fonds où cette éponge est récoltée assez régulièrement.

En comparant tous ces caractères avec ceux des spécimens sycnoïdes à squelette dermique du type d' *A. cliarensis*, nous avons été obligé d'admettre, qu'excepté la différence dans l'organisation du système aquifère, ces éponges sont nettement plus proches d'*A. cliarensis* que d'*U. gladiata*: nous avons donc décidé, quoique avec certaine réserve, de les inclure avec les *A. cliarensis* typiques et les *L. impressa* dans l'espèce que nous nommerons, pour les raisons exposées plus loin, *Aphroceras ensata* Bowerbank.

Il nous semble qu'un seul caractère, c'est ici l'organisation du système aquifère, ne suffit pas pour séparer deux formes autrement identiques. Nous devons néanmoins avouer que nous n'avons pas encore observé de spécimens intermédiaires ni trouvé de corrélation entre cette variabilité et les conditions de vie, comme c'était le cas chez *L. impressa*, et il est difficile de dire s'il s'agit ici de différentes formes de croissance d'une seule espèce, de différents écotypes, ou de phénomènes d'hybridation.

Nous considérons ainsi l'espèce *Ute gladiata* comme une éponge peu variable et bien définie, nettement délimitée d'*Ute glabra* et d'*Aphroceras ensata*, qui lui sont très proches et sans doute parentes. *A. ensata* est par contre une espèce exceptionnellement variable, qui peut se présenter sous trois formes :

— typique, c'est une éponge leuconoïde à squelette dermique renforcé par des diactines longitudinaux ;

— dans les endroits exposés, son squelette peut manquer partiellement ou entièrement de diactines ;

— rarement, cette espèce peut avoir un système aquifère de type syconoïde.

Nous acceptons donc ici le principe que différents types de système aquifère peuvent coexister au sein d'une même espèce de Calcaires, et rejoignons ainsi la conception de BURTON (1963) qui, appliquée sans discernement, comme nous l'avons déjà discuté, mène dans un impasse complète. Le mérite de la monographie de BURTON est justement d'avoir attiré l'attention sur la variabilité des éponges au sein d'une espèce, mais nous soulignons que le cas d'*A. ensata* est une exception plus qu'une règle, que nous ne devons pas étendre, sans étude critique, aux autres éponges Calcaires. Dans les groupes animaux ou végétaux dont la systématique est très bien étudiée et établie, tels que les Angiospermes ou les Oiseaux, les espèces extrêmement variables sont connues parallèlement aux espèces bien définies. À côté d'*A. ensata*, on connaît de nombreuses espèces telles que *Sycon elegans*, *Leuconia johnstoni*, *L. nivea*, *L. pumila*, etc., où des formes atypiques ou aberrantes n'ont jamais été observées. La variabilité même d'*A. ensata* est un caractère systématique intéressant ; nous continuons donc à considérer l'organisation du système aquifère et la présence ou l'absence d'une catégorie de spicules comme des caractères valables, à condition qu'ils soient confirmés par d'autres caractères morphologiques, physiologiques ou écologiques, ce qui s'applique d'ailleurs à tous les caractères systématiques.

La définition des genres d'Éponges Calcaires, telle qu'elle fut conçue par DENDY et ROW (1913), est malheureusement plus atteinte par cette variabilité, car elle est souvent basée uniquement sur les différences de l'organisation du système aquifère et sur la présence de diactines longitudinaux dans le squelette dermique. Les trois formes

que nous rassemblons dans l'espèce *A. ensata* appartiennent en effet dans le système de DENDY et ROW à trois genres différents : *Ute*, *Aphroceras* et *Leuconia*. Leurs diagnoses et leurs conceptions doivent être ainsi révisées, ce qui exige la connaissance détaillée d'un très grand nombre de spécimens et dépasse les limites de ce travail.

Nous plaçons donc très provisoirement les formes étudiées dans le genre *Aphroceras*.

Il reste enfin à résoudre le problème de nomenclature que posent toutes ces éponges. BOWERBANK (1864-1882) a décrit *Grantia ensata* d'après des spécimens de Guernesey : la description, les figures et les données sur son habitat nous ont indiqué que ce nom se rapporte à l'éponge décrite ultérieurement par STEPHENS (1912) sous le nom de *Leuconia cliarensis*, et transférée plus tard par DENDY (1914) dans le genre *Aphroceras*. L'examen des préparations du *British Museum* - N° 55.11.2.106a, fait à partir d'un des spécimens type de Guernesey - N° 56.4.26.30. de Sark, appartenant toutes les deux à la collection de BOWERBANK, ainsi que N° 56.4.26.29. de Tobermory, de la collection de NORMAN, a confirmé cette opinion. Les noms de *Leuconia (Aphroceras) cliarensis* Stephens et *Leucallis (Leuconia) impressa* Hanitsch sont ainsi synonymes de l'espèce de BOWERBANK. Les spécimens qui possèdent des diactines dermiques appartiennent à *Aphroceras ensata* Bowbk *forma cliarensi* Stephens, ceux qui en sont dépourvus à *Aphroceras ensata* Bowbk *forma impressa* Hanitsch et enfin ceux qui possèdent le système aquifère syconoïde à *Aphroceras ensata* Bowbk *forma syconoïdes* f.n.

HAECKEL (1872) a considéré l'espèce *Grantia ensata* Bowbk comme synonyme d'*Ute glabra* O. Sch. en attribuant ce nom à la variété dépourvue de triactines dermiques. DENDY et ROW (1913) ont élevé cette variété au rang d'espèce : *Ute ensata* Bowbk. Comme ce nom se rapporte à l'éponge mieux connue sous le nom de *A. cliarensis*, nous proposons le nom d'*Ute gladiata* sp. n. pour le remplacer.

*Aphroceras ensata* et *Ute gladiata* sont les éponges typiques des côtes de la Manche et des Iles Britanniques, mais leur distribution est probablement plus large. Il est difficile d'en juger, car les nombreuses mentions sur la présence d'*Ute glabra* dans l'Atlantique du Nord se rapportent certainement à l'une ou à l'autre de ces deux espèces, *Ute glabra* étant une espèce typiquement méditerranéenne. Nous rappel-

lerons enfin que BURTON (1963) utilise le nom d'*Aphroceras ensata* Bowbk, dans un sens beaucoup plus large, d'où la répartition presque cosmopolite de cette espèce dans sa Révision (1963). (Nous avons eu l'occasion d'examiner ses préparations d'*A. ensata* des Iles Macquarie - A.N.A.R.E. - B.M. N° 1957.7.17.3 et N° 1957.7.17.6 - qui appartiennent à une *Leuconia* antarctique, semblable à *L. gaussii*).

*Remarque* : Nous considérons comme localité-type d'*Ute gladiata* sp. n. les fonds à *Azinella dissimilis* et *Phakellia ventilabrum* d'Astan et de An Tachad, près de Roscoff.

Les spécimens-type sont déposés au Museum National d'Histoire Naturelle de Paris et dans les collections de la Station Biologique de Roscoff.

#### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1898. BIDDER (G. P.). — The Skeleton and Classification of the Calcareous Sponges. *Proc. Roy. Soc. London*, 64, (403), pp. 61-76.
1966. BOROJEVIĆ (R.). — Spongiaires d'Afrique du Sud. 2. - Calcaires. *Trans. Roy. Soc. South Africa*, sous presse.
- 1864-1882. BOWERBANK (J. S.). — A. Monograph of the British Spongiadae. Vol. I-IV. London, Ray Society.
1957. BURTON (M.). — Porifera, dans Plymouth Marine Fauna, Third Edition. Plymouth.
1963. BURTON (M.). — A Revision of the Classification of the Calcareous Sponges. London.
1961. CABIOCH (L.). — Etude de la répartition des peuplements benthiques au large de Roscoff. *Cahiers Biol. Marine*, 2, pp. 1-40.
1891. DENDY (A.). — A Monograph of the Victorian Sponges. Part. I. The organisation and classification of the Calcarea Homocoela, with descriptions of the Victorian species. *Trans. Roy. Soc. Victoria*, 3, pp. 1-81.
1892. DENDY (A.). — Synopsis of the Australian Calcarea Heterocoela; with a proposed classification of the group and descriptions of some new genera and species. *Proc. Roy. Soc. Victoria*, n. s., 5, pp. 69-116.
1894. DENDY (A.). — Studies on the Comparative Anatomy of Sponges. V. Observations on the structure and classification of the Calcarea Heterocoela. *Quart. J. Microscop. Sci.*, n. s., 35, pp. 159-257.
1914. DENDY (A.). — On the Occurrence of *Aphroceras (Leucandra) cliarensis* Stephens near Plymouth. *J. Mar. Biol. Assoc. Un. Kingd.*, 10, pp. 258-259.
1913. DENDY (A.) et ROW (R. W. H.). — The Classification and Phyllogeny of the Calcareous Sponges. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 704-813.

1870. HAECKEL (E.). — Prodrömus eines Systems der Kalkschwämme. *Jenaische Z.*, 5, pp. 236-254.
1872. HAECKEL (E.). — Die Kalkschwämme. Eine Monographie. Berlin.
1958. HARTMAN (W. D.). — A Re-examination of Bidder's Classification of the Calcarea. *Syst. Zool.*, 7, pp. 97-110.
1964. HARTMAN (W. D.). — Taxonomy of Calcareous Sponges. *Science*, 144, pp. 711-712.
1964. JONES (W. C.). — Variability of Sponges. *Nature*, 204, (4957), p. 416.
1950. LÉVI (C.). — Inventaire de la faune marine de Roscoff. Spongiaires. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, Suppl. 2, pp. 1-28.
1896. MINCHIN (E. A.). — Suggestions for the Natural Classification of the Asconidae. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (6), 18, pp. 349-362.
1883. POLEJAEFF (N.). — Calcarea. *Rep. Sci. Res. Voy. Challenger Zool.*, 8, pp. 1-76.
1927. PRENANT (M.). — Notes éthologiques sur la faune marine sessile de Roscoff. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 6, pp. 1-58.
1897. PRUVOT (G.). — Essai sur les fonds et les faunes de la Manche occidentale (Côtes de Bretagne), comparés à ceux du golfe de Lion. *Arch. Zool. exp. gén.*, 5, pp. 511-617.
1953. SARA (M.). — Variabilità delle Leucosolenie del Golfo di Napoli e nuove vedute sulla sistematica del gruppo. *Ann. Ist. Mus. Zool. Univ. Napoli*, 5, pp. 1-110.
1912. STEPHENS (J.). — Marine Porifera. Clare Island Survey. *Proc. Roy. Irish Acad.*, 31, pp. 1-42.
1908. THACKER (A. G.). — On Collections of the Cape Verde Fauna Made by Cyril Crossland. The Calcareous Sponges. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 757-782.
1891. TOPSENT (E.). — Essai sur la faune des Spongiaires de Roscoff. *Arch. Zool. exp. gén.*, 9, pp. 523-554.
1934. TOPSENT (E.). — Aperçu de la faune des Eponges Calcaires de la Méditerranée. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, 859, pp. 1-20.
1936. TOPSENT (E.). — Etude sur *Leucosolenia*. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, 711, pp. 1-47.
1937. TOPSENT (E.). — Sur les *Leucandra* des côtes de France. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, 728, pp. 1-15.
1964. TUZET (O.). — Remarques sur la classification des *Sycon* telle qu'elle a été conçue par Burton (1963). *Arch. Zool. exp. gén.*, 104, pp. 68-82.