

DESCRIPTIONS D'ÉPONGES PHARÉTRONIDES ACTUELLES DES TUNNELS OBSCURS SOUS-RÉCIFAUX DE TULÉAR (MADAGASCAR)

par Jean VACELET
(Station Marine d'Endoume, Marseille)

INTRODUCTION

La découverte d'un représentant méditerranéen des Pharétronides (*Petrobiona massiliana* Vacelet et Lévi, 1958) a apporté quelques éclaircissements sur ce petit groupe d'Eponges Calcaires, relique d'une importante faune presque totalement disparue à la fin du Crétacé. En effet, ces Eponges étaient récoltées d'une manière exceptionnelle dans la région indo-pacifique, alors que l'espèce méditerranéenne, localisée dans les grottes sous-marines obscures, a pu, grâce à son abondance relative, faire l'objet d'une étude monographique détaillée (VACELET, 1964). La comparaison des conditions de récolte des Pharétronides indo-pacifiques avec celles de *Petrobiona massiliana* m'a conduit à supposer qu'il pouvait s'agir d'Eponges cavernicoles ; leur grande rareté ne serait alors qu'une illusion, due à une stricte localisation dans un biotope d'accès difficile et presque inexploré. En effet, les cinq espèces de *Minchinellidae* et de *Murrayonidae* connues ont été récoltées entre 83 et 195-392 m, le plus souvent après un accrochage ayant permis de remonter un important fragment rocheux ; à 83 m, *Murrayona dhanolepts* Kirkpatrick voisinait avec *Astrosclera willeyana* Lister, Eponge "silico-calcaire" qu'une première exploration avait montré commune dans les tunnels obscurs de Tuléar (VACELET et VASSEUR, 1965).

Dans le but de vérifier cette hypothèse, une étude plus précise des Spongiaires des tunnels du récif de Tuléar a été entreprise, avec l'espoir d'y retrouver en abondance les Pharétronides déjà connues ou d'y découvrir des formes nouvelles. Cette exploration a été couronnée de succès et six espèces nouvelles ont été découvertes⁽¹⁾ ; toutefois, l'hypothèse que j'avais émise en 1964 n'a pas été entièrement vérifiée, car les espèces déjà connues n'ont pas été récoltées ; elles doivent très probablement vivre dans des grottes plus profondes ou, peut-être, dans d'autres localités géographiques. A la différence des Pharétronides indo-pacifiques anciennement décrites, l'histologie de ces nouvelles formes a pu être étudiée d'une manière suffisante pour éclaircir certains problèmes phylogéniques. Deux d'entre elles présentent un type d'organisation nouveau. Ces espèces sont :

- Plectroninia pulchella* n. sp.
- P. radiata* n. sp.
- P. tecta* n. sp.
- P. minima* n. sp.
- Paramurrayona corticata* n. gen. n. sp.
- Lepidoleucon inflatum* n. gen. n. sp.

LES TUNNELS SOUS-RECIFAUX

Les tunnels sous-récifaux du Grand Récif de Tuléar et du récif de Songeritelo ont été étudiés par VASSEUR (1964) ; quelques données sur leur faune de Spongiaires ont été publiées par VACELET et VASSEUR (1965). Il s'agit d'étroits tunnels, formés par la couverture de sillons qui entament, perpendiculairement à la direction de la houle, le front externe du récif. Ces tunnels se prolongent souvent très loin sous le platier ; la longueur de la partie explorable par un plongeur peut parfois atteindre une cinquantaine de m. Ils restent en communication avec l'extérieur par des fissures et des trous souffleurs ; ces communications, la faible profondeur à laquelle ils sont situés (3 à 5 m) et leur expo-

(1) Durant l'impression de cette note, d'autres Pharétronides ont été découvertes dans des grottes de Méditerranée et de l'Océan Indien. Leur description sera publiée prochainement.

sition directe aux houles du large sont les causes d'une agitation constante de l'eau, qui se transforme en très violents mouvements de va-et-vient lors des tempêtes. Grâce à leur longueur, leur étroitesse et à la présence de nombreux coudes et anfractuosités, l'éclairage est très faible, parfois même nul pour l'œil du plongeur. Ces conditions abiotiques sont défavorables pour les Invertébrés sessiles, et le taux de recouvrement des parois est faible. Le substrat comme dans les grottes obscures méditerranéennes, est recouvert d'un mince dépôt d'oxydes de fer et de manganèse, qui se dépose également sur certaines parties du squelette des Spongiaires.

La faune se compose principalement de Foraminifères, de Serpulides et surtout d'Eponges. Quelques renseignements sur ce dernier groupe ont été donnés par VACELET et VASSEUR (1965) : les espèces sont très différentes des Eponges des zones mieux éclairées ; en effet, sur les 6 espèces que nous avons signalées (chiffre qui ne représente qu'une très petite part du nombre réel, car seules les espèces les mieux visibles en plongée ont été récoltées, et les Eponges encroûtantes sont très nombreuses), deux étaient nouvelles et deux autres peuvent être considérées comme des caractéristiques assez exclusives. On note aussi que ces six espèces sont toutes très dures (trois Lithistides en particulier). Un autre fait mérite d'être souligné, c'est la présence de l'Eponge "silico-calcaire" *Astrosclera willeyana* Lister ; cette espèce a été récoltée et observée en très grande abondance au cours de cette nouvelle exploration, mais sa plus grande densité se trouve dans les zones encore moyennement éclairées, et on en trouve encore quelques exemplaires dans des zones où des algues pluricellulaires ont assez de lumière pour se développer ; elle pénètre jusqu'aux zones les plus obscures de tunnels, mais elle y est beaucoup moins abondante.

Les Pharétronides font preuve d'une exigence plus stricte vis-à-vis de ce facteur lumière et ne vivent que dans des zones où l'on ne trouve plus d'algues pluricellulaires (certaines *Astrosclera*, légèrement teintées de vert, ont le squelette calcaire perforé par une algue verte ; ceci ne s'observe pas chez les Pharétronides, qui sont parfois attaquées par un organisme incolore perforant, probablement un champignon). Il semble que leur abondance soit un peu moindre dans les zones les plus obscures, mais ceci reste à vérifier car de telles zones sont assez difficiles à atteindre. Les six espèces découvertes ont des exigences très semblables vis-à-vis de la lumière ; par contre, l'une d'entre, *Plectroninia pulchella*, se distingue nettement en préférant les surfaces subhorizontales un peu envasées, alors que toutes les autres ne se trouvent que sur les surfaces verticales ou sous les surplombs ; l'orientation du substrat demandée par *P. pulchella* s'accompagne d'une plus grande sensibilité vis-à-vis de l'envasement : elle n'a pas été retrouvée dans le tunnel exploré du récif de Songeritelo, soumis à un important envasement saisonnier dû au fleuve Fiherenana, alors que les cinq autres espèces y étaient aussi à leur aise que dans le Grand Récif.

Toutes ces Pharétronides sont de très petite taille, de l'ordre de quelques mm seulement, et, malgré leur dureté, doivent être gênées dans leur croissance verticale par la violente agitation de l'eau.

MATERIEL ET TECHNIQUES

Les récoltes ont été effectuées en septembre et début d'octobre 1964 dans les zones étudiées par P. VASSEUR (1964) : tunnel A du récif de Songeritelo et deux tunnels du Grand Récif. Quelques récoltes ont été également effectuées au début de décembre de la même année par P. VASSEUR (1). Le scaphandre autonome avec éclairage artificiel est le seul moyen d'exploration possible.

Etant donné les faibles dimensions de ces Pharétronides, on ne pouvait espérer les repérer sous l'eau (seule *Plectroninia pulchella* a été observée quelques fois). Des fragments des parois ont été détachés à l'aide d'un marteau dans différentes zones des tunnels ; le peuplement de ces fragments a été ensuite examiné à la loupe binoculaire et les Pharétronides fixées au formol neutre, au Bouin-Duboscq, au Helly et au Champy. Pour éviter les modifications cytologiques que risquaient d'amener, chez ces échantillons, le délai entre la récolte et la fixation, certains blocs rocheux ont été plongés dans le formol dès la sortie de l'eau et les Eponges triées par la suite.

L'étude histologique a été faite après décalcification à l'acide trichloracétique à 5 % ou à l'EDTA à 10 % (pH 7,5). Les rapports entre les tissus et le squelette rigide ont été très bien montrés sur des coupes relativement épaisses faites à main levée après inclusion dans l'Araldite.

Les spécimens types ont été déposés au Muséum National d'Histoire Naturelle. Des paratypes sont conservés au British Museum, où se trouvent ainsi des échantillons de toutes les Pharétronides actuellement connues, à l'exception de *Lelapia nipponica* Hara.

(1) Je remercie vivement pour ces récoltes mon ami P. VASSEUR, qui fut dans ces tunnels un guide dévoué.

DESCRIPTION DES ESPECES

Famille *Minchinellidae* Dendy et Row, 1913

Plectroninia pulchella n. sp. *Tu 96*

Figure 1, p. 27. Figure a, b, c et d, planche 1

Holotype : Muséum National (18/9/1964)

Paratypes : - Muséum National, 1 individu (18/9/1964)

- British Museum, 2 individus (18/9/1964), n° 1966 : 2 : 1 : 4 ; n° de code : 06017.

Description :

Eponge en croûte circulaire de 3 mm de diamètre environ, mesurant 0,5 à 0,7 mm d'épaisseur, formée d'un squelette basal rigide de tétractines soudées, du choanosome et d'une couche dermique. La couche superficielle est blanche, le squelette basal est brunâtre.

Le squelette basal est formé par deux catégories de tétractines à épines irrégulières, dont les trois actines faciales se soudent bout à bout par leur extrémité élargie ; l'actine apicale, perpendiculaire à la surface de l'Eponge, reste libre. Par cette union des actines faciales, les plus grandes tétractines forment un réseau dont les mailles, de 80 à 100 μ , vues par en-dessus, sont grossièrement hexagonales ; chaque corbeille vibratile est enserrée dans un hexagone, entre les actines apicales libres des tétractines (figure c, planche 1) de la première rangée. A l'intérieur des mailles de ce réseau primaire, les tétractines de petite taille forment un réseau secondaire dense suivant le même processus ; la première couche de ces petites tétractines tapisse le fond de chacun des hexagones délimité par les grandes tétractines, sous les corbeilles vibratiles. Sous la première couche de grandes tétractines, on trouve deux ou trois autres rangées, chaque spicules du réseau profond se trouvant juste au-dessous d'une grande tétractine plus superficielle ; les vides sont comblés par un réseau secondaire dense et confus de petites tétractines. L'ensemble de ces deux réseaux ressemble à ce que KIRKPATRICK (1911) a décrit chez *Plectroninia deansii*, mais il y a ici plusieurs rangées de grands spicules et un plus grand nombre d'étages de petites tétractines. La structure de cette couche basale est homogène, à la différence de ce que HINDE (1900) a décrit chez *Plectroninia halli*, de l'Eocène, où il y a un squelette principal de spicules soudés et une couche basale de tétractines simplement emboîtées par leurs actines faciales.

L'épaisseur totale du squelette, depuis le substrat jusqu'à la pointe des actines des spicules de la première rangée, atteint 400 à 500 μ .

Sur des fragments de squelette écrasés entre lame et lamelle, on distingue les triactines à actines latérales en V, libres entre les mailles du réseau ; je n'ai pas pu les revoir sur les coupes de l'Eponge non décalcifiées.

Enfin, c'est dans la partie la plus superficielle de ce réseau, dans une zone d'environ 200 μ , que l'on trouve de grosses cellules coincées entre les mailles.

Les corbeilles vibratiles épousent les contours des alvéoles formées par les grandes tétractines. Plus hautes que larges, elles mesurent environ 70 μ / 120 à 130 μ . Sur quelques coupes, certaines corbeilles apparaissent ouvertes à la fois vers la zone de canaux superficielle, et aussi vers le bas, ressemblant ainsi plus à un tube vibratile qu'à une véritable corbeille ; ceci ne semble pas général.

Au-dessus de ces corbeilles se trouve une zone de lacunes et de canaux, en partie traversée par les actines apicales des tétractines du squelette basal. Cette zone mesure 70 à 100 μ et communique avec l'extérieur par des pores ovales ou arrondis de 12 à 20 μ de diamètre. Je n'ai pas pu distinguer clairement les espaces inhalants des exhalants ; il semble que sous la couche dermique même, les lacunes soient inhalantes et que les canaux situés plus profondément, au contact des corbeilles, soient exhalants ; mais il est possible que, dans certains cas du moins, la sortie de l'eau se fasse sous les corbeilles, et la reconstitution du système aquifère demande à être précisée.

La couche dermique comprend la totalité des spicules non soudés (à l'exception des triactines en V). Tous ces spicules, tangentiels, ont une disposition très régulière, centrée sur l'osculé ; ce sont surtout des triactines.

L'osculé (figure 1, a et planche 1, d), central, est protégé par une frange de diactines longues et fines, formant une petite houppe visible à l'œil nu. Son diamètre est d'environ 150 à 200 μ . Le

cercle osculaire est constitué par les branches latérales de triactines en forme de T, dont l'actine basale est opposée au centre de l'oscul, puis par les actines latérales de tétractines un peu épineuses, dont l'actine apicale est dirigée vers le centre de l'oscul. Après deux ou trois rangées de ces tétractines, on trouve des triactines épineuses équiangulaires très régulièrement disposées, avec une des actines opposée au centre de l'oscul ; cette actine diffère généralement un peu des deux autres ; les quelques épines de ces triactines sont disposées symétriquement sur la face superficielle du spicule.

Cet arrangement des triactines s'étend sur l'ensemble de la couche dermique, dont tous les spicules semblent ainsi entourer l'oscul et prolonger la couronne périosculaire. Les diapasons, toujours isolés et ne formant jamais de fibres, sont situés dans un plan légèrement plus profond ; ils sont soit tangentiels, soit légèrement obliques, avec l'actine basale dirigée vers la profondeur et les deux branches du diapason tournées vers la surface.

Spicules (figure 1, b à j) :

- Diactines périosculaires, très fines : 90-330 μ / 2-3 μ .
- Triactines sagittales de l'oscul, peu nombreuses, en forme de T ; les deux actines latérales forment un angle très ouvert, mesurant jusqu'à 180° ; l'actine basale est souvent légèrement tordue :
 - Actines latérales : 40-60 μ / 2,5 μ
 - Actine basale : 50-55 μ / 5 μ
- Triactines épineuses tangentielles, équiangulaires ; l'actine opposée à l'oscul a un peu moins d'épines que les deux autres et est de dimensions légèrement différentes ; on note par exemple :

Actines paires	Actine impaire
115 μ , 8 épines	130 μ , 6 épines
90 μ , 6 et 7 épines	110 μ , 4 épines
110 μ , 10 et 8 épines	105 μ , 6 épines
70 μ , 8 épines	45 μ , 3 épines.

Les triactines de la périphérie de l'Eponge, plus petites, ont parfois des actines de 35 μ / 6 μ seulement, alors que les plus proches de l'oscul ont des actines atteignant 180 μ / 18 μ . C'est généralement chez les petites triactines périphériques que l'actine impaire est un peu plus courte que les actines paires, alors qu'elle est plus longue chez les plus grandes triactines. Les épines sont fortes et portent elles mêmes quelques épines secondaires ; elles atteignent jusqu'à 10 μ de long ; leur disposition est régulière, en deux séries obliques sur la face du spicule tournée vers l'extérieur ; leur nombre varie entre 2 à 6 paires ; elles sont parfois en nombre impair, mais manifestement par suite de l'atrophie de l'une d'elles.

- Triactines en diapason de la couche dermique, à longues actines latérales serrées, situées dans un plan parallèle à celui de l'actine basale, mais légèrement décalé. Actines latérales, souvent un peu inégales : 25-45 μ / 1,5 μ ; actine basale : 40-75 μ / 3 μ .
- Triactines à actines latérales en V, ressemblant beaucoup à des diapasons, libres dans le squelette basal. Les courtes actines latérales sont déformées par de grosses épines coniques et acérées : 15-20 μ . Actine basale : 42-45 μ / 2-2,5 μ .
- Tétractines périosculaires. Chez certains individus, les actines latérales seules portent quelques épines fortes et lisses sur leur face orale, ainsi parfois que l'actine apicale ; cette dernière est quelquefois raboteuse ; chez d'autres individus, beaucoup de tétractines ont une spination identique à celle des triactines.
 - Actines latérales : 30-70 μ / 5-10 μ , parfois inégales.
 - Actine basale : 60-130 μ / 10-12 μ .
 - Actine apicale : 30-80 μ / 3-10 μ .
- Tétractines épineuses soudées du squelette basal, à actine apicale libre épineuse et conique :
 - 1 : actine apicale : 70-110 μ / 20 μ ; actines faciales : 50 μ environ.
 - 2 : actine apicale : 8-25 μ / 5 μ à la base ; actines faciales : environ 12 μ .

Les mailles principales du squelette mesurent entre 80 et 100 μ .

Cytologie :

Les choanocytes (figure 1, l) ont un noyau apical de 2,5 μ et mesurent 7 μ de haut. Les canaux et l'épiderme sont formés de pinacocytes normaux.

Sous le choanosome, dans les 200 premiers μ du squelette basal, de nombreuses cellules sont situées entre les tétractines soudées. Ces cellules (figure 1, k), de forme assez variable, allongées ou arrondies, mesurent entre 10 et 18 μ , avec un noyau de 3 μ de diamètre ; le nucléole n'est pas visible ; leur cytoplasme, qui se colore fortement par l'éosine et la fuchsine acide dans les trichomes, contient de nombreuses granulations colorées par l'hématoxyline ferrique ; ce cytoplasme contient aussi des inclusions arrondies de plus grande taille, donnant une réaction positive au PAS et non digérable par l'amylase salivaire. La signification de ces cellules, que l'on retrouve chez les trois autres *Plectroninia* trouvées à Tuléar, sera discutée p. 35.

Aucun stade de la **reproduction** n'a été observé.

Localisation :

Dans les tunnels sous-récifaux de Tuléar, *P. pulchella* est strictement localisée aux surfaces obscures horizontales ou faiblement inclinées, subissant un envasement qui, bien que faible à cause des mouvements de l'eau de ces tunnels, est cependant plus important que sur les surfaces verticales ou surplombantes. Cette localisation entraîne une sensibilité plus forte à un envasement prononcé, et c'est la seule des six Pharétronides décrites ici qui n'a pas été trouvée dans le tunnel du récif de Songeritelo, soumis aux apports du fleuve Fiherenana.

Cette espèce n'est pas très abondante dans les tunnels explorés, et sa densité peut être comparée à celles de *Plectroninia tecta* et de *P. minima* bien qu'elle semble d'abord plus commune que ces deux espèces à cause de sa taille relativement grande qui permet de repérer de plus nombreux individus.

Plectroninia radiata n. sp. 76 93

Figure 2, p. 30. Figure e, planche 1

Holotype : Muséum National (18/9/1964).

Paratypes : - Muséum National, 3 individus (18/9/1964).

- British Museum, 3 individus (18/9/1964), n° 1966 : 2 : 1 : 5 ; n° de code : 06018.

Description :

Croûte ovale, mesurant 1 à 2 mm de plus grand diamètre sur 0,5 à 0,6 mm d'épaisseur. La partie superficielle est blanche, le squelette basal de spicules soudés est brun plus ou moins foncé.

L'anatomie générale de l'Eponge est la même que celle de *P. pulchella* et je renvoie à la description de cette dernière pour le squelette basal, le choanosome et les canaux. Les différences entre les deux espèces portent principalement sur les caractères de la couche dermique.

La couche dermique comprend également la quasi totalité des spicules non soudés. Ces spicules sont tangentiels ici aussi, mais leur disposition est moins régulière et moins nettement centrée sur l'oscul.

Ce dernier, de 100 à 150 μ de diamètre, est généralement excentré et peu visible ; le cercle osculaire est formé par les actines latérales de tétractines un peu épineuses, placées sur trois ou quatre rangs et dont l'actine apicale est pointée vers le centre de l'ouverture ; quelques diactines raboteuses, en balonette, sont en position rayonnante, mais sans former de véritable houppe. Autour de ces trois ou quatre rangées de tétractines, on trouve des triactines épineuses équiangulaires ou légèrement sagittales formant une couche tangentielle désordonnée qui s'étend sur l'ensemble de la couche dermique. A la périphérie de l'Eponge apparaissent de grandes diactines épineuses tangentiels, perpendiculaires à la bordure et recouvrant les triactines ; cette couche tangentielle rayonnante est de développement variable suivant les individus ; chez la majorité des spécimens, la couche de diactines est presque continue, les spicules étant serrés les uns contre les autres, et limitée à une rangée périphérique ; chez d'autres, il existe une ou plusieurs rangées situées vers l'intérieur, et la couche de diactines s'étend parfois même jusqu'au voisinage de l'oscul ; leur disposition est

Légende de la figure 1

Plectoninia pulchella

- a : représentation semi-schématique de l'oscule vu du choanosome, × 200
- b : diactine périoscule, × 400.
- c : triactine du squelette basal, × 1 000.
- d : triactine en diapason, × 1 000.
- e : actine apicale d'une grande tétractine du squelette basal, × 500.
- f : petite tétractine du squelette basal, × 1 000.
- g : triactines de la couche superficielle, × 400.
- h : détail des épines de triactines, × 1 000.
- i : tétractines périoscule, × 400.
- j : triactine périoscule, × 400.
- k : cellules du squelette basal, × 2 000.
- l : choanocyte, × 2 000.

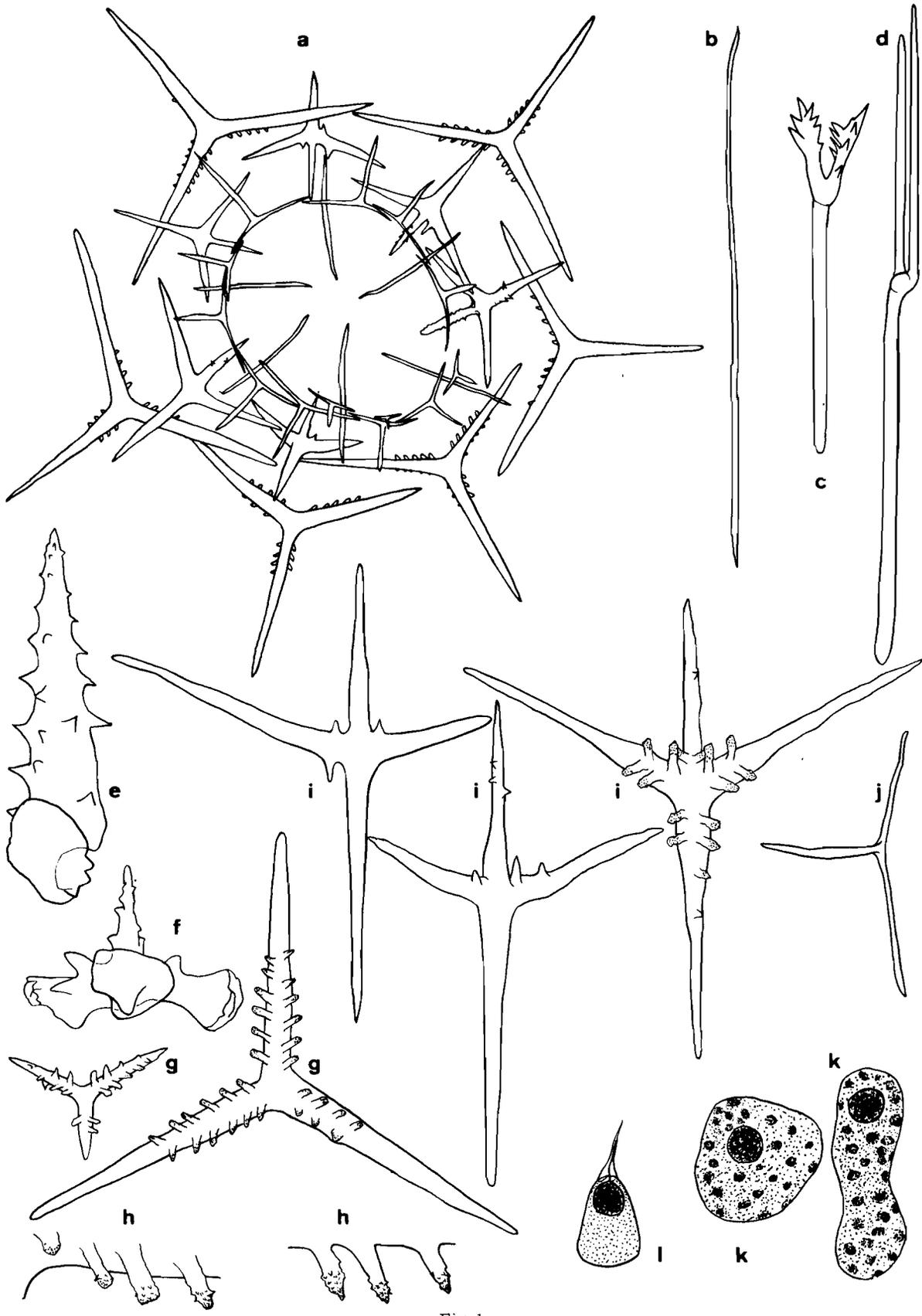


Fig. 1

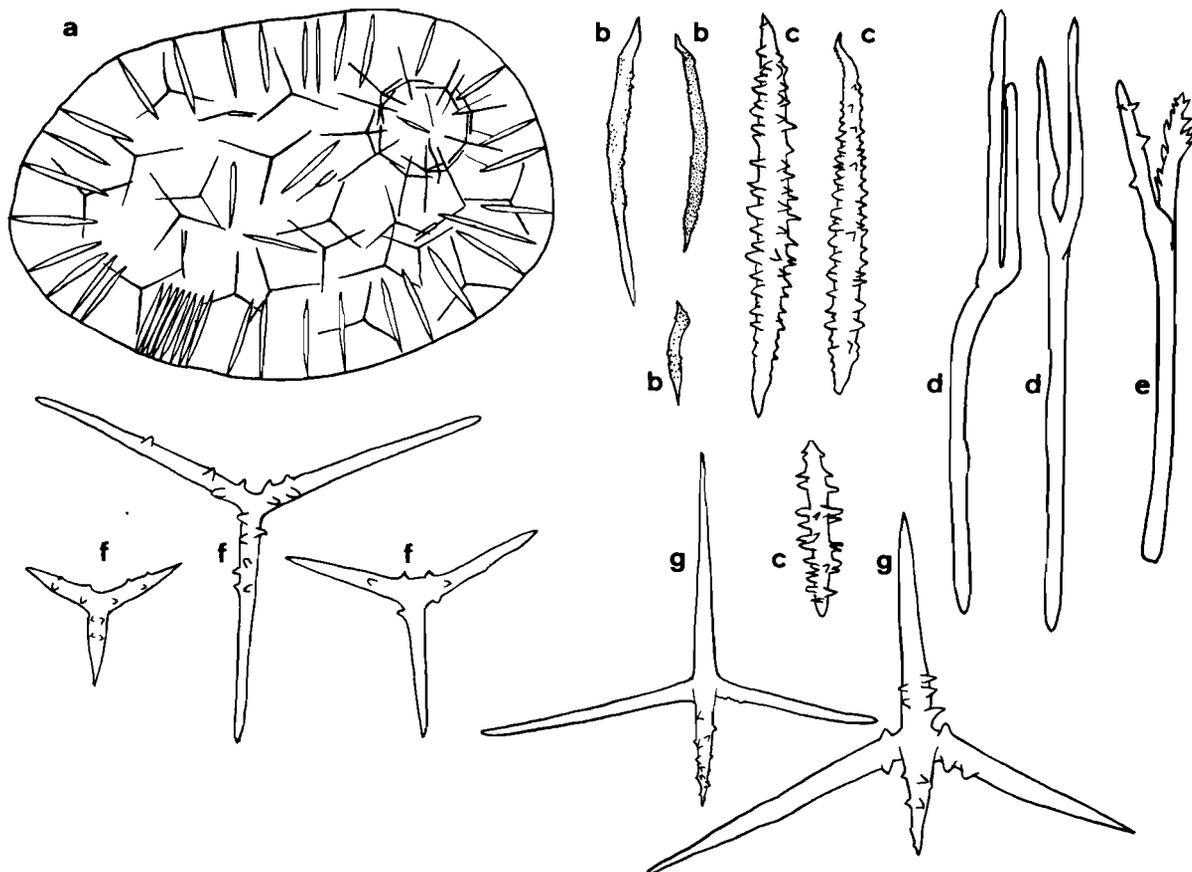


Fig. 2

Plectoninia radiata

- a : représentation schématique de la couche dermique.
- b : diactines périoscules, $\times 400$.
- c : diactines radiales, $\times 400$.
- d : triactines en diapason, $\times 1000$.
- e : triactine du squelette basal, $\times 1000$.
- f : triactines, $\times 400$.
- g : tétractines périoscules, $\times 400$.

alors moins nettement rayonnante et aussi moins nettement tangentielle, certains étant implantés un peu obliquement ; enfin, quelques individus montrent au contraire une réduction du nombre des diactines rayonnantes. J'ignore si ces variations sont sous l'influence de facteurs écologiques.

Les diapasons sont, comme chez l'espèce précédente, dans un plan un peu plus profond et placés obliquement.

Spicules (figure 2, b à g) :

- Diactines osculaires, légèrement raboteuses : $100-120 \mu / 2,5 \mu$, parfois 40μ seulement.
- Diactines épineuses, surtout périphériques, à épines coniques moins nombreuses et plus courtes aux extrémités du spicule ; les pointes sont souvent inégales et, fréquemment, l'une d'elles est lancéolée. La réfringence de ces spicules est moindre que celles des autres catégories. $60-140 \mu / 9-13 \mu$; les épines atteignent $7,5 \mu$.
- Triactines épineuses de la couche dermique, à actines égales ou légèrement inégales, équiangulaires ou un peu sagittales : lorsqu'une des actines est différente des autres, elle n'a pas d'orientation particulière par rapport à l'osculum comme chez *P. pulchella*. Les épines, peu nombreuses mais fortes, ressemblent assez à celles des triactines de *P. pulchella* ; elles sont localisées à la base des actines sur la face tournée vers l'extérieur et sont plus ou moins régulières suivant les individus, mais jamais aussi symétriques que chez l'espèce précédente. Actines de $50-110 \mu / 6-7 \mu$, parfois $30 \mu / 5 \mu$.

● Triactines en diapason de la couche dermique, à actines latérales parallèles serrées, (22-35 μ /1-2 μ) situées dans un autre plan que l'actine basale (40-50 μ /2 μ).

● Triactines à actines latérales en V du squelette basal. Actines latérales souvent inégales, pourvues de fortes épines coniques plus nombreuses sur l'une des deux actines, généralement la plus courte, qui est déformée : 15-20 μ /2 μ . Actine basale légèrement épaissie à son extrémité : 40-45 μ /2-2,5 μ .

● Tétractines périosculaires. Actines latérales rabattues, souvent un peu inégales : 60-95 μ /5-8 μ . Actine apicale : 20-50 μ /5-9 μ . Actine basale : 70-100 μ /5-8 μ . L'actine apicale est épineuse sur toute sa longueur, les autres sont soit lisses, soit pourvues de quelques fortes épines localisées à leur base.

● Tétractines épineuses soudées du squelette basal, de deux tailles différentes, identiques à celles de *Plectroninia pulchella*.

Cytologie :

Les caractères cytologiques sont identiques à ceux décrits pour *P. pulchella* ; les cellules situées entre les mailles du squelette basal sont un peu plus petites et ne dépassent pas une dizaine de μ .

Localisation :

Tunnels du récif de Songeritelo et du Récif de Tuléar, surfaces obscures verticales et surplombantes, très rarement sur surfaces horizontales. C'est de loin la plus abondante des quatre *Plectroninia* récoltées.

Plectroninia pulchella (n° 1966 : 2 : 1 : 6 ; n° de code : 06019)

Plectroninia tecta n. sp. (n° 1966 : 2 : 1 : 6 ; n° de code : 06019)

Figure 3, p. 32. Figures a et b, planche 2.

Holotype : Muséum National (18/9/1964)

Paratypes : - Muséum National, 1 individu (28/9/1964)

- British Museum, 1 individu (18/9/1964) n° 1966 : 2 : 1 : 6 ; n° de code : 06019.

Description :

Eponge en croûte de forme irrégulière, parfois ovale, de 2 mm au maximum, épaisse de 0,5 à 0,6 mm. La couche dermique superficielle est blanc jaunâtre, le squelette basal brun plus ou moins foncé.

L'anatomie générale est identique à celle des deux *Plectroninia* précédentes et je renvoie à *P. pulchella* pour la description du squelette basal, du choanosome et de la zone des canaux. Les différences spécifiques portent principalement sur les caractères de la couche dermique.

Les oscules (figure 3, a - figure b, planche 2) sont au nombre de trois ou de quatre, dispersés sans ordre à la surface ; leur diamètre est d'une centaine de μ . Chacun d'eux est protégé par une courte frange de diactines fines, obliques par rapport à la surface. Le cercle osculaire est formé par les actines latérales de tétractines le plus souvent dépourvues d'épines, dont l'actine apicale pointe vers l'orifice ; l'actine basale, opposée au centre de l'oscule, est filiforme. Ces tétractines forment les deux ou trois premières rangées autour de l'ouverture, puis on passe progressivement à des triactines épineux à grand angle oral dont les actines latérales forment des cercles concentriques à l'oscule ; on peut observer tous les intermédiaires entre les tétractines osculaires typiques et les triactines périphériques : l'actine basale filiforme s'épaissit, tandis que l'actine apicale se réduit de plus en plus pour ne plus former finalement qu'une grosse épine opposée à l'actine basale, et que les actines latérales se chargent d'épines. L'ensemble est recouvert jusqu'au bord de l'oscule par une couche continue de diactines épineuses étroitement et régulièrement imbriquées, rayonnant autour de l'ouverture. Chaque oscule est ainsi entouré de spicules concentriques et rayonnants. Cette structure, centrée sur l'oscule le plus proche, s'étend jusqu'à la périphérie de l'Eponge. Les zones de contact entre les différents oscules sont un peu moins régulières.

Les diapasons sont, comme dans les espèces précédentes, placés un peu obliquement, l'actine basale vers la profondeur, les actines latérales vers la surface.

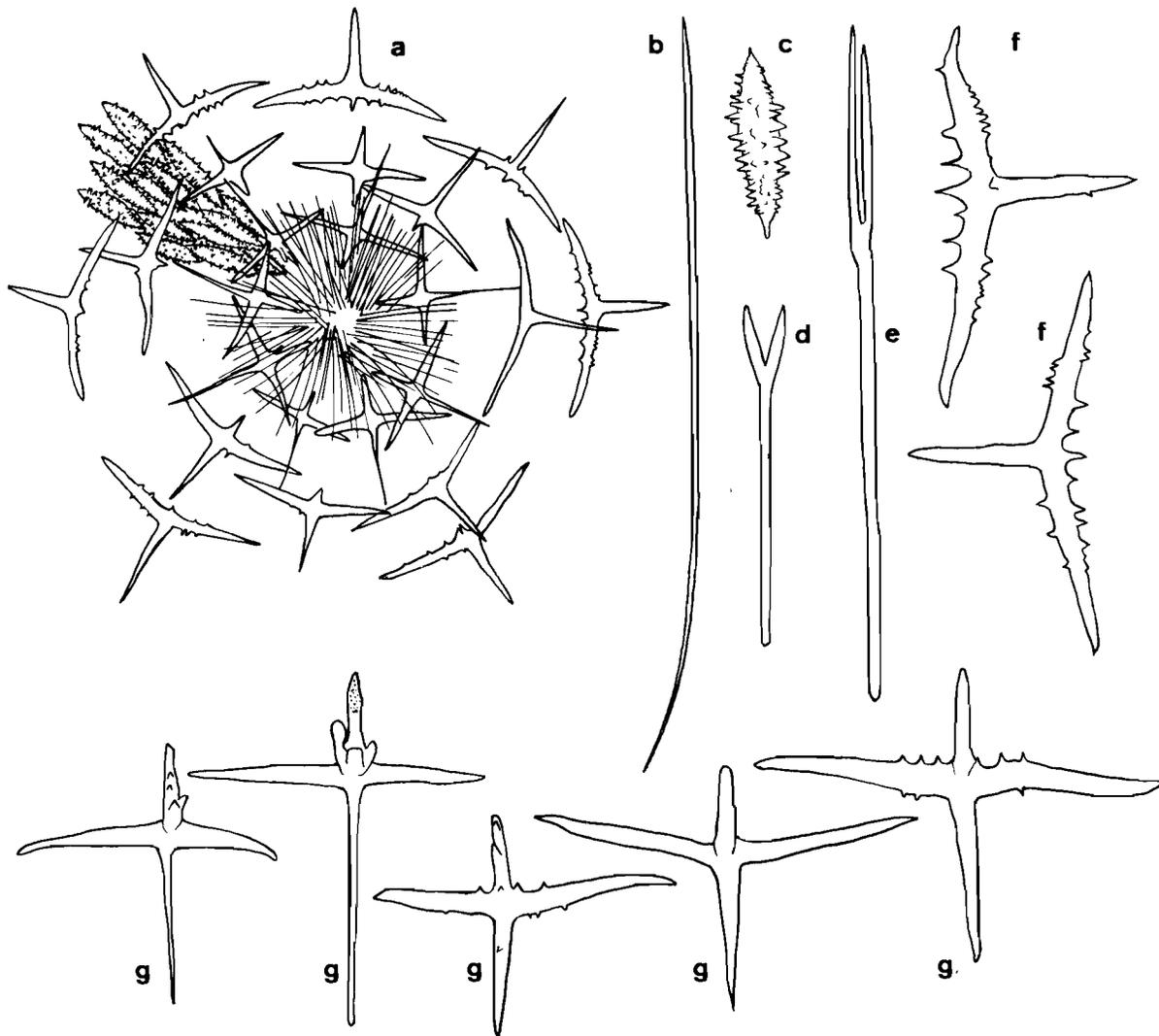


Fig. 3

Plectroninia tecta

- a : représentation semi-schématique de l'oscule vu du choanosome, $\times 200$.
- b : diactine périosculaire, $\times 500$.
- c : diactine de la couche superficielle, $\times 400$.
- d : triactine du squelette basal, $\times 1000$.
- e : triactine en diapason, $\times 1000$.
- f : triactines $\times 400$.
- g : tétractines périosculaires, $\times 400$.

Spicules (figure 3, b à g)

- Diactines périosculaires : $150-300 \mu / 2\mu$.
- Diactines épineuses superficielles, aplaties transversalement, de forme ovoïde ; les épines, fortes (jusqu'à 8μ) et nombreuses, sont situées de préférence sur les bords du spicule aplati et s'engrènent avec celles des spicules voisins. Leur réfringence est moindre que celle des autres catégories spiculaires. $50-90 \mu / 10-15 \mu$ (sans les épines).
- Triactines épineuses situées sous la couche de diactines superficielles ; les deux actines latérales, toujours plus longues que la basale, forment un angle de 140 à 160° ; ces actines portent sur leur face orale, quelques fortes épines dont l'une, opposée à l'actine basale, est presque toujours plus développée et devient même une véritable actine chez les spicules les plus proches de l'armature de l'oscule ; leur autre face a quelques épines plus courtes, fréquemment groupées

en une courte zone où elles sont très serrées : elles mesurent 60 à 80 μ sur 8 μ d'épaisseur (sans les épines, qui atteignent 5 à 7 μ). Actine basale lisse ou à quelques très faibles épines ; 40-55 μ / 7, 5-8 μ .

● Triactines en diapason de la couche dermique ; actines latérales serrées, parallèles, un peu inégales : 28-30 μ / 1-1,5 μ . Actine basale : 55-60 μ / 2 μ .

● Triactines à branches latérales en V, rares dans les préparations et dont la localisation n'a pas pu être observée ; ils sont probablement disposés dans le squelette basal, comme chez les espèces précédentes. Les actines latérales sont lisses ici : 10-12 μ / 2 μ . Actine basale : 30 - 36 μ / 1,5 μ .

● Tétractines périosculaires. Actines latérales lisses, placées dans le prolongement l'une de l'autre : 40-70 μ / 5-8 μ ; elles portent quelques épines chez les tétractines les plus éloignées de l'ouverture. Actine apicale lisse, fréquemment malformée, parfois divisée en deux ou trois : 20-37 μ / 4-6 μ . Actine basale longue et filiforme chez les spicules les plus près de l'osculé : 30-80 μ / 2-7 μ .

● Tétractines du squelette basal, épineuses et soudées par leurs actines faciales, de deux tailles, identiques à celles de *P. pulchella*.

Cytologie :

Les caractères cytologiques sont les mêmes que ceux des espèces précédentes.

Localisation :

P. tecta a été récoltée dans les tunnels du Récif de Tuléar et du récif de Songeritelo, toujours sur des surfaces verticales ou surplombantes obscures. Elle est assez peu abondante.

Plectroninia minima n. sp. Tu 100

Figure 4, p. 34. Figure e, planche 1

Holotype : Muséum National (18/9/1964).

Paratypes : - Muséum National, 2 individus (28/9/1964).

- British Museum, 2 individus (28/9/1964, n° 1966 : 2 : 1 : 3 ; n° de code : 06016.

Description :

Petite Eponge en forme de cône tronqué, mesurant 1,5 à 2 mm à la base, 0,8 à 1,2 mm au sommet et 1 mm de hauteur. Elle possède, comme les autres espèces, un squelette de tétractines soudées, mais ici ce squelette se relève davantage sur les bords pour former les parois du cône tronqué ; la couche dermique occupe le cratère central. Les corbeilles vibratiles tapissent l'ensemble de la partie interne du squelette ; lacunes et canaux ont l'organisation habituelle.

La couleur de la couche dermique est blanchâtre, le squelette est brun, avec un liseré blanc au rebord du cratère.

L'osculé, d'une centaine de μ de diamètre, est toujours unique et excentré. Le cercle osculaire est ici aussi formé par les actines latérales de tétractines épineuses dont l'actine apicale pointe vers le centre ; cette actine est plus nettement située dans un plan différent de celui des actines faciales que chez les trois *Plectroninia* précédentes et est oblique par rapport à la surface dermique, tandis que les actines faciales sont tangentiellles. Autour de ces tétractines, formant un nombre de rangées variable suivant les individus, on trouve des triactines épineuses tangentiellles, d'abord disposées régulièrement autour de l'osculé, puis assez désordonnées ; ces triactines sont peu nombreuses, et la densité spiculaire de la couche dermique est moins forte que chez les trois autres espèces. Les diapasons ont la disposition habituelle ; mais quelques uns d'entre eux sont situés dans le squelette basal, où ils semblent remplacer les triactines à actines latérales en V, qui n'ont pas été observées.

Spicules : figure 4, a à e.

● Diactines périosculaires : 70-120 μ / 2 μ .

● Triactines épineuses, équiangulaires, mais dont l'actine opposée au centre de l'osculé est souvent un peu plus courte que les autres (90 μ pour 100 μ par exemple) et a un nombre d'épines

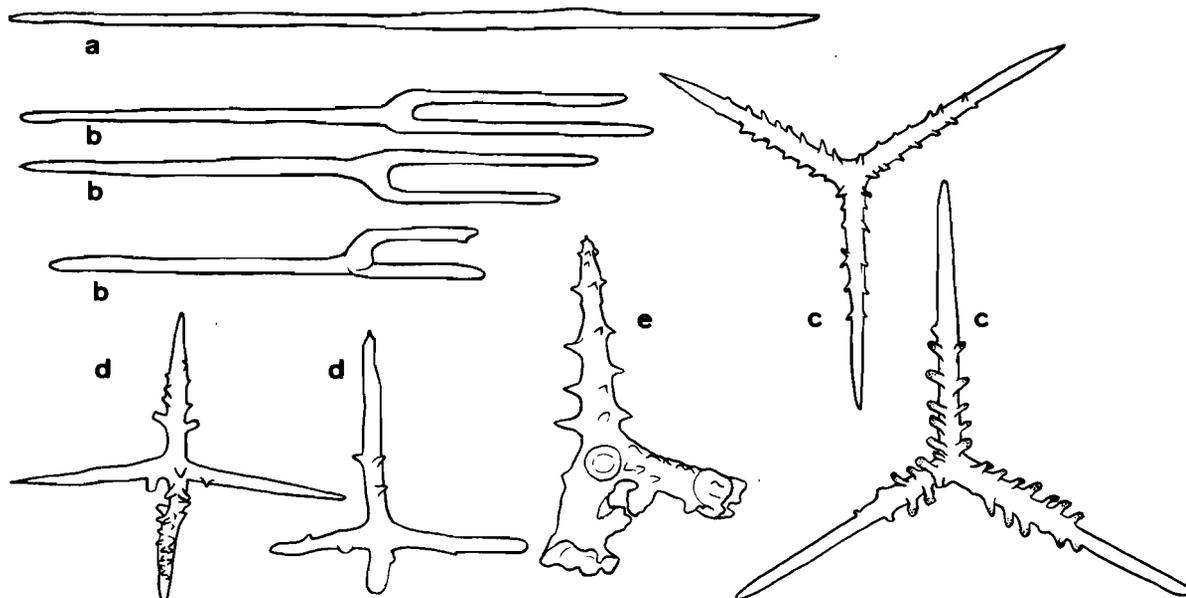


Fig. 4

Plectroninia minima
 a : diactine périoscule, × 1000. c : triactines, × 400.
 b : triactines en diapason, × 1000. d : tétractines périosculaires, × 400.
 e : tétractine du squelette basal, × 400.

légèrement différent ; les épines, qui atteignent 5 μ de long, un peu raboteuses, sont disposées par paires, en deux rangées à peu près symétriques sur la face extérieure du spicule ; leur nombre varie de 4 à 7 paires par actines. Les actines mesurent 60 à 110 μ sur 6 à 10 μ .

● Triactines en diapason, à actines latérales inégales parallèles : 15-60 μ /1,5-2 μ . Actine basale dans un plan parallèle à celui des actines latérales, mais légèrement décalé : 35-60 μ /2 μ .

● Tétractines périosculaires : les actines latérales sont peu rabattues et presque dans le prolongement l'une de l'autre ; leurs épines sont rares et inconstantes : 40-55 μ /5-6 μ . Actine apicale fréquemment tronquée, parfois vestigiale ; quand elle est normalement développée, elle porte quelques épines obtuses : 5-55 μ /6-7,5 μ . Actine basale à épines peu nombreuses : 40-110 μ /6-7,5 μ .

● Tétractines épineuses soudées du squelette principal, de deux tailles différentes, identiques à celles de *P. pulchella*.

Cytologie :

Caractères cytologiques identiques à ceux des espèces précédentes. Les cellules situées entre les tétractines soudées mesurent 8 à 10 μ , avec un noyau de 3 μ .

Localisation :

Tunnels du récif de Tuléar et du récif de Songeritelo, sur surfaces verticales et surplombantes obscures. Sa faible taille et l'importance plus grande du squelette brunâtre la rendent très difficile à observer. C'est, de plus, une espèce peu abondante et une dizaine d'individus seulement ont été récoltés.

Remarques sur le genre *Plectroninia*.

1 : Les quatre Eponges qui viennent d'être décrites présentent une unité d'organisation remarquable. Elles sont néanmoins bien différentes du point de vue spécifique, à la fois par la forme, par les caractères de leur couche dermique et, parfois, par l'écologie (des différences écologiques n'ont

pas pu être précisées entre *P. radiata*, *P. tecta* et *P. minima*, que l'on trouve souvent proches les unes des autres sur le même bloc ; mais les parois des tunnels sont si anfractueuses et si irrégulières que de légères différences peuvent exister). La variabilité est assez faible à l'intérieur de chaque espèce, sauf chez *P. radiata* qui est l'espèce la plus commune. Aucune transition ne s'observe entre elles ; les quelques individus de *P. radiata* presque entièrement recouverts de diactines qui ont été observés sont bien différents de *P. tecta*.

2 : Chez les quatre espèces, on trouve une catégorie cellulaire particulière entre les mailles du réseau de tétractines soudées. Les caractères et l'aspect de ces cellules les rapprochent beaucoup des thésocytes des cordons de la Pharétronide *Petrobiona massilliana* et des amas cellulaires de *Merlia normani* Kirkpatrick, qui sont enfermés dans des canalicules ou des cryptes du squelette massif de ces Eponges ; dans ces deux cas, on ne peut attribuer à cette catégorie cellulaire un rôle dans la construction du squelette rigide, qu'elles ne pourraient pas fabriquer par l'intérieur ; je pense avoir démontré que la relation entre le squelette aspicleux et ces amas de cellules était la possibilité d'isolement offerte par les cavités du squelette massif, isolement qui détermine une évolution en cellules à réserves (VACELET, 1964, p. 41). Dans le cas des *Plectroninta*, il est plus difficile d'éliminer l'interprétation de cellules sécrétrices du calcaire ; les telmatoblastes de *Minchinella lamellosa* Kirkpatrick, auxquels KIRKPATRICK (1908) attribue un rôle dans la soudure des spicules, sont trop mal connus au point de vue cytologique pour permettre une comparaison. Ici aussi, les cellules sont isolées, à l'intérieur des mailles du squelette ; d'autre part, on trouve ces cellules sur les 200 premiers μ du squelette, alors que les spicules incomplètement soudés sont seulement dans une zone très superficielle ; enfin, elles ne sont pas étroitement appliquées contre les spicules soudés, mais libres entre les espaces délimités par ces spicules. Aussi je pense qu'il s'agit plutôt de cellules à réserves de même signification que celles de *Merlia* et de *Petrobiona*, mais cette interprétation demande à être vérifiée. La soudure des spicules est peut-être l'œuvre de quelques cellules aplaties parfois observées dans les toutes premières couches du squelette.

3 : L'attribution de ces Eponges au genre *Plectroninta* peut prêter à discussion. Elles sont certainement proches de *P. deansti* KIRKPATRICK (1911), et le mode d'union des tétractines de leur squelette, dont les actines faciales sont unies bout à bout, les éloigne *a priori* du genre *Petrostroma* ; on doit toutefois remarquer que le mode d'union des actines n'est visible que sur les actines incomplètement soudées et que, étant donné la difficulté d'étude de ce squelette, on ne peut guère se prononcer de façon sûre sur ce point ; je n'ai pas observé d'images semblables à celles données par DODERLEIN (1897), mais je n'en écarter pas pour autant la possibilité d'une union latérale des actines. Elles se distinguent de l'espèce type du genre *Plectroninta* (*P. halli* Hinde, 1900, de l'Eocène) par l'absence d'une couche squelettique basale différente du squelette principal, formée de tétractines simplement emboîtées et non soudées (cette couche existe chez l'actuelle *P. hindei*, KIRKPATRICK, 1900) ; d'autre part, chez *P. halli*, le squelette se composerait de fibres régulièrement réticulées, sans orientation radiale ; or ici, les grandes tétractines soudées, apparaissant exactement superposées, ne devraient-elles pas être considérées comme des fibres radiales malgré la faible épaisseur du squelette ? De plus, ces fibres sont, comme chez *P. deansti*, reliées transversalement par de petites tétractines soudées, caractère observé chez *Petrostroma schulzei* Doderlein. La structure du squelette des quatre espèces de Tuléar correspond peut-être davantage à celle des Eponges fossiles du genre *Bactronella* Hinde (1883) qui, d'après HINDE (1900), offrirait des caractères intermédiaires entre ceux de *Plectroninta* et ceux de *Petrostroma* : squelette à disposition radiale et petits spicules transversaux comme chez *Petrostroma*, couche basale de spicules emboîtés supplémentaire comme chez *Plectroninta* ; mais la couche basale non soudée n'existe pas ici. Etant donné la difficulté d'appréciation des caractères du squelette de ces Eponges, surtout des spécimens fossiles, je crois préférable de placer provisoirement ces Eponges dans le genre *Plectroninta*, en attendant une révision générale qui ne pourra guère être faite que par un examen attentif des spécimens types des espèces actuelles et fossiles.

Famille *Paramurrayonidae* nov.

Diagnose : Pharétronides non segmentées à squelette aspicleux cortical.

Paramurrayona corticata n. gen., n. sp. Tu 30

Figure 5, p. 37. Figures e, f, et g, planche 2.

Holotype : Muséum National, (28/9/1964).

Paratypes : - Muséum National, 1 individu (28/9/1964)

- British Museum, 2 individus (28/9/1964), n° 1966 : 2 : 1 : 2 ; n° de code : 06015.

Description :

Petite Eponge en croûte arrondie, mesurant 2 à 5 mm de diamètre sur 0,5 mm d'épaisseur au centre. La surface recouverte d'écailles imbriquées, est un peu brillante ; sa couleur est brun plus ou moins foncé, teinte due à un dépôt d'oxydes de fer et de manganèse ; sur les bordures, la surface, recouverte d'écailles moins âgées, est blanche et brillante.

L'anatomie de l'Eponge est très particulière. Elle comprend (figure 5, a) :

- Une couche superficielle d'écailles ovalaires, se recouvrant les unes les autres comme les tuiles d'un toit. Cette couche est continue sur les bords, mais moins régulière vers le centre où les écailles peuvent avoir été arrachées. Sous certaines d'entre elles se trouvent quelques cellules et des bactéries (cf. paragraphe cytologie).

- Une carapace de corps calcaires aplatis, plus gros et plus irréguliers que les écailles, de forme générale rectangulaire, qui dérivent très probablement des écailles. Ces corps sont imbriqués les uns dans les autres et forment une carapace continue qui s'interrompt près de l'osculé et qui s'arrête un peu avant la bordure de l'Eponge, où on trouve seulement les écailles. Vers le centre, ils sont placés sur plusieurs rangées ; les espaces entre les plaques, de 2 à 3 μ , sont remplis de mésoglée, avec, le plus souvent près de la jonction de deux plaques voisines, de rares cellules. L'épaisseur de cette carapace est variable ; elle peut atteindre 300 μ dans la partie centrale.

- En dessous, l'endosome comporte un nombre assez faible de corbeilles vibratiles de 50 à 70 μ de diamètre. Il est limité par deux membranes pinacocytaires, l'une appliquée contre la carapace, l'autre sur le substrat. Son épaisseur totale dépasse rarement 300 μ et est parfois réduite à moins de 100 μ . Les canaux sont distribués à travers l'endosome ; il contient également des trabécules, renforcés par des faisceaux de spicules en diapason (diapason de la catégorie 1, à branches droites très rapprochées, et de la catégorie 2, à branches serrées et courbées) ; ces faisceaux sont formés par 8 à 15 spicules de front, dont les actines latérales sont dirigées vers la surface ; on trouve également entre les canaux et les corbeilles quelques diapasons de la catégorie 4, à très longue actine basale, qui ont la même disposition que les faisceaux, mais sont isolés ; cette dernière catégorie a des actines latérales fréquemment courbées au contact de la carapace externe, tandis que l'extrémité de l'actine basale se recourbe au contact du substrat ; d'une manière générale, la torsion des spicules de l'endosome est en relation avec leur position. Sous les écailles des parties périphériques, il n'y a pas de corbeilles vibratiles et les spicules sont beaucoup plus nombreux ; ce sont surtout des diapasons moins réguliers (catégorie 3), parfois placés assez régulièrement, les branches des diapasons tournées vers le centre de l'Eponge, l'actine impaire dépassant légèrement de l'écaille qui les recouvre (figure g, planche 2). L'ensemble de cette disposition des spicules de l'endosome montre des variations individuelles : les faisceaux endosomiques peuvent être complètement remplacés par les longs diapasons isolés, les diapasons à branches courbées sont plus ou moins nombreux, etc....

La couverture d'écailles et de plaques calcaires s'interrompt près de l'osculé, qui, approximativement central, mesure environ 250 μ . Cet oscule est entouré par une mince bordure de tétractines dont les longues actines latérales, étroitement imbriquées, forment le cercle osculaire ; l'actine apicale pointe vers le centre de l'orifice, tandis que les actines faciales passent sous la carapace externe.

Je n'ai pas pu trouver d'aire porifère particulière, ce qui est assez surprenant ; en effet, chez les deux autres Eponges Calcaires à couverture écailleuse (*Murrayona phanolepts* Kirkpatrick et *Lepidoleucon inflatum* décrit p.40), il existe une zone spéciale, dépourvue d'écailles, où sont localisés les pores inhalants ; rien de tel ne semble exister ici et j'ignore par où se fait l'entrée de l'eau. Il existe bien des espaces entre les plaques calcaires, mais sur les coupes, ils apparaissent tous remplis par de la mésoglée. L'hypothèse la plus vraisemblable est que les zones inhalantes sont périphériques, mais aucune observation ne peut la confirmer. L'endosome en tout cas est directement appliqué contre la carapace externe, sans interposition d'une zone de lacunes ou de canaux.

Spicules (figure 5, b à i).

● Ecailles superficielles, de forme générale ovale, de 150 à 400 μ de plus grand diamètre. Les plus petites sont situées sur la périphérie ; elles sont toujours arrondies et ne montrent jamais d'intermédiaires avec les triactines. Leur surface, brillante, est légèrement mamelonnée. Beaucoup d'entre elles sont perforées par un champignon, qui creuse un réseau serré d'étroites galeries. Elles portent fréquemment des bouquets de longs filaments blanchâtres, sans doute cryptogamiques eux aussi, qui entourent l'Eponge d'un feutrage parfois serré.

● Plaques calcaires sous-jacentes, de forme générale rectangulaire, mesurant plusieurs centaines de μ et dépassant même parfois 1 mm. Leur épaisseur, supérieure à celle des écailles, atteint 50 à 100 μ . Leur surface est mamelonnée. D'après J.J. BLANC, qui a bien voulu examiner un de mes exemplaires, il s'agit d'une calcite fibreuse mal organisée présentant souvent le phénomène de la croix noire.

● Triactines en diapason, qui constituent l'essentiel de la spiculation proprement dite. On peut en distinguer quatre catégories :

1-Diapasons des faisceaux endosomiques, à actines latérales presque toujours inégales, droites, très rapprochées l'une de l'autre : 85-130 $\mu/5 \mu$. Actine basale : 60-160 $\mu/7,5 \mu$.

2-Diapasons des faisceaux endosomiques, à actines latérales courbées ; leur réfringence est toujours moindre que celle des autres spicules. Actines latérales : 30-70 $\mu/7,5 \mu$, toujours plus courtes que l'actine basale ; actine basale : 60-130 $\mu/11 \mu$.

3-Diapasons irréguliers de la périphérie, souvent courbés. Actines latérales : 40-65 $\mu/7,5 \mu$. Actine basale : 50-110 $\mu/10 \mu$.

4-Diapasons isolés dans l'endosome. Actines latérales droites ou courbes assez écartées : 50-120 $\mu/7,5 \mu$. Actine basale très longue, atteignant 340 μ , souvent tordue à l'extrémité.

● Triactines irrégulières de la périphérie, peu nombreuses. Les actines ne dépassent pas 50 μ de long.

● Tétractines périosculaires. Actines latérales plus longues que les deux autres, légèrement rabattues : 150-180 $\mu/12-20 \mu$. Actine basale : 80-120 $\mu/10-15 \mu$. Actine apicale fortement redressée : 70-90 $\mu/10-12 \mu$.

● Tétractines de la périphérie, peu nombreuses. Actine apicale réduite : 10-25 $\mu/5 \mu$. Actines latérales : 30-100 $\mu/7,5 \mu$. Actine basale : 60-130 $\mu/7-8 \mu$.

Cytologie :

Les choanocytes (figure 5, m), de 7 à 8 μ , de forme tronc-conique, ont un noyau de 3 à 4 μ de diamètre. Ce noyau est nettement en position basale, et ceci chez les individus fixés au formol dès la sortie de l'eau comme chez ceux fixés au laboratoire deux ou trois heures après la récolte ; il ne s'agit donc pas d'un artéfact, comme cela se produit parfois chez *Petrobiona massilliana* et comme je l'avais supposé pour *Murrayona phanolepis* (VACELET, 1964).

Les pinacocytes sont allongés, aplatis sur les bords en une fine lame découpée dont les contours sont difficiles à distinguer (figure 5, j et k) ; près du noyau (5 à 7 μ), le cytoplasme contient des granulations de 0,5 μ à 2,5 μ , de couleur jaunâtre ; elles sont négatives au PAS ; elles se colorent par le Noir Soudan après fixation au formol et inclusion à la paraffine ; il peut s'agir de pigments chromolipoides.

Dans les zones périphériques, entre les spicules, on observe dans la mésogléa des cellules contenant quelques inclusions jaunâtres identiques à celles des pinacocytes. Ce type cellulaire existe aussi entre les plaques de la carapace.

Sous certaines écailles, on trouve parfois une sorte de mésogléa, remplie de bactéries de 0,5 à 1 μ de long (ressemblant beaucoup aux bactéries symbiotiques existant chez de nombreuses Démosponges), dans laquelle quelques cellules sont isolées dans de petites lacunes ; ces cellules, de 6 à 8 μ , à noyau très peu colorable de 2,5 μ , sont bourrées de sphérules de 1 à 4 μ fortement PAS positives, surtout les plus petites. Ce tissu est presque certainement étranger mais il est curieux qu'il ait été rencontré aussi fréquemment.

Reproduction :

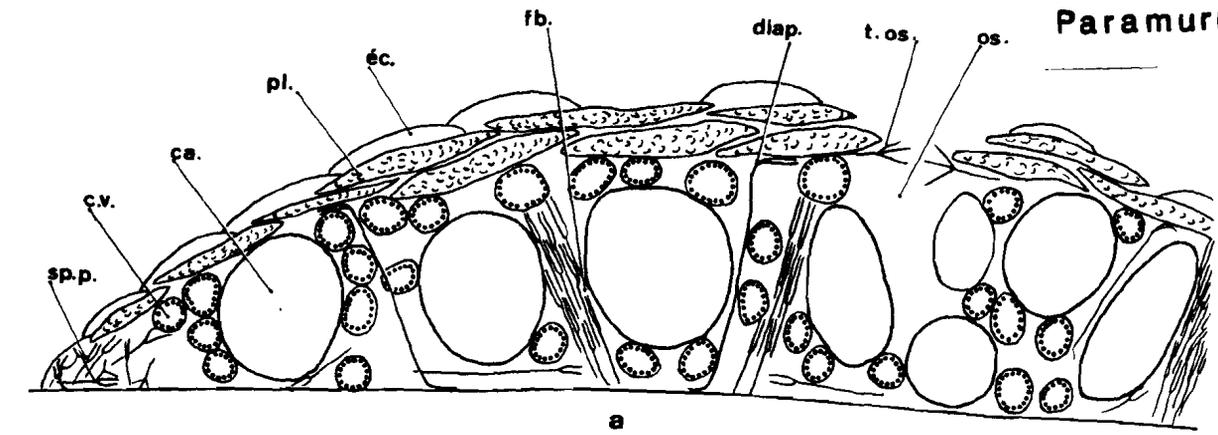
Les exemplaires récoltés en septembre 1964 n'ont montré aucune image de la reproduction ; on doit seulement signaler chez quelques individus de rares cellules situées sous les choanocytes, mesurant 8 à 11 μ , à gros noyau nucléolé de 6 μ , dont le cytoplasme présente une basophilie d'ensemble assez accusée et quelques inclusions (figure 5, l). Ces cellules, qui n'ont pas été observées chez les exemplaires récoltés en décembre de la même année par P. VASSEUR, sont probablement de jeunes ovocytes.

Au début du mois de décembre, 6 individus ont montré quelques stades du développement embryonnaire.

Légende de la figure 5

Paramurrayona corticata

- a : coupe schématique ; **ca.** : canaux. **e.v.** : corbelles vibratiles. **diap.** : diapasons de soutien. **ec.** : écailles superficielles. **fb.** : fibres de diapasons. **os.** : oscule. **pl.** : plaques calcaires. **sp. p.** : spicules périphériques. **t. os.** : tétractines de l'oscul.
- b : diapasons de la catégorie 1, × 400.
c : diapason de la catégorie 2, × 400.
d : diapason de la catégorie 4, × 200.
e : diapasons de la catégorie 3, × 400.
f : triactines, × 400.
g : tétractine, × 200.
h : tétractine périoscule, × 200.
i : écaille, × 200.
j : pinacocytes vus en coupe, × 1 000.
k : pinacocytes vus de face, × 1 000.
l : jeune ovocyte (?), × 2 000.
m : choanocyte, × 2 000.
n : blastule, × 750.



a

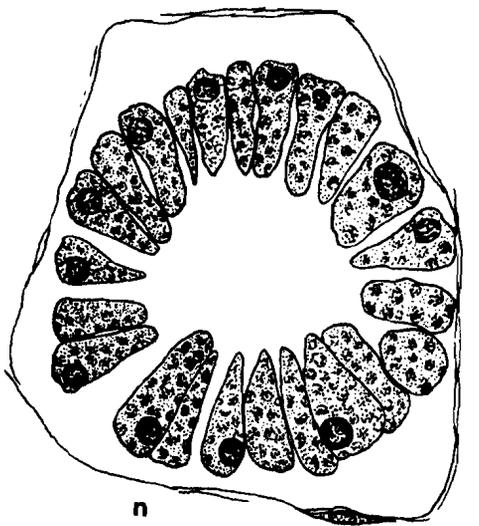
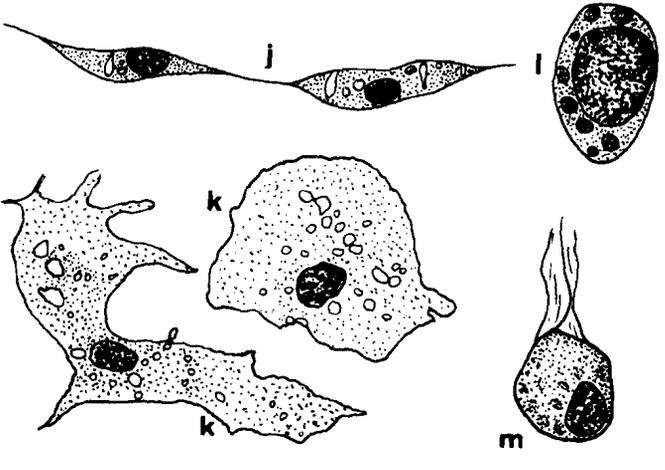
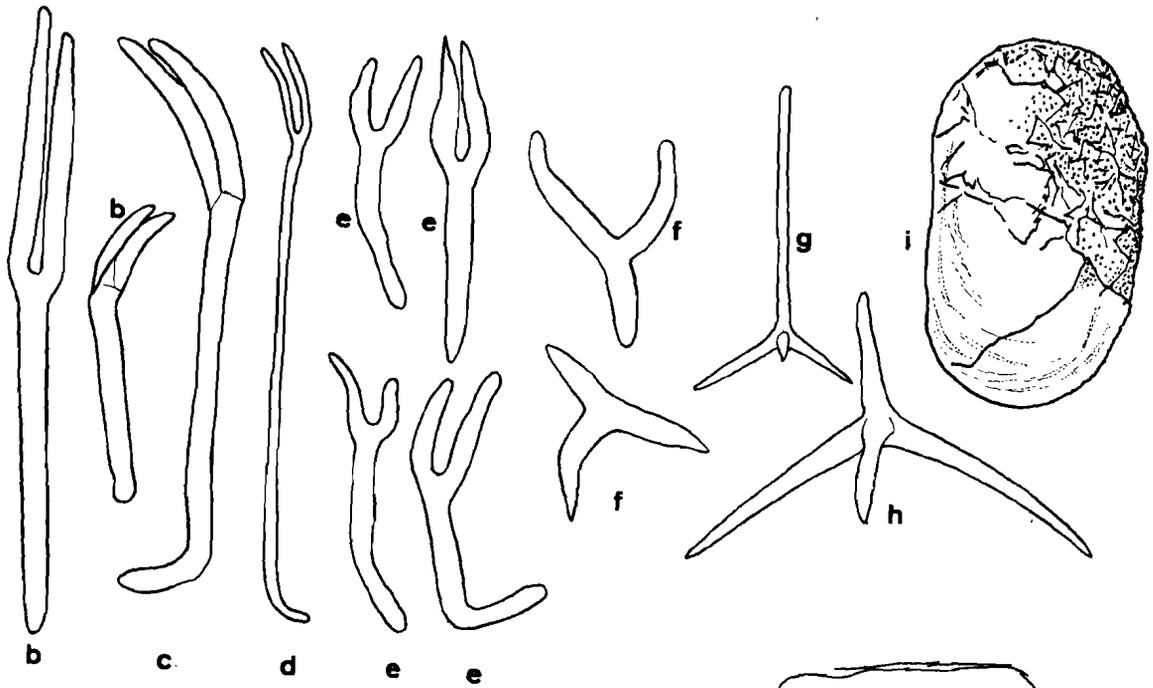


Fig. 5

Chez trois d'entre eux, j'ai observé des blastula (figure 5, n) formées de grosses cellules de 25 μ de haut sur 10 à 12 μ de large, dont le noyau de 5 à 6 μ est situé à l'apex externe ; le cytoplasme est bourré d'inclusions PAS positives. Il n'y a pas de membrane nourricière, mais une simple enveloppe de cellules aplaties.

Les trois autres contenaient quelques embryons plus avancés, constitués de nombreuses cellules flagellées et de quelques cellules granuleuses. Les cellules flagellées, de 10 à 15 $\mu/5 \mu$, ont un noyau pyriforme de 4 à 5 μ ; la plupart forment une couche ciliée, mais chez les embryons de deux individus certaines d'entre elles, pourvues d'un flagelle, sont disposées en désordre à l'intérieur de l'embryon. Les cellules granuleuses du pôle postérieur, de 14 à 15 μ , à noyau de 7 μ , semblent être au nombre de quatre, mais ce chiffre ne peut pas être affirmé, étant donné le petit nombre d'embryons observés. Il n'y a pas de membrane nourricière. Cet embryon peut être interprété de deux façons ; d'une part, il ressemble assez à la jeune larve amphiblastula de *Petrobiona massiliana* juste après son retournement (VACELET, 1964, p. 64), les cellules flagellées de l'intérieur mises à part (la position de ces cellules est peut-être, d'ailleurs, un artefact de fixation). D'autre part, il peut s'agir d'une future larve parenchymella de type *Clathrina* ; cette interprétation apparaît plus vraisemblable, car il n'y a pas ici la membrane placentaire qui existe chez *Petrobiona* au stade envisagé et surtout parce que l'embryon ne doit pas se retourner, les noyaux étant déjà à l'apex des blastomères dans les blastules observées et non vers l'intérieur comme au cours du développement des Eponges Calcaires à larves amphiblastula. Dans cette interprétation, les cellules flagellées de l'intérieur de la cavité centrale correspondent peut-être à la formation de la masse cellulaire interne, à partir de cellules flagellées, des parenchymella des *Clathrina* (TUZET, 1948).

Malgré le trop petit nombre de stades observés, on peut conclure que ce développement se rapproche davantage de celui des Eponges Calcaires Calcinées que de celui des Calcaronées.

Remarques :

Cette Eponge se rapproche de *Murrayona phanolepis* Kirkpatrick par ses écailles superficielles, par sa spiculation composée presque uniquement de triactines et par ses caractères cytologiques. Il me semble cependant impossible de la placer dans la famille *Murrayonidae*, caractérisée par un squelette supplémentaire aspéculeux formé de sphérolithes calcaires étroitement soudés, recouvert par les tissus vivants, alors qu'ici le squelette supplémentaire, dérivé des écailles, forme une carapace externe autour des tissus vivants. Cette profonde différence d'organisation justifie, je crois, l'établissement d'une nouvelle famille.

Ce squelette particulier a des analogies, par sa position, avec celui que l'on peut attribuer (SEILACHER, 1961 ; VACELET, 1964) à un groupe de Pharétronides entièrement éteint depuis le Crétacé, les Sphinctozoaires. Toutefois, il semble, d'après les données paléontologiques (STEINMANN, 1882), que dans leur cas le squelette externe était formé de sphérolithes calcaires se rapprochant davantage de ceux du squelette interne des *Murrayonidae* ; d'autre part, la caractéristique principale des Spinctozaaires est la segmentation de leur corps, segmentation en rapport probablement avec la présence du squelette externe qui limite la croissance, laquelle se fait par édification d'éléments successifs. Cette segmentation n'existe pas chez *Paramurrayona*, peut-être limitée dans sa croissance verticale par les violents courants des tunnels sous-récifaux, et dont les plaques calcaires, non soudées les unes aux autres, peuvent probablement se déplacer les unes par rapport aux autres ; on doit donc classer *Paramurrayona* dans les Inozoaires, mais il serait intéressant de retrouver cette Eponge dans des grottes de mode plus calme.

Les problèmes posés par la position du noyau des choanocytes, le développement embryonnaire et les triactines de cette Eponge seront envisagés dans une discussion plus générale (p. 59).

Famille *Lepidoleuconidae* nov.

Diagnose : Pharétronide (?) à couverture externe d'écailles dérivées de triactines, sans squelette aspéculeux.

Tu 98

Lepidoleucon inflatum n. gen., n. sp.

Figure 6, p. 42. Figures c et d, planche 2

Holotype : Muséum National (28/9/1964)

Paratypes : - Muséum National, 1 individu (28/9/1964)

- British Museum, 3 individus (28 et 30/9/1964, n° 1966 : 2 : 1 : 1 ; n° de code : 06014.

Description :

Minuscule Eponge arrondie, de 0,4 à 1 mm de diamètre, de couleur jaune ambré, devenant parfois brunâtre par suite d'un dépôt de particules ferromanganeuses. La surface, brillante, est recouverte, à l'exception de l'oscule et de la zone inhalante, de plusieurs couches d'écailles triangulaires ou arrondies. Au sommet de l'Eponge, les écailles forment 4 à 5 couches, étroitement imbriquées, mais non soudées ; à la base, les couches sont moins nombreuses, et formées d'écailles plus jeunes et de triactines à actines encore faiblement épaissies.

L'oscule (figure 6, a - figure d, planche 2), à peu près central, mesure entre 80 et 120 μ de diamètre. Le cercle osculaire est formé par les actines latérales de grandes tétractines renflées, dont l'actine apicale est dirigée vers le centre de l'ouverture ; ces tétractines sont disposées sur deux à quatre rangées ; les spicules des rangées les plus externes ont leur actine basale opposée au centre de l'oscule et, à un degré moindre, leurs actines latérales fortement épaissies. Cette armature est parfois complétée par des microtétractines disposées de la même façon, mais ceci ne s'observe que sur une partie du cercle osculaire de certains individus. Quelques diactines, fines et peu nombreuses, sont en position oblique. L'ensemble de ces spicules osculaires sont recouverts par les couches d'écailles, superficielles.

Les pores, peu nombreux, mais relativement grands (12 à 50 μ de diamètre) sont localisés dans une aire porifère spéciale, dépourvue de revêtement écailleux, située latéralement, près de la base de l'Eponge (figure 6, b ; figure d, planche 2). Cette zone, qui s'étend sur 200 à 300 μ , est renforcée par quelques grandes triactines à actines non épaissies (bien qu'une tendance à l'épaississement se manifeste chez les triactines de la bordure de cette zone) ; chez quelques individus, on y trouve aussi des microdiactines épineuses particulières.

Le système aquifère est de type leuconôide ; les corbeilles mesurent 80 à 100 μ de diamètre, mais certaines, allongées, atteignent 150 μ de long. Chez certains spécimens, j'ai observé un canal central, partant de la base de l'Eponge et aboutissant à l'oscule, dans lequel s'ouvrent les corbeilles ; un spécimen coupé transversalement a montré, après la couche corticale, percée en un endroit de quelques pores, des lacunes inhalantes périphériques, puis les corbeilles, et enfin le canal central exhalant ; bien que les pores soient restreints à une petite zone, le système périphérique inhalant permet la distribution de l'eau à l'ensemble. Les corbeilles sont fréquemment entourées de microdiactines en baïonnettes, tangentielles à la ligne des choanocytes. D'autres microdiactines et des microtétractines sont répandues en désordre dans le choanosome, dans lequel il n'y a pas de macrosclères.

Spicules (figure 6, c à m)

● Diactines périosculaires, réparties en deux catégories :

- Diactines raboteuses : 50-60 μ /1-2 μ .

- Diactines lisses, parfois bifides à une extrémité : 80-110 μ /1-2 μ .

● Microdiactines en baïonnette ou vermiculaires, raboteuses : 20-42 μ /2-3 μ .

● Microdiactines épineuses de la zone inhalante ; les épines, relativement fortes, sont surtout développées à une extrémité du spicule : 16-23 μ /2-3 μ sans les épines (qui atteignent 3,5 μ). Cette catégorie est parfois absente.

● Triactines normales, peu nombreuses ; les plus petites, situées à la base, constituent les stades jeunes des écailles. Elles s'épaississent en même temps qu'elles s'allongent, pour former les écailles ; les grandes triactines non épaissies ne se trouvent que dans la zone inhalante. Elles sont équiangulaires et souvent un peu irrégulières. Actines : 32-140 μ /7,5-15 μ .

● Triactines transformées en écailles, de la couche superficielle. On trouve de nombreux stades intermédiaires entre les triactines et les écailles ; cette évolution se réalise par un épaississement progressif de chaque actine, surtout accentué à sa base ; l'actine prend la forme d'un triangle isocèle, puis l'ensemble du spicule se transforme en un triangle équilatéral ; l'épaississement se poursuit encore, et le spicule arrivé au terme de son évolution est presque circulaire ; on distingue néanmoins toujours trois pointes et trois nervures formant un angle de 120°, indiquant les anciennes actines. Les spicules les plus âgés sont souvent corrodés ou cassés ; ils atteignent 160 μ de diamètre et 14 à 20 μ d'épaisseur.

● Tétractines périosculaires. Les actines sont fortement épaissies, d'autant plus que le spicule est plus éloigné du centre de l'ouverture. Seule l'actine apicale, pointée vers le centre, a une épaisseur normale ; cette actine, que j'appelle apicale en raison des analogies avec l'oscule

Légende de la figure 6.

Lepidoleucon inflatum.

- a : représentation semi-schématique de l'oscule, × 130.
- b : représentation semi-schématique de la zone inhalante, × 130.
- c : diactine périoscule, × 1 000.
- d : microdiactines endosomiques, × 1 000.
- e : microdiactines de la région inhalante, × 1 000.
- f : triactine de la région inhalante, × 200.
- g, h, i, j : évolution des triactines en écailles, × 400.
- k : écailles, × 200.
- l : microtétractine, × 1 000.
- m : tétractines périosculaires.

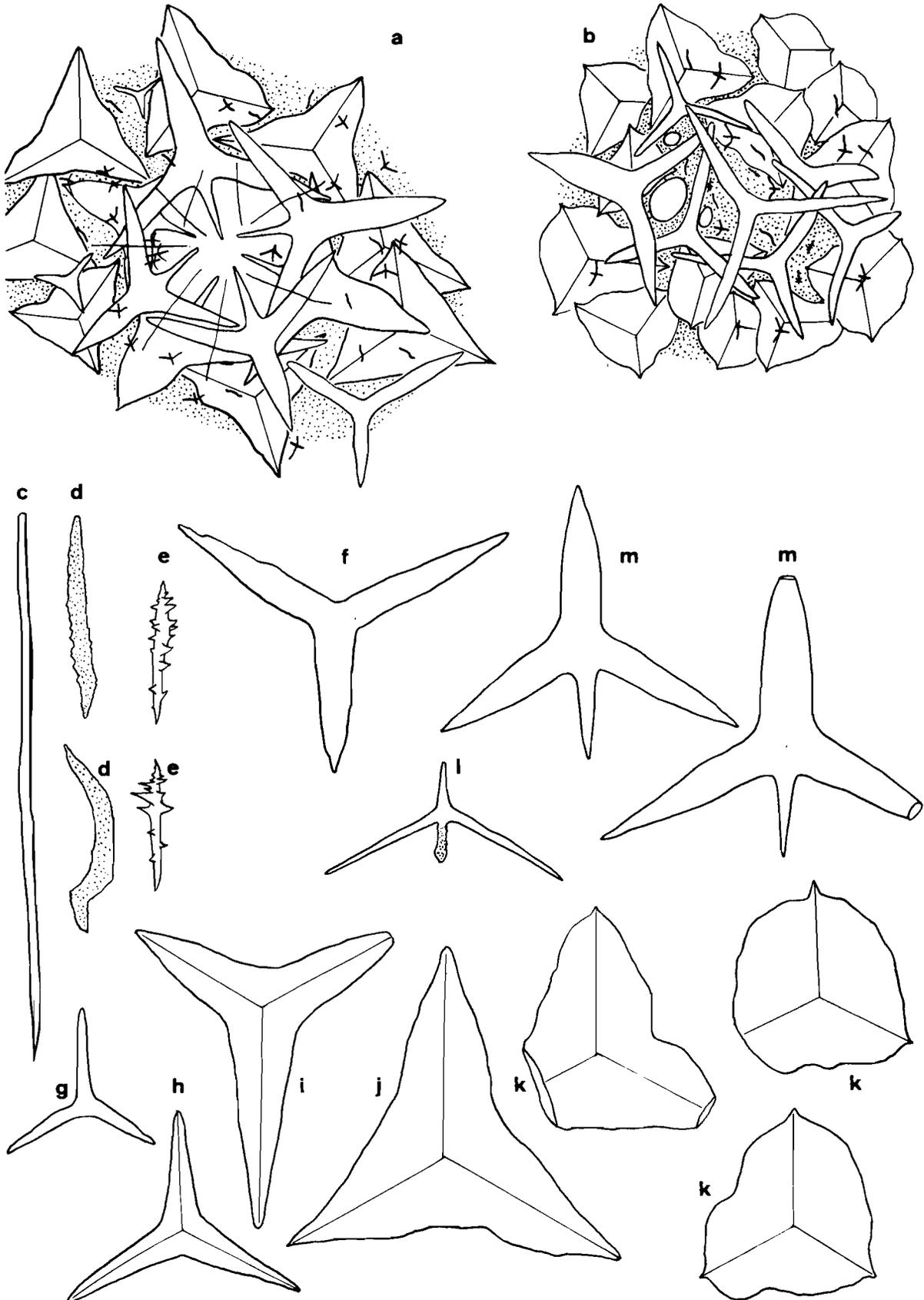


Fig. 6

des autres Pharétronides, est situées dans le même plan que les actines faciales. Actines latérales : 90-120 μ /23-40 μ . Actine basale : 100-130 μ /35-45 μ . Actine apicale : 50-80 μ /10-12 μ . On en trouve parfois des plus petites.

● Microtétractines, à longues actines latérales rabattues vers l'apicale. Actines latérales : 10-22 μ /2-2,5 μ . Actine basale : 5-7,5 μ /2-2,5 μ . Actine apicale, parfois raboteuse à son extrémité : 7,5-15 μ /2 μ .

Cytologie :

Les choanocytes, tronc-coniques, mesurent 6 à 7 μ de haut, avec un noyau de 3 μ qui est très nettement apical chez tous les exemplaires observés.

Entre les écailles imbriquées de la surface, on observe une mésoglée assez abondante, contenant quelques cellules de même taille que les choanocytes, mais à noyau moins basophile, souvent isolées dans de petites lacunes. Les pinacocytes ne présentent aucune particularité.

Reproduction :

Un individu récolté au mois de septembre contenait quelques larves amphiblastula typiques. Ces embryons, de 60 à 70 μ , sont formés de cellules flagellées dont le noyau apical est pourvu d'un parabasal très résistant tourné vers le sommet du pôle cilié. Les cellules éosinophiles du pôle postérieur, disposées sur un seul rang, mesurent 12 à 15 μ sur 5 μ , avec un noyau de 3 à 4,5 μ . La cavité centrale, réduite, contient quelques cellules en dégénérescence. Les cellules en croix n'ont pas été observées. Autour de la larve, quelques cellules aplaties représentent certainement les restes d'une membrane nourricière.

Localisation :

Tunnels du récif de Tuléar et du récif de Songeritelo, sur surfaces verticales et surplombantes obscures. Peu abondante.

Remarques :

On peut se demander si cette Eponge est bien une Pharétronide. En effet, elle ne possède pas de triactines en diapason, et, si ses écailles superficielles la rapprochent de *Murrayona* et de *Paramurrayona*, leur origine et leur mode de formation sont entièrement différents. La structure de son oscule semble être un caractère de Pharétronide, bien que sa généralité demande à être démontrée (cf. p. 45), et d'autre part elle ne rentre pas dans la classification d'HARTMAN (larve et choanocytes de Calcaronée, triactines de Calcinée). Je la considérerai ici comme une Pharétronide.

Il est difficile de faire entrer cette espèce dans une des familles de Pharétronides déjà connues. Peut-être pourrait-on la placer dans la famille *Paramurrayonidae* que je propose pour *Paramurrayona corticata*, mais la différence de nature des écailles et l'absence d'un véritable squelette supplémentaire, sans parler des caractères des choanocytes et de la reproduction, qui ont peut-être moins d'importance chez les Pharétronides, me semblent justifier leur séparation.

On a décrit (HAECKEL, 1872) une *Leucetta trigona* dont la spiculation se compose uniquement de triactines à actines épaissies, arrangées en couches ectosomique et endosomique, qui a peut-être quelques affinités avec *Lepidoleucon* ; en effet, ses triactines particulières ressemblent beaucoup à un stade de l'évolution des triactines en écaille ; néanmoins, ces spicules ne se transforment pas en véritables écailles, d'après la description d'HAECKEL, et leur disposition ainsi que l'ensemble de la spiculation sont très différents. Il serait tout de même intéressant de retrouver cette *Leucetta*.

CONCLUSIONS

L'étude de *Petrobiona massiliana*, la seule Pharétronide dont nous connaissons la reproduction et les caractères cytologiques m'avait conduit (VACELET, 1964) à faire rentrer, tant bien que mal, l'ensemble des Pharétronides dans la classification de BIDDER (1898) récemment reprise par HARTMAN (1958) ; toutes les Pharétronides étaient regroupées dans la sous-classe Calcaronée. Cette position, que je considérais comme peu satisfaisante, ne peut plus être soutenue maintenant, ainsi que le montre le tableau suivant, groupant toutes les Pharétronides connues et les caractères sur lesquels est basée cette classification.

	Spicules triactines en majorité	Choanocytes à noyau	Larves
<i>Lelapia australis</i> Gray	Sagittaux	Apical	? — Amphiblastula
<i>Lelapia antiqua</i> Dendy et Frédéric	Sagittaux	Apical	? — Amphiblastula
<i>Lelapia nipponica</i> Hara	Sagittaux	Apical	? — Amphiblastula
<i>Kebira uteoides</i> Row	Sagittaux	?	? — Amphiblastula
<i>Minchinella lamellosa</i> K.	Sagittaux	?	? Parenchymella
<i>Petrostroma schulzei</i> Död.	Sagittaux	?	?
<i>Plectroninia hindei</i> K.	Sagittaux	?	?
<i>Plectroninia deansii</i> K.	?	?	?
<i>P. pulchella</i>	<i>Equiangulaires</i> , un peu irréguliers	Apical	?
<i>P. radiata</i>	<i>Equiangulaires</i> , un peu irréguliers	Apical	?
<i>P. tecta</i>	Sagittaux	Apical	? Amphiblastula
<i>P. minima</i>	<i>Equiangulaires</i> , un peu irréguliers	Apical	?
<i>Murrayona phanolepis</i> K.	Sagittaux	Basal	?
<i>Petrobiona massiliana</i> V. et L. (1)	Sagittaux	Apical	Amphiblastula
<i>Paramurrayona corticata</i>	Sagittaux	Basal	Parenchymella
<i>Lepidoleucon inflatum</i>	<i>Equiangulaires</i> , parfois un peu irréguliers	Apical	Amphiblastula

Les caractères indiqués en italique sont ceux de la sous-classe Calcinée.

Ce tableau est susceptible de mettre en doute la classification de BIDDER. Pourtant ce système, malgré les critiques qui lui ont été faites et bien qu'il demande encore des vérifications (par exemple, dans la sous-classe Calcinée, on ne connaît la reproduction que de quelques *Clathrina*), apparaît très satisfaisant pour les Eponges Calcaires non Pharétronides et reflète probablement une profonde différence phylogénique. Si l'on accepte cette classification, on peut interpréter les Pharétronides de deux façons différentes, ainsi que l'envisage HARTMAN (1964).

En premier lieu, les Pharétronides seraient polyphylétiques, et les divers modes de renforcement du squelette seraient apparus indépendamment chez plusieurs groupes d'Eponges Calcaires. Dans ce cas, nous devons répartir les différents représentants dans les deux sous-classes suivant leurs affinités. Cette solution a pour elle quelques arguments : l'apparition par convergence du squelette principal, si proche, de *Petrobiona* et de *Murrayona* n'est pas invraisemblable puisque l'on en connaît un autre exemple chez une Démosponge, *Merlia normani* ; la diversité des différents modes de renforcement du squelette de l'ensemble des Pharétronides n'indique pas une parenté. Mais comment expliquer alors la présence du triactine en diapason chez toutes les Pharétronides (à l'exception de *Lepidoleucon*) ? Dans certains cas, ce type de spicule joue un rôle dans le renforcement du squelette, en constituant des fibres, mais ce n'est pas assez général pour que l'on puisse envisager qu'il soit lui aussi apparu par convergence. Bien que la structure particulière de l'oscule des formes décrites ici n'ait pas été signalée chez les Pharétronides anciennement décrites, elle semble assez générale, puisqu'elle existe chez les six espèces de Tuléar, chez *Petrobiona* et chez *Minchinella lamellosa* ; on devrait aussi admettre son apparition par convergence. Enfin, certaines Pharétronides montrent indubitablement un mélange des caractères des sous-classes.

En second lieu, on peut considérer les Pharétronides comme une branche détachée très tôt des autres Eponges Calcaires. Dans cette hypothèse, les Pharétronides constitueraient une troisième sous-classe des Eponges Calcaires, dont la définition, assez difficile à donner étant donné leur diversité, pourrait être la suivante :

Squelette calcaire renforcé de diverses façons (fibres de spicules, soudure de spicules, squelette aspéculeux interne ou externe, cortex écailleux). Triactines en diapason ou modification équivalente

(1) *Petrobiona incrustans* Sara ne figure pas dans ce tableau, car je la considère comme un synonyme de *P. massiliana* ; les choanocytes de cette espèce auraient des noyaux basaux, ce qui a été parfois, mais rarement, observé chez *P. massiliana*.

toujours présentes (sauf *Lepidoleucon*?). Oscule fréquemment renforcé par une armature particulière de tétractines. Noyau des choanocytes apical ou basal ; larve amphiblastula ou parenchymella ; triactines sagittales ou régulières.

Cette seconde solution, opposée au diphyllétisme envisagé par DENDY et ROW (1913), me semble la mieux adaptée aux données dont nous disposons actuellement. Mais ces données sont certainement provisoires, et la création de cette sous-classe n'est proposée qu'avec beaucoup de réserves ; en effet, nous savons maintenant où trouver les Pharétronides, et même sans préjuger de l'existence de nouvelles formes dans des grottes obscures plus profondes de l'Indopacifique, l'étude plus complète de la reproduction des six espèces des tunnels de Tuléar permettra déjà de mieux comprendre les rapports des Pharétronides avec les autres Eponges Calcaires. Il faudrait comparer l'ensemble du développement de *Paramurrayona* avec celui des *Clathrina* ; retrouve-t-on chez les *Plectroninia* et chez *Lepidoleucon* le mode particulier de nutrition de l'ovocyte décrit chez *Petrobiona* ? Pour l'instant, il est à peu près impossible de donner des précisions sur les rapports exacts entre Pharétronides et Eponges Calcaires normales. Les Pharétronides sont-elles restées plus proches de formes plus élaborées dont les Calcinées et les Calcaronées actuelles dériveraient par simplification et dégénérescence, ou bien Calcinées et Calcaronées ont-elles gardé l'organisation primitive, qui s'est compliquée chez les Pharétronides ? On ne connaît que très peu d'Eponges Calcaires non pharétronides dans les sédiments, mais ceci ne témoigne probablement que d'une plus grande fragilité, défavorable à la fossilisation.

Le groupe des Pharétronides a d'abord été considéré par son créateur, ZITTEL (1878), comme une famille, établie pour des Eponges Calcaires fossiles à fibres de spicules. La définition du groupe a subi d'importantes modifications avec la découverte des Sphinctozoaires fossiles, puis des formes actuelles ; on en est venu à considérer les Pharétronides comme un ordre et il est possible qu'il s'agisse en réalité d'une sous-classe, à l'intérieur duquel on distingue un certain nombre de familles. Les Sphinctozoaires, uniquement fossiles, comprendraient, d'après la révision récente de SEILACHER (1961), sept familles ; les Inozoaires comprennent six familles : les *Lelapiidae* Dendy et Row, les *Ninchinellidae* Dendy et Row, les *Murrayonidae* Dendy et Row, les *Elasmotomatidae* De Laubenfels (dont WAGNER, 1964, a montré la nécessité pour les fossiles à triactines soudées), les *Paramurrayonidae* et les *Lepidoleuconidae*. Cette conception s'oppose à celle de BURTON (1963), qui classe les Pharétronides actuelles dans la famille *Heterocoelidae*, comprenant d'ailleurs la grande majorité des Eponges Calcaires. On peut discuter du bien fondé de la multiplication du nombre des familles d'Inozoaires, et en particulier des deux nouvelles familles proposées, qui sont monogénériques et monospécifiques ; je préfère cette position, car il s'agit d'un groupe relique, et les familles si pauvrement représentées à l'heure actuelle comportaient probablement autrefois un grand nombre de représentants.

Le biotope dans lequel vivent les Pharétronides de Tuléar confirme l'hypothèse de la localisation dans les grottes de la plupart de leurs représentants actuels et de l'existence d'un rapport, pour certaines Eponges Calcaires et Siliceuses, entre une hypercalcification et la vie dans les grottes obscures. On peut essayer d'interpréter ce dernier phénomène comme une adaptation convergente à la violente agitation des grottes superficielles, mais cette explication n'est pas valable pour beaucoup de Pharétronides actuelles, plus profondes ou vivant dans des grottes de mode calme, et pour l'ensemble des fossiles. On peut aussi considérer les grottes obscures comme un milieu refuge pour le groupe archaïque des Pharétronides, dont les reliques actuelles n'auraient survécu que dans ce biotope particulier et défavorable, mais ceci n'éclaire pas le cas des Démosponges à squelette calcaire supplémentaire, *Merlia normani* et *Astrosclera willeyana*. Ces nouvelles observations ne font que confirmer l'existence de ces problèmes.

RESUME

Six Pharétronides nouvelles ont été découvertes dans les tunnels sous-récifaux de Tuléar, dans des conditions de milieu très particulières : obscurité presque totale, agitation de l'eau souvent très violente. Quatre d'entre elles appartiennent au genre *Plectroninia* Hinde : *P. pulchella*, *P. radiata*, *P. tecta* et *P. minima*. *Paramurrayona corticata* n. gen. n. sp. est le type d'une famille nouvelle, caractérisée par un squelette cortical aspéculeux. *Lepidoleucon inflatum* n. gen. n. sp. est le type d'une autre famille nouvelle, caractérisée par un cortex d'écaillés dérivées de triactines. L'histologie et parfois quelques stades de la reproduction ont pu être étudiés, et fournissent quelques données nouvelles pour une discussion sur la phylogénie et la classification des Pharétronides, que l'on propose de considérer, dans la classification d'HARTMAN, comme une troisième sous-classe d'Eponges Calcaires.

La découverte de ces espèces confirme la localisation dans les grottes sous-marines obscures des représentants actuels de ce groupe relique.

SUMMARY

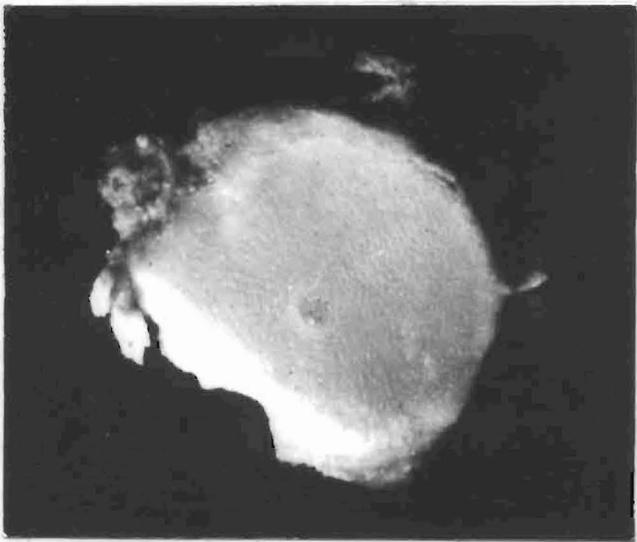
Six new Pharetronid Sponges have been found living in underwater caves in the coral reef of Tuléar in peculiar conditions of obscurity and of agitation. Four of them belong to the genus *Plectroninia* Hinde : *P. pulchella*, *P. radiata*, *P. tecta* and *P. minima*. *Paramurrayona corticata* n. gen. n. sp. is the type of a new family, characterized by a cortical aspicular skeleton. *Lepidoleucon inflatum* n. gen. n. sp. is the type of another new family, characterized by a cortex of calcareous scales deriving from triradiates. The histological features and some observations on the reproduction furnish data for a discussion on phylogeny and classification of Pharetronid Sponges, which should now be considered as a third subclass in HARTMAN'S classification of the Calcarea.

The discovery of these species confirms the ecological localization of the actual representatives of this relic group in dark submarine caves.

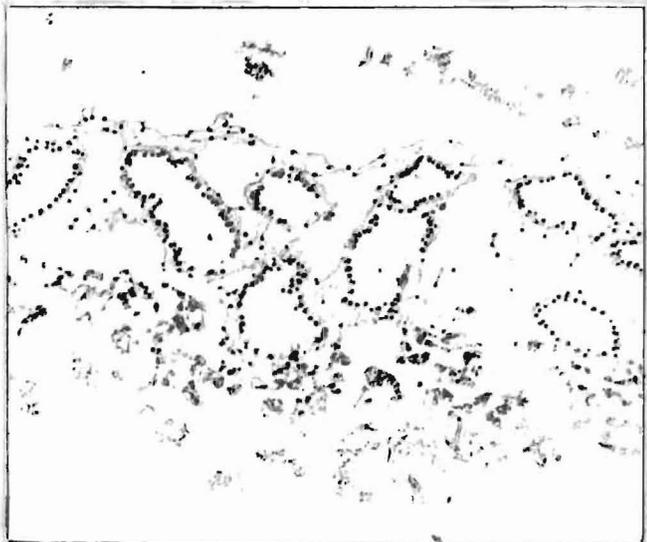
BIBLIOGRAPHIE

- BIDDER (G.P.), 1898 - The skeleton and classification of calcareous Sponges. *Proc. R. Soc. London*, 64, 51-76.
- BURTON (M.), 1963 - *A revision of the classification of the calcareous Sponges* - London, British Museum (Natural History), 693 p.
- 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.), 1897 - Ueber die Lithonina, eine neue Gruppe von Kalkschwämmen. *Zool. Jb., Abt. Syst.*, 10, 15-32, pl. 2-6.
- HAECKEL (E.), 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.
- HARTMAN - 1964 - Taxonomy of calcareous Sponges. *Science*, 144, 711-712.
- HINDE (G.J.), 1883 - *Catalogue of the fossil Sponges in the geological department of the British Museum*. London. VIII. 248 p., 38 pl.
- HINDE (G.J.), 1900 - On some remarkable Calcisponges from the Eocene strata of Victoria (Australia). *Quart. J. geol. Soc.*, 56, 50-66, pl. 3-5.
- KIRKPATRICK (R.), 1900 - Description of Sponges from Funafuti. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (7), 6, 345-362.
- KIRKPATRICK (R.), - 1908 - On two new genera of recent Pharetronid Sponges. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (8), 2, 503-514.
- KIRKPATRICK (R.), - 1910 - On a remarkable Pharetronid Sponge from Christmas Island. *Proc. R. Soc. London*, 83, 124-133.
- KIRKPATRICK (R.), - 1911 - On a new Lithonine Sponge from Christmas Islands. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (8), 8, 177-179.
- SEILACHER (A.), 1961 - Die Sphinctozoa, eine Gruppe fossiler Kalkschwämme. *Akad. Wiss. Literat. Mainz, Math. Naturwiss. Kl. Abh.*, 10, 721-790.
- STEINMANN (G.), 1882 - Pharetronen-Studien. *N. Jb. Miner. Geol. Paläont.*, 2, 139-191.
- TUZET (O.), 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.
- VACELET (J.), 1964 - Etude monographique de l'Eponge Calcaire Pharétronide de Méditerranée, *Petrobiona massiliensis* Vacelet et Lévi. Les Pharétronides actuelles et fossiles. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 50 (bull. 34), 125 p.
- 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.

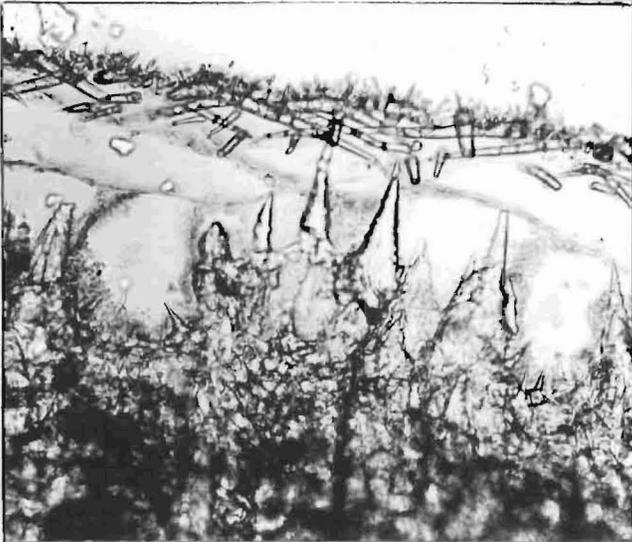
- VACELET (J.), VASSEUR (P.), 1965 - Spongiaires des grottes et surplombs des récifs de Tuléar (Madagascar). *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume, suppl. 4*, 71-123.
- VASSEUR (P.), 1964 - Contribution à l'étude bionomique des peuplements sciaphiles infralittoraux de substrats durs dans les récifs de Tuléar (Madagascar). *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume, suppl. 2*, 1-77.
- WAGNER (W.), 1964 - Zum Skelettbau oberjurassischer Kalkschwämme. *Mitt. Bayer. Staatsamml. Paläont. hist. Geol.*, 4, 13-25.
- 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.



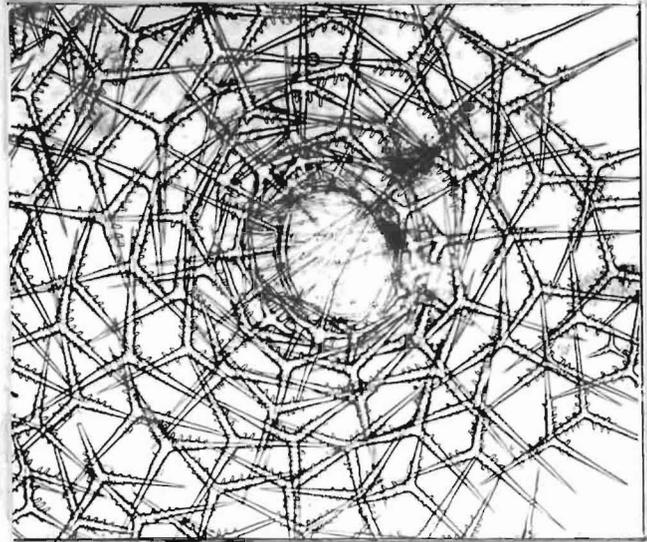
a



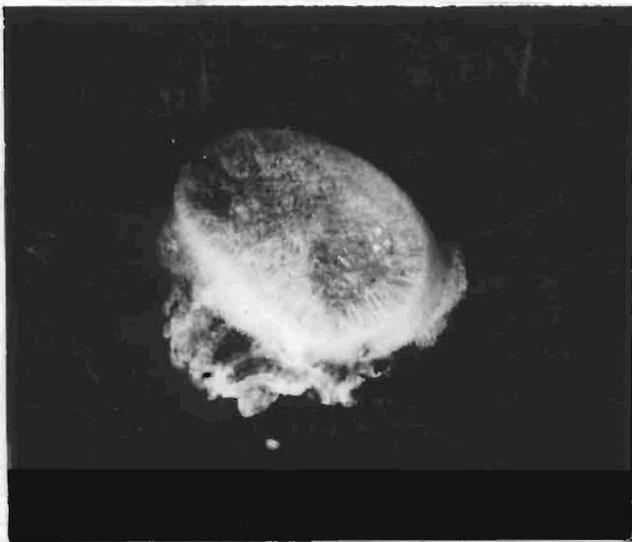
b



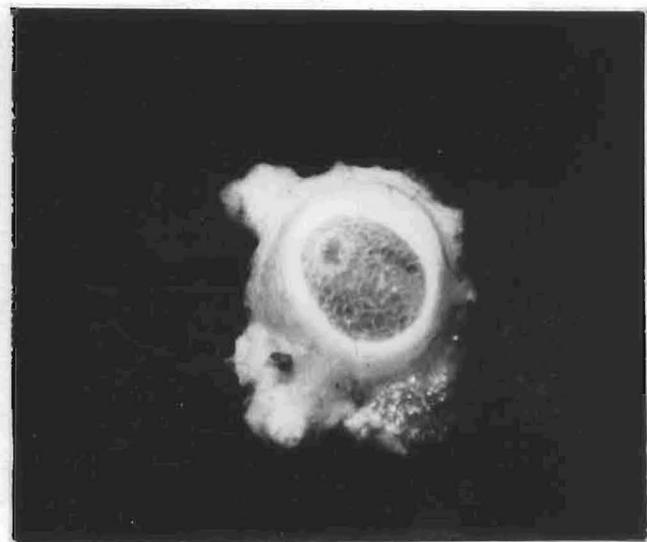
c



d



e



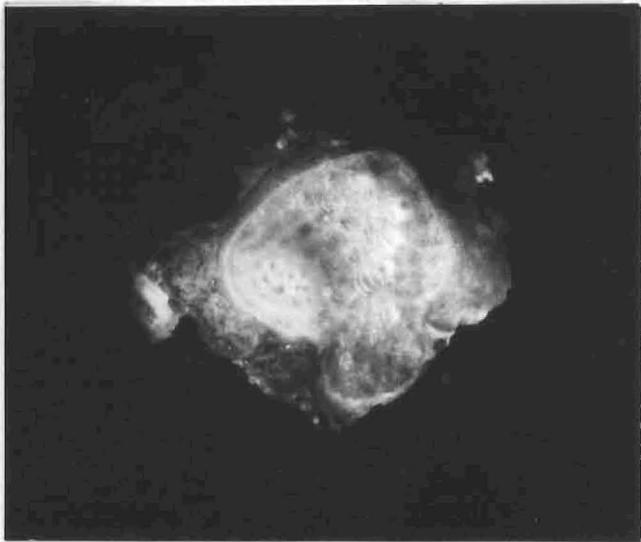
f

Pl. 1

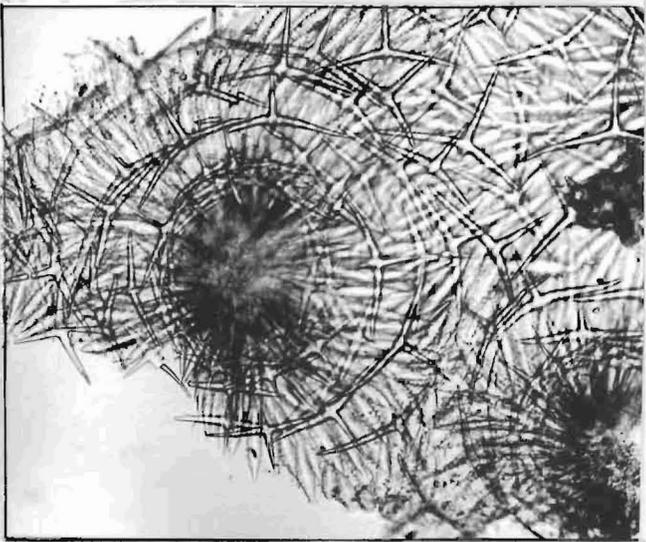
note I

VACELET

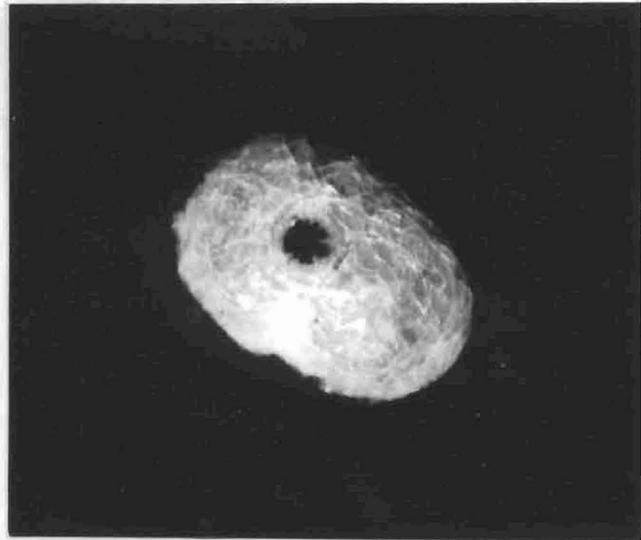
62



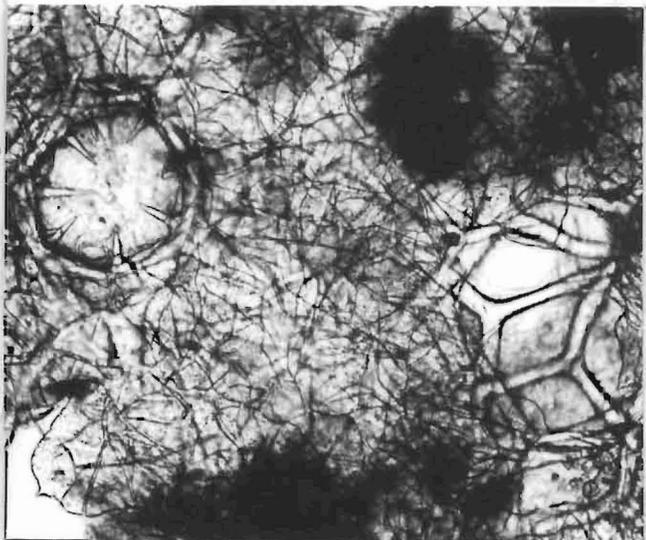
a



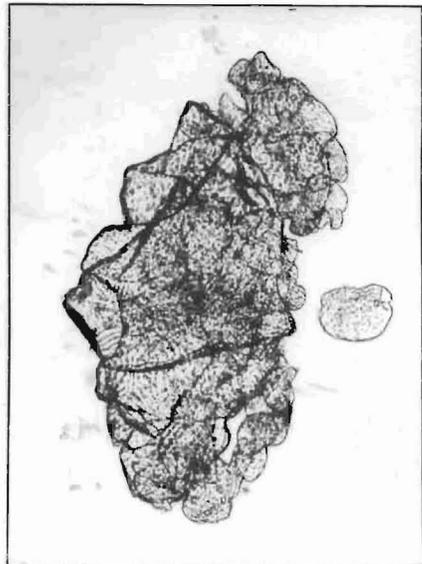
b



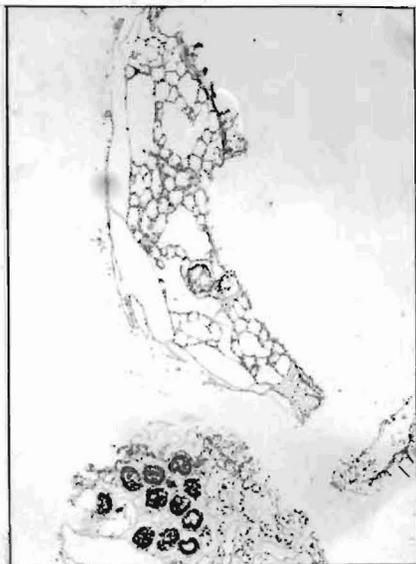
c



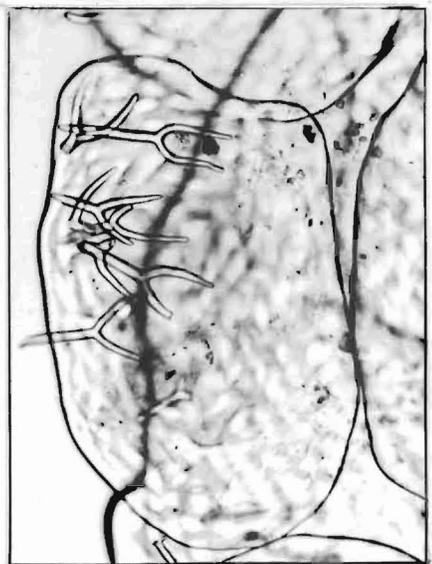
d



e



f



g

Pl. 2

new I

VACELET

6e