

UNE GÉOMÉTRIE BIOLOGIQUE :
LA STRUCTURE
DES ÉPONGES SILICEUSES FOSSILES

par

LÉON MORET

Professeur à la Faculté des Sciences de Grenoble.

Si l'inventaire des organismes conservés à l'état fossile dans les sédiments de notre planète se poursuit méthodiquement, certains groupes inférieurs, tels les Spongiaires, ne bénéficient pas encore d'une très grosse vogue auprès des paléontologistes pour lesquels ils demeurent méconnus, sinon ignorés. Cela tient tout d'abord à la rareté relative de ces organismes et à leur médiocre valeur stratigraphique, puis à leur aspect informe qui n'attire guère les collectionneurs, enfin aux difficultés de leur étude.

Et pourtant, les Eponges ont bien tenu leur place dans les associations biologiques des anciennes mers et nous savons maintenant qu'elles ont joué un rôle important dans la constitution des roches puisque certaines d'entre elles, les Spongolithes, sont presque uniquement formées de spicules siliceux et qu'il n'est guère de coupes minces de sédiments dans lesquelles le microscope ne mette en évidence des vestiges de ces organismes.

D'autre part, si les échantillons bruts de Spongiaires fossiles sont en général privés de ces formes élégantes et de ces ornements qui ont fait le succès de tant d'autres groupes, il n'en est plus de même

lorsqu'ils ont subi certaines préparations et que l'œil de l'observateur s'est armé d'un appareil grossissant pour les regarder.

Le but de cet article est précisément de révéler aux personnes qui aiment la Nature, les beautés cachées de ces « parias de la Science » que sont les Eponges fossiles et d'indiquer brièvement les principes de classification et les méthodes employés au cours de leur étude.

Historique.

Les Spongiaires, dont Aristote faisait déjà des animaux, ont été par la suite, longtemps ballotés entre le règne animal et le règne végétal et l'accord n'a été réalisé entre naturalistes qu'à la suite des travaux de Dujardin, Grant, Carter, Lieberkuhn.

Ce sont des animaux, mais bien inférieurs et qu'avec Bowerbank et Oscar Schmidt, nous placerons tout à fait à la base des Métazoaires dont visiblement ils constituent un rameau latéral qui, depuis les temps les plus reculés, a évolué pour son propre compte, en marge de tous les autres, et sans grande modification.

Depuis ces découvertes, de nombreux travaux dus à Gray, Schultze,

W. Thomson, Marshall, Sollas, ont paru sur les Eponges vivantes, si bien que, de nos jours, nous sommes parfaitement documentés sur l'embryologie, l'histologie et la classification du groupe dont M. E. Topsent est, en France, le plus éminent spécialiste.

Parallèlement aux travaux des zoologistes, les paléontologistes ont

n'ayant à leur disposition que les parties dures fossilisées, le squelette qui porte les tissus, étaient tout naturellement portés à lui attribuer une importance capitale dans leur classification. La route tracée par Zittel fut suivie en Angleterre par Hinde, en Allemagne par Rauff et Schrammen auquel nous devons la publication de magnifiques faunes spongio-

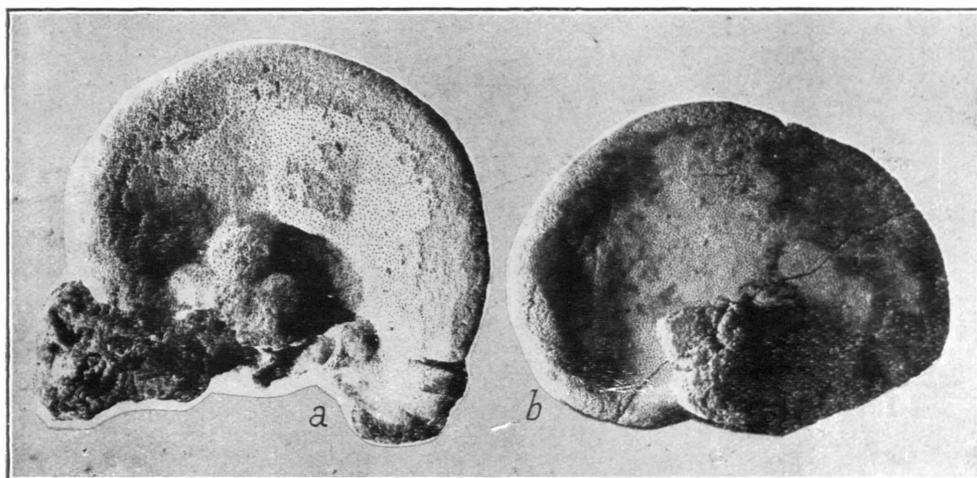


FIG. 1. — Exemples d'Eponges siliceuses du groupe des Lithistides.

a) Genre *Azorica*, Rhizomorine actuelle des mers du Japon.

b) Genre *Verruculina*, Rhizomorine du Sénonien de Saint-Cyr (Var), dégagée à l'acide.
A peu près grandeur naturelle.

cherché à mettre de l'ordre dans le monde des Eponges fossiles. Mais il a fallu attendre les remarquables recherches de Zittel, qui datent de 1878, pour posséder une classification rationnelle susceptible de faire progresser d'une façon vraiment scientifique nos connaissances sur ce groupe.

Nécessairement, zoologues et paléontologistes devaient partir de points de vue différents. Tandis que les premiers prenaient comme base de leur classification l'histologie des parties molles, les seconds,

logiques découvertes dans le Crétacé du Hanovre. Plus tardivement en France, des découvertes non moins remarquables ont permis de combler une véritable lacune de nos connaissances sur les Spongiaires jurassiques et crétacés. Le lecteur pourra juger par les illustrations qui accompagnent cet article de la perfection des échantillons qui ont été exhumés du sol de notre pays.

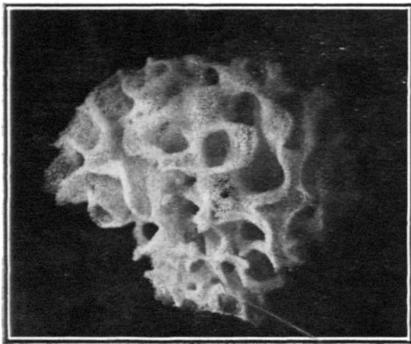
Généralités.

Les Spongiaires sont des êtres singuliers. Il en existe de toute taille

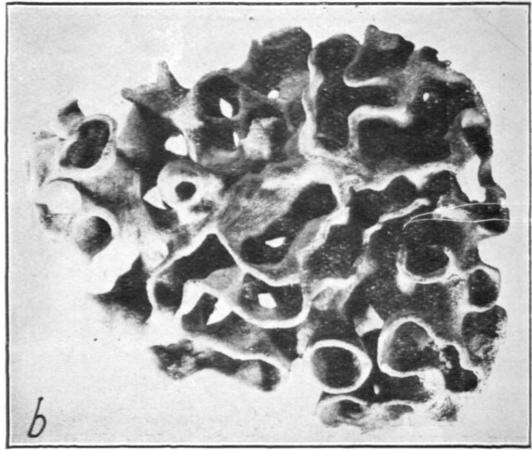
de 1mm. à 1m. et de toute forme; presque tous sont marins, sauf de rares exceptions qui vivent dans les lacs et les rivières (*Euphydatia*, *Spongilla*). On les rencontre de nos jours sous toutes les latitudes, à toutes les profondeurs, toujours avec leurs caractères archaïques et leur plasticité extrême.

Typiquement, une Eponge vivante

Ascone : c'est une grande corbeille vibratile. Le plus souvent, des complications interviennent pour donner des types de structure plus élevés : *Sycone* (le choanosome se plisse régulièrement, ex. : Hexactinellides) et *Leucone* (invagination des replis et inclusion de corbeilles vibratiles dans la partie médiane de la paroi du Spongiaire, ex. : Lithis-



a



b

FIG. 2. — Exemples d'Eponges siliceuses du groupe des Hexactinellides

a) Genre *Aulocystis*, *Lychniscosa* actuelle des mers d'Haïti

b) Genre *Plocoscyphia*, *Lychniscosa* du Cénomaniien de Coulonges (Sarthe), dégagée à l'acide.

A peu près grandeur naturelle.

est un sac mou percé de nombreux pores et qui s'ouvre à la partie supérieure par un *oscule*. L'intérieur du sac, sorte de *cavité pseudogastrique*, est tapissé par des cellules spéciales à collerettes et à cils vibratiles appelées choanocytes. Les mouvements rythmés de tous ces cils déterminent un courant d'eau continu : l'eau pénètre par les pores et sort par l'oscule après avoir balayé le tapis des choanocytes (*choanosome*), au niveau duquel se font les échanges biologiques. Ce type simple de Spongiaire, assez rarement réalisé, est le type appelé

tides). Alors se développe un système canalifère destiné à assurer la circulation de l'eau et comportant des canaux inhalants, la zone des corbeilles vibratiles, enfin les canaux exhalants qui aboutissent dans la cavité pseudogastrique ou directement à l'extérieur. C'est là le type réalisé chez la plupart des Eponges fossiles qui possèdent un squelette résistant minéralisé, dans lequel ce système canalifère a laissé sa trace.

S'il existe des Eponges molles (*Myxosponges*), privées de squelette, le plus souvent, en effet, le sac mou de l'Eponge est consolidé par une

carcasse strictement interne qui peut être de nature cornée (spongine, ex. : Eponges de toilette), calcaire (Eponges dites calcaires), siliceuse (Eponges dites siliceuses).

Ainsi se trouvent définis par la nature chimique de leur squelette les trois grands groupes représentés de nos jours. Naturellement, seuls, les deux derniers, pourvus d'un sque-

conservés et extraits de leur gangue calcaire par l'action d'un acide. C'est l'acide azotique qui donne les meilleurs résultats.

En prenant diverses précautions pour que l'échantillon ne s'écrase pas au fur et à mesure de l'attaque, on finit par dégager complètement le délicat réseau qui peut ensuite être consolidé par immersion dans

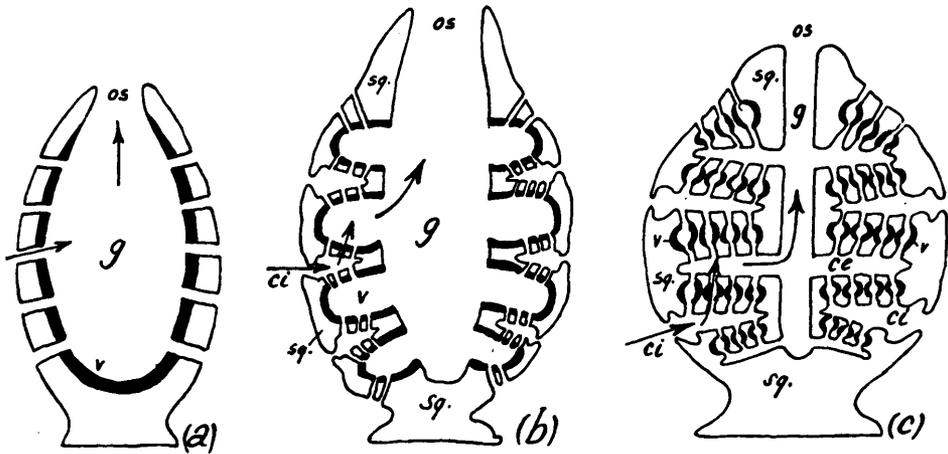


FIG. 2 bis. — Les trois principaux types d'appareils canalifères de Spongiaires, très schématisés (imité de Minchin).

a. Ascone. b. Sycone. c. Leucone.

os, oscule ; g, cavité pseudogastrique ; ci, canaux inhalants ; ce, canaux exhalants ; v, (en noir), choanosome et corbeilles vibratiles ; sq, partie occupée par le squelette.

lette rigide, ont pu laisser des traces fossilisées dans les sédiments, et c'est de ceux-là, mais surtout du groupe des siliceuses (fig. 1 et 2) dont il sera question ici, car leurs structures squelettiques, parfois si étonnamment variées, nous fournissent les éléments d'une véritable géométrie biologique qui se prête merveilleusement à la reproduction photographique.

Procédés d'étude.

Les photographies qui illustrent cet article ont été faites d'après des échantillons d'Eponges siliceuses bien

une solution étendue de gomme arabique dans l'eau ou par des pulvérisations d'un fixatif quelconque (solution de gomme laque blanche dans l'alcool).

Les microphotographies ont été obtenues par les procédés habituels. Seules, les microphotographies stéréoscopiques ont nécessité la construction d'un appareil spécial dont le principe est le suivant : l'objet à photographier, disposé suivant l'axe d'une petite plate-forme, rendue mobile dans le sens vertical grâce à une coulisse, était éclairé par un système articulé de quatre lampes

de cent bougies chacune à l'aide duquel la surface choisie pouvait être mise en relief. La mise au point effectuée, un premier cliché était pris, après quoi, une rotation de quelques degrés de l'ensemble objet-source lumineuse sur une sole circulaire graduée et autour de l'axe vertical passant par le point à photographier, permettait de prendre le second cliché.

La plupart de nos microphotos stéréoscopiques ont été faites avec un objectif de 42 mm de distance focale, permettant, grâce à l'allongement du soufflet de la chambre noire, des grossissements de 10 à 20 diamètres en moyenne.

Le squelette des Eponges siliceuses.

a) Types fondamentaux de spicules.
— Pour un paléontologiste, cette étude a une grande importance car c'est elle qui fournit les meilleurs éléments de classification ; la forme générale, parfois si curieuse, d'une Éponge, ne pouvant pas être seule prise en considération.

Le squelette des Eponges est formé de nombreux petits corps élémentaires munis d'un canal axial, appelés spicules. Ils sont ici siliceux et formés d'opale, variété hydratée et soluble de silice (1). Ceci explique

(1) Bien entendu, les spicules sont formés de carbonate de chaux, de calcite, chez les Eponges calcaires.

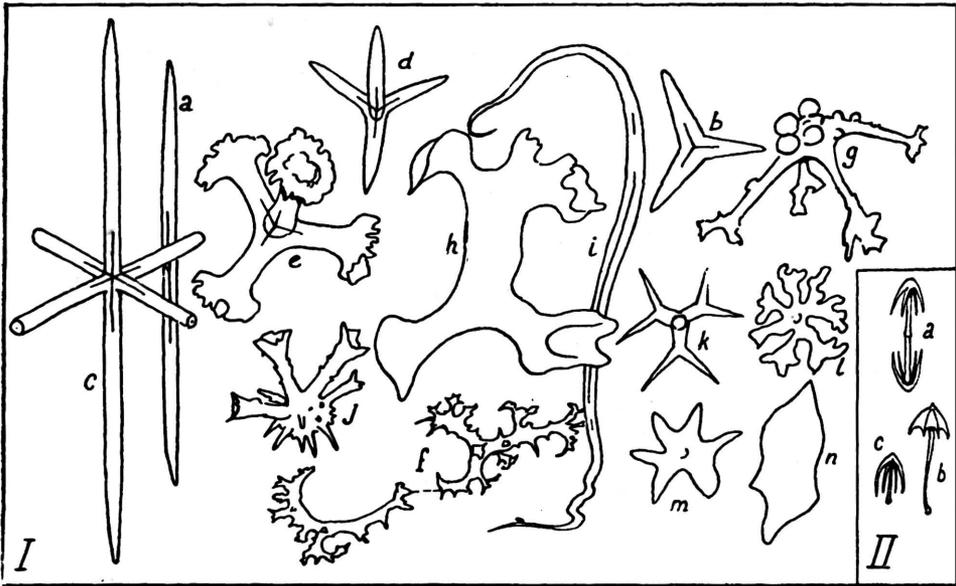


FIG. 3. — Les types fondamentaux de spicules d'Eponges.

- I. *Méglasclères* : *a*, monaxone (Monactinellides) ; *b*, triactine (Eponges calcaires) ; *c*, hexactine (Hexactinellides) ; *d*, tétraxone (Tétractinellides). *Desmes* (Lithistides) : *e*, tétraclone (Tétracladines) ; *f*, rhizoclones (Rhizomorines) ; *g*, dicranoclon (Corallistides) ; *h*, mégacclone (Mégamorines) ; *i*, ophirhabde (Ophiraphididés) ; *j*, sphaeroclon (Sphaerocladines). *Spicules dermaux de Lithistides* : *k*, dichotriaène ; *l*, *m*, phyllotriaènes ; *n*, plaquette. Gross. 30 environ.
- II. *Microscières* d'Hexactinellides : *a*, amphidisque ; *b* et *c*, hémidisques. Sénonien d'Oberg (Hanovre), d'après Schrammen. Très grossis.

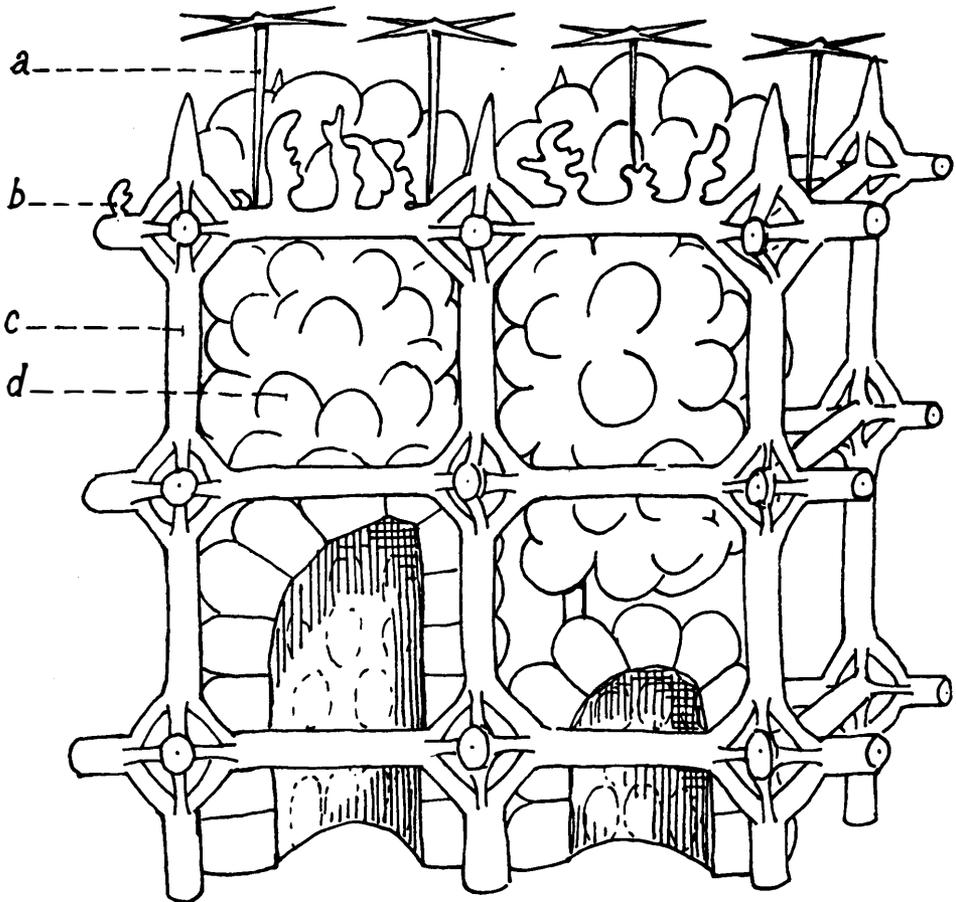


FIG. 4. — L'architecture squelettique d'une Hexactinellide du groupe des *Lyrniscosa* (nœuds du réseau perforés).

abc, zone du cortex ; *a*, (pentactines) du squelette indépendant ; *b*, squelette dépendant ; *c*, branche externe d'un hexactine du squelette essentiel ; *d*, corbeilles vibratiles. (Gross. 50).

pourquoi, chez les Eponges fossiles, l'opale est si rarement conservée : le plus souvent, elle s'est cristallisée en calcédoine et cette transformation ne s'accompagne, en général, d'aucune déformation du spicule, mais elle peut être épigénisée par de la glauconie, de l'oxyde de fer, de la calcite et alors, la forme du spicule est souvent modifiée. Il peut même arriver que le spicule dissout dans un sédiment ou dans un silex

qui s'était aggloméré autour de l'Eponge morte, ne soit remplacé par rien du tout : on a alors un véritable négatif du squelette, mais il n'en sera pas question ici. Bien entendu, les cas les plus favorables pour la préservation et l'étude des Eponges fossiles sont ceux où le squelette est resté siliceux (opale ou calcédoine).

Chez les Eponges vivantes, il est très difficile de voir le canal axial

des spicules, mais il n'en est pas de même chez les fossiles. Chez ces dernières, ce canal a toujours été agrandi par dissolution ; la surface du spicule présente alors des traces de corrosion en forme de croissants, particularités qui se retrouvent d'ailleurs sur les spicules dragués dans les mers actuelles.

Les Eponges siliceuses vivantes possèdent deux sortes de spicules :

dération par les paléontologistes. L'étude systématique des résidus d'attaque à l'acide des craies à Spongiaires permet presque toujours d'en mettre en évidence et qui appartiennent à tous les groupes actuellement connus (fig. 3, II).

Par contre, le paléontologiste doit faire porter toute son attention sur l'étude des mégasclères. Ceux-ci peuvent également être libres dans

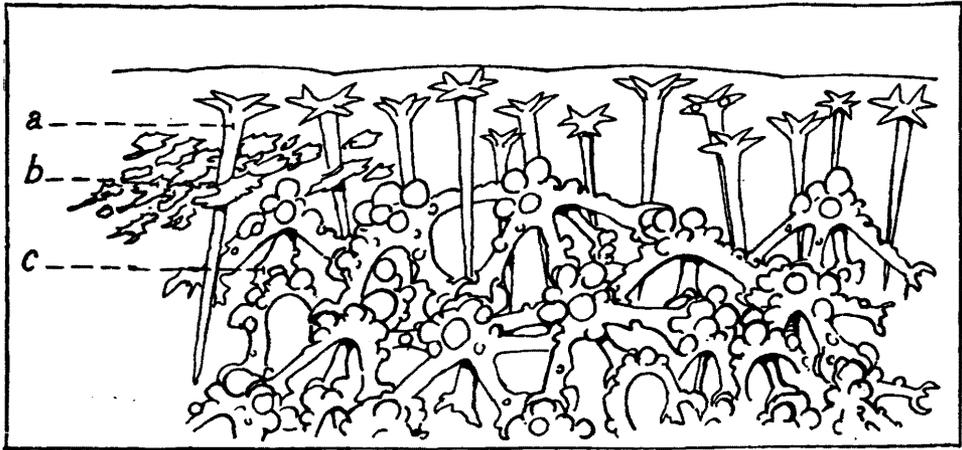


FIG. 3. — Squelette périphérique d'une Lithistide de la famille des Corallistides.

ab, zone du cortex : a, triaènes du squelette indépendant ; b, petits spicules de la volve ; c, réseau des desmes (dicranoclones) du squelette essentiel. (Gross. 30).

les mégasclères (fig. 3, I), les plus gros, souvent visibles à l'œil nu, et les microsclères (fig. 3, II), visibles seulement au microscope et à un grossissement de 200-300 diamètres. Ce sont surtout les microsclères qui, concurremment avec les choanocytes, sont utilisés par les zoologistes au cours de leurs déterminations. Comme ils errent dans la chair du Spongiaire, et qu'ils sont très petits, il est facile de comprendre pourquoi ces microsclères, dispersés au moment de la putréfaction, n'ont pu être conservés chez les fossiles. Aussi ne sont-ils pas pris en consi-

les tissus du Spongiaire (ex., Monactinellides), mais, le plus souvent, ils sont associés en un réseau rigide qui épouse grosso-modo la forme du corps. Dans ce cas, tous les spicules étant en place dans l'architecture squelettique, les comparaisons et identifications de formes fossiles peuvent se faire avec une grande sûreté. Et c'est précisément le cas des deux grands groupes dont les représentants sont répandus dans les sédiments géologiques : les *Hexactinellides* et les *Lithistides*.

L'allure d'un réseau squelettique d'Eponge siliceuse sera naturelle-

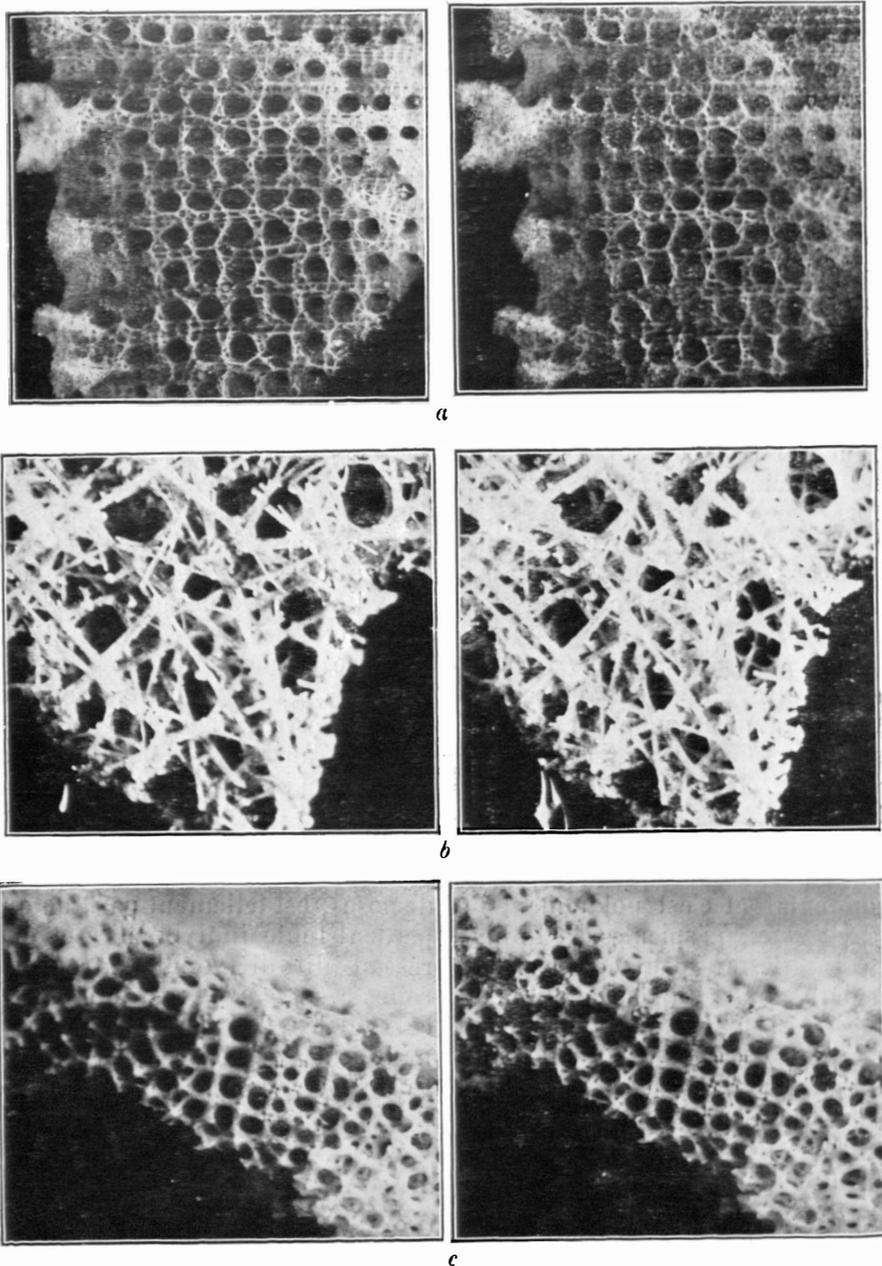


FIG. 6 — Microphotographies stéréoscopiques d'Hexactinellides du Crétacé supérieur.

- a, Genre *Kuleostoma* (Hexactinosa) du Cénomaniens de Coulonges (Sarthe). Réseau dictyonal complexe. (Gross. 10 env.).
- b, Genre *Proeuplectella* (Lyssacines) du même gisement. Hexactines pèle-mêle, à peine soudé, (Gross. 12).
- c, Genre *Dinolictyon* (Lychniscosa) du Cénomaniens de Normandie. Les nœuds du réseau dictyonal sont très visiblement perforés. (Gross. 12).

ment en relation intime avec la forme du spicule fondamental. Il importe donc de définir dès maintenant un certain nombre de *types fondamentaux de spicules*, types qui vont précisément correspondre aux principaux groupements de Spongiaires.

Le plus simple est le spicule appelé *monaxone*, aiguille pourvue d'un seul axe, et qui caractérise par sa présence exclusive le groupe des *Monactinellides* (fig. 3, a).

Le *triaxone*, qui possède six branches et trois axes perpendiculaires, caractérise les *Hexactinellides* (fig. 3, c).

Le *tétraxone* (quatre axes se croisant à 109° environ et quatre branches) se rencontre chez les *Tétractinellides*. (fig. 3, d).

Enfin, j'ajoute que le *triaxone*, spicule formé de trois branches situées dans un même plan, et trois axes, est le spicule type des *Eponges calcaires* (fig. 3, b).

De nombreuses modifications (complications ou simplifications), peuvent parfois masquer le spicule fondamental et c'est notamment le cas des *desmes*, ou spicules des Lithistides. Un desme peut être en effet considéré comme un spicule fondamental sur lequel s'est fait un dépôt secondaire de silice. Ces desmes sont de forme variable; avec Zittel, on peut les ramener à un certain nombre de types dont chacun caractérise une famille. Ainsi, le tétracclone se rencontre chez les Tétraccladines (fig. 3, e), le rhizocclone chez les Rhizomorines, (fig. 3, f), le mégacclone chez les Mégamorines (fig. 3, h) le sphéroclone chez les Sphérocladines (fig. 3, j), etc.

b) *Mode de groupement des mégasclères : réseau squelettique.* — Les

spicules des Spongiaires fossiles bien conservés sont toujours associés en un réseau rigide qui peut être irrégulier ou régulier. Les réseaux réguliers possèdent une structure périodique et sont parfois d'une complication et d'une fantaisie surprenantes. C'est ce réseau qui tombe immédiatement sous le sens et que l'on peut appeler *squelette essentiel*; on peut donc y distinguer, d'une part la forme de l'élément spiculaire fondamental, d'autre part, le mode d'association de ces éléments.

Chez les *Hexactinellides*, il existe par exemple divers modes de groupement des hexactines. Ceux-ci peuvent être parfaitement individualisés, libres ou à peine soudés les uns aux autres par de petites gouttelettes de silice. Ils peuvent être disposés au hasard (fig. 6, b), ou, au contraire, rangés très régulièrement les uns à côté des autres en déterminant une sorte de réseau souple à mailles cubiques : ce sont les *Lyssacines*. Dans un autre cas, la soudure des hexactines, ainsi symétriquement disposés, est tellement parfaite qu'ils perdent toute individualité et qu'un réseau dit dictyonal, extrêmement robuste, se trouve constitué (fig. 8, b), ce sont les *Dictyonines*. Et ici des modifications sont à signaler relativement aux nœuds du réseau qui peuvent être simples et pleins chez les *Hexactinosa* (fig. 7 et fig. 8, a et b), évidés et complexes chez les *Lychniscosa* (fig. 4 et fig. 6, c et 8, c). Ce dernier groupe très abondamment représenté dans les temps géologiques ne comporte plus actuellement qu'un seul genre avec deux espèces (fig. 2, a). La maille du réseau dictyonal lui-même n'est pas toujours très régulièrement cubique; parfois, et par suite de soudures

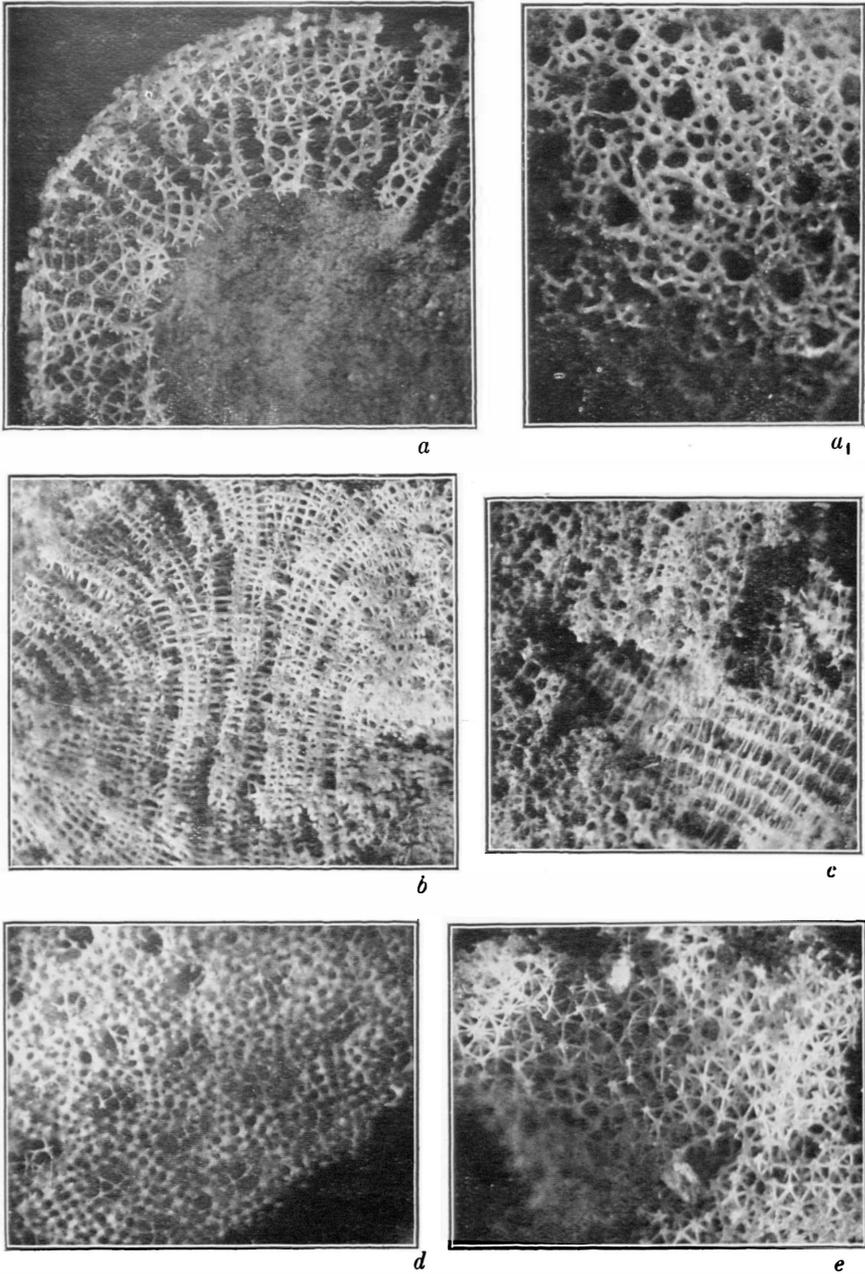


FIG. 7. — Microphotographies de réseaux spiculaires d'Hexactinellides (Hexatinosa) fossiles.

a, Genre *Sporadopyle* du Jurassique (Callovien de la Voulte-sur-Rhône), réseau dictyonial avec sections decanauxi inhalants et exhalants; **a₁**, la même, parties superficielles épaissies du squelette (Gross. 10).

b, Genre *Craticularia* du Callovien de la Voulte-sur-Rhône, type de réseau dictyonial à mailles cubiques (Gross. 9).

c, Genre *Beaussetia* du Sénonien de Saint-Cyr (Var). On voit le réseau dictyonial profond très régulier, et, en surface le cortex dépendant (Gross. 10).

d, Genre *Koleostoma*, du Cénomanien de Coulonges (Sarthe). Parties superficielles du cortex (squelette indépendant), (Gross. 15).

e, Genre *Eurete*, du Sénonien de Saint-Cyr. Type de réseau dictyonial à mailles tétraédriques, (Gross. 15).

complexes, elle peut devenir tétraédrique (fig. 7, *e*). A ce sujet, il faut remarquer que les lois qui président à cette véritable *crystallisation biologique* semblent être les mêmes que celles de la cristallographie minérale puisque le tétraèdre est une forme dérivée du cube.

Quoi qu'il en soit, ce n'est que par un plissement secondaire, plus ou moins compliqué, de l'ensemble de ce squelette, que prennent naissance toutes les formes si variées et parfois si imprévues, des Hexactinellides (ex. fig. 2, *a* et *b*).

Chez les *Lithistides*, les desmes sont en général agencés en un réseau très résistant, aussi dur que la pierre (d'où le nom de ces Eponges) ; mais parfois, ces desmes sont à peine articulés ou même simplement posés en équilibre les uns sur les autres ; l'Eponge est alors fragile comme du givre (fig. 9 *b*). Les divers types de squelettes de *Lithistides* sont représentés par les figures 9, 10, 11 et 12.

L'association des desmes y détermine une sorte de réseau qui est d'autant plus régulier que le desme élémentaire se rapproche davantage du type fondamental. Chez les *Tétracladines*, ce réseau peut être très régulier et donner lieu à des mailles en général tétraédriques. Les branches des desmes ne sont pas toujours lisses et peuvent s'ornier, suivant les genres, de tubercules, de pointes, d'anneaux (fig. 10, *a* et *c*). Il en est de même chez les *Sphaerocladines*, dont les desmes sont simplement plus petits (fig. 12).

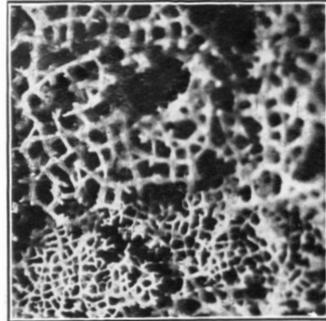
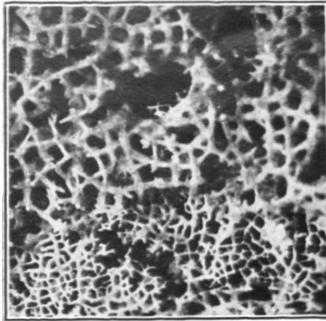
Le réseau est plus irrégulier chez les *Mégamorines* (fig. 9, *a*), et il le devient tout à fait chez les *Rhizomorines* dont les desmes prennent l'allure de racines. Aussi, allons-nous y rencontrer plusieurs types de

squelette. Les deux plus communs sont les suivants : les rhizoclones peuvent s'intriquer pour donner un feutrage dense, dans lequel sont forés les canaux, et ce type se montre surtout chez les formes actuelles, ou alors, les rhizoclones peuvent s'ordonner en fibres anastomosées d'une façon plus ou moins capricieuse, et, chose curieuse, cette fibre est en général creuse, réalisant ainsi le maximum de légèreté et de solidité ; la plupart des *Rhizomorines* fossiles possèdent une telle fibre (fig. 9, *c*).

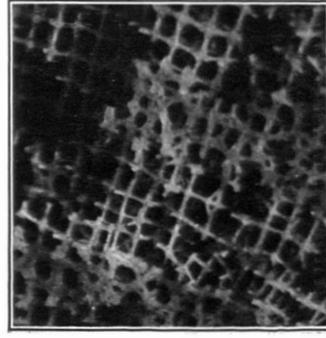
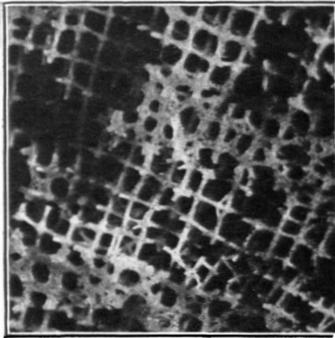
Toutes les *Lithistides*, avons-nous dit, sont construites sur le type *Leucone* (fig. 2 *bis*, *c*) ; mais leur forme générale est variable. Le plus souvent, elles ressemblent à des figues et possèdent une cavité pseudogastrique profonde ; cette cavité peut être remplacée par le faisceau des canaux exhalants, groupés suivant l'axe du Spongiaire, et aboutissant à la partie supérieure (apex). Il en est en forme de feuille, ou d'oreille, et de plus irrégulières encore ; dans ces cas, une face devient inhalante (face inférieure), et l'autre, exhalante (face supérieure).

Il existe chez presque toutes les Eponges siliceuses un squelette de protection que nous pouvons appeler *squelette cortical*.

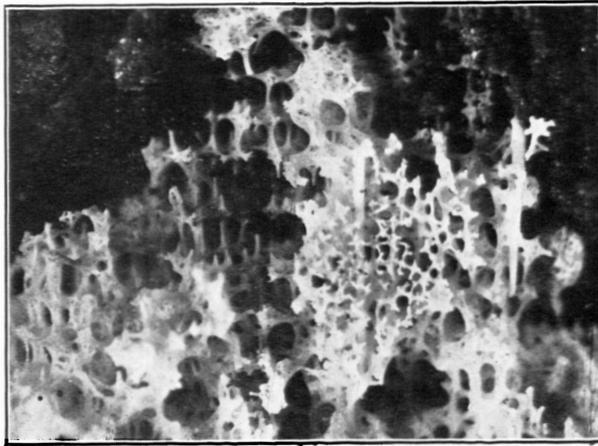
Ce squelette qui, lorsqu'il est conservé, fournit de précieux éléments de détermination, est assez varié. En gros, on peut y reconnaître les modalités suivantes. Il peut être simple et résulter de modifications qui se produisent au niveau des parties superficielles du squelette essentiel (avortement de rayons spiculaires, épaissement des rayons restants, arborisations siliceuses plus ou moins compliquées) : c'est le *squelette dépendant* (fig. 7, *a* et *d*, fig. 8,



a

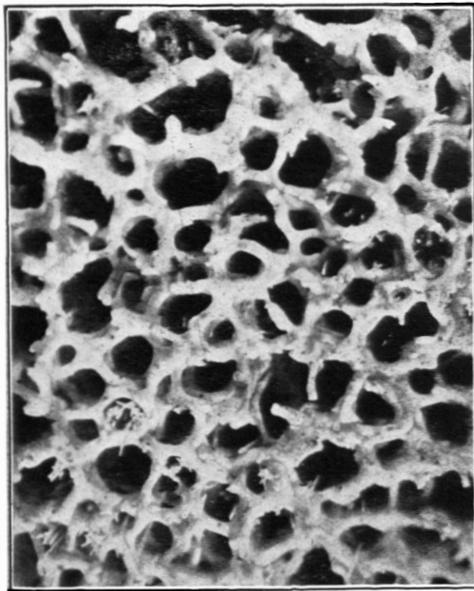


b

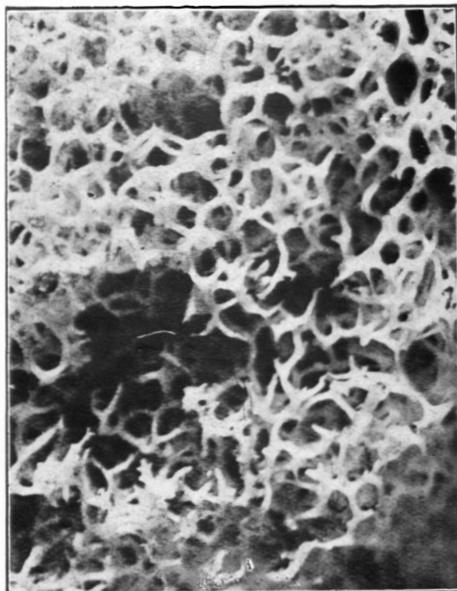


c

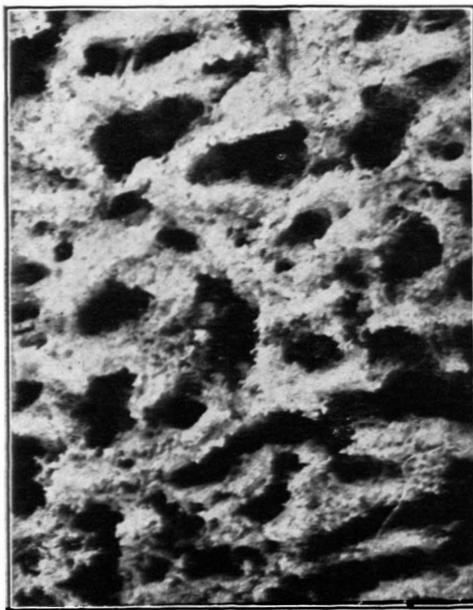
FIG. 8. — Microphotographies stéréoscopiques de réseaux spiculaires d'Hexactinellides fossiles.
 a, Genre *Craticularia* (Hexactinosa), du Miocène de l'Algérie. Parties superficielles du squelette (cortex dépendant). (Gross. 10).
 b, Le même, montrant le réseau dictyon à mailles cubiques, très régulier, de la profondeur. (Gross. 10).
 c, Genre *Elasma* (Lychniscosa), du Cénomaniens de Coulonges (Sarthe). Sous le squelette superficiel (squelette dépendant), on voit le réseau dictyon profond dont les nœuds présentent des perforations (lychnisques). (Gross. 15).



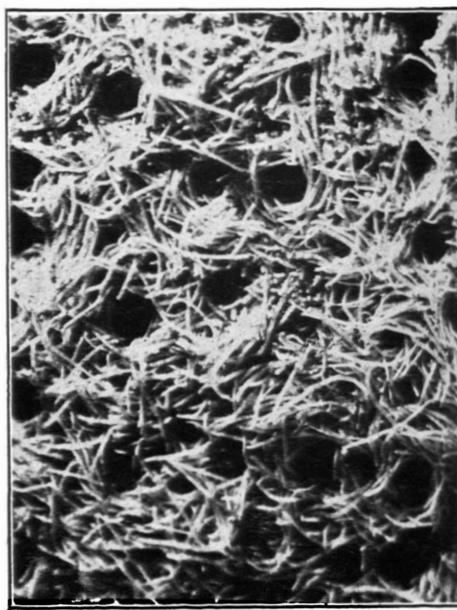
a



b



c



d

FIG. 9. — Réseaux spiculaires de Lithistides fossiles.

- a, Genre *Doryderma* (Mégamorine), parties superficielles du squelette ; à la sortie des canaux exhalants, faisceaux de spicules en aiguilles et triaènes. (Gross. 15). Sénonien de Saint-Cyr (Var).
- b, Genre *Propieroma* (Mégamorine) du Cénomaniens de Coulonges (Sarthe), Les mégacloones sont ici simplement posés les uns sur les autres et le réseau est très fragile. (Gross. 20).
- c, Genre *Seliscotho* (Rhizomorine), fibres anastomosées formées de rhizocloones. Sénonien de Saint Cyr (Var). (Gross. 15).
- d, Genre *Ophiraphidites* (Mégamorine, Ophiraphididés), même gisement. On voit admirablement le lacis des ophirhabdes. (Gross. 10).

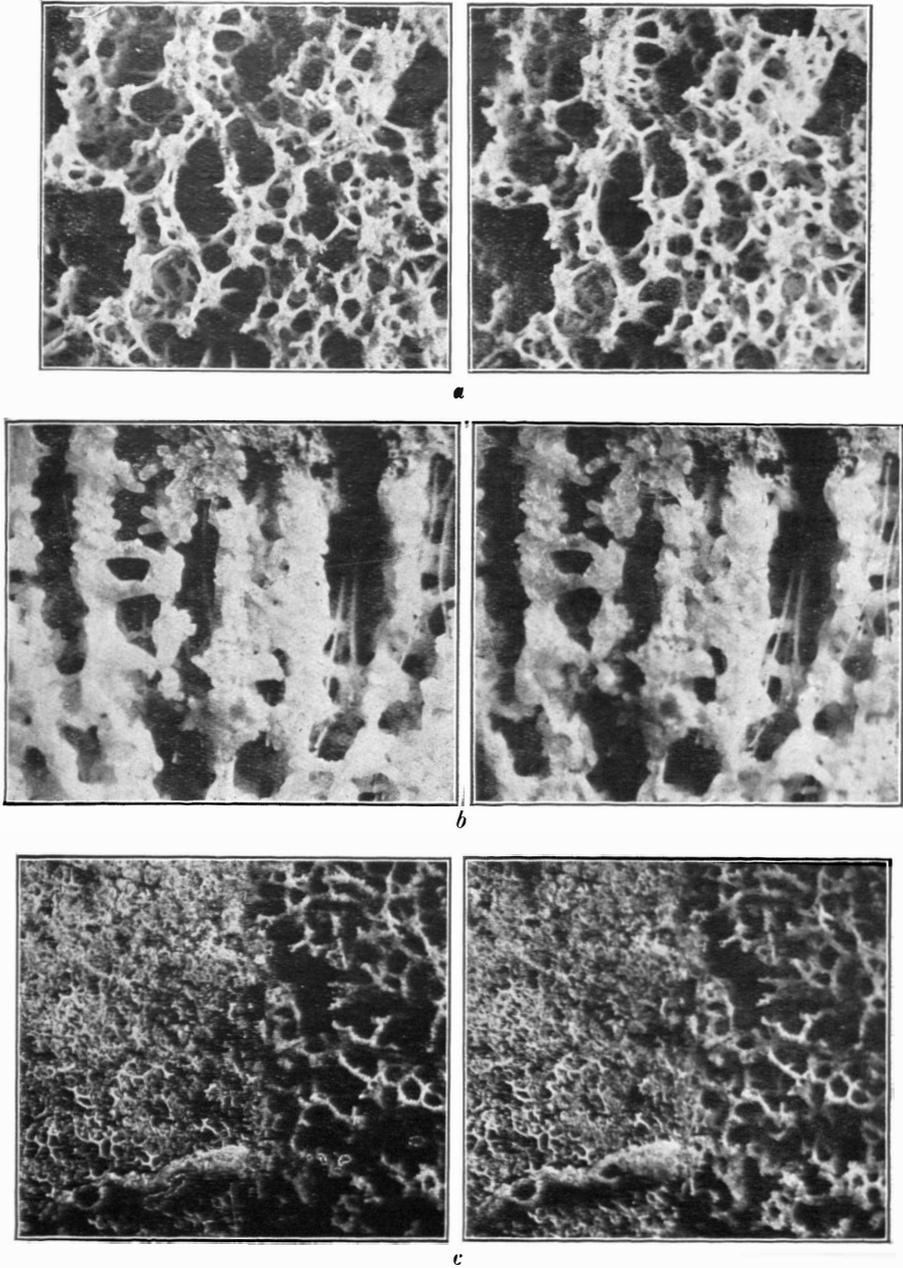


FIG. 10. — Microphotographies stéréoscopiques de réseaux spiculaires de Lithistides du Sénonien.

- a**, Genre *Phymatella* (Tétracladine) de Saint-Cyr (Var). Beau type de réseau de tétraclones (Gross. 15).
- b**, Genre *Doryderma* (Mégamorine) des environs de Nice. Section transversale montrant les canaux exhalants et les faisceaux d'aiguilles qui en défendent l'entrée (Gross. 10).
- c**, Genre *Pseudojerea* (Tétracladine) de Saint-Cyr. A gauche, volve et phyllotriaènes (spicules dermaux) ; à droite, squelette essentiel formé par l'association des desmes (tétraclones) dont les branches portent ici des tubercules. (Gross. 15).

a et c) (1). Mais il peut exister un *squelette cortical indépendant*, et c'est alors un squelette surajouté, formé par des spicules mégasclères spéciaux, libres et piqués sur la mésoglée superficielle et supportant l'épiderme comme l'armature métallique d'un parapluie en soutient la soie (fig. 4 et 5). Ces spicules, suivant leur forme, portent, chez les Lithistides, les noms de dichotriaènes, phyllotriaènes, discotriaènes, etc. Ils se rencontrent seulement chez les Tétracladines et les Mégamorines, dont les conditions de fossilisation ont été telles qu'elles ont assuré leur conservation, et permettent, concurremment avec le desme élémentaire, dont la forme est elle-même variable, de définir les genres de ces Eponges.

Enfin, chez la plupart des Lithistides fossiles, on a pu mettre en évidence, entre le squelette dépendant et le squelette indépendant, un squelette cortical spécial, inconnu chez les formes actuelles, et formé par d'innombrables petits spicules très ramiifiés dont l'association donne lieu à une sorte de *rolve* (fig. 5 bet fig. 11 a).

On peut aussi noter chez presque toutes les Eponges siliceuses la présence d'un *squelette pédonculaire*, très curieux, dû à la déformation des spicules. Ceux-ci sont toujours étirés dans le sens du pédoncule et, à y regarder de près, on reconnaît toujours chez ces spicules modifiés les caractères essentiels du spicule dont ils dérivent, cela notamment chez les Lithistides. Les Hexactinellides sont aussi très souvent pédonculés, mais les déformations sont encore plus accusées. Les spicules du pédoncule sont alors très

longs, filiformes et terminés par des crochets qui sont de véritables ancres. Le cas extrême est réalisé, chez ces Eponges, par le genre actuel *Monoraphis*, dont le pédoncule est formé par une baguette d'opale longue de près de trois mètres, de l'épaisseur du petit doigt, et qui représente un seul spicule.

Principaux gisements d'Eponges fossiles.

Les plus anciens datent du Primaire et ce sont des Lyssacines et des Lithistides que l'on y rencontre (Cambrien, Silurien, Dévonien d'Amérique et de l'Europe septentrionale). On connaît même des restes d'Eponges d'eau douce (spicules monaxonnes) dans le terrain houiller du Gard.

Dès le Secondaire, les Eponges se multiplient. Au Trias les Calcaires abondent dans le célèbre gisement de Saint-Cassian dans le Tyrol. Mais on retrouve des Siliceuses dans le Lias du Chablais et du Maroc (Dictyonines). Pendant le Jurassique moyen, les Calcaires trouvaient en Normandie des conditions adéquates à leur développement. Mais c'est surtout dès le Jurassique supérieur que s'épanouissent les Siliceuses : elles abondent dans le Callovien de la Voulte (Ardèche), dans le Rauracien du Jura argovien, de Trept (Isère), et jusqu'en Catalogne et en Pologne. Le gisement de Lémenc près de Chambéry (Savoie) renferme des Hexactinellides et surtout des Calcaires (Tithonique). Les couches lacustres du sommet du Jurassique (Purbeckien), renferment, dans certaines régions, des spicules d'Eponges lacustres.

Au Crétacé inférieur, les gisements les plus connus sont ceux de Farrington (Angleterre) et de Neu-

(1) Les arborisations siliceuses du *squelette dépendant* de beaucoup d'Hexactinellides fossiles sont complètement inconnues chez les formes actuelles.

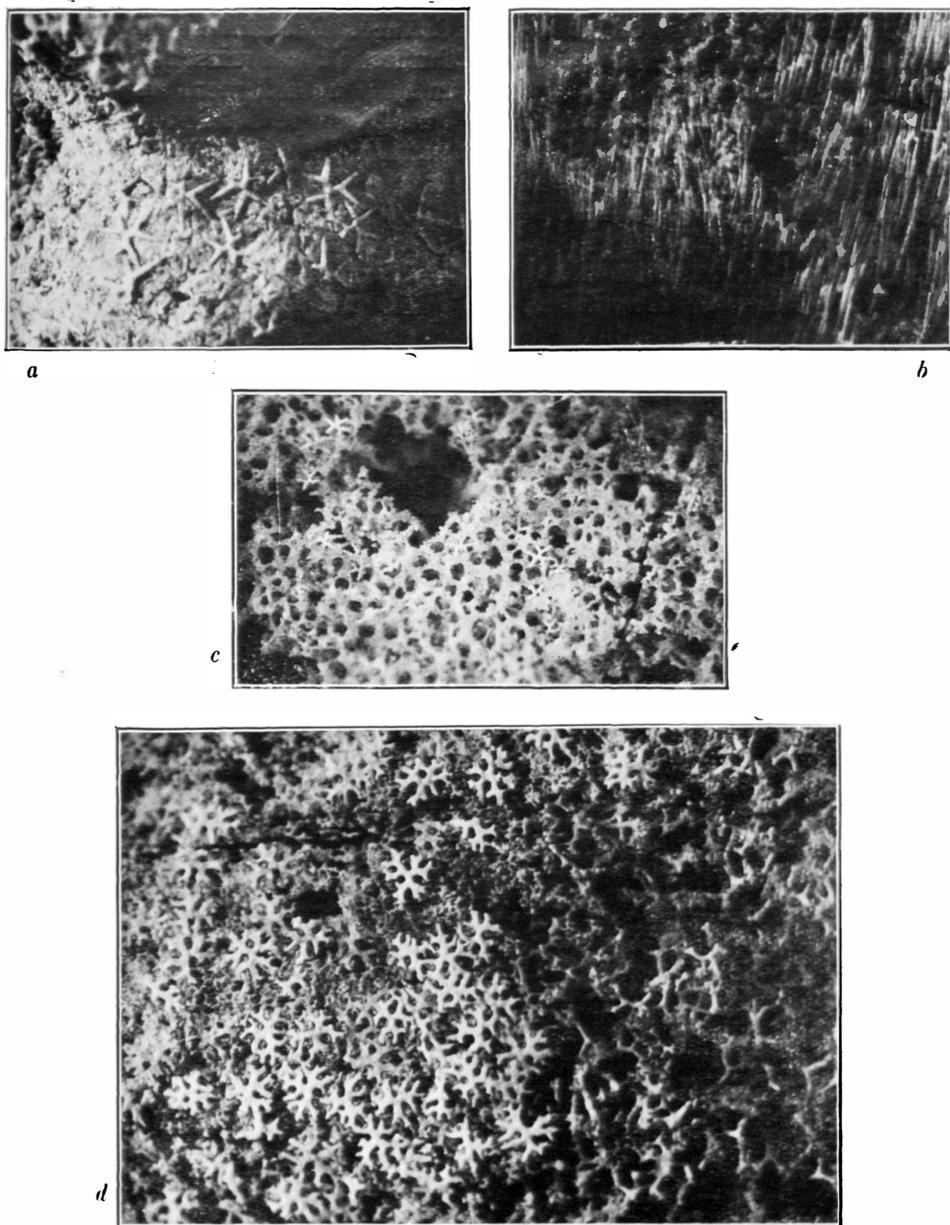


FIG. 11. — Squelette dermal de Lithistides du Sénonien de Saint-Cyr (Var).
a, Genre *Turonia* (Tétracladine). Cortex formé par un feutrage de petits spicules irréguliers (volve) sur lequel sont plantés les dichotriaènes (cortex indépendant). (Gross, 15).
b, Genre *Seliscotilon* (Rhizomorine), feutrage des rhizoclones hérissé d'innombrables spicules en aiguilles (oxes). (Gross, 15).
c, Genre *Gignouxia* (Corallistide). Dichotriaènes du cortex plantés sur le squelette essentiel. (Gross, 15) (Comparer à la fig 5).
d, Genre *Le Rouzia* (Tétracladine). A gauche, cortex formé par la volve sur laquelle sont plantés les phyllotriaènes ; à droite, le réseau des tétraclones. (Gross, 18).

châtel (Suisse), mais ce sont des Calcaires. Il faut arriver au Crétacé supérieur pour voir de nouveau se multiplier les Siliceuses ; c'est une époque classique pour l'étude de ces organismes. En France, ce sont les gites cénomaniens de Normandie et de la Sarthe (Coulonges-les-Sablons) (1), les gites sénoniens du Bassin de Paris, de l'Aquitaine, de la région niçoise et surtout de la Provence qui sont les plus riches. Parmi ces derniers, citons le beau gisement de Saint-Cyr, et ceux moins connus des Martigues, de la Redonne, près Figuières. Des faunes analogues à celles de ces divers gisements se retrouvent, ailleurs qu'en France, dans le Crétacé supérieur, en Angleterre, Allemagne, Bohême, Pologne, Espagne, etc, et dans lesquels abondent, comme dans notre pays, Hexactinellides et Lithistides.

Les Spongiaires du Tertiaire sont moins bien connus que ceux des époques précédentes, car les gisements y sont plus clairsemés. Citons cependant les gisements nummulitiques de Biarritz et de Catalogne (Hexactinellides) et ceux, très remarquables, du Miocène de l'Italie et de l'Algérie, riches en Hexactinellides et en Lithistides. On ne connaît pas de bons gites tertiaires de calcaires, mais des formes lacustres ont été retrouvées dans l'Oligocène de Manosque.

L'étude de ces divers gisements montre que, dès le Jurassique, il existe une grande uniformité dans les faunes d'Eponges de l'Europe, et que ce caractère se continue avec une grande netteté pendant tout le

Crétacé. Pendant le Tertiaire, ces faunes s'appauvrissent progressivement ; actuellement on peut dire que le groupe des Spongiaires est en pleine régression.

Biologie des Spongiaires.

La biologie des Spongiaires actuels est assez peu connue. On sait qu'ils prospèrent çà et là dans les zones littorales ou dans les grands fonds, sans jamais s'associer en vraies colonies.

Les Eponges calcaires et les Monactinellides sont les plus littorales, elles vivent dans la zone de balancement des marées.

Au-dessous de 90 m., les Tétractinellides commencent à se multiplier ; parmi elles, les Lithistides préfèrent les eaux chaudes, entre 99 et 350 m. Quant aux Hexactinellides, ce sont les plus profondes de toutes les Eponges. En moyenne, elles vivent entre 200 et 500 m., mais on en a récolté à plus de 4.000 m., exceptionnellement à 6.000 m. Or, beaucoup d'Hexactinellides actuelles ont été retrouvées dans les sédiments géologiques, notamment dans la craie (1) ; il a donc été possible de procéder à une évaluation de la profondeur des mers dans lesquelles vivaient ces Eponges et, en employant la méthode des courbes de fréquence, on est arrivé au chiffre moyen de 300 m. (M. Gignoux).

Toutefois, l'étude des conditions de gisement des Spongiaires fossiles montre que cette échelle bathymétrique n'était pas tout à fait autrefois ce qu'elle est aujourd'hui. Au Crétacé, par exemple, Lithistides et Hexactinellides sont souvent associées dans des sédiments de faciès

(1) Ce gisement, découvert récemment par M. l'abbé Godet et étudié par M. H. Régnard et moi-même a livré de magnifiques échantillons dont la spiculation a conservé sa nature originelle en opale.

(1) Certaines Hexactinellides ont même été décrites dans la Craie avant d'être connues dans les mers actuelles.

très littoraux où elles ne pourraient certainement plus se multiplier de nos jours. Il semble que les Hexactinellides aient effectué, au cours des âges, une migration vers les régions profondes.

Si les Spongiaires actuels vivent

de taille et de régularité à mesure qu'on s'élève dans la suite des étages géologiques. Cela est assez net dans tous les rameaux. Un spicule régulier engendre un réseau régulier et, par tant, une forme extérieure à peu près symétrique ; aussi, comme consé-

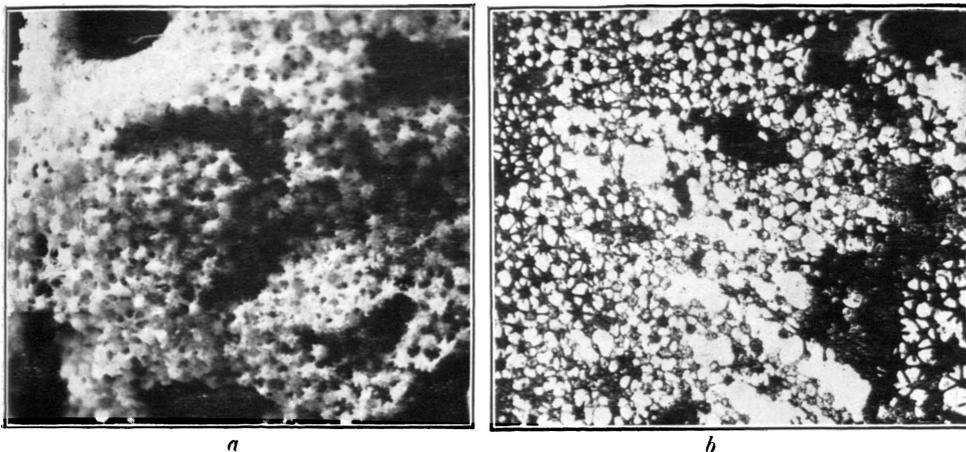


FIG. 12. — Réseaux de Sphaerocladines (Lithistides) fossiles.

a, Genre *Exodictydia* du Sénonien de Saint-Cyr (Var). (Gross. 35).

b, Coupe mince dans une Sphaerocladine entièrement silicifiée du Silurien de l'Europe du Nord.

Les Sphaerocladines ne sont actuellement représentées que par un seul genre.

isolés, il n'en a pas toujours été ainsi, et, durant le Crétacé supérieur, il existait en Provence de véritables bancs récifaux à Spongiaires dans lesquels ces animaux vivaient en compagnie de petits Polypiers, de Bryozoaires, de Mollusques et d'Oursins. Ces petits récifs devaient former une suite de hauts-fonds autour des fameux récifs à Rudistes si développés dans la région vers la même époque.

Les phénomènes d'évolution chez les Spongiaires, sont à peu près nuls. Tout au plus, peut-on noter, en ce qui concerne le squelette essentiel des Lithistides, une transformation insensible du réseau au cours des temps. Le spicule semble diminuer

quence de la perte de cette régularité du spicule fondamental, va se montrer une dissymétrie progressive de la forme extérieure du Spongiaire. Par contre, chez les Hexactinellides, il ne semble pas que les cellules sécrétrices des spicules aient perdu, depuis les temps primaires, leur faculté de construire ces perfections géométriques que sont leurs réseaux squelettiques. Et c'est pourquoi l'on a pu dire que les Spongiaires constituaient un défi permanent à la théorie de l'évolution.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE DES ÉPONGES FOSSILES

Généralités et systématique.

K. A. ZITTEL, Studien über fossile Spongiaire, I, Hexactinellidae ; II, Lithistidae ; III,

Monactinellidae, Tetractinellidae und Calcispongiae. (*Abhandl. math. phys. Classe Kon Bayer Akad. Wiss Munchen*, 1877-1878).

K. A. ZITTEL. Beiträge zur Systematik der fossilen Spongien. I. Die Hexactinelliden ; II, Die Lithistiden ; III, Monactinellidae ; IV, Tetractinellidae ; V, Calcispongiae. (*Neues Jahrb. Min.*, 1877-1878).

H. RAUFF. Palaeospongologie (*Palaeontographica*, 1893-1894).

Spongiaires d'Allemagne.

A. SCHRAMMEN. Die Kieselspongien der oberen Kreide von Nordwestdeutschland, I. und II Teil. (*Palaeontographica, Sup. Bd.*, 1910-1912).

A. SCHRAMMEN. Die Kieselsp., III und letzter

Teil. (*Monographie zur Geologie und Palaeontologie*, Berlin 1924).

Spongiaires d'Angleterre.

G. J. HINDE. Catalogue of the fossil Sponges in the geological Department of the British Museum of Natural History, (London 1883).

G. J. HINDE. A monograph of the British fossil Sponges. Part I and II. (*Palaeontographical Soc. London*, 1886 1888).

Spongiaires de France.

L. MORET. Contribution à l'étude des Spongiaires siliceux du Crétacé supérieur français (*Mém. Soc. Géol. France*, Paris 1926).

L. MORET. Les Spongiaires siliceux du Callovien de la Voulte-sur-Rhône (Ardèche) (*Trav. Lab. Géol. Lyon*, 1928).

