Zeitschrift: Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band: 4 (1931-1934)
Heft: 3

Artikel: Contribution à l'étude des Stromatopores secondaires
Autor: Steiner, Alice
Kapitel: II: Anatomie
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-250699

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 07.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

CHAPITRE II

ANATOMIE

Généralités.

Les Stromatopores construisent un squelette calcaire qui sert de support à toute la colonie. Ce coenosteum est composé de deux éléments principaux, les piliers radiaux, qui s'élèvent en hauteur et soutiennent toute la colonie, et les laminae reliant ces piliers entre eux, et se développant périodiquement pour donner une nouvelle base à la partie vivante de la colonie.

Ces éléments squelettiques se présentent sous diverses formes, tantôt très réguliers, tantôt déformés par la présence de tubes zooïdaux tabulés.

A la surface de chaque lamina s'étalent généralement des canaux groupés en forme d'étoile, ce sont les astrorhizes.

Forme générale de la colonie.

Les colonies sont de forme et de dimensions très variables. Le plus grand de nos échantillons atteint 25 cm. de long sur 20 cm. de large. D'autres au contraire ne dépassent pas 1 à 2 cm.

La forme va de la lame encroûtante aux rameaux délicats d'une construction arborescente.

Ces deux caractères dépendent trop des conditions d'existence pour servir de caractères de classification. Un organisme vivant près de la côte battue des vagues s'agrippera fortement à son soubassement et s'étendra en largeur; tandis qu'en eau calme, les colonies peuvent s'élever et diminuer leur base.

Toutefois, on constate aisément que certains genres ont une puissance d'adaptation beaucoup plus faible, et exigent certaines conditions de vie. Ainsi les Actinostromidés ne sont

jamais arborescents et ne montrent même aucune tendance vers cette forme. Ce sont toujours des colonies laminaires ou globuleuses. Les Stromatoporidés, au contraire, varient beaucoup. Il est toutefois difficile de discerner si la variabilité existe au sein d'une même espèce, ou si la forme extérieure constitue un caractère spécifique. Nous ne croyons pas que la forme générale du squelette puisse servir à déterminer des groupements plus étendus que des variétés. Mais la détermination des espèces se fait d'après des caractères morphologiques. Or les changements dans la forme générale de la colonie, tels que le passage d'une lame légèrement ondulée à une série de rameaux dichotomisés, sont nécessairement corrélatifs d'un tel bouleversement dans l'organisation interne, qu'on ne peut plus dire qu'il s'agit de représentants de la même espèce ou d'espèces différentes. Il faudrait pour cela avoir des gisements riches et contenant des formes de passage. Les Stromatopores secondaires étudiés jusqu'à présent sont trop disséminés, proviennent de gisements trop divers pour permettre de trancher la question. Toutefois nous avons un grand nombre de débris de colonies de *Stromatopora loxola* qui sont la plupart en rameaux minces et élancés, mais quelques colonies sont plus nettement laminaires, tout en présentant un squelette tout à fait analogue.

Les colonies peuvent donc être laminaires et alors plus ou moins ondulées et gaufrées. Souvent la colonie s'épaissit et s'arrondit vers le haut, tendant vers une forme semi-globuleuse, ou même tout à fait globuleuse dans certains cas. Un de nos échantillons montre une structure concentrique autour d'une petite colonie de coralliaires (*Actinostromaria stellata,* échant. A). Ce cas est rare.

Si la croissance en hauteur prend le dessus, la colonie se couvre de mamelons ou de pyramides. Enfin les organismes arborescents représentent le stade ultime de cette croissance en hauteur. Dans ce cas, les colonies ne se présentent jamais entières, mais tronçonnées.

Face inférieure.

Les colonies encroûtantes ont leur face inférieure si bien accolée à leur support qu'elle se présente rarement nue. Les

formes arborescentes étant toujours brisées, seules les colonies laminaires non encroûtantes et les massives en général peuvent présenter une face inférieure bien conservée.

Elle est alors en général concave ou grossièrement plane et ridée. Ces rides concentriques représentent le bord des latilaminae ou des périodes de croissance plus ou moins développées.

Cette face est souvent recouverte par une épithèque, dont quelques lambeaux seuls persistent dans les sillons, et qui recouvrait, à l'origine, toute la face inférieure d'une pellicule, ou mieux d'une sorte de vernis. Elle est elle-même souvent parsemée de petits organismes fixés tels que serpules, bryozoaires et petits mollusques, qui montrent nettement que cette face était libre dans l'eau. La colonie n'était alors fixée que par un pédoncule central toujours détruit malheureusement, et formait ainsi une sorte de champignon très bas sur tige. Souvent des apports de sable, des débris de coquilles devaient peu à peu combler la cavité que formait sous elle la colonie en grandissant, car l'accroissement se faisait naturellement en largeur en même temps qu'en hauteur; il n'y a qu'à voir une coupe sagittale pour s'en rendre compte. Ces apports servaient alors de support indirect à la colonie et déchargeaient d'autant le pédoncule qui ne semble pas avoir grossi en proportion de la colonie. Ces pédoncules n'existent plus jamais, toujours brisés, mais certaines colonies, *Stromatopora mecosola,* échant. D, en particulier, montrent leurs lames concentriques se succédant jusqu'au centre sans laisser beaucoup de place pour un pédoncule. Ces débris de corps étrangers accumulés sous l'ombrelle de la colonie s'y accolaient peu à peu et l'encroûtaient. Les échantillons à face inférieure nue ou couverte de petits organismes fixés n'avaient pas subi ce colmatage autour de leur pédoncule, et leur surface restait ainsi en contact avec l'eau intégralement.

Ainsi l'épithèque, trop souvent encroûtée ou dissoute, n'est d'aucune utilité pour la différenciation des espèces. Toutefois certains genres semblent plus portés à en former une que d'autres. C'est ainsi que, ni dans nos échantillons, ni dans aucune description d'Actinostromaria, nous n'avons observé, ni noté la mention d'une épithèque basale. Pourtant la forme générale des colonies d'Actinostromaria toujours laminaires ou massives n'exclurait pas l'épithèque.

Des études ultérieures sur un matériel plus abondant décideront de la valeur générique de ce caractère chez Actinostromaria.

Face supérieure.

La face supérieure des échantillons est rarement la surface vraie de la colonie. Après la mort des organismes, le squelette a été brisé, roulé quelquefois, encroûté par la vase qui l'a recouvert, ou encore dissous en surface, tant par l'eau de mer que par les eaux d'infiltration. Souvent même, des organismes perforateurs sont venus se creuser une habitation aux dépens des Stromatopores. C'est ainsi que l'échantillon A de *Milleporidium variocellatum* montre une cavité ovoïde, creusée sans nul doute par une pholade, et dans laquelle le squelette dessine de curieuses arabesques.

A l'œil nu, c'est une surface rugueuse, quelquefois mamelonnée, où les branches d'astrorhizes serpentent en courbes gracieuses, ou laissent simplement deviner comme des étoiles imprégnées dans le tissu.

A la loupe, on peut voir que la rugosité est due à la proéminence, du squelette le plus souvent, ou de la substance de remplissage, suivant que l'un ou l'autre présente à la dissolution une résistance plus grande. Certains échantillons même présentent simultanément ces deux modes de conservation en deux points de leur surface.

Nous nommerons « dissolution normale » celle qui s'attaque à la substance de remplissage en premier lieu, et « dissolution inverse » celle qui fait disparaître le squelette avant son moule.

Tantôt c'est un réticule régulier à mailles bien fermées, tantôt une vermiculation. Les Actinostromidés présentent normalement une ponctuation bien caractéristique due à la proéminence du sommet de leurs piliers. Mais il faut être très prudent dans l'interprétation de ce phénomène, car les Stromatoporidés présentent fréquemment en surface une ponctuation très régulière et très semblable à celle des Actinostromidés, mais due à la dissolution inverse par laquelle la matière de remplissage reste en relief.

Dans le cas d'un squelette à mailles fermées, la dissolution inverse laisse en relief la lumière des mailles, ce qui produit une ponctuation.

L'examen en surface, même attentif, ne permet jamais une détermination certaine du fossile. Souvent les astrorhizes manquent totalement en surface et s'étalent nombreuses et nettes en profondeur, parfois elles se présentent en creux, plus rarement en relief, ce qui change leur physionomie. Très fréquemment, la surface a été détériorée irrégulièrement et se présente obliquement aux laminae. Tous ces facteurs induisent en erreur dans une détermination même générique, qui ne pourra donc être faite avec certitude que d'après des coupes minces ou des polissages. La surface ne doit qu'aider à interpréter certains caractères observés sur coupes ou surface polie; ainsi les astrorhizes sont souvent plus nettes en surface quand elles sont bien conservées, car on les a entières, tandis qu'en coupes, pour peu qu'elles ne soient pas tout entières dans un plan, elles seront nécessairement mutilées soit de leur centre, soit d'une partie de leurs bras. De même pour la répartition des astrorhizes sur la surface de la lamina dans les cas où elles ne sont pas uniformément distribuées.

Piliers et laminae.

Une coupe ou une surface polie longitudinales d'Actinostromidé présentent un grillage quadrangulaire très particulier, formé d'éléments longitudinaux et généralement verticaux: « les piliers radiaux »; et d'éléments perpendiculaires à ces derniers, soit parallèles à la surface de la colonie: « les laminae ». Nous avons expliqué ce que nous entendions exactement par ces deux termes.

Chez les Actinostromidés, ces deux éléments sont nettement différenciables, les piliers étant de longues colonnes auxquelles se fixent à intervalles réguliers les laminae, fortes trabécules reliant les piliers les uns aux autres. (Pl. I à VI.)

Roemer (61) a comparé l'espace interlaminaire, soit l'espace qui sépare deux laminae consécutives, à une vaste cave, dont le plafond serait soutenu par de très nombreuses colonnes. La comparaison est juste; mais le plancher, comme le plafond, ne constituent pas une lame continue, mais un grillage (voir Nicholson 43, p. 14). Le squelette des Actinostromidés a été comparé d'autre part avec plus de justesse au grillage des éponges hexactinellides.

Pour ce qui est des autres familles, il en est bien autrement. Nous verrons combien les éléments squelettiques y sont déformés. Suivant les différents genres, ils se répartissent très diversement et l'on peut schématiser leurs relations selon trois types :

a) L'élément concentrique ou horizontal domine. Il est continu d'un bout à l'autre de la colonie ou à peu près, alors que les piliers, beaucoup moins développés, se cantonnent dans un espace interlaminaire ou même parfois n'atteignent pas la lamina suivante. (Burgundidés, Ellipsactinidés, Pl. XII, fig. 3.).

b) Les piliers et les laminae sont également développés et continus, formant un réseau quadrangulaire régulier. (Actinostromidés, Pl. I à VI.).

c) L'élément transverse régresse ou s'irrégularise, alors que les piliers dominent, mais se déforment, s'aplatissent et se soudent entre eux pour former des tubes zooïdaux. (Stromatoporidés, Milleporoïdes. Pl. VII à X.).

Aussi, dans une description tant des piliers que des laminae, faut-il spécifier auquel de ces schémas on a affaire. Mais il est bien entendu que dans la nature les différents types ne sont pas si bien séparés et qu'il existe toutes les formes intermédiaires.

Type a): Nous ne nous appesantirons pas sur ce type, notre matériel n'en contenant aucun exemplaire. Nous n'avons entre les mains que l'échantillon de *Burgundia Trinorchii* figuré par Dehorne dans son mémoire (Pl. VI, fig. 8) et que nous avons figuré à plus fort grossissement (Pl. XII, fig. 3).

Les laminae y sont épaisses, régulières et continues d'un bout à l'autre de la colonie, alors que les piliers, beaucoup plus grêles, semblent constituer un élément secondaire, et quelquefois même dépendant directement de la lamina, formé comme d'une sorte de repli de celle-ci, ainsi que le signale déjà Twitchell (73). Ils ne sont jamais superposés les uns aux autres, mais répartis d'une façon tout à fait indépendante d'une lamelle à l'autre.

Type b): Chez les Actinostromidés, au contraire, les piliers sont au moins aussi développés que les laminae, si ce n'est davantage (Actinostromaria Pl. I à VI). Ils sont toujours con-

tinus, se superposant d'une lamelle à la suivante et revêtent la forme réelle de piliers ou colonnes cylindriques.

Les laminae, elles, sont beaucoup moins fortes que dans le type précédent et semblent moins compactes, ne formant pas une lame, comme cela semble le cas chez Burgundia ou Ellipsactinia, mais un grillage; elles sont aussi continues, se poursuivant à la même hauteur au travers de la colonie entière, généralement. Elles ont également la forme de colonnettes couchées, de constitution identique à celle des piliers.

En coupe transversale, nous aurons donc une ponctuation due à la section transversale des piliers, si la coupe passe par un espace interlaminaire et un réseau plus ou moins fermé, constitué par les trabécules laminaires reliant les piliers entre eux, dans le cas où la coupe traverse une lamina (Pl. I, fig. 2). Il faut remarquer que dans le sens horizontal, le réseau n'est plus du tout quadrangulaire, mais à mailles polygonales quelconques, le nombre de trabécules partant d'un même pilier étant essentiellement variable. Elles sont toutes dans un même plan, mais dirigées en tous sens.

Type c): Les piliers prédominent, mais se déforment, s'aplatissent et se soudent les uns aux autres autour des zooïdes, limitant ainsi une logette d'habitation. De ce fait, les trabécules laminaires régressent et se déforment à leur tour. Tantôt les logettes existent seules, accolées les unes aux autres, et la lamina disparaît alors complètement (Milleporoïdes, Pl. IX, fig. 2 et 3, et Pl. X, fig. 3); tantôt, au contraire, la soudure des piliers est incomplète, et il reste entre les tubes un espace irrégulier, où se développent encore des rudiments de laminae tout à fait désorganisées par la présence des tubes zooïdaux, et manquant totalement de continuité (Stromatoporidés, Pl. VII et VIII et Pl. IX, fig. 1).

Ce désordre du squelette des Stromatoporidés complique beaucoup son étude. Il faut en outre chercher dans ce fait la cause de la confusion si grande qui a régné dans cet ordre et en a fait un peu le groupe « tout y va » des organismes vivant en colonies et constructeurs de squelettes calcaires.

On a décrit et interprété l'allure de ce squelette de bien des manières différentes. Les uns (von Rosen, Solomko, Twitchell et d'autres, surtout parmi les anciens auteurs) l'ont assimilé au squelette tortueux, formé de fibres entremêlées de certains spongiaires; la plupart aux canaux coenosarcaux des

Millepores. Nous verrons dans l'étude des tubes zooïdaux qu'une troisième interprétation est plus probable, et que l'allure « curviligne », comme le dit si bien Carter, du squelette des Stromatoporidés représente tout simplement un stade intermédiaire entre le type hydractinien, parfaitement dépourvu de tubes zooïdaux, et les deux types représentés respectivement par les Milleporelloïdes, dont les piliers sont complètement transformés en tubes zooïdaux et les Hydrocoralliaires véritables, aux gastrozoïdes et dactylozoïdes bien différenciés eux aussi, et tous pourvus d'une logette d'habitation, mais dont l'éloignement les uns des autres provoque forcément la formation de canaux coenosarcaux pour les mettre en liaison. Cette allure désordonnée du squelette des Stromatoporidés serait donc due à une fusion incomplète des piliers laissant des zooïdes plus ou moins libres, tandis que d'autres, par leur isolement dans une logette, coupent la régularité du reste du squelette.

En effet, nous croyons que presque tous les éléments transverses que l'on rencontre dans les coupes longitudinales des Stromatoporidés ne représentent que la section des sortes de petits murs que forment les piliers en se soudant, mais cette soudure étant incomplète autour du zooïde, les espaces limités ainsi ne sont pas circulaires et tubulaires comme chez les Milleporelloïdes, mais en forme de couloirs horizontaux, sinueux, qui donnent précisément cette allure vermiculée caractéristique des coupes transversales de Stromatopora et de Siphostroma (Pl. XII, fig. 2). Nous verrons également, dans le chapitre traitant de la structure microscopique du squelette, que les éléments squelettiques des Stromatoporidés ne sont jamais réellement transverses, tant dans les coupes longitudinales que tangentielles, mais que les petites fibres constituant la trabécule sont toujours dirigées de bas en haut, et jamais horizontalement comme cela serait le cas pour un élément transverse vrai (fig. 3 à 6, p. 26 et 27); cela prouve bien que les éléments qui se présentent horizontalement dans les coupes, ne sont que la section transversale des petits murs mentionnés plus haut et formés par la soudure de plusieurs piliers entre eux.

Certains auteurs ont vu, au centre du pilier, une zone claire formée de calcite cristalline transparente, qu'ils ont prise pour une tubulure. Le pilier aurait été creux, et certains vont jusqu'à dire qu'il contenait le zooïde (43, p. 39). Or Nicholson

a suffisamment démontré que si le pilier semble avoir été creux dans certaines formes, son extrémité était en tous cas fermée et qu'il faut absolument écarter l'hypothèse d'un pilier jouant le rôle de logette zooïdale. Pour ce qui concerne les Stromatopores secondaires, la question ne se pose même pas. L'étude de la structure intime du pilier écarte l'hypothèse d'une tubulure.

Structure microscopique des piliers et laminae.

L'examen microscopique du squelette décèle de grandes différences entre les Stromatopores primaires et secondaires d'une part, et, parmi ces derniers, entre les différents genres.

Les auteurs s'étant occupés de Stromatopores paléozoïques mentionnent deux sortes de squelettes: la fibre poreuse et la fibre compacte, granuleuse.

La porosité du squelette a été relevée par Solombo (64), puis par Waagen et Wentzel (81). Nicholson et Murie (44), Carter (8 et 10), au contraire, observent une structure granuleuse que Carter attribue à la recristallisation. Rosen, Solomko, voient en outre dans certains échantillons une structure nettement fibreuse due selon eux à des spicules d'éponges accolés. Nicholson a très minutieusement étudié et noté la structure qu'il avait observée dans ses échantillons de Grande-Bretagne (43, 44). Il note toujours une structure granuleuse, ne réagissant pas en lumière polarisée, mais différente suivant les genres, et pense qu'une distinction générique pourrait être basée sur ce caractère, si les échantillons étaient toujours bien conservés, ce qui n'est pas très fréquent dans les représentants paléozoïques étudiés. Nicholson arrive, par ses observations, à la probabilité d'un squelette originairement en aragonite et transformé en calcite après coup.

Les échantillons mésozoïques présentent des différences très grandes dues au fait d'une conservation beaucoup meilleure, d'une recristallisation rare.

Notre matériel crétacé présente deux types bien distincts de microstructure que nous nommerons respectivement « Structure radiale » et « Structure en jet d'eau ».

La *structure radiale* (fig. 1 et 2, Pl. XIII, fig. 2) se rencontre invariablement chez les Actinostromidés et Siphostroma. L'élément squelettique y est constitué par un axe très som-

bre, formé de fins granules noirs et mesurant 15 à 20 microns environ d'épaisseur, d'où rayonnent de fines aiguilles incolores ou légèrement jaunâtres, serrées les unes contre les autres de façon à former un manchon continu autour de l'axe, auquel elles sont parfaitement perpendiculaires. Ces aiguilles ou fibres ne réagissent pas en lumière polarisée et mesurent 30 à 50 microns de longueur suivant les espèces et les éléments squelettiques.

En coupe transversale, on observe un point sombre au centre (coupe de l'axe), entouré d'une auréole d'aiguilles parfaitement rayonnantes et rectilignes.

Piliers et laminae sont constitués de la même manière et l'on voit en coupe longitudinale leurs axes se joindre à angle droit, tandis qu'en coupe transversale, les axes sombres des laminae rejoignent entre eux les points rayonnants des piliers coupés.

Cette structure a été déjà fort bien figurée par Dehorne à la fig. II, page 26 de son mémoire.

La *structure en jet d'eau* (fig. 3 et 4) est représentée par les genres Stromatopora et Milleporidium.

Les éléments squelettiques présentent ici, non plus un axe bien délimité, mais une zone axiale, mal délimitée, très finement ponctuée en noir. Mais ces fins granules sombres sont beaucoup plus espacés que dans la structure radiale, et toute la trabécule reste par conséquent plus claire. De cette zone granuleuse partent de fines aiguilles transparentes analogues à celles qu'on observe dans la structure radiale, mais elles sont incurvées et forment un angle aigu avec l'axe de la trabécule dont elles s'écartent progressivement.

Cela donne un aspect penné au pilier. Mais ce serait une plume non pas plane, aux barbules opposées, mais cylindrique, aux barbules entourant complètement la tige, de façon que la trabécule donne assez bien l'image d'un jet d'eau (fig. 12, p. 26 de Dehorne).

La délimitation de la zone centrale granuleuse est impossible à faire, car les fibres de la partie corticale pénètrent jusqu'au centre de la trabécule et se confondent avec la zone granuleuse. Les deux zones s'interpénètrent.

Les Actinostromidés présentent une identité parfaite dans la constitution des laminae et des piliers, l'axe de la lamina étant simplement dirigé perpendiculairement à celui du pilier.

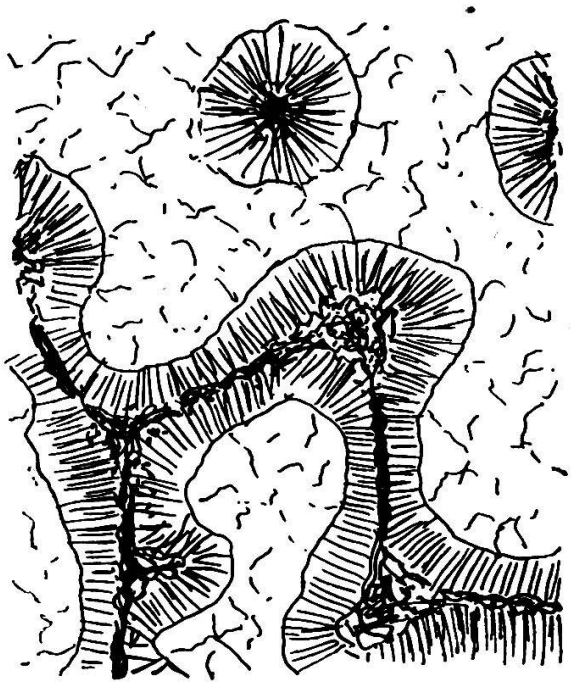

FIG. 2. — Structure radiale
Actinostromaria Lugeoni
coupe transversale gross. 110 fois environ.

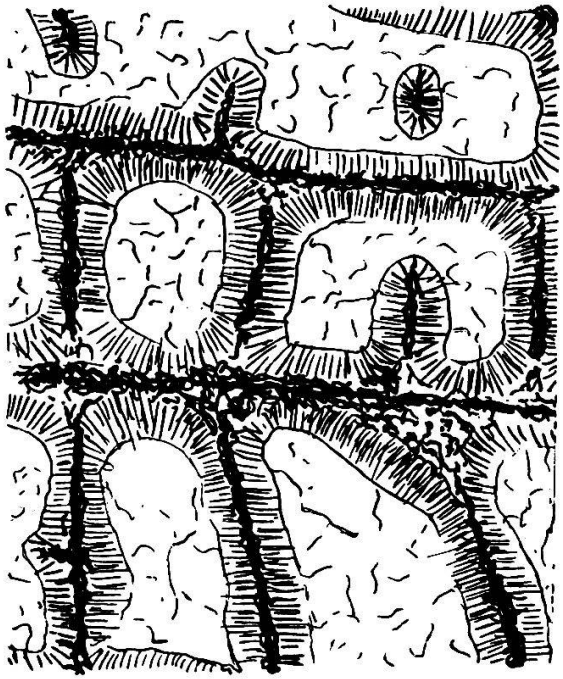

FIG. 1. — Structure radiale
Actinostromaria leptocana
coupe longitudinale gross. 110 fois environ.

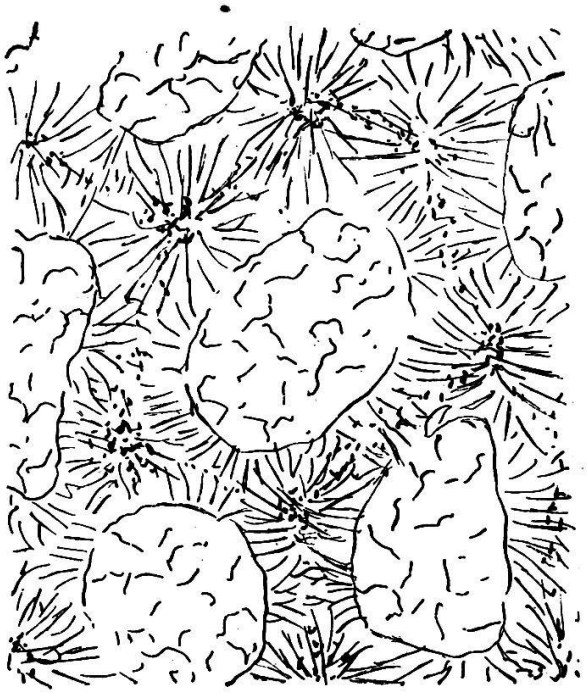

Fig. 4. — Structure en jet d'eau
Stromatopora mecosola
Coupe transversale gross. 110 fois environ.

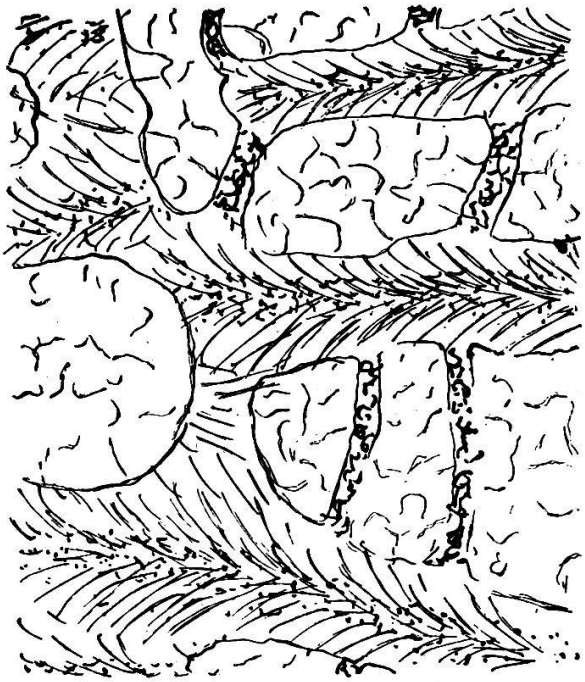

Fig. 3. — Structure en jet d'eau
Stromatopora loxola
Coupe longitudinale gross. 110 fois environ.

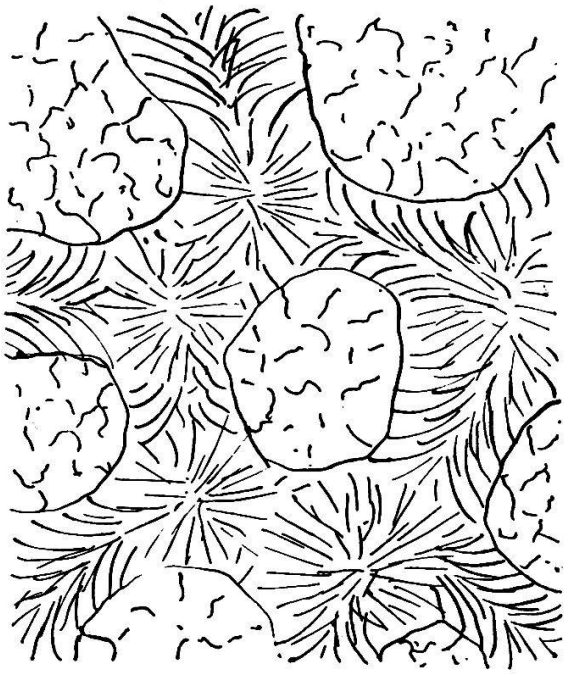

Fig. 6.

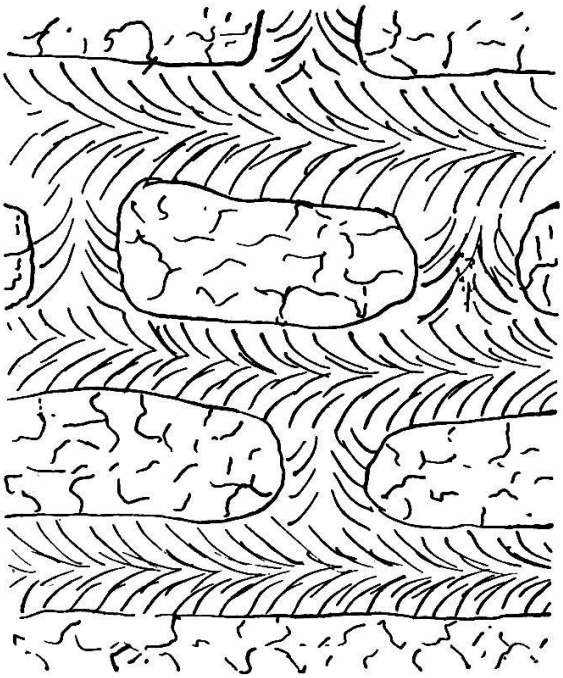

Fig. 5.

Schémas donnant la direction supposée des aiguilles de calcite dans le cas où il existerait de réelles trabécules transverses dans la structure en jet d'eau.

Chez Stromatopora, au contraire, les laminae ou éléments transverses apparaissant dans les coupes ne sont pas assimilables à ce que seraient des piliers couchés, mais ne représentent que la coupe oblique d'éléments verticaux. Toutes les aiguilles de leur squelette sont également dirigées vers le haut, comme celles des piliers.

Si les éléments qui paraissent transverses l'étaient réellement originellement, nous aurions en coupe longitudinale l'aspect représenté par le schéma de la fig. 5; c'est-à-dire qu'il présenterait un axe perpendiculaire à ceux des piliers et des aiguilles dirigées de gauche à droite ou inversement. Or nulle part nous n'avons pu déceler cet arrangement d'une façon claire. En coupe transversale également (fig. 4 et 6), on voit aux points de jonction des traverses, soit à l'emplacement original des piliers, un rayonnement caractéristique des aiguilles autour de la zone centrale, tandis que les parois des tubes présentent des aiguilles dirigées en tous sens, coupe de toutes les fibres dressées et légèrement inclinées d'un côté ou d'un autre suivant de quel pilier elles proviennent.

On voit donc très bien, en coupe transversale, où seraient placés les piliers, s'ils ne s'étaient soudés entre eux. Les figures qui illustrent le texte feront comprendre la chose mieux que toute explication. Ces figures ne sont malheureusement que des schémas. Le phénomène n'est visible qu'à un grossissement assez fort et par un maniement continuel de la vis micrométrique, afin de se rendre compte du comportement des fines aiguilles en profondeur; une photographie est donc très difficile à prendre.

Ce fait de la direction toujours verticale des fibres chez Stromatopora et Milleporidium a grandement contribué à nous faire croire que les laminae n'existaient presque plus, ou avaient même complètement disparu dans ces deux genres. Si les tubes avaient été formés par rapprochement et fusion des laminae, nous verrions des fibres grossièrement horizontales en majorité.

La substance de remplissage est toujours constituée par de la calcite cristallisée parfaitement transparente, parfois chargée de granulations amorphes brunes ou grises.

Tubes zooïdaux.

Les tubes zooïdaux ont également donné lieu à maintes discussions. Suivant l'affinité zoologique qu'on attribuait aux Stromatopores, il est bien évident que l'interprétation des tubes zooïdaux était différente. De nombreux auteurs, même parmi ceux qui reconnaissent la nature hydrozoaire des Stromatopores, nient la présence de tubes zooïdaux chez ces organismes.

Ainsi Carter (12), Steinmann (70, p. 4), Parks (48 *bis*), Heinrich (31) et tout récemment encore Tripp (75) et Yabe (83) déclarent tous que les tubes tabulés des Stromatopores ne sont pas assimilables à ceux des Millepores, mais généralement sans définir en quoi ils en diffèrent. Il est évident que leur présence, ou plutôt l'interprétation des cavités considérées comme telles, est très sujette à discussion. Les loges d'habitation des Coralliaires ou des Hydrocoralliaires sont bien nettes, longs tubes bien différenciés, coupés de tabules régulières et, chez les Coralliaires, munis de septas caractéristiques, et noyés dans un tissu coenosarcal tortueux. Chez Millepora en particulier, le groupement des dactylozoïdes autour du gastrozoïde ne laisse aucun doute sur l'origine de ces tubes, qui sont bien distincts du lacis irrégulier des canaux coenosarcaux mettant en communication tous les éléments de la colonie.

Chez les Stromatopores, il en est bien autrement. Tout d'abord, le groupe entier des Hydractinioïdes ne possède jamais aucune trace de ce que l'on pourrait prendre pour une logette zooïdale. Les Stromatopores Milleporoïdes, au contraire, possèdent des tubes verticaux continus, souvent très longs, coupés plus ou moins régulièrement de planchers droits ou légèrement incurvés. Ce sont ces tubes que Nicholson et d'autres ont considérés comme loges zooïdales. Toutefois, ces tubes se présentent sous des aspects variables :

a) Certaines formes, dont la plupart sont du genre Stromatopora, présentent un lacis d'éléments squelettiques irréguliers, coupés de tubes continus, mais au diamètre très rarement constant, tantôt plus gros et plus longs, tantôt plus grêles. Le reste du squelette est beaucoup plus confus (Pl. VII et VIII).

b) Chez d'autres formes, ces tubes sont très peu développés (*Stromatopora Choffati, Stromatoporella* principalement), et surtout beaucoup moins rectilignes. La conséquence en est une allure diffuse et incohérente dans les coupes, qui ne peuvent naturellement pas suivre les méandres des tubes et les sectionnent constamment. L'étude en est, de ce fait, renduc très difficile.

c) Enfin les Milleporelloïdes et certaines espèces de Stromatopora sont composés d'une infinité de tubes verticaux, souvent très réguliers, si serrés que l'existence d'un tissu quelconque entre eux est inconcevable (Pl. IX, fig. 2 et 3). C'est la forme dont Carter avait déjà révélé l'existence (12, p. 256). Plusieurs figures de la monographie de Nicholson (43, Pl. V, fig. 10 en particulier) semblent se rapporter nettement à ce type. Dans cette forme, les tubes bien parallèles sont, soit tous du même calibre, soit variables; mais une démarcation nette entre gros et petits tubes n'existe pas, et surtout de grandes colonies montrent en certaines régions des tubes différenciés et dans d'autres une uniformité absolue. (Pl. X, fig. 1 et 2, Pl. XI, fig. 2 et 3.)

Tous ces tubes constituent-ils réellement des tubes zooïdaux, soit des logettes d'habitation dans lesquelles pouvaient se rétracter les individus?

Steinmann (70) en fait des canaux coenosarcaux pour deux raisons, leur allure parfois sinueuse et les bifurcations qu'ils peuvent présenter. D'autres leur ont reproché leur manque de parois propres. Yabe (83 et 85) fait également une distinction, chez Milleporidium, entre les gros tubes, dits tubes zooïdaux, et le tissu qui les sépare et qu'il nomme, non pas tissu coenosarcal, mais « tabulate interspaces », soit espaces interpiliaires tabulés. Qu'est-ce donc d'autre que des tubes zooïdaux? S'ils n'en étaient pas, à quoi servaient ces espaces? Le moule de quels organes représentent-ils? On ne peut déterminer leur origine avec certitude, mais il nous semble que rien ne s'oppose réellement à ce qu'ils aient, eux aussi, abrité des individus, dactylozoïdes ou autres.

La seule définition qu'on puisse donner d'un tube zooïdal est la suivante: « logette tubulaire coupée de planchers ou dissépiments et dans laquelle le zooïde, quel qu'il soit, peut se rétracter ».

Par accroissement de la colonie en hauteur, la loge, uni-

que à l'origine, devient trop profonde et le zooïde sécrète alors un plancher qui constituera sa nouvelle base. La logette s'allonge ainsi de plus en plus pour donner le tube zooïdal tabulé que l'on retrouve dans les colonies fossiles.

Or rien, dans la définition ci-dessus, ne fait présumer que ces tubes doivent posséder des parois propres ou rester parfaitement rectilignes. Au contraire, si la colonie est trop lobée et tortueuse, il est tout naturel que tous ses éléments anatomiques soient également sinueux. Aussi, dans certaines colonies, est-il difficile d'avoir des coupes orientées selon les tubes. Dans l'échantillon A de *Stromatopora mecosola* par exemple, ce n'est que dans la cinquième coupe que nous avons trouvé des tubes zooïdaux continus (Pl. VIII, fig. 2), alors que l'examen de la surface polie montrait avec netteté que ces tubes pouvaient être très longs. Les coupes n'en donnaient toujours que des fragments. En outre, dans les rameaux des colonies arborescentes, les tubes sont toujours régulièrement incurvés, verticaux au début, puis inclinés de façon à déboucher perpendiculairement à la surface et forment jusqu'à un arc de 90°.

Cette logette d'habitation peut, chez certains organismes, être pourvue d'une paroi propre, membrane sécrétée par l'ectoderme du zooïde lui-même, et calcifiée, ou n'être limitée que par les éléments généraux du squelette comme c'est toujours le cas chez les Stromatopores. Elle peut être plus ou moins divisée par des septas (Coralliaires) ou être parfaitement nue ou cylindrique, elle n'en restera pas moins la loge d'habitation d'un individu de la colonie.

Ainsi, lorsque des formes éteintes, telles que les Stromatopores, nous présentent des tubulures tabulées, rien ne nous autorise à dire qu'elles n'ont pas été habitées par des individus. Qu'elles soient incurvées dans leur parcours, rien n'empêche encore que le zooïde n'ait pas cru en hauteur suivant un axe parfaitement droit. Dans des échantillons tels que *Milleporidium variocellatum* (éch. A par exemple), qui nous présentent des tubes de calibre variant insensiblement du simple au double, quelles raisons y aurait-il d'appeler les plus gros « tubes zooïdaux » et les plus petits « canaux coenosarcaux »? Et tous les calibres intermédiaires, quel rôle leur attribuer? Steinmann et Yabe n'ont probablement eu en mains aucun échantillon présentant tous les types intermédiaires de

tubes entre les gros (zooïdaux) et les petits (coenosarcaux).

Mais l'échantillon original de *Milleporidium Remesi*, STEINM. contient des zones successives pourvues ou non de gros tubes. Ce qui prouve bien que ce caractère n'était pas stable au sein même d'une colonie et n'apparaissait que par périodes.

Dans l'ignorance où nous sommes de l'anatomie des parties vivantes, nous nommerons dorénavant « tube zooïdal » toute tubulure débouchant perpendiculairement à la surface de la colonie et coupée transversalement de tabulae.

Steinmann (70) oppose en outre à la nature zooïdale des tubes des Stromatopores le fait qu'ils seraient bifurqués. Or, nous ne pensons pas que ce fait s'oppose absolument à l'interprétation de Nicholson; en effet, des zooïdes pouvaient fort bien, par bourgeonnement direct, donner naissance à un autre individu.

Mais les bifurcations que l'on observe sur les coupes sont rarement réelles. Nous avons vu, chez *Milleporidium Remesi*, STEINM., notamment, que les tubes zooïdaux ne se maintenaient pas nécessairement en continuité au travers de toute l'épaisseur de la colonie, mais s'interrompaient ou naissaient tour à tour. Or, si les tubes sont rapprochés comme c'est souvent le cas, la naissance d'un nouveau tube aux côtés d'un plus ancien peut, si la coupe n'est pas parfaitement orientée, donner l'illusion d'une division du tube préexistant. Ce cas est surtout fréquent dans les colonies arborescentes ou digitées, chez lesquelles les tubes zooïdaux, très rares au centre du rameau, se multiplient à mesure que l'on approche de la surface.

La présence de logettes zooïdales ne doit pas être considérée comme un caractère absolument différencié, mais plutôt progressif, la colonie ne formant que peu à peu, ou par périodes, des loges pour la rétraction de ses gastrozoïdes. Toute une échelle existe entre les longs tubes d'un à deux centimètres que l'on rencontre chez *Stromatopora mecosola* ou *Milleporidium*, et les petits tubes très courts de *Stromatoporella*, par exemple, ne comportant jamais que l'épaisseur de deux ou trois lamelles au plus.

Chez *Millepora*, où les logettes, très nettes, et toujours de deux dimensions différentes, sont séparées par un tissu vermiculé de remplissage, on peut parler de canaux coenosar-

caux traversant ce tissu pour mettre en communication les individus voisins. Ils donnent précisément aux tissus cette allure vermiculée qui n'est due qu'au moulage des canaux sinueux et anastomosés.

Chez *Hydractinia* ou *Actinostroma,* les zooïdes étant nus, c'est-à-dire non cantonnés dans une logette calcaire, on ne parlera pas de canaux coenosarcaux du squelette, les échanges s'étant faits librement entre les épines d'Hydractinia et les piliers d'Actinostroma.

Avec *Burgundia,* puis surtout *Stromatoporella* et *Stromatopora,* l'apparition des tubes zooïdaux isolant les individus complique le squelette. Piliers et laminae sont bouleversés. Là où les zooïdes sont encore nus, ils communiquent librement; les autres restent en communication par les pores que les piliers aplatis et soudés qui les limitent laissent entre eux. Si des canaux existaient pour ces communications, ce qui est probable, ils n'étaient pas calcifiés, mais remplissaient tout l'espace interlaminaire actuel, zig-zaguant entre les piliers. Là encore, on ne peut parler de canaux coenosarcaux pour autant qu'il s'agit de squelette. C'est pourtant le terme très généralement employé pour désigner tout le tissu uniforme, à structure « curviligne », pour prendre le terme consacré de Carter, qui sépare les tubes zooïdaux chez Stromatopora. Il semble bien plutôt que chez Stromatopora, mais plus encore chez Stromatoporella et chez Burgundia, les zooïdes n'étaient pas tous pourvus de logettes, soit que les dactylozoïdes soient restés libres, soit que certains gastrozoïdes seulement en aient été munis. Etant donné la rareté des tubes zooïdaux, Burgundia représentait certainement ce dernier cas. Dehorne suppose que chez Burgundia les gastrozoïdes seuls étaient pourvus de logettes, alors que les dactylozoïdes seraient restés nus, mais les logettes sont si rares (il n'y en a souvent pas sur plusieurs cm^2), qu'on ne s'imagine pas toute une colonie nourrie par si peu de bouches.

Entre les tubes zooïdaux ne circulaient donc pas seulement des liquides nourriciers dans des canaux du coenosarc, mais des dactylozoïdes et d'autres individus différenciés peut-être, de même que des gastrozoïdes, s'épanouissaient et se contentaient des piliers séparés ou partiellement soudés pour se protéger. Laminae et piliers existent donc bien encore, mais déformés par le voisinage des tubes zooïdaux qui les interrom-

pent et par la tendance des piliers à se souder, existant sans doute sur toute la surface de la colonie.

Chez les *Milleporelloïdes,* la structure est un peu différente. Le réseau est nettement rectiligne, avec cette différence d'avec les Actinostromidés, que les éléments verticaux sont soudés en forme de tubes, non indépendants comme des colonnes, et que les éléments transversaux sont constitués uniquement par les tabulae cantonnées au diamètre d'un tube, parfois au même niveau dans des tubes voisins, mais le plus souvent tout à fait indépendantes les unes des autres. En coupe transversale, on a donc un réticule à mailles fermées et grossièrement rondes.

Dans cette famille, tous les zooïdes, quelle que soit leur nature, sont logés dans des tubes, ce qui les rapproche des Hydrocoralliaires, mais ils en diffèrent par leur manque total de tissus coenosarcaux. Dans toute la colonie, on ne rencontre pas un canal oblique ou sinueux pouvant jouer le rôle de canal coenosarcal. Nous supposons que, dans ces formes, les zooïdes, très serrés, communiquaient entre eux directement par les pores de leurs parois.

Nous avons déjà relevé que Steinmann (70), dans sa description de *Milleporidium Remesi,* parle bien d'un tissu coenosarcal séparant les tubes zooïdaux, mais certaines de ses figures, et surtout ses schémas, montrent un tissu nettement orthogonal, formé de piliers rectilignes et continus, et de tabulae ou laminae nombreuses, très semblable à ce que nous avons observé dans nos échantillons de Milleporidium. Yabe et Toyama (83), dans une description de *Milleporidium Remesi* du Torinosu Limestone, relèvent également l'allure rectiligne et radiale de ce qu'ils appellent les tubes coenosarcaux ou mieux encore « interspaces ». Comment les canaux coenosarcaux, servant à mettre en relation les individus d'une même colonie, pourraient-ils avoir un parcours parallèle aux tubes qui contiennent ces individus? La même réflexion s'applique aux tubes tabulés que Nicholson décrit chez Stromatopora, et considérés par Steinmann comme des canaux coenosarcaux. Ces tubes constituent pour Nicholson précisément la preuve de la nature hydrocorallienne des Stromatopores.

Carter avait déjà observé cette composition exclusive des tubes parallèles chez certains Stromatopores: « Or, in the curvilinear structure, the interspaces representing the coenosarcal cavities become so uniformely contracted, that both the hori-

zontal and vertical sections indicate a composition of vertical tubes alone, in juxtaposition like those of Favosites gothlandicus, but with the stellate venation to be mentionned hereafter, and without the tabulae, though still communicating with each other as freely as the coenosarcal cavities in the more typical form. » (12, p. 256.)

Mais au rebours des formes de Carter, Milleporidium présente des tabulae dans tous ses tubes et pas d'astrorhizes.

Cette absence de tissu coenosarcal entre les tubes peut servir à différencier les Milleporelloïdes des Hydrocoralliaires proprement dits.

Ces tubes parallèles, traversant toute l'épaisseur de la colonie, sont donc de calibre variable. Steinmann décrit avec soin leur répartition chez *Milleporidium Remesi*. Cet organisme est constitué par des zones de croissance successives, dont les unes sont riches en tubes zooïdaux (tubes plus gros), alors que d'autres en sont totalement dépourvues. Les jeunes colonies et les jeunes branches d'une grande colonie n'en possèdent jamais. La présence de logettes contenant les gastrozoïdes ne serait donc pas un caractère constant de la colonie qui aurait des périodes de vie, au début surtout, où les individus qui la nourrissent ne construiraient pas de logettes où se rétracter. Quelle est la cause de l'apparition et de la disparition soudaines d'un si grand nombre de tubes à un moment donné? Steinmann ne semble pas s'en être préoccupé; mais nous verrons plus loin que certaines de nos colonies, sans présenter la périodicité du phénomène constatée par Steinmann, ont des régions où les tubes plus gros sont absents, surtout à la base de la colonie, soit au début de sa vie, alors que d'autres parties en présentent un grand nombre, sans que toutefois on puisse les différencier aussi nettement des plus petits que dans l'échantillon type de Steinmann, des tubes de calibres intermédiaires étant partout présents.

Le phénomène, dans nos colonies, serait donc progressif et non plus tranché, comme dans celles de Steinmann.

Même en considérant tous les tubes comme ayant été habités par des zooïdes, cette variation graduelle dans leur calibre s'explique difficilement. Les zooïdes eux-mêmes variaient-ils dans leurs dimensions suivant les conditions de vie plus ou moins favorables? C'est probable; c'est en tous cas la seule explication que nous y trouvions.

Dans nos échantillons, le calibre des tubes zooïdaux varie, non seulement d'une région à l'autre de la colonie, comme dans l'échantillon original de Steinmann, mais encore trouve-t-on, là où les larges tubes existent, toute une gamme de tubes intermédiaires. C'est ce fait surtout qui nous porte à croire que tous les tubes verticaux de Milleporidium, quel que soit leur calibre, avaient la même fonction.

Tabulae.

Le terme a été emprunté aux coraux tabulés, chez lesquels il désigne les minces planchers transversaux qui coupent les tubes verticaux ou loges d'habitation, et constituent ainsi l'unique élément transversal du squelette.

Or les Stromatopores possèdent un autre élément squelettique transversal; il faut donc distinguer nettement ces deux éléments l'un de l'autre.

La lamina est un élément primaire du squelette, c'est-à-dire qu'il contribue à l'édification entière du squelette au même titre que les piliers, et s'étend uniformément sur toute la colonie, chacune de ses différentes parties se développant simultanément. Les trabécules dont elle est constituée présentent en outre la même microstructure que les piliers.

La tabula, au contraire, n'est qu'un élément secondaire, beaucoup plus réduit, se cantonnant à un tube zooïdal, indépendant du reste de l'édifice. Elle est en outre constituée très différemment des autres éléments squelettiques, beaucoup plus grêle et granuleuse (fig. 3). Elle est tantôt plane, tantôt curviligne, souvent dédoublée, c'est-à-dire qu'une tabula, au lieu de s'étendre au travers de tout le tube, va se fixer à la tabula précédente. Quand ce phénomène se répète, cela donne au tube une allure vésiculeuse. (Pl. IX, fig. 1.)

Alors que les trabécules laminaires se fixent au centre du pilier, les tabulae leur sont simplement accolées en surface, et semblent bien avoir été formées après coup pour obturer le tube zooïdal.

La question se pose de savoir si ces tabulae sont des planchers, ou de simples trabécules. Quelle que soit leur nature, en coupe longitudinale, elles se présenteront toujours sous forme

d'une ligne, même si elles sont des planchers. En coupe transversale, on ne peut jamais avoir une tabula entière dans le plan de la coupe, car elles sont si fines et si rarement rectilignes qu'elles sont toujours sectionnées. Dans les coupes longitudinales, si elles étaient formées de trabécules, elles apparaîtraient tronçonnées. Or, elles sont toujours complètes, même si le tube est très large. Même lorsqu'elles sont dédoublées, les deux parties sont également toujours entières, ce qui ne se produirait que dans des cas très rares, si la tabula était trabéculaire. Ce fait semble donc démontrer avec assez de clarté que les tabulae sont des planchers et non des trabécules.

Au microscope, elles présentent une substance grisâtre, mal délimitée et bourrée de petits granules noirs qui donnent à la tabula examinée à la loupe ou à faible grossissement, l'aspect d'une mince ligne sombre tranchant sur la cavité transparente de remplissage et le squelette beaucoup plus clair. (Pl. XII, fig. 1.)

Nour verrons qu'un seul échantillon, *Siphostroma arzieri,* présente à la surface de cette lame sombre une mince couche de substance granuleuse transparente, s'organisant dans les zones les plus épaisses en petites fibres verticales et transparentes, donnant à la surface de la lamina l'aspect d'une fine brosse à poils ras.

Astrorhizes.

Carter a nommé astrorhize un caractère particulier aux Stromatopores, mais qui n'est pas toujours présent. C'est un système horizontal de canaux rayonnant autour d'un centre commun et se divisant de plus en plus pour se perdre enfin dans le réseau squelettique (fig. 7 à 11 et Pl. III, fig. 1 et 2). Ces canaux ne possèdent jamais de parois propres, mais sont limités par les éléments squelettiques, qui s'organisent sur leur passage. Ils ne sont donc jamais complètement clos et restent en communication constante avec les éléments de l'organisme qui les bordent.

Le centre de l'astrorhize est parfois bien individualisé et se présente alors sous deux formes:

1. Type très net des *Actinostromaria stellata* et que nous

n'avons nulle part retrouvé si beau (fig. 7 à 9). Le centre y est formé d'un ensemble de pores (5 à 6), bien limités, et qui représentent simplement la coupe transversale du tube astrorhizal central généralement subdivisé en plusieurs compartiments, comme l'a fort bien décrit Dehorne (24, p. 17). Ce type ne peut se trouver si net que dans les genres à astrorhizes superposées. Toutefois, toutes les espèces appartenant à ces genres ne présentent pas le phénomène avec autant de netteté: *Actinostromaria Lugeoni,* Deh. par exemple.

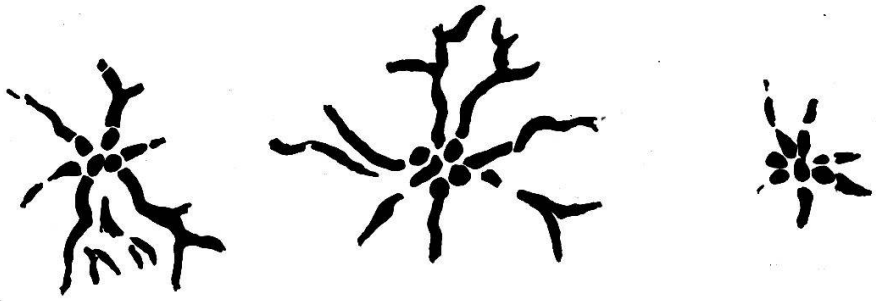

Fig. 7 Fig. 8 Fig. 9

Actinostromaria stellata. — Astrorhizes gross. 5 à 6 fois
7 et 8 sont entières, 9 amputée de ses branches

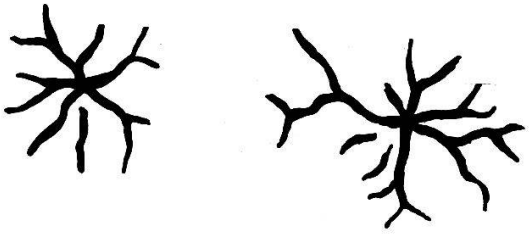

Fig. 10 Fig. 11

Stromatopora loxola. — Astrorhizes gross. 5 à 6 fois.

2. Type que nous n'avons trouvé que chez Stromatopora (fig. 10 et 11). Le centre n'est que le lieu de jonction des branches qui viennent s'y ouvrir directement comme en un canal, ou mieux un pore collecteur unique.

Le plus fréquemment, le centre n'est pas individualisé. Parfois même, on ne le voit pas du tout, il est fictif, marqué seulement par la convergence des branches. Dans ce cas, le centre ne se trouve probablement pas dans le même plan que les branches, mais légèrement surélevé, et sort ainsi de

la coupe ou de la surface polie plane. (*Actinostromaria Lugeoni,* échantillon E.)

Cette explication est d'autant plus probable que certaines coupes montrent un centre net, alors que les branches semblent atrophiées, réduites à de petits moignons formant rosette autour du centre. Dans ce cas, la coupe aurait passé au niveau du centre, amputant les branches placées trop bas (fig. 9). En effet, lorsqu'on examine les astrorhizes en surface, on constate qu'elles sont tantôt dispersées au hasard sur la surface, tantôt cantonnées au sommet de petits mamelons, comme c'est le cas chez *Stromatopora mecosola,* échantillon C. Le cas inverse d'un centre en dépression ne s'est jamais rencontré.

Le centre de l'astrorhize est très fréquemment confus, formé d'un ensemble de piliers et de pores placés sans ordre dans une zone grossièrement circulaire, d'où partent les branches, les unes déjà du centre, les autres ne débutant que plus à l'extérieur. Ceci est le cas courant chez Actinostroma, mais se retrouve fréquemment dans d'autres genres lorsque l'astrorhize est peu nette.

Chez Actinostromaria et Stromatoporella, nous verrons que les astrorhizes sont toujours superposées les unes aux autres; dans la plupart des genres, elles sont placées au hasard sur la surface de chaque lamina. Plusieurs auteurs (81 entre autres) signalent des Stromatopora à astrorhizes superposées. Nous ne l'avons constaté sur aucun de nos échantillons. Il faut dire que les Stromatoporidés, du fait de l'irrégularité, tant de leur structure que de leur forme générale, ne se prêtent pas à la confection de coupes strictement orientées et passant en outre exactement par le centre d'une astrorhize. Le phénomène est beaucoup plus frappant chez Actinostromaria aux piliers bien rectilignes. On y peut suivre un tube central astrorhizal au travers d'un ou deux centimètres d'épaisseur de lamelles parfois.

Les branches de l'astrorhize sont constituées par des canaux mesurant, vers le centre, de 150 à 300 microns de diamètre, qui se faufilent entre les éléments du squelette, tout en se bifurquant et s'amincissant. Leur nombre est très variable, allant de 4 à 5 (*Stromatopora loxola*) ; jusqu'à 13 ou 14 chez *Actinostromaria Lugeoni* par exemple. Leur longueur et leur forme varient également beaucoup. Les bran-

ches les plus longues que nous avons observées mesurent jusqu'à 10 et 12 mm. (*Stromatopora mecosola*).

Les dimensions ne varient pas seulement d'une espèce à l'autre, mais au sein même d'une astrorhize, la rendant alors très dissymétrique. Certaines branches semblent prendre le dessus, plus robustes, et s'étendent au loin alors que d'autres disparaissent très tôt. Les unes sont très chevelues, et alors plutôt en nombre restreint (*Stromatopora mecosola*), tandis que d'autres, très nombreuses, se pressent serrées autour du centre, mais presque rectilignes et indivisées. (*Actin. Lugeoni*).

Lorsque les astrorhizes sont proches les unes des autres, il arrive souvent que leurs branches s'anastomosent et forment ainsi un réseau continu d'irrigation. Certains auteurs en font le cas général. Selon nos observations, les branches vont plus souvent se perdre insensiblement dans le tissu squelettique.

Nous avons observé dans deux cas (*Stromatopora loxola*, échant. E, et *Stromatopora mecosola*, échant. C) des canaux astrorhizaux qui semblent nettement aboutir à des pores zooïdaux et y finir brusquement en cul-de-sac. Sortent-ils du plan de la coupe à cet endroit-là? C'est peu probable; ils semblent plutôt relier entre eux des tubes zooïdaux, d'autant plus que *Stromatopora mecosola* montre des alignements de pores qui se confondent, par endroits, avec les canaux astrorhizaux.

Nous avons déjà mentionné plus haut que les canaux astrorhizaux ne possédaient pas de parois propres. Ils ne sont jamais limités que par les éléments squelettiques qui les bordent, et généralement s'alignent sur leur passage. Chez les Stromatoporidés, le canal semble parfois posséder une paroi propre, mais cela est dû simplement à la structure du squelette formé d'éléments continus et soudés entre eux, alors que les Actinostromidés ne présentent jamais au canal que des piliers indépendants, et laissant entre eux des lacunes. Les canaux sont beaucoup plus faciles à suivre chez les Stromatoporidés du fait qu'ils y sont limités d'une façon continue. Chez les Actinostromidés, le canal est, soit complètement libre (*A. stellata*), soit encombré de piliers qui se dressent sur son parcours même (*Actinostroma*). Cela donne au canal une allure très irrégulière, son diamètre variant à tout instant, et à l'astrorhize un flou particulier.

Tabulae astrorhizales : De nombreux auteurs avaient déjà observé que les canaux astrorhizaux étaient parfois coupés de tabulae. Nous avons également constaté le fait dans certains de nos échantillons, notamment chez *Stromatopora mecosola* (Pl. IX, fig. 1). Le rôle que jouaient ces tabulae astrorhizales ne s'explique guère.

Rôle de l'astrorhize.

Les astrorhizes des Stromatopores constituent le caractère anatomique qui a le plus dérouté et intrigué les savants.

Si chacun peut les constater, même à l'œil nu, aussi bien sur la surface naturelle que dans les coupes; si on peut les étudier, suivre leurs branches dans leurs sinuosités et leurs bifurcations, noter le comportement du centre, leur répartition dans la colonie, nous n'avons aucune certitude, dans l'état actuel de nos connaissances, sur le rôle que jouait cette curieuse disposition dans la vie de la colonie.

Les auteurs qui rangent les Stromatopores parmi les Spongiaires considèrent tout naturellement les astrorhizes comme les systèmes de canaux de ces animaux et font du centre un oscule.

Carter a créé le terme d'astrorhize par analogie avec l'hydrorhize des Hydroïdes. C'est par une comparaison minutieuse des Hydractinies actuelles et fossiles et des Millepores avec les Stromatopores qu'il en vient à assimiler les systèmes astrorhizaux aux hydrorhizes. Chaque système n'est pas ouvert à l'extérieur comme l'est un oscule de spongiaire, mais représente, selon cet auteur, un système clos de stolons prolifères, qui constituent dans chaque couche l'origine de la lamina nouvelle. Les zooïdes bourgeonnaient sur ces stolons. Carter pousse l'analogie très loin et très en détail. Mais certains faits restent malgré tout douteux. Cette explication serait tout à fait acceptable dans les cas fréquents où les astrorhizes, peu éloignées ou très étendues, couvrent la totalité de la surface de leur réseau plus ou moins serré. Mais nous avons des colonies où les astrorhizes sont extrêmement rares, très éloignées les unes des autres, tout à fait perdues et isolées dans le tissu squelettique. Comment se faisait la prolifération

en dehors de la zone astrorhizale? Des ramuscules très fins et confondus dans le squelette allaient-ils se prolonger au loin, à 5 ou 6 centimètres parfois du centre?

Un second fait inexpliqué est la répartition respective des astrorhizes et des pores zooïdaux, soit des zooïdes dans certaines formes.

Nous verrons que dans les colonies branchues de *Stromatopora loxola* en particulier, de petites astrorhizes très rapprochées et peu chevelues s'entrelacent sur une face du rameau, alors que la face opposée en est presque dépourvue. On pourrait conclure à une vitalité plus grande d'un côté, due à l'orientation vers le large, et de ce fait à l'apport plus grand de nourriture. Mais il semble que cela devrait produire une dissymétrie du rameau même, dont l'axe deviendrait de ce fait excentrique. Or il n'en est rien, les échantillons présentant cette particularité sont parfaitement cylindriques et symétriques.

En outre, chose curieuse, les pores des tubes zooïdaux sont au contraire beaucoup plus nombreux sur la face dépourvue d'astrorhizes, comme s'il y avait une proportionnalité inverse entre astrorhizes et tubes zooïdaux. Cela ne s'explique aucunement par l'hypothèse de Carter. A moins que, sur la face astrorhizale, les zooïdes se soient implantés sur les branches mêmes de l'astrorhize, de telle façon qu'ils se confondent avec elle. La chose n'est pas claire. Mais les zooïdes ne semblent en général pas être directement dépendants des canaux astrorhizaux, excepté dans certains cas que nous avons déjà signalés, et qui présentaient soit des alignements de pores se confondant avec des branches d'astrorhizes, soit des rameaux astrorhizaux se terminant en cul-de-sac dans des pores (*Stromatopora loxola,* échant. E, et *Stromatopora mecosola,* éch. C).

La présence de tabulae astrorhizales constatée par Carter lui-même s'explique difficilement aussi, dans son hypothèse.

Enfin, à quoi serviraient, selon son hypothèse, les gros tubes astrorhizaux centraux d'Actinostromaria et Stromatoporella ?

Si Carter a émis cette opinion, d'autres l'ont suivi. Osimo (47), Tripp encore tout récemment (75) ont adopté ses vues.

Une interprétation courante, représentée par Waagen et Wentzel (81), Nicholson et Murie (44), Dehorne (24) entre autres, fait des branches astrorhizales, l'homologue des

canaux coenosarcaux des Hydrocoralliaires, servant à l'irrigation de la colonie, à l'apport de nourriture aux parties dépourvues de gastrozoïdes.

Cette hypothèse semble parfois avoir été confondue avec celle de Carter, en particulier par Nicholson et Dehorne. Evidemment, dans le squelette, des stolons prolifères ou des canaux d'irrigation laissent la même empreinte, surtout lorsque tous deux rayonnent autour d'un centre commun. Mais Carter spécifie bien que son système est parfaitement clos, sans communications directes avec l'extérieur. Il n'y a donc pas de confusion possible entre les deux interprétations.

Si cette hypothèse du rôle irrigateur des astrorhizes semble au premier abord tout à fait plausible, Dehorne en a déjà relevé certaines difficultés.

Dans ce cas, le centre astrorhizal serait simplement une loge de gastrozoïde. C'est bien ce qu'entend Wentzel; il spécifie même que dans les formes à astrorhizes superposées, le tube axial serait un tube zooïdal, alors que dans les formes à astrorhizes non superposées les gastrozoïdes seraient dépourvus de loges et ne pourraient pas se rétracter à l'intérieur du squelette. Mais les tubes centraux des astrorhizes ne sont pas tabulés; et quel rôle jouaient alors les nombreux tubes, tabulés cette fois, qui sont indépendants des astrorhizes; et enfin les colonies à astrorhizes très rares n'auraient-elles possédé que de très rares gastrozoïdes pour nourrir toute cette grande masse ?

Un fait qui vaut la peine d'être relevé est le manque de parallélisme entre le développement des astrorhizes et des tubes zooïdaux. L'astrorhize superposée, à tube astrorhizal central, semble représenter le type le plus parfait, le mieux différencié de l'astrorhize. Or ces formes ne se trouvent nullement dans les genres à tubes zooïdaux bien différenciés. Au contraire, Actinostromaria et Stromatoporella à astrorhizes superposées sont, l'une dépourvue de tubes zooïdaux, alors que l'autre n'en possède que de très courts. Milleporidium, chez lequel les tubes zooïdaux sont le mieux différenciés, ne possède pas d'astrorhizes du tout.

Conclusions. — L'état actuel de nos connaissances sur cet organe si particulier ne permet aucunement de nous prononcer d'une façon certaine, ni même probable, sur le rôle qu'assumait l'astrorhize dans l'organisme de la colonie. Nous en

sommes réduits à des hypothèses dont la deuxième nous semble la plus proche de la vérité, mais laisse malgré tout des faits inexpliqués.

L'astrorhize jouerait le rôle :

1° soit de canaux coenosarcaux, le centre étant habité par un gastrozoïde ;

2° soit d'un système de stolons prolifères sur lesquels bourgeonnaient les zooïdes.

Latilaminae.

Le terme de latilaminae sert à désigner des zones représentant des périodes de croissance successives, composées d'un certain nombre de lamelles, et qui donnent à l'ensemble de la colonie un aspect rubanné caractéristique de certaines formes.

Ces colonies ont une tendance à se débiter par plaques au niveau des latilaminae. Les échantillons ayant subi une désagrégation en surface présentent souvent sur leurs flancs les latilaminae en relief.

Ces zones, plus ou moins épaisses suivant les colonies, ont des causes variables. Parfois elles sont déterminées par une alternance répétée de laminae plus serrées et plus espacées. Ceci est la cause qu'en invoque Dawson (14, p. 53). Nicholson a observé des latilaminae dues à des arrêts de croissance momentanés et répétés, déterminant entre les latilaminae, un dépôt de substances étrangères ou simplement une ligne marquant une reprise de vitalité. Les figures 9 et 10 de la planche V de la monographie de Nicholson (43) en sont très démonstratives.

Mais le plus souvent l'aspect rubanné est produit d'une façon moins distincte, les piliers se prolongeant au travers de plusieurs latilaminae, et celles-ci n'étant souvent marquées que par un épaississement d'une lamina; ou bien la latilamination n'est déterminée que par un agent externe, dépôt de substance de remplissage de teinte différente le plus souvent.

Ce dernier cas est le plus fréquent dans notre matériel. Ces pseudo-latilaminae sont alors moins régulières et moins continues que les vraies; les échantillons ne se brisent plus de préférence suivant une direction donnée. Aucune de nos colonies ne présente une latilamination vraie et précise.

Chez les Stromatoporidés, la présence de latilaminae est beaucoup plus frappante que chez les Actinostromidés du fait que leurs laminae manquent de continuité et qu'ils ne montrent pas de lamination régulière.

Chez les Actinostromidés ou les Burgundidés, on peut compter le nombre des lamelles formant chaque latilamina, alors que cela est impossible chez les Stromatoporidés à cause de l'irrégularité de leur squelette.

Organes reproducteurs.

On ne sait que fort peu de choses des organes reproducteurs des Stromatopores. Quelques auteurs considèrent comme gonothèques des cavités arrondies auxquelles ils n'ont pu attribuer d'autre origine. Osimo en particulier (47) en mentionne dans ses descriptions de *Stromatopora Virgilioi*, *Saccoi* et *Costai*. Pocta (55), Parona (50), Zuffardi-Comerci (88) en mentionnent également. Mais la chose nous paraît encore très incertaine, car trop de facteurs externes peuvent contribuer, soit à perforer une cavité dans la surface de la colonie, soit à provoquer un arrêt de croissance local, suivi d'un renouveau de vitalité.

Nicholson a décrit, chez un Idiostroma dévonien, des sortes de vacuoles tabulées, ovales ou allongées, de 1 mm. de diamètre environ, souvent accolées à un tube zooïdal, ne possédant pas de parois propres et dues certainement à un organe de la colonie et non à un agent extérieur. Il est très probable que ces vacuoles formaient des gonothèques. Nicholson n'a malheureusement retrouvé ces vacuoles dans aucun autre Stromatopore (43, p. 62-64). C'est le seul cas qui nous semble présenter réellement la trace d'organes de reproduction. Nous n'avons observé dans notre matériel aucun cas semblable.

Caunopora.

Phillips, en 1841 (53), crée le genre *Caunopora* pour des formes pourvues de gros tubes à parois propres.

Ce n'est que plus tard que l'origine de ces tubes a été

reconnue et attribuée au commensalisme d'un Stromatopore et de Syringopora ou Aulopora.

C'est Roemer qui le premier, en 1844 déjà (60), émet cette hypothèse. Elle fut beaucoup discutée par la suite et légèrement modifiée, tantôt en faveur d'Aulopora, tantôt de Syringopora, mais elle est généralement adoptée actuellement. En 1881 encore, Bargatzki (3) maintient l'interprétation de Phillips et crée même un nouveau genre: *Diapora,* qui n'est qu'un autre cas dû à l'association, non de Stromatopora, mais de Stromatoporella avec Syringopora. Des tubes semblables ont été retrouvés dans des colonies de Clathrodictyon, Actinostroma et Rosenella (voir Nicholson, 43, p. 113 et 114).

Ce cas est très fréquent dans les colonies paléozoïques, mais n'a jamais été relevé dans aucun échantillon mésozoïque. Il est vrai que Syringopora et Aulopora ne sont connus qu'au primaire, mais ces deux genres auraient pu être remplacés par d'autres dans les colonies mésozoïques. Celles-ci entourent souvent des colonies de bryozoaires ou de coralliaires, ou en sont recouvertes, mais aucun cas de commensalisme n'a encore été signalé.

Processus de construction.

Malgré la grande différence dans l'allure du squelette chez les Hydractinioïdes et les Milleporoïdes, on peut aisément concevoir, dans ces deux groupes, un processus de construction, sinon identique, du moins très semblable.

Les Hydractinioïdes sécrètent une première lamina, évidemment tapissée de tissus vivants, sur laquelle se dressent les zooïdes. Entre eux se forment des ponctuations, qui, s'accroissant en hauteur, donnent bientôt des piliers, plus ou moins développés suivant les familles. La colonie croît en hauteur et forme une seconde lame, ou plutôt une grille, en reliant les sommets des piliers entre eux au moyen de trabécules. Les zooïdes abandonnent alors la première lamina pour venir s'épanouir en surface, gardant probablement un contact avec l'espace interlaminaire rempli de tissu organique. Il est probable que les couches inférieures ne meurent que peu à peu, les communications restant largement ouvertes au travers de toute la colonie, tant par les espaces

interlaminaires que par les trous de la grille laminaire.

Sur cette deuxième lamina, et entre les zooïdes, se dressent de nouveaux piliers. Ici se séparent deux groupes de colonies : celles aux piliers continus (Actinostromaires) bien superposés les uns aux autres, et celles aux piliers discontinus (Clathrodictyon, Burgundia), soit répartis sur la surface de la lamina tout à fait indépendamment de ceux de la lamelle précédente. Et ainsi de suite jusqu'à l'édification complète du coenosteum.

Les zooïdes n'étant séparés que par des piliers étaient donc solidaires les uns des autres et nous voyons la croissance se faire d'une façon tout à fait uniforme sur toute la surface de la colonie.

Chez les Stromatoporidés, les grandes lignes de ce processus de croissance restent les mêmes. Mais la déformation des piliers tend à encercler et à isoler les zooïdes, formant ainsi des rudiments de tubes zooïdaux. Dès lors, les zooïdes sont moins directement solidaires les uns des autres. Ne s'appuyant plus sur la lamina directement, mais sur des tabulae sécrétées par eux-mêmes, les zooïdes croissent plus à leur guise. La continuité de la lamina est brisée. Seuls, des lambeaux en persistent, puis régressent et disparaissent complètement chez les Milleporelloïdes, où la soudure des piliers est complète, et chaque zooïde isolé dans sa logette. Les laminae ayant disparu, la croissance est uniforme, piliers et laminae n'alternent plus.

Les zooïdes, lorsque leur logette devient trop profonde, sécrètent des tabulae au travers de leur tube, pour se hausser au niveau des piliers. Cette sécrétion peut se faire simultanément dans toutes les logettes, mais il est beaucoup plus fréquent de voir les tabulae à des niveaux quelconques les uns par rapport aux autres.

Si les tabulae des Stromatoporidés sont beaucoup plus grêles que les éléments radiaux, et constituées différemment, alors que tous les éléments du squelette des Actinostromidés sont de même constitution, cela est dû probablement au fait que les tabulae, n'ayant plus à supporter qu'un seul zooïde déjà abondamment soutenu sur les côtés par les piliers, supportent un effort beaucoup moins considérable que les laminae, qui relient les piliers entre eux et soutiennent le poids de toute la colonie vivante.

Les astrorhizes jouent dans ce processus de construction un rôle certain, mais inconnu encore.

Nous avons tenté de comprendre comment les structures, si différentes dans les cas extrêmes, des Actinostromidés et des Milleporelloïdes, peuvent être le résultat de modes de croissance assez semblables à leur origine; ce qui explique les nombreuses formes de passage que l'on trouve entre ces types. Il ne faudrait pas en conclure immédiatement que l'un dérive de l'autre par évolution, et que les stades décrits plus haut soient l'image du développement phylogénique du groupe.

Biologie.

L'absence totale de Stromatoporoïdés actuels ne permet que des suppositions sur leur biologie. De même que pour l'anatomie de leurs parties molles, seule une comparaison avec les représentants des ordres voisins permet d'émettre certaines probabilités.

Dehorne (24, p. 125) discute longuement les conditions de vie des Stromatopores d'après la forme de leur squelette et les organismes qui leur sont associés dans les gisements. Les faits que nous avons observés sur notre matériel ne s'opposent nullement aux suppositions émises par Dehorne.

Par ses recherches sur la biologie des Hydrozoaires et des Coralliaires actuels constructeurs de récifs, cet auteur arrive à la conclusion que les Stromatopores devaient vivre dans des conditions analogues à celles des Millepores actuels, soit en eau plutôt chaude, et à une profondeur ne dépassant guère 50 mètres. Cette valeur est évidemment très arbitraire.

Il est probable que la forme générale variait aussi parallèlement à celle des Millepores. Les colonies encroûtantes et laminaires étant généralement associées à des Mollusques et des Brachiopodes à test épais, appartenaient à la zone néritique, soumise à l'influence des vagues, alors que les cocolonies branchues, associées à des organismes à test mince, étaient des habitants d'eau plus profonde et par conséquent plus calme.

Il serait intéressant de déterminer les causes de la répartition géologique si inégale des Stromatopores. Nous avons vu qu'au primaire, Devonien et Silurien en particulier, ils

constituaient les principaux constructeurs de certains récifs. Au mésozoïque, au contraire, ils n'en forment qu'un élément tout à fait secondaire, bien qu'ils soient très développés au Jurassique supérieur et au Crétacé inférieur en particulier. Dehorne renonce à résoudre cette question. Une cause encore inconnue de cette différence doit certainement exister. Toutefois, la croyance longtemps répandue que les Stromatopores s'éteignaient au primaire a certainement détourné de ces organismes l'attention des géologues s'occupant de terrains secondaires, et nous sommes persuadée qu'il en existe beaucoup plus qu'on ne croit dans les calcaires coralligènes du Jurassique et du Crétacé, mais qu'ils passent inaperçus, soit qu'ils n'inspirent d'intérêt qu'à de rares géologues, soit qu'on les confonde avec des Hydrocoralliaires, des Spongiaires ou des Bryozoaires, confusion très compréhensible si l'on ne juge que par l'aspect extérieur de la colonie. C'était le cas notamment pour une bonne partie de nos échantillons, perdus dans un lot de Spongiaires.

Dernièrement encore, Yabe signalait un grand nombre de ces organismes dans les calcaires du Jurassique de Torinosu, au Japon.

Il est probable qu'une recherche attentive dans les faciès coralligènes ferait découvrir un grand nombre de ces organismes.

Malgré tout, ils sont loin de constituer, au mésozoïque, une proportion aussi grande dans les récifs coralligènes, qu'au Silurien ou au Dévonien.