

KONINKLIJK MUSEUM VOOR MIDDEN-AFRIKA — TERVUREN, BELGIË
ANNALEN — REEKS IN-8° — ZOOLOGISCHE WETENSCHAPPEN — n° 178, 1970

ETUDE MONOGRAPHIQUE
DU
GENRE HELIOPORA DE BLAINVILLE
(COENOTHECALIA - ALCYONARIA - COELENTERATA)

par

J. BOUILLON

et

N. HOUVENAGHEL-CREVECOEUR



MUSEE ROYAL DE L'AFRIQUE CENTRALE — TERVUREN, BELGIQUE
ANNALES — SERIE IN-8° — SCIENCES ZOOLOGIQUES — n° 178, 1970





ETUDE MONOGRAPHIQUE DU GENRE HELIOPORA DE BLAINVILLE
(COENOTHECALIA - ALCYONARIA - COELENTERATA)

ETUDE MONOGRAPHIQUE
DU
GENRE HELIOPORA DE BLAINVILLE
(COENOTHECALIA - ALCYONARIA - COELENTERATA)

par

J. BOUILLON

et

N. HOUVENAGHEL-CREVECOEUR

(Université Libre de Bruxelles)

Verschenen in april 1970
Sorti de presse en avril 1970

D/1970/0254/3

TABLE DES MATIERES

	Pages
I. INTRODUCTION	1
But du travail	2
Remerciements	2
II. POSITION SYSTÉMATIQUE ET AFFINITÉS	3
III. ANATOMIE ET HISTOLOGIE D'HELIOPIORA	6
1. Description anatomique des polypes et des canaux	6
2. Histologie et histochimie des polypes et canaux	8
2.1. <i>Matériel et méthodes</i>	8
2.1.1. Matériel d'études	8
2.1.2. Méthodes	8
2.1.2.1. Fixation	8
2.1.2.2. Préparation des échantillons	8
2.1.2.3. Coupe des pièces	9
2.1.2.4. Histologie	9
2.1.2.5. Colorations signalétiques	9
2.1.2.6. Histochimie.	9
2.2. <i>Feuillets cellulaires</i>	10
2.2.1. Ectoderme	10
2.2.2. Mésoglée	12
2.2.3. Endoderme	15
2.3. <i>Régions particulières</i>	18
2.3.1. Ectoderme périphérique	18
2.3.2. Parois du polype et des tubes coenenchymateux.	21
2.3.3. Actinopharynx	24
2.3.3.1. Cellules actinopharyngiennes banales	26
2.3.3.2. Cellules du siphonoglyphe	26
2.3.3.3. Cellules glandulaires sphéruleuses	27
2.3.3.4. Cellules glandulaires spumeuses	29

	Pages
2.3.4. Mésentères et bourrelets	31
2.3.4.1. Mésentères	32
2.3.4.2. Bourrelets dorsaux.	33
2.3.4.3. Bourrelets ventraux et latéraux	33
2.3.5. Les tentacules	35
2.3.6. Musculature	36
2.3.7. Sensibilité	38
2.3.8. Attaches du squelette et du périoderme	38
2.3.8.1. Attaches du squelette	38
2.3.8.2. Attaches du périoderme	38
2.3.8.3. Histochimie des attaches	40
2.3.9. Œufs	40
2.3.10. Cnidocystes	43
 IV. PHYSIOLOGIE	 44
 V. SYMBIOTISME ET PARASITISME	 46
1. Zooxanthelles	46
2. Vers Polychètes parasites	46
 VI. SQUELETTE	 48
1. Description	48
2. Mode de croissance	49
3. Nature des composants inorganiques du squelette	53
3.1. <i>Matériel et méthodes</i>	53
3.1.1. Préparation du matériel	53
3.1.2. Méthodes expérimentales	54
3.1.2.1. Etudes aux rayons X	54
3.1.2.2. Etude à la sonde de Castaing	54
3.1.2.3. Analyse microquantitative du fer	54
3.2. <i>Résultats</i>	54
3.2.1. Etudes aux rayons X	54
3.2.2. Etude à la sonde de Castaing	54
3.2.3. Analyse microquantitative du fer	55
4. Nature des composants organiques du squelette	56
4.1. <i>Préparation des extraits</i>	56

	Pages
4.2. <i>Analyse des extraits</i>	56
4.2.1. Extrait A	56
4.2.2. Extrait B	59
4.2.3. Extrait C (pigment bleu du Corail)	59
4.2.3.1. Bibliographie	59
4.2.3.2. Résultats originaux	62
VII. ECOLOGIE	63
1. Zonation	63
2. Forme des colonies	65
VIII. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE.	67
IX. PALÉONTOLOGIE	70
X. CONCLUSIONS	72
XI. INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	77
1. Généralités	77
2. Techniques	82
PLANCHES	<i>in fine</i>



I. INTRODUCTION

Le Corail bleu a été défini spécifiquement (*coerulea*) par PALLAS, en 1766, sous le nom de *Millepora coerulea*, tandis que le genre *Heliopora* fut établi par DE BLAINVILLE en 1830 (*Heliopora coerulea*). Ces deux parrains respectifs sont communément acceptés et on retrouve leur nom dans les différents travaux qui traitent de cet Alcyonaire ou qui le citent.

La liste de synonymie d'*Heliopora coerulea* dressée par MILNE EDWARDS (1857) dans « Histoire Naturelle des Coralliaires » signale l'observation et la dénomination du Corail bleu antérieurement à celles de PALLAS. Ainsi, il est connu depuis 1682 sous le nom de *Corallium coeruleum* (GRIMM).

En 1857, MILNE EDWARDS le décrit sommairement et illustre son travail par la représentation lithographique qu'en a faite le Dr. WILD.

A la suite des fructueuses expéditions du « H.M.S. Challenger », MOSELEY (1876 et 1887) fait une description anatomique et histologique d'une colonie dont les polypes sont malheureusement rétractés.

ZITTEL (1883), dans son Traité de Paléontologie, dépeint brièvement une colonie d'*Heliopora*.

En 1890, SAVILLE-KENT, HICKSON et HADDON polémiquent respectivement dans « Nature » au sujet de l'appartenance phylogénétique d'*Heliopora*. Cependant, ils ne donnent guère plus de renseignements anatomiques ou autres que ceux déjà publiés.

BOURNE (1896) fait « un nouvel examen de cet intéressant et isolé Alcyonaire ». Il en étudie la structure et la formation des « parties dures de la colonie », problème qui n'avait pas été abordé par MOSELEY (1876). Cet auteur revoit également l'anatomie d'*Heliopora* à la lumière des nouveaux travaux traitant des Alcyonaire. Suite à ses expériences, il conclut que le pigment bleu est apparenté à la murexide.

En 1898, le chimiste LIVERSIDGE étudie la « matière colorante » d'*Heliopora* et en isole le pigment brut. Sur l'extrait obtenu, il fait agir plusieurs solvants minéraux et organiques. Il analyse aussi les cendres obtenues après calcination des extraits. Cependant, bien qu'ayant observé la présence constante de diverses substances, il ne tire aucune conclusion quant à la constitution et à la nature du pigment.

Cette étude est suivie, en 1902, par celle de MACMUNN qui n'apporte toutefois aucun nouvel élément. Il faudra attendre plus de trente ans pour avoir des données plus détaillées sur la composition chimique du pigment.

RANSON et DURIVALT (1937), puis TIXIER-DURIVALT (1940) montrent que le pigment ne peut être assimilé aux caroténoïdes et émettent l'hypothèse d'une relation possible entre la pigmentation et la présence constante d'ions fer dans le squelette.

En 1942 et 1943, TIXIER et TIXIER-DURIVALT publient respectivement les premières conclusions de leurs études sur le « pigment brut » et sur l'« ester méthylique du pigment » d'*Heliopora*. TIXIER (1945) expose en détail les protocoles des expériences réalisées précédemment (1942 et 1943), en rassemble les conclusions et compare les propriétés du pigment avec celles de la biliverdine IX α . Toutefois, bien que présentant de grandes analogies avec l'ester méthylique de la biliverdine, le pigment d'*Heliopora* ne peut être, d'après cet auteur, assimilé à aucun bilirubinoïde connu. Aussi, TIXIER propose-t-il de l'appeler helioporobiline.

But du travail.

Il ressort de l'examen bibliographique que, si la nature du principe colorant du squelette d'*Heliopora* a fait l'objet de quelques travaux importants, l'anatomie et l'histologie de cet intéressant Alcyonaire nous sont par contre relativement peu connues.

Le but du présent travail consistera à revoir la structure, l'histologie et l'histo-chimie du polype à divers stades de contraction, ainsi qu'à aborder l'étude du squelette et du pigment qu'il contient par les techniques très précises actuellement à notre disposition.

Remerciements.

Le matériel, objet de ce travail, a été récolté au cours d'une mission scientifique organisée par l'Université Libre de Bruxelles et le Musée Royal de l'Afrique Centrale aux îles Seychelles (août et sept. 1966). A cette mission participaient MM. J. PIERRET, B. TURSCH, D. ZIMMERMAN et J. BOUILLON.

Elle fut rendue possible grâce à l'aide financière du Centre belge d'Océanographie. Que toutes les institutions et personnes qui aidèrent à son élaboration et à son exécution trouvent ici l'expression de nos plus vifs remerciements.

II. POSITION SYSTÉMATIQUE ET AFFINITÉS

MILNE EDWARDS et HAIME, en 1857, établissent la famille des Milleporidae dans la section des Madréporaires tabulés.

Cette nouvelle famille renferme une série de genres dont seuls *Millepora* et *Heliopora* sont actuellement vivants. D'après ces auteurs, ces Milleporidae se caractérisent par un « système mural très développé, ayant les chambres viscérales divisées en une série d'étages par des diaphragmes complets ou planchers transversaux » et un « appareil septal rudimentaire, manquant presque complètement ou n'étant représenté que par des trabécules qui s'étendent plus ou moins dans les espaces inter-tabulaires ».

Cependant, MILNE EDWARDS et HAIME signalent que, « d'après les nouvelles observations faites par AGASSIZ sur les Millepores, il est probable que ce groupe devra, soit subir de grands changements, soit être placé tout entier dans une autre classe du règne animal ».

Effectivement, AGASSIZ (1859), ayant examiné les Millepores vivants, reconnaît en eux des Hydraires (voisins des Hydractinies), mais continue cependant à placer à côté d'eux des coraux tabulés tels que *Heliopora*.

VERILL (d'après MOSELEY, 1876) combat ces dernières conclusions et pense que, s'il est prouvé que les Millepores sont des Hydraires, « les autres tabulés doivent être joints aux autres polypes avec lesquels ils ont des relations fort étroites ».

VERILL ne donne toutefois pas de plus amples explications. Malgré les travaux de VERILL et DE POURTALES (d'après MOSELEY, 1876), qui reconnaissent chez *Heliopora* la présence de tabulae (= planchers qui confinent les polypes et tubes centripètes), *Heliopora* continue à rester en association avec les Milleporidae et personne avant MOSELEY ne suspecte qu'il puisse être un Alcyonaire apparenté aux *Corallium*, *Tubipora* et *Alcyonium*.

MOSELEY, en 1876, affirme que *Heliopora* est sans aucun doute un Alcyonaire. Pour lui, les caractères décisifs sont : le nombre de mésentéroïdes et leurs rapports avec les muscles rétracteurs, le nombre et la forme des tentacules ainsi que la structure histologique des différents tissus. Il déclare aussi que *Heliopora* diffère des autres Alcyonaires (sauf *Corallium*) par la manière de rétracter ses tentacules (intro-

version). MOSELEY, dans son excellent travail publié dans les Comptes Rendus de l'Expédition du « H.M.S. Challenger », crée la famille des Helioporidae qu'il décrit comme suit :

« Polypier compact, composé d'un tissu calcaire fibro-cristallin, comme celui des madrépores. Polypier dont le coenenchyme est formé de tubes nombreux avec des calices portant un nombre irrégulier de rides longitudinales ressemblant à des septa.

» Calices et tubes du coenenchyme divisés par une série de cloisons transversales. Polypes complètement rétractiles avec les tentacules retournés à l'état de rétraction. Les bouches des sacs qui doublent les tubes du coenenchyme sont fermées par une couche de tissu mou, mais communiquent l'une avec l'autre et avec les cavités des calicules par un système de canaux transversaux ».

En juin 1890, SAVILLE-KENT fait part de plusieurs observations sur *Heliopora coerulea*. Ce remarquable Corail bleu, observé à la loupe, se montre, d'après lui, comme étant formé de petits corps transparents pourvus de deux longs tentacules. Chacun de ces individus sort d'un petit pore circulaire qui perfore le polypier. Pour ces diverses raisons, il conclut sa note en proposant de placer *Heliopora* dans la section la plus organisée des Vers tubicoles.

Au mois d'août de la même année, HICKSON, dans une lettre publiée dans « Nature », relève la « curieuse erreur » commise par SAVILLE-KENT. HICKSON confirme que *Heliopora* n'est pas un Ver tubicole, pas plus qu'un Hydrozoaire, mais est sans l'ombre d'un doute un Alcyonaire comme l'a dit MOSELEY. Il termine sa note en expliquant que dans l'état de ses recherches aucune conclusion ne peut être encore tirée sur la position occupée par *Heliopora* dans les Alcyonaires.

Deux mois plus tard, en septembre, HADDON approuve la note de HICKSON et nous fait part de ses différentes tentatives d'observation de polypes à l'état étendu. Il n'a malheureusement pu faire cette observation qu'une seule fois et il signale que les polypes ressemblent à ceux de l'*Alcyonium digitatum*.

En 1896, BOURNE confirme l'appartenance des *Heliopora* (fam. Helioporidae) aux Alcyonaires et crée le terme de Coenothecalia, caractérisé comme suit :

« The walls of the calicles and coenenchymal tubes are not separate and independent, but the pieces forming the wall of each take a share in forming the walls of contiguous tubes or calicles ».

Depuis les derniers travaux de BOURNE (1896), plus aucune étude traitant des affinités d'*Heliopora* n'a été faite. Il semble donc que la position systématique du « Corail bleu » soit dès lors bien établie, et depuis acquise. *Heliopora* est le seul représentant actuel (*) des Coenothecalia, par contre on connaît de nombreuses formes fossiles.

(*) Voir remarque page 70.

Position systématique de *Heliopora coerulea*.

Ph. CNIDAIRES

Cl. ANTHOZOAIRES

Ss-cl. Alcyonaires = **Octocoralliaires**

O. Coenothecalia (BOURNE, 1886)

Fam. Helioporidae (MOSELEY, 1876)

G. *Heliopora* (DE BLAINVILLE, 1830)

Sp. *coerulea* (PALLAS, 1766)

Synonymie.

Corallium coeruleum GRIMM (1682)

Coralloïdes coerulea Philippensis PETTIVER (*)

Millepora coerulea ELLIS et SOLANDER (*)

Millepora coerulea PALLAS (1766)

Madrepora coerulea ESPER (*)

Poecellopora coerulea LAMARCK (*)

Heliopora coerulea DE BLAINVILLE (1830)

Heliopora cerulea SAVILLE-KENT (1890)

(*) D'après MILNE EDWARDS (1857).

III. ANATOMIE ET HISTOLOGIE D'HELIOPORA

1. DESCRIPTION ANATOMIQUE DES POLYPES ET DES CANAUX.

L'animal épanoui étend ses 8 tentacules garnis de nombreux pinnules au-dessus de la surface de la colonie (photo pl. II ; fig. 1). Le corps du polype faisant suite à ces tentacules, par ailleurs éminemment contractiles et invaginables, n'est pas complètement inclus dans son calice calcaire squelettique. On peut distinguer 3 zones dans le système gastro-vasculaire d'un tel polype évaginé (photo pl. II ; fig. 1) : la cavité gastrique générale et basilaire ; une zone gastrique septale, correspondant au niveau de l'actinopharynx, elle-même subdivisée en 2 régions : une profonde et une apicale.

Dans un polype étendu, seules les cavités gastriques septales profondes et gastriques générales sont incluses dans le calice calcaire. La région septale apicale ainsi que les tentacules qu'elle supporte émergent nettement de la surface du squelette.

Les parois du polype en contact constant avec le calice calcaire sont cannelées sur toute leur surface. Ces cannelures s'insèrent entre les crêtes saillantes des bords du calice (photos 1 et 2 pl. IV).

A la surface du squelette s'étend un réseau de canaux endodermiques (ou solenia) superficiels communiquant avec les polypes par des orifices s'ouvrant dans la partie apicale des cavités gastriques septales (photos 2 pl. III et 1 pl. V ; fig. 1). Le polype se trouve ainsi entouré d'environ une quinzaine de canaux disposés radialement autour de lui. Le réseau s'édifie par la rencontre et la fusion des canaux des différents polypes. De ce réseau endodermique superficiel s'isolent des canaux centripètes qui s'enfoncent perpendiculairement à la surface de la colonie et se terminent en cul-de-sac (fig. 1). Ces canaux sont appelés canaux coenenchymateux centripètes. Il nous semble que la dénomination de canaux « coenenchymateux » ait été faite par analogie avec les structures tubuleuses des autres Alcyonaires. *Heliopora* ne possède en effet pas de masse mésogléenne armée de spicules calcaires et dès lors pas de coenenchyme, caractérisé par la présence conjointe de ces deux éléments. Nonobstant cette restriction, nous continuons à utiliser le terme « coenenchymateux » devenu classique.

Les canaux coenenchymateux centripètes ne présentent aucune relation directe entre eux, si ce n'est par l'intermédiaire du réseau de canaux superficiels.

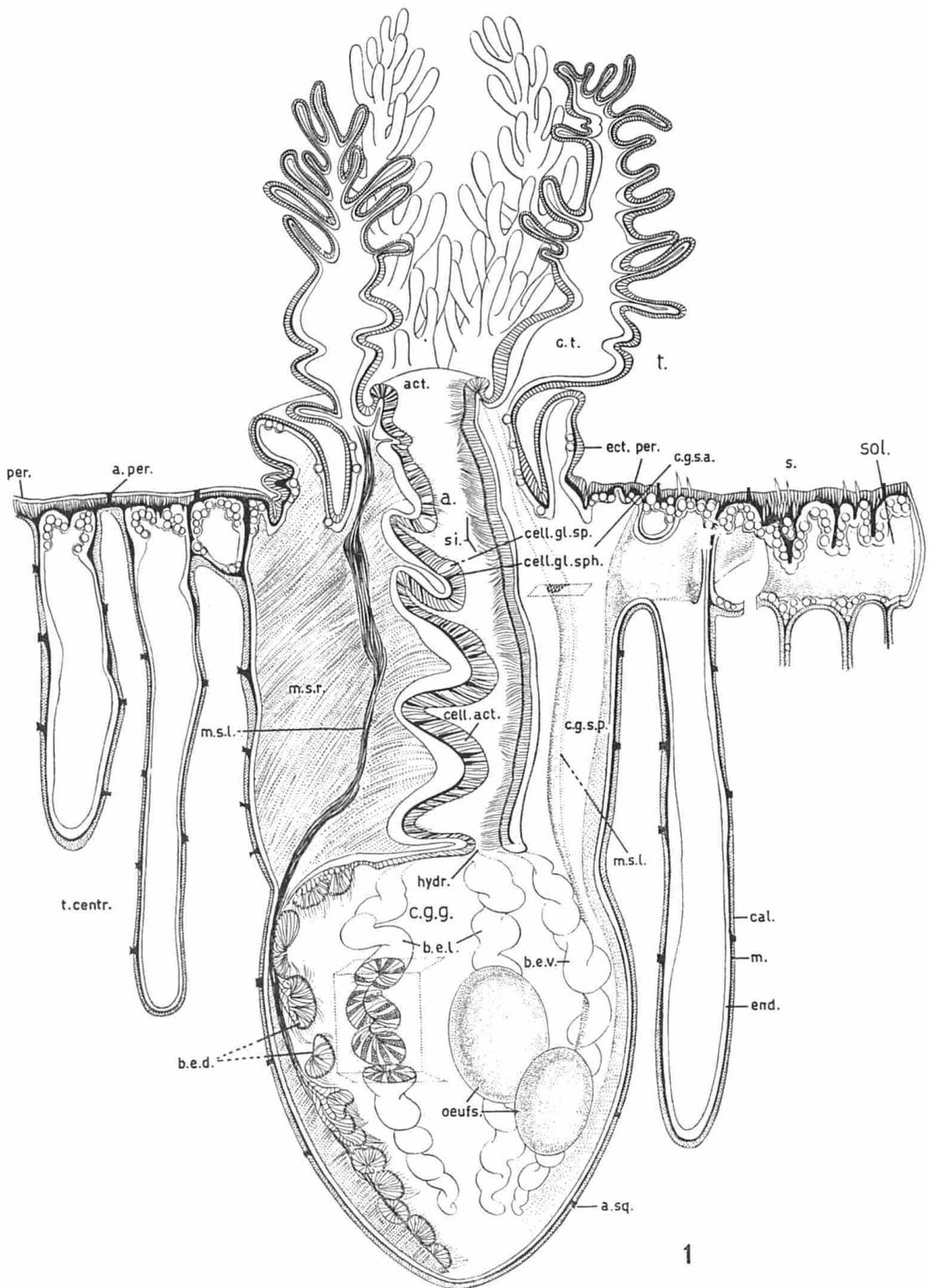


Fig. 1. — Schéma d'un polype d'*Heliopora* étendu.

a. : actinopharynx. — act. : actinostome. — a.per. : attache du périclerme. — a.sq. : attache du squelette. — b.e.d. : bourrelet entéroïde dorsal. — b.e.l. : bourrelets entéroïdes latéraux. — b.e.v. : bourrelet entéroïde ventral. — cal. : calicoblaste. — cell.act. : cellule actinopharyngienne banale. — cell.gl.sph. : cellule glandulaire sphéruleuse actinopharyngienne. — cell.gl.sp. : cellule glandulaire spumeuse actinopharyngienne. — c.g.g. : cavité gastrique générale. — c.g.s.a. : cavité gastrique septale apicale. — c.g.s.p. : cavité gastrique septale profonde. — c.t. : cavité tentaculaire. — ect.per. : ectoderme périphérique. — hydr. : hydrostome. — end. : endoderme. — m. : mésoglyée. — m.s.l. : muscle septal longitudinal. — m.s.r. : musculature septale radiaire. — per. : périclerme. — s. : sensille. — si. : siphonoglyphe. — t. : tentacule. — sol. : solenia. — t.cent. : tube coenenchymateux centripète.

Leur longueur est variable ; nous avons observé que certains d'entre eux s'arrêtent au niveau du tiers inférieur d'un polype voisin, d'autres se prolongent jusqu'au niveau de sa base (fig. 1). Nous n'avons cependant pu tirer aucune relation entre cette caractéristique et leur répartition au sein du polypier. Ils sont logés dans des tubes périphériques du squelette, parallèlement aux calices des polypes et les remplissent jusqu'à leur plancher calcaire.

2. HISTOLOGIE ET HISTOCHIMIE DES POLYPES ET CANAUX.

2.1. Matériel et méthodes.

2.1.1. Matériel d'études.

Les colonies d'*Heliopora*, dont nous avons prélevé des tissus ainsi que des échantillons de squelette, ont été fixées et rapportées des îles Seychelles (1966, Expédition U.L.B.-M.R.A.C.). Les fragments de colonie, récoltés dans la Baie Launay (île Mahé) s'y développaient à une profondeur de 2 mètres (voir chapitre consacré à l'écologie).

2.1.2. Méthodes.

2.1.2.1. Fixation.

Le matériel a été fixé *in situ* en plongée afin d'obtenir des polypes en parfait état d'extension, les techniques classiques d'anesthésie après récoltes s'étant avérées inopérantes. Des sacs en matière plastique contenant du Bouin aqueux acétique ont été descendus dans l'eau à l'endroit même où se développaient des colonies d'*Heliopora coerulea*. Dès qu'ils sont percés, le Bouin se répand rapidement dans le milieu ambiant, atteint et fixe les individus dont la plupart restent parfaitement épanouis. Il ne reste plus qu'à détacher les morceaux intéressants et à les ramener à la surface, où on les place directement dans un récipient contenant du Bouin acétique propre, lequel est remplacé après 2 heures par de l'alcool 70°.

2.1.2.2. Préparation des échantillons.

Des digitations de colonies d'*Heliopora* sont plongées dans une solution d'EDTA (10 % tampon « Tris » pH 7). Cette solution est renouvelée chaque jour jusqu'à ce que la décalcification du squelette soit complète (MORI *et al.*, 1965). A la suite de ce traitement, il ne subsiste plus que les tissus mous du Corail bleu. Ces fragments de tissus sont ensuite lavés dans de l'eau distillée afin d'éliminer toute trace d'EDTA qui risquerait de se reprecipiter ultérieurement.

Nous avons disséqué ces tissus décalcifiés, afin d'en isoler des tubes coenenchymateux ainsi qu'un échantillonnage de polypes fixés à divers stades de rétraction ; certains d'entre eux contenaient des œufs.

Après déshydratation complète des divers individus, nous avons procédé à leur enrobage dans la cyto-paraffine.

2.1.2.3. Coupe des pièces.

Les coupes ont été réalisées à 5 μ , 6 μ et 7 μ d'épaisseur dans les pièces enrobées à la paraffine. Chaque type de polype ou d'organe a été étudié en coupes longitudinales et transversales.

2.1.2.4. Histologie.

Colorations topographiques :

- hématoxyline, phloxine, vert lumière ;
- azur A, Schiff, bleu Alcian non oxydé, jaune naphtol.

2.1.2.5. Colorations signalétiques.

- fuchsine paraldéhyde sans oxydation, bleu Alcian non oxydé pH 3 ;
- mucicarmin ;
- méthode au fer colloïdal-P.A.S. ;
- bleu Alcian après oxydation (B.A.O.) ;
- bleu de bromophénol.

2.1.2.6. Histochimie (références : voir BOUILLON, 1966).

- Mucopolysaccharides :
 - bleu Alcian non oxydé pH 3 (B.A.N.O.) ;
 - méthylation-bleu Alcian non oxydé ;
 - méthylation-saponification-bleu Alcian non oxydé ;
 - hyaluronidase-bleu Alcian non oxydé ;
 - P.A.S. ;
 - acétylation-P.A.S. ;
 - acétylation-saponification-P.A.S. ;
 - acétylation-P.A.S.-bleu Alcian non oxydé ;
 - P.A.S.-dimédon ;
 - bleu de toluidine pH 4.
- Protéines (acides aminés) :
 - benzidine tétrazotée ;
 - benzidine tétrazotée après benzoïlation ;
 - ninhydrine-Schiff ;
 - chloramine T-Schiff ;

- dihydroxy-dinaphtyl-disulfure (D.D.D.) ;
- méthode de Chèvremont-Frédéric ;
- procédé de Deitch ;
- p-Diméthylaminobenzaldéhyde.
- Acides nucléiques (RNA) :
 - Unna + ribonucléase.
- Lipides :
 - schmorl ;
 - alun de chrome ;
 - luxol fast blue.
- Mésoglée :
 - halmi (FULLMER et LILLIE, 1958) ;
 - halmi-orcéine (FULLMER, 1959) ;
 - orcéine ;
 - résorcine ;
 - Van Gieson ;
 - fuchsine paraldéhyde sans oxydation, picro-indigocarmin.

2.2. Feuilletts cellulaires.

2.2.1. *Ectoderme.*

Déjà MOSELEY (1876) reconnaît que l'ectoderme recouvre uniformément la surface externe du Corail bleu et qu'au niveau des polypes il s'étend jusqu'au fond de l'estomac (ou pharynx).

D'après cet auteur, cette assise périphérique est constituée de cellules allongées, modelées en forme de massue dont l'extrémité inférieure se prolonge par un fin pédoncule dans la couche de mésoglée sous-jacente. Ces cellules ectodermiques, finement granuleuses, sont étroitement accolées l'une à l'autre. Leur grand axe est perpendiculaire à la surface du polypier. A la base de cet ectoderme, MOSELEY trouve d' « autres cellules à contenu similaire » et aussi des cnidocystes.

Une forme et une répartition identiques des cellules ectodermiques sont observées par BOURNE (1896). Cet auteur remarque de plus que certaines parmi les cellules ectodermiques s'accroissent, deviennent plus granuleuses et migrent dans l'assise mésogléenne des tubes coenenchymateux. BOURNE les baptise calicoblastes et décrète que ce sont elles qui sécrètent le squelette calcaire.

Ces calicoblastes seraient, par ailleurs, difficilement distinguables d'autres cellules fusiformes qui dériveraient, également d'après BOURNE, de l'ectoderme et qui formeraient en se désintégrant la couche mésogléenne.

Pour MOSELEY, ce ne sont nullement des cellules ectodermiques qui élaborent et bordent le squelette, mais des cellules mésogléennes, comme nous le verrons plus loin.

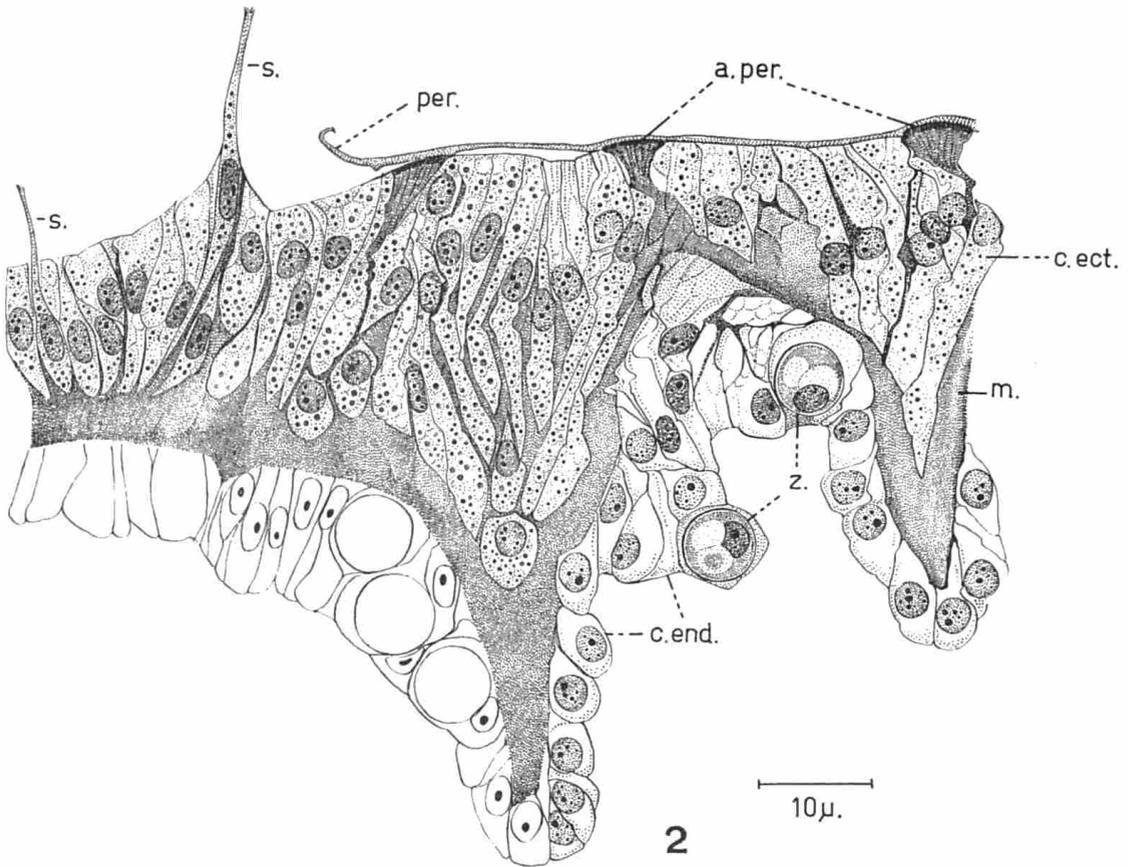


Fig. 2. — Dessin d'une portion de l'ectoderme périphérique.

a.per. : attache du périderme. — c.end. : cellule endodermique. — c.ect. : cellule ectodermique. — m. : mésoglée. — s. : sensille. — per. : périderme. — z. : zooxanthelle.

De nos observations il découle que l'ectoderme recouvre effectivement la surface externe des colonies d'*Heliopora*, ainsi que les parois de l'actinopharynx, depuis l'actinostome jusqu'à l'hydrostome. Au-delà de ce dernier, l'ectoderme se poursuit d'ailleurs en deux bourrelets entéroïdes qui plongent jusqu'au fond de la cavité gastrique générale des polypes. De plus, l'ectoderme tapisse les parois externes des polypes et des tubes coenenchymateux.

Les cellules constituant ces divers feuillets ectodermiques présentent des aspects histologiques très diversifiés. Aussi les envisagerons-nous successivement lors de l'étude détaillée de chaque région caractéristique des colonies d'*Heliopora*.

2.2.2. Mésoglée.

MOSELEY (1876) pense que le « mésoderme » comporte trois structures histologiques différentes, à savoir :

- un tissu conjonctif homogène et transparent (« nearly homogeneous transparent connective tissue ») (1) ;
- une couche de cellules conjonctives (« layers of connective tissue cells ») (2) ;
- des masses de tissu finement fibrillaire (« masses of finely fibrillar tissue ») (3).

(1) En dessous de l'ectoderme périphérique, se trouve une assise de tissus conjonctifs hautement transparents et homogènes, d'une épaisseur de 0,07 mm environ. MOSELEY y rencontre des lignes de striation indiquant une légère fibrillation. Des expansions de cette assise mésodermique limitent les tubes coenenchymateux, les calices, les mésentéroïdes, les parois de l'estomac, ... En coupe transversale du polype, MOSELEY rencontre constamment des expansions « solides » de ce tissu conjonctif homogène, qui percent les deux autres assises (2 et 3) du mésoderme et pendent librement au-delà de la dernière assise (3). Il lui a été toutefois impossible de déterminer la connexion de telles structures avec les parois des calices calcaires.

(2) Enrobées dans l'assise citée précédemment (1), se trouvent des cellules conjonctives fusiformes et ramifiées, associées en formations allongées, souvent linéaires. Ces cellules se répartissent en couches le long des parties dures (« hard tissue ») du corail vivant.

(3) Sur des préparations décalcifiées d'*Heliopora coerulea*, MOSELEY reconnaît une troisième structure mésodermique : « des masses de tissus calcarifères » (« calciferous tissue ») très finement fibrillaires.

Pour BOURNE (1896), l'épaisse couche mésogléenne située immédiatement sous l'ectoderme est envahie par des cordons cellulaires provenant de l'endoderme ainsi que par des excroissances creuses des caecums coenenchymateux.

Les masses cordiformes acquièrent rapidement une lumière centrale et continuent à s'accroître, formant finalement des nouveaux tubes coenenchymateux qui, accompagnés des excroissances des caecums préexistants, se développeront vers le haut.

Pendant ces processus de croissance endodermique, de la nouvelle mésoglée et des calicoblastes se forment aux dépens de l'ectoderme, la mésoglée est rapidement envahie par les éléments endodermiques, et l'ensemble repousse l'ectoderme devant lui.

L'auteur fait remarquer que, comme résultat de ce mode de croissance, le nombre de tubes coenenchymateux augmente constamment dans la région supérieure de la colonie.

Toujours d'après BOURNE (1896), la couche de mésoglée, épaisse à la périphérie de la colonie, se comprime assez rapidement ailleurs, sans doute à cause de la croissance des canaux endodermiques et de la formation du squelette (résultat de l'activité

des calicoblastes). Ainsi dans les parties profondes de la colonie, la mésoglée n'apparaît-elle plus que sous la forme d'une très fine lamelle se trouvant entre l'endoderme et les calicoblastes.

Nos observations confirment celles de BOURNE.

Dans toute l'étendue de la colonie, la mésoglée s'intercale entre les feuillets ectodermique et endodermique. On peut aisément remarquer que, dans la partie périphérique de la colonie, la mésoglée est épaisse. Elle y est parfois même beaucoup plus large que l'assise endodermique sous-jacente. Partout ailleurs, y compris dans les tentacules des polypes, elle se présente sous la forme d'une mince couche.

La substance mésogléenne a, par endroits, un aspect fibroïde et se compose de longues traînées de densité et d'intensité de coloration variables (fig. 1 ; photos pl. II, V et VIII).

La mésoglée prend une couleur brunâtre après la réaction de Van Gieson et se colore en bleu à la fuchsine paraldéhyde non oxydée associée au picro-indigocarmin, ce qui indique qu'il s'agit de collagène (tests 3, 6, tabl. 1 et test 1, tabl. 2). La nature collagène de la mésoglée est d'ailleurs confirmée par le fait que celle-ci répond négativement aux tests mettant en évidence l'élastine (tests 1, 2, 4, 5, tabl. 1). La mésoglée se colore également faiblement aux tests des protéines (tests 5, 15, 16, tabl. 2).

La présence de tryptophane (test 30, tabl. 2), de groupements disulfures et sulfhydryles (tests 14, 21, 22, 23, 24 et tests signalétiques 4 et 17, tabl. 2) ainsi que de radicaux aminés libres (tests 28, 29, tabl. 2) est exclue en son sein.

TABLEAU I

Mésoglée

<i>Colorations</i>	<i>Mésoglée</i>	<i>Résultats théoriques</i>
1. Orcéine	incoloré	rouge-brun : élastine
2. Résorcine	incoloré à brunâtre	violet : élastine
3. Van Gieson	brunâtre	brun-noir : collagène
4. Acide peracétique-Halmi ..	verte	rouge : élastine
5. Acide peracétique-orcéine .	verte	rouge : élastine
6. Fuchsine paraldéhyde sans oxydation - picro - indigo-carmin	bleue	bleu : collagène mauve : élastine

Dans de telles conditions, la réaction positive à la benzidine tétrazotée (test 16, tabl. 2) peut être due à un, plusieurs ou à l'ensemble des acides aminés suivants : tyrosine, histidine, arginine, lysine et proline (KISZELY et POSALAKY, 1964). Ces résultats histochimiques concordent favorablement avec ce que l'on connaît de la composition des acides aminés du collagène (voir notamment GUSTAVSON, 1956).

Dans les parties épaisses de la mésoglée, recouvrant le système de canaux superficiels, on rencontre des cellules très allongées, imbriquées, en nombre variable, dans le feutrage de la mésoglée. Elles se mettent à la suite l'une de l'autre ; leurs prolongements respectifs étant en contact, elles s'assemblent ainsi en lignées. Des cellules

TABLEAU 2

Mésoglée

<i>Colorations</i>	<i>Résultats</i>
1. Fuchsine paraldéhyde sans oxydation + B.A.N.O.	bleu clair
2. Mucicarmin	—
3. Méthode au fer colloïdal + P.A.S.	mauve
4. B.A.O.	indéfinissable
5. Bleu de bromophénol	±
6. P.A.S.	+++
7. P.A.S. + acétylation	—
8. P.A.S. + acétylation + saponification	++
9. P.A.S. + dimedon	—
10. B.A.N.O. pH3 + phloxine	bleu clair
11. B.A.N.O. + phloxine + méthylation	incoloré à bleuté
12. id. + saponification	rose
13. B.A.N.O. + phloxine + hyaluronidase	+ à ± bleuté
14. B.A.N.O. + ac. performique	rose à bleuté
15. Procédé de Deitch	±
16. Benzidine tétrazotée	± à +
17. Fuchsine paraldéhyde après oxydation	bleu-vert
18. Unna	—
19. Unna + Rnase	—
20. Bleu de toluidine pH 4	—
21. D.D.D.	—
22. Chèvremont et Frédéric	—
23. Chèvremont + blocage SH	—
24. Chèvremont + blocage SH + réduction SS en SH	—
25. Luxol fast blue	bleuté
26. Schmorl	± à +
27. Alun de chrome	grisâtre
28. Chloramine T -Schiff	—
29. Nynhydrine -Schiff	—
30. p-Diméthylaminobenzaldéhyde	—

réparties dans la mésoglée avaient déjà été reconnues par divers auteurs chez *Alcyonium*, où elles semblent d'origine endodermique et où on leur a attribué un rôle dans les fonctions de digestion, d'excrétion et dans la transmission nerveuse (HICKSON, 1895 ; PRATT, 1902, 1903, 1904 ; PERES et TIXIER-DURIVALT, 1948).

Toutefois, les cellules rencontrées dans la mésoglée d'*Heliopora* sont morphologiquement différentes de celles décrites par ces divers auteurs. Elles présentent une forme allongée et non étoilée. De plus, leur cytoplasme est chargé de granulations de deux types, à savoir de petites granulations denses et très nombreuses, ainsi que des grosses beaucoup moins abondantes. Ces granulations ont un aspect et une structure identiques à celles qui seront décrites au sein des cellules ectodermiques périphériques (voir plus loin, p. 18). Elles présentent aussi les mêmes affinités histo-chimiques (voir tabl. 4).

Ces cellules mésogléennes nous semblent donc être, chez *Heliopora*, d'origine ectodermique.

Rappelons également que la mésoglée des autres Alcyonaires étudiés se caractérise par la présence de spicules calcaires, concrétions dont *Heliopora* est complètement dépourvu.

Dans les mésentères, la mésoglée est fine et dense (fig. 3 et 5). Au niveau des bourrelets formés par le muscle septal longitudinal, elle envoie des expansions, non moins denses, qui s'insèrent entre les faisceaux de fibres musculaires et sur lesquels d'ailleurs la musculature prend appui (fig. 3 et 5). Dans une coupe longitudinale d'un tel bourrelet, il est aisé de reconnaître des cellules granuleuses semblables à celles déjà décrites dans la mésoglée séparant les feuillets supérieurs et répondant aux mêmes tests histo-chimiques (voir tabl. 4). Elles se distinguent cependant par une plus grande abondance de grains de glycogène (test 9, tabl. 4).

Des expansions particulières de l'assise mésogléenne s'insèrent d'une part entre les cellules ectodermiques de surface, ce sont les attaches du périoderme, et d'autre part entre les cellules ectodermiques externes des parois des tubes et des polypes, ce sont les attaches du squelette (voir description plus loin).

2.2.3. Endoderme.

Pour MOSELEY (1876), les cellules endodermiques forment une assise le long des canaux, des cavités des tubes coenenchymateux, des cavités des calices et des espaces interseptaux. Pour cet auteur, les cellules endodermiques sont sphériques avec un petit noyau transparent et un contenu fait de masses irrégulièrement pigmentées ainsi que de grossiers granules sombres.

Leur diamètre, qui varie fréquemment, est d'environ 0,14 mm.

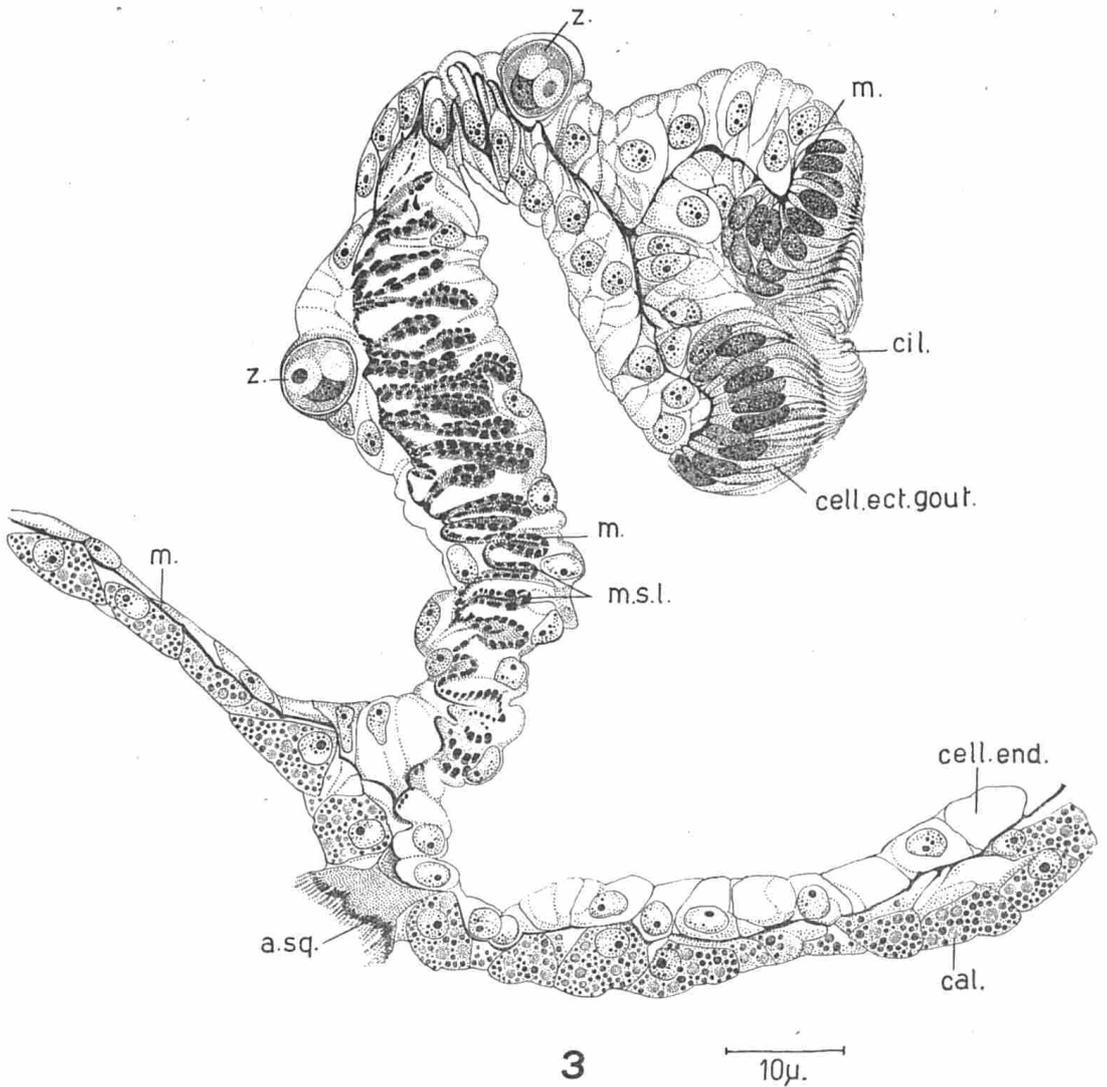


Fig. 3. — Dessin d'un bourrelet entéroïde dorsal.

a.sq. : attache du squelette. — cal. : calicoblaste. — cell.ect.gout. : cellule ectodermique de la gouttière. — cell.end. : cellule endodermique. — cil. : ciliature de la gouttière ectodermique. — m. : mésogée. — m.s.l. : muscle septal longitudinal. — z. : zooxanthelle.

Ces cellules sont, d'après lui, probablement ciliées comme le sont celles des autres Alcyonaires.

MOSELEY n'est cependant jamais parvenu à observer une telle ciliature, de même qu'il n'observe pas de différence entre les cellules endodermiques bordant les cavités des calices et des tubes et celles bordant les canaux. Il remarque par ailleurs que certaines cellules sont en mitose ; certaines sont divisées en 4. Nos observations précisent celles de MOSELEY.

L'endoderme tapisse en effet toutes les parois internes des tubes coenenchymateux, des solenia et des polypes, depuis les tentacules jusque dans le fond de la cavité gastrique (photo pl. II ; fig. 1). Seuls, les deux bourrelets entéroïdes dorsaux sont ectodermiques.

Les cellules endodermiques généralement cubiques possèdent un noyau relativement gros, sphérique et dense ; il est garni d'un petit nucléole souvent excentrique. Le bord apical des cellules est pourvu d'une ciliature, caractéristique des Alcyonaires. Cette assise endodermique renferme de nombreuses Zooxanthelles (photos 1, 2 pl. V et 2 pl. VIII).

TABLEAU 3

Inclusions des cellules endodermiques

<i>Colorations</i>	<i>Résultats</i>
1. Fuchsine paraldéhyde sans oxydation + B.A.N.O.	—
2. Mucicarmin	—
3. Méthode au fer colloïdal + P.A.S.	bleu de Prusse
4. B.A.O.	inclusions mal définies
5. Bleu de bromophénol	quelques +++
6. P.A.S.	—
7. P.A.S. + acétylation	—
8. P.A.S. + acétylation + saponification	—
9. P.A.S. + dimedon	—
10. B.A.N.O. pH3 + phloxine	rose
11. B.A.N.O. + phloxine + méthylation	rouge
12. id. + saponification	rose-rouge
13. B.A.N.O. + phloxine + hyaluronidase	rose
14. B.A.N.O. + ac. performique	bleu turquoise +
15. Procédé de Deitch	—
16. Benzidine tétrazotée	—
17. Fuchsine paraldéhyde après oxydation	+ à +++
18. Unna	rose
19. Unna + Rnase	rose
20. Bleu de toluidine pH 4	pas de métachromasie
21. D.D.D.	—
22. Chèvremont et Frédéric	—
23. Chèvremont + blocage SH	—
24. Chèvremont + blocage SH + réduction SS en SH	—
25. Luxol fast blue	+++ rouge
26. Schmorl	—
27. Alun de chrome	+ à +++ (localisé)
28. Chloramine T -Schiff	—
29. Nynhydrine -Schiff	—
30. p-Diméthylaminobenzaldéhyde	—

BOURNE (1896) signalait déjà la grande affluence de ces organismes dans l'endoderme d'*Heliopora* ; d'après cet auteur, ils seraient plus nombreux dans les canaux superficiels et les «terminaisons extérieures» des caecums coenenchymateux, que dans les parties plus profondes de la colonie.

Ces Zooxanthelles se rencontrent généralement à raison d'une par cellule. Elles confèrent au feuillet endodermique un aspect boursoufflé.

La présence plus abondante des Zooxanthelles dans les couches superficielles des colonies d'*Heliopora* sera liée à leur irradiation plus importante.

Hormis pour la répartition des Zooxanthelles que nous venons de signaler, le feuillet endodermique se présente d'une façon assez uniforme tout au long des polypes, solenia et tubes coenenchymateux, exception faite de l'endoderme tentaculaire, des mésentères et entéroïdes que nous étudierons séparément.

Lors de l'examen de nos coupes, nous avons été frappés par l'absence quasi générale d'inclusions digestives et excrétrices dans les cellules endodermiques.

Les rares inclusions, que nous avons détectées par les colorations histologiques topographiques, peuvent difficilement être cataloguées et de ce fait leur réactivité aux divers tests histochimiques réalisés ne peut être précisée. Parmi elles, certaines réagissent au test des protéines (test 5, tabl. 3), d'autres, à la fuchsine paraldéhyde après oxydation selon GABE (test 17, tabl. 3), d'autres encore au fer colloïdal P.A.S. (test 3, tabl. 3) et ainsi de suite ... sans que nous puissions actuellement préciser de quels types d'inclusions il s'agit. Cependant, nous constatons que certaines de ces inclusions présentent une réaction nettement positive aux tests 25 et 27 (tab. 3), ce qui laisse présumer l'existence de lipofuscines dans ces dernières.

2.3. Régions particulières.

2.3.1. Ectoderme périphérique.

L'ectoderme périphérique est constitué, dans toutes ses parties, par un épithélium élevé monostratifié. Une fine lamelle de substance amorphe ou périoderme est accolée extérieurement à cette assise ectodermique. Parfois, elle se décolle des cellules sous-jacentes à cause des déformations résultant de la fixation (photo 1 pl. VIII ; fig. 2). Le périoderme, dont l'existence n'avait jamais été signalée chez *Heliopora*, est de nature protéinique (tests 15, 16, tabl. 4), bien qu'il réponde négativement au bleu de bromophénol, test qui n'a qu'une valeur signalétique (test 5, tabl. 4). Il ne contient pas de radicaux aminés libres (tests 28, 29, tabl. 4) et ne renferme pas de tryptophane (test 30, tabl. 4). Les tests mettant en évidence les radicaux sulfhydryles (SH) et disulfures (SS) sont restés négatifs (tests 14, 21, 22, 23 et 24, tabl. 4). La réaction du périoderme à la benzidine tétrazotée (test 16, tabl. 4) semble donc principalement due à un, plusieurs, ou à l'ensemble des acides aminés suivants : tyrosine, histidine, arginine et peut-être proline (KISZELY et POSALAKY, 1964). La forte colo-

ration du périoderme après le P.A.S. est supprimée par acétylation puis rétablie par saponification, ce qui prouve qu'il contient également des mucopolysaccharides neutres (groupement vic-glycol). Ces derniers sont associés à des mucopolysaccharides acides (tests 2, 3, 10, tabl. 4) sulfatés (tests 1, 10, 11 et 12, tabl. 4). Le test 13 (tabl. 4) permet de croire que le périoderme contient de l'acide hyaluronique et ou des chondroïtines sulfates A et B. Bien qu'aucune métachromasie au bleu de toluidine ne fût obtenue (test 20, tabl. 4) la présence des chondroïtines ne peut être écartée, les tests 1, 10, 11, 12 indiquant la présence de mucopolysaccharides acides sulfatés. Nous voyons donc que le périoderme est formé de mucoprotéines neutres et de mucopolysaccharides acides sulfatés.

Le noyau des cellules ectodermiques périphériques est ovalaire et granuleux. Le nucléole, toujours bien visible, n'a pas de position définie au sein du noyau. Le cytoplasme de ces cellules est dense et apparaît comme étant frangé par un liséré plus colorable le long de la membrane extérieure. De plus, il renferme de nombreuses inclusions appartenant à deux types. Les plus denses d'entre elles, régulières, de petite taille, se trouvent plus généralement dans la partie infranucléaire des cellules et se colorent en noir à l'hématoxyline-phloxine-vert lumière. Les autres inclusions, plus grosses, moins régulières et moins nombreuses se retrouvent éparses dans toutes les parties de la cellule et prennent une teinte rosée à l'hématoxyline-phloxine-vert lumière (photos pl. II, 2 pl. V, 1 pl. VIII ; fig. 2).

Les petites inclusions de ces cellules ectodermiques périphériques sont de nature protéique (tests 5, 15, 16, tabl. 4). Des radicaux aminés libres n'ont pu être mis en évidence (tests 28, 29, tabl. 4) de même que la réaction du tryptophane est restée négative (test 30, tabl. 4). Les tests histochimiques des radicaux sulfhydryles (SH) et disulfures (SS) n'ont rien révélé (tests 14, 21, 22, 23, 24 et tests signalétiques 4, 17, tabl. 4).

Il en ressort que la réaction positive à la benzidine tétrazotée est ici également, comme pour le périoderme, liée partiellement ou globalement aux acides aminés suivants : tyrosine, histidine, arginine et peut-être proline. Tout comme dans le périoderme, nous avons pu mettre en évidence des mucopolysaccharides neutres (tests 6, 7, 8, tabl. 4).

Cependant, les petites inclusions ne renferment pas de mucopolysaccharides acides (tests 1, 2, 10, 11, 12, tabl. 4), ni d'acide hyaluronique, ni de chondroïtines sulfates A et B (test 13, tabl. 4). Il y a un peu de glycogène (test 9, tabl. 4) associé à ces inclusions. Ces petites inclusions pourraient aussi contenir des lipofuscines (tests 25, 27, tabl. 4) et des phospholipides ou des jeunes lipofuscines (test 29, tabl. 4). En ce qui concerne ces dernières substances, nous n'avons toutefois pu faire de tests suffisants sur du matériel frais ou fixé en conséquence.

Nous pouvons donc conclure que les petites inclusions des cellules ectodermiques périphériques sont de nature protéique, elles contiennent des mucopolysaccharides

neutres, un peu de glycogène et peut-être des lipofuscines et des phospholipides. Les similitudes histochimiques existant entre ces inclusions et le périoderme ne sont pas sans suggérer leur rôle éventuel dans la sécrétion de ce dernier.

TABLEAU 4
Cellules ectodermiques périphériques

<i>Colorations</i>	<i>Petites inclusions</i>	<i>Grandes inclusions</i>	<i>Périoderme</i>
1. Fuchsine paraldéhyde sans oxydation + B.A.N.O.	mauve clair	indéfinissable	mauve
2. Mucicarmin	—	—	+
3. Méthode au fer colloïdal + P.A.S. ..	rouge-mauve	indéfinissable	bleu légèrement mauve
4. B.A.O.	+++	+++	±
5. Bleu de bromophénol	+	+	—
6. P.A.S.	+	—	+++
7. P.A.S. + acétylation	—	—	—
8. P.A.S. + acétylation + saponification	±	—	+
9. P.A.S. + dimedon	+	—	—
10. B.A.N.O. pH3 + phloxine	rose	rose	bleu turquoise
11. B.A.N.O. pH3 + phloxine + méthylation	rose	rose	rose
12. id. + saponification	rose	rose	rose
13. B.A.N.O. + phloxine + hyaluronidase	rose	rose	rouge
14. B.A.N.O. + ac. performique	bleuté	rose	bleuté
15. Procédé de Deitch	+	—	+
16. Benzidine tétrazotée	+	—	+
17. Fuchsine paraldéhyde après oxydation	mauve +++	rose	mauve +++
18. Unna	rouge	indéfinissable	rose
19. Unna + Rnase	rouge	indéfinissable	rose
20. Bleu de toluidine pH4	pas métachromatique	pas métachromatique	pas métachromatique
21. D.D.D.	—	++	—
22. Chèvremont et Frédéric	—	—	—
23. Chèvremont + blocage SH	—	—	—
24. id. + réduction SS en SH	—	—	—
25. Luxol fast blue	bleu +++	rouge	bleu
26. Schmorl	+	indéfinissable	—
27. Alun de chrome	noir	indéfinissable	—
28. Chloramine T-Schiff	—	—	—
29. Ninhydrine-Schiff	—	—	—
30. p-Diméthylaminobenzaldéhyde	—	—	—
31. Hématoxyline-phloxine-vert lumière .	noir	rose	vert

Les grandes inclusions des cellules ectodermiques périphériques ne réagissent qu'à de rares tests parmi ceux que nous leur avons appliqués. C'est ainsi qu'elles ne se colorent qu'au bleu Alcian oxydé, bleu de bromophénol, D.D.D. et prennent une couleur rosée après l'hématoxyline-phloxine-vert lumière. Aucune conclusion ne peut être tirée à présent de tests positifs aussi disparates.

A la surface de l'ectoderme périphérique, émergent des expansions mésogléennes qui s'insèrent entre les cellules de ce feuillet (photo 1 pl. VIII ; fig. 2). Nous avons appelé ces formations, attaches du périoderme; elles seront décrites dans un paragraphe ultérieur. Outre ces attaches, des cellules isolées ou sensilles émergent également à la surface de l'ectoderme (photo 2 pl. V ; fig. 2). Apparemment, rien ne permet de distinguer ces sensilles des autres cellules ectodermiques au niveau du cytoplasme. Leur noyau a cependant une forme plus ovoïde et certaines d'entre elles semblent présenter un processus apical. La présence de ces organites apicaux ainsi que leur disposition particulière pourraient être une indication en faveur du rôle sensoriel de telles cellules.

2.3.2. *Parois du polype et des tubes coenenchymateux.*

Après avoir décalcifié un fragment de colonie d'*Heliopora*, MOSELEY (1876) obtient une mince couche de « soft tissue », dont il remarque que la partie inférieure présente des « villosités » correspondant au fond des tubes caliculaires et des tubes coenenchymateux.

Au sommet des tubes coenenchymateux, la cavité dont ils sont creusés communique librement avec celle des tubes adjacents et des polypes par un réseau de petits canaux transversaux (MOSELEY, 1876). Ces canaux, souvent très petits, sont circulaires et constitués des trois assises classiques. Parmi l'ensemble de ces canaux, MOSELEY reconnaît un système de canaux profonds (« deep canal system ») situé sous un système de canaux et de sinus superficiels avec lequel il communique. D'après lui, les polypes sont en relation avec le système de canaux centripètes par 15 ou 16 canalicules.

Toutefois, il n'y a aucune relation d'après cet auteur entre les calices et les tubes coenenchymateux dans des régions plus profondes.

MOSELEY, de plus, n'observe pas de communications extérieures pour les différents canaux.

BOURNE (1896) pense que le plafond des tubes coenenchymateux est le plus souvent pourvu de nombreux diverticules courts.

Les parois des polypes et des tubes coenenchymateux sont semblables. Toutes deux sont constituées de deux assises cellulaires, l'une endodermique, l'autre ectodermique, séparées par un fin feuillet mésogléen. Les cellules endodermiques qui tapissent la cavité gastrique générale n'ont pas de taille déterminée. Chez certains individus, elles sont nettement cubiques ; chez d'autres, elles peuvent être pavimen-

teuses, et parfois même cylindriques. Leur cytoplasme, peu colorable, est généralement vide d'inclusions autres que les Zooxanthelles. Des inclusions de type digestif ou excréteur y sont en effet assez rares. Nous remarquons parfois des cnidoblastes dans la région endodermique supérieure des parois des polypes.

A partir de la mésoglée des parois des polypes et des tubes coenenchymateux centripètes, se différencient de nombreuses expansions mésogléennes appelées attaches du squelette (photo 2 pl. VIII ; fig. 6) qui semblent amarrer les polypes et les tubes à ce dernier. Ces organes sont décrits dans le paragraphe 2.3.8.1.

L'assise cellulaire la plus externe (ectoderme) des parois des tubes et des polypes est constituée de cellules ectodermiques que BOURNE (1895-1899) a nommées calicoblastes et qui correspondent à l'assise de cellules conjonctives mésogléennes de MOSELEY (p. 12). Ce sont des cellules d'aspect pavimenteux, au cytoplasme bourré de nombreuses granulations sphériques (fig. 3 et 5). Ces dernières sont de deux types : les unes, plus grosses et denses ; les autres, plus petites et très nombreuses, le sont parfois à un point tel, qu'elles masquent le noyau.

La nature des petites inclusions des calicoblastes est protéique (tests 5, 15, 16, tabl. 5). Nous n'avons pu déceler la présence de radicaux aminés libres (tests 28 et 29, tabl. 5). Les groupes sulfhydryles sont absents (tests 21, 22, 23, 24, tabl. 5) alors que des groupes disulfures réagissent aux tests 14 et 17 (tabl. 5), la fuchsine paraldéhyde après oxydation n'étant cependant que signalétique. Le test du tryptophane (test 30, tabl. 5) s'avère être positif. La présence de lysine (test 28, 29, tabl. 5) et de cystéine (tests 21, 22, 23, 24, tabl. 5) étant exclue, la réaction positive de ces inclusions à la benzidine tétrazotée ne peut donc être liée qu'à un, plusieurs ou à l'ensemble des acides aminés suivants : tyrosine, arginine, histidine, tryptophane (voir également test 30, tabl. 5) et peut-être la proline. La réaction négative obtenue avec les tests 1, 2, 10, 11, 12, 13 montre l'absence de mucopolysaccharides acides. Ce fait est d'ailleurs confirmé par les tests 3 et 20 (tabl. 5). Les mucopolysaccharides neutres sont relativement abondants dans l'ensemble de ces inclusions (tests 6, 7, 8, tabl. 5) ; du glycogène y est en outre associé (test 9, tabl. 5).

En ce qui concerne les lipofuscines ainsi que les phospholipides ou les jeunes lipofuscines, ces inclusions réagissant respectivement aux tests 25, 27 et au test 26 (tabl. 5), nous émettons des restrictions analogues à celles développées à propos des petites inclusions des cellules ectodermiques périphériques (voir paragraphe 2.3.1.).

En résumé, le contenu des petites inclusions des calicoblastes est de nature mucoprotéinique neutre, à laquelle s'associe du glycogène. Il est en outre accompagné probablement de lipofuscines et de phospholipides.

Les grandes inclusions des calicoblastes, tout comme les petites, sont également protéiniques (tests 5, 15, 16, tabl. 5).

Le test 16 (tabl. 5) donne des réactions colorées avec la tyrosine, le tryptophane, l'histidine, la lysine, la cystéine, l'arginine et peut-être la proline (KISZELY et POSALAKY, 1964). La présence de lysine est toutefois infirmée par les réactions 28 et 29 (tabl. 5) ; par contre, celle de tryptophane est confirmée par le test 30 (tabl. 5).

TABLEAU 5

Calicoblastes

<i>Colorations</i>	<i>Résultats</i>	
	<i>Petites inclusions</i>	<i>Grandes inclusions</i>
1. Fuchsine paraldéhyde sans oxydation + B.A.N.O.	mauve clair	indéfinissable
2. Mucicarmin	—	—
3. Méthode au fer colloïdal + P.A.S.	rose	rose
4. B.A.O.	+++	+++
5. Bleu de bromophénol	++	++
6. P.A.S.	++	+
7. P.A.S. + acétylation	—	—
8. P.A.S. + acétylation + saponification	+	+
9. P.A.S. + dimedon	+	—
10. B.A.N.O. pH3 + phloxine	rose	rose
11. B.A.N.O. pH3 + phloxine + méthylation ..	rose	rose
12. id. + saponification	rose	rose
13. B.A.N.O. + phloxine + hyaluronidase ...	rose	rouge
14. B.A.N.O. + ac. performique	bleu turquoise (bordure)	bleu turquoise (bordure)
15. Procédé de Deitch	+	+
16. Benzidine tétrazotée	+	+
17. Fuchsine paraldéhyde après oxydation	mauve ++	mauve +++
18. Unna	rouge	rouge
19. Unna + Rnase	rouge	rouge
20. Bleu de toluidine pH4	pas métachro- matique	pas métachro- matique
21. D.D.D.	—	++
22. Chèvremont et Frédéric	—	++
23. Chèvremont + blocage SS	—	—
24. id. + réduction SS en SH	—	— à ±
25. Luxol fast blue	bleu +++	rouge
26. Schmorl	++	—
27. Alun de chrome	noir +++	rouge +++
28. Chloramine T -Schiff	—	—
29. Ninhydrine -Schiff	—	—
30. p-Diméthylaminobenzaldéhyde	++	++

Les grandes inclusions se distinguent principalement des petites par leur grande richesse en radicaux sulfhydryles (tests 21, 22, 23, 24, tabl. 5) et disulfures (tests 4, 14, 17, tabl. 5), ainsi que par la présence de mucopolysaccharides neutres moins nombreux (tests 6, 7, 8, tabl. 5). De plus, le glycogène semble faire totalement défaut ici (test 9, tabl. 5). Il n'y a pas de mucopolysaccharides acides dans les grosses inclusions, cette propriété étant commune aux deux types d'inclusions. En conséquence, ces grandes inclusions sont constituées essentiellement de protéines riches en groupes sulfhydryles et disulfures.

Le fixateur employé au cours de cette étude ne nous permet pas de préciser avec certitude le rôle des calicoblastes. Toutefois, les inclusions contenues dans ces cellules présentent certaines réactions histochimiques en commun avec les tissus sécréteurs de carbonate de calcium (voir Calcification in Biological System, 1960 et TRAVIS, 1962-1963).

C'est ainsi que les acides aminés que ces inclusions peuvent contenir ou contiennent se retrouvent dans les éléments intervenant dans les phénomènes de calcification (tyrosine, histidine, tryptophane, arginine, proline).

Il se pourrait également que les inclusions de petite taille ne soient que des stades jeunes des éléments plus volumineux. On sait en effet que les phases initiales des phénomènes de calcification sont caractérisées par l'absence de groupements sulfhydryles et la richesse en glycogène et inversement les stades plus matures, par la richesse en groupement SH et la pauvreté en glycogène. Or, des différences histochimiques similaires existent entre les deux types d'inclusions des calicoblastes.

Par contre, les tissus sécréteurs sont généralement riches en mucopolysaccharides acides, substances que nous n'avons pu mettre en évidence au niveau des calicoblastes d'*Heliopora*.

2.3.3. *Actinopharynx*.

D'après MOSELEY (1876), l'estomac d'*Heliopora* ressemble assez étroitement à celui des autres Alcyonaires. D'après cet auteur, à l'état contracté cet organe présente des parois plissées horizontalement en coupe transversale. Il montre les 3 couches classiques, ainsi qu'une lamelle mince probablement de nature musculaire.

Vu en coupe transversale, l'actinopharynx a l'aspect d'une fente oblongue dont l'une des extrémités se différencie en un siphonoglyphe ou sillon sulcal (photos 1,2 pl. III, 1 pl. IV, 1 pl. VI ; fig. 4). Le siphonoglyphe est, chez les Octocoralliaires, considéré comme ventral. Le creux opposé à ce siphonoglyphe, le sillon asulcal, se trouve donc en position dorsale. La présence de ces deux sillons distincts entraîne l'existence d'un plan de symétrie bilatérale disposé dorso-ventralement et séparant le polype en deux parties homologues symétriques.

Le feuillet cellulaire qui borde la lumière actinopharyngienne est ectodermique et totalement cilié. Dans ce feuillet ectodermique, nous avons trouvé quatre types

cellulaires : des cellules actinopharyngiennes banales, les plus nombreuses, des cellules du siphonoglyphe, des cellules glandulaires sphéruleuses et des cellules glandulaires spumeuses.

Le feuillet endodermique tapissant l'actinopharynx est généralement constitué de cellules cubiques.

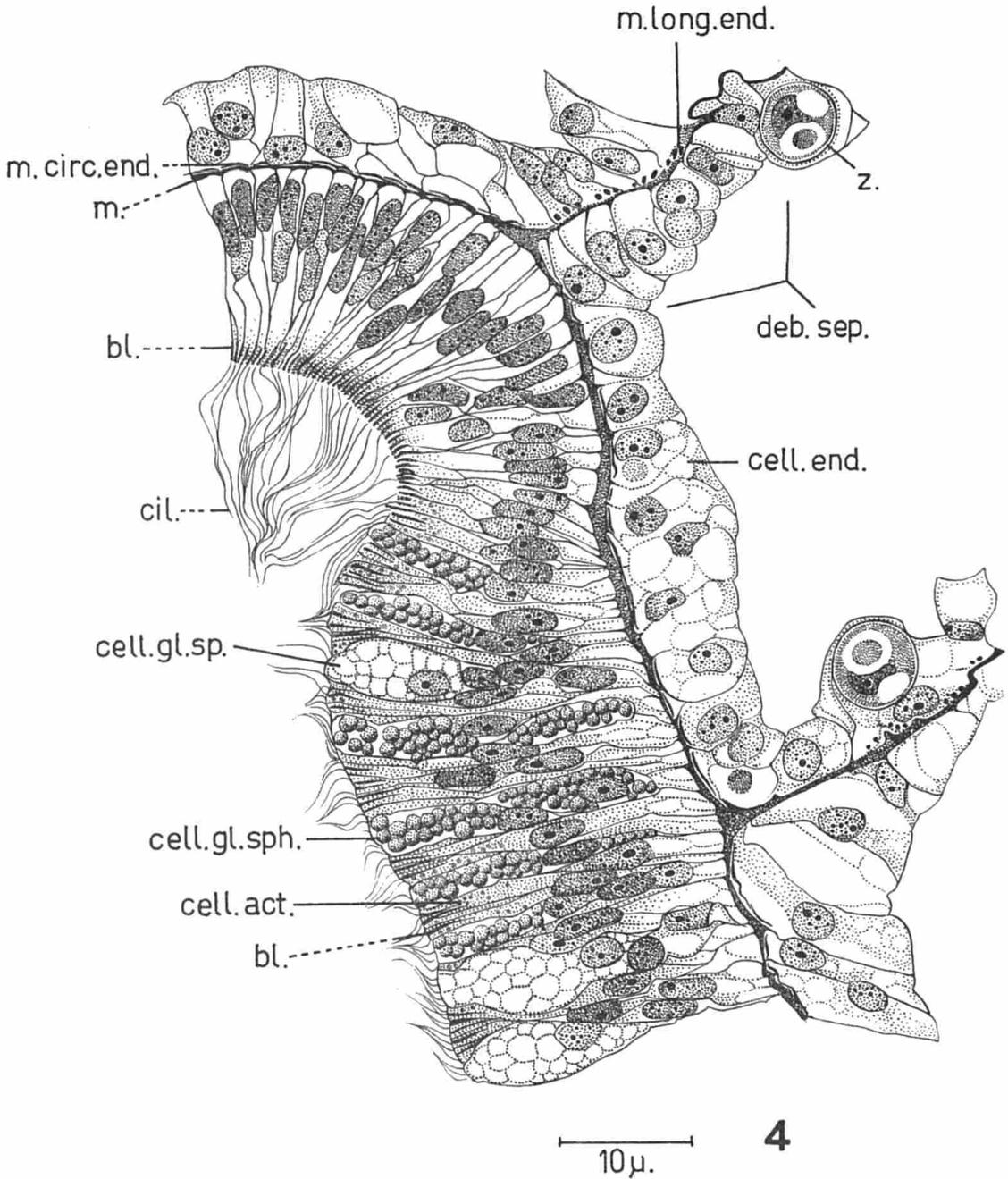


Fig. 4. — Dessin d'une portion de l'actinopharynx.

bl. : blépharoplaste. — cell.act. : cellule actinopharyngienne banale. — cell.end. : cellule endodermique. — cell.gl.sph. : cellule glandulaire sphéruleuse. — cell.gl.sp. : cellule glandulaire spumeuse. — cil. : ciliature du siphonoglyphe. — deb.sep. : début d'un septum. — m. : mésogée. — m.circ.end. : muscle circulaire endodermique. — m.long.end. : muscle longitudinal endodermique. — z. : zooxanthelle.

2.3.3.1. Cellules actinopharyngiennes banales.

Les cellules actinopharyngiennes banales constituent l'élément prédominant dans le feuillet ectodermique actinopharyngien.

Elles sont très hautes et s'assemblent en un épithélium cylindrique monostatif. Le noyau, très granuleux, se situe dans le tiers inférieur de la cellule. La partie apicale du feuillet est garnie par une bordure de nombreux et grands blépharoplastes surmontés de cils. Le cytoplasme est chargé de nombreux petits granules de sécrétion de taille uniforme. Ces granules occupent les deux tiers supérieurs des cellules. Il s'y accumulent surtout en grande quantité dans la zone apicale sous-jacente à la ciliature, bordant ainsi la lumière actinopharyngienne par un liséré dense très colorable (photos pl. VI ; fig. 4).

Les produits de sécrétion accumulés par ces cellules actinopharyngiennes banales ne sont pas de nature protéique (tests 5, 15, 16, 28, 29, 30, tabl. 6). Ils se colorent faiblement par le P.A.S. (tests 6, 7, 8, tabl. 6) et franchement au bleu Alcian non oxydé (test 10, tabl. 6). Après la réaction de capture du fer associée au P.A.S., ils prennent une couleur bleu de Prusse (test 3, tabl. 6). L'ensemble de ces réactions histochimiques indique la nature mucopolysaccharide acide des granulations contenues dans les cellules actinopharyngiennes banales. La réaction au mucicarmin, qui est cependant un test signalétique, confirme ce résultat. Il en est de même pour la coloration en rouge vif et son maintien lors des tests 18 et 19 (tabl. 6). Ces mucopolysaccharides acides sont carboxylés (tests 1, 10, 11, 12, tabl. 6) et sulfatés (test 20, tabl. 6). Les réactions positives aux divers tests 14, 17 et 24 (tabl. 6) ne peuvent laisser supposer la présence de groupements disulfures et sulfhydryles, puisque la nature de cette sécrétion n'est pas protéique. Peut-être, les résultats de ces tests peuvent-ils être imputés à certains sulfates liés aux mucopolysaccharides.

En conclusion, nous pouvons dire que les granulations des cellules actinopharyngiennes banales sont formées de mucopolysaccharides acides pourvus de groupements sulfatés et de groupements carboxylés. De plus, elles contiennent également quelques mucopolysaccharides neutres et du glycogène (test 9, tabl. 6).

2.3.3.2. Cellules du siphonoglyphe.

Les cellules du siphonoglyphe ne diffèrent guère des cellules actinopharyngiennes banales que nous venons d'étudier. Leur taille et leurs caractères morphologiques (aspect et position du noyau, volume et répartition des grains de sécrétion...) sont approximativement identiques. Les granulations présentes dans les cellules du siphonoglyphe répondent de la même façon aux tests histochimiques utilisés lors de l'étude des granulations des cellules actinopharyngiennes banales (photo 1 pl. VI ; fig. 4).

Seuls, la ciliature, qui est ici plus puissante et plus développée, et le moins grand nombre des grains de sécrétion présents permettent de les distinguer de ces dernières.

TABLEAU 6
Cellules actinopharyngiennes banales

<i>Colorations</i>	<i>Résultats</i>
1. Fuchsine paraldéhyde sans oxydation + B.A.N.O.	bleu foncé
2. Mucicarmin	+++
3. Méthode au fer colloïdal + P.A.S.	+++ bleu de Prusse
4. B.A.O.	+ (peu)
5. Bleu de bromophénol	—
6. P.A.S.	+
7. P.A.S. + acétylation	—
8. P.A.S. + acétylation + saponification	±
9. P.A.S. + dimedon	±
10. B.A.N.O. pH3 + phloxine	bleu turquoise
11. B.A.N.O. + phloxine + méthylation	rouge
12. id. + saponification	bleu
13. B.A.N.O. + phloxine + hyaluronidase	bleu turquoise +++
14. B.A.N.O. + ac. performique	bleu turquoise +++
15. Procédé de Deitch	—
16. Benzidine tétrazotée	—
17. Fuchsine paraldéhyde après oxydation	quelques granulations mauves
18. Unna	rouge vif
19. Unna + Rnase	rouge vif
20. Bleu de toluidine pH 4	bleu ++
21. D.D.D.	—
22. Chèvremont et Frédéric	voile +
23. Chèvremont + blocage SH	—
24. Chèvremont + blocage SH + réduction SS en SH	assise apicale ++
25. Luxol fast blue	bleuté
26. Schmorl	—
27. Alun de chrome	gris-noir
28. Chloramine T -Schiff	—
29. Nynhydrine -Schiff	—
30. p-Diméthylaminobenzaldéhyde	—

2.3.3.3. Cellules glandulaires sphéruleuses.

Dans l'assise ectodermique actinopharyngienne s'intercalent entre les cellules banales des cellules dont le cytoplasme est entièrement rempli de gros granules de sécrétion. Ces cellules sont étroites et allongées, d'aspect généralement piriforme.

Toutes sont complètement chargées de grains et s'étendent depuis la mésoglée, sur laquelle elles prennent appui, jusqu'à la lumière de la cavité actinopharyngienne.

Les grains de sécrétion, volumineux et nombreux, remplissent tout le volume cellulaire, à un point tel que la plage cytoplasmique périnucléaire est invisible. Nous les avons appelées cellules glandulaires sphéruleuses actinopharyngiennes.

Les secrétats des cellules glandulaires actinopharyngiennes sphéruleuses sont de nature protéique (tests 5, 15, 16, tabl. 7). Les radicaux et acides aminés suivants ont pu être mis en évidence :

- Radicaux aminés (-NH₂) (tests 28, 29, tabl. 7) confirmant la présence de protéines (cf. LISON, 1960).
- Les réactions 28, 29 (tabl. 7) peuvent également mettre en évidence la lysine et l'ornithine. Le test 16 (tabl. 7) donne des réactions colorées avec la tyrosine, le tryptophane, l'histidine, la lysine, la cystéine, l'arginine et peut-être la proline (KISZELY et POSALAKY, 1964).

La présence d'histidine est infirmée par la réaction 31 (tabl. 7) ; par contre, celle de tryptophane est confirmée par le test 30 (tabl. 7).

- Les radicaux sulfhydryles (-SH ; cystéine, méthionine) (tests 21, 22, 23, 24, tests signalétiques 26, 27, tabl. 7).
- Les radicaux disulfures (SS, cystine) (tests 14, 23, 24, tests signalétiques 4, 17, tabl. 7).

Les produits de sécrétion des cellules sphéruleuses actinopharyngiennes se colorent intensément au P.A.S. (tests 6, 7, 8, tabl. 7) même après pré-traitement au dimedon (test 9, tabl. 7). Ils prennent une teinte bleu-mauve lors de la réaction de capture du fer associée au P.A.S. (test 3, tabl. 7). Par contre, ils ne présentent que très peu d'affinités pour le bleu Alcian non oxydé (test 10, tabl. 7). Ces produits de sécrétion renferment donc des mucopolysaccharides neutres dont du glycogène. Les mucopolysaccharides acides y sont présents en très petite quantité. L'existence d'acide hyaluronique et de chondroïtines sulfates A et B est prouvée par l'action de l'hyaluronidase testiculaire (test 13, tabl. 7) ; cependant, vu la réaction très positive des grains de sécrétion avec le bleu de toluidine, il est raisonnable de penser que ce sont surtout les chondroïtines sulfates A et B qui seraient responsables de la réactivité au test 13 (tabl. 7).

Il pourrait y avoir en outre aussi des lipofuscines ainsi que des phospholipides ou des jeunes lipofuscines (tests 25, 26, 27, tabl. 7).

En résumé, les produits de sécrétion des cellules glandulaires sphéruleuses actinopharyngiennes sont de nature protéique et contiennent principalement des mucopolysaccharides neutres, des mucopolysaccharides acides en très faible quantité ainsi que des lipofuscines.

Les divers radicaux et acides aminés, que nous venons de mettre en évidence au sein des secrétats de ces cellules, interviennent tous dans la constitution de protéinases telles que le trypsinogène, la trypsine, le chymotrypsinogène et la chymotrypsine (GREEN et NEURATH, 1954 ; NEURATH, 1964 ; WALSH, KAUFFMAN, SAMPATH KUMAR et NEURATH, 1964). Nous pouvons dès lors associer l'existence, dans les grains de sécrétion, de ces radicaux et acides aminés avec celle des enzymes protéolytiques digestives.

TABLEAU 7

Cellules glandulaires actinopharyngiennes sphéruleuses

<i>Colorations</i>	<i>Résultats</i>
1. Fuchsine paraldéhyde sans oxydation + B.A.N.O.	bleu clair +
2. Mucicarmin	—
3. Méthode au fer colloïdal + P.A.S.	bleu-mauve
4. B.A.O.	++
5. Bleu de bromophénol	+++
6. P.A.S.	+++
7. P.A.S. + acétylation	± à +
8. P.A.S. + acétylation + saponification	++
9. P.A.S. + dimedon	++
10. B.A.N.O. pH3 + phloxine	rouge ±
11. B.A.N.O. + phloxine + méthylation	rouge franc
12. id. + saponification	rouge franc
13. B.A.N.O. + phloxine + hyaluronidase	rouge +
14. B.A.N.O. + ac. performique	bleu turquoise +++
15. Procédé de Deitch	++
16. Benzidine tétrazotée	++
17. Fuchsine paraldéhyde après oxydation	mauve +++
18. Unna	rouge vif
19. Unna + Rnase	rouge vif
20. Bleu de toluidine pH 4	bleu +++
21. D.D.D.	+++
22. Chèvremont et Frédéric	+++
23. Chèvremont + blocage SH	±
24. Chèvremont + blocage SH + réduction SS en SH	+++
25. Luxol fast blue	+ à — (bleu)
26. Schmorl	++
27. Alun de chrome	noir
28. Chloramine T -Schiff	+++
29. Nynhydrine -Schiff	+++
30. p-Diméthylaminobenzaldéhyde	+++
31. Benzidine tétrazotée après benzoïlation	—

2.3.3.4. Cellules glandulaires spumeuses.

Parmi les cellules actinopharyngiennes, certaines ont une forme de massue très dilatée, à pédoncule court et large, et dont la partie renflée borde la cavité actinopharyngienne. Leur cytoplasme est chargé de nombreuses vacuoles, à contours inégaux et peu précis, serrées les unes contre les autres et occupant la quasi totalité du volume cellulaire. Le noyau ainsi que le cytoplasme périnucléaire sont refoulés

dans le pédoncule basal (fig. 4). Ce type de cellule est d'aspect identique à celui des cellules glandulaires digestives spumeuses hypostomiales ou orales des Hydraires. Nous les appellerons donc cellules glandulaires actinopharyngiennes spumeuses.

Ces cellules sont localisées presque exclusivement dans la région supérieure de l'actinopharynx près de l'actinostome. Plus bas, elles se raréfient et deviennent sporadiques. Depuis le milieu environ de l'actinopharynx, jusqu'à l'hydrostome, elles font totalement défaut.

Les tests histochimiques que nous avons réalisés nous montrent que les sécrétats spumeux ne sont pas de nature protéique (tests 5, 14, 15, 16, 17, 20, 21, 22, 23, 24, 28, 29, 30, tabl. 8).

TABLEAU 8

Cellules glandulaires actinopharyngiennes spumeuses

<i>Colorations</i>	<i>Résultats</i>
1. Fuchsine paraldéhyde sans oxydation + B.A.N.O.	bleu-mauve
2. Mucicarmin	+++
3. Méthode au fer colloïdal + P.A.S.	bleu + (mailles pourpres)
4. B.A.O.	— (mailles ±)
5. Bleu de bromophénol	—
6. P.A.S.	+ à ± (mailles +++)
7. P.A.S. + acétylation	—
8. P.A.S. + acétylation + saponification	— (mailles ++)
9. P.A.S. + dimedon	mailles +++
10. B.A.N.O. pH3 + phloxine	bleu turquoise +++
11. B.A.N.O. + phloxine + méthylation	rose
12. id. + saponification	rose
13. B.A.N.O. + phloxine + hyaluronidase	bleu ++
14. B.A.N.O. + ac. performique	bleuté
15. Procédé de Deitch	—
16. Benzidine tétrazotée	—
17. Fuchsine paraldéhyde après oxydation	bleuâtre
18. Unna	—
19. Unna + Rnase	—
20. Bleu de toluidine pH 4	pas de métachromasie
21. D.D.D.	—
22. Chèvremont et Frédéric	—
23. Chèvremont + blocage SH	—
24. Chèvremont + blocage SH + réduction SS en SH	—
25. Luxol fast blue	bleuté à ±
26. Schmorl	—
27. Alun de chrome	—
28. Chloramine T -Schiff	—
29. Nynhydrine -Schiff	—
30. p-Diméthylaminobenzaldéhyde	—

Ils se colorent faiblement par le P.A.S. (tests 6, 7, 8, tabl. 8), et donnent une teinte bleue avec la réaction de capture du fer couplée avec le P.A.S. (test 3, tabl. 8). Le bleu Alcian réagit également avec ces inclusions (test 10, tabl. 8).

L'ensemble de ces réactions indique la nature mucopolysaccharide acide de ces produits de sécrétion et la présence additionnelle de mucopolysaccharides neutres dépourvus de glycogène. Ces résultats sont confirmés par le test 2 (tabl. 8).

La non-réapparition de la coloration au bleu Alcian non oxydé, lors de la saponification appliquée après méthylation, permet de croire qu'il s'agit uniquement de mucopolysaccharides acides sulfatés (tests 10, 11, 12, tabl. 8 ; voir aussi test 1). Cependant, le test 20 (tabl. 8) nous oblige à ne pas considérer cette éventualité d'une manière absolue.

Nous pouvons donc affirmer que les secrétats des cellules glandulaires actinopharyngiennes spumeuses renferment essentiellement du mucus vrai.

Les mailles entourant les vacuoles sécrétrices répondent aux mêmes tests histo-chimiques que ces dernières mais l'intensité de la coloration est plus faible. En outre, les mailles contiennent beaucoup de mucopolysaccharides neutres auxquels s'associe du glycogène abondant.

2.3.4. *Mésentères et bourrelets.*

Chez *Heliopora*, MOSELEY (1876) décrit 8 mésentères (ou mésentéroïdes) qui divisent complètement la cavité du polype en 8 chambres disposées radialement. Chacun d'eux se compose d'un plan médian de tissu conjonctif homogène, en continuité avec la mésoglée stomacale et caliculaire, et revêtu de part et d'autre de cellules endodermiques. Ces cellules endodermiques sont séparées de la mésoglée là où cette dernière est flanquée de muscles rétracteurs. Ceux-ci consistent en de longues et fortes fibres longeant la paroi ventrale du mésentéroïde et prenant naissance dans la région la plus basse du polype pour de là remonter, en s'approchant de plus en plus du centre, et s'insérer au disque buccal, dans la région qui avoisine la bouche.

Les muscles protracteurs de la paroi dorsale n'ont pas été observés avec certitude par MOSELEY. Cet auteur décrit également 8 filaments mésentériques partant de l'angle où les muscles rétracteurs sont insérés sur la paroi de l'estomac et qui se continuent sous les bords libres des muscles, auxquels ils sont attachés. Parmi eux, deux filaments semblent être constamment plus longs que les autres, MOSELEY toutefois n'ose se prononcer à ce sujet. *Heliopora* ayant habituellement 12 septa (= plis de la paroi du calice) et 8 mésentéroïdes, MOSELEY a cherché une relation entre eux. Il a remarqué qu'il n'y en avait aucune, que le nombre 12 n'était nullement constant et que lorsqu'il était réalisé l'arrangement variait de diverses manières. Ce même auteur, après de minutieuses et difficiles observations, trouve que les loges dorsales (dépourvues de muscles rétracteurs) des divers individus sont toujours orientées vers le sommet d'une des digitations de la colonie dont le polype examiné fait partie. Ainsi que l'a décrite MOSELEY (1876), la cavité gastrique générale d'*Heliopora* est

divisée par huit septums radiaires. Chacun de ces septums s'attache, dans la partie supérieure du polype, d'une part à la paroi externe de ce dernier, d'autre part à l'actinopharynx. A ce niveau, ils délimitent les loges mésentériques ou cavités gastriques septales (photos pl. III et pl. IV ; fig. 1). En dessous de l'actinopharynx, c'est-à-dire immédiatement sous l'hydrostome, les 8 septums se poursuivent dans la cavité gastrique générale, où ils conservent leur insertion sur la paroi externe du polype (fig. 1). Ainsi, se trouve délimitée une cavité gastrique centrale indivise et une zone gastrique marginale, cloisonnée longitudinalement par les 8 septums. Le bord libre de chacun d'eux montre, sur toute sa longueur, un épaississement remarquable ou bourrelet, en forme de cordon circonvolé par endroits : ce sont les entéroïdes. Au fur et à mesure que ces derniers atteignent les régions plus profondes, leur surface diminue progressivement pour s'atténuer complètement à la base du polype.

2.3.4.1. Mésentères.

Les mésentères sont constitués de deux feuillets endodermiques séparés par une fine lame de mésoglée (fig. 3 et 5). Les cellules endodermiques qui les composent sont pavimenteuses ; certaines d'entre elles présentent un renflement dû à la présence, dans leur cytoplasme, d'algues symbiotiques Zooxanthelles. Ces dernières sont cependant assez rares dans des régions aussi profondes du polype.

La lamelle mésogléenne porte, du côté ventral seulement, des expansions latérales simples sur les deux faces desquelles sont accolées les cellules musculaires longitudinales (fig. 3 et 5). L'ensemble de ces muscles longitudinaux contribue à la formation du fanon musculaire ventral du mésentère. Ces muscles s'insèrent à la base des tentacules, dans la région de l'actinostome et longent ensuite les parois de l'actinopharynx pour se prolonger dans le mésentère jusqu'à la base du polype (fig. 1). C'est au niveau de l'actinopharynx que les cellules musculaires sont les plus nombreuses, et les fanons, les plus touffus. A partir de la région hydrostomiale, les fanons deviennent de moins en moins épais et de moins en moins proéminents au fur et à mesure qu'ils se dirigent vers la base du polype.

Sur la face dorsale des mésentères, opposée à la face où se différencie le fanon musculaire longitudinal, se développe un système de fibres musculaires radiaires. Les fibres constituant ce système sont très aplaties et intimement accolées à la partie plane de la mésoglée. Une telle musculature est particulièrement bien visible au niveau de l'actinopharynx tant dans les coupes longitudinales des polypes que dans les coupes transversales. Rappelons qu'une telle musculature n'avait pas été observée par MOSELEY (1876). De même que la musculature longitudinale, la musculature radiaire est la plus puissante dans la région supérieure des mésentères.

En coupe transversale, la présence d'un siphonoglyphe, ou sillon sulcal, à une extrémité de l'actinopharynx, et d'un sillon asulcal à l'autre extrémité, détermine, ainsi que nous l'avons vu, l'existence d'un plan de symétrie bilatérale au sein du

polype (photos 2 pl. III et 1 pl. IV). Au niveau de la loge sulcale, les fanons musculaires des faces ventrales des mésentères qui la délimitent sont donc situés l'un en face de l'autre.

Les six cloisons mésentériques ventrales et latérales sont exclusivement endodermiques et leur limite inférieure est variable d'un individu à l'autre. Les deux cloisons dorsales, pourvues d'une gouttière ectodermique ciliée, se prolongent, par contre, jusque tout au fond de la cavité gastrique (fig. 1).

2.3.4.2. Bourrelets dorsaux.

Les bourrelets garnissant le bord libre des deux cloisons mésentériques dorsales possèdent une structure histologique particulière. En coupe transversale, un tel bourrelet apparaît sous la forme approximative d'un triangle isocèle dont les deux côtés égaux sont bordés, chacun, par une couche endodermique monocellulaire (fig. 3). Ces deux assises endodermiques ensèrent une languette de cellules ectodermiques ciliées, dont le bord libre, correspondant à la base du triangle, présente une concavité médiane ou gouttière ciliée. Ces cellules disposées en gouttière ont une structure semblable à celle des cellules actinopharyngiennes banales. Elles s'en distinguent cependant par l'absence de granulations apicales, ainsi que par la présence d'une ciliature très développée ressemblant à celle du siphonoglyphe. Cette ciliature détermine un courant exhalant, reconduisant vers l'extérieur l'eau introduite dans la cavité gastrique par le siphonoglyphe.

Les cellules endodermiques qui limitent ces éléments ectodermiques sont le prolongement divergent des deux assises endodermiques pavimenteuses qui constituent le voile mésentérique. Elles présentent tous les caractères de l'endoderme gastrique, dont les détails sont énoncés dans le chapitre consacré à l'endoderme. Rappelons cependant qu'elles sont faiblement ciliées et que leur cytoplasme est vacuolisé.

La mésoglée supportant les assises endodermiques divergentes s'évase donc en forme de Y caractéristique à partir du voile mésentérique.

L'ensemble de ces structures didermiques, séparées par de la mésoglée et différenciées en bourrelets continus depuis la base de l'actinostome jusqu'au fond de la cavité du polype, est appelé bourrelet entéroïde dorsal.

2.3.4.3. Bourrelets ventraux et latéraux.

Les septums mésentériques ventraux et latéraux se montrent festonnés de bourrelets entéroïdes toujours plus épais que les bourrelets dorsaux. Contrairement à ces derniers, leur forme est variable. Il s'agit d'une masse de cellules endodermiques qui se développe en éventail autour d'un renflement mésogléen situé à l'extrémité du voile mésentérique. A partir de ce centre, la mésoglée s'irradie en de nombreuses petites branches insinuées entre les cellules du bourrelet (fig. 5). Les cellules endodermiques du bourrelet, faiblement ciliées, sont allongées et rétrécies dans leur

partie apicale. Le noyau est situé dans le tiers inférieur du cytoplasme dense, mais vacuolisé. Parmi ces cellules s'entremêlent aussi des cellules glandulaires et occasionnellement aussi quelques cnidoblastes en cours de différenciation. Ces cellules glandulaires sont morphologiquement semblables aux cellules sphéruleuses actinopharyngiennes. Nous les appelons dès lors cellules glandulaires sphéruleuses mésentériques.

Leurs grains de sécrétion sont cependant plus petits.

TABLEAU 9

Cellules glandulaires sphéruleuses mésentériques

<i>Colorations</i>	<i>Résultats</i>
1. Fuchsine paraldéhyde sans oxydation + B.A.N.O.	mauve +
2. Mucicarmin	mailles +
3. Méthode au fer colloïdal + P.A.S.	bleu de Prusse et pourpre
4. B.A.O.	++
5. Bleu de bromophénol	++
6. P.A.S.	++
7. P.A.S. + acétylation	—
8. P.A.S. + acétylation + saponification	++
9. P.A.S. + dimedon	++ (mailles +)
10. B.A.N.O. pH3 + phloxine	bleu ++ (mailles +)
11. B.A.N.O. + phloxine + méthylation	rouge franc
12. id. + saponification	rouge
13. B.A.N.O. + phloxine + hyaluronidase	bleu turquoise +++
14. B.A.N.O. + ac. performique	bleu turquoise +++
15. Procédé de Deitch	++
16. Benzidine tétrazotée	++
17. Fuchsine paraldéhyde après oxydation	mauve +++
18. Unna	rouge vif
19. Unna + Rnase	rouge vif
20. Bleu de toluidine pH 4	+++
21. D.D.D.	+
22. Chèvremont et Frédéric	++
23. Chèvremont + blocage SH	±
24. Chèvremont + blocage SH + réduction SS en SH	++
25. Luxol fast blue	+ à — (bleu)
26. Schmorl	—
27. Alun de chrome	gris-noir
28. Chloramine T -Schiff	+
29. Nynhydrine -Schiff	+
30. p-Diméthylaminobenzaldéhyde	+++

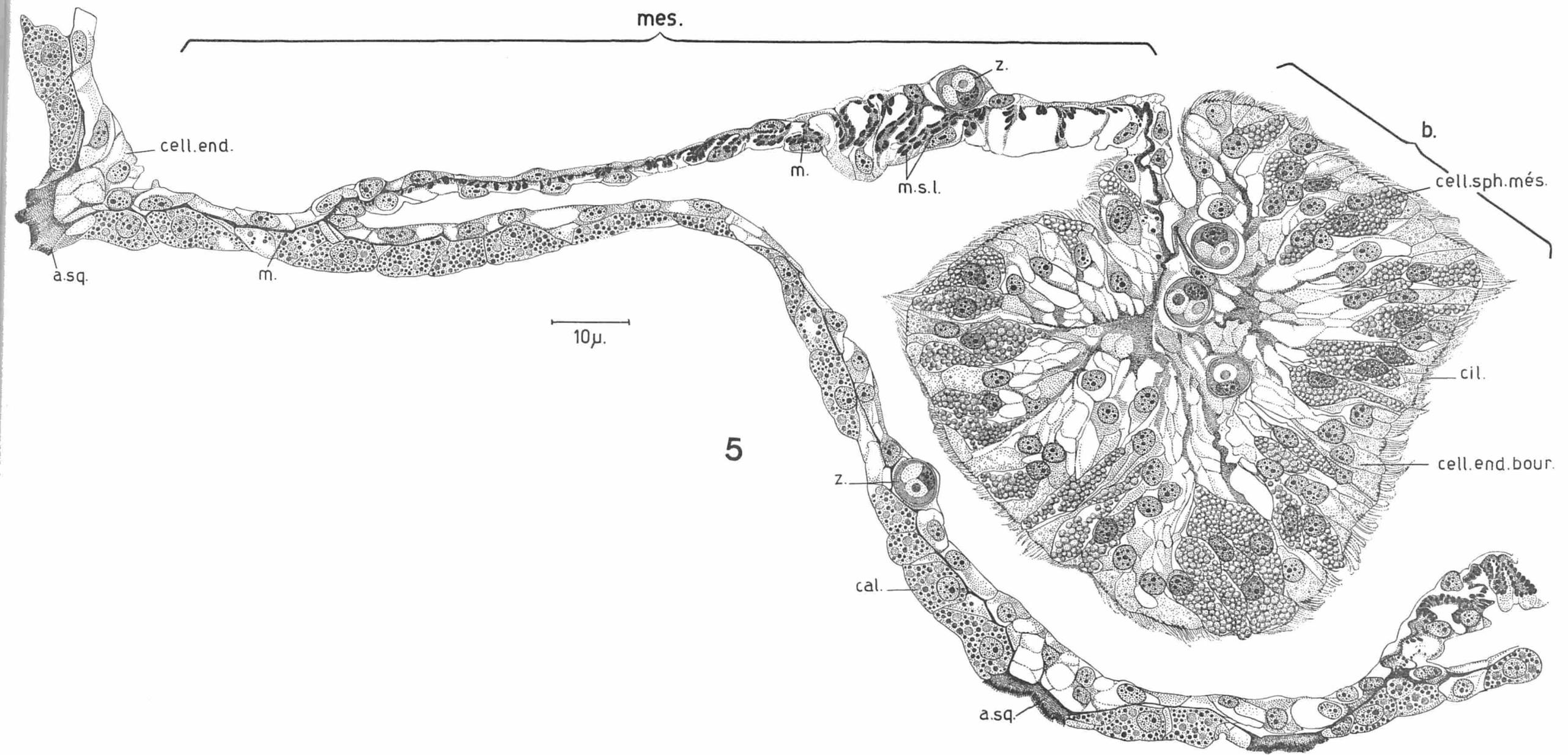


Fig. 5. — Dessin d'un bourrelet entéroïde ventral.

a.sq. : attache du squelette. — b. : bourrelet. — cal. : calicoblaste. — cell.end. : cellule endodermique. — cell.end.bour. : cellule endodermique du bourrelet. — cell.sph.més. : cellule glandulaire sphéruleuse mésentérique. — cil. : ciliature des cellules endodermiques du bourrelet. — m. : mésoglée. — més. : mésentère. — m.s.l. : muscle septal longitudinal. — z. : zooxanthelle.

Les gouttelettes de sécrétion de ces cellules sphéruleuses mésentériques sont de nature protéique (tabl. 9). Elles possèdent une composition en acides aminés fort similaire à celle des cellules glandulaires sphéruleuses actinopharyngiennes. Les inclusions des cellules glandulaires mésentériques sont toutefois moins riches en groupements aminés libres ainsi qu'en fonctions sulfhydryles et disulfures (comparer tabl. 7 et 9). Ces secrétats sont pourvus de mucopolysaccharides acides (tests 3, 10, tabl. 9), sulfatés (tests 1, 11, 12, 20, tabl. 9). Ils réagissent également aux tests 6, 7 et 8 (tabl. 9) caractéristiques des mucopolysaccharides neutres, et contiennent aussi du glycogène (test 9, tabl. 9).

2.3.5. *Les tentacules.*

Dans l'Atlas du « Voyage de l'Astrolabe et Zelle », HOMBRON et JACQUINOT (d'après MOSELEY) figurent les polypes étendus d'*Heliopora coerulea*. Cependant, sur une planche, ils représentent 16 tentacules courts, simples et coniques et sur une autre seulement 15.

Dans un travail relatant le « Voyage de la corvette l'Astrolabe » (1832), QUOY et GAIMARD disent que DE BLAINVILLE (1830) a déplacé *Heliopora* du genre *Pocillopora* à cause du fait que ce dernier n'a jamais été observé avec plus ou moins de 12 tentacules. Ils soutiennent également que *Heliopora* en a 15 ou 16 petits, formant un disque autour de la bouche.

MOSELEY (1876) affirme qu'il n'y a que 8 tentacules composés qui auraient été, pour cette raison, pris pour 15 ou 16 tentacules simples.

BOURNE (1896) ajoute peu de chose au sujet des tentacules. Tout comme MOSELEY, il les rapproche des tentacules des Alcyonaires typiques. Avant d'avoir observé les dessins de SAVILLE-KENT (1893), BOURNE dit qu'il croyait que les plis formant les « pinnae » des tentacules étaient dus à des rétractions de tissus causées par la fixation à l'alcool (= spirit).

Dans des conditions de rétraction, les huit tentacules d'*Heliopora* s'invaginent complètement en « doigt de gant » et entourent l'actinopharynx (photo 1 pl. VII). Ils ressemblent alors à des tubes dont la paroi interne est formée par l'ectoderme qui tapisse la surface externe du polype étendu. Cette surface interne des tentacules introverts présente des expansions ou petites digitations qui font saillie dans les conditions d'extension (photo 2 pl. VII). Certaines d'entre elles sont également invaginables en doigt de gant, propriété qui avait été niée par MOSELEY (1876). Ces structures, appelées pinnules, sont caractéristiques des tentacules d'Alcyonaires. En section transversale, la lumière de la cavité des tentacules introverts ne présente pas des replis ectodermiques en forme de croix comme le signalait MOSELEY (1876). L'invagination des tentacules entraîne néanmoins l'existence de plissements de l'ectoderme de forme, d'importance et de disposition infiniment variables.

Les cellules ectodermiques et endodermiques des tentacules sont généralement beaucoup plus petites que leurs homologues des autres parties du polype. Les cellules endodermiques tentaculaires se rapprochent du type pavimenteux, tandis que l'ectoderme est plutôt cubique. Toutes ces cellules endo- et ectodermiques sont dépourvues d'inclusions.

Dans l'assise ectodermique, on rencontre de très nombreux cnidocytes ainsi que quelques cellules glandulaires dispersées sans ordre le long des tentacules.

Les sécrétats de ces cellules ne sont pas de nature protéique (tests généraux 5, 15, 16 et tests particuliers 4, 14, 17, 20, 21, 22, 23, 24, 28, 29, 30, tabl. 10). Les produits de sécrétion se colorent au P.A.S. (tests 6, 7, 8, tabl. 10). Ils contiennent donc des mucopolysaccharides neutres et, comme le prouvent les tests 10, 11, 12, 20 (tabl. 10), peu de mucopolysaccharides acides carboxylés.

Nous pouvons conclure que les sécrétats de ces cellules glandulaires sont constitués de mucopolysaccharides neutres associés à des mucopolysaccharides acides carboxylés peu nombreux. Pour terminer l'examen des propriétés histochimiques de ces cellules, nous signalerons que les mailles entourant les vacuoles sécrétrices contiennent en plus des mucopolysaccharides, des protéines et du glycogène. Nous proposons d'appeler ces cellules glandulaires, cellules muqueuses tentaculaires.

Outre les muscles circulaires endodermiques accolés à la fine lamelle mésogléenne, nous avons trouvé une musculature longitudinale ectodermique. Les fibres qui composent cette musculature ectodermique se développent depuis la base du tentacule jusqu'à son extrémité distale. Elles sont visibles notamment en coupes transversales où elles apparaissent sous la forme de petits grains, colorés intensément avec tous les colorants des protéines et disposés dans la partie basale des cellules ectodermiques, tout contre la mésoglée.

2.3.6. *Musculature.*

La musculature d'*Heliopora* comprend des fibrilles musculaires épithéliales et des fibres musculaires profondes.

Au niveau des tentacules on rencontre un réseau longitudinal de fibrilles musculaires ectodermiques ainsi qu'une musculature endodermique circulaire.

Un système musculaire endodermique circulaire se rencontre également dans les cellules endodermiques des parties superficielles des tubes et polypes. Il se retrouve aussi dans l'endoderme tapissant l'actinopharynx. Nous avons remarqué que cette musculature actinopharyngienne endodermique est plus développée et plus puissante au niveau de l'actinostome et de l'hydrostome. Peut-être s'agit-il là de sphincters.

TABLEAU 10

Cellules muqueuses des tentacules

<i>Colorations</i>	<i>Résultats</i>
1. Fuchsine paraldéhyde sans oxydation + B.A.N.O.	bleu
2. Mucicarmin	+++
3. Méthode au fer colloïdal + P.A.S.	mailles ++
4. B.A.O.	—
5. Bleu de bromophénol	—
6. P.A.S.	granules ++, mailles +
7. P.A.S. + acétylation	—
8. P.A.S. + acétylation + saponification	+ (mailles +)
9. P.A.S. + dimedon	mailles +
10. B.A.N.O. pH3 + phloxine	bleu-vert
11. B.A.N.O. + phloxine + méthylation	rouge
12. id. + saponification	rouge-bleu
13. B.A.N.O. + phloxine + hyaluronidase	± rouge
14. B.A.N.O. + ac. performique	—
15. Procédé de Deitch	—
16. Benzidine tétrazotée	—
17. Fuchsine paraldéhyde après oxydation	indéfinissable
18. Unna	rose
19. Unna + Rnase	rose
20. Bleu de toluidine pH 4	pas métachromatique
21. D.D.D.	—
22. Chèvremont et Frédéric	± à —
23. Chèvremont + blocage SH	—
24. Chèvremont + blocage SH + réduction SS en SH	—
25. Luxol fast blue	—
26. Schmorl	—
27. Alun de chrome	—
28. Chloramine T -Schiff	—
29. Nynhydrine -Schiff	—
30. p-Diméthylaminobenzaldéhyde	—

Les parois des mésentères possèdent également une musculature endodermique épithéliale, les fibrilles qui la constituent, présentes uniquement sur la face asulcale des mésentères, ont une disposition radiaire.

La face sulcale des mésentères est caractérisée par contre par la présence de fanons de muscles rétracteurs enfoncés sous l'épithélium mésentérique et indépendants de celui-ci. Ces fanons sont intercalés entre les expansions pectiniformes de la mésoglée.

2.3.7. Sensibilité.

Dans la Zoologie du « Voyage de l'Uranie » (1824), QUOY et GAIMARD font une description des polypes d'*Heliopora coerulea*. Appliquant un stimulus à une partie de la colonie, ils observent la réaction des polypes situés dans le voisinage immédiat de la région excitée.

MOSELEY (1876) pense que ces auteurs confondent les polypes d'*Heliopora* avec les vers parasites « *Leucodora* ». Ce serait d'ailleurs pour cette raison qu'ils n'observeraient qu'une propagation restreinte de la stimulation appliquée, ce qui les amenait à conclure à une communication imparfaite entre les polypes.

2.3.8. Attaches du squelette et du périoderme.

2.3.8.1. Attaches du squelette.

Les parois externes des polypes et des tubes coenenchymateux sont jalonnées d'expansions mésoglénnes, ainsi que nous l'avons vu précédemment (photo 2 pl. VIII ; fig. 1, 3 et 5).

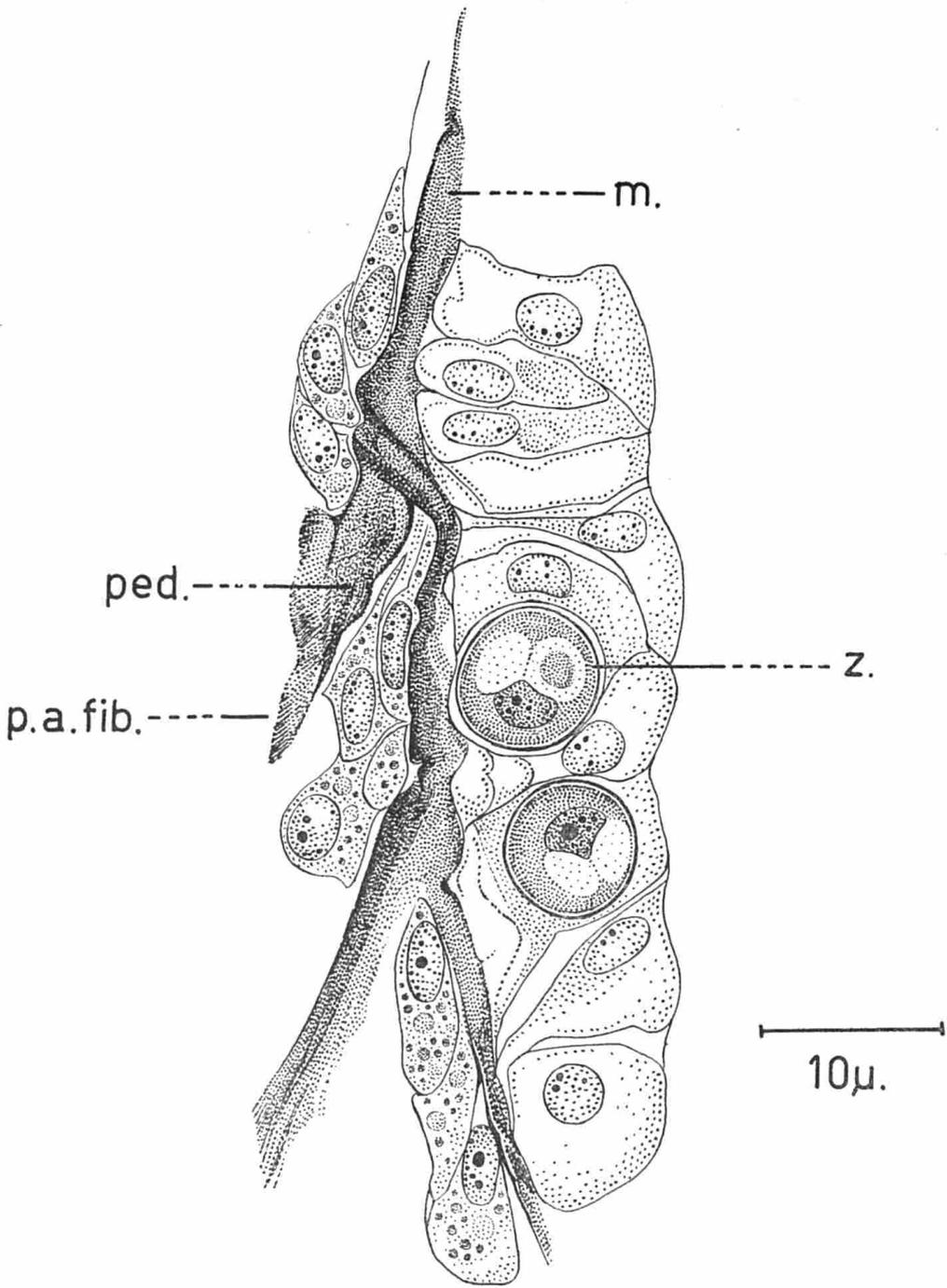
En 1876, MOSELEY signale que de telles expansions sont les attaches du squelette, BOURNE (1899) les observe également et leur donne le nom de « desmocytes ». Des processus similaires reliant les parties vivantes au squelette ont été également décrits chez les Hexacoralliaires (voir notamment HILL, 1935).

Chez *Heliopora*, les attaches montrent deux régions morphologiques bien définies. Une première, apicale, est terminée par une brosse de nombreuses fibrilles qui sont probablement en contact intime avec le squelette. La seconde partie rattache la première à l'assise mésoglénne dont elle est issue ; il s'agit du pédoncule dont l'aspect est identique à celui des traînées épaisses de mésoglée (photo 2 pl. VIII ; fig. 6).

La forme de ces attaches varie beaucoup et n'est pas liée à une localisation particulière dans le polype ou dans le canal coenenchymateux. Elles sont parfois très étalées, présentant une portion apicale fibrillaire plus large que le pédoncule qui la porte. Tantôt elles n'émergent pas ou peu de l'assise calicoblastique, tantôt elles s'en écartent beaucoup. Plus généralement, elles sont à peu près deux fois plus hautes que les calicoblastes qui les entourent et occupent en largeur l'espace de une à deux de ces cellules.

2.3.8.2. Attaches du périoderme.

La description que nous venons de faire pour les attaches du squelette reste valable en ce qui concerne celles du périoderme. Seules de légères différences affectent la taille et la forme de leur région apicale. Ces attaches-ci présentent des parties fibrillaires plus plates, plus denses et plus étalées, lesquelles adhèrent fortement au périoderme (photo 1 pl. VIII ; fig. 2).



6

Fig. 6. — Dessin d'un point d'attache du squelette.

m. : mésoglée. — p.a.fib. : partie apicale fibrillaire. — ped. : pédoncule. — z. : zooxanthelle

2.3.8.3. Histochimie des attaches.

Quoique le rôle et la morphologie des deux types d'attaches trouvés au niveau de l'assise ectodermique d'*Heliopora* soient distincts, ils sont tous deux de même origine et de même nature. Leurs propriétés histochimiques s'avèrent être identiques, aussi nous les décrivons ici en commun.

Les pédoncules des attaches du squelette et du périoderme sont mésogléens. Ils ont une texture et une réactivité histochimique semblables à celles de la mésoglée dont ils sont issus.

Leurs parties apicales fibrillaires se distinguent du pédoncule, non seulement par leur aspect et leur constitution, mais aussi par leurs propriétés histochimiques. Essentiellement de nature protéique (tests 5, 15, 16, 28, 29, tabl. 11), elles sont cependant dépourvues de groupements disulfures, sulfhydryles et de tryptophane (tests 14, 21, 22, 23, 24, 30, test signalétique 17, tabl. 11). Les parties fibrillaires des diverses attaches contiennent aussi des mucopolysaccharides neutres (tests 6, 7, 8, tabl. 11) mais pas de mucopolysaccharides acides (tests 10, 11, 12, 13, 20, tabl. 11). Les réactions des phospholipides et des lipofuscines sont restées négatives (tests 25, 26, 27, tabl. 11). Les fibres apicales des attaches du squelette et périoderme sont donc constituées de protéines auxquelles sont associés des mucopolysaccharides neutres peu nombreux.

2.3.9. Œufs.

Dans la cavité gastrique de nombreux polypes, nous avons pu observer la présence d'un ou plusieurs œufs rattachés aux mésentères. Le nombre maximal d'œufs trouvés dans un seul individu fut de quatre ; parmi eux deux étaient attachés au même mésentère, l'un très près de l'hydrostome et l'autre beaucoup plus bas. Ils se rattachent au mésentère par un pédoncule formé de deux assises endodermiques aux cellules cubiques. Tous les œufs observés étaient indivis (photo 1 pl. IX).

Le vitellus des œufs se présente sous l'aspect de granulations de taille irrégulière. Il contient des protéines (tests 5, 15, 16, tabl. 12) (tests 21, 22, 23, 24, tabl. 12). La réaction à la benzidine tétrazotée est, ainsi que nous le savons, positive avec les acides aminés suivants : tyrosine, tryptophane, cystéine, lysine, arginine, histidine et peut-être la proline. La présence de radicaux aminés libres, de lysine et de tryptophane est exclue (tests 28, 29, 30, tabl. 12). Le vitellus renferme également des mucopolysaccharides neutres (tests 6, 7, 8, tabl. 12), du glycogène (test 9, tabl. 12), mais pas de mucopolysaccharides acides (tests 10, 11, 12, 13, 20, tabl. 12). Il renferme en outre un peu de RNA à l'état diffus (tests 18, 19, tabl. 12). La méthode de fixation employée n'étant pas adéquate pour les tests des lipides, ceux-ci n'ont pas été réalisés.

TABLEAU 11

Attaches

<i>Colorations</i>	<i>Résultats</i>
1. Fuchsine paraldéhyde sans oxydation + B.A.N.O.	rose
2. Mucicarmin	—
3. Méthode au fer colloïdal + P.A.S.	rose
4. B.A.O.	rouge
5. Bleu de bromophénol	++
6. P.A.S.	++
7. P.A.S. + acétylation	—
8. P.A.S. + acétylation + saponification	±
9. P.A.S. + dimedon	—
10. B.A.N.O. pH3 + phloxine	rouge
11. B.A.N.O. + phloxine + méthylation	rouge
12. id. + saponification	rose-rouge
13. B.A.N.O. + phloxine + hyaluronidase	rouge
14. B.A.N.O. + ac. performique	rose-rouge
15. Procédé de Deitch	±
16. Benzidine tétrazotée	± à +
17. Fuchsine paraldéhyde après oxydation	mauve +++
18. Unna	rouge
19. Unna + Rnase	rouge
20. Bleu de toluidine pH 4	pas métachromatique
21. D.D.D.	—
22. Chèvremont et Frédéric	—
23. Chèvremont + blocage SH	—
24. Chèvremont + blocage SH + réduction SS en SH	—
25. Luxol fast blue	rose
26. Schmorl	± à +
27. Alun de chrome	rouge
28. Chloramine T -Schiff	rouge
29. Nynhydrine -Schiff	rouge
30. p-Diméthylaminobenzaldéhyde	--

Dans les œufs d'*Heliopora*, nous avons observé l'existence d'une zone corticale étroite, visible aux divers colorants utilisés. Cette zone se différencie également du reste du vitellus par le fait qu'elle est plus dense et particulièrement riche en protéines à groupements sulfhydryles (tests 21, 22, 23, 24, tabl. 12).

Le noyau des œufs observés est grand, très colorable et granuleux. Il n'a pas de forme particulière (rond, ovale ou même parfois piriforme).

Dans le vitellus, il occupe toujours une position excentrique proche de l'insertion du pédoncule.

TABLEAU 12

Œufs

Colorations	Résultats
1. Fuchsine paraldéhyde sans oxydation + B.A.N.O.	pas d'œuf
2. Mucicarmin	—
3. Méthode au fer colloïdal + P.A.S.	pourpre, rouge
4. B.A.O.	—
5. Bleu de bromophénol	++
6. P.A.S.	+++
7. P.A.S. + acétylation	—
8. P.A.S. + acétylation + saponification	++ (surtout cortical)
9. P.A.S. + dimedon	+
10. B.A.N.O. pH3 + phloxine	rose (+)
11. B.A.N.O. + phloxine + méthylation	rouge franc +++ (cortex +++)
12. id. + saponification	rose
13. B.A.N.O. + phloxine + hyaluronidase	rose
14. B.A.N.O. + ac. performique	— (rose)
15. Procédé de Deitch	+
16. Benzidine tétrazotée	+
17. Fuchsine paraldéhyde après oxydation	— (rose)
18. Unna	++ (rouge vif)
19. Unna + Rnase	+
20. Bleu de toluidine pH 4	pas de métachromasie
21. D.D.D.	++ (cortical)
22. Chèvremont et Frédéric	++ (cortical)
23. Chèvremont + blocage SH	— (cortical)
24. Chèvremont + blocage SH + réduction SS en SH	+
25. Luxol fast blue	pas d'œuf
26. Schmorl	—
27. Alun de chrome	—
28. Chloramine T -Schiff	—
29. Nynhydrine -Schiff	—
30. p-Diméthylaminobenzaldéhyde	—

Ces œufs sont toujours entourés d'une couche mésoglénne très fine et d'un épithélium de cellules endodermiques en tous points semblables à celles formant le pédoncule.

Seuls les mésentères ventraux et latéraux portent des produits génitaux. Au niveau de l'œuf, il n'y a plus de bourrelet entéroïde. Nous n'avons jamais observé de polypes à gonade mâle. MOSELEY, en 1876, faisait la même observation et concluait que les colonies d'*Heliopora* étaient unisexuées. Ces œufs sont d'une grande taille ; d'après MOSELEY (1876), ils mesurent de 0,17 mm à 0,21 mm de diamètre.

2.3.10. *Cnidocystes*.

MOSELEY (1876) signalait que les cnidocystes ne se trouvaient jamais dans les tentacules mais étaient seulement présents dans l'assise ectodermique périphérique des colonies d'*Heliopora*. En 1896, BOURNE restreint encore cette répartition en prétendant que seul l'ectoderme périphérique entourant la base des tentacules en contient. Nous-mêmes avons toujours rencontré des cnidocystes dans l'entièreté de l'assise ectodermique périphérique et dans les tentacules d'*Heliopora*.

Cependant dans l'assise recouvrant le réseau de solenia ils sont répartis selon un gradient décroissant au fur et à mesure que l'on s'éloigne d'un polype. Le nombre des cnidocystes contenus dans l'ectoderme augmente donc à nouveau quand on se rapproche d'un polype voisin.

Nous avons aussi rencontré quelques cnidoblastes entre des cellules de l'ectoderme tapissant les régions supérieures des parois externes des polypes.

D'après MOSELEY, les cnidocystes de *Heliopora* sont très petits, souvent imperceptibles et mesurent à peu près 0,009 mm dans leur plus grande dimension. Leur forme est ovoïde. Ils contiennent un filament unique, replié en spirale dont l'axe est celui de la cellule. Lorsque le filament est dévaginé, il se place en boucle contre la cellule, laquelle prend alors un aspect réniforme. Il nous a été impossible de préciser avec certitude à quel type de cnidocystes ceux d'*Heliopora* appartiennent, d'autant plus que jamais nous n'avons eu la chance d'en voir dévaginés. Notons toutefois que le filament enroulé est bien visible et ne semble pas porter d'épines.

Pour WEILL, 1934, la description faite par MOSELEY correspond à celle d'atriches, ce type de nématocystes étant d'ailleurs d'après cet auteur caractéristique des quelques Octocoralliaires qui ont été étudiés à ce sujet.

IV. PHYSIOLOGIE

Les polypes épanouis étendent leurs huit tentacules pinnés au-dessus de la surface de la colonie. Comme chez tous les Alcyonaires, un courant d'eau traverse probablement la cavité gastrique, descendant par le siphonoglyphe ventral et remontant le long des bourrelets entéroïdes dorsaux. Ce sont les longs cils du siphonoglyphe battant vers l'intérieur du polype, et ceux des gouttières entéroïdes battant vers le dehors qui seraient responsables de l'intensité et de la direction de ces circulations d'eau. Comme les mésentères dorsaux descendent jusqu'au fond de la cavité gastrique, le courant de sortie part donc au fond de l'estomac. Le déficit d'eau qui en résulte est sans cesse comblé par l'action du siphonoglyphe qui pulse de l'eau dans la cavité gastrique en la déversant au niveau de l'hydrostome.

Cette circulation d'eau peut contribuer aux échanges d'oxygène et de dioxyde de carbone non seulement avec les polypes, mais aussi avec les Zooxanthelles qu'ils contiennent. Ainsi que nous l'avons déjà rapporté dans l'étude de l'endoderme, nous n'eûmes pas l'occasion d'observer le phénomène de la digestion intracellulaire d'éléments absorbés, tels que les produits de digestion extracellulaire de proies vivantes. Cependant, certains des polypes observés se caractérisaient par la présence, dans leur cavité gastrique, de proies (généralement des Copépodes) en cours de digestion extracellulaire. Ce fait, ainsi que l'existence de cellules glandulaires spumeuses et sphéruleuses actinopharyngiennes impliquent l'existence d'une digestion extracellulaire suivie, sans doute, d'une digestion intracellulaire, semblable à celle définie chez les Hydrozoaires. Vu l'absence d'inclusions digestives, il semble que la digestion extracellulaire soit poussée très loin et que les proies soient réduites dans la cavité gastrique en des éléments infimes, invisibles avec les techniques de microscopie optique.

Il n'est pas impossible que, corrélativement à l'absence quasi générale d'inclusions de type digestif, ce soient les algues symbiotiques qui contribuent, dans une large mesure, à la nutrition des Coraux bleus. Ce fait a été signalé et même démontré expérimentalement chez de nombreuses espèces d'Alcyonaires ou de Coraux par divers auteurs, ainsi que le rapporte la revue bibliographique relative à la biologie et à la physiologie des Coraux que récemment YONGE (1963) a faite.

Les Zooxanthellae sont indubitablement une source d'aliments pour le polypier. En culture *in vitro*, elles excrètent des substances mucilagineuses contenant des peptides et de l'acide glycolique dont le taux en carbone représenterait les 50 % du

carbone assimilé au cours de la photosynthèse (ALLEN, 1956). Le passage de carbone 14 de l'algue dans l'endoderme d'une actinie, ainsi que sa dispersion ultérieure dans tout le corps de l'hôte ont été démontrés après dissolution de $^{14}\text{CO}_2$ dans l'eau ambiante (MUSCATINE et HAND, 1958). MUSCATINE, en 1967, a montré que les 40 % du carbone assimilé par les Zoochlorelles du Corail *Pocillopora* (Hexacoralliaires) et du Bivalve *Tridacna* sous forme de CO_2 marqué au carbone 14 sont libérés par elles sous forme de glycérol (excrétion) que l'on retrouve dès lors intégralement dans le cytoplasme des cellules endodermiques hôtes. Cet auteur pense, en outre, que les cellules de l'hôte exercent un contrôle sur la sécrétion du glycérol par les algues.

De travaux en cours, MUSCATINE déduit que des phénomènes identiques se produiraient également chez une grande variété d'Hexactiniaires et chez *Heliopora*.

Les algues symbiotiques jouent également un rôle dans l'excrétion des polypiers (utilisation de dioxyde de carbone, de phosphates et de produits phosphorés, de nitrates, d'ammoniaque,...). Elles permettent donc probablement à ces derniers d'avoir un métabolisme élevé. De même, elles sont une source d'oxygène appréciable pour la colonie.

De par leurs relations avec le métabolisme du calcium et du carbone des polypiers, les Zooxanthellae participent aussi à l'élaboration du squelette calcaire, ainsi que le prouvent de nombreuses expériences (voir notamment GOREAU, 1961).

Suite à l'étude du symbiotisme des Zooxanthellae avec divers Coraux, dont les Alcyonaires, l'uniformité et la similitude des résultats acquis par les auteurs nous permettent de croire que les relations qui existent entre les Zooxanthellae et *Heliopora* ainsi que leur incidence sur sa physiologie sont du même ordre. Toutefois, certains des résultats obtenus par MUSCATINE et ses collaborateurs sont déjà à l'heure actuelle contestés, notamment par TAYLOR (1968).

V. SYMBIOTISME ET PARASITISME

Les Coraux bleus se développent en masses stables parfois très importantes et de forme déterminée. Ils constituent un biotope particulier dont les conditions écologiques présentent une série de facteurs caractéristiques (substrat calcaire, crevasses et abris divers, substances excrétées et sécrétées, protection due aux nématocystes recouvrant le polypier,...). Il en résulte une flore et une faunule associées, symbiotiques, parasitiques ou commensales, dont les Polychètes se révèlent être, outre les Zooxanthellae, les représentants les plus répandus au sein même du polypier.

I. ZOOXANTHELLES.

Les Zooxanthelles symbiotiques sont toujours logées dans les cellules endodermiques du polypier d'*Heliopora*. Dans les régions superficielles des différentes parties de la colonie, on les retrouve presque dans chacune des cellules du tissu, à raison d'une par cellule (photos 1 pl. V, 2 pl. VIII ; fig. 1). Elles deviennent rapidement moins nombreuses au fur et à mesure que l'on gagne les parties profondes du polypier (photo 2 pl. VIII ; fig. 1).

Ces algues, de forme sphérique, possèdent un cytoplasme frangé d'un halo plus clair et peu dense ; généralement il a une structure assez uniforme, parfois pourtant un peu granuleuse. Son noyau plus ou moins ovale est excentrique et très colorable ; il est toujours flanqué d'un ou deux corps circulaires réfringents, de taille relativement variable. Le nucléole n'est pas toujours visible (photo 2 pl. V).

De nombreuses souches de ces algues symbiotiques cultivées *in vitro* se développent sous la forme de zoospore gymnodinoïde possédant les deux flagelles caractéristiques des Dinoflagellés (KAWAGUTI, 1944).

Chez les Scyphozoaires et les Actiniaires, il s'agit de *Symbiodinium* (= *Gymnodinium*) *microadriaticum* (FREUDENTHAL, 1962). Pour YONGE, 1963, il s'agirait de la même espèce, ou d'espèces voisines possédant un cycle biologique identique, qui seraient distribuées parmi tous les Coraux hermatypiques.

2. VERS POLYCHÈTES PARASITES.

La surface de certaines digitations de colonies d'*Heliopora* est criblée de nombreux orifices circulaires correspondant à un tube sécrété par un Polychète sédentaire tubicole. Ces tubes s'enfoncent perpendiculairement à la surface de la colonie,

ils ont donc une course parallèle à celle des tubes coenchymateux voisins. Le ver qui creuse ainsi le squelette calcaire et y sécrète un tube de scléroprotéines est un Spioniforme de la famille des Spionidae caractérisé par la présence de deux longs tentacules. Il s'agit probablement d'un *Leucodora*. L'existence de ce Spionidae parasite a été signalée par les divers auteurs ayant examiné des colonies d'*Heliopora*. SAVILLE-KENT cependant croyait voir en ces vers des polypes étendus d'*Heliopora*, ce qui l'amena à considérer que les Coraux bleus sont construits par des colonies de vers tubicoles.

D'autres espèces de Vers Polychètes non tubicoles se rencontrent plus volontiers dans les extrémités des digitations du Corail bleu. Ces Vers étaient réfugiés dans une logette au sein du calcaire, dont l'orifice externe est colmaté par une touffe d'algues filamenteuses. Ils sont actuellement à l'étude chez des spécialistes de Polychètes tropicaux.

VI. SQUELETTE

1. DESCRIPTION.

La première description du squelette d'*Heliopora* date de MILNE EDWARDS (1857), elle a été reprise par MOSELEY en 1876, et par BOURNE en 1896. Débarrassé de la masse vivante, le squelette d'*Heliopora* apparaît constitué d'une masse calcaire, criblée de 2 types de cavités. Les plus grandes d'entre elles (diamètre de plus ou moins 1 mm) abritent la base des polypes, les autres beaucoup moins profondes et plus étroites (plus ou moins 1/4 mm) logent les canaux coenenchymateux centripètes (photo pl. X). Tous ces canaux s'orientent vers la base de la colonie. Ils plongent d'abord perpendiculairement par rapport à la surface de la digitation où ils s'ouvrent puis s'incurvent et se dirigent alors verticalement pour acquérir une disposition parallèle à l'axe longitudinal de la digitation (fig. 7 et 8 ; photo pl. X).

En coupe longitudinale on remarque que tous les tubes sont recoupés sur l'entièreté de leur longueur par des planchers calcaires successifs, distants de 2 à 3 mm environ (fig. 7 et 8).

La partie terminale des gros tubes, ouverte à l'extérieur, est constituée par une niche cupuliforme ou calice, peu profonde, qui abrite la cavité gastrique des polypes (fig. 7 et 8 ; photo pl. X). Ce calice est cloisonné, présentant des pseudoseptes. Ceux-ci sont au nombre de 12 pour MILNE EDWARDS (1857), de 11 à 16 pour MOSELEY (1876), de 8 à 15 suivant l'état de développement du calice d'après BOURNE (1896). Pour 88 calices observés (photo pl. X), nous avons trouvé la répartition des pseudoseptes qui suit :

<i>Nombre de pseudoseptes</i>	12	13	14	15	16	17
<i>Nombre d'individus</i>	1	6	22	30	22	7

Les calices des colonies récoltées aux îles Seychelles présentent donc un nombre assez élevé de pseudoseptes oscillant entre 14 et 16.

La structure fine du squelette d'*Heliopora* est composée, d'après MOSELEY (1876), d'une matière calcaire réfringente qui serait mi-cristalline, mi-fibreuse. D'après cet auteur, on distingue, en coupe transversale, des systèmes de fibres

radiaires, issues d'axes centraux. Ces fibres radiaires divergent distalement, l'ensemble prenant la forme d'un Y. Les tubes coenenchymateux seraient formés par l'union des bras divergents des Y de divers systèmes radiaires. BOURNE (1896) fait appel à des structures quasi similaires tout en réfutant l'existence d'un axe central.

Pour cet auteur, les parois des tubes coenenchymateux sont constituées par des structures lamellaires très aplaties. En coupe transversale, ces lamelles apparaissent construites par des trabécules soudées 3 par 3 pour former des Y (fig. 9a).

Les bras des figures triradiées ainsi constituées s'unissent avec les bras de plusieurs figures triradiées adjacentes (généralement 5) formant ainsi un réseau quasi régulièrement hexagonal (fig. 9). L'origine des éléments calcaires du squelette se trouverait, d'après BOURNE, dans la couche de calicoblastes recouvrant toute la surface externe des tubes et calices.

Lors de son étude plus générale sur la formation du squelette des Anthozoaires, BOURNE (1899) remarque que les trabécules constituant le squelette d'*Heliopora* s'édifient suivant un mode de croissance et de cristallisation sphérolitique. Un tel mode de croissance est actuellement reconnu également pour la plupart des Hexacoralliaires et chez les *Millepora* (BRYAN et HILL, 1941).

La photographie pl. XI nous montre l'aspect d'une digitation d'*Heliopora* polie et observée au microscope métallurgique, on y distingue des structures lamellaires constituant par leur ensemble les travées calcaires du squelette.

De par la présence du dernier plancher formé au sein d'un tube ou d'un calice, les tissus vivants sont coupés de toute communication directe avec l'extérieur. Les tissus ainsi isolés ne meurent pas pour autant, les calicoblastes manifestent encore une activité. Ils provoquent des dépôts secondaires de calcaire sur la paroi des tubes et calices dont la lumière se rétrécit de plus en plus au cours du temps et finit par endroits par s'oblitérer complètement (fig. 9d).

2. MODE DE CROISSANCE.

Le développement des colonies se fait, d'après MOSELEY (1876), comme suit :

Un calice original A croît en hauteur et forme dans son axe des chambres successives A', A'', A''', A''''', par développement de planchers à l'intérieur du tube formé.

Latéralement, se construit une série de nouvelles chambres latérales 1, 2, 3 qui s'allongent en tubes et se divisent également en compartiments (1', 1'', 1''') de la même manière que le calice original et donnent à leur tour de nouvelles chambres latérales (fig. 7).

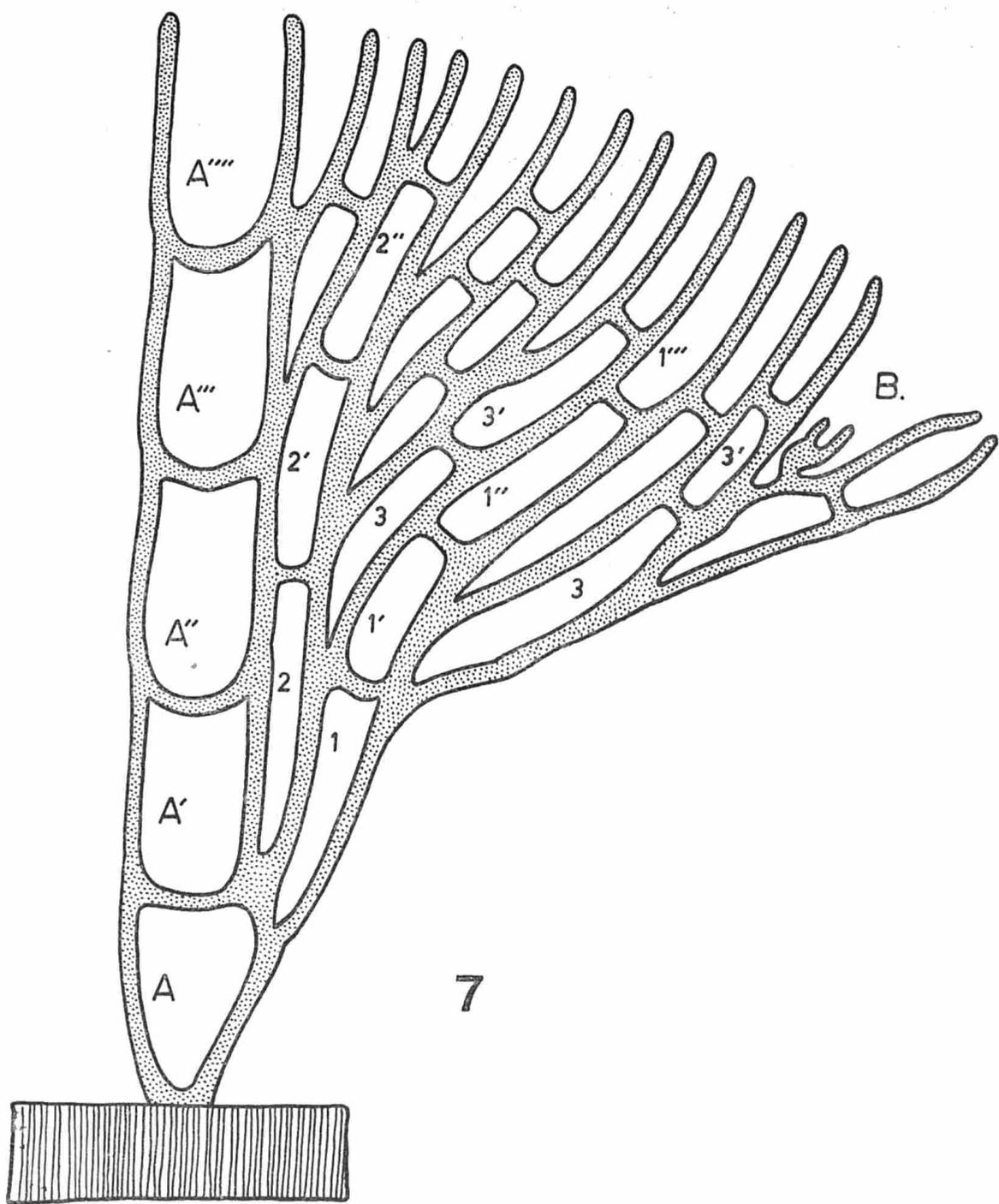
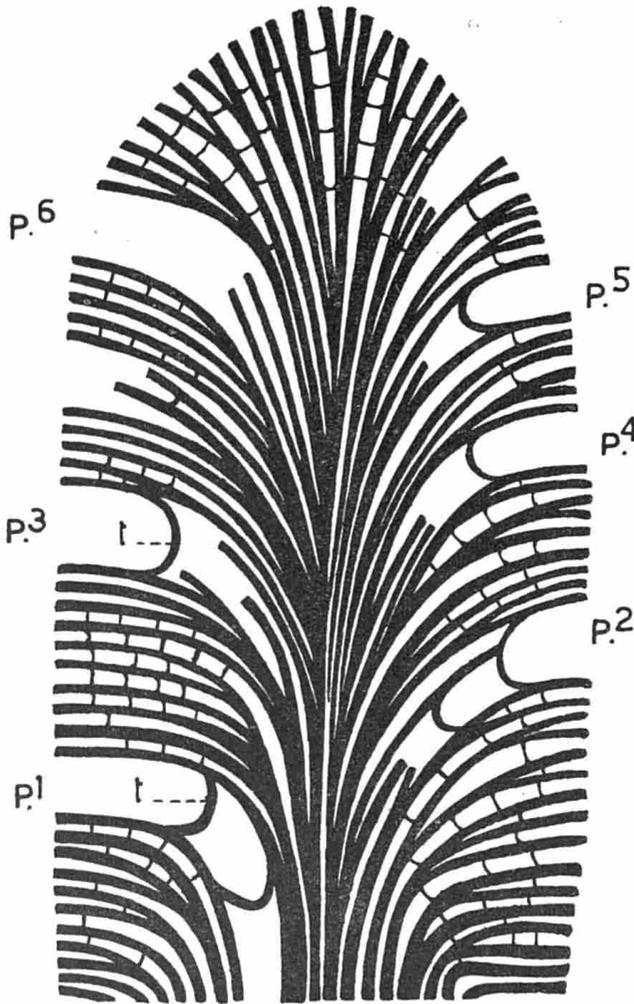


Fig. 7. — Schéma représentant la croissance d'une colonie d'*Heliopora coerulea* (d'après MOSELEY, 1876).

A : calice originel. — A', A'' : chambres formées l'une à la suite de l'autre dans l'axe de A. — 1,2,3 : chambres latérales apparues successivement. — B. : formation d'un nouveau calice.

La formation d'un nouveau calice (B) se réalise par le développement plus rapide d'une série de tubes entourant une ébauche coenenchymateuse courte et centrale. Seules les parties externes de la paroi des tubes à croissance rapide se différencient et ainsi se constitue une large cavité circulaire dont le fond est occupé par le petit tube original (fig. 7).



8

Fig. 8. — Diagramme montrant le mode de croissance et l'architecture d'*Heliopora coerulea* PALLAS (d'après BOURNE, 1896).

P.¹ : polype mère à partir duquel la colonie s'est développée. — P.², P.³, etc. : polypes filles successivement formés. — t : tabulae ou planchers.

BOURNE (1896) confirme et précise le rôle des canaux coenenchymateux dans la constitution des calices. Pour cet auteur, le calice d'un polype d'*Heliopora* s'étendrait sur une surface squelettique recouvrant l'extrémité supérieure de 19 canaux hexa-

gonaux contigus correspondant aux tubes coenenchymateux centripètes dont le développement serait partiellement arrêté (fig. 9). Les 7 canaux centraux, disposés en hexagones, sont tronqués ; les 12 périphériques ne croissent plus qu'au niveau des parois externes contribuant ainsi à l'édification des bords du calice. Ces derniers présentent des crêtes (cloisons = pseudoseptes) au nombre de 12 (fig. 9) qui ne sont autre chose que la paroi saillante et commune de 2 canaux périphériques adjacents. BOURNE réfute toutefois la théorie de croissance proposée par MOSELEY, car, dans « aucune colonie », il ne « trouve la trace d'un tel polype apical et central ».

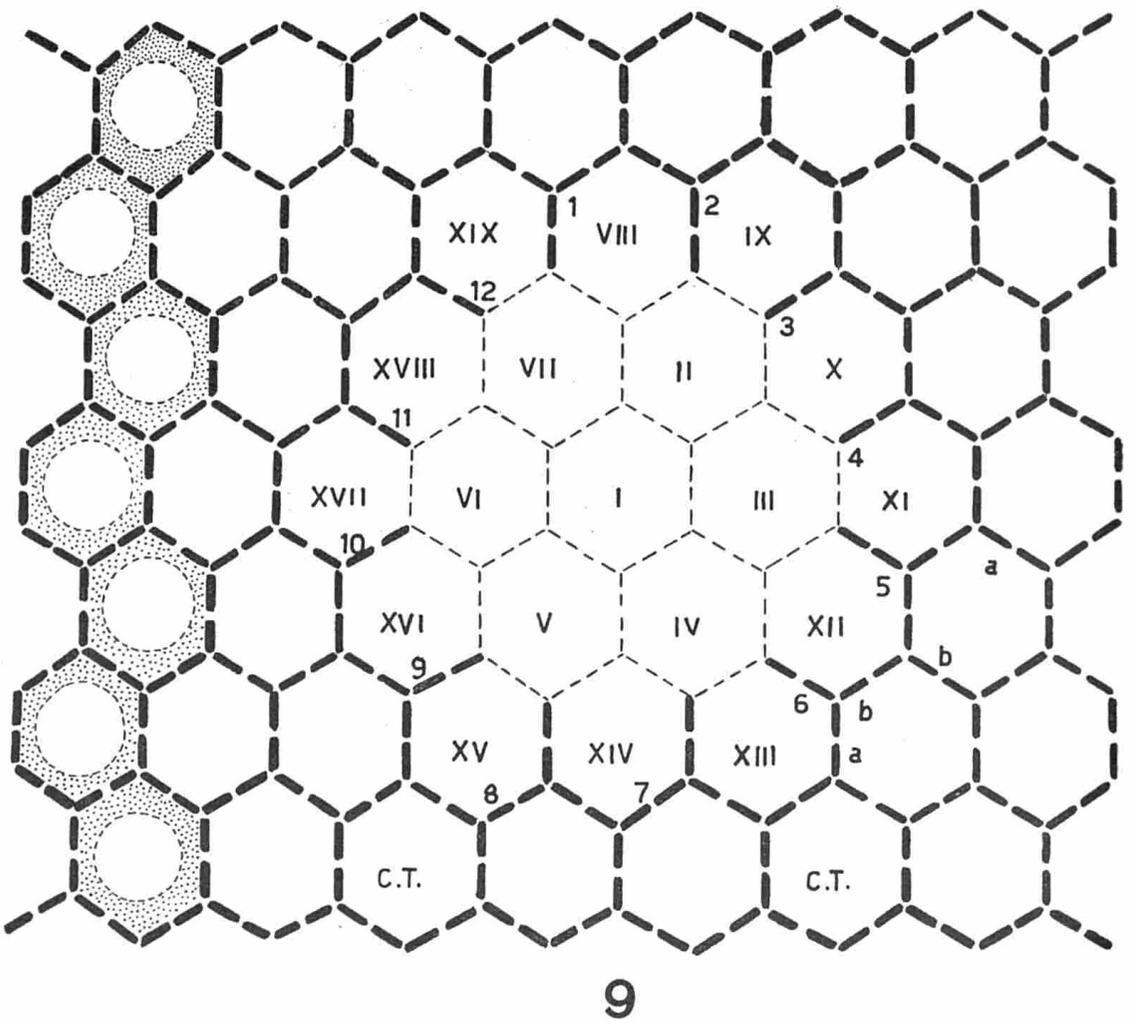


Fig. 9. — Schéma expliquant la formation d'un calice d'*Heliopora coerulea* (d'après BOURNE, 1896).
a : point d'union entre 3 lamelles calcaires formant une figure triradiée. — b : point de suture rejoignant les bras de deux figures triradiées adjacentes. — C.T. : tubes coenenchymateux. — d : dépôts secondaires dans les tubes coenenchymateux. — 1 à 12 : pseudoseptes. — I à XIX : tubes coenenchymateux.

Pour la remplacer, il propose que la colonie se développe à partir d'un polype original issu de l'œuf, et dont la région basilaire produirait des stolons (diverticules remplis d'endoderme en relation avec le coelenteron). Ces stolons croissent, s'anastomosent et donnent naissance à des excroissances verticales : les premiers caecums ou tubes coenenchymateux. Ceux-ci se multiplient à leur tour ; cette croissance a pour résultat que le nombre de tubes coenenchymateux augmente constamment dans la région supérieure de la colonie. Toutefois, au fur et à mesure de leur formation, ces tubes sont repoussés d'un côté et de l'autre de l'axe vertical de la colonie par les nouveaux tubes qui se constituent et prennent une disposition horizontale (fig. 8).

C'est au sein de ces derniers tubes coenenchymateux que se différencient, suivant les processus décrits plus haut, les calices des polypes néoformés (fig. 8).

3. NATURE DES COMPOSANTS INORGANIQUES DU SQUELETTE.

Les Octocoralliaires ont un squelette dont les spicules sont généralement constitués de carbonate de calcium sous la forme de calcite. Le squelette massif d'*Heliopora* fait toutefois exception, et est décrit comme étant édifié par la forme métastable d'aragonite.

Ceci, d'après l'étude des caractères optiques, les essais fondés sur la stabilité et la densité, les propriétés de clivages et les réactions chimiques de MEIGEN (voir notamment BOURNE, 1899 ; KELLY, 1901 ; MEIGEN, 1901, 1902, 1903 ; CLARKE et WHEELER, 1922). *Heliopora* serait donc plus proche par ce caractère des Hexacoralliaires et des Hydrocoralliaires que des autres Octocoralliaires. Cette particularité nous a amené à vérifier la nature et la composition de la masse cristalline du squelette d'*Heliopora* à l'aide de techniques modernes plus précises et rigoureuses.

3.1. Matériel et méthodes.

3.1.1. Préparation du matériel.

Des digitations de squelette d'*Heliopora* ont été broyées en vue de leur étude à l'aide de la diffraction des rayons X (méthode des poudres et fluorescence).

D'autres digitations ont été sectionnées puis polies, d'abord grossièrement avec du carbure de silicium, ensuite plus finement avec de la pâte diamantée. Ces deux substances sont utilisées afin d'éviter toute contamination métallique. Ces échantillons destinés à l'analyse à la sonde de Castaing ont été ombrés sous vide soit à l'or, soit au cuivre.

3.1.2. Méthodes expérimentales.

3.1.2.1. Etudes aux rayons X.

A. Méthode des poudres de Debye-Scherrer.

- a) Méthode photographique : anticathode de Cu, filtre de Ni, camera Debye-Scherrer, diamètre 57,5 mm.
- b) Méthode par diffractométrie. Mesure précise des raies de diffraction par goniomètre et compteurs de photons X.

B. Etude par fluorescence X.

Analyse du rayonnement de fluorescence émis par des échantillons irradiés par un faisceau de rayons X primaires.

3.1.2.2. Etude à la sonde de Castaing.

Captage, amplification et enregistrement sélectif des rayonnements X émis par les atomes de l'échantillon lors du bombardement électronique de la surface polie de l'échantillon.

3.1.2.3. Analyse microquantitative du fer.

Méthode au thiocyanate qui donne avec les ions Fe^{+++} en milieu acide des complexes thiocyanés colorés tels que Fe SCN^{++} (dissolution préalable de la poudre dans HCl 6 M, suivie d'une oxydation par H_2O_2 , limite de sensibilité : 0,25 γ de fer).

3.2. Résultats.

3.2.1. Etudes aux rayons X.

A. Les diagrammes de diffraction des rayons X obtenus par la méthode des poudres de Debye-Scherrer (méthode photométrique ou par diffractométrie) à partir des squelettes d'*Heliopora* convenablement pulvérisés sont identiques à ceux obtenus à partir d'aragonite de référence, ainsi qu'à ceux décrits dans les tables A.S.T.M. (pl. XII).

B. Le spectre de fluorescence émis par les squelettes analysés au spectromètre à rayons X montre les raies correspondant respectivement au calcium, au strontium, au chrome (inhérent à l'appareil), au chlore (traces) et au fer (traces).

3.2.2. Etude à la sonde de Castaing.

Des surfaces polies de fragments de squelette d'*Heliopora* ont été examinées à l'aide d'une sonde de Castaing et les atomes suivants ont été recherchés : Mg, Si,

Cl, Ca, V, Cr, Mn, Fe, Co, Cu et Mo. Seuls les atomes de Ca ont pu être détectés uniformément à la surface du squelette poli. Des atomes de fer ont été trouvés à deux reprises.

Nous voyons donc que sont associés au calcium du squelette d'*Heliopora*, du strontium, du chlore (résiduel de l'eau de mer) et du fer (probablement dû à la présence d'oxydes de fer provenant de l'eau de mer). Ces deux derniers atomes sont présents à l'état de traces. Au cours de leur étude sur les constituants inorganiques des Invertébrés marins, CLARKE et WHEELER (1922) mirent également en évidence chez *Heliopora* 0,07 % d'oxyde de fer et d'aluminium ainsi d'ailleurs que de la silice, 0,15 % (SiO_2) et du carbonate de magnésium, 0,35 %. Toutefois ces auteurs considèrent que ces trois substances correspondraient à des impuretés amenées par l'eau de mer imprégnant leurs échantillons.

Rappelons qu'en ce qui concerne la silice et le magnésium, ces atomes n'ont pu être mis en évidence par l'examen à la sonde de Castaing.

Les sels de calcium sont, nous l'avons vu, principalement représentés par de l'aragonite à laquelle pourrait s'ajouter d'après CLARKE et WHEELER (1922) du sulfate de calcium (0,50 %).

La présence de strontium ne doit guère nous étonner car ce sel, dont la réactivité est semblable à celle du calcium, est présent à l'état dissous dans l'eau de mer. Seule sa dissociation ionique et sa solubilité sont différentes de celles du calcium. Dans le milieu marin, le strontium et le calcium se retrouvent tous deux dans les mêmes cycles biochimiques. Nous savons, par ailleurs, que les propriétés minéralogiques du carbonate de calcium semblent être en étroite relation avec la concentration des sels de strontium.

En effet, de nombreuses hypothèses ont été avancées selon lesquelles le carbonate de calcium se cristallise, lorsque la teneur en strontium est élevée, sous la forme rhombique d'aragonite, tandis que, chez les formes ne contenant que peu de strontium, le carbonate de calcium se trouve à l'état de calcite (rhomboédrique).

3.2.3. Analyse microquantitative du fer.

Les techniques de fluorescence de la sonde de Castaing nous ont révélé des traces de Fe. Rappelons que la présence de cet ion a été décrite comme existant d'une manière constante et quantitativement importante dans le squelette d'*Heliopora* par RANSON et DURIVALT (1937) et TIXIER-DURIVALT (1940).

Ces auteurs ayant même avancé l'hypothèse selon laquelle il existerait une relation directe entre la pigmentation bleue d'*Heliopora* et la présence constante de fer (voir chap. VI, 4).

Les méthodes que nous avons employées, bien qu'extrêmement précises, ne sont pas quantitatives. Pour cette raison, nous avons procédé à une analyse minérale microquantitative du fer nous permettant de mettre en évidence des traces, même infimes, de ce composé.

La réaction au thiocyanate d'ammonium, que nous avons appliquée sur 50 g de poudre de squelette, est négative. La limite de sensibilité de cette méthode est de $0,25 \gamma$, soit $2,5 \cdot 10^{-7}$ g de fer. Nous pouvons donc considérer que les traces de fer révélées par la méthode de la fluorescence, ainsi que par la sonde de Castaing représentent des quantités inférieures à $0,25 \gamma$ pour 50 g de squelette analysé et ne peuvent dès lors être responsables de la pigmentation du squelette d'*Heliopora coerulea*.

4. NATURE DES COMPOSANTS ORGANIQUES DU SQUELETTE.

4.1. Préparation des extraits.

Une colonie d'*Heliopora* séchée, non fixée, a été finement broyée. 720 g de la poudre ainsi obtenue, extraits exhaustivement au chlorure de méthylène, ont fourni, après évaporation sous vide, un extrait total (extrait A) non coloré de 1,914 g, soit 0,27 % du poids total de la colonie.

La poudre déjà extraite au chlorure de méthylène a été ensuite extraite au méthanol sec (absolu). La solution obtenue est de couleur vert-jaune (extrait B). La poudre, déjà deux fois extraite, a alors été attaquée par l'acide chlorhydrique, selon le procédé décrit par TIXIER (1945). Le colorant est recueilli d'après le mode expérimental mis au point par cet auteur (extrait C).

4.2. Analyse des extraits.

4.2.1. Extrait A.

L'extrait A a été chromatographié sur une colonne de silicagel Merck (activité I). Le liquide d'élution est une solution à gradient de concentration éther de pétrole-benzène et benzène-éther. 72 fractions ont été recueillies à la base de la colonne. Afin de se rendre compte du degré de pureté des fractions, chacune d'entre elles a été examinée par chromatographie sur plaque (silicagel C) éluée par des mélanges benzène-acétate d'éthyle, et révélée par le réactif sulfate cérique-acide sulfurique, suivi de chauffage à 110°C . A la suite de l'examen chromatographique des fractions, nous avons réuni les fractions 1 à 5, 9 à 12, 15 à 18 et 21 à 27.

L'analyse des substances contenues dans les fractions groupées a été réalisée par :

- spectre de masse (spectromètre de masse Hitashi et spectromètre Atlas) ;
- spectres infra-rouges (appareil Perkin-Elmer) ;
- spectres ultra-violet (appareil Perkin-Elmer) ;
- spectres de résonance nucléaire magnétique (appareil Variant A-60).

Les points de fusion des fractions cristallisées sont relevés, non corrigés, au microscope Köfler en lumière polarisée. Les fractions 1 à 5 se comportent, en spectroscopie, comme des phospholipides divers mélangés. Leur étude n'a pas été approfondie.

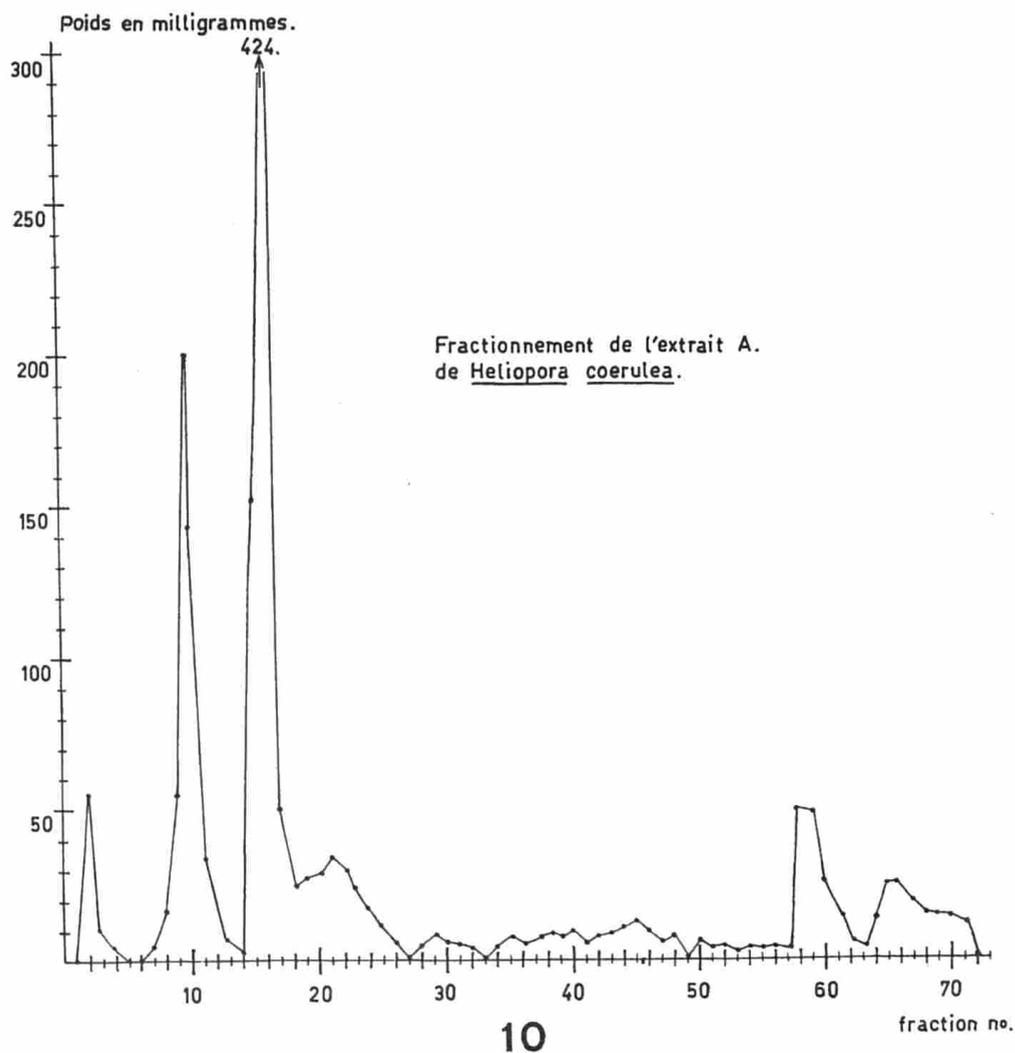


Fig. 10. — Graphique représentant les fractions de l'extrait A d'*Heliopora coerulea* recueillies chronologiquement à la sortie de la colonne à chromatographe.

Les fractions 9 à 12, recristallisées deux fois dans un mélange de chlorure de méthylène/méthanol, puis une fois dans un mélange de chlorure de méthylène/acétone, donnent 221 mg de cristaux blancs dont le point de fusion se situe entre 49,5 et 50,5 °C.

Le spectre infra-rouge et le spectre de résonance nucléaire magnétique indiquent qu'il s'agit de composé(s) du type ester d'acides gras. Le spectre de masse révèle qu'il s'agit d'un mélange. Afin de préciser la nature de ce mélange d'esters, nous

les avons saponifiés dans une solution méthanolique de NaOH à 0,5 %. La fraction acide des esters a ensuite été méthylée par une solution étherée de diazométhane. Il résulte, de ces manipulations, un mélange d'esters méthyliques correspondant aux acides gras des esters obtenus par cristallisation des fractions 1 à 5. Le spectre de masse de ces esters méthyliques indique que les fractions 9 à 12 sont constituées d'un mélange d'environ 3,5 % de myrisate, 83 % de palmitate, 12 % de stéarate et 1,5 % d'arachidate. L'alcool qui estérifie ces acides gras est probablement de l'alcool n-heptadécadiénique, alcool à nombre impair de carbone, extrêmement rare dans la nature.

Les fractions 15 à 18, rechromatographiées sur colonne et éluées par un gradient de concentration éther de pétrole-benzène, puis benzène-éther ont donné une nouvelle fraction pure lors de l'examen sur chromatoplaques. Cette fraction, cristallisée dans un mélange de chlorure de méthylène-méthanol, donne 174 mg de cristaux fondant entre 60 et 61,5 °C. L'ensemble des spectres montre qu'il s'agit probablement d'un triglycéride.

Les fractions 21 à 27, rechromatographiées sur colonne (même méthode que pour les fractions 15 à 18), fournissent une nouvelle fraction importante, qui, recristallisée dans le méthanol, fond entre 139 et 145 °C. Les divers spectres réalisés sur cette fraction indiquent qu'elle contient des stérols, parmi lesquels 6 sont déterminables avec plus ou moins de précision (7,5 % de 23-déhydrocholestérol, 26,5 % de cholestérol, 32 % de 24-méthylènecholestérol, 12,5 % de campestérol, 12,5 % de pori-férastérol, 3,5 % de -sitostérol) et un stérol inconnu (5,5 %) qui pourrait être un méthyl-sitostérol ou un lanostérol.

Une analyse des substances organiques obtenues du squelette d'*Acropora cavi-cornus* et *Mancina areolata* (Hexacoralliaires) ainsi que de certains *Gorgonacea* (Octocoralliaires) par BERGMANN et LESTER (1940) montre la présence de cétyl palmate, de stérols, d'alcools non stéroïdes, d'hydrocarbures à faible point de fusion, de faibles quantités de cétones et, dans le squelette de *Mancina*, de cholestérol.

Il existe une certaine similitude entre ces résultats et ceux obtenus à partir d'*Heliopora*. Soulignons toutefois que, dans les deux cas, il s'agit d'extraits de colonie entière, partie vivante comprise.

Chez *Pocillopora* (Hexacoralliaires), WAINWRIGHT (1962-1963) a démontré que la majeure partie des composés organiques était représentée par un réseau fibrillaire de chitine dans un état remarquable de pureté. Ce même auteur (WAINWRIGHT, 1963) émet de plus l'hypothèse que les groupements amides de la molécule de chitine seraient responsables des potentialités de calcification de certains substrats organiques.

On sait par ailleurs que la nature même de la trame organique ou protéinique des structures calcifiées est d'une grande importance dans les phénomènes de calcification, car elle fournit des séquences spécifiques qui se comportent comme des sites de nucléation de la substance minérale.

Nous avons, pour ces raisons, été amenés à vérifier si dans le squelette d'*Heliopora* on ne trouvait pas de structures comparables au réseau chitineux ou à une trame protéinique. Aucune trace d'éléments comparables n'ayant pu être mise en évidence par les études histologiques, nous avons décalcifié des fragments de colonies selon la technique décrite précédemment et étudié le contenu du liquide déminéralisant. L'examen de ce dernier, préalablement traité par du NaOH 10 % afin d'en éliminer la majeure partie des débris tissulaires, nous a effectivement révélé la présence de filaments assez abondants, indépendants les uns des autres, d'une épaisseur de 0,5 à plusieurs μ .

Différents tests, résumés dans le tableau ci-dessous, ont été envisagés dans le but de préciser la nature de ces filaments :

1. NaOH 10 %	insoluble
2. Réactif de Schweitzer (oxyde de cuivre ammoniacal)	insoluble
3. Lugol + acide sulfurique à 33 %'	brun
4. Diaphanol + chlorure de zinc iodé (réaction de Schulze) .	violet
5. NaOH 10 % + P.A.S.	rose

L'ensemble de ces tests nous permet d'éliminer la nature cellulosique des filaments (tests 2, 3 et 5) et nous montre qu'il y a de très fortes présomptions pour que leur nature soit chitineuse (test 4). De plus amples observations seraient nécessaires pour connaître la disposition de ces fibrilles au sein du squelette et leur rôle éventuel.

4.2.2. *Extrait B.*

Cet extrait coloré en jaune-vert est dû à l'extraction alcoolique des pigments photosynthétiques des algues Zooxanthelles contenues dans la colonie.

4.2.3. *Extrait C* (pigment bleu du Corail).

4.2.3.1. Bibliographie.

En 1846, SILLIMAN, au cours d'analyses variées réalisées sur différents Coraux, aborde l'étude du pigment d'*Heliopora*. Il lui suppose une origine organique.

MOSELEY (1887) fait macérer le polypier dans de la potasse en ébullition et observe que sa couleur ne s'altère pas. Il décalcifie alors un fragment de colonie avec de l'acide chlorhydrique. Il provoque ainsi la libération de la « matière colo-

rante » qui, attachée à des lambeaux de tissus sous la forme de petits globules, colore la solution en bleu intense. Cet auteur récupère alors la « substance colorante » sur le papier filtre et recueille un filtrat verdâtre. Le colorant ainsi obtenu est ensuite partiellement dissous dans de l'alcool qui se colore en un bleu intense semblable à celui d'une solution de sulfate de cuivre. Cette solution alcoolique préparée par MOSELEY donne un spectre dans lequel les violets, rouges et jaunes sont totalement absorbés et les verts et bleus, partiellement transmis.

MOSELEY signale que de la potasse ou de l'ammoniaque ajoutée à la solution alcoolique lui donne une couleur gris sale et provoque la formation d'un précipité flocculant. La couleur originale réapparaît si l'on acidifie la solution. MOSELEY mentionne qu'en 1846, DANA a établi l'origine organique du pigment d'*Heliopora*, extrait par immersion du Corail dans de l'acide nitrique.

BOURNE (1896) isole le résidu pigmenté suivant le protocole de MOSELEY. Le produit obtenu est, après lavage à l'eau distillée et séchage, insoluble dans l'éther, l'alcool et le sulfure de carbone, mais est par contre totalement soluble dans des solutions faibles d'ammoniaque et de potasse caustique.

Cette solution a alors une couleur verte qui devient jaune après une exposition prolongée à la lumière solaire.

LIVERSIDGE (1899) approfondit l'étude du pigment. Il en analyse les cendres et remarque qu'il y trouve toujours du fer, de l'« oxyde phosphorique », du calcaire et de la magnésie (= magnesia). Il réalise et décrit très minutieusement de nombreuses réactions du polypier vis-à-vis de toute une série de solvants organiques et inorganiques (voir tabl. p. 61).

Cet auteur compare aussi les propriétés du pigment brut avec celles de l'indigo vis-à-vis des solvants variés. Il fait également la réaction à la flamme et le spectre de l'indigo dans de l'acide acétique, et en compare les résultats avec ceux d'une solution de Corail bleu dans de l'acide acétique glacial, dans de l'acide formique et de l'acide lactique.

LIVERSIDGE ne tire malheureusement aucune conclusion de ses nombreuses et patientes expériences.

Beaucoup plus tard, en 1937, RANSON et DURIVALT, puis TIXIER-DURIVALT (1940) expliquent qu'aucune des réactions typiques, globales ou microchimiques des caroténoïdes appliquées au pigment d'*Heliopora* ne se montre positive. Par contre, toutes les réactions du fer réalisées sur le « liquide bleu de Prusse » obtenu par extraction à l'alcool chlorhydrique du pigment d'*Heliopora* se sont avérées positives. Ils avancent donc une hypothèse suivant laquelle le pigment résulterait d'une combinaison organo-calcaire du polypier avec le fer et proposent une relation directe entre la pigmentation et la présence constante du fer dans les formations squelettiques de ces Alcyonaires.

Liste de solubilité du pigment brut dans divers solvants

(d'après LIVERSIDGE, 1899)

Alcool méthylique	(—)	Octylène	(—) oléofines
Alcool éthylique hydraté	(—)	Huile d'Eucalyptus	(+)
Alcool éthylique absolu	(+)	Térébentine	(—)
Alcool amylique froid	(—)	Acide nitrique	(+)
Alcool amylique chaud	(+)	Acide chlorhydrique	(—)
Acétate d'amyle	(—)	Acide sulfurique dilué	(—)
Ether	(—)	Acide sulfurique concentré	(+)
Acétate d'éthyle	(—)	Acide formique	(+)
Chloroforme	(—)	Acide propionique froid	(±) légèrement
Anhydride acétique	(—)	Acide propionique chaud	(+)
Acide acétique	(+)	Acide propionitrile	(—)
Acide dichloracétique bouillant	(+)	Acide butirique froid	(—)
Acide monobromacétique	(+)	Acide butirique chaud	(+)
Méthylsalisilate	(—)	Acide isobutirique froid	(—)
Aldéhyde	(±)	Acide isobutirique chaud	(+)
Paraldéhyde	(±)	Acide heptoïque	(—)
Acétone	(±)	Acide caprilique	(—)
Glycol	(—)	Acide nonylique	(—)
Glycérol	(+)	Acide lactique	(±)
Dichlorhydrine	(+)	Acide glycolique	(+)
Kérosène	(—)	Acide oléique	(—)
Naphte	(—)	Acide tartrique bouillant	(+)
Paraffine pure	(—)	Acide oxalique	(—)
Caprilène	(—) oléofines	Acide citrique bouillant	(+)

En 1942 et 1943, TIXIER et TIXIER-DURIVALT publient les premiers résultats d'un travail que TIXIER publiera complètement en 1945. Ce dernier analyse très minutieusement le « pigment brut » obtenu après destruction du polypier à l'aide d'acide chlorhydrique ainsi que l'« ester méthylique » résultat du traitement du polypier ou du pigment brut par de l'acide méthylique chlorhydrique. Pour les deux types de produits colorés obtenus (pigment brut et ester méthylique du pigment), il met en évidence la teneur en azote et la solubilité dans différents solvants organiques, bases et acides. Il en fait également une étude spectrale, très détaillée. De l'ensemble de ces travaux il conclut que le « pigment brut » présente les principales propriétés des pigments biliaires sans cependant être soluble dans les solvants des bilirubinoïdes. Il révèle en outre que l'ester méthylique du pigment présente beaucoup d'analogies avec l'ester correspondant de la biliverdine, sans pour autant présenter les mêmes propriétés chromatographiques.

TIXIER propose dès lors d'appeler le pigment d'*Heliopora* l'helioporobiline puisqu'il ne peut être assimilé à aucun bilirubinoïde actuellement connu.

4.2.3.2. Résultats originaux.

L'extrait C, contenant le colorant bleu, a été étudié par l'un de nous et divers spécialistes des pigments naturels (voir RÜDIGER *et al.*, 1968).

Les résultats obtenus montrent que le pigment du Corail bleu *Heliopora coerulea* est composé principalement par de la biliverdine IX α . Celle-ci est accompagnée de pigments secondaires qui sont probablement des produits d'oxydation (autoxydation ?) de ce dernier. Le nom de « helioporobiline » proposé par TIXIER (1945) pour le colorant bleu d'*Heliopora* semble donc superflu.

TIXIER (1945) avait d'ailleurs souligné l'analogie qui existait entre l'ester méthylique (pigments secondaires) du pigment d'*Heliopora* et l'ester correspondant de la biliverdine. Rappelons que, si les pigments biliaries sont largement connus chez les animaux supérieurs comme produits de déchets des colorants sanguins, il n'en est pas de même chez les organismes inférieurs (voir FOX et VERVERS, 1960).

Toutefois la biliverdine a déjà été décrite chez deux Actiniaires : dans l'ectoderme d'*Actinia equina* par MACMUNN (1885) et dans les parties vertes de *Tealia felina* par FOX et PANTIN (1944).

De plus LEDERER *et al.* (1940) montrèrent l'existence de « calliactine », substance également proche des pigments biliaries, chez *Calliactis parasitica* (Actiniaire).

VII. ÉCOLOGIE

I. ZONATION.

Les facteurs écologiques conditionnant le développement des Coraux au sein d'un récif sont : la profondeur, la turbulence de l'eau, la situation au vent (windward) ou sous le vent (leeward), la température et la lumière. La grande variété de combinaisons que peuvent présenter ces divers facteurs explique l'absence de similitude des transects étudiés au travers de différentes régions coralligènes ; aussi une description détaillée de la zonation des récifs coralliaires n'est valable que localement (WELLS, 1954). Cependant certaines similitudes apparaissent dans la structure de la zonation des récifs.

CLOUD (1952) trouve à Onotoa, à Tarawa et à Butaritari que la partie supérieure des récifs était construite principalement d'abord par *Heliopora* et ensuite par des Coraux Scléractiniaires. Il pense que les observations faites par DAVID et SWEET (1904) à Funafuti (dans les Ellice) indiquent qu'il peut en être de même pour l'entière des îles Gilbert et Ellice (Archipel de Polynésie).

En revoyant les études faites sur des « récifs au vent » répartis à Aua, dans les Admiralties, à Bikini et Arno dans les Marshall, à Funafuti dans les Ellice et à Rotuma au nord des Fidji, WELLS (1954) trouve une similitude dans la structure et la zonation des récifs de coraux (voir fig. 11).

A Bikini, dans la zone des cuvettes (Tidepools), *Heliopora* se développe sous la forme de colonies compactes et de microatolls de 10 à 20 pieds de diamètre et parfois plus (WELLS, 1954). La zone à *Heliopora coerulea* est large d'environ 100 à 500 pieds ; l'eau y est profonde de 1 à 4 pieds. Les innombrables colonies d'*Heliopora* y croissent sous forme de microatolls d'un diamètre variant de quelques pieds à environ 100 pieds. Dans certaines régions de cette zone, les microatolls s'étendent latéralement pour former des surfaces tabulaires plus ou moins étendues (ex. Manu Island à Bikini). Cette forme tabulaire peut également exister parmi les *Heliopora* qui peuplent les récifs des lagons (ex. Ebon Island) (WELLS, 1954).

A Onotoa, BANNER (1952) a trouvé une colonie d'*Heliopora* par yard carré (= 0,914 m²) dans un « Tidepool » abrité.

EMERY, TRACEY et LADD (1954) décrivent à partir du banc d'algues et vers le rivage une zone d'algues (Coral algal zone), une zone à *Heliopora* externe (Outer *Heliopora* zone), un récif plateau principal (Main recif flat) et une zone à *Heliopora* interne (Inner *Heliopora* zone).

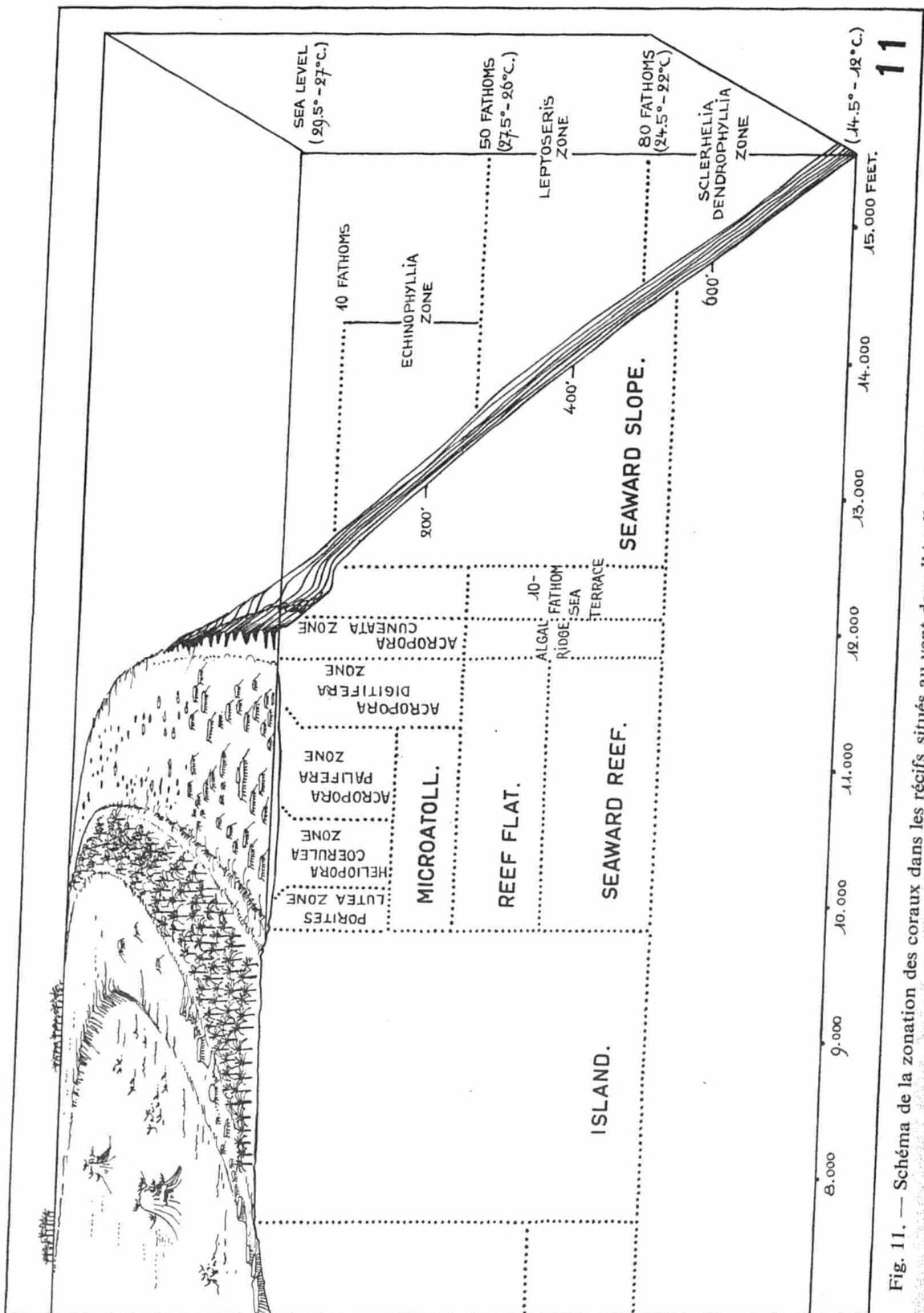


Fig. 11. — Schéma de la zonation des coraux dans les récifs situés au vent dans l'Atoll de Bikini (d'après WELLS, 1954 in WIENS, 1962).

A Eniwetok, ODUM et ODUM (1957) définissent dans la partie au vent (windward) cinq zones respectivement du large vers le lagon :

A. *Zone de brisant* (Breaker zone).

Correspondant au seuil ou au banc d'algues de WELLS.

Contient trois espèces de coraux recouverts d'algues.

B. *Zone encroûtante* (Incrusting zone).

Contient 7 espèces de coraux.

C. *Zone de talus* (Lagoonward deeping water).

S'incline en direction du lagon.

Contient 12 espèces de coraux.

D. *Zone d'eau profonde* (Deep water).

Contient 17 espèces de coraux.

E. *Zone la plus profonde du lagon* (Lagoonward).

Contient 4 espèces de coraux dont trois sont spécifiques à cette zone (*Heliopora coerulea* et deux espèces de *Millepora*).

2. FORME DES COLONIES.

Pour BOURNE (1896), les colonies ont toujours une forme assez semblable, à savoir large, élevée, lobée ou formant des masses digitées aplaties. Il signale cependant une colonie faisant exception ; elle formait un encroûtement au-dessus d'une colonie morte et produisait à la surface supérieure de nombreuses projections courtes, grosses, lobées qui étaient de section plus ou moins circulaire ou ovale.

Une colonie de cette forme correspond à la description d'*Heliopora tuberosa* de DANA.

Dans les zones peu profondes, la croissance des coraux est parallèle à la surface de l'eau donc latérale et non verticale.

Ces colonies tendent vers une forme tabulaire et souvent circulaire. Il n'y a pas de dépression centrale, en outre la surface supérieure de ces microatolls est composée de Corail mort recouvert par une fine couche d'algues mélangées avec un sable à foraminifères.

Les microatolls sont caractéristiques de coraux d'*Heliopora*, de *Porites* et parfois de l'hydrozoaire *Millepora* (NEWELL, 1956).

Dans le récif plateau du lagon de l'atoll Ebon, il y a une couche continue d'*Heliopora* qui s'étend sur plusieurs milliers de yards carrés. Cette feuille de Corail, dont l'épaisseur est seulement de quelques pouces, a une croissance latérale périphérique, ce qui entraîne l'augmentation de surface.

Cette couche est formée par la coalescence de plusieurs colonies séparées. Lors de tempêtes, une exfoliation d'un tel type de récif peut se produire à cause de la pression hydraulique des vagues qui soulèvent le récif séparé du substrat seulement par une fine couche de sable (WIENS, 1962).

BOUILLON (1966) a observé des développements d'*Heliopora* à Mahé, dans la baie Launay aux îles Seychelles.

Les *Heliopora* formaient des colonies frangeantes sur des rochers ou madréporaires morts. Ces microatolls recouvraient des surfaces d'à peu près 2 m² maximum et s'épanouissaient dans des eaux profondes de 2 m environ.

VIII. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

D'après les données publiées par les divers auteurs faisant mention de la répartition géographique d'*Heliopora coerulea*, que nous reproduisons ici (voir carte ci-après), il apparaît que *Heliopora coerulea* a une distribution Indo-Pacifique.

*Liste chronologique des lieux où les auteurs ont vu ou signalé la présence d'*Heliopora coerulea**

- 1857, MILNE EDWARDS : Archipel Indien.
- 1876, MOSELEY : Samboangan (île Mindanao, Philippines) ; Santa Cruz (idem).
- 1890, SAVILLE-KENT : Détroit de Torrès ; Warrior Reef (Nouvelle-Guinée) ; Mid-Brother Reef (îles Adolphes).
- 1890, HICKSON : Détroit de Torrès ; Célèbes (côte nord et îles avoisinantes).
- 1895, BOURNE : Diego Garcia ; Talisse ; Détroit de Torrès.
- 1899, LIVERSIDGE : Funafuti (îles Fidji).
- 1900, LANKESTER : Mers tropicales (eaux superficielles).
- 1901, DELAGE et HEROUARD : De Singapour au Détroit Torrès.
- 1904, DAVID et SWEET : Funafuti (îles Fidji).
- 1928, CROSSLAND : Indo-Pacifique jusqu'à Funafuti ; Océan Indien, des Laccadives aux Seychelles.
- 1945, TIXIER : De Singapour au Détroit Torrès.
- 1952, CLAUD : Onotoa, Tarawa et Butaritari (îles Gilbert et Ellice).
- 1954, WELLS : Aua (îles de l'Amirauté) ; Bikini et Arno (îles Marshall) ; Funafuti et Rotuna (îles Fidji).
- 1957, ODUM et ODUM : Eniwetok (Bikini, îles Marshall).
- 1958, HIOTT : Aua (îles de l'Amirauté).
- 1962, WIENS : Aineman ; Galuwit Atoll ; Ebon.
- 1966, BOUILLON, PIERRET, TURSCH et ZIMMERMAN : Iles Seychelles.
- 1967, PIERRET : Kai (îles Moluques).



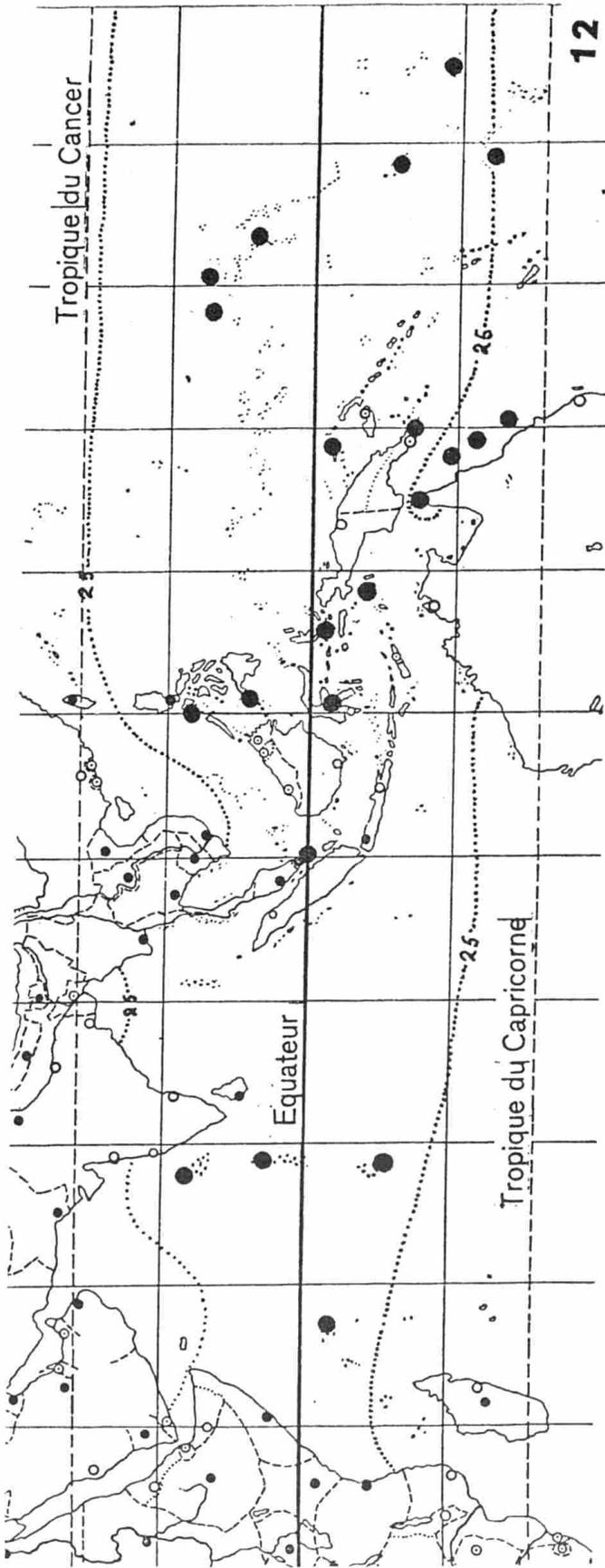


Fig. 12. — Carte indiquant la répartition géographique d'*Heliopora coerulea*.

Pour WELLS, 1954, la faune des coraux de l'Indo-Pacifique ainsi que celle des récifs et atolls du Pacifique sont remarquablement homogènes au niveau générique. Ses variations sont dues principalement à des gradients de température. Il n'y a pas de différence générique entre une faune de coraux d'une région géographique située à une extrémité d'une région isotherme de l'Indo-Pacifique et celle de l'autre extrême de cette région.

Pour WIENS, 1962, la répartition à travers tout l'Océan Pacifique des espèces possédant des larves pélagiques proviendrait de la longue durée de la phase pélagique de leur vie.

Pour ce même auteur, d'autres formes peuvent se répartir dans l'Océan, étant attachées à des objets flottants.

En ce qui concerne *Heliopora*, s'agirait-il du premier mode de répartition de larves ?

IX. PALÉONTOLOGIE

Les fossiles d'*Heliopora* sont, d'après toutes les références rassemblées dans le tableau 13, connus depuis le Crétacé inférieur. Ils semblent s'être particulièrement développés pendant le reste de la période crétacique, c'est-à-dire au Méso-crétacé et au Néocrétacé. Au Crétacé moyen (Mésocrétacé), *Heliopora* était le principal représentant des Alcyonaires parmi les récifs de coraux (MORET, 1948). Ces récifs de coraux, semblables à ceux qui frangent les mers coralligènes actuelles, jalonnaient les mers téthysiennes.

Avec l'Eocène, les eaux chaudes de la Téthys s'étalent une nouvelle fois sur les terres qu'elles bordent. Les mers ainsi apparues se peuplent à nouveau de récifs coralliens et d'animaux à tests calcaires. De cette époque datent des *Heliopora* trouvés en Europe, en marge de la future zone alpine, ainsi qu'à Cuba. Autour de cette île, il existe une espèce de *Coenothecalia*, *Ceratoporella nicholson*, décrite par HICKSON (1911-1912) à partir de fragments de polypier calcaire massif dépourvu de partie vivante.

Cette espèce constitue à elle seule la famille des *Ceratoporellidae*. De nouvelles observations sont toutefois nécessaires afin de préciser s'il s'agit d'une forme récente ou fossile.

Au Miocène, les mers téthysiennes, plus confinées par les surrections alpines et himalayennes, sont moins chaudes et s'isolent en bassins. Ce phénomène d'isolement en bassins maritimes continue et s'accentue au Pliocène. A la fin du Néogène, se sont constitués des mers et des bassins océaniques qui préfigurent leurs dispositions actuelles. La partie est de l'ancienne Téthys est maintenant rattachée au Bassin Pacifique.

Il est remarquable de constater que la seule espèce d'*Heliopora* datant du Néogène provient des îles Fidji (*H. fijii*, Miocène et Pliocène inférieur).

Cette localisation asiatique au Néogène, ainsi que la distribution Indo-Pacifique actuelle d'*Heliopora* tendraient à prouver que ce genre, d'abord largement répandu dans toutes les eaux chaudes de la Téthys et du Pacifique, se serait confiné dans les eaux chaudes de l'Indo-Pacifique, à partir du Miocène, époque depuis laquelle il y subsiste, isolé, jusqu'à maintenant. Le genre fossile voisin d'*Heliopora*, *Octotremacis*, datant du Miocène, est lui aussi Indo-Pacifique (Java) (MOORE, 1956). Un troisième genre d'*Helioporidae* fossile (*Polytremacis*) date du Crétacé supérieur et de l'Eocène ; ce dernier est exclusivement européen.

TABLEAU 13

Liste des *Heliopora* fossiles

<i>Période</i>	<i>Epoque</i>	<i>Espèce</i>	<i>Lieu</i>	<i>Référence</i>	
Crétacé	Eocrétacé	<i>H. coerulea</i>	Japon	EGUCHI, 1948	
		<i>H. japonica</i>	Japon	EGUCHI, 1948	
	Mésocrétacé et Néocrétacé	<i>H. bellardii</i>	?	BOSCHMA, 1951	
		<i>H. saperasi</i>	Catalogne	BATALLER, 1935	
		<i>H. partschi</i>	Gosau	MILNE EDWARDS, 1860	
		<i>H. partschi</i>	St. Gilgen	ZITTEL, 1883	
		<i>H. septifera</i>	?	BATALLER, 1935	
		<i>H. coerulea</i>	Formose	HANZAWA, 1931	
		<i>H. somalensis</i>	Somalies	GREGORY, 1900	
		<i>H. edwardsana</i>	Grèce	HACKEMESSER, 1936	
		<i>H. neocomiensis</i>	Hongrie	KOLOSARY, 1954	
		<i>H. incrustans</i>	Danemark	NIELSEN et B., 1917	
		<i>H. aprutina</i>	Abbruzes	PARONA, C. et P., 1910	
		<i>H. bassanii</i>	Abbruzes	id.	
		<i>H. decipiens</i>	Abbruzes	id.	
		<i>H. lindströmi</i>	Alpes du N	VETTERS, H., 1925	
		<i>H. spongiosa</i>	Alpes du N	id.	
<i>H. macrotoma</i>	Gosau	MILNE EDWARDS, 1860			
Paléogène	Paléocène				
	Eocène	<i>H. bennetti</i>	Cuba	WELLS, 1934	
		<i>H. bellardii</i>	Dalmatie	PAVOLEC, 1959	
		id.	Catalogne	SABARIS, 1943	
		id.	Hongrie	SCHUBERT, 1905	
		id.	Hongrie	KOLOSARY, 1954	
	Oligocène				
	Néogène	Miocène	<i>H. fijii</i>	Fidji	HOFFMEISTER, 1945
		Pliocène	<i>H. fijii</i>	Fidji	HOFFMEISTER, 1945

X. CONCLUSIONS

I. TUBES ET POLYPES.

1.1. Ectoderme.

L'ectoderme périphérique de la colonie est constitué de cellules allongées dont le cytoplasme est chargé d'une part de petits grains contenant des protéines, des mucopolysaccharides neutres et des lipofuscines, et d'autre part de gros granules dont la nature est restée indéfinissable avec nos méthodes histochimiques. Cet ectoderme périphérique est limité extérieurement par un périoderme formé de mucoprotéines neutres et de mucopolysaccharides acides. Le périoderme s'étend sur toute la surface de la colonie.

Entre les cellules ectodermiques, nous avons remarqué la présence d'expansions de la mésoglée sous-jacente. Ces structures ont été appelées attaches du périoderme. Ces attaches se différencient en deux parties, l'une apicale et fibrillaire, essentiellement protéique, surmontant l'autre, le pédoncule mésogléen. Outre ces attaches, des éléments cellulaires isolés émergent également de la surface de l'ectoderme ; il s'agit des sensilles à propos desquelles nous avons avancé l'hypothèse d'un rôle tactile.

Des cnidocystes du type atriches sont répartis dans toute l'épaisseur de l'ectoderme périphérique. Ils se rencontrent plus nombreux près de la base des polypes. L'ectoderme des huit tentacules pinnés est également bourré de cnidocystes. Les cellules ectodermiques tentaculaires se caractérisent aussi par la présence de fibrilles musculaires longitudinales intra-cellulaires, accolées à l'assise mésogléenne. Il s'agit donc de cellules épithélio-musculaires. Des cellules glandulaires muqueuses garnissent le feuillet externe des tentacules. Leurs sécrétions, stockées dans des vacuoles à contours irréguliers, sont constituées de mucopolysaccharides neutres associés à des mucopolysaccharides carboxylés peu nombreux, substances responsables de leur dénomination.

L'ectoderme tentaculaire se prolonge dans le polype via l'actinostome en un ectoderme actinopharyngien cilié. Les cellules de l'actinopharynx se différencient en quatre types cellulaires distincts : les cellules banales, les cellules du siphonoglyphe, les cellules glandulaires spumeuses et les cellules glandulaires sphéruleuses.

Les cellules actinopharyngiennes banales, les plus nombreuses, se répartissent uniformément dans tout l'actinopharynx. Elles se caractérisent par une accumulation de matériaux mucopolysaccharides acides et neutres occupant environ la moitié ou les deux tiers apicaux des cellules.

Le second type cellulaire, semblable au premier, s'en distingue cependant par sa répartition sulcale, par la présence de granules moins nombreux et par une ciliation beaucoup plus développée. Ces cellules, assemblées en gouttière à l'extrémité ventrale de l'actinopharynx, constituent le siphonoglyphe.

Les cellules glandulaires sphéruleuses sont réparties, isolées régulièrement parmi les cellules actinopharyngiennes banales. Elles ont généralement une forme de massue et contiennent un cytoplasme bourré de gros granules de sécrétion très denses de nature protéique. Les sécrétions protéiques des cellules sphéruleuses contiendraient des enzymes protéolytiques digestives de divers types.

Les cellules glandulaires spumeuses, quatrième type de cellules actinopharyngiennes, sont plus volumineuses que les autres et possèdent un réseau de mailles, riches en glycogène. Ces mailles emprisonnent des vacuoles de formes peu définies contenant essentiellement du mucus vrai. Ces cellules spumeuses se répartissent surtout dans la région de l'actinostome.

Plus bas, elles sont distribuées suivant un gradient décroissant ; elles sont absentes au-delà de la moitié environ de l'actinopharynx.

Au niveau de l'hydrostome, prennent naissance les huit bourrelets entéroïdes qui longent les bords libres des mésentères jusque dans le fond de la cavité gastrique générale. Les deux bourrelets dorsaux, constamment plus longs que les autres, se caractérisent par la présence d'une gouttière ectodermique fortement ciliée, limitée par de l'endoderme mésentérique.

L'ensemble des structures ciliées de l'actinopharynx et de la cavité gastrique contribue à l'établissement d'un courant d'eau cyclique sans doute indispensable à la digestion, la respiration et l'excrétion du polype et de la colonie.

L'ectoderme participe aussi à la formation de l'assise externe des parois des polypes et des tubes. Cette assise est toujours en contact quasi constant avec le squelette dans lequel la colonie s'imbrique. Ces cellules ectodermiques ont un aspect pavimenteux. Ce sont les calicoblastes. Leur cytoplasme est bourré de nombreuses granulations sphériques. Les plus petites d'entre elles sont de nature mucoprotéinique neutre ; elles contiennent en outre du glycogène et probablement aussi des lipofuscines. Les autres granulations, plus grosses et plus denses, renferment essentiellement des protéines riches en groupes sulfhydryles et disulfures.

Le rôle des calicoblastes dans les phénomènes de sécrétion du squelette d'*Helio-pora* se trouve confirmé par leur étude histochimique, ces cellules présentant en effet bon nombre de caractères en commun avec les tissus sécréteurs de carbonate de calcium d'autres groupes zoologiques.

Entre ces calicoblastes granuleux, nous avons observé des expansions mésogléennes que nous avons appelées attaches du squelette. Ces attaches sont histochimiquement identiques aux attaches du périoderme déjà décrites.

Leur partie apicale fibrillaire est cependant généralement moins plate et moins régulière.

1.2. Mésoglée.

La mésoglée est une lame anhiste au sein de laquelle se distinguent néanmoins parfois quelques fibres. Alors que partout ailleurs elle sépare des assises ecto- et endodermiques, dans les mésentères ainsi que dans les bourrelets ventraux et latéraux, elle s'intercale uniquement entre des cellules endodermiques.

L'histochemie nous révèle que la mésoglée est constituée de collagène auquel s'associent des mucopolysaccharides neutres et des mucopolysaccharides acides en faible quantité.

Dans les parties superficielles de la colonie, la mésoglée est très épaisse et renferme des cellules ectodermiques de forme allongée. Ces cellules mésogléennes ressemblent aux cellules périphériques ectodermiques tant par leur morphologie (présence de deux sortes de granulations) que par leur réactivité histochemique.

Au niveau des mésentères, la fine lamelle mésogléenne présente du côté sulcal de nombreuses petites expansions lui conférant un aspect pectiné. Ces expansions servent de supports et de points d'attache aux nombreuses fibres musculaires longitudinales des fanons musculaires. Ce système mésogléen mésentérique contient parfois des cellules mésogléennes semblables aux précédentes. Cependant, elles sont généralement plus riches en glycogène. Ce polysaccharide pourrait être une source de matériel énergétique pour la musculature voisine.

Les attaches du squelette et du périoderme, déjà décrites plus haut (chap. II, 3.7.), appartiennent, en ce qui concerne leur pédoncule au moins, au feuillet mésogléen.

1.3. Endoderme.

L'endoderme tapisse toute la cavité interne des polypes d'*Heliopora*, depuis l'extrémité apicale des cavités tentaculaires jusqu'au plus profond de la cavité gastrique générale. Il se prolonge aussi dans le réseau de solenia et dans les tubes coenenchymateux centripètes. Partout il est cilié.

Les cellules endodermiques des tentacules sont pavimenteuses et présentent dans leur partie basale des fibrilles musculaires circulaires. Dans les parties supérieures des polypes et des divers canaux, ces cellules endodermiques contiennent généralement, chacune, une algue symbiotique du groupe des Zooxanthelles. Plus bas, la présence de ces Zooxanthelles devient de plus en plus sporadique. Les feuillets mésentériques enserrant la mésoglée sont constitués de cellules endodermiques pavimenteuses.

A l'extrémité des mésentères ventraux et latéraux, l'endoderme prolifère en un épais bourrelet entéroïde entourant un noyau mésogléen. Ce dernier s'irradie en processus qui s'insinuent entre les cellules du bourrelet. Dans ces bourrelets, nous trouvons, outre des cellules endodermiques banales d'aspect généralement piriforme,

quelques cellules glandulaires sphéruleuses mésentériques semblables à leurs homologues de l'actinopharynx. Elles sont bourrées de sécrétions contenant, outre de nombreuses protéines, des mucopolysaccharides neutres et du glycogène.

Les cellules des deux assises endodermiques des bourrelets entéroïdes dorsaux sont cubiques. Ces bourrelets sont dépourvus de cellules glandulaires.

Les cellules endodermiques qui bordent la partie actinopharyngienne des loges sont cubiques, celles qui contribuent à la formation des parois des polypes et des tubes sont de forme variable, soit pavimenteuses, soit cubiques ou encore cylindriques.

Cet endoderme est donc, contrairement à l'ectoderme, très peu différencié. Dans les polypes, il se caractérise néanmoins par le développement important mais souvent localisé de la musculature. Des fibrilles musculaires se développent au sein des cellules endodermiques des tentacules, de l'endoderme périphérique de la colonie, ainsi que dans les épithéliums tapissant l'actinopharynx et la face asulcale des mésentères. Partout, sauf dans les mésentères, les fibrilles ont une disposition circulaire par rapport au grand axe du polype (ou du tentacule). Dans les mésentères leur orientation est radiaire.

L'endoderme garnissant le côté sulcal des mésentères se caractérise aussi par la présence de nombreuses grosses cellules musculaires dont les fibres sont assemblées en fanon musculaire soutenu par la mésogée. Les mésentères ventraux et latéraux portent un ou parfois deux œufs accrochés à leur tranche. Dans ces œufs nous avons pu mettre en évidence un cortex riche en protéines à groupements sulfhydryles entourant un vitellus volumineux. Le matériel vitellin, granuleux, est constitué de protéines, de mucopolysaccharides neutres dont beaucoup de glycogène, ainsi que du RNA diffus.

Quoique la présence de cellules glandulaires digestives, ainsi que l'existence de proies en voie de digestion aient été observées, des inclusions digestives ou excrétrices semblables à celles décrites chez les Hydraires n'ont pu être identifiées.

La nutrition se ferait-elle alors par des mécanismes de pinocytose prélevant dans le milieu gastrique des éléments nutritifs très ténus, issus d'une digestion extracellulaire particulièrement poussée ?

Les quelques inclusions apicales peu structurées trouvées çà et là dans les cellules endodermiques correspondraient, dans une telle hypothèse, à l'agglomération d'éléments ingérés.

L'état actuel de nos investigations ne nous permet toutefois pas de tirer de conclusions valables concernant les phénomènes digestifs et excréteurs.

2. SQUELETTE.

De l'ensemble des données résultant de l'analyse physico-chimique du squelette, nous pouvons déduire que ce dernier est presque exclusivement formé de carbonate de calcium complètement cristallisé sous forme d'aragonite. Le squelette contient néanmoins du sulfate de calcium et du strontium probablement aussi sous forme carbonatée.

Le fer détecté à l'état de traces infimes dans le squelette d'*Heliopora* correspondrait à des impuretés (eau de mer, liquides fixateurs, récipients) et ne peut être, comme RANSON et DURIVALT (1937) et TIXIER-DURIVALT (1940) l'avaient établi, responsable de la coloration bleue du squelette.

L'analyse des constituants organiques du squelette d'*Heliopora* nous a permis d'isoler 3 types d'extraits à partir de morceaux de colonies broyés et traités par divers solvants. Une première catégorie d'extraits, non colorés, nous a montré l'existence de phospholipides, d'esters d'acides gras (palmitates, stéarates d'arachidates, myrisates), de triglycérides et de stérols (23-déhydrocholestérol, 24-méthylènecholestérol, cholestérol, campestérol, pori-férastérol, sitostérol).

Un second type d'extrait correspond à une fraction colorée provenant de la dissolution des pigments photosynthétiques des algues Zooxanthelles contenues dans la colonie.

Enfin, le troisième extrait, qui contient le colorant bleu proprement dit, s'est révélé à l'analyse être composé principalement de biliverdine IX α . Celle-ci est accompagnée de pigments secondaires qui sont probablement des produits de son auto-oxydation.

XI. INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

I. Généralités.

- ALLEN, M., 1956. — Excretion of organic compounds by *Chlamydomonas*. — *Arch. Mikrobiol.*, **24**, 163-168.
- ASHWORTH, J., 1898. — The Stomodaeum Mesenterial Filaments and Endoderm of *Xenia*. — *Proc. Roy. Soc.*, LXIII.
- ASHWORTH, J., 1899. — The structure of *Xenia hichsoni* n. sp. with some observations on *Heteroxenia elisabethae* Kölliker. — *Quart. J. micr. Sci.*, **42**.
- BAKER, J., 1925. — A coral reef in the New Hebrides. — *Proc. Zool. Soc.*, 1007.
- BANNER, A., 1952. — Preliminary Report on Marine Biology Study of Onotoa Atoll, Gilbert Islands. I. — *Atoll Research Bull.*, n° 13.
- BATALLER, 1935. — Els polipers cretácics de Catalunya de la Col·lecció del Seminari de Barcelona. — *Bull. Inst. Catal. Hist. Nat.*, **35**, 194-208.
- BAYER, F., 1956. — Octocorallia, in MOORE R.C., Treatise on Invertebrate Paleontology. — *Coelenterata*, 134-162, 166-231.
- BERGMANN, W. and LESTER, D., 1940. — Coral reefs and the formation of petroleum. — *Science*, **92**, 452.
- BLAINVILLE, A. DE, 1830. — Zoophytes. — *Dict. Sci. Nat. Paris et Strasbourg*, **60**, 1-548.
- BORRADAILLE, L. and POTTS, F., 1963. — The Invertebrata. — University Press, Cambridge.
- BOSCHMA, H., 1951. — Notes on Hydrocorallia. — *Zool. Verh.*, **13**, 1-49.
- BOURNE, G., 1896. — On the structure and affinities of *Heliopora coerulea* PALLAS with some observations on the structure of *Xenia* and *Heteroxenia*. — *Phil. Trans.*, **186**, 445-483.
- BOURNE, G., 1899. — Studies on the structure and formation of the calcareous skeleton of the Anthozoa. — *Quart. J. Microsc. Sci.*, **41**, 499-547.
- BRIEN, P., 1963. — Eléments de zoologie et notions d'anatomie comparée. Vol. I. — Ed. Desoer, Liège.
- BRONN'S TIER-REICHS, 1889-1892. — Coelenterata. — Leipzig.
- BRYAN, W. and HILL, D., 1941. — Spherulitic crystallization as mechanism of skeletal growth in the Hexacorals. — *Proc. Roy. Soc. Qsld.*, **52**, 78-91.
- "CALCIFICATION IN BIOLOGICAL SYSTEMS". — R. Sognnaes, ed. — *Am. Assoc. Adv. Sci.*, 1960, Washington D.C.
- CLARKE, F. and WHEELER, W., 1922. — The inorganic Constituents of marine Invertebrates. — *U.S. Geol. Surv., Prof. Pap.*, **124**, 1-62.

- CLOUD, P., 1952. — Preliminary Report on the Geology and Marine Environments of Onotoa Atoll, Gilbert Islands. — *Atoll Research Bull.*, n° 12.
- CROSSLAND, C., 1952. — Madreporaria, Hydrocorallinae, *Heliopora*. — Great Barrier Reef Expedition 1928-1929, *Sc. rep.*, 6, 257 p.
- DELAGE, Y. et HEROUARD, E., 1901. — Traité de Zoologie concrète, t. II, 2^e partie : Les Coelentérés. — Schleicher Frères, éd., Paris.
- DURIVAUT, A., 1937a. — Sur la nature du pigment de l'*Alcyonium palmatum*. — *C.R. Soc. Biol. Paris*, 126, (31), 787-789.
- DURIVAUT, A., 1937b. — Forme et mode de répartition des spicules chez *Alcyonium palmatum* PALL. — *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 9, (2), 4, 278-282.
- DURIVAUT, A., 1938. — Cavités gastriques des polypes et canaux de la mésoglée chez *Alcyonium palmatum* PALLAS. — *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 10, (2), 5, 512-517.
- EGUCHI, M., 1948. — Fossil Helioporidae from Japan and the South Sea Islands. — *J. Paleont. Menasha Wis.*, 22, (3), 362-364.
- EMERY, K., TRACEY, J. and LADD, H., 1954. — Geology of Bikini and Nearby Atolls. — *U.S. Geol. Surv.*, Prof. Pap., 260-A.
- FAUSTINO, L., 1931. — Two new madreporarian corals from California. *Phillipp. J. Sci. Manila*, 44, (9), 285-287.
- FOX, D. and PANTIN, C., 1944. — Pigments in the Coelenterata. — *Biol. Rev.*, 19, 121-134.
- FOX, H. and VEVERS, H., 1960. — "The Nature of Animal Colours". — Sidgwick and Jackson, London, 119-126.
- FREUDENTHAL, H., 1962. — *Symbiodinium* gen. nov. and *Symbiodinium micro-adriaticum* sp. nov. or zooxanthella : taxonomy life cycle and morphology. — *J. Protozool.*, 9, 45-52.
- GOREAU, T., 1961. — In *Biology of Hydra*, H. Lenhoff and W. Loomis, eds. — Univ. of Miami Press.
- GRAVIER, C., 1908. — Recherches sur quelques Alcyonaires du Golfe de Tadjourach. — *Archives de Zool. Exp.*, 8, 179-266.
- GREEN, M. and NEURATH, H., 1954. — Proteolytic enzymes, in the Proteins. — Neurath and Bailey, eds., Academic Press.
- GREGORY, J., 1900. — *Polytremacis* and the Ancestry of the Helioporidae. — *P.R. Soc. London*, 46, 19 et 291-305.
- GUSTAVSON, K., 1956. — The Chemistry and Reactivity of Collagen. — Academic Press, N.Y.
- HACKEMESSER, M., 1936. — Eine kretazische Korallenfauna aus Mittelgriecheland und ihre paläobiologischen Beziehungen. — *Palaeontographica Stuttgart*, 84a, 1-3, 1-97.
- HADDON, A., 1890. — The Affinities of *Heliopora coerulea*. — *Nature*, 42, 463.
- HANZAWA, S., 1931. — Notes on the raised coral reefs and their equivalent deposits in Taiwan (Formosa) and adjacent islets. — *Rec. Oceanogr. Works Japan*, 32, 37-52.
- HICKSON, S., 1890. — The Affinities of *Heliopora coerulea*. — *Nature*, 42, 370.
- HICKSON, S., 1895. — The Anatomy of *Alcyonium digitatum*. — *Quart. J. micr. Sci.*, 37, 343-388.
- HICKSON, S., 1902. — *Alcyonium*. — Liverpool M.B.C., Memoir 5.
- HICKSON, S., 1911. — On *Ceratopora*, the Type of a New Family of Alcyonaria. — *Proc. Roy. Soc. B*, 84, 195-200.

- HICKSON, S., 1912. — Change in the name of a genus of Alcyonaria. — *Zool. Anz.*, **40**, 351.
- HICKSON, S., 1924. — An Introduction to the Study of Recent Corals. — Manchester, **14**, 257 p.
- HILL, D., 1935. — British Terminology for Rugose Corals. — *Geol. Mag. London*, **72**, 481-519.
- HOFFMEISTER, J., 1945. — Corals (in LADD, H.S. et HOFFMEISTER, J.E., Geology of Lau, Fiji). — *Bull. Bishop. Mus. Honolulu*, **181**, 298-311.
- HOMBRON et JACQUINOT. — Voyage au sud de l'Astrolabe et Zelle, 1842-1853. — *Zoophytes*.
- HYMAN, L., 1940. — The Invertebrates : Protozoa through Ctenophora. — New York ; London.
- JOLEAUD, L., 1939. — Atlas de Paléobiogéographie. — Lechevalier, Paris.
- KAWAGUTI, S., 1944. — On the physiology of reef Corals. VII. Zooxanthellae of the reef corals in *Gymnodinium* sp., Dinoflagellata ; its cultures in vitro. — *Palao. trop. biol. Stud.*, **2**, 675-679.
- KELLY, A., 1901. — Beiträge zur mineralogischen Kenntnis der Kalkausscheidungen im Tierreich. — *Jen. Zeitsch. Natur.*, **35**, 429-494.
- KOCH, G. VON. — Die Gorgoniden. — Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 15.
- KOLOSVARY, G., 1951. — The Eocene corals of the Hungarian transdanubian province. — *Bull. Hung. geol. Soc.*, **79**, (5-8), 141-242.
- KOLOSVARY, G., 1954. — Les Coralliaires du Crétacé de la Hongrie. — *Jb. Hung. geol. Anst.*, **42**, (2), 64-131.
- KOLOSVARY, G., 1956. — Eocene corals from the Moutains Bükk in Hungary. — *Bull. Hung. geol. Soc.*, **86**, (1), 67-85.
- KOWOLEVSKY, A. et MARION, A., 1882. — Sur le développement des Alcyonaires. — *C.R. Acad. Sci. Paris*, **115**, 362-365.
- KÜKENTHAL, W., 1923-1925. — Protozoa - Porifera - Coelenterata - Mesozoa. — Walter de Gruyter, Berlin und Leipzig,
- LACAZE-DUTHIERS, H. DE, 1864. — Histoire Naturelle du Corail.
- LAMEERE, A., 1932. — Précis de Zoologie, tome I. — Gaston Douin, Paris, 374-382.
- LEDERER, E., TEISSIER, G. et NUTTRER, C., 1940. — Sur l'isolement et la composition chimique de la calliactine, pigment de l'Anémone de mer "*Sagartia parasitica*" (*Calliactis effoeta*). — *Bull. Soc. Chim. France*, **7**, 608-615.
- LIVERSIDGE, A., 1899. — The blue colouring matter : the blue pigment in coral (*Heliopora coerulea*) and other animal organisms, — *Chem. News*, **80**, 29-41.
- MA, T., 1959. — Effect of water temperature on growth rate of reef corals. — *Oceanogr. Sinica spec.*, **1**, 1-116.
- MACMUNN, C., 1885. — Observations on the Chromatology of Actiniae. — *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, **B, 176**, 641-664.
- MACMUNN, C., 1902. — On the pigments of certain corals, with a note on the pigment of an Asteroïd. — Fauna and Geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes, **1**, (2), 184-190.
- MEIGEN, W., 1901. — Eine einfache Reaktion zur Unterscheidung von Aragonit und Kalkspath. — *Centralbl. Miner. Geol. Paleont.*, 577-578.
- MEIGEN, W., 1902. — Die Unterscheidung von Kalkspath und Aragonit auf chemischen Wege. — *Ber. Oberrhein geol. Ver.*, **35**.

- MEIGEN, W., 1903. — Beiträge zur Kenntnis des kohlensäuren Kalkes. — *Berich. Naturf. Gesell., Freiburg, I.B.R.*, **13**, 40-55.
- MILNE EDWARDS, H. et HAIME, J., 1857. — Histoire naturelle des Coralliaires. — 3 volumes, Paris.
- MOORE, R., 1956. — Treatise on Invertebrate Paleontology ; Coelenterata. — *Geol. Soc. Am., Univ. of Kansas Press*.
- MORET, L., 1948. — Manuel de Paléontologie animale. — Masson, Paris.
- MOSELEY, H., 1876. — On the Structure and Relations of the Alcyonarian *Heliopora coerulea*, with some Account of the Anatomy of a Species of *Sarcophyton*. — *Phil. Trans. Roy. Soc.*, **166**, (1), 91.
- MOSELEY, H., 1881. — Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. "Challenger", during years 1873-1876, part III, 237 p.
- MUSCATINE, L., 1967. — Glycerol Excretion by Symbiotic Algae from Corals and *Tridacna* and its Control by the Host. — *Science*, **156**, 516-519.
- MUSCATINE, L. and HAND, C., 1958. — Direct evidence for the transfer of materials from symbiotic algae to the tissues of a Coelenterate. — *Nat. Acad. Sci.*, **44**, 1259-1263.
- NEURATH, H., 1964. — Protein digesting enzymes. — *Scient. Amer.*, **211**, 68-79.
- NEWELL, N., 1956. — Geological Reconnaissance of Rarioa (Kon Tiki) Atoll, Tuamotu Archipelago. — *Bull. of the Amer. Museum of Nat. Hist.*, **109**, article 3, 311-372.
- NIELSEN, K., 1917. — *Heliopora incrustans* nov. sp. with a survey of the Octocorallia in the deposits of the Danian in Denmark. — *København, Medd. geol.*, **5**, (8), 1-13.
- ODUM, E. and ODUM, H., 1957. — Zonation of Corals on Japton Reef. — *Atoll Research Bull.*, **52**.
- OKULITCH, V., 1936. — On the Genera *Helioties*, *Tetradium* and *Chaetites*. — *Amer. J. Sci. New Haven*, **32**, (5), 191, 361-379.
- PARONA, C., CREMA, C. and PREVER, P., 1910. — La fauna Coralligena del Cretaceo dei Monti d'Ocre nell'Abruzzo Aquilano. — *Roma mem. serv. desc. Carta geol. d'It. R. com. geol. Regno*, **5**, (1), 1-242.
- PAVOLEC, R., 1959. — The Upper Eocene Fauna from the Surroundings of Drniš in Dalmatia. — *Razpr. Slov. Akad. Znan. Umetn.*, **5**, 349-416.
- PERES, J. et TIXIER-DURIVAUULT, A., 1948. — Les cellules de la mésoglée des Alcyonaires. — *Bull. Lab. mar. Dinard*, **30**, 8-15.
- PIVETEAU, J., 1952. — Traité de Paléontologie, t. I. — Masson, Paris.
- POUCHET, G. et MYEVRE, A., 1869. — Sur l'anatomie des Alcyonaires. — *C.R. Acad. Sci. Paris*, **19**, 21, 1094-1099.
- PRATT, E., 1906. — The digestive organs of the Alcyonaria and their relation to the mesogloecal cell plexus. — *Quart. J. microsc. Sci.*, **49**, 327-362.
- QUOY et GAIMARD, 1824. — Voyage de l'Uranie. — Paris.
- QUOY et GAIMARD, 1832. — Voyage de la Corvette l'Astrolabe. — *Zoophytes*, Paris, **4**, 252-253.
- RANSON, G., 1958. — Coraux et récifs coralliens (bibliographie). — *Bull. Inst. Océan. Monaco*, **11-21**.
- RANSON, G. et DURIVAUULT, A., 1937. — Le pigment d'*Heliopora coerulea* PALL. et de quelques autres Alcyonaires. — *C.R. Soc. Biol. Paris*, **126**, (34), 1149-1151.

- RAY LANKESTER, E., 1900. — A treatise on zoology. Part II : The Porifera and Coelentera. — Adam and Charles Black, London, 35-37 (Anthozoa).
- ROCHE, J., 1951. — Biochimie comparée des scléroprotéines iodées des Anthozoaires et des Spongiaires (Antipathines, Gorgonines, Spongines). — *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, **999**, 1-24.
- ROUGHLEY, T., 1936. — Wonders of the Great Barrier Reef. — Sydney.
- RÜDIGER, W., KLOSE, W., TURSCH, B., HOUVENAGHEL-CREVECOEUR, N. und BUDZIKIEWICZ, H., 1968. — Zur Frage des Helioporobilins. Isolierung von Biliverdin-IX, α aus der blauen Koralle *Heliopora coerulea* PALL. — *Liebigs Ann. Chem.*, **713**, 209-211.
- SABARIS, D., 1943. — Fauna coralina del Eoceno catalan. — *Mem. Acad. Cienc. Barcelona*, **26**, (3), 9, 259-439.
- SAVILLE-KENT, W., 1890. — The zoological affinities of *Heliopora cerulea* BL. — *Nature*, **42**, 340-341.
- SAVILLE-KENT, W., 1893. — The Great Barrier Reef of Australia, its Products and potentialities. — W.H. Allen and Co. Ltd., London.
- SCHUBERT, R., 1905. — Zone 30, Kol. 13, Specialkarte der österr-ungar. Monarchie im Mass-Stahe. — *K.K. Geol. Reichsanstalt.*, 25 p.
- SEARLE, A., 1956. — An illustrated key to Malagon hard corals. — *Maloy Nat. J.*, **11**, (1-2), 1-28.
- SHEFFIELD, A., 1939. — Nomenclator Zoologicus. — The zoological Society of London.
- SWINNERTON, H., 1949. — Cutlines of Paleontology. — Arnold, London.
- TAYLOR, D., 1968. — Communication personnelle.
- TIXIER, R., 1945. — Contribution à l'étude de quelques pigments pyrroliques naturels des coquilles de Mollusques de l'œuf d'Emeu et du sq. du Corail bleu (*Heliopora coerulea*). — *Ann. Inst. Océanogr. Paris*, N.S., **22**, (5), 343-397.
- TIXIER, R. et TIXIER-DURIVAUULT, A., 1942. — Le pigment du Polypier d'un Octocoralliaire *Heliopora coerulea* (PALL.). I. Pigment brut. — *Bull. Soc. Chim. biol.*, **24**, 376.
- TIXIER, R. et TIXIER-DURIVAUULT, A., 1943. — Le pigment du Polypier d'un Octocoralliaire *Heliopora coerulea* (PALL.). II. Ester méthylique. — *Bull. Soc. Chim. biol.*, **25**, 98.
- TIXIER-DURIVAUULT, A., 1940. — Contributions à l'étude du métabolisme du calcium et du fer chez l'*Alcyonium palmatum* PALLAS. — *Ann. Inst. Océan.*, **20**, (5), 311-379.
- TRAVIS, D., 1963. — Structural features of mineralization from tissue to macromolecular levels of organization in the decapod Crustacea. — *Ann. N.Y. Acad. Sc.*, **109**, 177-245.
- TRAVIS, D., 1963. — The deposition of skeletal structures in the Crustacea. The histochemistry of the non-calcified skeletal tissue complex of the gastrolith dizes in the crayfish *Oreonectes virilis* HAGEN. — *Acta Histochemica*, **15**, 251-268.
- UTINOMI, H., 1953. — Invertebrate fauna of the intertidal zone of the Tokora islands. VI. Alcyonaria. — *Publ. Seto mar. biol. Sta.*, **3**, (2), 149-160.
- UTINOMI, H., 1956. — On some alcyonarians from the West-Pacific islands (Palau, Ponape and Bouins). — *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, **5**, (2), 221-242.
- UTINOMI, H., 1959. — Fleshly alcyonarians from Southern Formosa. — *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, **7**, (3), 303-312.
- VERWEY, 1934. — Koraalriffen en Zonlicht. — *Trop. Natuur Adon.*, **23**, (8), 137-145.

- VETTERS, H., 1925. — Über Kretazeische Korallen und andere Fossilreste in Nordalpinen Flysch. — *Jahrb. Geol. Bundesanstalt. Wien*, **75**, 1-18.
- WAINWRIGHT, S., 1963. — Skeletal organization in the coral, *Pocillopora damicornis*. — *Quart. J. micr. Sc.*, **104**, 169-183.
- WAINWRIGHT, S., 1964. — Studies of the mineral phase of coral skeleton. — *Experimental Cell Research*, **34**, 213-230.
- WEILL, R., 1934. — I. Recherches sur les nématocystes. Morphologie, Physiologie, Développement. — *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, **10**, 1-347.
- WEILL, A., 1934. — II. Valeur taxonomique du cnidome. — *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, **11**, 349-701.
- WELLS, J., 1934. — Eocene Corals. Part I. From Cuba ; Part II. A new species of *Madracis* from Texas. — *Bull. Amer. Paleont. Ithaca*, **20**, 70b, 145-164.
- WELLS, J., 1954. — Recent corals of the Marshall Islands, Bikini and Nearby Atolls. Part 2. Oceanography Biologic. — *U.S. Geol. Surv., Prof. Pap.*, **2601**, I-IV, 385-486.
- WIENS, J., 1962. — Atoll environment and ecology. — Yale University Press, New Haven and London.
- WILSON, E., 1883. — The Development of Renilla. — *Phil. Trans.*, **174**, 723.
- WOODS, H., 1937. — Paleontology. — University Press, Cambridge, 52-116.
- YABE, H. and SUGIYAMA, T., 1937a. — Two new species of Reef-building Corals from Yoron-zima and Amami-ô-sima. — *Proc. Imp. Acad. Tokyo*, **13**, (10), 425-429.
- YABE, H. and SUGIYAMA, T., 1937b. — On some Reef-building Corals of a Raised Coral Reef of Mindanao, Philippine Islands. — *Proc. Imp. Acad. Tokyo*, **13**, (10), 421-424.
- YONGE, C., 1963. — The Biology of Coral Reef, in Russell, F., ed., Acad. Press. London. — *Adv. in Marine Biology*, **1**, 209-255.
- ZITTEL, K., 1883. — *Traité de Paléontologie*. — Douin, Paris.

2. Techniques.

- BARKA, T. and ANDERSON, P., 1963. — Histochemistry. Theory, Practice and Bibliography. — Harper and Row Publ., Hoeber Medical Division, N.Y.
- BELANGER, L. and MORTON, M., 1965. — Demineralization with EDTA by constant replacement. — *Anatom. Rec.*, **153**, 41-47.
- BENSON, D., 1964. — Azure A-Schiff, Alcian Blue, H10₄-Schiff, Naphtol Yellow S. A sequential staining method for paraffin sections. — *Stain Technology*, **41**, 155-158.
- BIRKS, L., 1963. — Electron probe microanalysis. — Interscience Publishers.
- BOUILLON, J., 1966. — Les cellules glandulaires des Hydroïdes et Hydroméduses. Leur structure et la nature de leurs sécrétions. — *Cahiers de Biologie marine*, **7**, 157-205.
- FULLMER, H., 1959. — The peracetic-orcein-Halmi stain : a stain for connective tissues. — *Stain Tech.*, **34**, 81-84.
- FULLMER, H. and LILLIE, R., 1958. — The oxytalan Fiber : A previously undescribed connective tissue fiber. — *J. Histochem. cytochem.*, **6**, 425-430.

- KISZELY, G. und POSALAKY, Z., 1964. — Mikrotechnische und Histochemische Untersuchungsmethoden. — Akademiai Kiado-Budapest.
- LISON, D., 1960. — Histochemie et cytochimie animales I et II. — Gauthier-Villars, éd., Paris.
- MORI, M., ITO, M. and FUKUI, S., 1965. — Decalcification for histochemical demonstration of hydrolytic and oxydative enzymes. — *Histochemie*, **5**, 185-195.
- MOORE, W.J., 1965. — Chimie physique. — Dunod, Paris.
- PEARSE, A., 1960. — Histochemistry. Theoretical and Applied. — Little, Brown et C^o, Boston.
- SALTHOUSE, T., 1965. — Selective staining of collagen and elastin by luxol fast blue G in methanol. — *J. Histochem. Cytochem.*, **13**, 133-140.
- WALSH, K., KAUFFMAN, D., SAMPATH KUMAR, K. and NEURATH, H., 1964. — On the structure and function of bovine trypsinogen and trypsin. — *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **51**, 301-308.



PLANCHES

PLANCHE I

Colonie d'*Heliopora coerulea*.



PLANCHE II

Coupe longitudinale d'un polype étendu.

Coloration : bleu Alcian non oxydé pH 3.

Objectif : 10.

- a. actinopharynx.
- act. actinostome.
- b.e.d. bourrelet entéroïde dorsal.
- c.g.g. cavité gastrique générale.
- c.g.s.a. cavité gastrique septale apicale.
- c.g.s.p. cavité gastrique septale profonde.
- c.t. cavité tentaculaire.
- ec. ectoderme.
- en. endoderme.
- hydr. hydrostome.
- m. mésoglée.
- p. paroi du polype.
- pi. pinules.
- si. siphonoglyphe.
- t. tentacule.

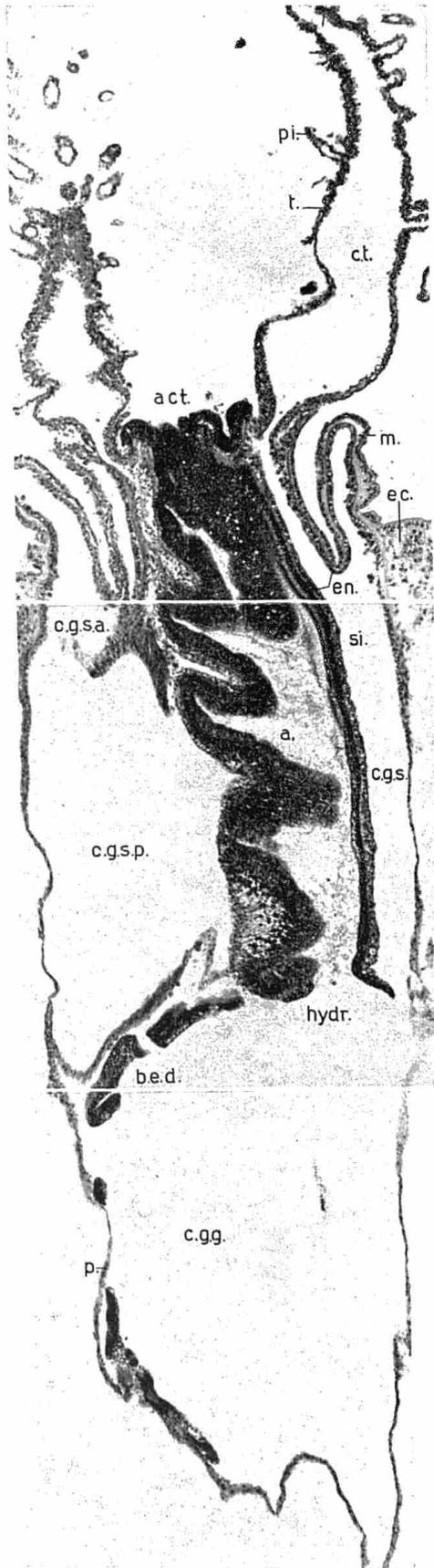


PLANCHE III

1. Coupe transversale dans un polype étendu au niveau de la partie supérieure des solenia.

Coloration : Hématoxyline-Phloxine-Vert lumière.

Objectif : 10.

a. actinopharynx.

c.s. canaux du réseau de solenia (partie apicale).

l.d. loge dorsale.

l.l. loge latérale.

l.v. loge ventrale.

si. siphonoglyphe.

2. Coupe transversale dans un polype étendu au niveau des solenia.

Coloration : Hématoxyline-Phloxine-Vert lumière.

Objectif : 10.

a. actinopharynx.

c.g.s.a. cavité gastrique septale apicale.

c.g.s.p. cavité gastrique septale profonde.

c.s. canaux du réseau de solenia.

l.v. loge ventrale.

m.s.l. musculature septale longitudinale (fanon).

si. siphonoglyphe.

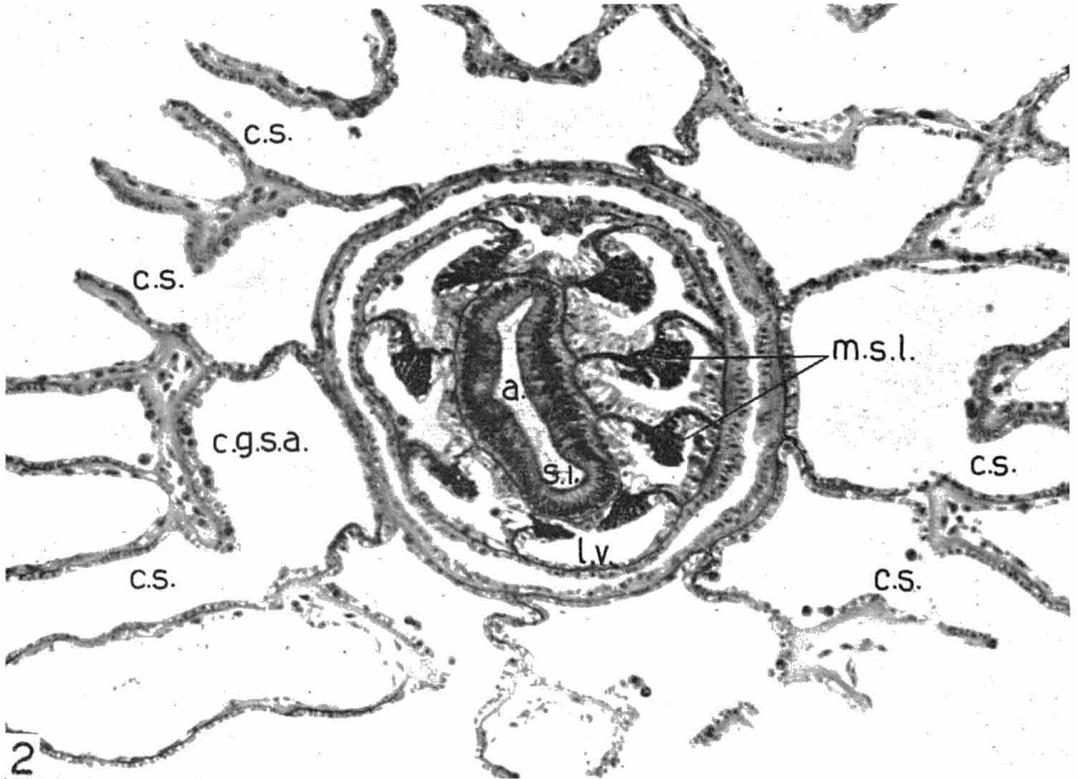
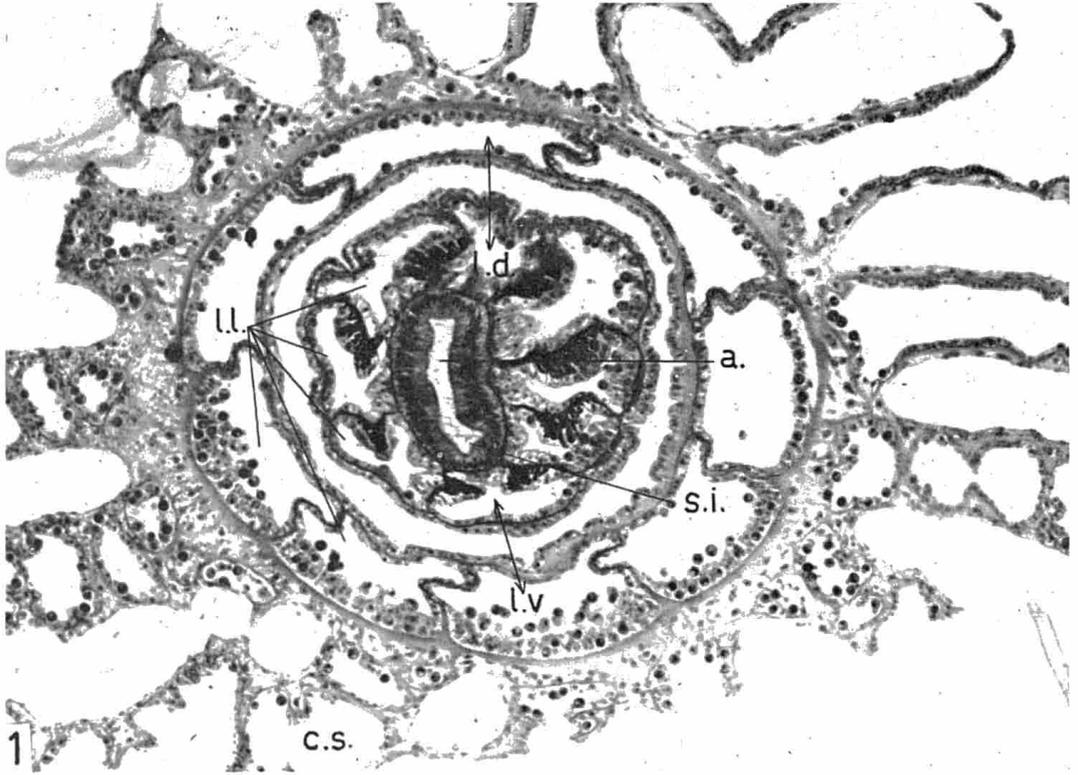


PLANCHE IV

1. Coupe transversale dans un polype étendu au niveau de la région supra-hydrostomiale.

Coloration : Hématoxyline-Phloxine-Vert lumière.

Objectif : 10.

c.c. canal coenenchymateux centripète.

c.g.s.p. cavité gastrique septale profonde.

m.s.l. muscle septal longitudinal (fanon).

l.d. loge dorsale.

l.v. loge ventrale.

2. Coupe transversale dans un polype étendu au niveau de la cavité gastrique générale.

Coloration : Hématoxyline-Phloxine-Vert lumière.

Objectif : 10.

b.e. bourrelets entéroïdes ventraux et latéraux.

b.e.d. bourrelet entéroïde dorsal.

c.g.g. cavité gastrique générale.

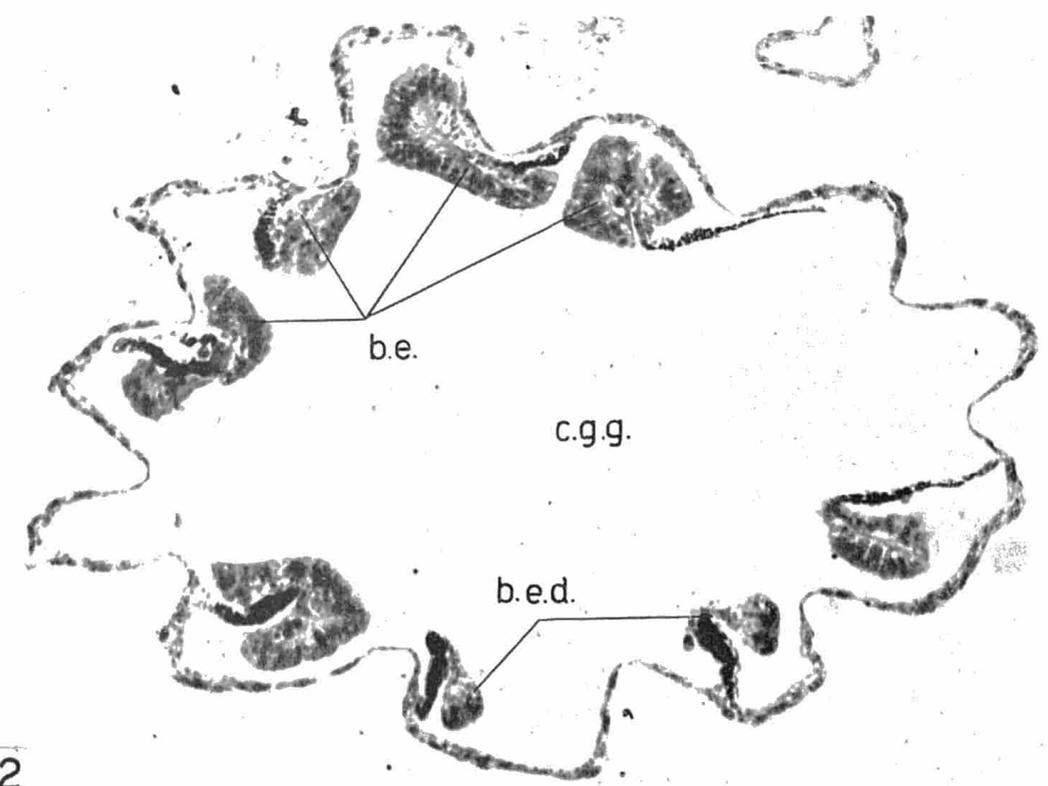
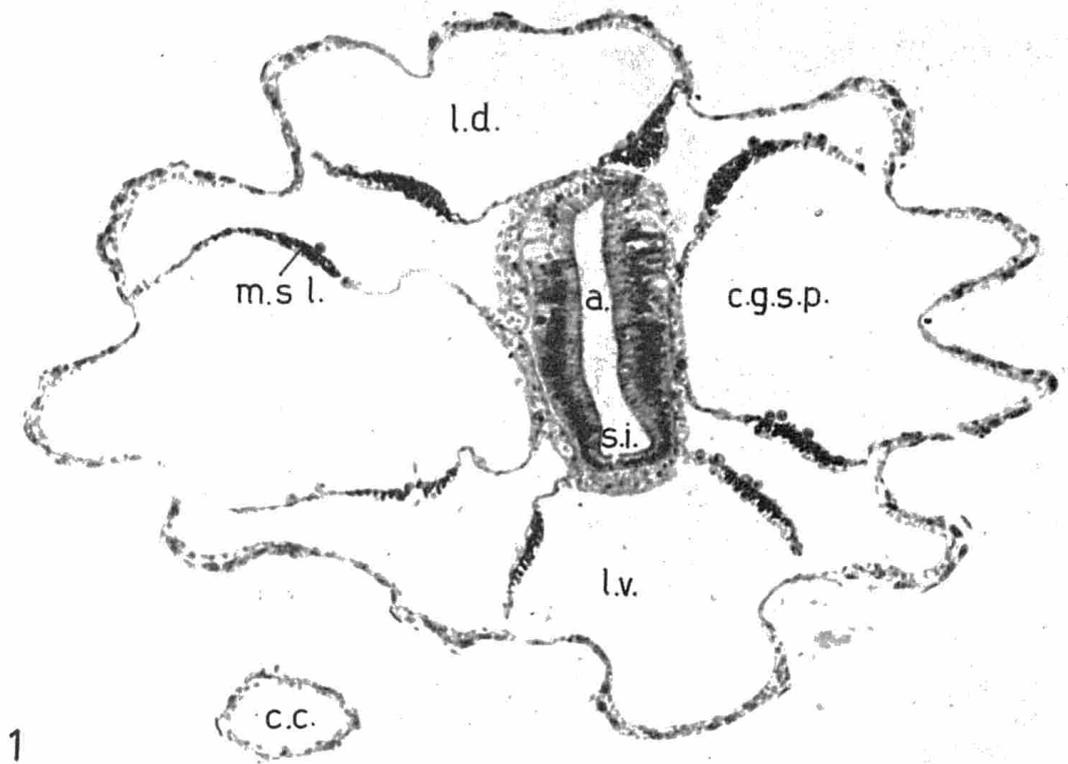


PLANCHE V

1. Coupe longitudinale au niveau d'un solenia.

Coloration : bleu Alcian non oxydé.

Objectif : 40.

c.ect. cellule ectodermique.

c.end. cellule endodermique.

c.s. solenia ou canal du réseau de solenia.

m. mésoglée.

z. zooxanthelle.

2. Coupe au niveau de l'ectoderme périphérique.

Coloration : Hématoxyline-Phloxine-Vert lumière.

Objectif : immersion.

c.ect. cellule ectodermique.

c.end. cellule endodermique.

m. mésoglée.

z. zooxanthelle.

s. sensille.

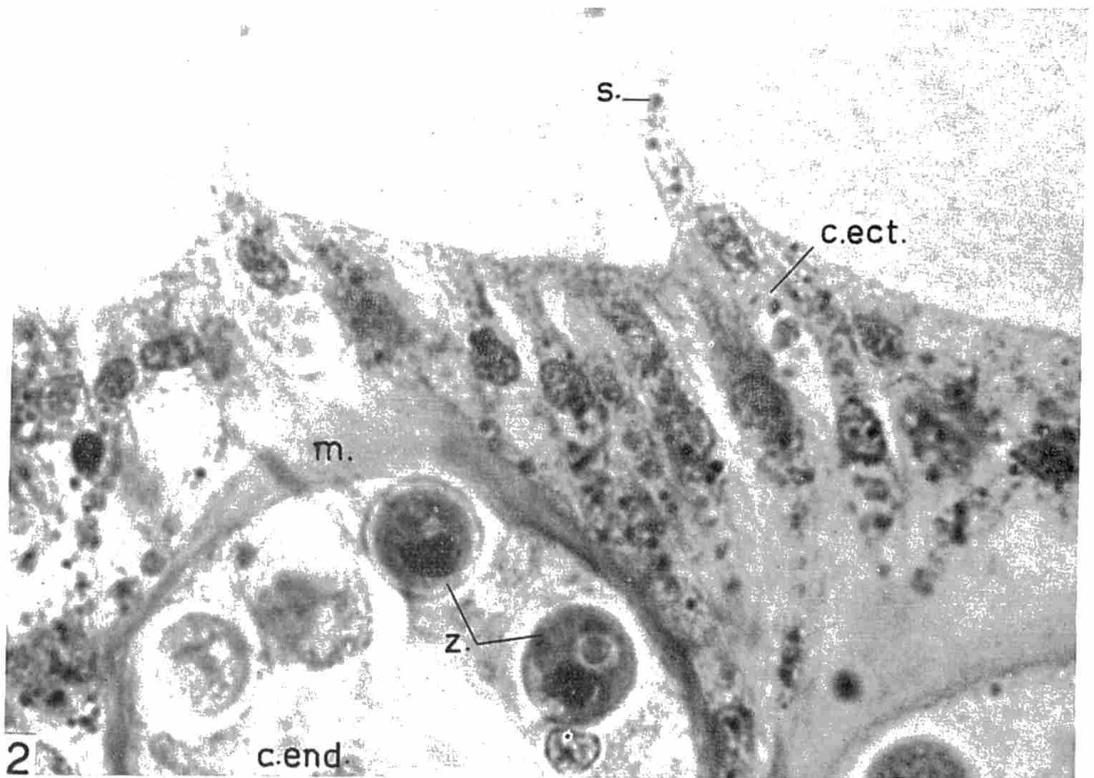
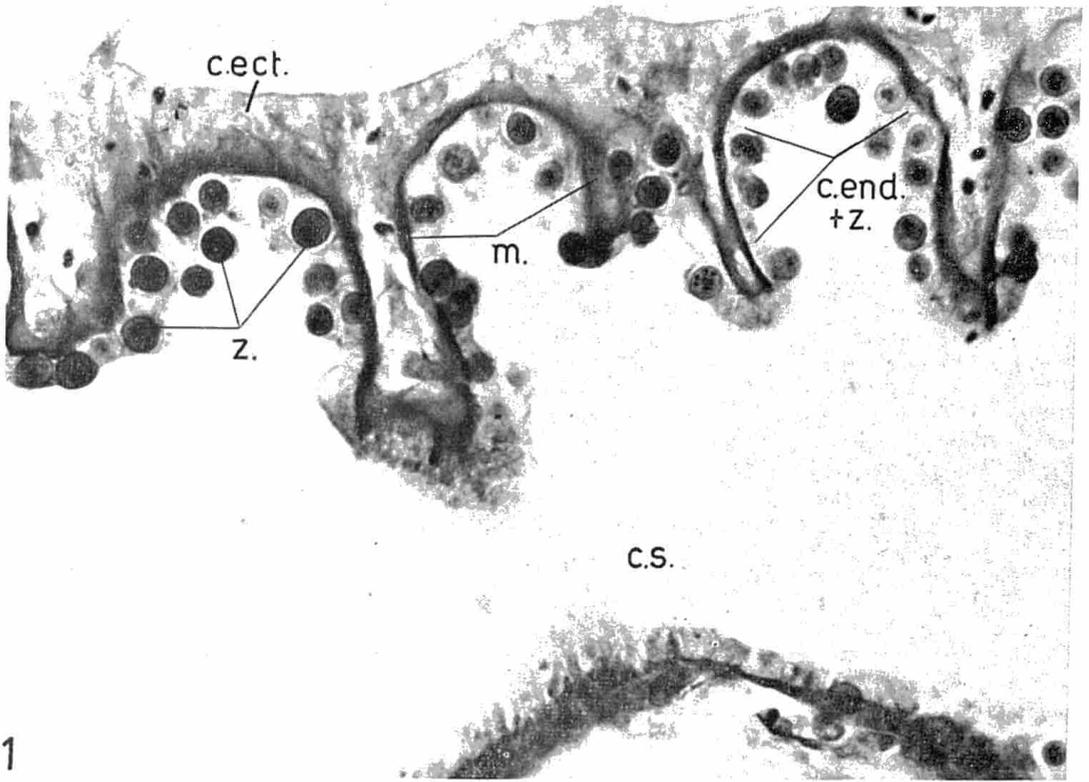


PLANCHE VI

1. Coupe transversale de l'actinopharynx.

Coloration : Hématoxyline-Phloxine-Vert lumière.

Objectif : immersion.

bl. blépharoplaste.

c.end. cellule endodermique.

c.si. cellule du siphonoglyphe.

cil. ciliature du siphonoglyphe.

m.s.l. muscle septal longitudinal.

2. Coupe de l'actinopharynx.

Coloration : P.A.S.

Objectif : immersion.

c.act. cellule actinopharyngienne banale.

c.end. cellule endodermique.

c.sph. cellule sphéruleuse.

m. mésoglée.

z. zooxanthelle.

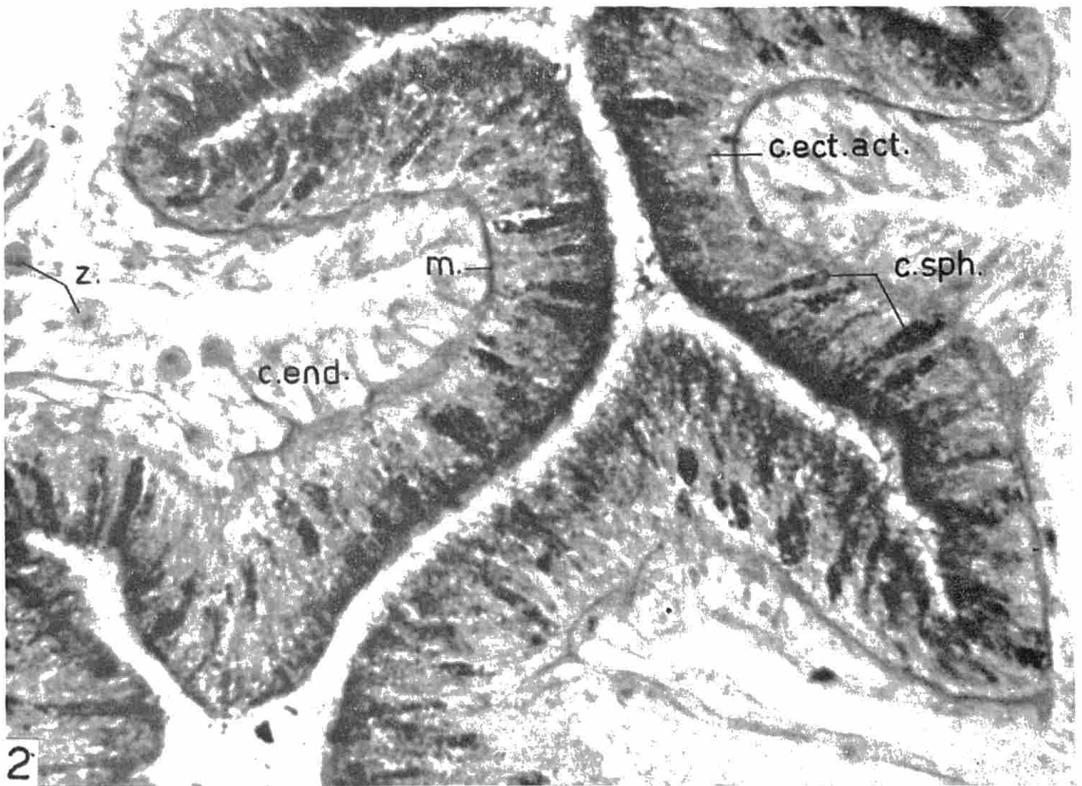
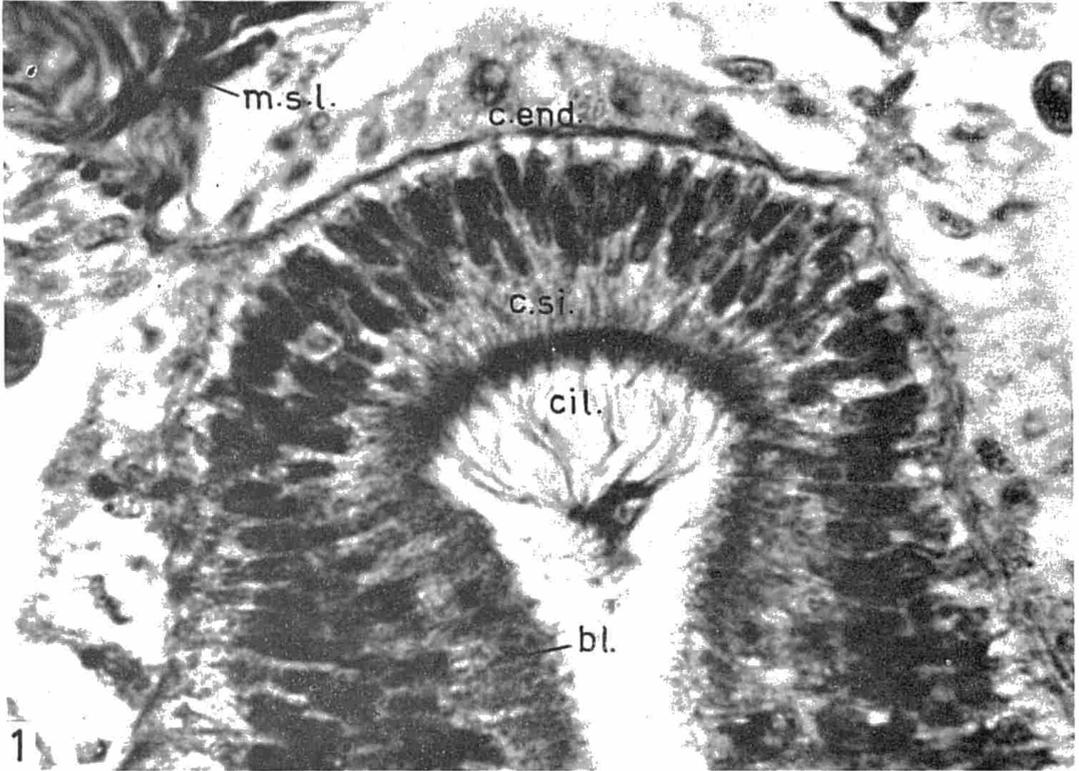


PLANCHE VII

1. Coupe oblique dans un polype rétracté.

Coloration : Hématoxyline-Phloxine-Vert lumière.

Objectif : 10.

act. actinostome.

t.r. tentacule rétracté.

2. Coupe longitudinale dans des tentacules introverts.

Coloration : bleu Alcian non oxydé.

Objectif : 40.

a. actinopharynx.

c.t. cavité tentaculaire.

pi.n.i. pinnules non invaginés en doigt de gant.

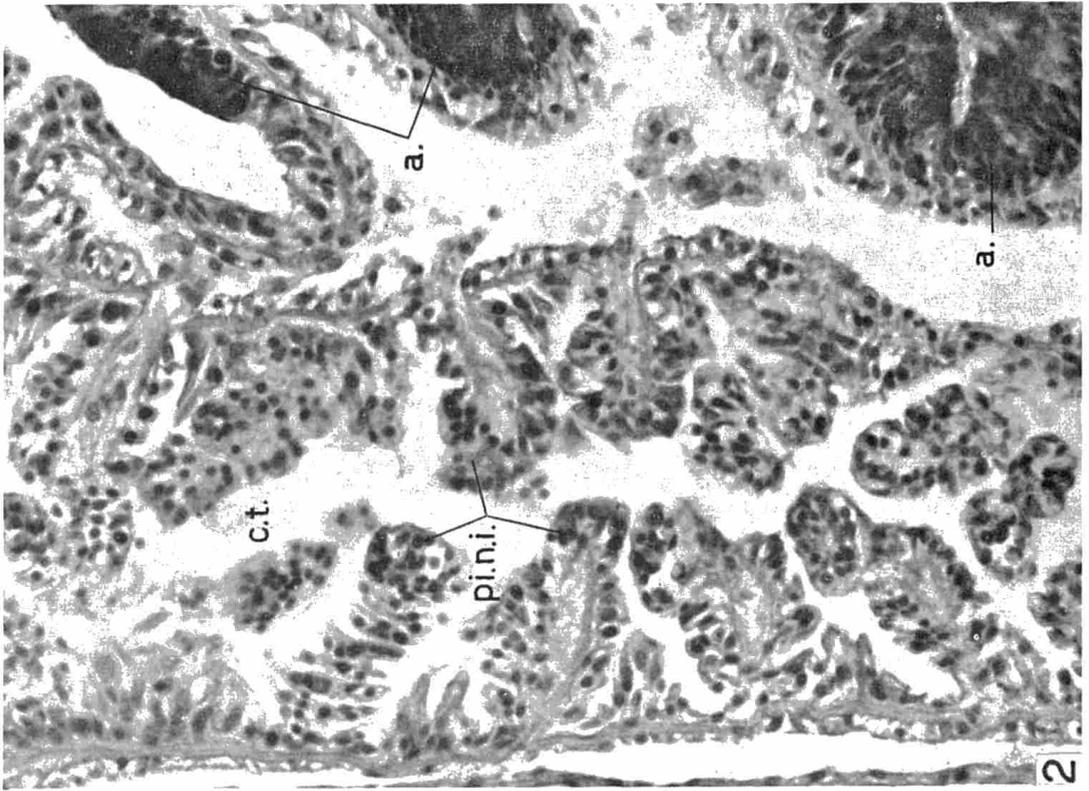


PLANCHE VIII

1. Coupe au niveau de l'ectoderme périphérique.

Coloration : bleu Alcian non oxydé.

Objectif : immersion.

a.per. attache du périoderme.

c.ect. cellule ectodermique.

c.end. cellule endodermique.

m. mésoglée.

per. périoderme.

2. Coupe dans la partie périphérique de la colonie.

Coloration : Hale-P.A.S.

Objectif : 40.

a.sq. attache du squelette.

c.end. cellule endodermique.

ect.pér. ectoderme périphérique.

m. mésoglée.

z. zooxanthelle.

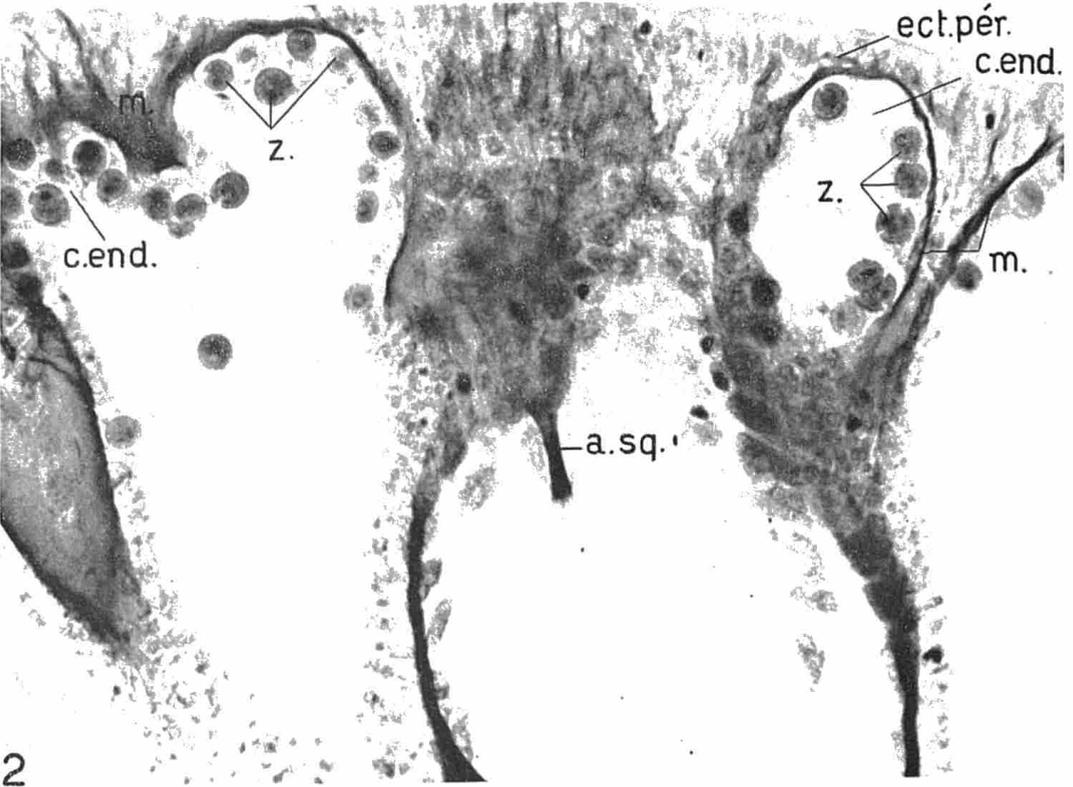
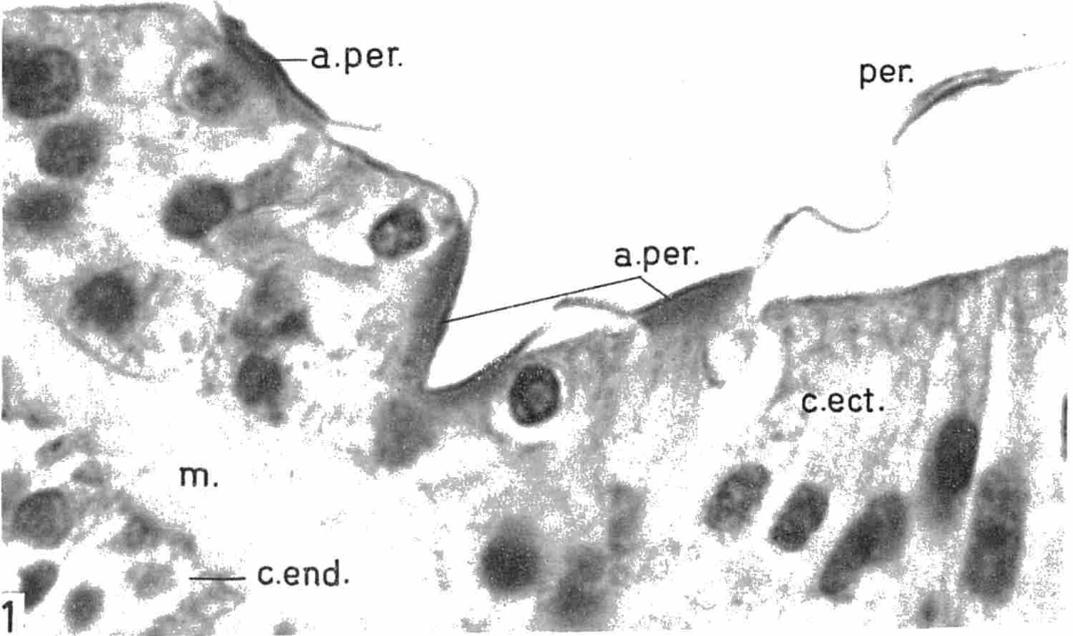


PLANCHE IX

1. Coupe longitudinale d'un œuf.

Coloration : Hématoxyline-Phloxine-Vert lumière.

Objectif : 10.

- c.end. cellule endodermique.
- m. mésoglée.
- m.s.l. muscle septal longitudinal.
- n. noyau.
- nu. nucléole.
- p. parois du polype.

2. Coupe dans un polype rétracté.

Coloration : bleu Alcian non oxydé.

Objectif : immersion.

- a. actinopharynx.
- act. actinostome.
- a.sq. attache du squelette.
- ect. ectoderme.
- end. endoderme.
- m. mésoglée.
- m.s.rad. musculature septale radiaire.
- p. parois du polype.

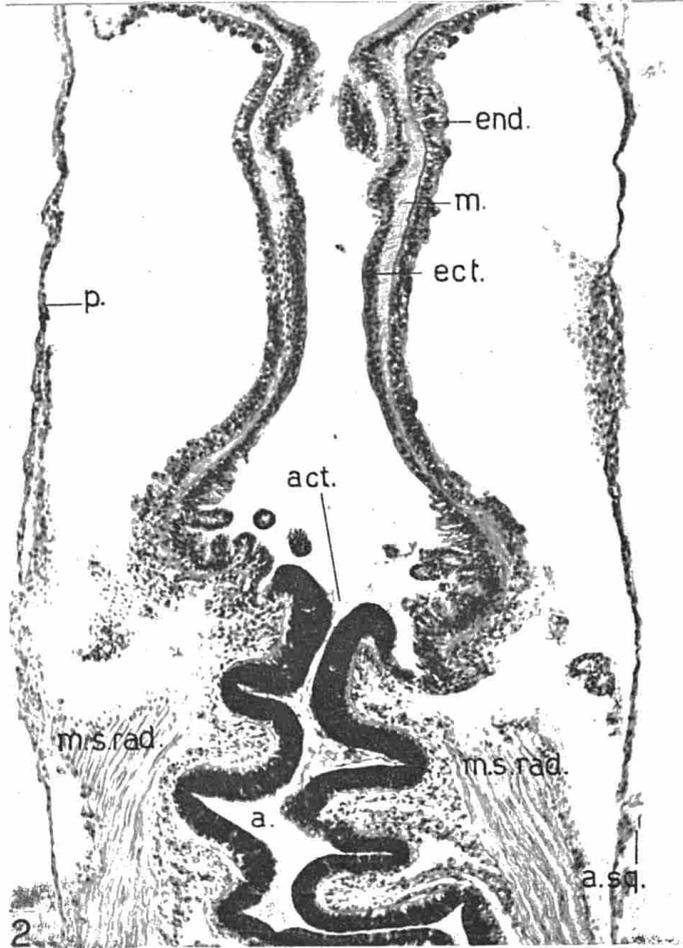
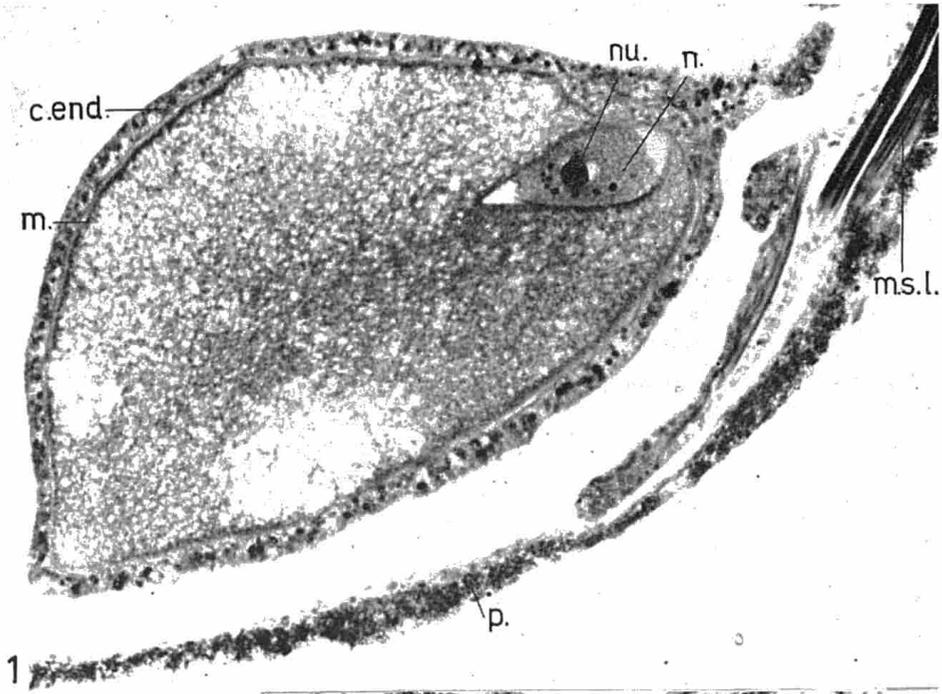


PLANCHE X

Macrographie d'une coupe transversale d'une digitation du squelette.
Polissage au carbure de silicium.

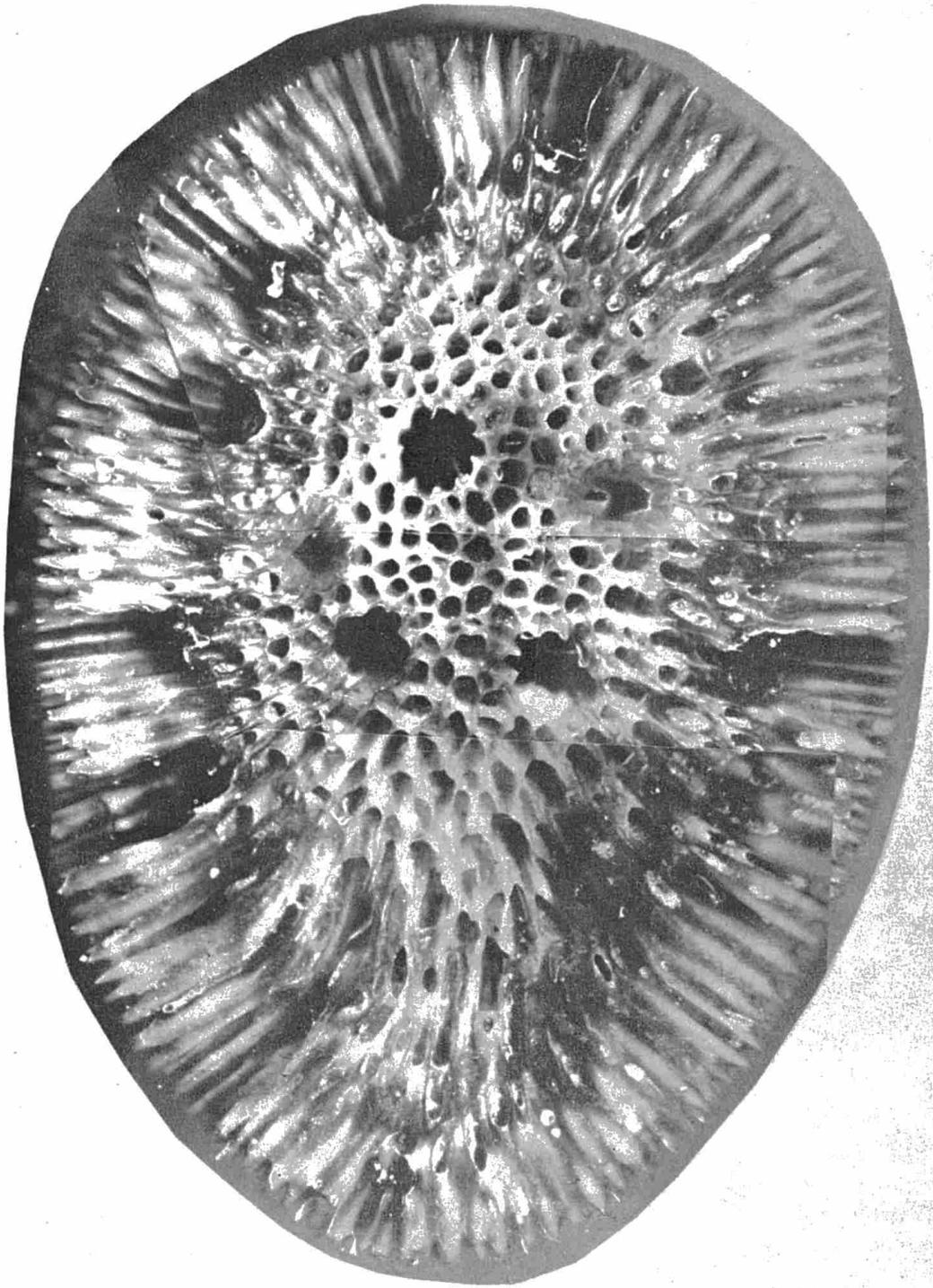


PLANCHE XI

Coupe transversale — Micrographie d'une coupe transversale polie du squelette.

Polissage au carbure de silicium.

Grossissement : 25.

cal.ca. calice calcaire.

l.sq. lamelle du squelette.

sq. squelette.

t.c. tube calcaire contenant les canaux coenenchymateux centripètes.

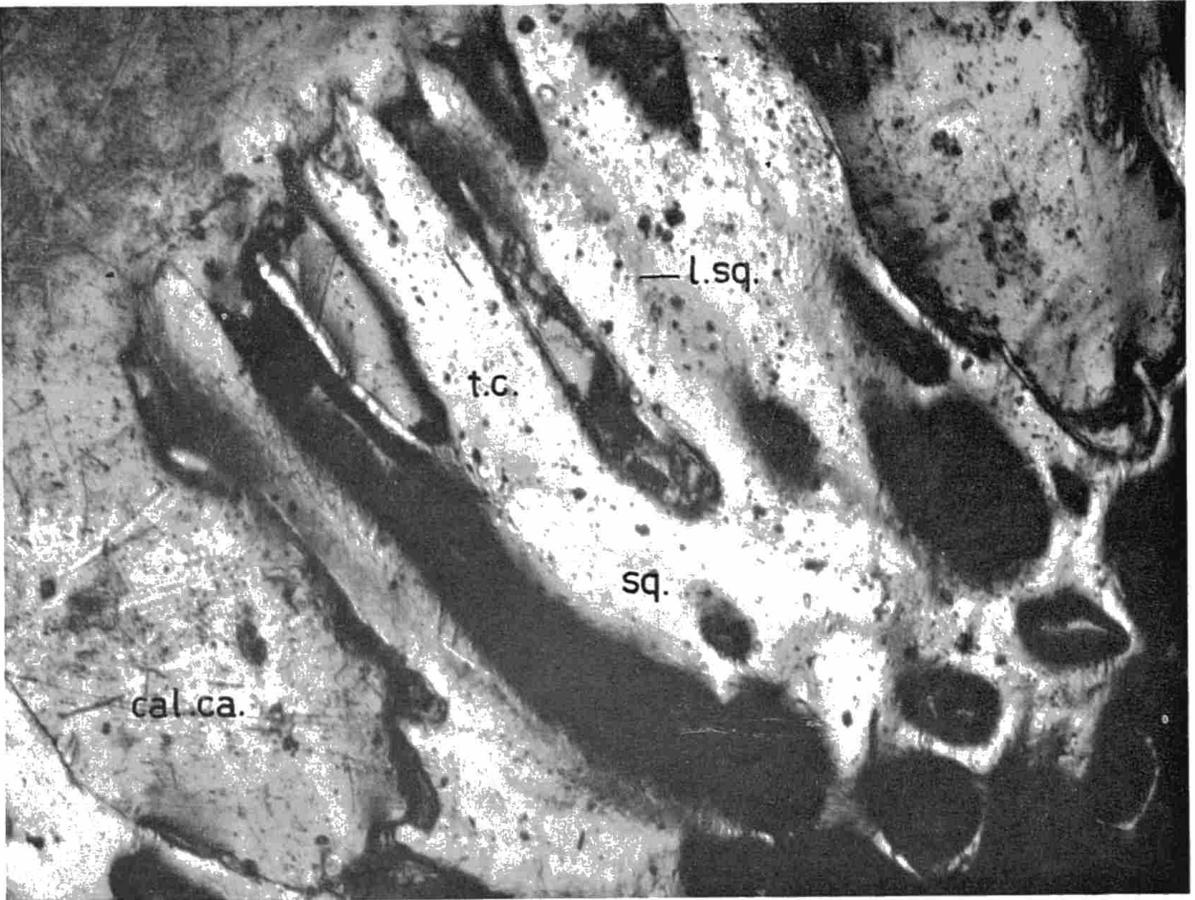


PLANCHE XII

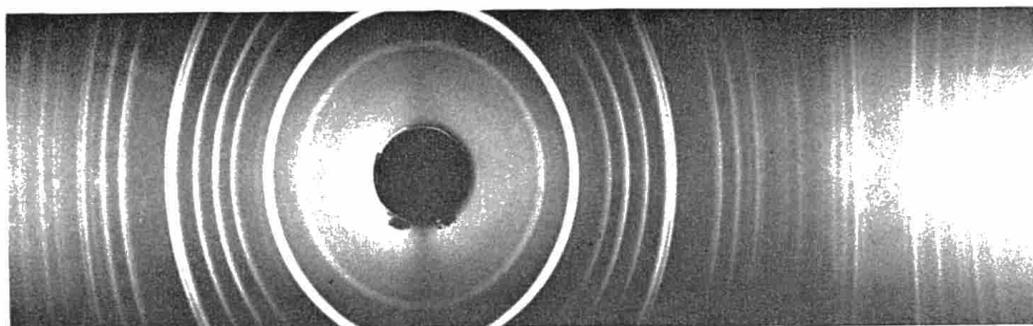
Diagrammes des rayons X.

Anticathode de Cu, filtre Ni, caméra Debye-Scherrer, diamètre 57,5 mm.

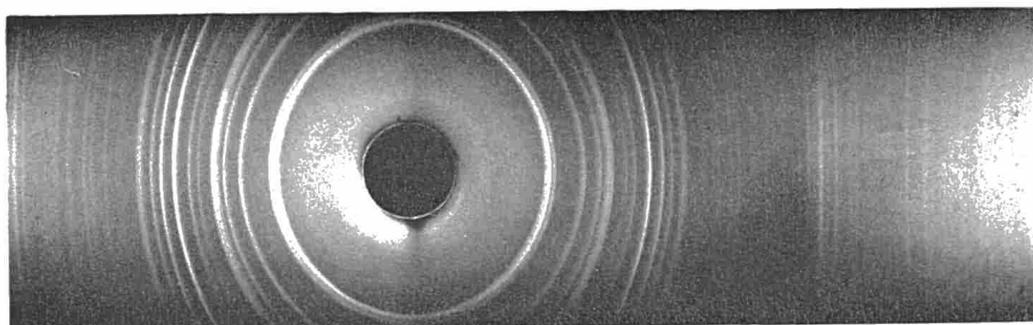
En haut : spécimen de calcite pure.

Au milieu : squelette d'*Heliopora*.

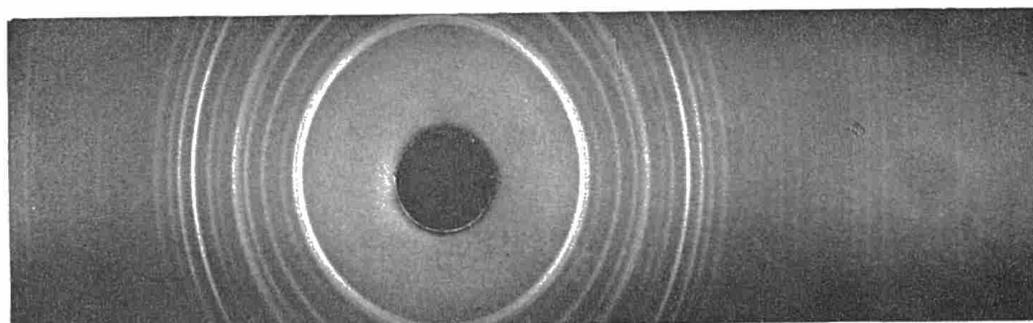
En bas : spécimen d'aragonite pure.



CALCITE



HELIOPORA



ARAGONITE

Des presses | Der persen
de | van
l'imprimerie PUVREZ
59, avenue Fonsny | *Fonsnylaan 59*
Bruxelles | Brussel

