

Biologie marine/Marine Biology
(Paléontologie/Paleontology)

Un Spongiaire Sphinctozoaire colonial apparenté aux constructeurs de récifs triasiques survivant dans le bathyal de Nouvelle-Calédonie

Jean VACELET, Jean-Pierre CUIF, Pascale GAUTRET, Marc MASSOT, Bertrand RICHER de FORGES et Helmut ZIBROWIUS

Résumé – Un second représentant actuel des Sphinctozoaires, importants constructeurs de récifs au Permo-Trias, a été découvert dans la zone bathyale de Nouvelle-Calédonie. Contrairement au survivant déjà connu, *Vaceletia crypta*, il a conservé le mode de croissance colonial et les capacités constructrices de ses analogues fossiles. Sa croissance est bien plus lente que celle des coraux récifaux actuels. La base d'une construction de 10 cm d'épaisseur a été datée de 700 ans.

A colonial sphinctozoan sponge related to Triassic reef builders surviving in deep water off New Caledonia

Abstract – Sphinctozoan sponges were major reef-builders in the Permo-Triassic. For a long time, they were considered to be extinct, until a discrete, solitary "living fossil" was found in cryptic reef habitats. A new extant sphinctozoan, with the same colonial morphology and construction capabilities as its fossil counterparts, has been discovered in bathyal environments off from New Caledonia. A significant difference from modern scleractinian reef-builders is the particularly low growth rate: the basal part of a 10 cm thick construction is approximately 700 years old.

Abridged English Version – Reef building has been a major phenomenon in marine environments since the Cambrian. Reefs have been built by a diverse range of organisms ([1], [2], [3]), including various groups that are now extinct. Therefore, it is difficult to compare building strategies in ancient reefs to those in scleractinian dominated Recent coral reefs. Recently it has been shown that close relatives of enigmatic Paleozoic and Mesozoic reef organisms survive in cryptic habitats ([4], [5], [6]). These discoveries confirm that stromatoporoids and chaetetids are not cnidarians, but calcified sponges ("sclerosponges"). Survivors of these groups are apparently unable to compete with modern corals as reef-builders since their growth rate is low. The skeleton is, however, more resistant than in Recent corals [7], indicating that building strategies were probably markedly different in ancient reefs.

Sphinctozoans, the main reef constructors in the Middle Triassic, are chambered calcified sponges with morphological characteristics resembling Cambrian archaeocyathans ([8], [9]) (the earliest reef-building animals). Sphinctozoans were considered to have become extinct at the end of the Cretaceous until a "living fossil" was encountered in cryptic reef habitats [10]. Unlike its nearest relatives, the Triassic Cryptocoeliidae, this survivor occurs as a solitary, discrete organism with no reef construction ability.

We report the discovery from bathyal environments of a new extant sphinctozoan that retains a colonial growth mode and construction capabilities and thereby provides clues to the ecology and building strategies of its fossil counterparts.

The colonial sphinctozoan is common in the upper bathyal zone (160-600 m) off New Caledonia, an area remarkably rich in Mesozoic relicts [11]. It forms aggregates of living and dead material (Fig. 1) at 170 to 300 m, especially on seamounts of the Norfolk

Note présentée par Claude LEVI.

0764-4469/92/03140379 \$ 2.00 © Académie des Sciences

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 35704, ex 1

Cote : B

54 JUIL. 1992

P 21

M

ridge. The sponge was obtained during 82 dredgings and observed from the manned submersible "Cyana" (CALSUB cruise). Fragile and poorly lithified aggregates result from repeated branching and anastomosing. Aggregates measure up to 15 cm in diameter, even after being broken by the dredge. Sphinctozoan debris often constitute the dominant fraction of the dredged material.

The new sphinctozoan differs from the previous discovery, *Vaceletia crypta* [10], in having a branching and colonial growth mode, which enables it to build aggregates. Other differences are an irregularly shaped skeleton with thicker pillars and chamber walls, and a longitudinal wall dividing the central canal (Fig. 2). These morphological differences would be considered to be family-level characters in fossil material. However, living tissue (demosponge-like and devoid of spicules) is similar to *V. crypta*, as is the nature and microstructure of the skeleton (feltwork of aragonite needles). This suggests close affinities between the two surviving sphinctozoans. From a zoologist's perspective, the value of morphological characters used for taxonomy and phylogeny of fossil material has thus been overestimated. This is confirmed by the high intraspecific variability in the branching structures, size and morphology of the abundantly available specimens. The colonial form does not represent a more heavily calcified ecomorph of *V. crypta* in deep environments, because typical, solitary *V. crypta* have also been obtained from bathyal depths in the Indian Ocean [12].

A special feature of the colonial sphinctozoan is that the wall openings (exopores) are completely closed by a cuticle in the living tips of the branches (Fig. 4) and by micritic calcium carbonate in the dead parts. In fossil sphinctozoans, exopores were interpreted as inhalant apertures and this function was confirmed in Recent *V. crypta*. It is surprising that these openings do not appear to be functional in the new species.

Growth patterns with ramifying and anastomosing branches, general skeleton architecture and wall opening morphology are remarkably similar to those observed in Triassic *Stylothalamia* ([13], [14]) (Fig. 3). These sponges have been found in organic buildups from Tyrol and Turkey [15] where they were associated with other calcified sponges, corals and algae. In the Turkish outcrops, skeletons consisted of aragonite with a high strontium content (8,000-10,000 ppm) and the crystalline units were organized in a feltwork of acicular microcrystals. This structure is very similar to that of the living form, which confirms that diagenesis has not significantly affected the microstructure of these Triassic remains.

Data on growth rate and patterns of this survivor of ancient reef-builders are noteworthy because successful reef building relies primarily on rapid growth and high construction strength. None of the hundreds of specimens examined were found in the process of forming a new chamber, unlike *V. crypta*, indicating that the formation of a new chamber is a rare event and growth rates are low. This was corroborated by preliminary ^{14}C dating using Tandemron: the lower part of a branch removed from the dead base of a 10 cm thick aggregate was found to be 670 ± 70 years old while 3 cm higher the same branch was 405 ± 60 years old. This indicates a growth rate of 11 mm per 100 years, which is considerably slower than in modern reef-builders, such as scleractinian corals. It is, however, in the same order as Recent mound-like sclerosponges ([16], [17]) or deep-sea gorgonians [18].

Comparison of modern and ancient scleractinian corals and calcified sponges (including stromatoporoids, chaetetids and archaeocyathans) reveals that the former grow more rapidly, but build relatively fragile structures, whereas the latter (in particular Recent ceratoporellids), are slow-growing and build highly resistant frameworks [7]. This strategy has proved to be less successful in recent geological times. The association with calcified algae indicates that sphinctozoan assemblages were located in shallow water ([13], [14], [19]). If Triassic

5-10, 1907
A

sphinctozoans had the same building strategy as their Recent deep-water counterparts (forming highly fragile aggregates with low growth rate), they would obviously not have been well adapted to exposed shallow-water environments. This would explain why they were rarely the main constructors of reefs. The similarities in shape and structure between sphinctozoans from Triassic shallow-water buildups and from Recent deep-water aggregates, suggest that ancient sphinctozoan reefs were located in low energy environments.

This new deep-water sphinctozoan (to be described elsewhere in the family *Cryptocoeliidae*) illustrates that this group is more widely represented in Recent environments than was previously thought, but that a shift in ecology toward deeper environments probably occurred during geologic history. First-hand data on the biology, ecology and growth of near relatives of Triassic reef-builders are now available to help understand ancient reef environments. This slow-growing organism also may contain an integrated record of deep-sea conditions over long time-scale [18].

La construction de récifs par des organismes est un phénomène majeur de l'environnement marin depuis le Cambrien, mais ses modalités sont mal connues pour les formations du Paléozoïque et du Mésozoïque. Les comparaisons entre récifs fossiles et récifs coralliens actuels sont difficiles en raison de l'extinction ou de la perte de l'activité constructrice de plusieurs importants groupes récifaux anciens ([1], [2], [3]). Toutefois, des découvertes des vingt dernières années ont montré que des formes très proches de certains organismes récifaux considérés comme éteints survivent de façon inattendue dans des habitats marginaux, les grottes sous-marines et les microcavités des récifs coralliens ([4], [5], [6]). Ces découvertes ont résolu le problème des affinités zoologiques de groupes restés longtemps énigmatiques, en particulier des *Stromatopores* et des *Chaetétidés*, qui se sont révélés être des *Spongiaires calcifiés*, et non pas des *Cnidaires* comme on l'a longtemps cru. Elles peuvent aussi apporter des renseignements directs sur les modes de construction des récifs anciens. Ces survivants sont incapables de résister à la concurrence des coraux *Scléractiniaires* hermatypiques actuels et jouent un rôle négligeable dans les constructions récifales. Mais leur mode de croissance, la résistance mécanique et la structure de leur squelette témoignent de changements importants dans les stratégies de construction des récifs au cours des temps géologiques [7].

Parmi ces organismes, les *Sphinctozoaires* sont des éponges calcifiées formées d'un empilement de chambres, dont les caractéristiques morphologiques rappellent celles des *Archéocyathes* du Cambrien, les plus anciens animaux constructeurs de récifs ([8], [9]). Les *Sphinctozoaires* ont été d'importants constructeurs au Permo-Trias et ont même été les organismes dominants dans les récifs du Trias moyen. On croyait qu'ils s'étaient éteints à la fin du Crétacé, jusqu'à la découverte d'un « fossile vivant » dans les habitats cryptiques des récifs coralliens actuels [10]. Cette relique, classée dans la famille triasique des *Cryptocoeliidae*, est solitaire, de petite taille et n'est pas constructrice, à l'inverse des formes fossiles apparentées.

Nous avons découvert dans la zone bathyale de Nouvelle-Calédonie un autre *Sphinctozoaire* actuel, qui a conservé un mode de croissance colonial et est capable de construire, sinon de véritables biohermes, du moins des massifs de dimensions décimétriques.

Ce nouveau *Sphinctozoaire* est commun dans le bathyal supérieur du secteur de la Nouvelle-Calédonie, zone remarquable par l'abondance d'organismes reliques du Mésozoïque [11]. Les spécimens ont été obtenus dans 82 stations entre 170 et 600 m, principalement sur la ride Norfolk, mais aussi autour de la Nouvelle Calédonie et des îles Loyauté,

Hunter et Matthew. Ils sont particulièrement abondants entre 170 et 300 m sur des bancs de la ride Norfolk où l'éponge construit des massifs grâce à ses branches ramifiées et anastomosées (fig. 1). Ces massifs sont fragiles. Ils doivent atteindre de grandes dimensions, car des fragments de 15 cm de diamètre ont été récoltés par les dragues ou chaluts. A certaines stations, les débris vivants et morts de l'éponge constituaient l'essentiel du contenu de la drague. L'éponge a été observée en place grâce au sous-marin *Cyana* sur des replats de falaises à Lifou (mission CALSUB), à 250 m. Elle formait là des accumulations de débris libres, certains avec des extrémités encore vivantes, mais ne construisait pas de massifs.

La nouvelle forme diffère de l'espèce survivante déjà connue, *Vaceletia crypta* [10], par sa croissance coloniale et la formation de ramifications, qui lui permettent de construire des massifs. On note également une structure plus irrégulière du squelette, avec des piliers et des parois de chambres plus épais, et la présence constante d'une cloison longitudinale divisant le canal central (fig. 2). Ces différences morphologiques du squelette seraient probablement considérées comme des caractères du niveau de la famille dans les matériaux fossiles. Cependant, les tissus vivants (caractéristiques des démosponges et dépourvus de spicules), ainsi que la nature et la structure du squelette (feutrage d'aiguilles d'aragonite) sont semblables à ceux de *V. crypta*, ce qui indique que les deux Sphinctozoaires actuels appartiennent à la même famille (Cryptocoeliidae). Il apparaît donc, pour le zoologiste, que la valeur des caractères morphologiques squelettiques pris en compte pour la taxonomie et la phylogénie des Sphinctozoaires fossiles tend à être surestimée. Ceci est confirmé par la grande variabilité observée dans le type de ramification, la taille et la morphologie des centaines de spécimens disponibles dans le matériel actuel de Nouvelle-Calédonie. L'hypothèse que ces éponges seraient une écomorphose de *V. crypta* plus fortement calcifiée en milieu profond ne semble pas devoir être retenue. En effet, des spécimens solitaires typiques de *V. crypta*, à parois et piliers minces et réguliers, ont été récoltés à 530 m en océan Indien (Mayotte) [12].

Un caractère original et encore inexplicé de cette éponge est que les ouvertures des parois (exopores) sont toujours obturées, soit par une cuticule (fig. 4) dans les parties vivantes, à l'extrémité des branches, soit par des aiguilles de carbonate de calcium dans les parties basales. Chez les Sphinctozoaires fossiles, les exopores ont été interprétés comme des ouvertures inhalantes, et chez *V. crypta* chaque ostiole correspond bien à un exopore. Il est donc surprenant que ces ouvertures soient apparemment non fonctionnelles ici. La fonction de la cloison du canal central reste aussi à élucider.

Les spécimens ressemblent beaucoup à des Sphinctozoaires de récifs du Permo-Trias (fig. 4). Le type de croissance, avec des branches ramifiées et anastomosées, l'architecture générale du squelette, la morphologie des ouvertures des parois, sont très semblables à ceux de *Stylothalamia* triasiques ([13], [14]). Ces fossiles ont été observés dans des constructions récifales du Tyrol et de Turquie [15], en association avec d'autres éponges calcifiées, des coraux et des algues. Les fossiles de Turquie sont formés d'aragonite avec une forte teneur en strontium (8 000-10 000 ppm) et les cristaux sont arrangés en un feutrage de microcristaux aciculaires. Cette microstructure est identique à celle de la forme actuelle, ce qui indique que la diagenèse n'a pas modifié de façon significative la microstructure des fossiles triasiques.

Des données sur la vitesse et le mode de croissance de ce survivant d'un groupe d'anciens constructeurs de récifs sont intéressants, car l'édification de récifs dépend avant tout de la vitesse de croissance et de la solidité des constructions. Bien que des centaines

de spécimens aient été examinés, aucun n'a montré la formation d'une nouvelle chambre (qui avait été observée chez *V. crypta*), ce qui indique qu'il s'agit d'un phénomène rare et suggère une croissance lente. Ceci a été confirmé par les premiers résultats de datations au ^{14}C par le Tandetron : la partie inférieure d'une branche prélevée sur la base morte d'un massif de 10 cm d'épaisseur a été datée de 670 ± 70 ans, tandis que 3 cm plus haut, la même branche avait 405 ± 60 ans. Ceci indique une croissance linéaire de 11 mm par siècle, bien plus lente que celle des coraux constructeurs des récifs actuels. Cette vitesse de croissance est du même ordre de grandeur que chez d'autres éponges calcifiées actuelles vivant dans des grottes littorales ([16], [17]) et chez divers Cnidaires bathyaux actuels [18]. Cet âge des massifs en fait d'intéressants intégrateurs des conditions physico-chimiques en milieu bathyal sur plusieurs siècles.

La comparaison des coraux Scléractiniaires hermatypiques et des éponges calcifiées (incluant maintenant les Stromatopores, les Chaetétides, et les Archéocyathes) montre que les stratégies de construction de récifs ont dû être très différentes au cours des temps géologiques. Les éponges calcifiées survivantes, en particulier les Cératoporellidés actuelles, ont une croissance très lente, mais construisent des structures remarquablement solides, et les anciens récifs correspondant devaient bien résister aux cyclones [7]. Au contraire, les coraux hermatypiques actuels ont une croissance rapide, mais les structures formées sont relativement fragiles. Cette stratégie a supplanté celle des Spongiaires dans les mers actuelles.

L'association avec des algues indique que la plupart des Sphinctozoaires vivaient en eaux peu profondes ([13], [14], [19]). Si les Sphinctozoaires du Trias avaient la même stratégie de construction que leur équivalent actuel du bathyal (formation de massifs fragiles avec une croissance lente), il est certain qu'ils n'étaient pas adaptés à des milieux littoraux de mode agité. Ceci pourrait expliquer pourquoi ces organismes ont été rarement les constructeurs primaires de récifs. Les similitudes de forme et de structure entre les Sphinctozoaires des récifs littoraux triasiques et les massifs bathyaux actuels suggèrent que les anciens récifs à Sphinctozoaires dépendaient d'environnements très calmes.

Ce nouveau « fossile vivant », dont la description dans la famille Cryptocoeliidae est en préparation, montre que les Sphinctozoaires sont mieux représentés dans les milieux actuels que ce que l'on croyait. Il est probable que cette relique vit à plus grande profondeur que ses correspondants fossiles, et les transpositions de l'actuel au passé de données telles que la vitesse de croissance et le mode de calcification doivent donc être faites avec prudence. La nouvelle forme offre néanmoins la possibilité d'une connaissance directe de la biologie, de l'écologie et du mode de croissance d'un organisme étroitement apparenté aux constructeurs de récifs du Trias, et donc d'une meilleure compréhension de milieux récifaux anciens.

Note remise le 3 février 1992, acceptée le 14 février 1992.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] P. H. HECKEL, *Spec. Publ. Soc. econ. Paleontol. Mineral.*, 18, 1974, p. 90-154.
- [2] J. A. TALENT, *Senckenberg. leth.*, 69, 1988, p. 315-368.
- [3] N. D. NEWELL, *Sci. Amer.*, 226, 1972, p. 54-65.
- [4] W. D. HARTMAN et T. F. GOREAU, *Symp. Zool. Soc. London*, 25, 1970, p. 205-243.
- [5] W. D. HARTMAN et T. F. GOREAU, *Postilla*, 167, 1975, p. 1-21.
- [6] J. VACELET, *Syst Assoc. spec. vol.*, 28, 1985, p. 1-13.
- [7] H. SCHUHMACHER et M. PLEWKA, *Oecologia*, 49, 1981, p. 279-282.

- [8] F. DEBRENNE et J. VACELET, *Paleontogr. Am.*, 54, 1984, p. 358-369.
 [9] F. DEBRENNE, A. ROZANOV et A. ZHURAVLEV, *Cahiers Paléontol. C.N.R.S.*, 1990, p. 1-218.
 [10] J. VACELET, *Coll. int. C.N.R.S.*, 291, *Biologie des Spongiaires*, 1979, p. 483-493.
 [11] N. AMEZIANE-COMINARDI, J. P. BOURSEAU, M. ROUX, *C. R. Acad. Sci. Paris*, 304, série III, 1987, p. 15-18.
 [12] J. VACELET, *Géol. médit.*, 15, 1989, p. 13-26.
 [13] E. OTT, *Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl. Abh.*, NF, 131, 1967, p. 1-96.
 [14] B. SENOWBARI-DARYAN, *Müncher geowiss. Abh. (A)*, 21, 1990, p. 1-326.
 [15] P. GAUTRET, *Geobios*, 18, 1985, p. 553-562.
 [16] L. M. BENAVIDES et E. R. M. DRUFFEL, *Coral Reefs*, 4, 1986, p. 221-224.
 [17] P. WILLENZ et W. D. HARTMAN, *Proc. 5th Int. Coral Reef Congr.*, 5, 1987, p. 113-118.
 [18] E. R. DRUFFEL, L. L. KING, R. A. BELASTOCK et K. O. BUESSELER, *Geochim. et Cosmochim. Acta*, 54, 1990, p. 1493-1500.
 [19] J. A. FAGERSTROM, *Paleontogr. Am.*, 54, 1984, p. 370-381.

J. V. et H. Z. : Centre d'Océanologie de Marseille, Station marine d'Endoume,
 U.R.A. n° 41 C.N.R.S., 13007 Marseille ;

J. P. C. et P. G. : Laboratoire de Pétrologie sédimentaire et Paléontologie,
 Université Paris-Sud-Orsay, Bât. n° 504, 91405 Orsay Cedex ;

M. M. : Laboratoire d'Hydrobiologie et de Géochimie isotopique,
 Université Paris-Sud-Orsay, Bât. n° 504, 91405 Orsay Cedex ;

B. R. de F. : Centre ORSTOM de Nouméa,
 B.P. n° A-5, Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie.

EXPLICATIONS DE LA PLANCHE

- Fig. 1. — Fragment d'un massif construit, dragué à 250 m sur la ride Norfolk.
 Fig. 1. — Part of an aggregate, dredged on the Norfolk Ridge (250 m).
 Fig. 2. — Section longitudinale du squelette de l'extrémité d'une branche. Noter la division du canal central par une cloison (C). Os : oscule.
 Fig. 2. — Longitudinal section through the skeleton of the tip of a branch. Note the wall (C) dividing the central canal. Os: oscule.
 Fig. 3. — Section d'un Sphinctozoaire fossile (*Stylothalamia sp.*) du Trias (Norien) de Turquie.
 Fig. 3. — Section through a fossil sphinctozoan (*Stylothalamia sp.*) from the Triassic (Norian) of Turkey.
 Fig. 4. — Section du squelette (S) et du tissu vivant (Tv) au niveau d'un exopore obturé par une cuticule organique (Cu).
 Fig. 4. — Section through the skeleton (S) and the living tissue (Tv) at the level of an exopore closed by an organic cuticle (Cu).