

(Communication reçue le 21 mars 1970.)

RAPPORT SCIENTIFIQUE DE L'EXPÉDITION BELGE A LA GRANDE BARRIÈRE D'AUSTRALIE EN 1967

MADRÉPORES :

II. VARIATIONS MORPHOLOGIQUES INTRACOLONIAIRES ET ALTÉRATIONS DU SQUELETTE CORALLIAIRE

par Jacqueline FOIDART

Stagiaire de Recherches au F.N.R.S.

Laboratoire de Paléontologie Animale

Université de Liège, 7 Place du XX Août, Liège

RÉSUMÉ

Les variations morphologiques que l'on peut rencontrer dans un même corallum résultent soit d'une localisation particulière des calices, soit de la présence d'organismes perturbateurs tels que Mollusques, Cirripèdes ..., soit enfin d'une altération *post-mortem* du squelette coralliaire.

Les modifications que l'on observe en périphérie des colonies atteignent la forme des calices et les différentes structures squelettiques de ceux-ci; il en est de même pour les organismes destructeurs. L'altération *post-mortem*, quant à elle, a pour effet d'atténuer ou même parfois d'effacer les caractères spécifiques.

I. INTRODUCTION

La présente note a pour objet l'étude de variations observées chez diverses espèces du genre *Goniastrea*. On les retrouve dans tous les spécimens examinés mais elles peuvent s'y montrer plus ou moins accusées. Il semble que des variations similaires se rencontrent dans d'autres genres et familles de Madrépores.

Très rarement évoquées dans la littérature, elles présentent cependant un intérêt en ce sens qu'elles peuvent masquer les véritables caractères des espèces. Il est possible que des observations faites sur des fragments de corallum aient entraîné des erreurs de détermination, voire l'élaboration de diagnoses erronées.

II. VARIATIONS MORPHOLOGIQUES INTRACOLONIAIRES DE NATURE ECOPHÉNOTYPIQUE

D'une façon générale, les éléments squelettiques subissent, en périphérie des colonies, des altérations qui semblent résulter soit d'une édification quelque peu désordonnée de l'architecture squelettique (septa, lobes paliformes, columelle), soit d'un plan de construction légèrement modifié par adaptation aux exigences d'une localisation déterminée (forme des calices notamment).

A. *Forme des calices.*

En périphérie du corallum, les calices montrent une nette tendance à l'éirement, bien que leur columelle, très allongée, reste indivise; leur grand axe est alors dirigé de manière sensiblement perpendiculaire au bord de la colonie; il en résulte un parallélisme frappant entre les calices adjacents, parallélisme surtout prononcé chez les espèces méandroides (Pl. 1, fig. sup.).

Si une partie de la surface du corallum est vallonnée, les calices s'ovalisent dans le sens de l'axe des dépressions (Pl. 1, fig. inf. a-b) et semblent au contraire se dilater sur les parties très bombées.

B. *Profondeur des calices.*

D'une façon générale, elle est moindre à la périphérie des colonies qu'au sommet de celles-ci; la columelle se situe en effet à un niveau plus élevé en bordure des corallums où le fond des calices se trouve parfois presque au niveau de la surface.

C. *Épaisseur des parois.*

Celles-ci montrent une nette tendance à s'épaissir à la périphérie des colonies; bien que le cas ne soit pas général, les parois peuvent atteindre à ce niveau des épaisseurs de 3 mm; elles sont alors arrondies à leur sommet. Ce phénomène se rencontre notamment chez certains spécimens à parois épaisses de *Goniastrea parvistella*.

D. *Denticulation des septa.*

Elle devient généralement plus irrégulière vers la périphérie

des colonies; cette tendance, qui peut être extrêmement marquée, amène un découpage très prononcé des bords columellaires des septa; de plus les dents septales inférieures peuvent occasionnellement s'incurver vers le haut pour rejoindre le septum auquel elles se soudent, lui conférant à ce niveau une allure fenestrée.

Enfin, la granulation des faces latérales des septa est plus prononcée dans les calices situés à la périphérie du corallum que dans les autres.

E. *Lobes paliformes.*

Ils s'amenuisent très nettement ou même disparaissent en direction marginale; ils se réduisent parfois à une dent irrégulièrement découpée qui peut elle aussi se dresser et rejoindre le septum en laissant une ouverture dans la lame septale.

F. *Columelle.*

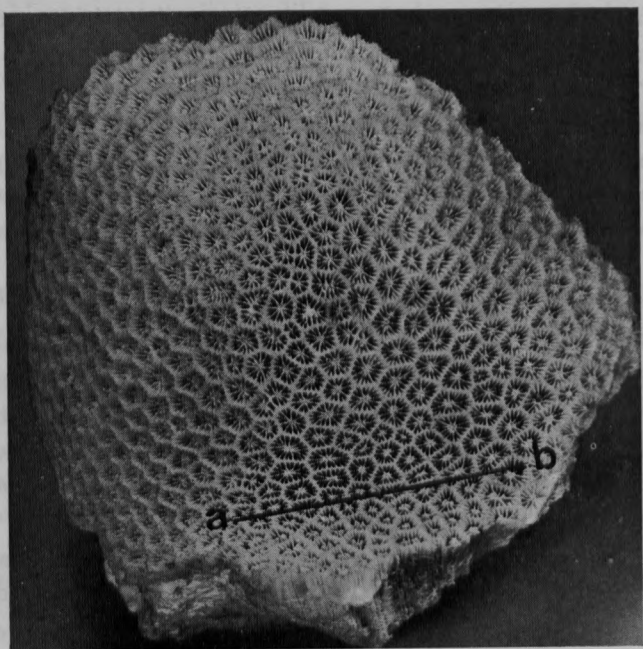
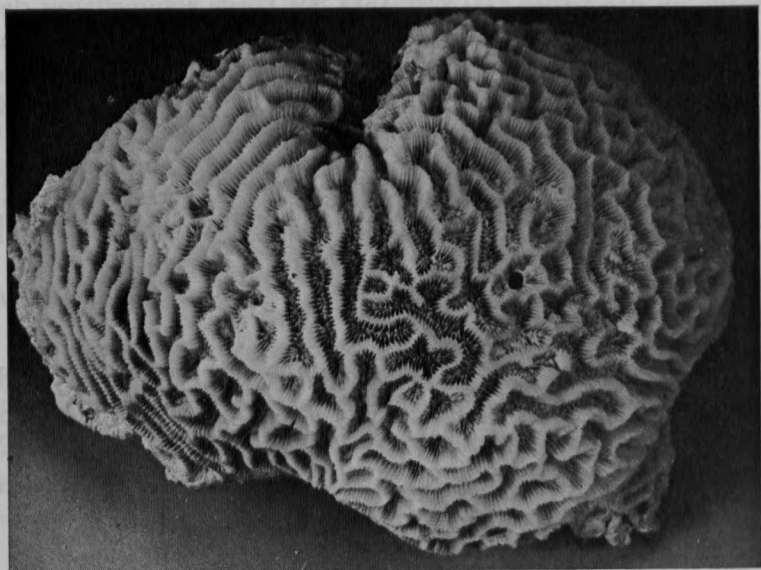
Celle-ci devient très rudimentaire et surtout très lâche. L'« anarchie » qui règne dans les calices périphériques amène parfois un enchevêtrement tellement complexe et fragile entre les structures septales et columellaires que les véritables caractères spécifiques sont très difficilement reconnaissables.

Occasionnellement, la columelle peut être tout à fait absente, auquel cas, le dernier dissépiment forme un plancher complet (Éch. n° 71) (Voir à ce sujet la discussion qui suit).

G. *Discussion de la signification et de la valeur taxonomique de ces variations.*

1. L'allongement périphérique des calices pourrait peut-être s'expliquer par le fait que les polypes, soumis davantage à l'action de la pesanteur sur les flancs redressés de la colonie, s'étirent vers la base de celle-ci en imprimant le même mouvement aux corallites sous-jacents.

Une autre hypothèse de caractère plus adaptatif mais n'excluant en rien la précédente, suppose qu'en raison du redressement du plan des calices à la périphérie des colonies ou en



bordure de cavités creusant le corallum, la surface de captation de la nourriture cesse d'être perpendiculaire à la pluie planctonique et par conséquent, se trouve plus ou moins réduite suivant le degré d'obliquité de la surface; dès lors, il semble raisonnable de penser que les calices s'allongent de manière à pallier les effets de cette situation défavorable et à permettre aux calices de capturer la même quantité de nourriture que ceux situés au sommet de la colonie.

D'autre part, l'étiement des calices au fond et *dans le sens* de l'axe des dépressions déformant la surface de certains corallums, semble répondre à une simple question d'encombrement empêchant les calices de s'étendre latéralement.

2. L'épaississement des parois pourrait s'expliquer par le fait qu'en périphérie des colonies, le squelette est appelé à supporter de par l'action de la pesanteur, une masse plus importante de tissus.

3. Quant au désordre et à la faiblesse des structures calicinales, ils pourraient s'expliquer par des conditions écologiques moins favorables à ce niveau de la colonie. En effet, les polypes périphériques situés plus près du fond, donc vivant en eau moins limpide, moins bien éclairée, verraient leur capacité sécrétrice amoindrie et en tout cas, quelque peu perturbée.

Il convient à propos de ces altérations (découpage excessif des bords septaux, relâchement voire disparition des structures columellaires, etc.) d'évoquer les observations faites par de nombreux paléontologistes sur les variations intracoloniaires rencontrées chez certains Rugueux, observations qui aboutirent au concept tant discuté de « *génomorphe* » (1).

(1) Selon SMITH et LANG (1930) *in* OLIVER (1968) « a genomorph was a colony or some individuals within a colony which anticipate, but do not constitute new genera ».

PLANCHE 1

Fig. sup. — *Goniastrea benhami* — Parallélisme des calices périphériques — Éch. n° 65 — $\times 0,7$.

Fig. inf. — *G. retiformis* — Étiement des calices dans le sens d'une dépression (a-b) — Éch. n° 42 — $\times 1$.

SMITH et LANG, étudiant des Rugueux coloniaux d'âge carbonifère, ont observé qu'au sein d'un même corallum, certains corallites avaient une columelle, tandis que d'autres en étaient dépourvus; or, jusque là, la présence ou l'absence de columelle avait été considérée comme un caractère de valeur taxonomique puisque l'on n'avait rencontré que des corallums présentant l'un ou l'autre de ces caractères et des genres différents avaient été établis. L'application du concept de génomorphe par SMITH et LANG les a amenés à regrouper tous ces genres en un seul divisé en plusieurs génomorphes. Cette conception implique que les génomorphes puissent passer morphologiquement de l'un à l'autre bien qu'aucune forme intermédiaire n'ait été décrite. SMITH et LANG en arrivèrent à déclarer que les génomorphes — au sens infragénérique explicité plus haut — étaient en fait polyphylétiques.

Le problème fut revu en détail par WILSON (1963) qui condamna le concept, le déclara erroné sous l'angle de la génétique et conclut que le seul bienfait de cette idée fut d'attirer l'attention des chercheurs sur la présence effective de variations morphologiques intracoloniaires.

D'après ce que nous avons décrit plus haut, les variations intracoloniaires peuvent être importantes puisqu'elles affectent non seulement la morphologie, mais aussi la présence ou l'absence de certains éléments squelettiques.

Il convient cependant d'insister sur les faits suivants :

1. Ces variations se font toujours en périphérie des calices ou, plus rarement, dans des conditions reproduisant des dispositions similaires (dépression due à des perforations);

2. Entre les calices normaux et les calices périphériques altérés, existe toute une série de calices présentant des caractères intermédiaires.

Ces deux observations tendent à montrer que ces variations morphologiques sont de nature écophénotypique, c'est du moins ainsi que nous les avons interprétées.

3. Dans le cas où le corallum ne serait pas un clone mais résulterait de l'intercroissance de deux colonies adjacentes géné-

tiquement différentes (1), des variations du même ordre apparaîtraient de toute manière en périphérie du corallum complexe.

Quoi qu'il en soit, ainsi que le soulignent WILSON (1963) et OLIVER (1968), il faut tenir compte de ces variations (périphériques) intracoloniaires dans les identifications d'espèces et l'élaboration des diagnostics.

III. MODIFICATIONS DU SQUELETTE CORALLIAIRE DUES A LA PRÉSENCE DE DIFFÉRENTS ORGANISMES

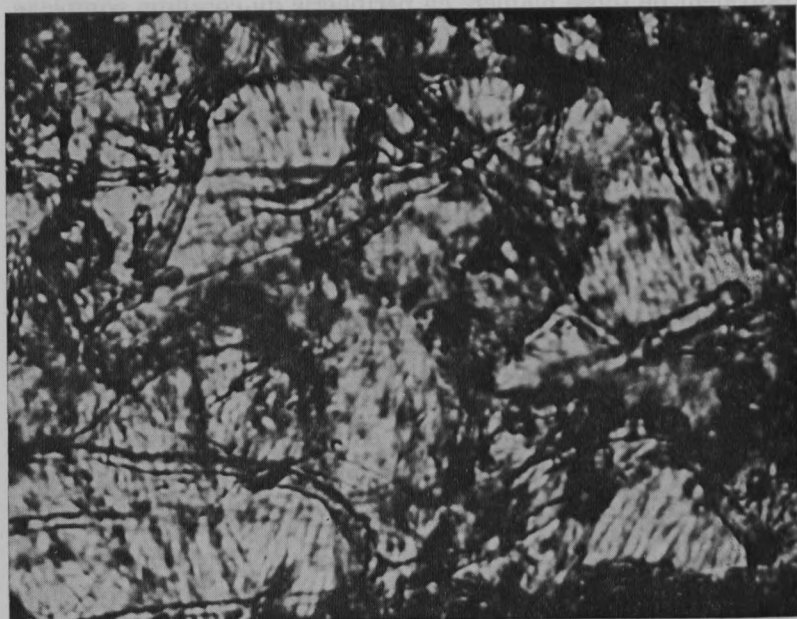
A. *Organismes perforant le corail.*

1. FILAMENTS ALGAIRES visibles en coupe (Pl. 2, fig. sup.). Leur densité, parfois considérable, contribue à rendre le squelette coralliaire très poreux par endroits et en altère considérablement la microstructure. Ils semblent suivre des directions préférentielles : stries de croissance pour les uns, direction ascendante pour les autres.

2. MOLLUSQUES PERFORANTS : Les *Lithophaga* (Pl. 2, fig. inf.) sécrètent un mucus acide attaquant le calcaire auquel ils s'attachent par un byssus dont ils rompent les filaments pour progresser. Grâce à un épais périostracum corné, la coquille échappe à l'action de l'acide (GRASSE, POISSON, TUZET, 1961). L'animal est alors véritablement emprisonné dans une loge calcaire et communique avec l'extérieur par une tubulure étroite où étaient logés leurs siphons.

3. CIRRIPIÈDES logés dans la masse coralliaire. Seul, le sommet de la muraille est visible au niveau du corallum; il présente des bourrelets recouverts de calcaire coralliaire ayant l'aspect typique des septa de l'espèce parasitée (Pl. 3, fig. sup.). La denticulation septale et l'alternance entre les éléments radiaires se retrouvent fréquemment de façon parfaite. Souvent, il y a continuité entre les bourrelets de la muraille du Cirripède et les septa des corallites adjacents dont la forme est d'ailleurs modifiée par l'incurvation de l'animal.

(1) Ainsi qu'on a pu le réaliser expérimentalement (STEPHENSON, 1931).



Le Cirripède se trouve donc protégé par sa muraille dissimulée (sauf au niveau de l'ouverture operculaire) sous du tissu coralliaire dont la couche calicoblastique a des propriétés sécrétrices semblables à celles d'un polype normal.

Sous le recouvrement calcaire, on retrouve les bourrelets réels de la muraille de l'animal. La figure supérieure de la planche 3 montre une moitié de carapace recouverte de calcaire coralliaire tandis que l'autre moitié en a été débarrassée au laboratoire, laissant ainsi apparaître le sommet de la muraille.

L'association *Goniastrea* — Cirripèdes est en parfaite concordance avec le fait que ces deux organismes vivent conjointement dans la zone intertidale des milieux récifaux.

4. Des tubes de POLYCHÈTES SÉDENTAIRES; ils se rencontrent occasionnellement chez *Goniastrea* (Pl. 3, fig. inf.) mais le cas est assez peu fréquent, ce type d'association caractérisant surtout les *Porites*.

B. Organismes encroûtant le corail mort.

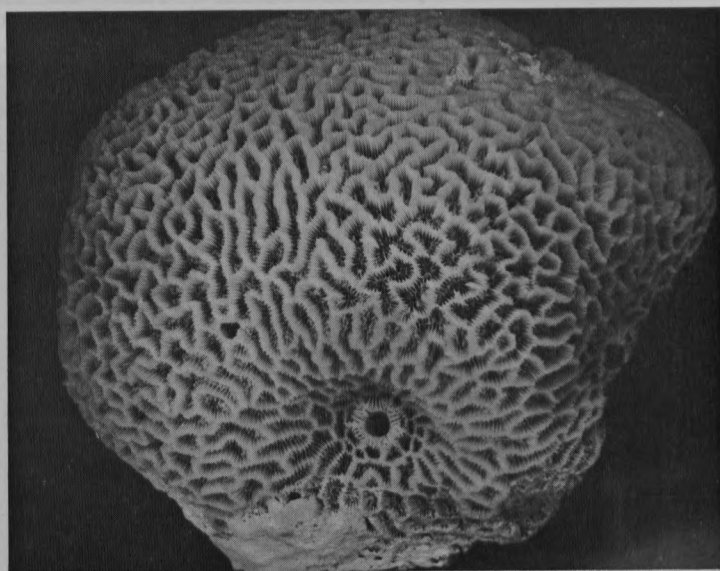
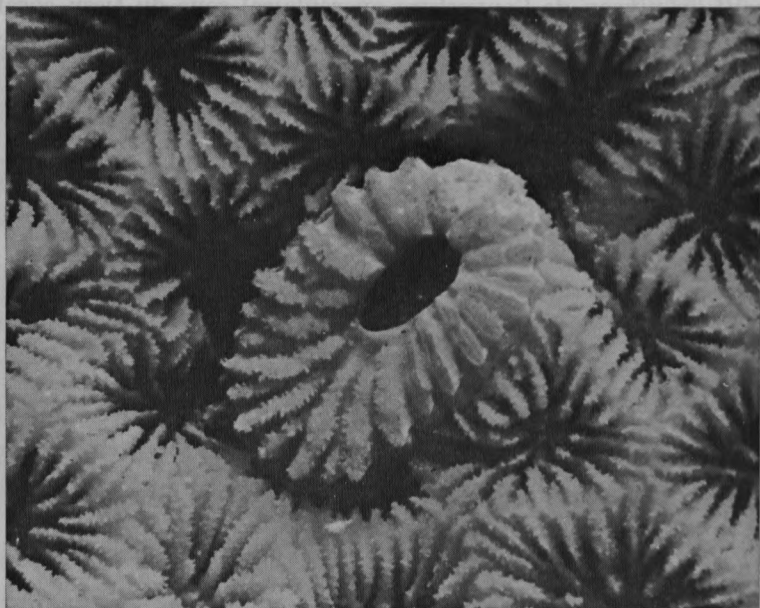
1. BRYOZOAIRE ENCROUTANT; ceux-ci tapissent par endroits la surface du corallum et apparaissent à différents niveaux des sections longitudinales où ils marquent des phases locales d'arrêt de croissance.

2. ALGUES ROUGES (Pl. 3, fig. inf.); en plus des encroûtements qu'elles forment en surface, elles se révèlent aussi dans les coupes longitudinales et transversales où les différentes structures squelettiques sont intimement recouvertes par un revêtement continu cellulaire et stratifié.

PLANCHE 2

Fig. sup. — *G. retiformis* — Perforation du squelette coralliaire par les filaments algaires (lame mince transversale); les stries sous-jacentes représentent les fibrocristaux aragonitiques — Éch. n° 42 — $\times 520$.

Fig. inf. — *G. parvistella* — Perforation du squelette coralliaire par *Lithophaga* sp. (section longitudinale) — Éch. n° 74 — $\times 0,8$.



L'encroûtement par les algues rouges est un processus relativement rapide et fort généralisé; dès qu'une colonie reste exposée trop longtemps au soleil (basses marées de vives eaux), les polypes sont détruits en tout ou en partie et la surface du corallum est bientôt envahie par les Rhodophycées qui donnent à la plateforme cimentée de l'avant-platier, son aspect caractéristique.

IV. ALTÉRATION *POST-MORTEM* DE CERTAINES STRUCTURES CORALLIAIRES

Après ces marées très basses, si les algues rouges n'envahissent pas le corallum assez rapidement, la partie morte est alors recolonisée par une nouvelle génération de polypes, généralement de la même espèce. La surface des corallums peut ainsi montrer des aires mortes juxtaposées à des zones en voie de régénérescence (Pl. 4) et entre lesquelles on peut faire des observations comparatives.

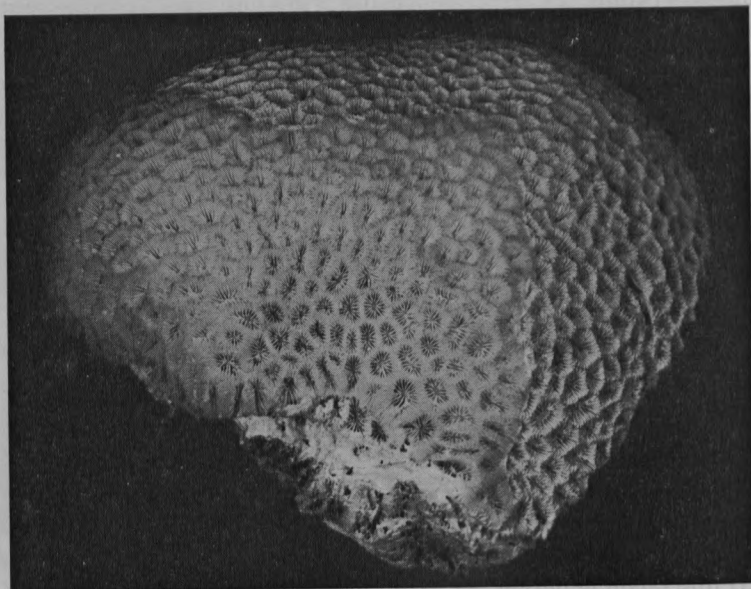
D'une façon générale, les caractères spécifiques externes s'atténuent *post-mortem*. L'altération atteint surtout les lobes palmiformes qui peuvent être très émoussés, voire totalement usés.

Le replat septal s'efface partiellement ce qui donne à la pente un aspect beaucoup plus oblique. La voûte formée par la partie supérieure des septa est parfois totalement supprimée et on observe un angle plus ou moins aigu entre deux corallites voisins; le caractère exsert des septa disparaît.

PLANCHE 3

Fig. sup. — *G. parvistella* — Cirripède (*Pyrgoma crenatum* Sowerby?) logé dans la masse coralliaire; *partie inférieure* : bourrelets de la muraille recouverts de calcaire coralliaire et ayant l'aspect caractéristique des septa de l'espèce envisagée; *partie supérieure* : bourrelets de la muraille mis à nu — Éch. n° 350 — $\times 7,8$.

Fig. inf. — *G. benhami* — Perforations par les Polychètes sédentaires et encroûtement par les algues rouges (partie inférieure gauche de la colonie); noter l'aspect des calices autour du tube creusé par le ver — Éch. n° 75 — $\times 0,6$.



G. parvistella — Altération *post-mortem* d'une colonie; colonie morte (à droite) partiellement recolonisée par une couche de calices régénérés (à gauche) — Éch. n° 74 — $\times 0,8$.

La denticulation septale persiste sur le bord columellaire mais est atténuée; il en est de même pour les granulations des faces latérales. En d'autres termes, l'aspect rugueux de la colonie s'atténue fortement.

Enfin, les différentes cavités ont une nette tendance à se combler de sédiments divers jusqu'à être entièrement oblitérées.

La détermination spécifique de corallums altérés par des actions postérieures à la mort des organismes exige donc de la prudence et l'absence de tel ou tel caractère (absence de septa exserts, de dents, de lobes paliformes élevés, etc.) n'a plus nécessairement une valeur systématique.

SUMMARY

Detailed study of coralla of *Goniastrea* has revealed significant alterations of some characteristic features of the calices; these modifications originate (1) in a particular localisation of the calices on the surface of the colony : for instance the shape as well as various skeletal structures of peripheral calices may differ considerably from that of more central ones topping the colony ; (2) in the interfering action of associated boring organisms such as molluscs or cirripeds.

Post-mortem modification due to physical, chemical or biological factors may further more attenuate some diagnostic characteristics or even erase them completely.

REMERCIEMENTS

Qu'il me soit permis d'exprimer ici ma plus vive gratitude envers Monsieur G. UBAGHS, Professeur de Paléontologie Animale qui a bien voulu revoir mon manuscrit et me faire bénéficier de son expérience et envers le Docteur Claude MONTY qui sut me faire profiter de sa compétence et de sa connaissance des coraux. Je remercie également Monsieur L. ROUFFIN, Technicien qui a photographié tous les spécimens ramenés par l'Expédition belge.

BIBLIOGRAPHIE

- ANNANDALE, N. (1924). — Cirripedes associated with Indian Corals of the families *Astracidae* and *Fungidae*. *Mem. Ind. Mus. Calcutta*, **8**, fasc. 1, 61-68.
- FAGERSTROM, J. A. et MARCUS, L. F. (1967). — Biometric Study of Ontogeny in the Pennsylvanian Rugose Coral *Pseudozaphrentoides verticillatus* from Nebraska. *Journ. Paleont.*, **41**, fasc. 3, 649-659.
- GRASSE, P. P., POISSON, R. A. et TUZET, O. (1961). — *Zoologie I. Invertébrés*, Masson, Paris.
- MATTHAI, G. (1926). — Colony formation in *Astracid* Corals. *Roy. Soc. Lond. (B)*, **214**, 313-367.
- MONTY, Cl. (1967). — Notes inédites relevées lors de travaux sur le terrain durant l'Expédition belge à la Grande Barrière.
- OGILVIE, M. M. (1896). — Microscopic and Systematic Study of Madreporarian Types of Corals. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. (B)*, **187**, 83-345.

- OLIVER, W. A., Jr. (1968). — Some aspects of colony development in Corals. *Journ. Paleont.*, **42**, part II of II, 16-34.
- SMITH, S. et LANG, W. D. (1930). — Descriptions of the type specimens of some Carboniferous corals of the genera *Diphyphyllum*, *Stylastraea* *Aulophyllum* and *Chaetetes*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, Ser. 10, **5**, 178-194.
- STEPHENSON, T. A. (1931). — Development an the Formation of Colonies in *Pocillopora* and *Porites*. Part I. *Gt. Barrier Reef Exped., Sci. Rep.*, **3**, fasc. 3, 113-134.
- WILSON, E. C. (1963). — An evaluation of the Genomorph concept. *Syst. Zool.*, **12**, 83-90.
- YONGE, C. M. (1940). — The Biology of Reef-Building Corals. *Gt. Barrier Reef Exped., Sci. Rep.*, **1**, fasc. 13, 353-391.
-