

P.10013.

P. 64

RIJKSUNIVERSITEIT - GENT
GEOLOGISCH INSTITUUT

Annales

de la

Société Royale Zoologique de Belgique

A.S.B.L.

Tome 105

ANNÉE 1975

FASCICULE 3-4

Revue trimestrielle

*Publiée avec l'appui du Ministère de l'Éducation Nationale et de la Culture
française, du Ministère de l'Éducation Nationale et de la Culture néerlandaise
et avec le concours de la Fondation Universitaire de Belgique*

U. B. GENT

DS. 350

Annuaire
SOMMAIRE

J. STIEVENART : Mise en évidence des relations symbiontes-coraux chez les genres <i>Mycetophyllia</i> et <i>Mussa</i>	229
F. DE VREE and C. GANS : Mastication in Pygmy goats <i>Capra hiscus</i>	255
Analyse Bibliographique	307
Organisation administrative pour l'année 1976 . . .	308

Tome 108

ANNÉE 1977

TABLE DES MATIÈRES

U.B. GEN

10 2 850

(Communication reçue le 24 avril 1975.)

FAMILLE DES « MUSSIDAE » :

1. MISE EN ÉVIDENCE DES RELATIONS SYMBIOTES-CORAUX CHEZ LES GENRES MYCETOPHYLLIA ET MUSSA

par M^{me} JEANNINE STIÉVENART (*)

Laboratoire de Paléontologie Animale
Centre d'Analyses Paléocéologiques et Sédimentologiques
7, place du XX Août
Université de Liège, 4000 Liège

RÉSUMÉ

Le nombre d'algues symbiotiques/aire de tissus extraits des polypes et les variations de la concentration de leurs différents pigments photosynthétiques ont servi à mettre en évidence la relation des algues avec leurs hôtes coralliens appartenant à deux genres : *Mycetophyllia* et *Mussa* (*Mussidae*).

Les moyennes des symbiotes/cm² diminuent avec l'augmentation de la profondeur, mais chaque espèce corallienne offre une fluctuation originale de sa concentration en symbiotes.

Le rapport caroténoïdes/chlorophylle *a* semble constant, mais le rapport chlorophylle *c*/chlorophylle *a* diminue faiblement lorsque croît la profondeur. Ce dernier est inversé dans le cas d'*Agaricia grahamae* (45 m).

La moyenne des différents pigments (chl. *a* et carot.) par cellule alguaire varie suffisamment entre 9-15 m et 30-45 m pour y distinguer deux populations écologiques chez *M. lamarckiana*.

Les résultats/cm²/profondeur montrent un ajustement de la composition pigmentaire des algues quelle que soit l'espèce considérée.

Ainsi cette méthode met en évidence le caractère stable des symbiotes des différentes espèces du genre *Mycetophyllia* provenant d'une même zonation et l'adaptation de leur concentration pigmentaire avec la profondeur tout en respectant la qualité de la relation entre ces différents pigments.

(*) Chercheur au F.R.F.C.

INTRODUCTION

Les madrépores bâtisseurs de récifs ou coraux hermatypiques développent une symbiose avec des algues monocellulaires (ou zooxanthelles) appartenant aux Dinoflagellates : *Gymnodinium microadriaticum* (FREUDENTHAL), dans TAYLOR, 1971.

La relation des zooxanthelles avec la squelettogenèse corallienne est depuis longtemps reconnue. Elle a été interprétée différemment suivant les auteurs. Les hypothèses émises concourent à mettre en évidence la complexité de la question. Les zooxanthelles semblent catalyser la calcification : quatre hypothèses peuvent être retenues pour expliquer leur rôle dans ce processus :

a) YONGE et NICHOLLS, 1931, observent une diminution importante de la concentration en phosphore dans l'eau de mer baignant une colonie de coraux. SIMKISS, 1964a et 1964b présente la symbiose des zooxanthelles avec les coraux comme une assimilation des phosphates métaboliques des coraux par les algues ce qui favoriserait la calcification du squelette, car ces produits accumulés dans les tissus coralliens joueraient le rôle de poison.

b) GOREAU, 1959a, propose que les symbiotes prélèvent le CO_2 métabolique du corail et l'utilisent dans leur photosynthèse en favorisant l'établissement d'un équilibre chimique permettant la précipitation de carbonate de calcium. En 1961a, GOREAU publie un modèle de synthèse du squelette. Dans l'endoderme, se situe l'absorption du calcium contenu dans l'eau de mer. Par un processus qui n'est pas encore connu, le calcium est amené à travers l'ectoderme dans la matrice mucopolysaccharidique qui recouvre directement le squelette. C'est dans cette matrice organique qu'a lieu la combinaison du bicarbonate d'origine métabolique avec le calcium. Le résidu carbonique se décompose en dioxyde de carbone qui est retiré des tissus du corail pour être assimilé par les zooxanthelles dans la photosynthèse chlorophyllienne. YONGE, 1957, constate que les coraux peuvent cependant vivre sans algues, ce qui entraîne dans la colonie une chute du taux de calcification.

c) L'apport d'oxygène provenant de la photosynthèse pourrait également stimuler le rendement du métabolisme des coraux (GOREAU, 1961b). YONGE, 1957, reconnaît que l'absorption d'oxygène par des coraux d'espèces différentes réside surtout dans la production de mucus importante chez certaines espèces par rapport à d'autres. GOREAU, 1961b, n'obtient cependant aucune modification du taux de croissance quand il fait varier le taux de saturation en oxygène chez les coraux ahermatypiques. Ce même auteur reconnaît donc que l'élimination des excréments solubles des colonies coralliennes, plus que l'apport d'oxygène, favoriserait la squelettogenèse ce qui rejoint le point de vue décrit dans les deux premiers paragraphes.

d) GOREAU, 1959, GOREAU et GOREAU, 1959 et WAINWRIGHT 1963, émettent l'hypothèse qu'il pourrait y avoir une assimilation de substances provenant de la photosynthèse et favorables à la calcification ; elles pourraient être de nature organique, des nutriments ou encore une autre source d'énergie permettant au corail de réaliser une squelettogenèse rapide.

C'est en 1969 que MUSCATINE et CERNICHIARI ont montré que, chez *Pocillopora damicornis*, 35 à 40 % des produits excrétés par des algues dans les tissus des madrépores et provenant de leur photosynthèse sont des *glycérols*. Dans les tissus du corail, le glycérol est converti en lipide qui peuvent se retrouver dans la matrice organique du squelette. PEARSE et MUSCATINE, 1971 constatent que chez *A. cervicornis* il se produit une translocation de substances photosynthétiques depuis la base des branches jusqu'au sommet.

En 1973, MUSCATINE montre que les zooxanthelles ne sont pas digérées par les coraux, fait déjà connu de YONGE et NICHOLLS, 1931, mais qu'elles apportent au corail des nutriments en abondance, ce qui selon BARNES, 1973 favoriserait la division cellulaire, donc la croissance des tissus, induisant ainsi la croissance du squelette. BARNES et TAYLOR, 1973, étudiant les écomorphes de *M. annularis* constatent également que le taux de calcification des coraux hermatypiques est directement lié au taux de photosynthèse des zooxanthelles.

Notons que le corail peut stimuler et contrôler le rythme de

la photosynthèse des symbiotes comme le montrent les études *in vitro* de TRENCH, 1971b, 1971c, qui suggère que cette influence se traduit par une modification de la perméabilité de la membrane cellulaire de l'algue. Le contrôle des coraux sur les zooxanthelles peut être mis en évidence expérimentalement. LANG, 1970, par des expériences de transplantations de coraux de leur profondeur de croissance dans un site différent, montre l'influence des variations de l'intensité lumineuse sur l'équilibre de la symbiose : les coraux offrent en réponse à cette perturbation une dépigmentation des tissus interprétée comme une expulsion des zooxanthelles hors des tissus de l'hôte.

Il est donc incontesté que les symbiotes jouent un rôle dans la croissance du squelette des madrépores mais le mécanisme exact n'en est pas encore connu. Il peut cependant être approché en observant les effets des variations des différents facteurs du milieu environnant sur la squelettogenèse des colonies. Considérons-les séparément.

1) *La température* de l'eau de mer semble influencer le taux d'excrétion des produits de la photosynthèse des zooxanthelles (MUSCATINE, 1972). A des températures de 29-30° C, *in vitro*, cet auteur obtient le plus grand taux d'excrétion des produits photosynthétiques ; cette température est atteinte dans les eaux à toutes les profondeurs en Jamaïque, pendant la période estivale. La position de la thermocline, située entre 50 et 100 mètres, permet l'épanouissement des coraux jusque 70 m (LANG, 1974).

2) *La lumière* est également un facteur important dans la relation zooxanthelles-coraux. L'excrétion des produits photosynthétiques ne semble pas influencée par les variations de l'intensité lumineuse (MUSCATINE et CERNICHIARI, 1969). Les échanges entre coraux et zooxanthelles, *in vivo*, s'effectuent aussi bien le jour que la nuit. Cependant, GOREAU constate que les coraux ralentissent très fort leur synthèse carbonatée pendant les journées nuageuses pour la réduire au minimum la nuit. BARNES, 1971, met en évidence le phénomène au niveau de l'épithèque d'*Isophyllia*, en étudiant la formation de stries journalières. La diminution de la lumière avec l'augmentation de la profondeur entraîne un ralentissement du rythme de la squelettogenèse.

BARNES et TAYLOR, 1973, insistent sur le fait que la production d'oxygène et la fixation de CO_2 (réactions de la photosynthèse) augmentent avec l'intensité lumineuse croissante jusqu'à acquérir une valeur limite quand la saturation lumineuse est atteinte pendant la journée (entre 9 et 15 h) dans les eaux peu profondes. L'absorption de calcium est la même pour des colonies coralliennes situées dans les mêmes conditions d'intensité lumineuse (à 33,5 m par exemple et dans les zones d'ombre à 9 m). Ainsi, il existe un lien étroit entre la photosynthèse des algues symbiotiques, l'intensité lumineuse et le taux d'assimilation du calcium par les coraux.

3) Il faut également prendre en considération la nourriture disponible. Des coraux saturés en nourriture produisent un squelette beaucoup plus rapidement que des coraux soumis à un jeûne. Des coraux privés de zooxanthelles, mais auxquels on fournit une nourriture suffisante parviennent à survivre quoique leur croissance soit réduite au minimum. L'apport de nutriments par les algues pourrait être envisagé comme un facteur sérieux influençant la croissance des coraux.

La symbiose coraux-zooxanthelles semble donc jouer un rôle déterminant dans l'épanouissement des bâtisseurs de récifs en assurant soit l'élimination rapide des déchets métaboliques des coraux, soit en fournissant une source d'énergie sous forme de nutriments ou d'autres produits.

Nous avons essayé d'approcher le problème des relations coraux-zooxanthelles en analysant les pigments photosynthétiques des symbiotes contenus dans les tissus des différentes espèces appartenant au genre *Mycetophyllia* et *Mussa*.

MATÉRIAUX D'ÉTUDE ET MÉTHODE

Le champ d'investigation est le récif de Dancing Lady, situé face à la station de Discovery Bay, sur la côte nord de la Jamaïque (fig. 1).

Les représentants des différentes espèces de la famille des *Mussidae* sont collectés en plongée sur la base de plusieurs critères : la profondeur, l'intensité lumineuse, la taille, la couleur

des tissus des colonies, l'orientation des colonies sur le substrat. Ces spécimens sont ramenés à l'abri de la lumière dans les aquariums du laboratoire.

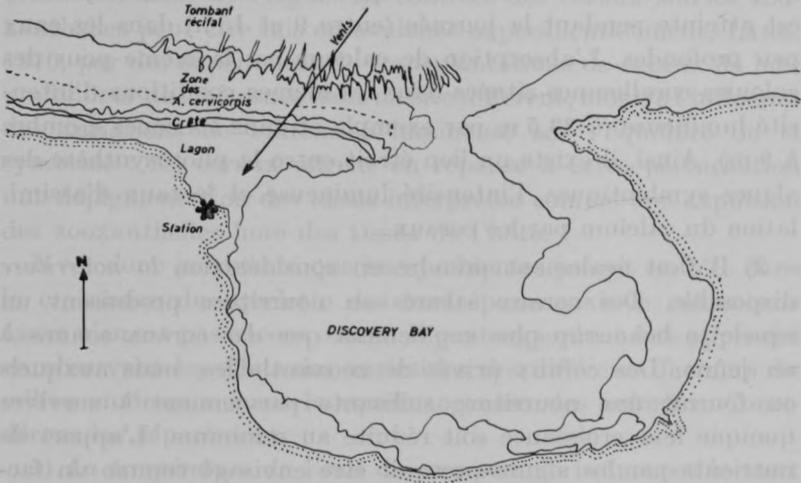


Fig. I. — Vue générale de la côte au niveau de Discovery Bay (côte nord de la Jamaïque). Face à la station, les différentes zones du récif ont été mentionnées (repris de KINZIE, 1973).

Plusieurs difficultés apparaissent dans l'estimation de la quantité de symbiotes par aire donnée sur une colonie. En effet, les tissus coralliens sont fortement ancrés sur les reliefs du squelette, leur extraction est donc délicate car il faut conserver intactes les cellules algaires. De plus, ce squelette est perforé de multiples canaux occupés par des algues vertes qui se concentrent principalement dans les premiers millimètres du squelette sous-jacent aux tissus du corail. L'extraction des pigments n'aurait aucune signification si on ne parvenait pas à éliminer ces algues perforantes.

Extraction des tissus coralliens (JOHANNES et WIEBE, 1970)

Les tissus sont arrachés du squelette au moyen d'un jet d'eau de mer filtrée et sous haute pression (water pik). Il est nécessaire de filtrer l'eau de mer afin d'éliminer toute contamination par des phytoplanctontes.

Le produit d'extraction est recueilli dans des sacs de plastique ; il comprend, outre des cellules du corail, une quantité importante de mucus provenant des cellules à glandes muqueuses de l'ectoderme. Cette méthode rapide permet de collecter soit toute la surface d'une colonie ou, ce qui est plus adéquat pour obtenir des résultats comparatifs, d'extraire les tissus sur une aire déterminée (recouvrant quelques calices). Toutes ces manipulations se font en lumière diffuse afin de conserver les valeurs des concentrations pigmentaires caractérisant le lieu de prélèvement.

Extraction des différents pigments

L'opération suivante consiste à casser le mucus pour avoir un extrait tissulaire suffisamment liquide. Cet extrait est centrifugé pendant 5 min. à 5.000 tours, le nombre de symbiotes contenus dans 1 ml d'extrait est alors évalué. Le culot est ensuite redissout et 10 ml sont prélevés et centrifugés à 2.000 tours pendant 10 min. Le culot de centrifugation est dilué avec 5 ml d'acétone (90 %) et quelques mg de $MgCO_3$. On fait barboter ce mélange dans de l'azote gazeux afin d'éliminer tout effet oxydatif. Après 24 h en chambre froide, les tubes sont à nouveau centrifugés à 10.000 tours pendant 10 min. Le surnageant est composé des pigments extraits des plastes algaires. Ce produit d'extraction est passé au spectrophotomètre aux longueurs d'onde de 480 (caroténoïdes), 630 (chlorophylle *a*) et 665 (chlorophylle *c*). Les concentrations en Mg de pigments sont calculées suivant les équations de STRICLAND et PARSONS, 1965.

Ces valeurs estimées pour chaque espèce de coraux, à des profondeurs de 9, 15, 30 et 45 m seront comparées pour mettre en évidence l'équilibre qui existe entre les coraux de deux genres provenant d'une même famille et leurs zooxanthelles.

RÉSULTATS

I. — *Description des récifs où les colonies étudiées ont été récoltées*

Envisageons l'adaptation des colonies coralliennes aux conditions diverses liées à l'augmentation de la profondeur.

En passant du lagon sur le tombant récifal, on observe :

1) une diminution de l'intensité lumineuse (perte de 70 à 80 % de l'intensité dans les dix premiers mètres, 30 à 40 % de la lumière restante sont ensuite perdus entre 10 et 30 m),

2) une modification de la qualité de la lumière ambiante (à 10 m l'énergie maximum se situe dans les bleu-vert du spectre, à 100 m le maximum se déplace vers le bleu),

3) une atténuation des effets tidaux et de la houle (les plus fortes tempêtes arrêtent leurs dégâts vers 35 m, au-delà de cette profondeur, seuls les courants marins côtiers agissent encore),

4) une modification de la sédimentation, conséquence d'un changement brusque de la pente récifale (qui peut atteindre 80 à 90°). Les dépôts de sédiments se concentrent au niveau des cônes d'épanchement provenant des terrasses récifales supérieures (GOREAU et LAND, 1974).

De nombreuses observations sur les récifs de Discovery Bay, en plongée sous-marine, permettent d'observer

1. une répartition bathymétrique des genres et espèces de coraux,
2. un étagement dans les formes qu'adoptent les squelettes coralliens,
3. une variation de la densité des colonies suivant la qualité des substrats de fixation des coraux.

Cette différenciation qui se manifeste avec la profondeur est appelée *zonation récifale*. Ce terme rassemble à la fois les caractéristiques géologiques, biologiques et océanographiques qui dominent une zone ou surface de récif, allongée parallèlement à la côte. GOREAU, 1959b et GOREAU and LAND, 1974, décrivant en détail les récifs de la côte nord de la Jamaïque, distinguent, à Discovery Bay, 10 zones : le *lagon* et l'*arrière-récif*, la *crête* récifale, la zone inférieure des *Acropora palmata*, la zone des *Acropora cervicornis* divisée en deux terrasses, l'*escarpement*, le *fossé sableux*, le *sommet du tombant*, la zone des *Montastrea annularis*, la zone des *Agaricia* (fig. II).

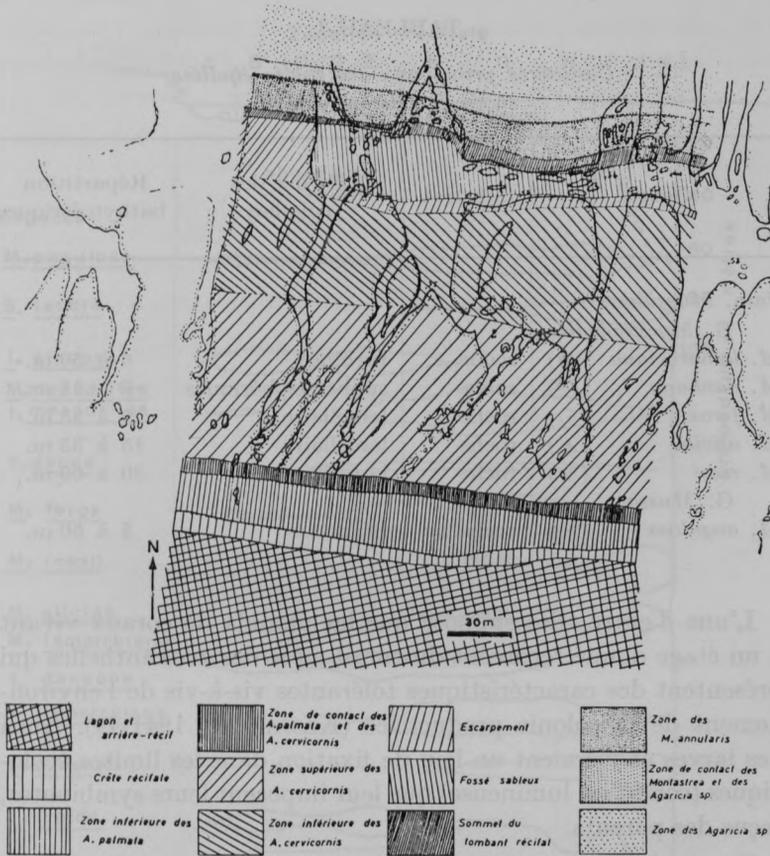


Fig. II. — Cartographie du récif face à la station. La zonation récifale y est reprise en tenant compte des zones de transition. (Carte réalisée par l'équipe de chercheurs de la station).

1. Répartition bathymétrique des espèces étudiées (tableau I)

Un schéma de distribution des espèces du genre *Mycetophyllia* et *Mussa* a été proposé par J. LANG, 1970, en se basant sur de nombreuses observations du récif de Discovery Bay (fig. III). En 1973, WELLS décrit les différentes espèces du genre *Mycetophyllia*.

Plusieurs hypothèses ont été émises afin d'expliquer cette zonation systématique qui se reproduit sur tous les récifs de la Province Atlantique (Bahamas, Yucatan ...).

TABLEAU I

Caractères principaux des études étudiées,
récifs de Discovery Bay.

Genre	Substrat	Forme des colonies	Répartition bathymétrique
Fam. <i>Mussidae</i>			
G. <i>Mycetophyllia</i>			
<i>M. lamarckiana</i> (●)	roche	turbinée	6 à 50 m.
<i>M. danaana</i> (■)	sable	subhémisphériques	3 à 15 m.
<i>M. ferox</i> (○)	roche	lamellaire	9 à 35 m.
<i>M. aliciae</i> (▲)	roche	lamellaire	15 à 35 m.
<i>M. reesi</i> (✱)	roche	lamellaire	30 à 60 m.
G. <i>Mussa</i>			
<i>M. angulosa</i> (×)	roche ou sable	branchue	3 à 50 m.

L'une d'entre elles suppose que les planula de coraux vivant à un étage donné reçoivent du corail-mère des zooxanthelles qui présentent des caractéristiques tolérantes vis-à-vis de l'environnement de la colonie productrice (KAWAGUTI, 1941-44). Ainsi des larves choisiraient un lieu de fixation dans les limites écologiques (condition lumineuse) que leur imposent leurs symbiotes, reçus des parents.

BARNES, 1973, remarque que la lumière dans des conditions de saturation pourrait jouer un rôle limitant dans la répartition des colonies, donc favoriser l'apparition d'une zonation.

D'autres auteurs postulent que la zonation serait directement liée avec l'hydrodynamisme de l'endroit, les formes massives vivant en faible profondeur et les formes lamellaires en grande profondeur.

Enfin la dernière hypothèse considère les apports de nutriments (abondant en faible profondeur et pauvre en grande profondeur). Ceux-ci favoriseraient le mode de croissance (BARNES, 1973). Ce point de vue est contesté par GOREAU et YONGE, 1971, qui considèrent que la répartition des nutriments est uniforme sur tout le récif.

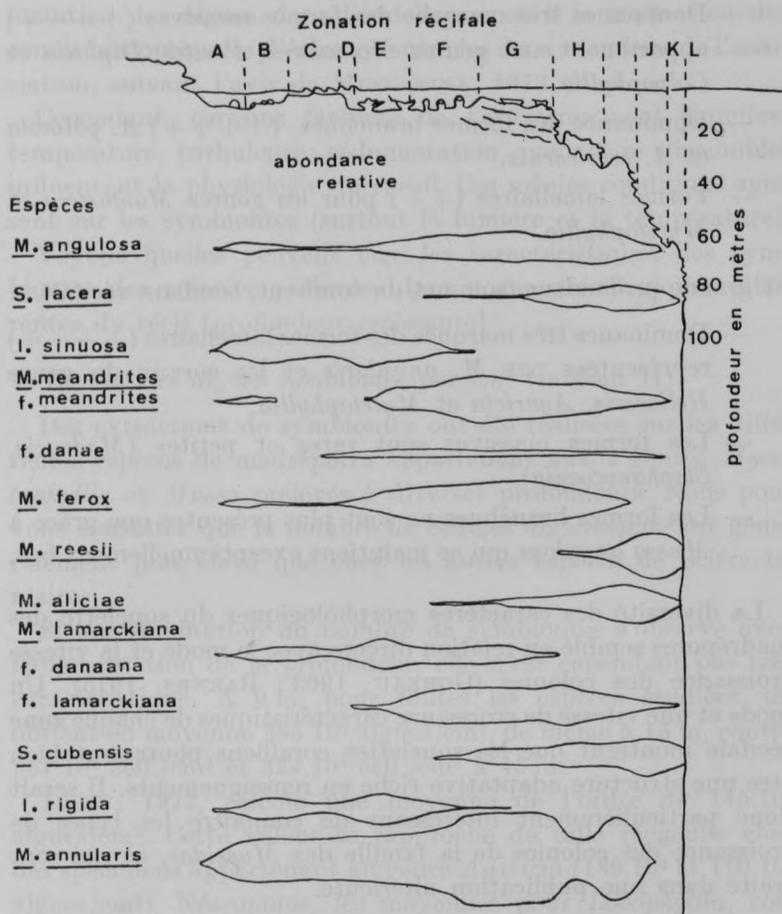


Fig. III. — Distribution et abondance relative des principales espèces de coraux dans les différentes zones récifales, sur les récifs de Discovery Bay, d'après J. LANG, 1970.

2. Variations morphologiques des squelettes coralliens

Dans le cas des récifs jamaïcains de Discovery Bay, la répartition des formes squelettiques pourrait être schématisée comme suit :

- a) faible profondeur (arrière-récif, crête récifale, zone des *A. palmata*, zone des *A. cervicornis*).

- Dominance très marquée des formes massives (++++) appartenant aux genres *Montastrea*, *Porites*, *Diploria* et *Colpophyllia*.
- Dominance des formes branchues (++++) *A. palmata* et *A. cervicornis*.
- Formes lamellaires (++) pour les genres *Montastrea* et *Mycetophyllia*.

b) grande profondeur (sommet du tombant, tombant récifal).

- Dominance très marquée des formes lamellaires (++++) représentées par *M. annularis* et les coraux du genre *Helioseris*, *Agaricia* et *Mycetophyllia*.
- Les formes massives sont rares et petites (*Madracis*, *Stephanocoenia*).
- Les formes branchues ne sont plus présentes que grâce à *Mussa angulosa* qui se maintient exceptionnellement bas.

La diversité des caractères morphologiques du squelette des madrépores semble en relation directe avec le mode et la vitesse croissance des colonies (GOREAU, 1963 ; BARNES, 1973). Un mode et une vitesse de croissance caractéristiques de chaque zone récifale montrent que les squelettes coralliens pourraient bien être une structure adaptative riche en renseignements. Il serait donc particulièrement intéressant de connaître les types de croissance des colonies de la famille des *Mussidae*, ce qui sera traité dans une publication ultérieure.

3. Colonisation

La géomorphologie du récif et les pentes des substrats de fixation des colonies influencent la colonisation en déterminant l'apparition de certains types de morphologie squelettique et en modelant la densité de colonisation.

II. Relation zooxanthelles-coraux

Chaque colonie en vie est le produit d'un équilibre dans les relations des algues avec les polypes, condition nécessaire au

maintien des algues dans l'endoderme et à la réalisation des conditions optimales d'échange entre les deux membres de l'association, suivant l'avis de MUSCATINE, 1973.

Cependant, certains facteurs de l'environnement (lumière, température, turbulence, sédimentation, nourriture disponible) influencent la physiologie du corail. Ces mêmes conditions agissent sur les symbiotes (surtout la lumière et la température).

Voyons quelles peuvent être les caractéristiques des symbiotes des colonies prélevées dans 4 zones écologiques différentes du récif (profondeur croissante).

1. Densité des algues symbiotes par cm^2 (tableau II)

Des extractions de symbiotes ont été réalisées sur les différentes espèces de madrépores appartenant aux 2 genres *Mycectophyllia* et *Mussa* prélevés à diverses profondeurs. Nous pouvons constater que le nombre de cellules algaires/ cm^2 est généralement plus élevé que chez les autres espèces de Scléractiniaires.

Si une diminution du nombre de symbiotes s'observe avec l'augmentation de la profondeur, elle n'est cependant pas très caractéristique. A 9 m, pour toutes les espèces étudiées, on obtient en moyenne 385.10^4 algues/ cm^2 , de même à 15 m, contre 351.10^4 cell./ cm^2 et 324.10^4 cell./ cm^2 à 45 m.

DREW, 1972, calcule une moyenne de l'ordre de 145.10^4 algues/ cm^2 . Cette valeur se rapproche de celle recueillie chez des spécimens appartenant au genre *Agaricia* (189.10^4 et 110.10^4 algues/ cm^2). Néanmoins, les moyennes pour *Lobophyllia*, correspondant écologique dans le Pacifique du genre *Mussa*, sont moins élevées (201.10^4 algues/ cm^2 contre 395.10^4 algues/ cm^2 pour *Mussa*). Il est possible que ces différences soient dues à la saison pendant laquelle les coraux ont été récoltés et analysés. En effet, les coraux de Jamaïque ont été étudiés pendant la période estivale tandis que les colonies pacifiques ont été recueillies pendant les mois de janvier et avril. Il faudrait alors supposer des variations saisonnières du nombre de symbiotes dans les tissus coralliens. Rappelons également que les colonies ont la possibilité d'expulser leurs symbiotes dans certaines circonstances.

TABLEAU II

Densité des symbiotes extraits des tissus coralliens
sur une aire de 1 cm² (valeurs moyennes. 10⁴).

Profondeur en mètres		9	15	30	45
FAM. MUSSIDAE					
colonies branchues	<i>Mussa angulosa</i> (PALLAS)	239.73	395.76		
colonies turbinées	<i>Mycetophyllia lamarckiana</i> MILNE-EDWARDS & HAIME	513.15	442.38	299.04	282.10
	<i>Mycetophyllia danaana</i> MILNE-EDWARDS & HAIME	468.68			
colonies lamellaires	<i>Mycetophyllia ferox</i> WELLS	320.26	335.50	353.68	
	<i>Mycetophyllia aliciae</i> WELLS		232.45	383.60	
	<i>Mycetophyllia reesi</i> WELLS			376.62	366.31
FAM. AGARICIDAE					
colonies massives (unifaciales)	<i>Agaricia agaricites</i> (LINNAEUS)		110.05		
colonies lamellaires (bifaciales)	<i>Agaricia grahamae</i> WELLS				
	face supérieure				189.47
	face inférieure				71.92

Il semble donc que la diminution du nombre de symbiontes, en moyenne, pour tous les spécimens étudiés ne soit pas suffisante pour expliquer un ralentissement du taux de squelette-génèse constaté par GOREAU sur les coraux de grande profondeur. De plus des coraux transplantés de grande profondeur à une profondeur moindre voient à peine le niveau du taux de fixation de CO_2 et de Ca augmenter (BARNES, 1973).

Prises individuellement, les différentes espèces présentent des fluctuations spécifiques de leur concentration en algues symbiotiques. Ainsi *M. lamarckiana* montre une chute nette des valeurs pour les symbiontes récoltés dans la zone des *M. annularis* (30 m). *M. lamarckiana* et *M. danaana* enregistrent les plus hautes concentrations à la profondeur de 9 m (moyenne approchant 500.10^4 algues/cm²). *M. ferox* conserve une valeur constante quelle que soit la profondeur.

A 30 m, les moyennes recueillies pour les différentes espèces prennent le même ordre de grandeur et se stabilisent aux environs de 350.10^4 algues/cm². Un même nombre est obtenu pour les grandes colonies lamellaires de *M. reesi*, à 45 m. Il existe donc un seuil entre les valeurs des colonies vivant à faible profondeur et celles vivant à plus grande profondeur.

Dans le cas de *M. angulosa*, le nombre d'algues symbiotiques est peu élevé à 9 m compte tenu du fait que cette espèce est très charnue par rapport aux *Mycetophyllia*. Il serait intéressant de rechercher la corrélation qui peut exister entre la biomasse des tissus d'une espèce corallienne et le nombre de ses symbiontes. Ce travail n'a pu être effectué à la station de Discovery Bay. GOREAU réalisait dans un but comparatif l'analyse de l'azote contenu dans les tissus des coraux (mg de N par rapport au poids sec de tissus coralliens).

2. Variations des concentrations des différents pigments photosynthétiques par cellules algaires.

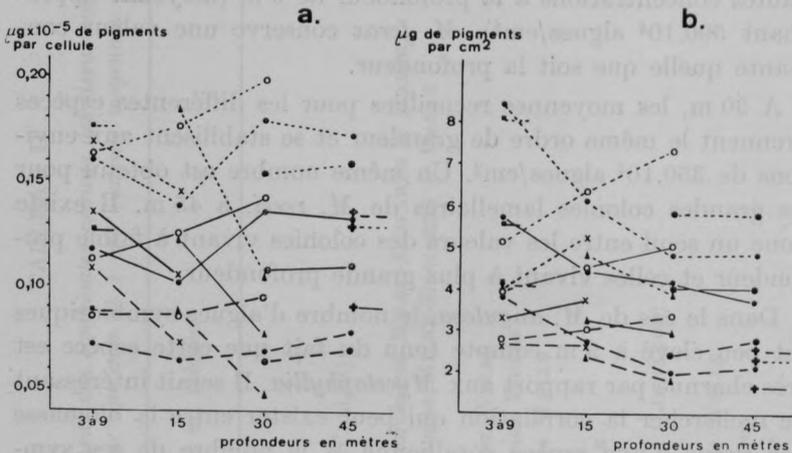
Parallèlement à la diminution marquée de l'intensité et de la qualité de la lumière avec l'augmentation de la profondeur, les formes coloniales deviennent lamellaires, les squelettes s'affinent, les éponges deviennent dominantes sur les coraux. Voyons quel

peut être le comportement des algues symbiotiques devant les modifications du milieu ambiant. Leur concentration moyenne par aire déterminée diminue faiblement. Considérons maintenant l'analyse des pigments algaires pour chaque espèce de corail.

Les moyennes des analyses de la chlorophylle *a*, chlorophylle *c* et des caroténoïdes, rassemblées dans le Tableau IIIa, ont été

TABLEAU III

Variations des concentrations pigmentaires des algues symbiotiques des coraux, estimée par cellule algaire (a) et par cm^2 (b), en fonction de la profondeur.



Toutes les moyennes des valeurs mesurées par cellule algaire sont rassemblées dans cette figure afin de mieux mettre en évidence les différences interspécifiques. La chlorophylle *a* (—), la chlorophylle *c* (---), les caroténoïdes (.....) sont les pigments photosynthétiques renfermés dans les zooxanthelles (Dinoflagellates). Les espèces de coraux étudiées sont pour le genre *Mycetophyllia* : *M. lamarckiana* (●), *M. danaana* (■), *M. ferox* (○), *M. aliciae* (▲), et *M. reesi* (*); pour le genre *Mussa* : *M. angulosa* (×) et enfin pour le genre *Agaricia* : *A. grahamae* (+).

testées par le *t* de Student et le *F* de Snedecor. Les coefficients de variation ont été calculés. Les espèces *M. lamarckiana* et *M. aliciae* ont servi de modèle car leur distribution est assez large sur le récif.

Dosage des pigments photosynthétiques provenant des zooxanthelles extraites de colonies collectées à 9 et 15 m (communauté de faible profondeur) et à 30 et 45 m (communauté de grande profondeur)

D'après MANDELLI, 1972, qui étudie l'effet d'une variation croissante de l'intensité lumineuse sur une culture de dinoflagellés marins, la teneur en chlorophylle *a* des zooxanthelles reste constante quelles que soient les variations de l'intensité lumineuse tandis que la chlorophylle *c* diminue avec une augmentation de la lumière. Les effets des variations lumineuses sont faibles sur les caroténoïdes. Il se produit en revanche un changement de deux xanthophylles liés à la lumière (la péridinine et les diadinoxanthines) et qui jouent un rôle important dans la photosynthèse. La formation de péridinine est favorisée par une diminution de la lumière.

Considérons les valeurs des différents pigments extraits. Les variations de la chlorophylle *a* sont suffisamment marquées entre les colonies à 9 m et celles à 30 m pour être significatives. Les caroténoïdes suivent le graphique de la chlorophylle *a* avec des valeurs supérieures, tandis que la chlorophylle *c* reste plus ou moins constante avec cependant une légère augmentation avec la profondeur.

M. aliciae affiche des chutes brusques entre les valeurs des spécimens collectés à 15 m et ceux recueillis à 30 m. *M. ferox* en revanche voit ses valeurs augmenter progressivement.

Il faut tenir compte de ce que, non seulement l'intensité de la lumière varie, mais encore de ce que la qualité se modifie (déplacement dans le spectre).

Il est important de remarquer la parfaite corrélation entre les pigments. Le Tableau IV résume les rapports des caroténoïdes et de la chlorophylle *c* avec la chlorophylle *a* pour les différentes espèces à diverses profondeurs. Les différences sont peu marquées dans le cas des carot./chl. *a*, ce qui témoigne de la stabilité des relations entre ces pigments malgré les fluctuations spécifiques enregistrées avec la profondeur.

Dans un but comparatif, des extractions ont été réalisées sur *A. grahamae* (*Agariciidae*), vivant à 45 m dans le même biotope

TABLEAU IV

Valeurs des rapports de la chlorophylle c et des caroténoïdes avec la chlorophylle a des symbiontes algaires des coraux.

Espèces	Profondeurs de							
	9 m.		15 m.		30 m.		45 m.	
	c	C.	c	C.	c	C.	c	C.
Fam. <i>Mussidae</i>								
<i>G. Mycetophyllia</i>								
<i>M. lamarckiana</i>	0.65	1.50	0.61	1.30	0.51	1.30	0.58	1.30
<i>M. ferox</i>	0.77	1.40	0.69	1.40	0.67	1.40		
<i>M. aliciae</i>			0.70	1.50	0.62	1.30		
<i>M. reesi</i>					0.60	1.40	0.64	1.40
<i>G. Mussa</i>								
<i>M. angulosa</i>	0.80	1.20	0.69	1.40				
Fam. <i>Agariciidae</i>								
<i>G. Agaricia</i>								
<i>A. grahamae</i> f. sup.							1.30	1.40
f. inf.							0.30	0.83

que *M. reesi*. Ces colonies bifaciales présentent un rapport carot./chl. *a* de 1.4 pour les symbiotes de la face supérieure, valeur qui entre dans la moyenne observée par nous chez *Mycetophyllia* et par MANDELLI dans ses cultures d'algues. Un rapport de seulement 0.83 pour la face inférieure a été calculé. Les variations de la chlorophylle *a* sont dans ce cas très évidentes. Les résultats par cellule algale sont doublés pour les symbiotes récoltés à la face inférieure par rapport à ceux recueillis sur la face supérieure et chez *M. reesi* (Tableau IIIa).

Si on considère maintenant les rapports chl. *c*/chl. *a*, une diminution des valeurs peut être constatée avec l'augmentation de la profondeur, encore qu'elle soit très faible. KAWAGUTI, 1944, observe que les coraux vivant en faible intensité lumineuse ont un rapport inférieur à ceux qui se trouvent soumis à une plus forte densité. DUSTAN, 1974, obtient un rapport significativement plus faible pour les espèces collectées à 28 et 45 m que pour celles prospérant à 10 m.

M. angulosa, colonie branchue à polypes charnus, offre des différences nettes entre les spécimens de 9 et 15 m. Signalons que les extractions de tissus sont difficiles à réaliser et peuvent être entachées d'erreurs.

Des corrélations statistiques peuvent être mises en évidence. En effet, les moyennes suivent parfaitement les droites de régression, ces droites présentent d'ailleurs le même coefficient angulaire quelle que soit la profondeur. Notons que par des dosages des pigments photosynthétiques provenant des zooxanthelles de différentes espèces de *Mycetophyllia*, récoltées dans une même zone récifale, on peut observer que les moyennes des pigments algaires n'offrent aucune différence statistique significative.

3. Équilibre de la symbiose — Variations de la densité pigmentaire par aire déterminée

C'est en estimant la quantité de chaque pigment par aire de tissus extraits (sur 1 cm²) que l'on peut mettre en évidence l'installation d'un équilibre entre les zooxanthelles et leur hôte. Cette notion fait intervenir d'une part l'adaptation de l'algue

au milieu car elle tient compte de la concentration par cellule et d'autre part, le contrôle du corail sur ses symbiontes en limitant le nombre des algues par surface donnée.

Qu'observe-t-on en comparant les moyennes des concentrations pigmentaires par cm^2 (Tableau IIIb)?

Tant dans le cas de *M. lamarckiana* que dans le cas de *M. aliciae*, il est impossible d'obtenir une différence significative entre leurs moyennes. De même avec les autres espèces, toutes les variations sont atténuées, ce qui se traduit par un rassemblement des valeurs.

Quant aux corrélations entre les différents pigments, elles apparaissent nettement avec la répartition de tous les points sur les droites de régression. Ces droites offrent les mêmes caractéristiques, c'est-à-dire les mêmes coefficients angulaires, quelles que soient les profondeurs.

Notons cependant une diminution des concentrations/ cm^2 avec la profondeur. La chute du nombre de symbiontes extraits/ cm^2 pourrait donc entraîner une diminution de l'efficacité de la relation zooxanthelles-coraux malgré les modifications de la composition pigmentaire observées par cellule algale.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les variations peu marquées des concentrations pigmentaires des zooxanthelles avec la profondeur croissante, mises en corrélation avec les observations de BARNES, 1973, tendent à prouver que les capacités photosynthétiques des algues sont maintenues à un niveau suffisamment élevé, bien que plus bas en grande profondeur, pour jouer un rôle énergétique important dans les tissus de l'hôte corallien. Ces variations seraient en rapport direct avec non seulement la quantité de lumière disponible mais aussi, probablement, avec la qualité de cette lumière.

Ainsi,

a) En ce qui concerne le nombre de symbiontes/ cm^2 , la diminution des moyennes avec la profondeur n'est pas suffisamment

importante pour justifier une chute du taux de squelettogénèse chez les grandes colonies lamellaires profondes.

Les espèces du genre *Mycetophyllia* et *Mussa* ont un comportement uniforme, malgré les fluctuations « spécifiques » de chacune d'elles.

b) Les concentrations de pigments par cellule algaire ne sont pas *significativement différentes* entre les zooxanthelles des différentes espèces du genre *Mycetophyllia* provenant d'une même zonation récifale.

En revanche, les moyennes entre les spécimens de *M. lamarckiana*, récoltés à faible profondeur, sont suffisamment différentes de celles de grande profondeur pour justifier la séparation de la population de ce corail en deux : l'une appartenant à la *communauté de faible profondeur* ou de forte illumination, l'autre à la *communauté de grande profondeur* ou de faible illumination avec une modification de la qualité de la lumière. Ces résultats sont en accord avec ceux de DUSTAN, 1974, qui distingue également ces deux communautés en se basant sur l'étude des symbiotes des écomorphes de *M. annularis*, provenant du même récif de Discovery Bay.

c) Les rapports des caroténoïdes/chlorophylle *a* sont plus ou moins stables pour toutes les espèces à toutes les profondeurs (ce rapport se stabilise aux environs de 1.3), tandis qu'une faible diminution s'enregistre avec l'augmentation de la profondeur pour les rapports chl. *c*/chl. *a*. *A. grahamae*, colonie bifaciale de grande profondeur, voit les concentrations des pigments des symbiotes de la face supérieure différer considérablement de celles de la face inférieure.

Ces concentrations chez cette espèce ont une autre répartition que chez *M. reesi*, colonies vivant dans le même biotope (chez les représentants des *Agariciidae*, la chl. *a*, de même que les caroténoïdes, sont moins abondants, la chl. *c* atteint de très hautes valeurs).

Cette stabilité des rapports des différents pigments démontre que la *qualité* de la relation entre les pigments des zooxanthelles se maintient quelles que soient la profondeur et l'espèce de coraux d'où sont extraits les symbiotes.

d) Quant aux concentrations par cm^2 , elles sont la preuve de l'établissement d'un équilibre entre le corail (qui peut contrôler le nombre de symbiontes) et les algues symbiotiques (dont les concentrations varient avec la qualité de la lumière). Il en résulte que cette analyse ne peut mettre en évidence les différences *spécifiques significatives* entre les différentes espèces de coraux situés dans un même milieu.

En conclusion, malgré le petit échantillon dont nous disposons, cette méthode permet de mettre en évidence le manque de variabilité spécifique chez les *Mussidae*. Elle n'est donc pas applicable à l'étude de la systématique des différentes espèces de *Mycetophyllia*. Néanmoins, elle peut conduire à séparer deux genres tels que *Mycetophyllia* et *Agaricia* et, chez les spécimens de ce dernier genre, à distinguer les zooxanthelles de la face supérieure et celles de la face inférieure.

La distinction de deux sous-populations chez *M. lamarckiana* est liée à la répartition de l'énergie lumineuse en deux grandes zones (jusqu'à 15 m et au-delà de 25 m).

Les effets de l'accroissement de la profondeur sur les concentrations pigmentaires des algues symbiotiques peuvent être mis en évidence chez *M. Lamarckiana*, sans oublier toutefois la stabilité des proportions relatives de ces pigments quelles que soient les profondeurs de prélèvement des symbiontes.

Il faudrait tester d'autres espèces pour prouver l'adaptation uniforme des symbiontes des colonies d'une même zone et des colonies provenant de cette zone mais récoltés dans d'autres récifs atlantiques. Il faudrait en effet rechercher si le comportement des symbiontes reste le même dans des coraux dont les modes de croissance sont très différents (colonies branchues, massives ou lamellaires d'une zone).

L'équilibre de la relation coraux-algues symbiotiques est donc établi et ses caractéristiques dans le cas des coraux du genre *Mycetophyllia* et *Mussa* demandent à être complétées par de nouvelles recherches sur le terrain.

J'adresse mes plus vifs remerciements à l'équipe de T. F. GO-REAU travaillant à la station de Discovery Bay, notamment à J. LANG et P. DUSTAN qui m'encouragèrent, sur place, dans

mon étude du récif, ainsi qu'à M. le Professeur UBAGHS qui a bien voulu me conseiller dans la rédaction de ce travail.

Je remercie également l'administrateur de Cockerill ainsi que la S.O.M.E.F. qui ont grandement facilité le retour de mes matériaux d'étude de la Jamaïque.

Enfin, c'est grâce à la bourse du Fonds National de la Recherche Scientifique que j'ai pu me rendre sur le terrain pour compléter mes recherches sur les récifs coralliens actuels.

ENGLISH SUMMARY

In order to find a relation between algae and coral species, numbers of algae extracted from the soft parts and variations in concentration of their photosynthetic pigments are investigated.

Averages of symbiotic algae/cm² decrease as depth increases but their number shows fluctuations in each species of coral.

Ratio of carotenoids/chlorophyll *a* seems uniform but chlorophyll *c*/chlorophyll *a* decreases slowly with depth. This later relation is reversed in *Agaricia grahamae* (45 m).

Average of pigments (chl. *a* and carot.) per cells of algae varies sufficiently between 9 and 30 m to distinguish two ecological populations in *M. lamarckiana*.

Results/cm²/depth allows recognition of an ecological adjustment of symbiotic algae for each coral species.

Ecological adaptation of coral symbionts is demonstrated by this method.

BIBLIOGRAPHIE

- BARNES, D. J. (1971). — A study of growth, structure and form in modern coral skeletons. PH. D. thesis, University of Newcastle upon Tyne.
- BARNES, D. J. (1973). — Growth in colonial scleractinians. *Bull. Mar. Sci.*, **23**, n° 2, pp. 280-298.
- BARNES, D. J. and TAYLOR, D. L. (1973). — In situ studies of calcification and photosynthetic carbon fixation in the coral *Montastrea annularis*. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, **24**, pp. 284-291.
- DREW, E. A. (1972). — The biology and physiology of alga-invertebrate symbioses. II. The density of symbiotic algal cells in a number of hermatypic hard corals and alcyonarians from various depths. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **9**, pp. 71-75.
- DUSTAN, P. (1974). — PH. D. thesis, Stony Brook, University, New-York.

- GOREAU, T. F. (1959a). — The physiology of skeleton formation in corals. I. A method for measuring the rate of calcium deposition by corals under different conditions. *Biol. Bull.*, **116**, pp. 59-74.
- GOREAU, T. F. (1959b). — The ecology of jamaican coral reefs. I. Species composition and zonation. *Ecol.*, **40**, pp. 67-90.
- GOREAU, T. F. & GOREAU, N. I. (1959). — The physiology of skeleton formation in corals. II. Calcium deposition by hermatypic corals under various condition in the reef. *Biol. Bull.*, **117**, pp. 239-250.
- GOREAU, T. F. (1961a). — Problems of growth and calcium deposition in reef corals. *Endeavour*, **20**, pp. 32-39.
- GOREAU, T. F. (1961b). — On the relation of calcification to primary productivity in reef buildings organisms, In H. M. Lenhoff and W. F. Loomis ed., *The Biology of Hydra and some other Coelenterates*. Miami Press, pp. 269-285.
- GOREAU, T. F. (1963). — Calcium carbonate deposition by coralline algae and hermatypic corals in relation to their roles as reef builders. *Ann. New-York Acad. Sci.*, **109**, pp. 127-167.
- GOREAU, T. F., GOREAU, N. I. and YONGE, C. M. (1971). — Reef corals : Autotrophs or heterotrophs? *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole*, **141**, pp. 247-260.
- GOREAU, T. F. and LAND, L. S. (1974). — Fore-Reef morphology and depositional processes, North Jamaica, In *Reefs in Time and Space*, L. F. Laporte ed. *Soc. Econ. Paleontologists and Mineralogists*, special publication n° 18.
- JOHANNES, R. E. and WIEBE, W. J. (1970). — Method for determination of coral tissue biomass and composition. *Limnol. oceanogr.*, **15**, pp. 822-824.
- KAWAGUTI, S. (1941). — On the physiology of reef corals. V. Tropisms of coral planulae, considered as a factor of distribution of the reefs. *Palao Trop. Biol. Sta. Studies*, **2**, pp. 319-328.
- KAWAGUTI, S. (1944). — On the physiology of reef corals. VI. Study on the pigments. *Palao Trop. Biol. Sta. Studies*, **2**, pp. 617-673.
- KINZIE III, R. A. (1973). — The zonation of West Indian gorgonians. *Bull. Mar. Sci.*, **23**, n° 1, pp. 93-155.
- LANG, J. C. (1970). — Inter-specific aggression within the scleractinian reefs corals. PH. D. Thesis, Yale University.
- LANG, J. C. (1974). — Biological zonation at the base of a reef. *American Scientist*, **62**, pp. 272-281.
- MANDELLI, E. F. (1972). — The effect of growth illumination on the pigmentation of a marine dinoflagellate. *J. of Phycol.*, **8**, n° 4, pp. 367-369.

- MUSCATINE, L. and CERNICHIARI, E. (1969). — Assimilation of photosynthetic products of zooxanthellae by a reef coral. *Biol. Bull.*, **137**, n° 3, pp. 506-523.
- MUSCATINE, L., POOL, R. R. and CERNICHIARI, E. (1972). — Some factors influencing selective release of soluble organic material by zooxanthellae from reef corals. *Mar. Biol.*, **13**, n° 4, pp. 298-308.
- MUSCATINE, L. (1973). — Nutrition of corals. In : *Biology and Geology of Coral Reefs. Biology* vol. II. O. A. Jones and R. Endean ed., pp. 77-115.
- PEARSE, V. B. and MUSCATINE, L. (1971). — Role of symbiotic algae (zooxanthellae) in coral calcification. *Biol. Bull.*, **141**, n° 2, pp. 350-363.
- SIMKISS, K. (1964a). — Phosphate as crystal poisons of calcification. *Biol. Rev.*, **39**, pp. 487-505.
- SIMKISS, K. (1964b). — Possible effect of zooxanthellae on coral growth. *Experientia*, **20**, p. 140.
- STRICKLAND, J. D. H. and PARSONS, T. R. (1965). — A Manual of seawater analysis. *Fish. Res. Board, Can. Bull.*, **125**, pp. 1-203.
- TAYLOR, D. L. (1971). — Ultrastructure of the « Zooxanthella » *Endodinium chattonii* in situ. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **51**, pp. 227-234.
- TRENCH, R. K. (1971b). — The physiology and biochemistry of zooxanthellae symbiotic with marine coelenterates. II. Liberation of fixed C 14 by zooxanthellae in vitro. *Proc. R. Soc. (B)*, **177**, pp. 237-250.
- TRENCH, R. K. (1971c). — The physiology and biochemistry of zooxanthellae symbiotic with marine coelenterates. III. The effect of homogenates of host tissues on the excretion of photosynthetic products in vitro by zooxanthellae from two marine coelenterates. *Proc. R. Soc. (B)*, **177**, pp. 251-264.
- WAINWRIGHT, S. A. (1963). — Skeletal organization in the coral *Pocillopora damicornis*. *Quart. J. Microscop. Sci.*, **104**, pp. 169-183.
- WELLS, J. W. (1973). — New and old scleractinian corals from Jamaica. *Bull. Mar. Sci.*, **23**, pp. 16-58.
- YONGE, C. M. and NICHOLLS, A. G. (1931). — Studies on the physiology of corals. IV. The structure, distribution and physiology of the zooxanthellae. Great Barrier Reef Exped. 1928-1929. *Sci. Rept., Brit. Mus.*, **1**, n° 3, pp. 135-176.
- YONGE, C. M. (1957). — Symbiosis. *Geol. Soc. America*, memor 67, vol. 1, pp. 429-442.