

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA COLONISATION D'ÉCLATS DE CALCITE PAR LES CYANOPHYCÉES ENDOLITHES MARINES

par

Thérèse Le Campion-Alsumard
Station marine d'Endoume, 13007 Marseille, France.

Résumé

L'étude expérimentale entreprise sur la colonisation d'éclats de calcite, placés dans le milieu marin, a permis de mettre en évidence :

la rapidité d'installation des Cyanophycées endolithes et la vitesse de pénétration dans un substrat carbonaté ;

la morphologie des galeries en fonction de chaque espèce, de la microstructure du substrat et du contrôle spécifique exercé par l'Algue au niveau du substrat ;

le mécanisme de perforation des Cyanophycées endolithes par dissolution du calcaire résultant d'une action chimique (acide ou chélation), d'où l'importance de la biodestruction.

Introduction

Les différentes techniques utilisées jusqu'alors pour l'étude des Cyanophycées endolithes (Le Campion-Alsumard, 1969), ne permettaient pas l'observation directe de l'Algue à l'intérieur du substrat. La roche colonisée n'est, en effet, jamais parfaitement transparente ; dans la région marseillaise, elle est le plus souvent constituée de calcaire urgonien. Il est alors nécessaire d'opérer une décalcification pour observer la population algale vivant à l'intérieur du substrat. On pouvait, par contre, espérer que le choix d'un support parfaitement transparent sur lequel s'installeraient les Cyanophycées endolithes, permettrait de connaître avec exactitude les relations existant entre l'Algue et la roche : morphologie des galeries en fonction de chaque espèce, vitesse d'installation, de pénétration, importance de la biodestruction. Des observations sur spath d'Islande ont déjà été faites en lumière transmise et au microscope électronique à balayage (Golubié et al., 1970).

La technique utilisée ici consiste à placer des éclats de calcite dans le milieu marin et à suivre régulièrement l'évolution des différentes espèces endolithes à l'intérieur de ce substrat parfaitement transparent.

Matériel et méthodes

Des éclats de calcite de petites dimensions (environ 2 cm de long sur 1 cm de large) sont collés, à l'aide d'araldite, sur des supports de plexiglas rectangulaires de 7 cm de long sur 5 cm de large et 4 mm d'épaisseur, ce qui assure une parfaite transparence de l'ensemble. Sur chaque support sont placés six à dix éclats de calcite pour permettre le prélèvement régulier d'un éclat en vue d'une observation plus poussée.

Ces supports sont ensuite vissés contre les parois rocheuses à l'aide de vis en acier inoxydable ; il est préférable que le point d'ancrage soit situé au centre du support. Des trous préalablement creusés dans le rocher, avec un petit marteau pneumatique actionné par une bouteille d'air comprimé, sont munis de chevilles plastiques pour recevoir les vis. Ce mode de fixation s'est révélé très efficace car il résiste parfaitement bien aux coups de mer ; les autres moyens d'ancrage utilisés jusqu'alors (Harmelin et al., 1970) qui conviennent à l'étude de l'épifaune et de l'épiflore ont donné de mauvais résultats pour les Cyanophycées endolithes. Ce mode de fixation permet, d'autre part, de dévisser avec une grande facilité les plaques de plexiglas, d'observer les éclats de calcite et de revisser le tout contre la paroi rocheuse. Les observations se font au laboratoire à l'aide d'un microscope en lumière réfléchie (illuminateur Ultropak de Leitz) ou en lumière incidente, ce qui est rendu possible grâce à la parfaite transparence de l'ensemble : calcite, araldite et plexiglas. On peut ainsi suivre l'installation et l'évolution dans le temps d'un même filament. Ces éclats de calcite ont fait également l'objet d'une étude au microscope électronique à balayage Jéolco de l'Université de Naples.

Dans un premier temps, l'étude expérimentale s'est déroulée dans « l'anse des Cuivres », calanque située au pied du laboratoire de la Station Marine d'Endoume, ce qui facilite beaucoup l'observation régulière des éclats. Ils ont été fixés au niveau de l'horizon supérieur de l'étage Médiolittoral (Pérès et Picard, 1964) (Planche 1,1). Une série analogue a été placée en pleine eau (Planche I, 2) et fait l'objet d'une étude dont les résultats seront donnés ultérieurement.

RÉSULTATS

Cette étude s'est révélée très intéressante car elle permet : — d'une part, de suivre l'installation successive dans le temps des différentes Cyanophycées endolithes ; — d'autre part, d'étudier la morphologie des galeries de chaque espèce et d'élucider, en partie, le mécanisme de perforation par ces Algues.

I. Conditions du milieu.

Les plaques expérimentales ont été implantées sur des rochers situés en mode modérément battu et en station éclairée.

Les températures relevées pendant les périodes d'observations varient entre 18° 6 pour le 30-10-72 (date de mise en place), 17° 3 pour le 8-11-72 et 14° pour le 30-11-72. Les salinités sont de l'ordre de 37,8 p. 1.000.

2. Installation successive des différentes Cyanophycées endolithes et facteurs déterminant cette installation.

C'est surtout au début de la colonisation qu'il est nécessaire de faire des observations très rapprochées pour suivre l'installation et l'évolution des filaments endolithes et de leurs galeries. Par la suite, la population algale est beaucoup trop dense et les observations deviennent quasiment impossibles. C'est pourquoi nous ne donnerons ici que les résultats concernant le premier mois d'installation.

3 novembre 1972. La première observation, faite au bout de quatre jours de colonisation, montre l'apparition des colonies de *Dermocarpa*, Cyanophycée épilithe (Planche I, 3).

7 novembre 1972. La deuxième observation, faite au bout de huit jours de colonisation, montre l'apparition des premiers filaments perforants de *Mastigocoleus testarum*, avec les filaments épilithes de *Plectonema battersii* (Planche I, 4) et toujours *Dermocarpa*.

13 novembre 1972. La troisième observation, après quatorze jours de colonisation, montre la même population algale que précédemment, mais il faut noter une croissance très rapide des filaments de *Mastigocoleus testarum*.

23 novembre 1972. Lors de la quatrième observation, après vingt-quatre jours de colonisation, apparaissent, à côté de la population algale antérieure, de nouvelles espèces endolithes telles que : *Hyella caespitosa*, *Plectonema terebrans* et, également, des Champignons endolithes.

Il faut donc souligner l'apparition très rapide des Cyanophycées endolithes puisque les premiers filaments de *Mastigocoleus testarum* sont présents après huit jours seulement. La rapidité de croissance est également surprenante car au bout de trois à quatre semaines certains filaments notamment de *Hyella* ont pénétré de 30-50 μ .

On peut alors se demander quels sont les facteurs qui régissent cette installation des Algues endolithes sur un substrat carbonaté. Il est évident que tous les facteurs climatiques et édaphiques qui sont à l'origine de cette installation n'ont pu être étudiés ici et, dans un premier temps, nous n'envisagerons que l'influence de l'état de surface et de la présence des organismes brouteurs.

L'état de surface est un facteur important car il favorise l'installation plus ou moins rapide des Algues. Des comparaisons ont été faites entre des éclats de calcite parfaitement lisses et des éclats rendus poreux par action d'un acide. On constate alors que, pour un

même temps d'exposition, la colonisation par les végétaux perforants est beaucoup plus rapide et abondante sur les éclats non lisses. On voit, en effet, que les spores et hormogonies se fixent toujours dans les microcavités et le long des lignes de clivage des cristaux.

Les organismes brouteurs influencent également cette colonisation. En effet, lorsqu'on examine un éclat de calcite, on remarque que, lors de la première semaine, le recouvrement végétal est déjà presque total mais constitué en majeure partie par des espèces épilithes, les espèces endolithes n'intéressant que 5 à 10 p. 100 de la surface. Il est probable que les organismes brouteurs tels que les Patelles, Littorines, etc., jouent alors un rôle en opérant une sélection en faveur des espèces endolithes. Avec leur radula ils enlèvent, en effet, la couverture superficielle épilithe laissant ainsi des chances de survie aux seules formes endolithes qui se développent normalement. On assiste alors à une inversion des rapports, les espèces endolithes devenant dominantes par rapport aux espèces épilithes. Le fonctionnement de cet écosystème a déjà été mis en évidence notamment par J. Schneider (non publié).

La vitesse d'installation des végétaux perforants et leur croissance rapide confirment bien le rôle primordial joué par les Algues endolithes dans la destruction des roches carbonatées.

3. Morphologie des galeries en fonction de chaque espèce.

Les différentes espèces endolithes observées sur les éclats de calcite sont : *Mastigocoleus testarum*, *Hyella caespitosa* et *Plectonema terebrans*.

Les galeries de *Mastigocoleus testarum* ont un aspect très caractéristique avec de nombreuses ramifications à angle droit, certaines de ces ramifications étant terminées par un hétérocyste facilement reconnaissable par transparence. Elles ont de 6 à 8 μ de diamètre et épousent parfaitement la microstructure du substrat. L'évolution de ces galeries est, en effet, constante : à partir de l'hormogonie initiale apparaissent les premiers filaments directement pénétrants et de directions variées (Planche II, 5). Puis, ces filaments se développent très rapidement ce qui donne aux galeries un aspect intriqué et désordonné (Planche II, 6). Pour s'assurer que les galeries observées correspondent bien aux filaments pénétrants de *Mastigocoleus testarum*, on opère ensuite une très légère décalcification de la calcite, ce qui permet de voir apparaître le filament correspondant à la galerie étudiée (Planche II, 7). On peut déjà noter ici l'aspect très géométrique de l'extrémité des galeries de *Mastigocoleus*, correspondant à la surface du cristal (Planche II, 8). On observe également, le long de ces mêmes galeries, des lignes en chevrons correspondant aux contours des différents micro-cristaux dissous à chaque étape de pénétration (Planche II, 6).

Les galeries de *Hyella caespitosa* sont totalement différentes des précédentes car l'évolution de la colonie est tout autre. En effet, lorsqu'une colonie de *Hyella caespitosa* s'installe, il se forme tout

d'abord, à partir de la spore initiale (Planche III, 9, a), un massif cellulaire pseudoparenchymateux directement endolithe (Planche III, 9, b). Ensuite se détachent de ce massif les filaments endolithes (Planche III, 10). Ces filaments et par là même les galeries qu'ils engendrent, sont le plus souvent rectilignes et ne possèdent jamais de ramifications à angle droit caractéristiques des galeries de *Mastigocoleus*. Les galeries de *Hyella* ont de 7 μ à 9 μ de diamètre (Planche III, 11) mais peuvent être beaucoup plus minces dans le cas de la forme *tenuior* où elles ont de 5 μ à 6 μ de diamètre. Une coupe effectuée dans la calcite a permis d'examiner directement le filament algal à l'intérieur de sa galerie (Planche III, 12).

Les galeries de *Plectonema terebrans* sont beaucoup plus ténues que les précédentes (3 μ à 4 μ de diamètre). Les jeunes galeries sont tout d'abord sensiblement rectilignes (Planche IV, 13), puis deviennent très enchevêtrées, se dirigeant en tous sens et formant de nombreuses boucles (Planche IV, 14 et 15). Après décalcification rapide de quelques secondes, on peut voir apparaître à l'intérieur des galeries les filaments de cette espèce (Planche IV, 16).

La morphologie des galeries varie en fonction de la microstructure du substrat et peut donc être différente selon la nature de la roche colonisée. Ce fait a été observé dans le calcaire urgonien de la région de Marseille. Les études des moulages de galeries faites au microscope électronique à balayage montrent que, pour une même espèce et des filaments situés côte à côte, la morphologie est différente selon que les filaments pénètrent dans un cristal des veines de calcite ou dans la roche sédimentaire proprement dite. Les galeries épousent, en effet, parfaitement la microstructure du substrat (Planche II, 8).

La morphologie des galeries dépend également du contrôle du substrat par les différentes espèces endolithes, contrôle qui varie suivant les espèces. Une étude a été faite au microscope électronique à balayage, sur des éclats de calcite, colonisés depuis deux semaines. La méthode consiste à inclure dans l'araldite un éclat rocheux contenant des Cyanophycées endolithes et à effectuer ensuite une coupe au niveau de l'éclat puis à décalcifier à l'aide d'un acide. Il ne reste plus que les moulages des galeries (Golubić et al., 1970). Cette étude montre bien le contrôle spécifiquement différent du substrat : l'influence du substrat est maximale dans le cas de *Hyella* dont les filaments suivent des directions bien définies (Planche V, 18), correspondant probablement à des lignes de moindre résistance ; ces résultats complètent les observations de Golubić (1969). Cette influence du substrat est beaucoup moins importante dans le cas de *Mastigocoleus* et surtout dans le cas de *Plectonema*, dont les filaments se dirigent en tous sens et forment même des boucles (Planche V, 20).

La morphologie des galeries est donc bien spécifique et peut servir de base de détermination pour les Algues perforantes qui sont à l'origine de ces galeries. Cette connaissance de la morphologie des galeries en fonction de chaque espèce d'Algue endolithe peut être d'une grande utilité, notamment pour les géologues. L'identification des moulages de galeries « fossiles » peut, en effet, apporter de précieux renseignements dans la connaissance des paléoenvironnements (Golubić, 1970, 1972 ; Golubić et Schneider, 1972).

4. Problème de la pénétration des Algues endolithes dans la calcite.

Cette étude expérimentale a permis d'élucider en partie le problème complexe de la pénétration des Algues endolithes à l'intérieur d'un substrat carbonaté. La parfaite transparence de la calcite et l'organisation moléculaire de ses cristaux, minéralogiquement bien définie, rendent en effet possibles toutes observations directes sur les relations existant entre l'Algue et son substrat. Il faut d'ailleurs noter que certains substrats naturels, tels que les coquilles et les veines de calcite des roches sédimentaires, possèdent également cette organisation. On a donc essayé de savoir quels étaient les facteurs qui étaient à l'origine de la pénétration de ces Algues dans la calcite.

On constate que cette pénétration des Cyanophycées endolithes à l'intérieur d'un substrat carbonaté se fait par dissolution du calcaire. Le degré de pénétration est naturellement fonction des différentes espèces et des facteurs écologiques.

La dissolution du calcaire semble bien résulter d'une action chimique (acide ou chélation). L'extrémité des galeries présente toujours un aspect très caractéristique en pyramide qui reflète exactement la microstructure de la calcite (Planche II, 8) et que l'on obtient également par action d'un acide. Il reste à préciser si toutes les cellules sont aptes à sécréter cet agent dissolvant ou seulement la cellule terminale. On remarque, d'autre part, qu'il existe un espace entre le filament perforant et sa galerie (Planche III, 12); les moulages obtenus à l'aide de l'araldite représentent donc les répliques des galeries et non des filaments perforants qui sont à l'origine de ces galeries.

Le degré de pénétration dépend naturellement des espèces et de l'influence de nombreux facteurs écologiques : humectation, lumière, etc. On pourrait donc s'attendre à ce que, au niveau d'un certain seuil critique au-delà duquel la lumière ne pénètre plus, la perforation s'arrête. Or, il semble qu'il n'en soit pas ainsi, du moins au niveau des étages Supralittoral et Médiolittoral et que la pénétration soit continue. Les brouteurs, en enlevant continuellement la pellicule superficielle, favorisent, en effet, une pénétration plus intense de la lumière d'où une reprise de la perforation. Les vagues paraissent jouer un rôle analogue en enlevant les parties superficielles de la roche « cariée ». Cette action se manifeste surtout lors des fortes mers où l'on assiste à un véritable clivage des cristaux de calcite. De nouvelles surfaces sont ainsi mises à nu et peuvent être à nouveau soumises à l'action des végétaux perforants. Naturellement, ce délitage des cristaux, très intense au niveau de la calcite par son organisation moléculaire, est moindre pour les roches sédimentaires mais non négligeable cependant.

Conclusion

Cette étude expérimentale préliminaire laisse entrevoir de nombreuses possibilités. La parfaite transparence de l'ensemble : calcite-araldite-plexiglas rend en effet possible toutes observations parallèles

de l'Algue, de sa galerie et de son substrat. Le mode de fixation, simple et pratique, des supports de plexiglas permet, d'autre part, d'effectuer des séries expérimentales variées : transferts d'un biotope à un autre, d'une profondeur à une autre, etc. Il devient alors facile de suivre l'évolution d'une galerie et, par là même, d'un filament en fonction des différents facteurs du milieu.

Cette étude a permis de suivre l'installation successive des Cyanophycées endolithes et d'étudier en partie le déterminisme de cette installation. On constate que la colonisation est très rapide puisqu'une roche carbonatée, mise au contact du milieu marin, est perforée au bout de huit jours par les végétaux endolithes, du moins dans les conditions expérimentales choisies. Au bout de trois mois la colonisation est presque complète, la couverture végétale endolithe intéresse environ 90 p. 100 de la surface externe. La vitesse de croissance et donc de perforation de ces Algues est assez surprenante puisqu'au bout de trois à quatre semaines certains filaments, notamment de *Hyella*, ont pénétré de 30 à 50 μ dans le substrat. Les végétaux endolithes, en rendant la roche beaucoup plus friable, contribuent donc à la destruction du littoral calcaire. L'installation des différentes Cyanophycées endolithes est naturellement fonction des facteurs écologiques, notamment de l'état de surface du substrat et de la présence des organismes brouteurs.

La morphologie des galeries est sous la dépendance de la microstructure du substrat et du contrôle spécifique de ce même substrat, contrôle qui diffère suivant les espèces.

Cette étude a enfin montré que la pénétration des végétaux perforants dans le substrat se fait par dissolution du calcaire résultant d'une action chimique (acide ou chélation). Le degré de pénétration varie suivant les espèces et l'intensité des facteurs écologiques tels que humectation, éclaircissement, etc.

Il est certain que de nombreux problèmes concernant les Cyanophycées endolithes restent encore à résoudre et nous pensons que l'extension et la diversification de l'étude expérimentale que nous avons entreprise devraient apporter d'utiles précisions.

Summary

The experimental study carried out on calcite crystal colonization set in marine biota indicates:

the quick colonization by endolithic Cyanophyceae and the boring rate on calcareous substrate;

the morphology of the bored tunnels in terms of species, substrates microstructure and specific control done by the algae at the substrate level;

the boring process of endolithic Cyanophyceae by carbonate dissolution resulting from a chemical effect (acid or chelation) showing the biodestruction importance.

Je tiens à remercier tout particulièrement le Prof. Golubic et le Dr Schneider qui ont eu l'amabilité de revoir cette note.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- GOLUBIC, s., 1969. — Distribution, taxonomy and boring patterns of marine endolithic algae. *Amer. Zool.*, 9, pp. 747-751.
- GOLUBIC, s., 1973. — The relationship between blue-green algae and carbonate deposits. In *The Biology of blue-green algae*. Carr N., Whitton B.A. (eds). Blackwell Scientific Publications, pp. 434-472.
- GOLUBIC, s. et al., 1970. — Scanning electron microscopy of endolithic algae and fungi a multipurpose casting-embedding technique. *Lethaia*, 3, pp. 203-209.
- GOLUBIC, s. and SCHNEIDER, J., 1972. — Relationship between carbonate substrate and boring patterns of marine endolithic microorganisms. *Geol. Soc. Amer.*, Abs. with programs, 1972 Annual Meeting, 4, p. 518.
- HARMELIN, J.G. et al., 1970. — Etude expérimentale de la colonisation des surfaces vierges naturelles en eau pure et en eau polluée, dans la région marseillaise. I. - Conditions de l'expérience. *Téthys*, 2 (2), pp. 329-334.
- LE CAMPION-ALSUMARD, T., 1969. — Contribution à l'étude des Cyanophycées lithophytes des étages Supralittoral et Médiolittoral (région de Marseille). *Téthys*, 1 (1), pp. 119-172.
- PÉRÈS, J.M. et PICARD, J., 1964. — Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 31 (47), 137 pp.

PLANCHE I

- 1 : plaque de plexiglas avec éclats de calcite, vissée contre la paroi rocheuse, au niveau de l'horizon supérieur de l'étage Médiolittoral.
- 2 : plaque de plexiglas avec éclats de calcite, supportée par une drisse en nylon, placée en pleine eau.
- 3 : première installation de *Dermocarpa* après 4 jours de colonisation.
- 4 : colonisation par *Plectonema battersii* après 8 jours d'expérimentation.

PLANCHE II

- 5 : jeunes galeries de *Mastigocoleus testarum*, vues par transparence, à travers la calcite, après 8 jours de colonisation.
- 6 : galerie de *Mastigocoleus testarum*, vue par transparence : nombreuses lignes en chevrons le long de la galerie, correspondant aux contours des différents micro-cristaux dissous à chaque étape de pénétration (croissance du filament).
- 7 : filament de *Mastigocoleus testarum* à l'intérieur de sa galerie, après très légère décalcification de la calcite.
- 8 : extrémité d'un filament de *Mastigocoleus testarum* et de sa galerie : aspect très géométrique correspondant à la surface du cristal.

PLANCHE III

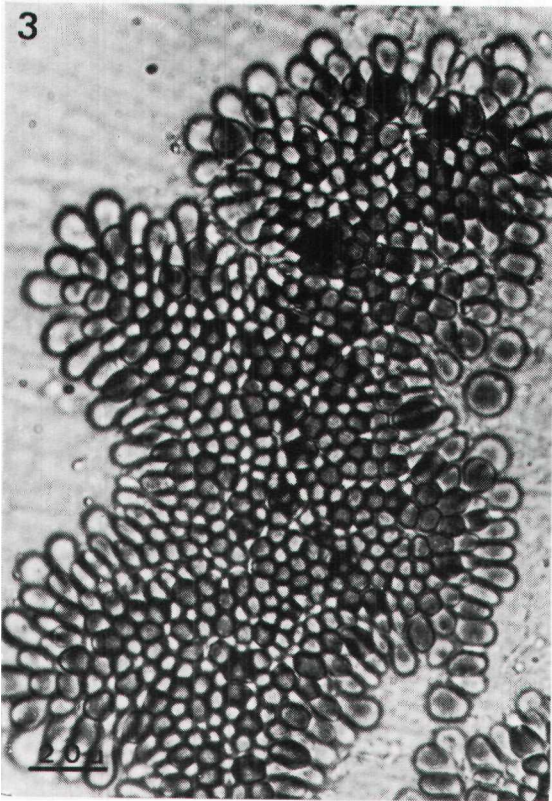
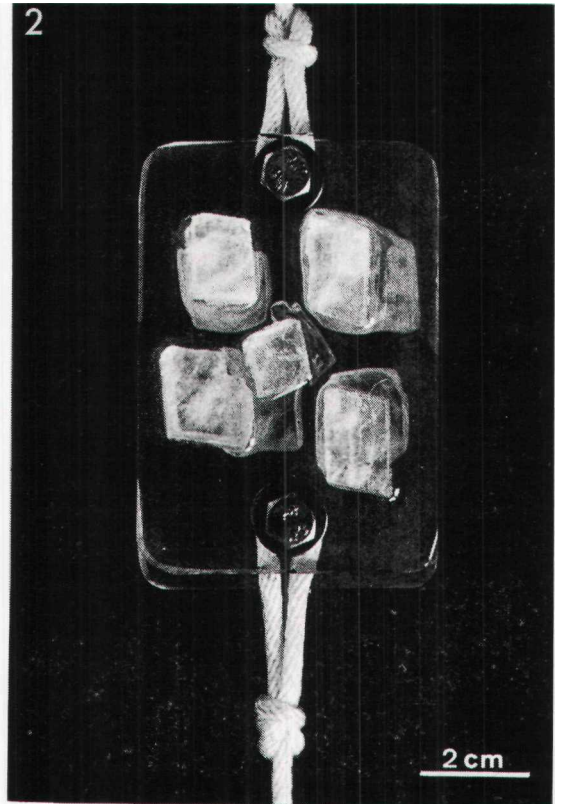
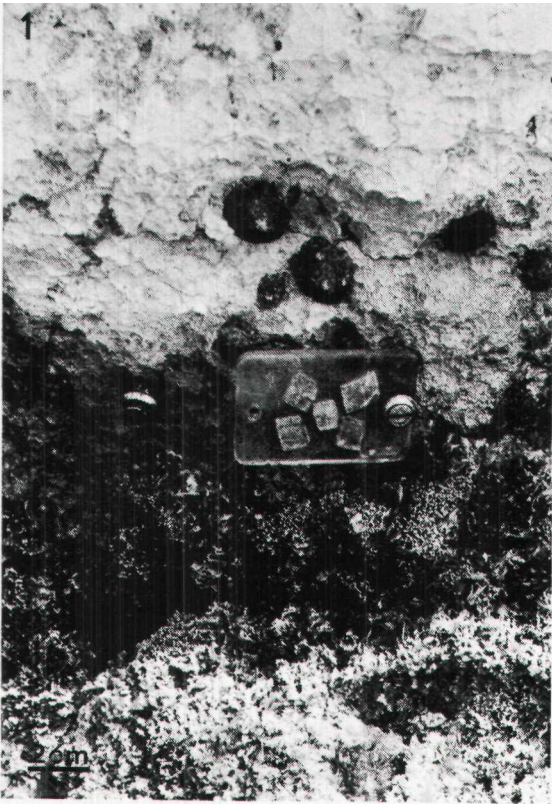
- 9 : jeunes colonies de *Hyella* au bout de 24 jours de colonisation : 9a - spore initiale directement endolithe ; 9b - massif cellulaire pseudoparenchymateux également en partie endolithe.
- 10 : premiers filaments endolithes se détachant du massif cellulaire, vus par transparence à travers la calcite.
- 11 : colonie de *Hyella*, avec ses filaments endolithes bien développés, vue par transparence à travers la calcite.
- 12 : coupe effectuée dans la calcite au niveau d'un filament de *Hyella* et de sa galerie.

PLANCHE IV

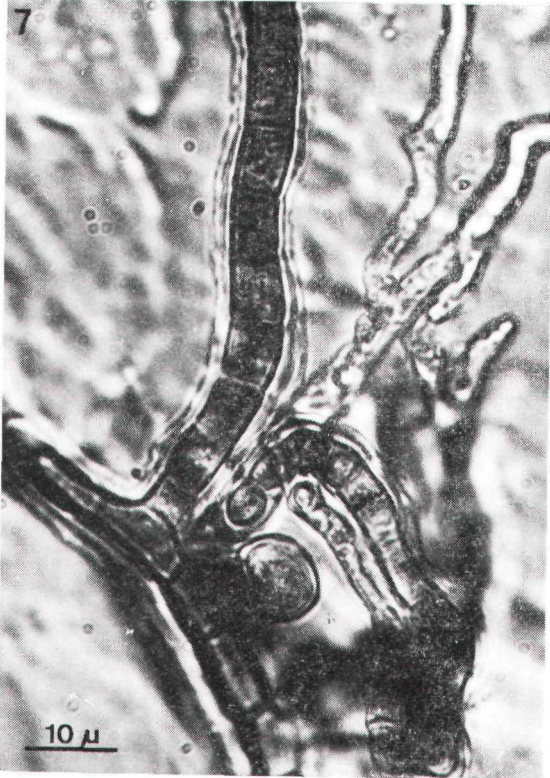
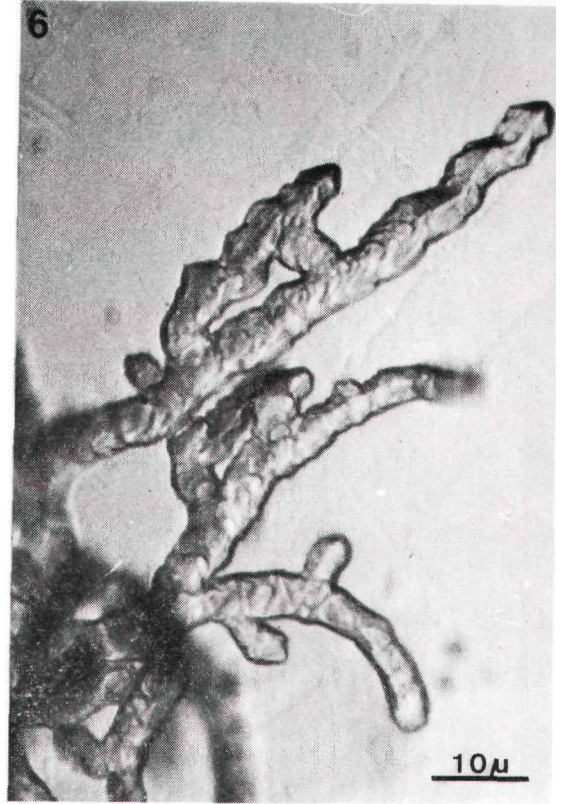
- 13 : jeunes galeries de *Plectonema terebrans*, après 24 jours de colonisation (aspect premier, rectiligne des jeunes filaments) vues par transparence.
- 14 : galeries de *Plectonema terebrans* plus développées (aspect très enchevêtré des galeries) vues par transparence.
- 15 : galerie de *Plectonema terebrans*, vue par transparence, formant une boucle et montrant, pour cette espèce, une dépendance à peu près nulle de la structure du substrat.
- 16 : filaments de *Plectonema terebrans* et leurs galeries, après très légère décalcification de la calcite.

PLANCHE V

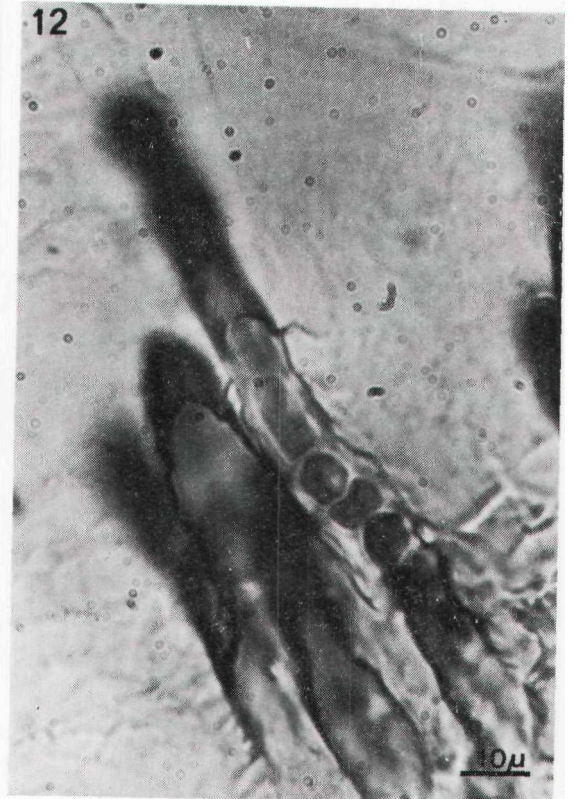
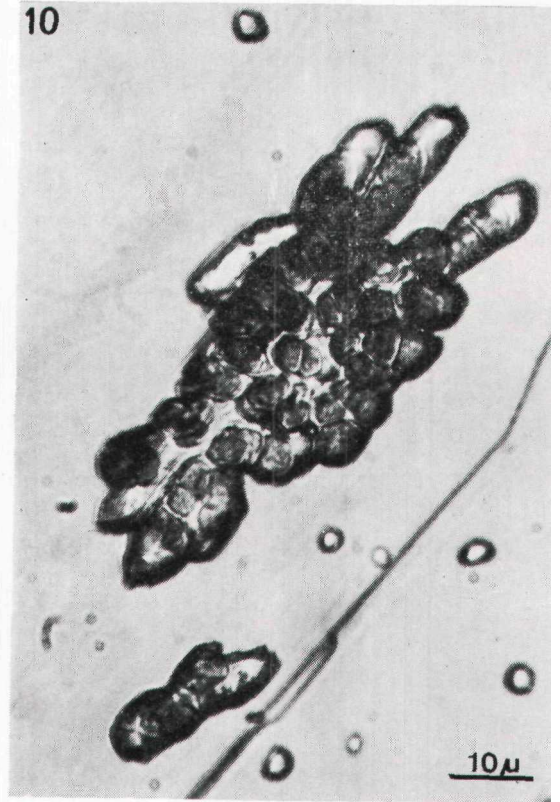
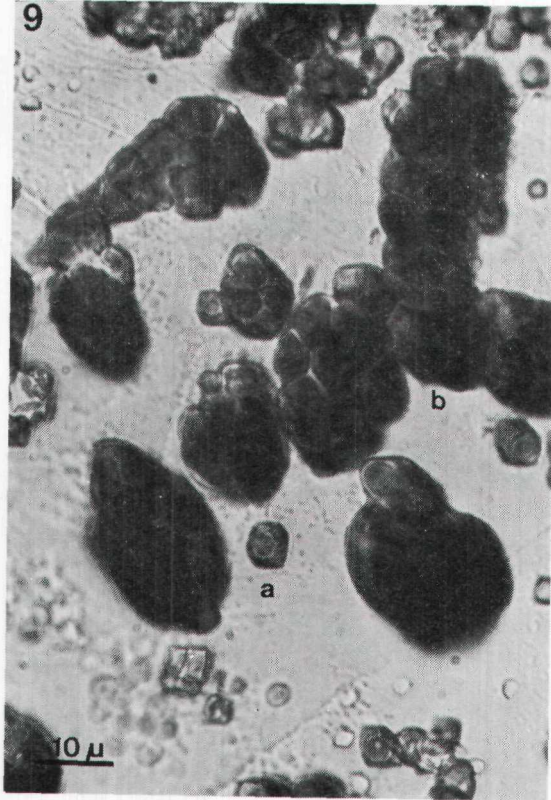
- 17 : jeunes colonies de *Hyella*, vues au microscope électronique à balayage ; mou- lages des galeries obtenus après inclusion dans l'araldite suivie de décalci- fication.
- 18 : détail de la figure précédente montrant l'aspect rectiligne des galeries de *Hyella*, impliquant une forte dépendance de la nature du substrat.
- 19 : galeries de *Plectonema terebrans* après 14 jours de colonisation, vues au microscope électronique à balayage.
- 20 : détail de la figure précédente : aspect en boucle des galeries de *Plectonema*.



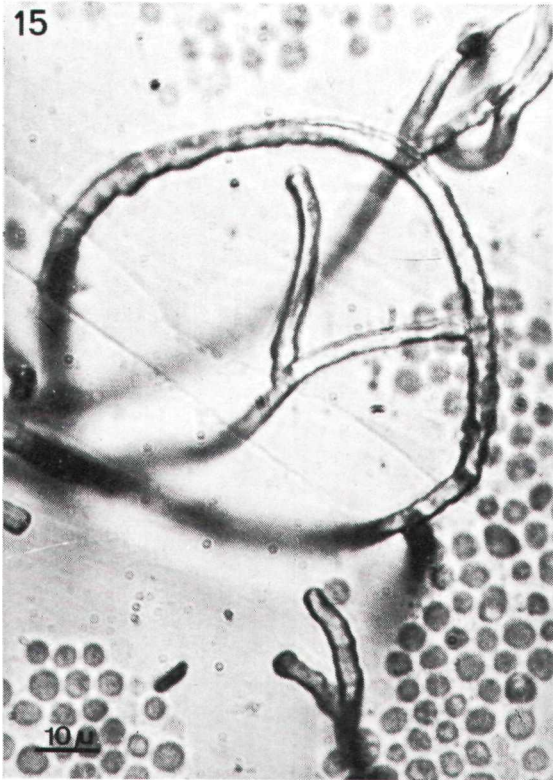
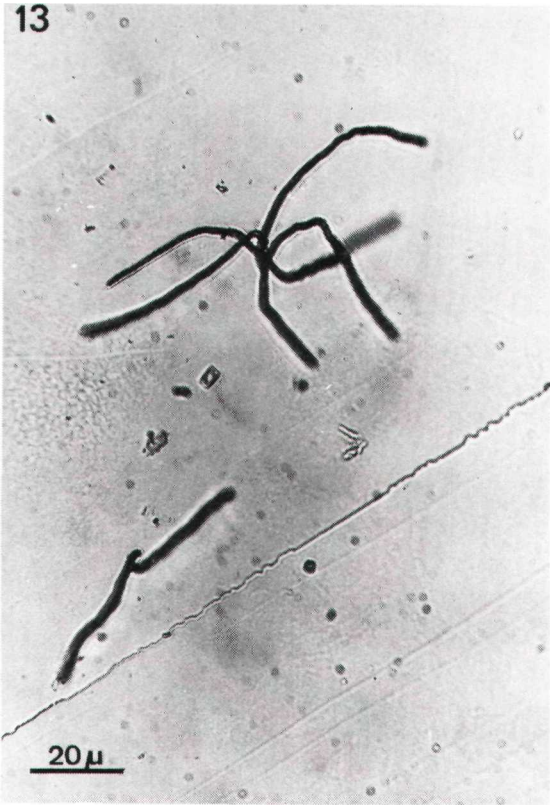
THERÈSE LE CAMPION-ALSUMARD



THÉRÈSE LE CAMPION-ALSUMARD

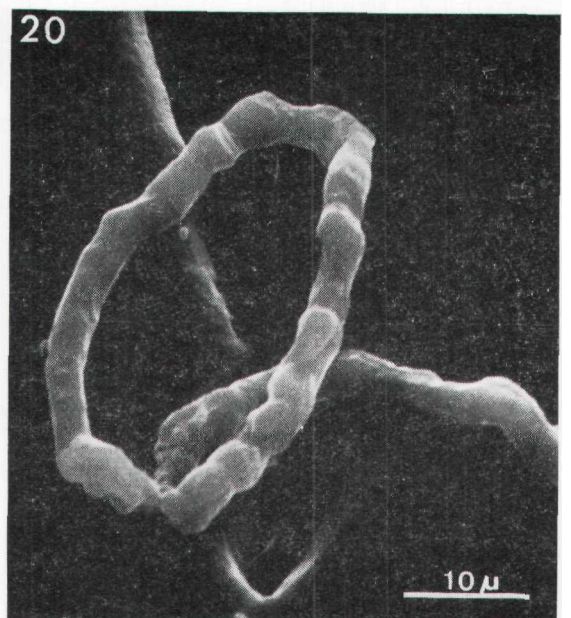
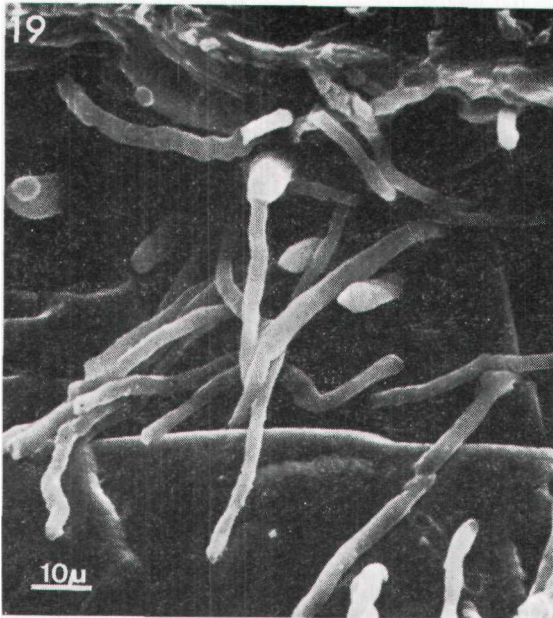
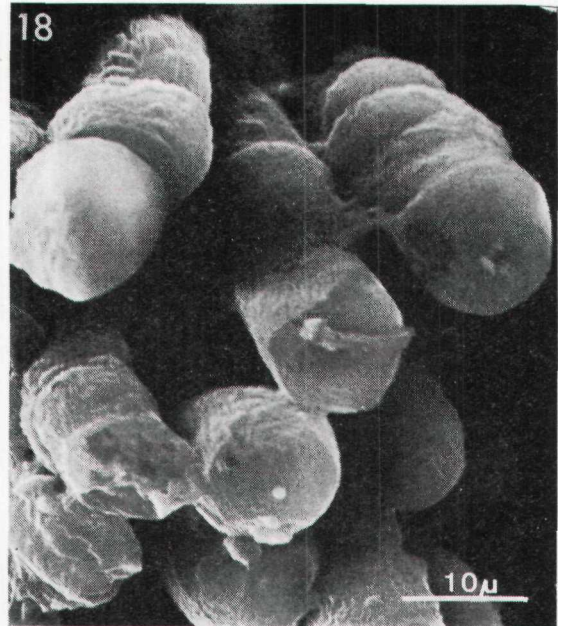
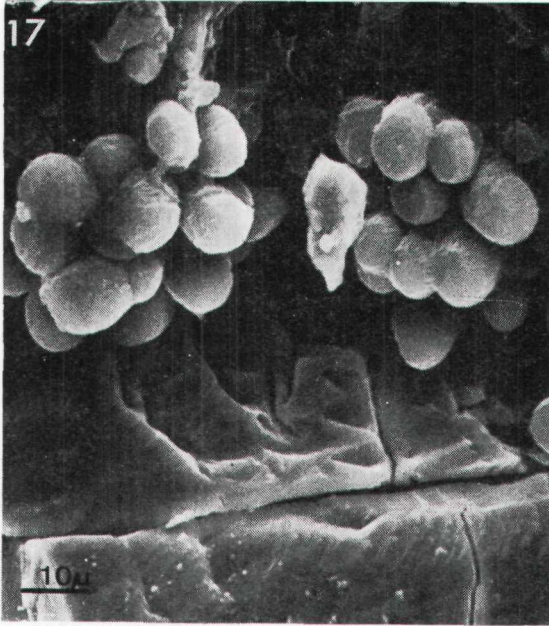


THÉRÈSE LE CAMPION-ALSUMARD



THÉRÈSE LE CAMPION-ALSUMARD

PLANCHE IV



THÉRÈSE LE CAMPION-ALSUMARD

PLANCHE V