

Les Cyanophycées endolithes marines. Systématique, ultrastructure, écologie et biodestruction

Cyanophycées endolithes
Marseille
Systématique
Ultrastructure
Ecologie
Biodestruction
Endolithic Cyanophytes
Marseilles
Systematics
Ultrastructure
Ecology
Biodestruction

Thérèse Le Campion-Alsumard
Station Marine d'Endoume. rue Batterie des Lions, 13007 Marseille. France.

Reçu le 8/11/78, révisé le 28/12/78, accepté le 28/12/78.

RÉSUMÉ

Les recherches effectuées ont porté essentiellement sur les Cyanophycées endolithes marines de la région marseillaise. Ces algues ont fait l'objet d'une étude systématique, ultrastructurale, écologique et d'une analyse de leur activité perforante. L'étude systématique a permis d'élucider certains problèmes taxinomiques et de définir dix espèces différentes. L'étude ultrastructurale tout en précisant la cytologie et la cytochimie de ces algues a mis en évidence des particularités liées au mode de vie endolithe et des aspects biologiques d'associations entre les Cyanophycées perforantes et divers organismes (Bactéries, Champignons, Cyanophycées). L'étude écologique a apporté des données sur leur répartition bathymétrique et sur les relations existant entre les différents végétaux perforants : Cyanophycées, Chlorophycées et Champignons. Parmi les facteurs qui régissent cette répartition un rôle primordial a été attribué à l'éclairement, à l'humectation et à l'action des organismes brouteurs. L'étude de la biodestruction par ces algues a permis de caractériser avec précision les microgaleries (au microscope électronique à balayage), d'évaluer l'intensité de l'activité perforante et ses conséquences en géologie marine : formation de « biokarst », importance sédimentologique et paléocéologique.

Oceanol. Acta, 1979, 2, 2, 143-156.

ABSTRACT

Marine endolithic cyanophytes Systematics, ultrastructure, ecology and biodestruction

The systematic study of the marine endolithic Cyanophytes in the region of Marseille, including their ultrastructure, ecology and endolithic activity, permit the solution of a number of taxonomical problems and the description of ten different species of this algae. Extreme polymorphism was one of the features noted particularly with regard to the species *Hyella balani*, in which the gradient of moisture and the nature of the substrate are the cause of morphometric variations. Three different species were noted among each *Hyella* and *Hormathonema-Solentia* complex. Variance analysis of the data revealed significant differences between certain mean parameters. *In situ* observations of the algae showed a direct endolithic character originating from the initial spore. Precisions concerning the cytology and chemistry of these endolithic Cyanophytes, together with indications of the importance of the structure of their sheaths for taxonomic purposes were provided by an ultrastructural study of the organisms. Certain characteristics reflect the adaptation of the algae to hard living conditions, and are directly related to their endolithic existence; these include: great thickness of the sheaths, considerable development of the thylakoids, and numerous storage substances. A loose network of polysaccharide microfibrilles, which fills the space between the filament and the bored substrate, presumably serves during the exchanges between the algae and the substrate which lead to the desintegration of the surrounding limestone.

Résumé de thèse de doctorat d'état (Univ. Aix - Marseille-II) soutenue le 9 février 1978.

Biological associations between marine endolithic Cyanophytes and other organisms such as bacteria, fungi and other Cyanophytes are also characteristic. The ecological study permitted a more accurate description of the bathymetric distribution of the algae and of their association with other boring microorganisms (Chlorophytes and fungi). The algal composition varies considerably between the supratidal zone and other zones. In the former, Cyanophytes are better adapted to the hard climatic conditions, while in the lower zones endolithic Chlorophytes, which seem to be better adapted to the low light intensities, are predominant. The greatest diversity is found at depths between 0 m and 25 m for both the Cyanophytes and Chlorophytes. Cyanophytes-Chlorophytes and Chlorophytes-fungi relays are also noticeable in deeper zones. In the region of Marseilles the inferior limit of distribution is situated at depths of 80 m for Cyanophytes (*Plectonema terebrans*) and 100 m for Chlorophytes (*Ostreobium quekettii*).

The different environmental factors influencing distribution include: the light intensity, the water supply and the action of grazing organisms which are constantly cleaning away the epilithic algal strata and the superficial endolithic strata.

Investigation of biodestruction by endolithic Cyanophytes (through *in situ* observations with a scanning electron microscope) permitted accurate characterization of the microborings and the establishment of specific boring patterns. These patterns will be useful as taxonomic criteria of recent and fossil microorganisms. Several parameters were used to evaluate boring intensity: morphology of the borings, density of the organisms, the perforated rock percentage. Account was also taken of environmental factors which modify these parameters. The consequences of boring activity were considered with reference to marine geology: relation between the morphological zones of the substrate and the bionomic zones, sedimentological effects as a result of the selective destruction of carbonate fragments, and paleobathymetric indicators.

Oceanol. Acta, 1979, 2, 2, 143-156.

INTRODUCTION

Cette étude a porté essentiellement sur les Cyanophycées endolithes marines de la région marseillaise. Si les algues font depuis longtemps l'objet de nombreux travaux dans des domaines divers, s'attachant aussi bien à rechercher leur place systématique qu'à analyser leur mode de vie et leur fonctionnement énergétique; on note, par contre, peu d'études comparables sur les Cyanophycées marines et tout particulièrement sur les espèces endolithes. Les difficultés d'observations, inhérentes à leur habitat particulier, à l'intérieur des substrats calcaires, sont probablement à l'origine de ce manque d'intérêt. Quelques travaux importants doivent, cependant, être signalés : Lagerheim (1885), Bornet et Flahault (1888). Ercegovic (1932) et plus récemment Le Campion-Alsumard (1969). Golubic (1973). Golubic *et al.* (1975), Schneider (1973, 1976). Les recherches entreprises sur les Cyanophycées endolithes de la région marseillaise sont venues compléter ces données et ont été effectuées dans diverses directions dont on donnera ici les principaux aspects.

L'étude systématique de ces algues, indispensable pour aborder ultérieurement les problèmes relatifs à leur biologie, a été entreprise en premier. Les Cyanophycées qui forment avec les bactéries l'embranchement des Schizophytes sont, en effet, très difficiles à caractériser, d'où la confusion extrême qui règne au sein de leur taxinomie.

La petite taille de ces organismes et l'absence de structures bien définies rendent, d'autre part, la microscopie électronique nécessaire. L'étude ultrastructurale a donc

été entreprise pour — préciser la morphologie des différents constituants cellulaires — mettre en évidence l'existence éventuelle de modifications ou de particularités liées au mode de vie endolithe — aborder ultérieurement les problèmes physiologiques et biochimiques inhérents au mécanisme de perforation.

Lorsque les connaissances systématiques complétées par les données ultrastructurales ont été suffisantes il a été possible d'aborder le problème de la répartition de ces organismes et des différents facteurs du milieu qui régissent cette répartition. Ces données écologiques précises sont indispensables, notamment, si l'on veut utiliser les végétaux perforants fossiles comme « indicateurs » paléobathymétriques.

Ces algues qui ont pour originalité de perforer les substrats carbonatés jouent un rôle non négligeable dans leur érosion. L'étude de cette biodestruction par les Cyanophycées endolithes a donc été envisagée sous son aspect qualitatif et quantitatif ainsi que ses conséquences en géologie marine.

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE DES CYANOPHYCÉES ENDOLITHES

L'étude systématique des Cyanophycées endolithes de la région marseillaise a permis de mettre en évidence dix espèces différentes dont deux, probablement nouvelles, seront décrites ultérieurement. Les difficultés taxinomiques sont apparues surtout au niveau de deux groupes bien précis de Cyanophycées que l'on a qualifiés de « complexe » : le « complexe » *Hyella* et le « complexe »

Hormathonema-Solentia. La caractérisation des espèces au sein des deux groupes est rendue difficile par l'extrême polymorphisme de ces algues.

Le « complexe » *Hyella*

Au sein de ce complexe et avec les réserves d'usage trois espèces ont été retenues dont une espèce nouvelle.

Hyella balani Lehmann, 1903, surtout localisée dans l'étage supralittoral se présente, au début du développement sous forme de groupes cellulaires gloeocapsoïdes, colorés en brun (pl. 1,1).

De ces massifs cellulaires se détachent ensuite de courts filaments tout d'abord plurisériés puis unisériés, formés de cellules le plus souvent jointives (pl. 1,3).

Cette espèce présente différentes morphoses en fonction du degré d'humectation; ces stades évolutifs ont été décrits précédemment par Ercegovic (1932) sous divers noms génériques.

Des variations morphométriques sont également notées en fonction de la nature du substrat. Trois substrats différents ont été étudiés : calcaire urgonien, filons de calcite du calcaire urgonien et calcite expérimentale (fig. 1). La largeur des cellules et des filaments est en moyenne plus importante dans le calcaire urgonien que dans la calcite qui semble exercer une contrainte mécanique plus forte. Par contre, la longueur des filaments est en moyenne plus grande dans la calcite qui permet une meilleure pénétration de la lumière donc une possibilité accrue de développement pour l'algue.

Hyella caespitosa Bornet. Flahault. 1888, surtout localisée dans l'étage médiolittoral a été trouvée jusqu'à -60 m. Elle est caractérisée par un thalle endolithe directement filamenteux. Les colonies sont, le plus souvent, peu colorées. Les cellules courtes à la base des filaments, s'allongent ensuite considérablement et deviennent très distantes (pl. 1, 4). La gaine pratiquement hyaline, est étroite et stratifiée. Cette algue présente différentes morphoses selon sa répartition bathymétrique.

Hyella sp., surtout localisée au niveau de l'étage médiolittoral, a été trouvée jusqu'à -30 m. Elle se distingue des deux précédentes par une épaisseur beaucoup plus importante de ses cellules. Elle est caractérisée par des colonies brunes, constituées de groupes de filaments courts rayonnants. Chaque cellule est entourée de sa propre enveloppe stratifiée et colorée en brun. Le contenu cellulaire fortement granuleux est brun-jau-nâtre (pl. 1,5).

Figure 1

Dimensions moyennes de *Hyella balani* dans trois substrats différents; représentation graphique.

a, calcaire urgonien; b, filons de calcite du calcaire urgonien; c, calcite expérimentale; \pm — \circ — \pm : moyenne et intervalle de confiance à 95%; L.c., longueur des cellules; L.f., longueur des filaments; l.c., largeur des cellules; l.f., largeur des filaments; é.g., épaisseur des gaines.

Mean dimensions of *Hyella balani* in three distinct substrates; graphic illustration.

a, urgonian limestone; b, calcite vein in urgonian limestone; c, experimental calcite; \pm — \circ — \pm , mean and 95% confidence limits of the mean; L.c., cell length; L.f., filament length; l.c., cell breadth; l.f., filament breadth; é.g., sheath thickness.

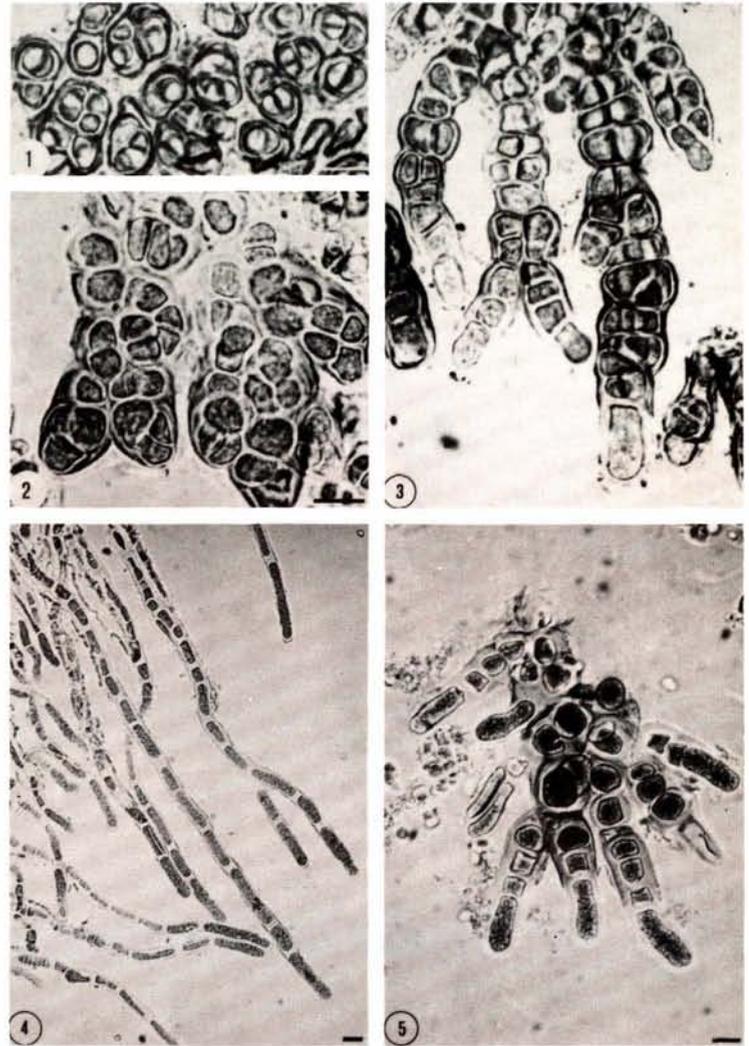
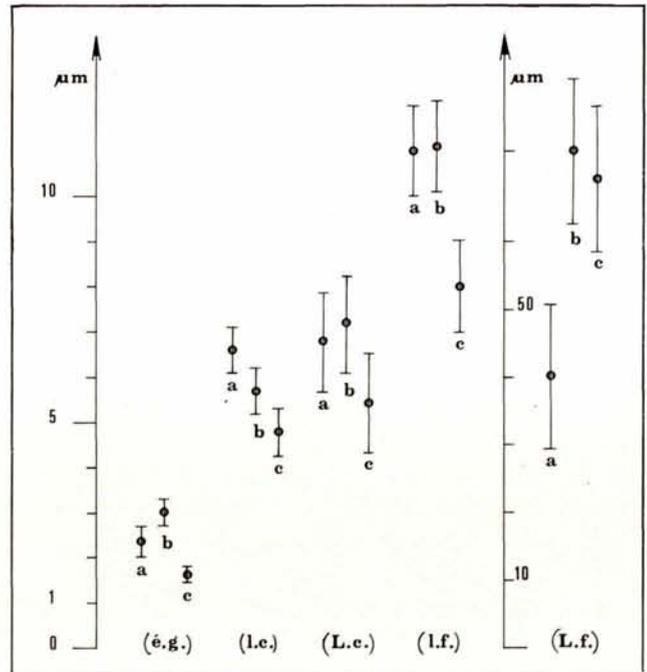


Planche 1

Différentes espèces appartenant au genre *Hyella* : — = 10 μ m. 1, 2, 3, *Hyella balani* différents stades de développement en fonction du gradient d'humectation; 4, *Hyella caespitosa*; 5, *Hyella* sp.

Various species of *Hyella*: — = 10 μ m.

1, 2, 3, *Hyella balani* different stages of development conditioned by water supply; 4, *Hyella caespitosa*; 5, *Hyella* sp.



L'analyse statistique des données obtenues pour ces trois espèces, récoltées sur un même substrat (analyse de la variance) a permis de mettre en évidence des différences significatives entre certains paramètres moyens : longueur des cellules, longueur et largeur des filaments (fig. 2).

Le « complexe » *Hormathonema-Solentia*

Au sein du « complexe » *Hormathonema-Solentia* les deux genres ont été maintenus. Ces genres, morphologiquement très voisins, sont actuellement mal définis; arbitrairement seront placées dans le genre *Hormathonema* les formes courtes rencontrées dans l'étage supralittoral et dans le genre *Solentia* les formes filamenteuses longues récoltées dans les cuvettes supralittorales

et dans l'horizon supérieur de l'étage médiolittoral. L'étude du « complexe » *Hormathonema-Solentia* a permis de mettre en évidence, dans la région marseillaise et avec les réserves d'usage au moins trois espèces différentes.

Hormathonema paulocellulare Ercegovic, 1929, localisée au niveau des microcuvettes supralittorales et des parois verticales de l'étage supralittoral, caractérisée par de courts filaments, directement endolithes, constitués d'une seule file de cellules. Ces cellules sont entourées d'une gaine lamelleuse se développant d'un seul côté, colorée en violet; le contenu cellulaire est vert érugeineux. On note un petit nombre de cellules dans chaque filament (pl. 2, 1).

Hormathonema violaceonigrum Ercegovic, 1930, possédant sensiblement la même localisation que l'espèce

Figure 2
Dimensions moyennes de trois espèces appartenant au genre *Hyella*, dans un même substrat (calcaire urgonien). a, *Hyella caespitosa*; b, *Hyella balani*; c, *Hyella* sp.; —○—, moyenne et intervalle de confiance à 95%; L.c., longueur des cellules; L.f., longueur des filaments; l.c., largeur des cellules; l.f., largeur des filaments; é.g., épaisseur des gaines.
Mean dimensions of three species of *Hyella* in the same substrate (urgonian limestone). a, *Hyella caespitosa*; b, *Hyella balani*; c, *Hyella* sp.; —○—, mean and 95% confidence limits of the mean; L.c., cell length; L.f., filament length; l.c., cell breadth; l.f., filament breadth; é.g., sheath thickness.

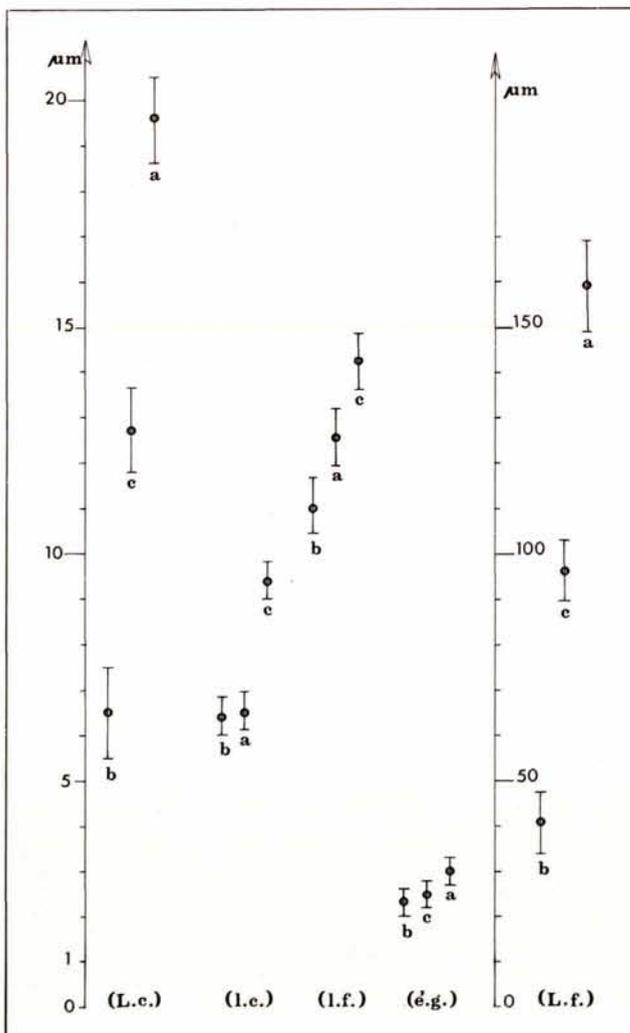


Planche 2
Différentes espèces de Cyanophycées endolithes : — = 10 µm.
1, 3, *Hormathonema paulocellulare*; 2, *Hormathonema violaceonigrum*; 4, *Solentia foveolarum*; 5, jeunes filaments de *Solentia foveolarum*; 6, *Kyrtuthrix dalmatica*; 7, jeune filament de *Kyrtuthrix dalmatica*.
Various species of endolithic Cyanophytes: — = 10 µm.
1, 3, *Hormathonema paulocellulare*; 2, *Hormathonema violaceonigrum*; 4, *Solentia foveolarum*; 5, young filaments of *Solentia foveolarum*; 6, *Kyrtuthrix dalmatica*; 7, young filament of *Kyrtuthrix dalmatica*.

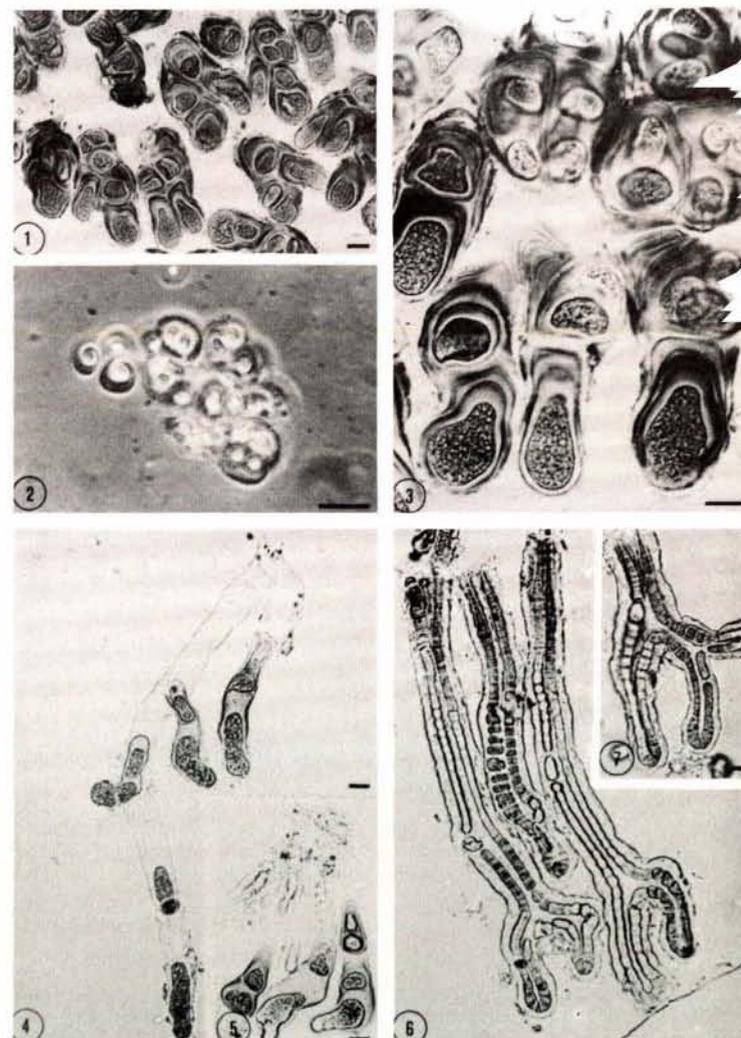


Tableau 1

Dimensions moyennes de *Hormathonema paulocellulare* et *Solentia foveolarum*.Mean dimensions of *Hormathonema paulocellulare* and *Solentia foveolarum*.

	<i>Hormathonema paulocellulare</i>		<i>Solentia foveolarum</i>	
	Moyenne	Erreur standard	Moyenne	Erreur standard
Longueur des cellules <i>Cell length</i>	12,15	0,51	15,82	0,87
Largeur des cellules <i>Cell breadth</i>	8,42	0,25	8,45	0,25
Largeur des filaments <i>Filament breadth</i>	14,30	0,31	13,11	0,35
Épaisseur des gaines <i>Sheath thickness</i>	2,94	0,13	2,32	0,11
Longueur des filaments <i>Filament length</i>	38,78	2,07	131,98	7,38

précédente, caractérisée par de petites cellules, entourées de gaines colorées en violet, peu développées mais également à croissance unipolaire; ces cellules sont groupées en colonies le plus souvent cylindriques (pl. 2, 2).

Solentia foveolarum Ercegovic, 1930, surtout localisée dans les cuvettes supralittorales et l'horizon supérieur de l'étage médiolittoral, caractérisée par de longs filaments directement pénétrants (pl. 2, 4).

L'analyse statistique des données obtenues pour *Hormathonema paulocellulare* et *Solentia foveolarum* (analyse de la variance) a permis de mettre en évidence une différence significative entre certains paramètres moyens : longueur des cellules, longueur et largeur des filaments, épaisseur des gaines (Tableaux 1, 2).

L'étude de ces algues *in situ* a montré le caractère directement endolithe des Cyanophycées, à partir de la spore initiale. Il semble, en effet, que la strate épilithe, décrite jusqu'alors comme premier stade de développement, précédant la formation de la strate endolithe, soit absente.

La position systématique adoptée pour les différentes espèces appartenant aux « complexes » *Hyella* et *Hormathonema-Solentia* est discutée par rapport aux concepts d'Ercegovic (1932) et de Drouet et Daily (1956). Ercegovic a pulvérisé les taxa en créant un nombre excessif de genres représentant parfois des stades évolutifs d'une même espèce (*Hyella balani*). Drouet et Daily, tout au contraire, ont mis en synonymie un très grand nombre de genres et d'espèces sous un même nom *Entophysalis deusta* (Meneg.) Drouet et Daily.

Tableau 2

Comparaison des moyennes : analyse de la variance à un facteur.

(NS), F_{obs} non significatif; (+), significatif au seuil de 0,05; (+ +), significatif au seuil de 0,01; (+ + +), significatif au seuil de 0,001; $n = 100$.

Comparison of means: variance analysis (single classification).

(NS), F_{obs} non-significant; (+), P 0,05; (+ +), P 0,01; (+ + +), P 0,001; $n = 100$.

	Longueur des cellules	Largeur des cellules	Largeur des filaments	Épaisseur des gaines	Longueur des filaments
F_{obs}	13,46 (+ + +)	0,086 (NS)	6,55 (+)	15,58 (+ +)	147,86 (+ + +)

Autres Cyanophycées endolithes récoltées dans la région marseillaise

Les difficultés taxinomiques rencontrées pour les autres espèces sont moindres, on se contentera donc d'énumérer ici les principales Cyanophycées endolithes récoltées dans la région marseillaise : *Mastigocoleus testarum* Lagerheim, 1886; *Kyrtuthrix dalmatica* Ercegovic, 1929; *Plectonema terebrans* Bornet et Flahault, 1889; *Synechococcus* sp.

ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE DES CYANOPHYCÉES ENDOLITHES

L'étude en microscopie électronique des Cyanophycées endolithes de la région marseillaise a permis de mettre en évidence les principaux caractères ultrastructuraux de ces algues — de noter des particularités probablement en relation avec le mode de vie endolithe — de préciser des aspects biologiques d'associations entre les Cyanophycées et divers organismes (Bactéries, Champignons, Cyanophycées). Une telle étude ultrastructurale sur les Cyanophycées perforantes n'avait jamais été entreprise. Sept espèces différentes ont été observées; *Hyella balani* (en culture et dans le milieu naturel), *Hyella caespitosa*, *Hormathonema paulocellulare*, *Kyrtuthrix dalmatica*, *Mastigocoleus testarum*, *Plectonema terebrans* et *Synechococcus* sp. L'étude ultrastructurale s'est effectuée sur les organismes *in situ* grâce à la méthode de double inclusion d'un éclat rocheux dans une résine synthétique (Golubic *et al.*, 1970; Le Campion-Alsuumard, 1975).

Principales caractéristiques ultrastructurales

Les constituants classiques d'une cellule de Cyanophycée ont été mis en évidence : pas de noyau ni de plastes individualisés, absence de mitochondries et d'appareil de golgi, présence d'une paroi cellulaire complexe constituée de quatre feuilletts. Ces algues possèdent donc une organisation cellulaire typique de Procaryote photosynthétique, et, à ce titre, elles sont couramment appelées Cyanobactéries.

Des particularités traduisant probablement une adaptation des Cyanophycées à des conditions de milieu sévères liées au mode de vie endolithe (milieu nutritif appauvri, éclaircissement réduit, contrainte mécanique) ont été signalées. Seules des études approfondies sur culture permettront d'affirmer si de telles particularités ou modifications ultrastructurales sont liées à l'obscurité, à l'isolement au sein du substrat ou à l'activité perforante.

En l'absence de données expérimentales et pour essayer de cerner les caractéristiques ultrastructurales liées au mode de vie endolithe, des comparaisons succinctes ont été établies entre les espèces perforantes, les Cyanophycées libres (dont on connaît bien l'ultrastructure et la physiologie correspondante) et les Cyanophycées symbiotes (dont les conditions d'éclaircissement notamment, peuvent rappeler celles des Cyanophycées perforantes). Parmi les particularités observées, il faut signaler l'ampleur considérable des gaines, le développement important de l'appareil photosynthétique, l'accumulation de substances de réserve et la présence de nombreuses cellules en voie de dégénérescence.

L'ampleur considérable des gaines

La gaine de nature fibreuse est constituée d'acide pectique, de mucopolysaccharides acides et de sucres (galactose, glucose et pentose).

- Les Cyanophycées endolithes présentent une très grande diversité de structure des gaines (fig. 3). On observe, selon les espèces, différentes orientations des fibrilles polysaccharidiques, la présence ou l'absence de tassements délimitant des strates qui correspondent à diverses activités sécrétrices de la cellule. Ces structures des gaines, reflet de la morphogénèse des espèces, ont une signification systématique importante. Ainsi deux espèces *Hyella balani* et *Hyella caespitosa*, longtemps confondues, possédant des gaines morphologiquement très différentes, ont pu être séparées avec certitude.

- Les Cyanophycées endolithes présentent, également des gaines très développées occupant un volume tout au moins égal à celui de la cellule. Ces gaines constituent un écran protecteur contre un ensoleillement intense et permettent une bonne rétention d'eau. Elles sont beaucoup plus amples chez les espèces supralittorales (*Hyella balani*, *Hormathonema paulocellulare*), soumises à des conditions extrêmes de milieu (dessiccation et ensoleillement intenses), que chez les espèces médiolittorales plus ou moins fréquemment immergées (*Mastigocoleus testarum*, *Plectonema terebrans*) et pratiquement absentes chez l'espèce endophyte : *Plectonema nostocorum*. On remarque, également, chez les espèces supralittorales des pigments surnuméraires au niveau des gaines très visibles chez *Hormathonema paulocellulare* (fig. 3). Si la gaine a pour rôle de capter les éléments nutritifs (Lange, 1976), il est normal qu'elle soit plus développée dans ces biotopes extrêmes où le milieu liquide (eau contenue dans les pores de la roche) et, par la même, les éléments nutritifs sont réduits. Les tests cytochimiques utilisés pour la mise en évidence des fibres polysaccharidiques ont permis de suivre, en partie, l'élaboration de la gaine chez *Hyella caespitosa*.

- La présence d'un réseau lâche de microfibrilles occupant la totalité de la galerie creusée par l'algue a été mis en évidence chez la plupart des espèces perforantes, notamment chez *Hormathonema paulocellulare*, *Hyella balani* et à un degré moindre chez *Hyella caespitosa* (fig. 3). Ce réseau, issu de la gaine proprement dite, devient lâche, se désagrège et s'étale tout autour du filament augmentant considérablement le volume de la gaine. Il possède probablement une grande capacité de rétention d'eau et aide donc à lutter contre une

dessiccation intense. Il doit jouer également un rôle important dans la destruction du calcaire. L'existence d'un espace important entre le filament algal proprement dit et sa galerie avait été signalé (Le Campion-Alsumard, 1976). Cet espace, que l'on croyait vide est donc, occupé par ce réseau de microfibrilles dont les bords à contour très géométrique, épousent parfaitement la microstructure du substrat et suggèrent le transport d'une substance acide par son intermédiaire. C'est probablement à ce niveau que se font les échanges entre l'algue et le milieu extérieur aboutissant à la dissolution du calcaire. Ce réseau possède des mailles beaucoup plus serrées, au niveau de la zone de contact avec le substrat, là où l'activité perforante est la plus intense.

Le développement important de l'appareil photosynthétique

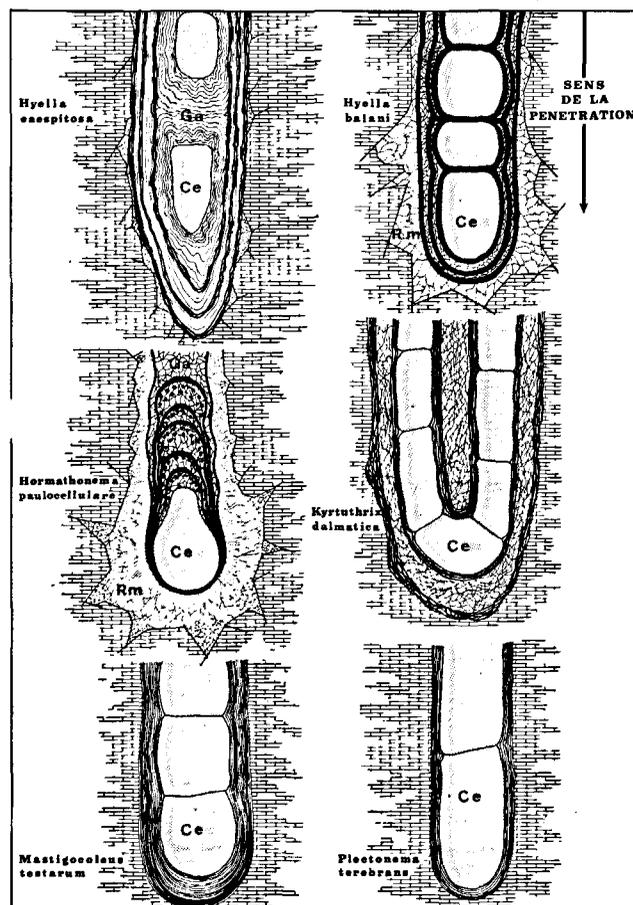
La répartition des thylacoïdes est variable selon les espèces, certains situés à la périphérie de la cellule, sont disposés concentriquement (*Plectonema*); mais le plus souvent, ils occupent pratiquement tout le volume cellulaire (*Hyella*, *Mastigocoleus*, *Kyrtuthrix*). Ce développement intense des thylacoïdes est probablement en relation avec la diminution de lumière, il a été, en effet, couramment signalé chez les espèces poussant dans des

Figure 3

Différentes structures des gaines des Cyanophycées perforantes. Ce, cellule; Ga, gaine; Rm, réseau de microfibrilles polysaccharidiques occupant l'espace entre le filament et le substrat; S, substrat.

Different sheath structures of boring Cyanophytes.

Ce, cell; Ga, sheath; Rm, network of polysaccharide microfibrilles filling the space between the filament and the bored substrates; S, carbonate substrate grains.



conditions d'éclairage réduit. Ces thylacoïdes sont moins abondants chez les espèces peu perforantes (*Hyella balani*) que chez les espèces très perforantes (*Hyella caespitosa*, *Mastigocoleus testarum*, *Kyrtuthrix dalmatica*). On constate, d'autre part, pour un même filament, un développement plus important des thylacoïdes au niveau des cellules terminales, situées profondément à l'intérieur de la roche (éclairage réduit) qu'au niveau des cellules superficielles (éclairage intense). Les espèces perforantes paraissent parfaitement adaptées à de faibles intensités lumineuses.

L'accumulation des substances de réserve

- Les granules polyglucosidiques, produits de la photosynthèse, voisins du glycogène sont abondants.
- Les granules de cyanophycine, réserve de protéines, contenant deux acides aminés (arginine et acide aspartique) présents chez la plupart des espèces endolithes, s'accumulent en grande abondance le long des parois transversales (*Plectonema terebrans* et *Kyrtuthrix dalmatica*).
- Les globules lipidiques ressemblant aux « plastoglobuli » des chloroplastes des végétaux supérieurs, sont abondants et uniformément répartis dans le cytoplasme.

Parmi les autres inclusions cytoplasmiques, il faut signaler la présence :

- des corps polyédriques ou carboxysomes, présents chez les Cyanophycées et chez certaines bactéries. Leur nature chimique et leur fonction restent inconnues; certains pensent à un stockage de ribonucléoprotéines, d'autres à des polyphosphates. Ils sont relativement nombreux chez les Cyanophycées endolithes où on en trouve couramment huit à dix par coupe de cellule;
- des granules de polyphosphate, souvent difficilement observables car ils se désintègrent sous le faisceau d'électrons, en donnant des corps « alvéolaires ».

Nombreuses cellules en voie de dégénérescence

De très nombreuses cellules en voie de dégénérescence sont visibles chez *Hyella balani* et *Hyella caespitosa*. Chez *Hyella balani*, on constate la dégénérescence d'une cellule sur deux, aboutissant à la formation d'un filament unisériel. La contrainte mécanique exercée par le substrat semble empêcher le développement de toutes les cellules issues des divisions.

Associations entre les Cyanophycées et divers organismes

Si de telles associations sont observables en microscopie optique, il demeure toutefois impossible de préciser les relations entre les deux participants. Celles-ci ont pu être définies avec exactitude grâce à la microscopie électronique qui fait apparaître un aspect d'échanges trophiques possibles entre les Cyanophycées et les champignons, les Cyanophycées et les bactéries.

Associations Cyanophycées-Bactéries

De nombreuses bactéries sont présentes à l'intérieur des gaines de certaines Cyanophycées endolithes (*Horma-*

thonema paulocellulare, *Hyella caespitosa*) et se nourrissent à leur détriment, provoquant ainsi une disparition très nette des microfibrilles. La présence de ces bactéries ne semble pas perturber le développement cellulaire des Cyanophycées hôtes.

Associations Cyanophycées-Champignons

Des filaments mycéliens s'insinuent dans la gaine de certaines espèces (*Hyella caespitosa*) envoyant dans les cellules des *haustoria*, comparables à ceux des lichens. Ces *haustoria* « pompent » littéralement le contenu cellulaire et aboutissent à une dégénérescence totale de la cellule. Les champignons perforants, organismes hétérotrophes trouvent là, la matière organique nécessaire à leur développement.

Associations Cyanophycées-Cyanophycées

L'espèce *Mastigocoleus testarum* héberge très souvent à l'intérieur de ses gaines des filaments de *Plectonema nostocorum*. On remarque chez cette espèce endophyte une disparition totale de la gaine.

ÉTUDE ÉCOLOGIQUE DES CYANOPHYCÉES ENDOLITHES

Les Cyanophycées constituent les premiers organismes photosynthétiques qui se sont développés dès le Précambrien. Grâce à leur grande tolérance et à leur indépendance nutritionnelle, elles ont pu s'adapter à des conditions de milieu très variées. Cette extrême plasticité va conditionner leur répartition bathymétrique et géographique. On les trouve, en effet, sur divers substrats carbonatés (roches sédimentaires, squelettes d'animaux vivants et morts, coquilles) et aussi bien dans les eaux douces, marines et saumâtres que les milieux subaériens. L'étude écologique entreprise sur les Cyanophycées endolithes de la région marseillaise a permis de préciser la répartition bathymétrique de ces algues et l'influence des différents facteurs du milieu sur cette répartition. Le système de classification des étages adopté ici est celui de Péres et Picard (1964). Les observations sur le terrain ont été complétées par des données expérimentales obtenues en suivant la colonisation de cristaux de calcite placés dans le milieu marin, sous différentes conditions écologiques (Le Campion-Alsumard, 1975). Les résultats de cette étude ont été discutés en fonction des connaissances acquises grâce aux travaux d'Ercegovic (1932) et plus récemment de Schneider (1973, 1976) sur la côte yougoslave, de Golubic *et al.* (1975) qui ont fait une synthèse des connaissances acquises en écologie, de Perkins et Tsentas (1976) qui ont suivi la colonisation de substrats expérimentaux placés entre 0 et -20 m et de Kobluk et Risk (1977) qui ont étudié la vitesse de colonisation de supports expérimentaux.

Répartition bathymétrique des Cyanophycées endolithes

Cette répartition met en évidence une composition floristique très différente entre l'étage supralittoral et

les étages suivants (méditerranéen, infralittoral et circa-
littoral) (fig. 4).

• Dans l'étage supralittoral où les conditions de milieu sont les plus fluctuantes (gradients thermique, halin, et d'humectation très accusés), la zone des Cyanophycées endolithes, peu développée, est constituée d'espèces très euryhalines et eurythermes; le facteur limitant paraît être l'humectation. On se trouve en présence non d'une répartition bien nette sous forme de zones mais d'un véritable « puzzle » correspondant à divers peuplements. La roche ne présente jamais, à ce niveau, une surface parfaitement lisse et la présence d'une porosité variable et de nombreuses microcavités entraîne, par voie de conséquence, des gradients d'humectation et d'éclaircissement qui conditionnent des changements dans la composition du peuplement. L'étage supralittoral est caractérisé par les espèces suivantes : *Hyella balani*, *Hyella* sp., *Hormathonema paulocellulare*, *Hormathonema violaceonigrum*, *Kyrtuthrix dalmatica* (fissures du substrat). Dans les cuvettes situées au sein de l'étage

supralittoral, on trouve les Cyanophycées endolithes suivantes : *Solentia foveolarum*, *Hyella caespitosa*, *Mastigocoleus testarum* et *Synechococcus* sp.; de nombreuses Chlorophycées perforantes appartenant aux genres *Eugomontia*, *Phaeophila* et *Codiolum*. Ces cuvettes représentent des enclaves méditerranéennes. L'étendue de cet étage varie entre 0,50 m (mode calme) et 3 m (mode battu).

• Dans les étages inférieurs où les gradients, notamment d'humectation sont plus uniformes dans le temps et dans l'espace, on constate un étalement dans la distribution verticale des végétaux endolithes (Golubic *et al.*, 1975). Les principales espèces qui colonisent ces étages sont *Solentia foveolarum* et *Synechococcus* sp. (horizon supérieur de l'étage méditerranéen), *Hyella* sp. et *Mastigocoleus testarum* récoltées jusqu'à -25 m, *Hyella caespitosa* jusqu'à -60 m, *Plectonema terebrans* jusqu'à -80 m. La diversité spécifique maximale se situe entre 0 et -25 m aussi bien pour les Cyanophycées que pour les Chlorophycées, avec cependant une dominance des Chlorophycées.

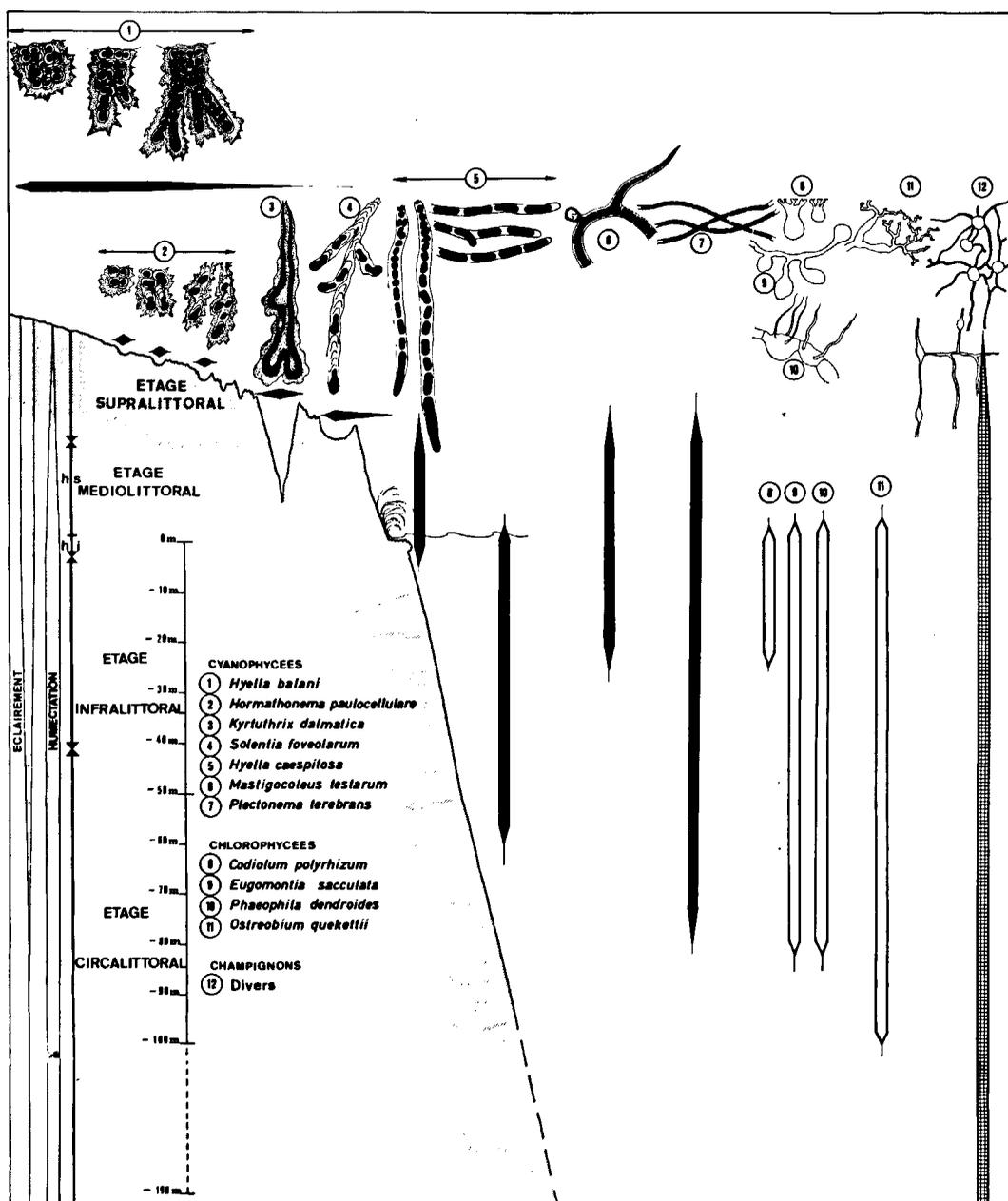


Figure 4
Répartition bathymétrique des principaux microorganismes perforants de la région marseillaise (Cyanophycées, Chlorophycées et Champignons) d'après Golubic *et al.* (1975).

Bathymetric distribution of principal boring microorganisms in the region of Marseille (Cyanophytes, Chlorophytes and fungi) from Golubic et al. (1975).

Répartition bathymétrique des Cyanophycées, Chlorophycées et Champignons

La répartition bathymétrique des algues et des champignons perforants met en évidence l'existence de deux relais : un relais Cyanophycées-Chlorophycées et un relais Chlorophycées-Champignons (fig. 4).

- L'étage supralittoral est uniquement colonisé par les Cyanophycées (abondantes et variées) plus aptes à supporter des conditions de milieu extrêmes. L'horizon supérieur de l'étage médiolittoral est également colonisé, en majeure partie, par les Cyanophycées récoltées jusqu'à -80 m (*Plectonema terebrans*).

- Les Chlorophycées perforantes n'apparaissent qu'à la zone de contact entre l'horizon supérieur et l'horizon inférieur de l'étage médiolittoral pour devenir ensuite de plus en plus prépondérantes en profondeur. Au-delà de 80 m, on assiste à la disparition totale des Cyanophycées au bénéfice d'une seule espèce de Chlorophycée siphonale : *Ostreobium quekettii* (récoltée jusqu'à -100 m) qui devient très abondante dans les stations profondes lorsqu'elle n'est plus en compétition avec d'autres algues. Fredj et Falconetti (1977) la signalent jusqu'à -220 m, perforant les coquilles de Brachiopodes.

- L'autre relais à examiner est celui qui intervient entre les algues perforantes et les champignons perforants, ces organismes hétérotrophes qui apparaissent dès l'étage supralittoral peuvent subsister très profondément, ils ont été trouvés jusqu'à -780 m. Nous les avons récoltés jusqu'à -190 m (limite des prélèvements).

Ce gradient de répartition des végétaux perforants, en profondeur, se retrouve également à l'intérieur d'un éclat rocheux contenant une population mixte. On constate, en effet, une pénétration beaucoup plus importante des Chlorophycées par rapport aux Cyanophycées mais surtout des Champignons par rapport aux algues endolithes.

- L'étude expérimentale a permis de préciser cette répartition bathymétrique des végétaux perforants et de confirmer l'accroissement quantitatif des Chlorophycées avec la profondeur. Au bout d'un mois de colonisation, les Cyanophycées constituent 95 % de la flore endolithe totale dans l'horizon supérieur de l'étage médiolittoral et seulement 14 % dans l'étage infralittoral. Les substrats expérimentaux, situés en pleine eau, montrent, au bout de trois mois de colonisation, une diminution progressive du pourcentage des Cyanophycées par rapport aux Chlorophycées qui varie de 66 % à -3 m à 11 % à -23 m.

Influence des différents facteurs du milieu

Les différents facteurs du milieu conditionnent la répartition des Cyanophycées endolithes. Dans le milieu naturel ces algues subissent en fait, des interactions multiples pratiquement incontrôlables et il est difficile de définir le facteur qui régit l'installation d'une espèce.

Les facteurs climatiques

- L'éclairement, c'est-à-dire le bilan de lumière à la surface et à l'intérieur du substrat va conditionner en

premier lieu la répartition de ces organismes photosynthétiques. La profondeur correspondant à l'éclairement de compensation (niveau où la photosynthèse égale la respiration; $CO_2/O_2 = 1$) constitue le facteur limitant la pénétration des végétaux endolithes aussi bien en pleine eau qu'à l'intérieur du substrat. Dans la zone photique l'intensité lumineuse diminue et la composition spectrale change avec la profondeur. Les Cyanophycées perforantes réagissent par une adaptation chromatique et prennent une coloration rouge en profondeur et dans les stations ombragées (*Hyella caespitosa*, *Mastigocoleus testarum* et *Plectonema terebrans*). Parmi les espèces les plus tolérantes aux fortes intensités lumineuses, il faut mentionner *Hyella balani* et *Hormathonema paulocellulare* qui semblent s'adapter en sécrétant des gaines épaisses et des pigments surnuméraires au niveau des gaines soit bruns (*Hyella balani*), soit violets (*Hormathonema paulocellulare*). La Cyanophycée endolithe la plus tolérante aux faibles éclaircissements est *Plectonema terebrans*, trouvée jusqu'à -80 m. Les Chlorophycées perforantes paraissent plus sciaphiles que les Cyanophycées d'où leur prépondérance en profondeur.

- L'humectation est également un facteur climatique important de la répartition des Cyanophycées, limitant vers le haut leur distribution verticale. L'espèce la plus tolérante aux fortes dessiccations est *Hyella balani* dont les stades les plus résistants se présentent sous forme de massifs cellulaires peu pénétrants entourés de gaines mucilagineuses épaisses possédant une grande capacité de rétention d'eau.

Les facteurs biotiques

- Les organismes brouteurs jouent un rôle prépondérant, ils se nourrissent au détriment des Cyanophycées épilithes normalement présentes sur toute surface rocheuse (*Dermocarpa*, *Calothrix*, *Plectonema*, *Lynghya*) et de la partie superficielle des Cyanophycées endolithes entretenant ainsi des relations trophiques importantes. Ces organismes brouteurs sont très répandus dans les étages supralittoral (*Littorina*, *Ligia*), médiolittoral (*Patella*, *Monodonta*) et infralittoral (Oursins). Pour étudier leur impact deux séries expérimentales parallèles placées dans le milieu marin ont permis de suivre la colonisation de calcite soit soumise à l'action des organismes brouteurs soit soustraite à leur action (par l'intermédiaire d'un couvercle de plexiglass finement perforé). Les organismes brouteurs opèrent une sélection en faveur des espèces perforantes, dès les premiers stades de colonisation, en enlevant régulièrement la strate épilithe, constituée en majeure partie de Cyanophycées épilithes. Durant la première semaine (action encore faible des organismes brouteurs) les espèces épilithes constituent 90 à 95 % du peuplement; alors qu'au bout de 3 semaines le rapport s'inverse et les espèces endolithes deviennent prépondérantes. Les organismes brouteurs exercent également leur influence sur la composition qualitative du peuplement endolithe. En leur absence se développe une strate élevée d'algues épilithes qui modifie totalement la composition du peuplement endolithe en sous-strate. Les espèces nécessitant un éclairement intense comme *Hyella balani* disparaissent au bénéfice de Cyanophycées

plus sciaphiles et de Chlorophycées. La strate épilithe crée des conditions écologiques caractéristiques d'étages inférieurs (éclairage réduit, humectation intense).

- La compétition pour la place disponible est conditionnée, en partie, par la rapidité de colonisation, variable selon les algues. Ainsi la prépondérance des Chlorophycées en pleine eau peut s'expliquer, en partie, par le fait qu'elles possèdent des spores mobiles (contrairement aux Cyanophycées) qui facilitent leur dissémination.

- Des relations trophiques peuvent également s'établir entre différentes espèces endolithes notamment entre les Cyanophycées et les Champignons. Cette association aboutit généralement à la formation de lichens très abondants dans le milieu marin (Schneider, 1976).

- Des interactions entre les espèces perforantes et les substrats organiques qu'elles colonisent sont observées. Il y a deux sortes d'invasion possibles soit sur organisme vivant soit sur l'organisme mort (*post mortem*). Une différence de composition floristique a été notée chez les coraux morts et vivants. La flore endolithe colonisant le *Lithophyllum tortuosum* (algue, Corallinacée) vivant est pratiquement inexistante alors qu'elle envahit totalement le thalle mort. Les Patelles et Chthamales sont par contre très fortement colonisées que l'animal soit vivant ou mort. Cependant, on connaît mal les relations qui peuvent s'établir entre les algues perforantes et leur hôte.

Les facteurs édaphiques

- L'hydrodynamisme joue un rôle important. Plus l'agitation de l'eau est forte et plus l'extension verticale de la zone des Lithophytes est grande (Ercegovic, 1932; Le Campion-Alsumard, 1969).

- La localisation et l'orientation du substrat interfèrent sur la composition qualitative et quantitative des peuplements. Les substrats expérimentaux situés contre les parois rocheuses et sur le fond sont beaucoup plus rapidement colonisés que ceux situés en pleine eau. La colonisation par les spores ou hormogonies des Cyanophycées est en effet facilitée par la proximité de la « roche mère ». Les substrats expérimentaux situés contre les parois rocheuses (horizon supérieur de l'étage médiolittoral) sont colonisés au bout de 8 jours, les espèces pionnières étant *Mastigocoleus testarum* et *Hyella balani*, alors que les substrats expérimentaux situés en pleine eau sont colonisés au bout de 1 mois, avec comme espèce pionnière *Plectonema terebrans*.

ÉTUDE DE LA BIODESTRUCTION PAR LES CYANOPHYCÉES ENDOLITHES

L'étude détaillée de l'activité perforante des Cyanophycées endolithes de la région marseillaise a permis de caractériser avec précision les galeries engendrées par ces algues, d'estimer quantitativement cette biodestruction et d'examiner ses conséquences notamment, en géologie marine. Ces résultats ont été discutés en fonction des données acquises grâce à différents travaux

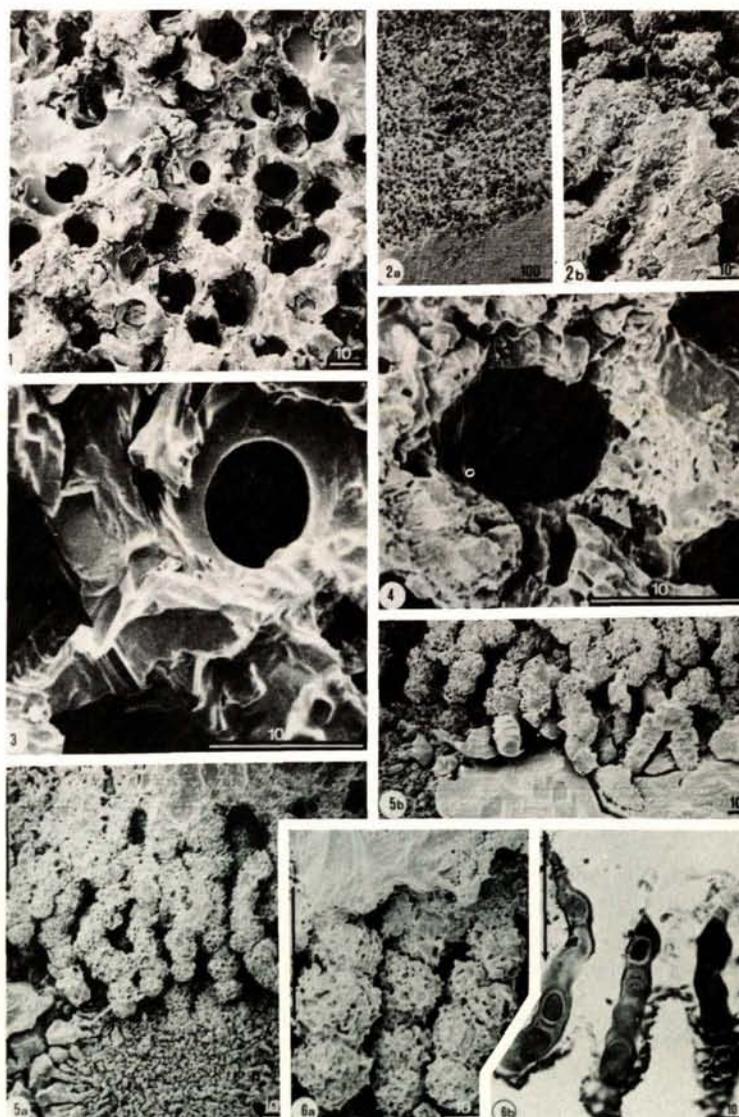
Planche 3

Microgaleries de *Hormathonema paulocellulare* à l'intérieur des roches carbonatées de l'étage supralittoral (région de Marseille). Observations *in situ* au microscope électronique à balayage (SEM-Cambridge, oper. H. Scholz, Univ. de Göttingen), échelle en micromètres.

1, perforations à la surface de la roche après destruction des endolithes (hypochlorite de sodium), $G \times 700$; 2, galeries vues en surface et de profil (section), a, $G \times 75$, b, $G \times 770$; 3, perforation dans un cristal de calcite, $G \times 3\ 100$; 4, perforation dans le calcaire urgonien, $G \times 3\ 100$; 5, moulage des galeries (inclusion dans l'araldite suivie de décalcification partielle); a, galeries courtes et rectilignes dans le calcaire urgonien (noter la conformité entre la surface des galeries et la microstructure du substrat), $G \times 365$; b, dans un filon de calcite, $G \times 365$; 6, a, détail des galeries, $G \times 800$; b, même échantillon réinclus dans l'araldite (filaments *in situ*), $G \times 700$.

Borings of Hormathonema paulocellulare in carbonate rocks of the supratidal zone in the region of Marseilles. In situ observations by scanning electron microscope (SEM-Cambridge, oper. H. Scholz, Univ. of Göttingen), scale in micrometres.

1, surface perforation of the rock, the endolithic organisms having been removed by chlorox (sodium hypochlorite), $G \times 700$; 2, surface and profile views of borings (fractured chlorox-treated rock), a, $G \times 75$; b, $G \times 770$; 3, perforation through a calcite crystal, $G \times 3\ 100$; 4, perforation through urgonian limestone, $G \times 3\ 100$; 5, resin cast of borings (partial etched araldite cast preparation), a, short, direct borings in urgonian limestone (surface of cast confirms with microcrystalline texture of the substrate), $G \times 365$; b, in calcite crystal, $G \times 365$; 6, a, resin cast of borings (detail), $G \times 800$, b, *in situ* organisms, double embedding preparation in araldite shows the outline of the boreholes as seen in the SEM, $G \times 700$.



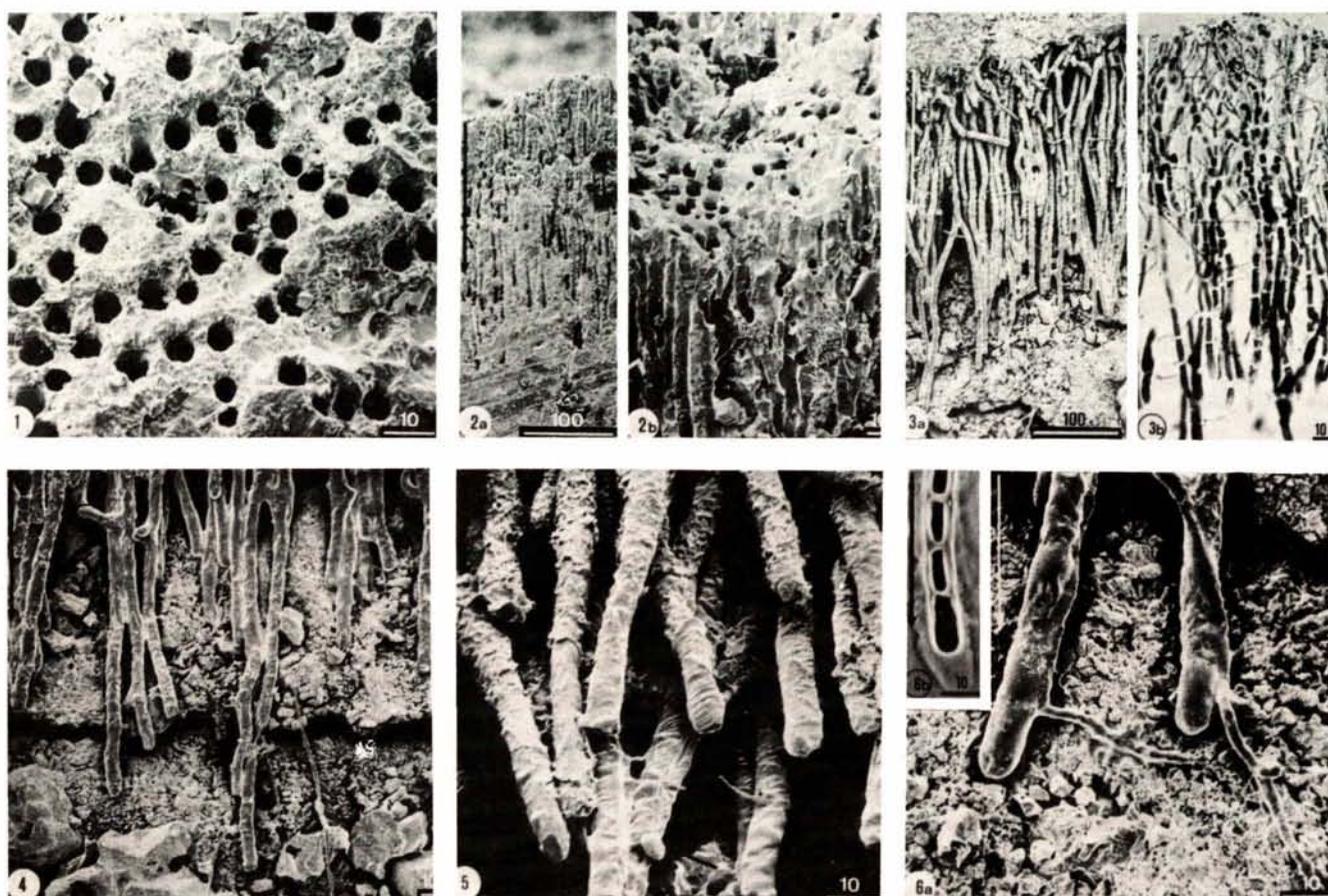


Planche 4

Galeries de *Hyella caespitosa* à l'intérieur des roches calcaires de l'étage médiolittoral (région de Marseille). Observations *in situ* au microscope électronique à balayage (SEM-Cambridge, opér. H. Scholz, Univ. de Göttingen), échelle en micromètres.

1, perforations à la surface de la roche après destruction des filaments endolithes (hypochlorite de sodium), $G \times 1\,050$; 2, a, galeries vues en surface et de profil, $G \times 180$, b, détail de ces mêmes galeries, $G \times 510$; 3, a, moulage des galeries (inclusion dans l'araldite suivie de décalcification partielle du substrat), galeries très longues et rectilignes, $G \times 175$, b, filaments *in situ* correspondant aux galeries précédentes (double inclusion dans l'araldite), $G \times 210$; 4, détail des galeries, $G \times 430$; 5, galeries à l'intérieur d'un filon de calcite, $G \times 1\,120$; 6, a, extrémité des galeries à l'intérieur de la roche, présence de filaments mycéliens pénétrant plus profondément, $G \times 770$, b, filament *in situ* (contraste de phase), $G \times 840$.

Borings of Hyella caespitosa in carbonate rocks of the intertidal zone in the region of Marseille. In situ observations by scanning electron microscope (SEM-Cambridge, oper., H. Scholz, Univ. of Göttingen), scale in micrometres.

1, surface perforation of the rock, the endolithic organisms having been removed by chlorox (sodium hypochlorite), $G \times 1\,050$; 2, a, surface and profile views of borings (fractured chlorox-treated rock), $G \times 180$, b, detail of boring tunnels, $G \times 510$; 3, a, resin cast of borings (partial etched araldite cast preparation) characteristic straight borings, $G \times 175$; b, *in situ* organisms (double resin imbedding), $G \times 210$; 4, detail of boring tunnels, $G \times 430$; 5, borings penetrate calcite crystal, $G \times 1\,120$; 6, a, depth of substrate penetration, extremity of borings; the smaller filaments are hyphae of boring fungi, bigger depth of substrate penetration; $G \times 770$, b, *in situ* filaments (phase contrast), $G \times 840$.

notamment ceux de Golubic (1973); Golubic *et al.* (1975) qui ont réalisé une synthèse des connaissances actuelles et de Schneider (1973, 1976) qui a étudié en détail le rôle des facteurs biologiques et inorganiques sur la destruction des côtes calcaires. Torunsky (1978) s'est également intéressé aux conséquences de l'abrasion biologique sur la morphogenèse des côtes calcaires et la sédimentologie.

Aspect qualitatif de la biodestruction

L'étude *in situ* des microgaleries engendrées par les végétaux perforants, s'est effectuée au microscope photonique, par transparence sur calcite placée dans le milieu marin, et au microscope électronique à balayage à partir d'éclat rocheux provenant du littoral calcaire et colonisés par ces algues. Les galeries sont observées soit après destruction des endolithes (par l'hypochlorite de sodium) soit après moulage dans une résine synthétique (araldite) et destruction partielle ou totale du substrat

(Golubic *et al.*, 1973; Le Campion-Alsumard, 1975). Parmi les différentes Cyanophycées endolithes observées deux exemples seront retenus ici : une espèce supralittorale : *Hormathonema paulocellulare* (pl. 3) et une espèce médiolittorale *Hyella caespitosa* (pl. 4).

Principales caractéristiques des microgaleries

Pour chaque espèce les paramètres suivants ont été calculés : diamètre des perforations à la surface de la roche, épaisseur et longueur des galeries (profondeur de pénétration) (tableau 3). Il a été possible d'établir des « modèles » de perforations spécifiques qui vont permettre une identification taxinomique des végétaux perforants actuels et fossiles.

Différents types de galeries ont été ainsi définis (tableau 3).

Morphologie des galeries et nature du substrat

La morphologie des galeries épouse parfaitement la microstructure du substrat. Dans les calcaires urgoniens

microcristallins des côtes de Provence, les filaments perforants attaquent plusieurs grains à la fois, les galeries sont donc très irrégulières alors qu'au niveau des filons de calcite du calcaire urgonien elles sont parfaitement lisses (pl. 4, 5). Les galeries situées à l'intérieur de certains substrats carbonatés d'origine animale (coquilles de Mollusques) possèdent une morphologie particulière avec alternance de parties contractées (passage des lamelles organiques) et dilatées. Les lamelles organiques constituent, en effet, un obstacle à la pénétration des microperforants qui ne peuvent exercer à ce niveau une dissolution chimique et opèrent alors une perforation mécanique (Schneider, 1976).

Aspect quantitatif de la biodestruction

L'intensité de l'activité perforante est régie, en premier lieu, par la morphogenèse des différents végétaux endolithes. Certaines espèces supralittorales comme *Hyella balani* se développent sous forme de massifs cellulaires peu pénétrants, étalés à la surface de la roche déterminant

une véritable carie du substrat (érosion sous forme de cupules et de microcavités recouvertes de calcaire pulvéré); on les qualifie d'espèces cariantes. D'autres Cyanophycées endolithes (*Hyella caespitosa*, *Mastigocoleus testarum*) perforent directement et profondément le substrat sans présenter à la surface un massif cellulaire cariant. Ce mode de pénétration entraîne une destruction moindre de la roche en surface mais beaucoup plus active en profondeur.

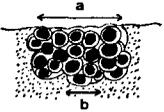
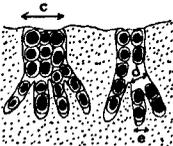
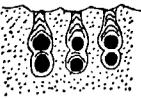
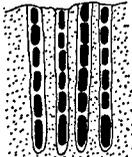
Estimation quantitative de l'activité perforante

L'estimation quantitative de l'activité perforante a été effectuée à partir des paramètres suivants : densité algale, profondeur de pénétration, pourcentage de roche perforée (tableau 3).

• Pour évaluer la densité des microperforants, des comptages ont été réalisés à partir des perforations situées à la surface de la roche (pl. 4, 1). Cette densité varie d'une espèce à l'autre, elle est maximale pour *Hyella caespitosa* (1 000 000 d'individus/cm²).

Tableau 3

Caractéristiques principales des différents modèles de perforations des Cyanophycées endolithes; moyenne et intervalle de confiance.
Principal characteristics of different boring patterns of endolithic Cyanophytes; mean and standard deviation of the mean.

Morphologie	Diamètre des perforations (µm)	Largeur des galeries (µm)	Profondeur de pénétration (µm)	Nombre de perforation par centimètre carré	Pourcentage de roche perforée
<i>Hyella balani</i> Haut de l'étage supralittoral 	110 ± 14,02	$\left\{ \begin{array}{l} a : 189 \pm 7,80 \\ b : 67,80 \pm 3,10 \end{array} \right.$	30 ± 2,80	64 428 ± 12 613	16,15 ± 0,35
	Bas de l'étage supralittoral 		101,40 ± 4,80	$\left\{ \begin{array}{l} c : 101,20 \pm 32,90 \\ d : 52,40 \pm 6,50 \\ e : 22,90 \pm 1,20 \end{array} \right.$	192 ± 15,40
<i>Hormathonema paulocellulare</i> 	10,66 ± 0,64	16,16 ± 0,60	65,70 ± 5,26	263 737 ± 15 532	24,08 ± 0,40
<i>Hyella caespitosa</i> 	4,50 ± 0,19	7,25 ± 0,21	198,71 ± 29,35	681 829 ± 28 920	21,90 ± 0,66
<i>Kyrtuthrix dalmatica</i> 	13,00 ± 1,07	23,47 ± 1,21	281,00 ± 44,86	134 318 ± 12 580	33,33 ± 1,01
<i>Mastigocoleus testarum</i> 	7,54 ± 0,79	8,52 ± 0,43	181,10 ± 15,40	540 960 ± 129 785	21,95 ± 0,40

- La profondeur de pénétration est maximale pour *Kyrtuthrix dalmatica* et *Hyella caespitosa* (environ 500 µm). Schneider (1976) signale sur la côte adriatique une profondeur de pénétration de 900 µm pour *Solentia foveolarum*.

- Le pourcentage de roche perforée a été évalué selon la méthode de Weibel *et al.* (1966). C'est un bon critère d'estimation de l'intensité perforante car il tient compte à la fois de la densité des microperforants et du diamètre des galeries. Il atteint un maximum de 33 % pour *Kyrtuthrix dalmatica*.

- Les vitesses de colonisation et de pénétration interviennent également dans l'intensité de l'activité perforante et ont été mesurées expérimentalement dans le milieu naturel. L'installation des végétaux perforants nécessite environ 8 jours sur éclats de calcite situé au contact des parois rocheuses et au bout de 4 mois le recouvrement est de 95 %. La vitesse de pénétration pour l'espèce *Hyella caespitosa* varie entre 30 et 50 µm pour 4 semaines de colonisation.

Influence des différents facteurs du milieu

- L'éclairement et l'humectation jouent un rôle important sur l'installation des espèces et la profondeur de pénétration à l'intérieur du substrat. Ainsi sous un éclairement intense et une humectation réduite (étage supralittoral) on constate une pénétration directe mais peu profonde des végétaux perforants (pl. 3, 5 a); le facteur limitant étant alors l'humectation et non l'éclairement. Cette pénétration augmente ensuite progressivement dans les étages médiolittoral (pl. 4, 3 a) et infralittoral en fonction du degré croissant d'humectation puis décroît corrélativement à une diminution de l'intensité lumineuse. Sous un éclairement réduit les végétaux endolithes ont tendance à se développer parallèlement à la surface du substrat pour capter semble-t-il le maximum de lumière disponible (Golubic *et al.*, 1975). Carreiro (1974) constate pour *Hyella caespitosa* et *Plectonema terebrans* récoltées entre 0 et -30 m dans des coquilles, une pénétration maximale à -10 m, suivie d'une diminution de celle-ci avec la profondeur.

La pénétration, à l'intérieur du substrat calcaire, n'intéresse en réalité qu'une faible épaisseur correspondant au niveau atteint par l'éclairement de compensation. Cette pénétration serait très limitée et l'effet destructif sur le substrat minime s'il n'y avait pas d'interférences avec d'autres facteurs extérieurs (organismes brouteurs et hydrodynamisme).

- Les organismes brouteurs, grâce à l'enlèvement permanent de la strate végétale épilithe et de la partie superficielle du substrat, favorisent une meilleure pénétration de la lumière à l'intérieur de la roche provoquant un abaissement de la profondeur atteinte par l'éclairement de compensation donc une reprise de l'activité perforante. Pour Schneider (1976) la bioérosion (ou bio-destruction) résulte d'un équilibre entre l'abrasion biologique par les organismes brouteurs et la corrosion biologique par les végétaux perforants.

- L'hydrodynamisme joue un rôle équivalent à celui des organismes brouteurs mais plus limité dans le temps. L'agitation de l'eau en mode battu et surtout

lors des tempêtes disperse la pellicule pulvérulente de calcaire située à la surface de la roche.

- La nature du substrat, sa porosité, sa localisation et son orientation interviennent également dans l'intensité de l'activité perforante.

Le mécanisme de destruction

Pour expliquer le mécanisme de destruction, trois processus sont souvent évoqués : l'action mécanique exercée par les vagues, l'action chimique par l'eau de mer, l'érosion biologique ou bioérosion par les organismes vivants. Nous venons de voir l'importance des Cyanophycées dans cette bioérosion mais bien d'autres organismes contribuent à cette destruction soit d'origine bactérienne, végétale (algues, champignons, lichens) ou animale (cliones, vers, mollusques, etc.). En réalité les processus de destruction résultent de l'interaction entre des facteurs physiques et biologiques sur un substrat donné (Schneider, 1976). L'origine exacte du mécanisme de perforation par les végétaux endolithes reste à démontrer. Une action chimique est le plus couramment admise, on retrouve des figures de perforations semblables à celles obtenues après action d'un acide sur le calcaire. Le rôle que doit jouer le réseau de microfibrilles dans l'acheminement de cette sécrétion a été signalé précédemment.

Les conséquences de cette activité perforante

Importance dans la formation de « biokarst »

Les différents aspects de surface du processus de destruction de la roche sont en relation directe avec la zonation bionomique, elle-même dépendant du taux d'humectation. Les Cyanophycées endolithes contribuent diversement à la destruction du substrat et possèdent d'autre part des pigments de coloration variée. Il en résulte l'existence de zones morphologiques, différemment colorées, correspondant à diverses associations biologiques. On distingue sur les côtes méditerranéennes, deux zones morphologiquement très différentes, l'une brun-noirâtre correspond à l'étage supralittoral, l'autre blanc-jaunâtre à l'étage médiolittoral.

- Dans l'étage supralittoral, où les gradients d'humectation sont les plus accusés se développe un véritable « lapiaz » dont la morphogénèse peut s'expliquer, en partie par les relations existant entre la présence des endolithes et l'intensité de l'humectation. Chaque microcavité est, en effet, le siège d'une humectation plus intense, qui favorise l'installation des endolithes et des organismes brouteurs alors que les arêtes plus saillantes sont pratiquement dépourvues d'algues endolithes (humectation insuffisante); ce processus s'accroît progressivement aboutissant à la formation des cuvettes. Ces reliefs destructifs peuvent être considérés comme des « phytokarsts » ou plus exactement comme des « biokarsts » (Schneider, 1976).

- Dans l'étage médiolittoral, l'humectation, généralement suffisante, permet une activité perforante importante et la roche présente des microreliefs beaucoup plus réduits.

- Dans l'étage infralittoral, l'humectation intense permet

une attaque uniforme des végétaux perforants, se traduisant par un aspect plus lisse de la roche.

Importance sédimentologique

Les microperforants sont, incontestablement, des facteurs d'évolution des sédiments par la destruction sélective des composés carbonatés qu'ils assurent. Le taux universel de destruction pour la zone intertidale est estimé à 1 mm/an (Neumann, 1968). Schneider (1976) note, en moyenne, une vitesse de destruction de 0,25 à 1 mm/an sur la côte yougoslave; une vitesse équivalente a été mesurée sur les côtes marseillaises. Dans le nord de l'Adriatique les perforants contribuent à former 15% du taux de sédimentation totale sur le plateau continental (Schneider, 1976).

Importance comme « indicateurs » paléoécologiques

Les organismes perforants peuvent être utilisés comme « indicateurs » paléoécologiques. Les microgaleries résultant de l'action des perforants sont facilement préservées et fossilisées à cause de leur petite taille et de nombreuses études sont venues confirmer ce potentiel fossilisation. Les microorganismes anciens, sont, en effet, connus à partir de leurs perforations dans les roches allant du Cambrien à l'Holocène. L'étude effectuée sur les galeries actuelles est de nature à permettre une meilleure interprétation des galeries fossiles. Les données écologiques acquises durant cette étude sont également indispensables pour replacer les fossiles dans leur biotope.

CONCLUSIONS

Cette étude concernant les Cyanophycées endolithes marines de la région marseillaise a apporté des résultats dans différents domaines. La révision systématique de ces algues a permis d'élucider certains problèmes taxinomiques et de définir dix espèces différentes dont deux nouvelles. L'étude ultrastructurale, tout en précisant leur cytologie et leur cytochimie, a montré l'existence de particularités liées au mode de vie endolithe et d'associations entre les Cyanophycées et divers organismes (Bactéries, Champignons, Cyanophycées). L'étude écologique a apporté des données sur la répartition bathymétrique des végétaux perforants et les différents facteurs du milieu qui régissent cette répartition. L'étude de la biodestruction des substrats carbonatés par ces algues a permis de caractériser avec précision les microgaleries et d'établir ainsi des « modèles » de perforation spécifiques qui serviront de critères taxinomiques aussi bien pour les végétaux perforants actuels que fossiles. L'intensité de l'activité perforante a été évaluée et ses conséquences en géologie marine évoquées : formation de « biokarst », importance en sédimentologie littorale et en paléobathymétrie.

Remerciements

Il m'est très agréable de pouvoir remercier ici tous ceux qui ont contribué à l'élaboration de ce travail : MM. les Professeurs Péres, Buvat, Giraud, Bourrelly, Golubic (de l'Université de Boston), Schneider (de l'Université

de Göttingen), M^{me} Bellan, MM. Picard, Vacelet et pour leur assistance technique M^{me} Fontaine, MM. Mari-gliano, de Ligondes et Scholz (Göttingen).

REFERENCES

- Bornet E., Flahault C., 1888. Note sur deux nouveaux genres d'algues perforantes, *J. Bot.*, 2, 161-165.
- Carreiro M. M., 1974. The depth distribution of Endolithic Microphytes in the waters surrounding Cape Cod, thesis Univ. Boston, 71 p.
- Drouet F., Daily W., 1956. Revision of the coccoïd Myxophyceae, *Butler Univ. Bot. Stud.*, 12, 1-218.
- Ercegovic A., 1932. Études écologiques et sociologiques des Cyanophycées lithophytes de la côte yougoslave de l'Adriatique, *Bull. Int. Acad. Young. Sci. Arts cl. Sci. Math. Nat.*, 26, 33-56.
- Fredj G., Falconetti C., 1977. Sur la présence d'algues filamenteuses perforantes dans le test des *Gryphus vitrens* (Born) (Brachiopodes, Terebratulides) de la limite inférieure du plateau continental méditerranéen, *C. R. Acad. Sci. Paris*, 254, 1167-1170.
- Golubic S., 1973. The relationship between blue-green algae and carbonate deposits, in *The biology of blue-green algae*, edited by N. G. Carr and B. A. Whitton, London Blackwell Sci. Publ., 434-472.
- Golubic S., Brent G., Le Campion T., 1970. Scanning electron microscopy of endolithic algae and fungi using a multipurpose casting-embedding technique, *Lethaia*, 3, 203-209.
- Golubic S., Le Campion-Alsumard T., 1973. Boring behavior of marine blue-green algae *Mastigocoleus testarum* Lagerheim and *Kyruthrix dalmatica* Ercegovic, as a taxonomic character, *Schweiz. Z. Hydrol.*, 35, 1, 157-161.
- Golubic S., Perkins R. D., Lukas K. T., 1975. Borings microorganisms and microborings in carbonate substrates, in *The study of trace fossils*, edited by R. W. Frey, Springer-Verlag., New York, 229-259.
- Kobluk D. R., Risk M. J., 1977. Rate and Nature on infestation of a carbonate substratum by a boring alga, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 27, 2, 107-115.
- Lagerheim G., 1885. *Codiolum polyrhizum* n. sp., Ett. Bidrag. Till Kännedomen om Släktet Codiolum, *A. br. övers Kgl. Vetensk. Akad. Forhandl.*, 42, 21-31.
- Lange W., 1976. Speculations on a possible essential function of the gelatinous sheath of blue-green algae, *Can. J. Microbiol.*, 22, 8, 1181-1185.
- Le Campion-Alsumard T., 1969. Contribution à l'étude des Cyanophycées lithophytes des étages supralittoral et médiolittoral (région de Marseille), *Téthys*, 1, 119-172.
- Le Campion-Alsumard T., 1975. Étude expérimentale de la colonisation d'éclats de calcite par les Cyanophycées endolithes marines, *Cah. Biol. Mar.*, 16, 177-185.
- Le Campion-Alsumard T., 1976. Étude préliminaire sur l'écologie et l'ultrastructure d'une Cyanophycée Chroococcale endolithe, *J. Microsc. Biol. Cell.*, 26, 53-60.
- Le Campion-Alsumard T., 1979. Les cyanophycées endolithes marines : systématique, ultrastructure, écologie et biodestruction, thèse état, Univ. Aix - Marseille-II, T. I (texte) 198 p., T. II (illustrations) 48 pl.
- Neumann A. C., 1068. Biological erosion of limestone coasts, in *Encycl. Geomorphol.*, edited by R. W. Fairbridge, Reonhold Book Co, 75-81.
- Péres J. M., Picard J., 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée, *Rec: Trav. St. Mar. Endoume-Marseille*, 31, 47, 137 p.
- Perkins R. D., Tsentsis C. I., 1976. Microbial infestation of carbonate substrates planted on the St. Croix shelf, West Indies, *Geol. Soc. Am. Bull.*, 87, 1615-1628.
- Schneider J., 1973. Biologische und anorganische Faktoren beim Abbau einer Kalkküste, Thèse, Göttingen, 329 p.
- Schneider J., 1976. Biological and inorganic factors in the destruction of limestone coasts, *Contrib. Sedimentol.*, 6, 1-112.
- Torunsky H., 1978. Biologische Erosion und ihre Bedeutung für die Morphogenese von Kalkküsten und die Küstennahe Sedimentation, Dissertation, 109 S, Göttingen.
- Weibel E. R., Kistler G. S., Scherle W. F., 1966. Practical stereological methods for morphometric cytology, *J. Cell. Biol.*, 30, 23-38.