

Sur l'association de *Phoronis australis* (Phoronida) avec *Cerianthus maua* (Ceriantharia) dans les zones récifales de Madagascar*

C. C. EMIG, C. HERBERTS et B. A. THOMASSIN

Station Marine d'Endoume et Centre d'Océanographie; Marseille, France

Abstract

On the association of Phoronis australis (Phoronida) with Cerianthus maua (Ceriantharia) in the coral reefs of Madagascar

The occurrence of *Phoronis australis* HASWELL in the tube-walls of *Cerianthus maua* CARLGREEN at Madagascar allows us to describe the taxonomic characteristics of both species and to deal with ecological aspects of the bottoms colonized. The tube wall of *C. maua* may be divided into 5 distinct layers. *P. australis* builds his own tube (whose position in the cerianthid-tube is studied): the ampulla always occurs in the fourth layer, and the lophophore projects externally. The *Phoronis australis*-*Cerianthus maua* association can be defined as an inquilinism on the basis of three relations: substrate, feeding, protection (*C. maua* probably obtains no advantage from this association).

Introduction

Les cas de commensalisme sont relativement fréquents chez les cnidaires, en particulier dans les zones tropicales. Certaines de ces associations ont été étudiées en détail chez les anthozoaires: actiniaires (DAVENPORT et NORRIS, 1958; FISHELSON, 1965), zoanthaires (HUMES et JU-SHEY, 1966). En revanche, chez les cérianthaires, on ignore l'existence de relations avec d'autres organismes, à l'exception d'une association avec un phoronidien: *Phoronis australis* HASWELL, récolté pour la première fois en 1883 à Port-Jackson (Australie) par 27 m de fond. A cette date, HASWELL n'évoque nullement l'idée d'association; mais celle-ci peut être soupçonnée, car la description précise du «sac» dans la paroi duquel vivent les *Phoronis* est sans nul doute celle d'un tube de cérianthe. D'ailleurs, HASWELL lui-même (1885, 1893) a développé les premières données relatives à cette association; s'il précise les particularités du tube de cérianthe dans lequel logent les phoronidiens, il ne donne nul élément de diagnose du cnidaire: *Cerianthus*.

* Ce travail a été effectué dans le cadre du contrat avec le Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS-LA 41). La mission à Madagascar a pu être réalisée grâce au contrat n° 6590242 du Programme Biologique International (section productivité marine), à l'aide du CNRS et du CNEXO (Centre National pour l'Exploitation des Océans).

Par la suite, IKEDA (1903) note la présence de cette association au Japon, près de Misaki. Les cérianthes, très nombreux sur les grèves situées légèrement sous le niveau des basses-mers, ont leur tube presque toujours colonisé par les phoronidiens. PAX (1936) cite, au Japon également, *Phoronis australis* vivant en commensal avec *Cerianthus filiformis* (?).

Sur les côtes des Indes, MENON (1927) signale l'association *Phoronis*-*Cerianthus* sur les atterrissements sable-vaseux de Kutikal Point, Rameswaram Island, dans le golfe de Manaar. Plus tard, NAIR et SHAW (1956) récoltent *Phoronis australis* dans les tubes d'un *Cerianthus*, sur les plages vaseuses de la baie de Balapur, côte d'Okhamandal.

Puis, MACNAE et KALK (1958, 1962) dans leur étude des peuplements d'Inhaca, baie de Delagoa, rapportent la présence de *Phoronis* (?) *australis* dans les tubes d'un cérianthe vivant dans les sables vaseux des herbiers de *Cymodocea serrulata* et *C. ciliata*.

En Mer Rouge, FISHELSON (1970, 1971) cite dans les fonds vaseux infralittoraux un cérianthe, *Cerianthus maua* (?) dont le tube est parfois habité par un phoronidien, *Phoronis (californica?)* (sic); d'après EMIG (1972), ce serait *P. australis*, *Phoronopsis californica* vivant libre, enfoncé dans des sédiments grossiers des passes (EMIG et PLANTE, 1969).

Phoronis australis paraissait localisée uniquement à l'Indopacifique, lorsqu'en 1969 EMIG et MARCHÉ-MARCHAD la retrouvent sur la côte du Sénégal, à l'embouchure d'un petit fleuve côtier (La Somone) dans les tubes de cérianthes vivant dans des sédiments vaseux intertidaux.

Lors des prospections bionomiques sur les récifs coralliens de la côte ouest de Madagascar (région de Nosy-Bé et Tuléar; Fig. 7), un certain nombre de tubes de cérianthes habités dans leur épaisseur par des phoronidiens ont été récoltés par l'un d'entre nous. Deux de ces tubes ont été dégagés avec le cérianthe en place.

L'ensemble de ce matériel a permis une étude systématique précise de ces animaux, ainsi que l'analyse de leur association.

Description du cérianthe *Cerianthus maua*

Deux spécimens avec leur tube, ainsi que plusieurs tubes vides, ont été examinés.

Les animaux étaient fixés au formol salé sans anesthésie préalable, l'un d'entre eux ayant subi une post-fixation au Halmi. Les tubes, recueillis isolément, fixés au Bouin-Hollande, se sont révélés impropres à l'étude histologique. Pour toutes les mensurations, qui se rapportent à du matériel fixé, il convient de tenir compte de la rétraction.

Tube

Il a la forme d'un fourreau dont l'épaisseur décroît de la partie distale à la partie proximale. Il est composé de mucus et de nématocystes dévaginés; son étude sera détaillée dans un paragraphe suivant.

Coloration

Fixés, les cérianthes ont une colonne grise passant à beige, des tentacules beige, dont certains présentent une nuance rose à l'apex. Entre les deux couronnes de tentacules, la zone discale est striée de beige et de lie-de-vin clair; les stries claires correspondent à la zone des tentacules, les stries sombres étant intermédiaires et confluent au niveau de la couronne externe. Sur le vivant, la colonne a une coloration lie-de-vin, tandis que les tentacules sont beige avec des pointes rosées.

Morphologie générale

Le cérianthe présente une colonne allongée, tronconique; les deux exemplaires étudiés étaient l'un incomplet (tentacules et base sectionnés), l'autre intact.

Longueur du corps, prise du niveau de la couronne tentaculaire externe au pôle aboral: 1er exemplaire 11,8 cm, 2e exemplaire: 14 cm. Diamètre maximum sous la couronne tentaculaire: 2,6 cm pour le 1er individu, 1,6 cm pour le second.

Chaque couronne de tentacules présente un arrangement en quatre cycles de type 4-1-3-2, plus ou moins net. Nous n'avons pas observé de tentacule directif interne. Les tentacules externes, au nombre d'environ 120, sont aussi longs que les tentacules internes (environ 110): 2,5 cm en moyenne, mais sont beaucoup plus épais à la base et se terminent par une pointe effilée. L'écart entre les deux couronnes est de 10 mm chez les deux exemplaires, l'actinopharynx mesurant 20 mm.

Le siphonoglyphe, peu profond, est long avec un hyposulcus peu marqué et pas d'hémisulci distincts. Nous avons compté 45 macroseptes; deux d'entre eux, au niveau pharygien, sont beaucoup plus longs que les autres et atteignent environ les 2/3 de la longueur du corps, mesurée de la base du pharynx au pôle aboral. D'autres macroseptes, irrégulièrement disposés, sont

également plus longs. Les microseptes, stériles, sont courts. L'alternance macroseptes-microseptes est nette, mais la disposition en quartettes est peu visible.

Les macroseptes portent des gonades développées; l'espèce est hermaphrodite.

Etude histologique

Paroi du corps. Elle est caractérisée par un ectoderme très haut, pourvu de nombreux nématocystes atriches dans la partie externe (Fig. 1a, b). Les mêmes capsules à divers stades de développement apparaissent en profondeur. Entre les nématocystes se trouvent des cellules glandulaires. Le bord externe de l'ectoderme présente une zone ciliée (Fig. 1c).

A la base de l'ectoderme, un réseau nerveux assez important précède la couche musculaire de fibres longitudinales (Fig. 1), très développée. La mésoglée est homogène et suivie d'une couche mince de muscles transversaux (Fig. 1b). L'épaisseur de l'endoderme sous-jacent varie selon le niveau envisagé; on y trouve des cellules sécrétrices éparées (Fig. 1a).

Epaisseurs moyennes des divers tissus: ectoderme 200 à 600 μ ; musculature longitudinale: 20 à 100 μ ; mésoglée: 40 à 100 μ ; musculature circulaire: 25 à 120 μ ; endoderme: 35 à 65 μ .

Tentacules. En coupe, ils présentent la même structure de base que la paroi, mais des différences apparaissent d'une couronne à l'autre.

L'ectoderme des tentacules externes, présentant de profonds replis, comporte de très nombreux spirocystes, dont les tailles varient beaucoup, contrairement à ce que l'on observe chez les zoanthaires; entre les spirocystes se trouvent quelques microbasiques mastigophores (Fig. 2a).

Les tentacules internes se différencient des tentacules externes par un ectoderme droit, et par la composition nématocystique: il y a très peu de spirocystes, de nombreux microbasiques mastigophores, et quelques atriches (Fig. 2b). La richesse de l'ectoderme en cellules sécrétrices est remarquable; ces dernières semblent appartenir à quatre catégories différentes. Entre ces cellules et les nématocystes, on observe de petites cellules à section triangulaire, dont les prolongements paraissent constituer la bordure ciliée observée également au niveau de la paroi du corps (Fig. 2b). L'endoderme ne présente pas de cellules sécrétrices.

Epaisseur moyenne des divers tissus:

Tissus	Tentacule externe	Tentacule interne
Ectoderme	60 à 200 μ	100 à 150 μ
Musculature longitudinale	20 à 30 μ	10 à 20 μ
Mésoglée	10 à 30 μ	20 à 30 μ
Musculature circulaire	2 à 10 μ	4 à 6 μ
Endoderme	20 à 40 μ	20 à 40 μ
Lumière	50 à 100 μ	50 à 60 μ
Diamètre	162 à 410 μ	204 à 306 μ

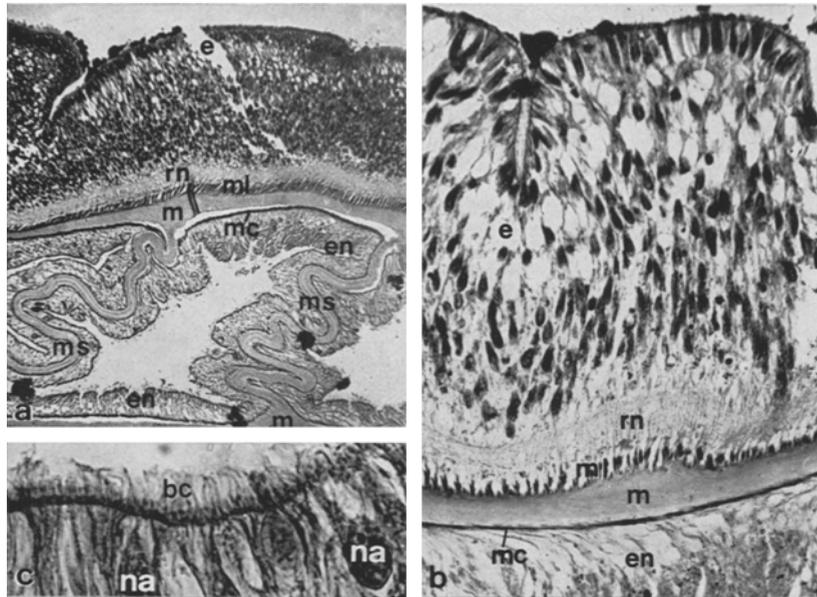


Fig. 1. *Cerianthus maua*. Coupes transversales de la paroi du corps. (a) au niveau du pharynx ($1\text{ mm} = 26\mu$); (b) détail de l'ectoderme et de la mésoglée; sur cette coupe la musculature longitudinale apparaît réduite ($1\text{ mm} = 8\mu$); (c) détail de l'ectoderme montrant les nématocystes atriches et la bordure ciliée ($1\text{ mm} = 1,25\mu$). *bc* bordure ciliée; *e* ectoderme; *en* endoderme; *m* mésoglée; *mc* musculature circulaire; *ml* musculature longitudinale; *ms* mésentère; *na* nématocyste atriche; *rn* réseau nerveux

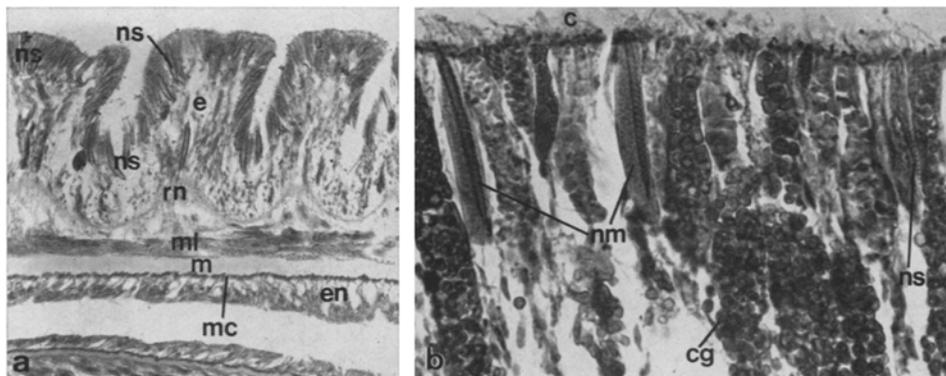


Fig. 2. *Cerianthus maua*. Coupes sagittales des tentacules. (a) Tentacule externe ($1\text{ mm} = 6,6\mu$); (b) détail de l'ectoderme d'un tentacule interne; on remarque de nombreuses cellules glandulaires de plusieurs types ($1\text{ mm} = 1,5\mu$). *c* cils; *e* ectoderme; *en* endoderme; *m* mésoglée; *mc* musculature circulaire; *ml* musculature longitudinale; *nm* nématocyste mastigophore; *ns* spirocyste; *rn* réseau nerveux

Actinopharynx et siphonoglyphe. Le pharynx est long et peu plissé, l'ectoderme comprenant des nématocystes irrégulièrement disposés, atriches et microbasiques mastigophores; le siphonoglyphe est peu profond: quatre cloisons s'y insèrent; la musculature de ces dernières est faible et la différence entre musculature transversale et musculature longitudinale — qui permet en particulier de localiser la paire de cloisons directives dorsales — est peu marquée. La

mésoglée homogène du pharynx est d'épaisseur faible et constante, sauf au niveau de l'insertion des mésentères, où elle s'épaissit quelque peu. L'endoderme, irrégulier, est plus haut que celui des mésentères et a les mêmes proportions que celui de la paroi du corps.

Mésentères. Ils étaient mal conservés sur nos échantillons et nous n'avons pu vérifier la disposition caractéristique des protomésentères. La structure des macroseptes en trois parties proximodistales cor-

respond au schéma généralement observé chez les cérianthes. Douze cloisons atteignent le pôle aboral. La mésoglé, d'épaisseur constante, a la même épaisseur que l'endoderme dans la partie pharyngienne et s'amincit progressivement vers le bas. L'endoderme comporte, dans la région proximale, des cellules sécrétrices, qui deviennent moins abondantes dans le cours distal de la cloison. Les filaments présentent des nématocystes de deux types: spirocystes et microbasiques mastigophores.

Gonades. L'espèce est vraisemblablement hermaphrodite protandrique. Chez les deux exemplaires

Tableau 1. *Cnidome de Cerianthus maua*

Paroi du corps	
Spirocystes:	absents
Atriches:	36,3—45 × 10—11,5 μ
Microbasiques mastigophores:	25—35 × 5,5—6,2 μ
Tentacules externes	
Spirocystes:	25,4—40 × 3,6—5,4 μ très nombreux
Atriches:	absents
Microbasiques mastigophores:	41—49 × 7,2 μ rares
Tentacules internes	
Spirocystes:	32,7—40 × 3,6—5,4 (7,2) μ rares
Atriches:	36,4—45,4 × 4,2—5,4 μ
Microbasiques mastigophores:	36,4—45,4 (47,2) × 5,4—7,2 μ
Actinopharynx	
Spirocystes:	absents
Atriches:	41,8 × 5,4 μ
Microbasiques mastigophores:	40,7—45,4 × 6,7—7,2 μ
Filaments mésentériques	
Spirocystes:	18,7—22,5 (23,7) × 3,7—6,2 μ
Atriches:	absents
Microbasiques mastigophores:	31,2—37,5 × 5—7,3 μ et 25—27,5 (30) × 4,2—5 μ

analysés, les gonades n'étaient pas au même stade de développement. Dans le premier cas, des ovocytes et des spermatoocytes sont en voie de maturation; dans le second cas, les ovocytes mûrs dominent et, en partie déhiscents, emplissent la cavité générale. Etant donné le stade d'évolution des gamètes observés, connaissant leur durée de maturation et compte tenu de la date de récolte des spécimens, nous pensons que la reproduction a lieu pendant la période chaude de l'année (novembre à février).

Cnidome. Il comprend trois catégories nématocystiques (WELL, 1934): spirocystes, atriches ou holotriches, microbasiques mastigophores. L'analyse préalable des capsules dévaginées sur le vivant par l'action d'un courant électrique n'a pu être réalisée. Toutes les mesures, effectuées sur coupes (6 μ; coloration trichrome de RAMON y CAJAL, trichrome de

MASSON variante de GOLDNER) concernent des capsules non dévaginées. C'est aussi la raison pour laquelle le caractère atriche ou holotriche de certaines capsules n'a pu être vérifié et que nous n'avons pas fait de distinction entre p- et b- mastigophores (CUTRESS, 1955) sur la base de différences morphologiques de la partie distale de la hampe. L'analyse de ces catégories cellulaires est réalisée dans les divers organes où on les trouve (Tableau 1).

Position systématique et discussion

L'espèce *Cerianthus maua*¹ fut découverte par CARLGRÉN (1900) à Zanzibar, sur le récif sud, et décrite à partir de deux exemplaires assez mal conservés, l'un entier, l'autre apparemment sectionné. Ultérieurement, CARLGRÉN (1912) donne des indications sur les éléments servant de base à la taxonomie de ce groupe; en 1920, il apporte des précisions supplémentaires sur l'arrangement des protomésentères de cette espèce. Par la suite, l'espèce ne fut pas redécrite. FISHELSON (1970) appelle *Cerianthus maua*¹, le cérianthe qui, en Mer Rouge, présente parfois des phoronidiens inclus dans son tube, sans préciser si une nouvelle diagnose de l'espèce a été réalisée.

L'état de conservation défectueux des deux exemplaires de Madagascar, que nous avons examinés, rend difficile la diagnose sur la base de caractères analytiques précis. L'allure et la coloration de l'animal, le nombre de tentacules externes et internes, l'absence d'un tentacule directif, correspondent aux indications données par CARLGRÉN (1900) pour *Cerianthus maua*. La structure des filaments mésentériques paraît identique à celle observée par l'auteur. De plus, la localisation géographique de l'espèce, décrite de Zanzibar sur le récif, correspond aux observations écologiques faites à Madagascar.

Cependant plusieurs points doivent être vérifiés: le nombre de cloisons attachées au pharynx; le nombre et la disposition des mésentères, ainsi que leur longueur relative; l'analyse d'une structure particulière observée à la base du pharynx dans la région ventrale; cette structure est moins développée chez l'un de nos exemplaires que chez l'autre.

Notre description donne des indications complémentaires relatives au cnidome et à la structure histologique de la paroi du corps, des tentacules et des mésentères. Sur la base des éléments dont nous avons pu disposer, nous assimilons ce cérianthe à *Cerianthus maua* CARLGRÉN, 1900, et nous nous proposons de vérifier et compléter cette diagnose par l'analyse d'autres spécimens.

¹ CARLGRÉN (1900) tire le nom d'espèce *maua*, du sahélien (= fleur). D'après le code de nomenclature internationale, le terme *maúa* devient *maua*, sans accent (phonétiquement: ma-ou-a). FISHELSON (1970) mentionne *Cerianthus mana* (?); il s'agit vraisemblablement d'une erreur de transcription du nom d'espèce *maua*.

Description de *Phoronis australis*

L'étude des caractères taxonomiques des exemplaires de *Phoronis australis* récoltés à Madagascar a été faite précédemment par EMIG (1972). Aussi ne ferons-nous que rappeler la diagnose de l'espèce.

Longueur: 50—200 mm (diamètre: 2—5 mm).

Couleur: lophophore pourpre foncé à noir (transparent chez les exemplaires du Sénégal — EMIG et MARCHE-MARCHAD, 1969); corps pourpre foncé à noir dans la région antérieure (rose jaune pour les individus du Sénégal).

Lophophore: enroulement des pointes en spirale à 2,5 à 3,5 tours; les tentacules sont soudés sur environ un tiers de leur longueur.

Tentacules: 600—1000 environ (longueur: 5 à 16 mm).

Néphridies: du type à deux entonnoirs, anal grand, oral petit; absence de la branche descendante; branche ascendante de arc de cercle; néphridiopore sur la papille néphridiale, plus ou moins libre, au dessus ou au niveau de l'anus.

Fibres nerveuses géantes: 2, une à gauche (diamètre 5 à 11 μ) et une à droite (diamètre 3 à 13 μ).

Muscles longitudinaux: $\frac{17-29}{4-16} \mid \frac{14-27}{5-11}$ [43—81]

Gonades: espèce hermaphrodite; organes lophophoriens petits; glandes nidamentaires du type 2b; embryons retenus sur une corde de mucus dans le lophophore.

Par ses caractères taxonomiques, *Phoronis australis* se classe dans le groupe II des phoronidiens, défini par EMIG (1972), en compagnie de *P. hippocrepia* et *P. ijimai*. Ces deux dernières espèces sont encroûtantes dans des roches ou des coquilles. La parenté morphologique étroite qui unit ces trois espèces permet de classer *P. australis* parmi les espèces perforantes, le substrat dur étant en l'occurrence le tube du cérianthe. *P. australis* montre donc un choix électif pour le biotope et, de ce fait, représente un cas unique dans la classe des phoronidiens. CORI (1939) mentionne

qu'aux Philippines *P. australis* est également enfoncé dans un sédiment sableux (?).

Etude des tubes du cérianthe et du phoronidien

Le tube de *Cerianthus maua* à la forme d'un fourreau, plus large au sommet qu'à la base, pouvant atteindre une cinquantaine de centimètres de longueur. Seule la partie distale, couvertes d'épibiontes, de grains de sable et de divers fragments, émerge du sédiment (Fig. 10). L'épaisseur du tube varie selon le niveau considéré: il est plus étroit en deçà de la moitié distale de sa longueur. De couleur bleu de Prusse à violet dans la partie distale, la paroi intérieure du fourreau devient couleur crème-rosé dans la partie proximale. Aucune différence nette n'apparaissant dans l'importance des cellules sécrétrices selon le niveau du corps du cérianthe, on peut penser que l'épaisseur réduite du tube dans sa partie proximale est en relation avec la fréquence des séjours de l'animal à cet endroit. En effet, quand il est épanoui, *C. maua* dépasse légèrement de son tube et se situe approximativement dans le tiers antérieur de celui-ci.

L'épaisseur du tube de *Cerianthus maua* dans la région comprenant les phoronidiens (tiers antérieur) varie de 3 à 6 mm en moyenne. Sur une section (longitudinale ou transversale) du tube; on peut subdiviser celui-ci en zones (Fig. 3), de l'extérieur à l'intérieur.

Zone 1. Partie externe recouverte de particules étrangères diverses, donnant à cette zone un aspect «granuleux» (Fig. 3: 1).

Zone 2. D'aspect lâche, où les filaments nématocystiques sont épars (Fig. 3: 2).

Zone 3. C'est le niveau moyen (Fig. 3: 3), sans stratification apparente, mais avec des fragments de filaments nématocystiques dont la disposition en L, sur les sections longitudinales (Fig. 4), est probablement la conséquence des tensions subies par ceux-ci lors des contractions du cérianthe.

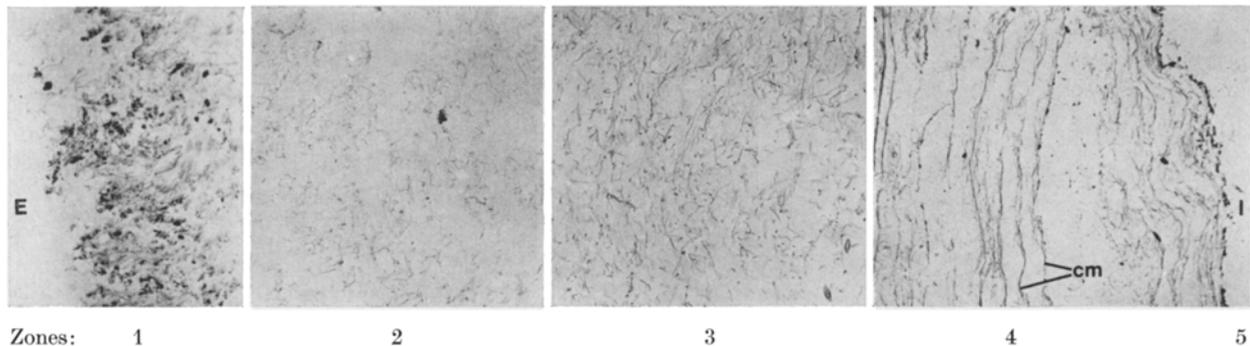


Fig. 3. *Cerianthus maua*. Coupe transversale du tube de *C. maua* dans les 5 zones. Zone 1: 1 mm = 13 μ ; Zones 2 et 3: 1 mm = 10 μ ; Zones 4 et 5: 1 mm = 25 μ . cm couche de mucus; E extérieur du tube; I intérieur

Zone 4. Dense, d'aspect stratifié (Figs. 3: 4; 4), en raison de la présence de couches juxtaposées de mucus, parmi lesquelles apparaissent des nématocystes dévaginés, cette zone peut parfois être subdivisée en plusieurs sous-unités par des couches d'apparence moins dense.

Zone 5. Aspect semblable à celui de la zone 4 (Fig. 3: 5), tout en étant nettement plus mince.

L'épaisseur de ces couches successives varie, mais leurs proportions relatives restent assez constantes.

filaments spiraux. IKEDA (1903) cite un tube gélatineux, de grande taille, de couleur brun rougeâtre sombre, dont la grosseur peut atteindre celle du bras. Pour PAX (1925), le tube est constitué de sécrétions ectodermiques auxquelles sont incorporés des fragments de limon, ainsi que des nématocystes «déchargés». Cet auteur, en 1936, indique la composition chimique du tube de *Cerianthus membranaceus*: il contient du soufre, de la leucine, de l'indol, de la tyrosine et une substance réductrice.

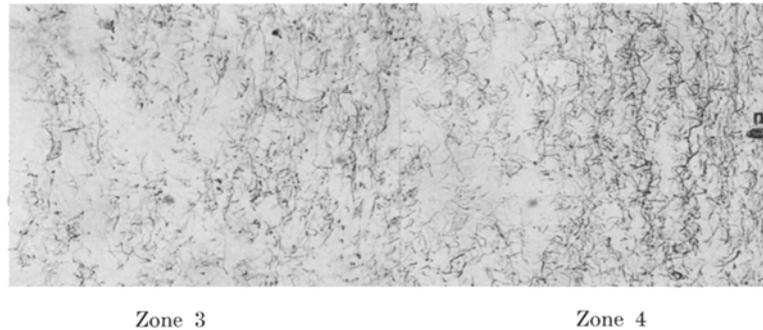


Fig. 4. *Cerianthus maua*. Coupe longitudinale du tube: passage de la Zone 3 à la Zone 4. On remarque la disposition en L des fragments de filaments nématocystiques, à comparer avec la Fig. 3 (1 mm = 8 μ). n nématocystes

Zone 1 couche externe «granuleuse»	200 à 300 μ
Zone 2 couche externe lâche	1200 à 1600 μ
Zone 3 couche moyenne	1200 à 1600 μ
Zone 4 couche interne stratifiée	800 à 1800 μ
Zone 5 couche interne «granuleuse»	40 à 100 μ
L'épaisseur totale du tube est de	3440 à 5400 μ .

Il faut noter qu'à de rares exceptions près, on ne rencontre les capsules nématocystiques que dans les zones les plus internes.

La nature précise du tube a fait l'objet de controverses entre les auteurs ayant signalé l'association *Phoronis-Cerianthus* ou ayant décrit des cérianthes. HASWELL (1883) parle d'un grand «sac» vide, irrégulier et gélatineux, épais de 0,8 à 1,1 cm, constitué de nombreux filaments étroitement intriqués, la partie interne de ce «sac» étant recouverte d'une couche lisse du même matériel. BENHAM (1889) indique que le tube formé par le *Cerianthus* est de couleur pourpre et constitué de nématocystes «déchargés». HASWELL (1885), reprenant son étude de l'association, précise alors qu'il s'agit d'un tube de cérianthe contenant des pigments de couleur pourpre foncé, identiques à ceux que l'on observe dans les tentacules de l'animal et dans sa partie distale; de plus, les nématocystes dévaginés trouvés dans les mailles du tube seraient les mêmes que ceux trouvés dans l'ectoderme du cérianthe, à l'exception de celui des tentacules qui est pourvu de

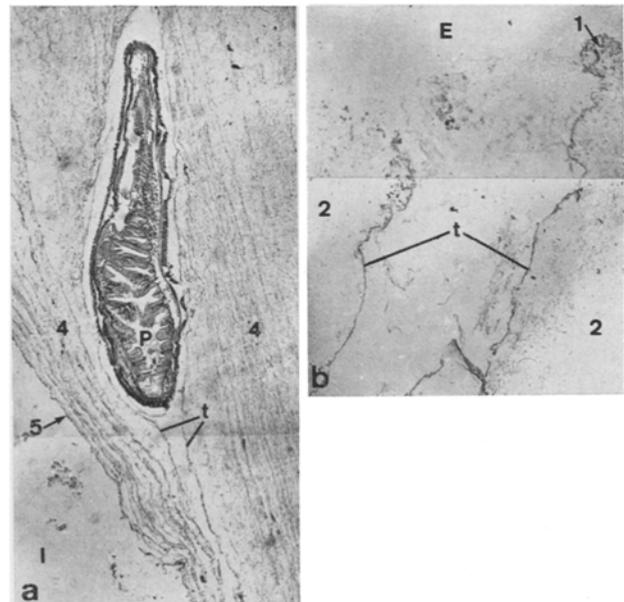


Fig. 5. *Cerianthus maua*. Coupes longitudinales du tube. (a) Dans la Zone 4 avec présence d'un jeune individu de *Phoronis australis* (en coupe légèrement oblique de la région proximale) 1 mm = 100 μ ; (b) ouverture du tube de *P. australis* à l'extérieur de celui de *C. maua* (1 mm = 20 μ). E extérieur du tube; I intérieur; P phoronidien; t tube du phoronidien; Zones 1, 2, 4, 5 du tube du cérianthe

L'étude histologique du tube de *Cerianthus maua* (trichrome de MASSON variante de GOLDNER, trichrome de RAMON y CAJAL, coloration au bleu alcian à bas pH et au jaune alcian selon RAVETTO) indique que cette gaine est formée de nématocystes dévaginés, qui prennent la coloration caractéristique des sulfomucopolysaccharides, et de mucus sécrété par les cellules glandulaires de la paroi (mucopolysaccharides carboxylés).

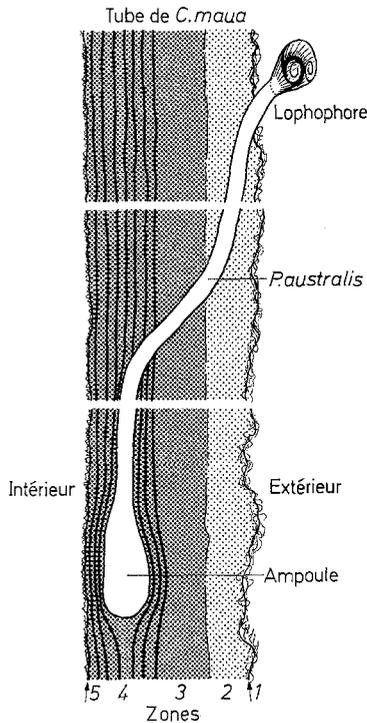


Fig. 6. Schéma de la position de *Phoronis australis* dans la paroi du tube de *Cerianthus maua*. Les proportions des différentes zones n'ont pas été respectées. Le tube de *P. australis* n'est pas représenté

Le tube de *Phoronis australis*, à la différence de celui du cérianthe, est composé de mucopolysaccharides acides, comme celui des autres phoronidiens. Il présente plusieurs couches superposées, dont la plus externe est accolée au tube du cérianthe (Fig. 5), ce tube servant de «substrat», comme les grains de sable pour le tube de *Phoronis psammophila* par exemple. Le diamètre du tube non occupé est de l'ordre de 200 à 500 μ ; ces mesures sont inférieures à celles d'un tube contenant l'animal en raison de l'élasticité du tube du cérianthe (Fig. 5).

Comme la plupart des espèces de phoronidiens, *Phoronis australis* occupe généralement la totalité de son tube (à l'exception de sa région la plus distale). Sa position dans celui de *Cerianthus maua* est la suivante.

L'ampoule, région proximale du corps de la *Phoronis*, est toujours située dans la zone 4 du tube de *C. maua* (Figs. 5a, 6), verticalement, parfois obliquement, entre deux couches de mucus; dans cette zone, le tube utilise ces couches comme support. Cette position provient probablement du fait que la *Phoronis*, lors de sa pénétration dans le tube de cérianthe, s'enfonce plus facilement entre ces deux couches que son ampoule écarte au passage (Fig. 5a). La *Phoronis* peut être située plus ou moins profondément dans la Zone 4, mais elle n'atteint jamais la Zone 5. La situation de l'ampoule, organe d'ancrage, dans la Zone interne 4 s'explique principalement par la consistance de cette zone: ainsi l'animal peut y prendre appui lors d'un retrait rapide. Antérieurement, la *Phoronis* s'infléchit, pénètre dans la Zone 3 qu'elle traverse, le plus souvent en oblique, pour reprendre une position verticale dans la Zone 2 (Fig. 6), avant de s'épanouir à l'extérieur à travers la Zone 1 (Fig. 5b). D'après la Fig. 5b, le tube de *P. australis* s'arrête à la limite externe de la Zone 1, mais en consultant la Fig. 10, il semble bien que le tube puisse dépasser de son «substrat», comme on l'observe fréquemment chez une espèce perforante voisine, *Phoronis hippocrepia*, (EMIG, 1972).

Localisation des cérianthes associés aux phoronidiens

Madagascar

Dans les régions de Nosy-Bé et de Tuléar, *Cerianthus maua* se rencontre dans toutes les grandes zones du complexe récifal (CLAUSADE et al., 1971); cependant, il semble toujours inféodé à un type de biotope particulier (Fig. 7).

Sur les pentes externes des récifs, en mode battu (cas du Grand Récif de Tuléar — Fig. 8), *Cerianthus maua* n'a été observé que dans les niveaux les plus profonds, à l'abri des effets hydrodynamiques trop intenses. Ainsi, au sud du Grand Récif, qui est la zone la plus battue, ce cérianthe a été récolté par 27 m, dans des sédiments détritiques recouverts de nodules de Mélobésiées libres. Quoique situé en profondeur, ce fond est cependant parcouru par de vifs courants, généralement parallèles au front récifal (Figs. 7, 8). Au nord du Grand Récif, en mode moins battu et dans des eaux plus turbides, *C. maua* vit dans des niveaux plus superficiels de la zone éperons-sillons (par 10 m de profondeur), enfoncé dans une crevasse emplie d'une mince couche de sédiments grossiers colmatés. Il faut noter que ces deux stations, sur la pente externe d'un récif de mode battu, sont situées aux deux cornes récifales qui subissent les apports terrigènes des crues des deux fleuves de la région: Onilahy à la corne sud, Fiherenana à la corne nord (Fig. 7).

Sur les pentes externes ou internes des récifs, en mode calme, on trouve également *Cerianthus maua*. Les récifs de mode calme sont généralement situés

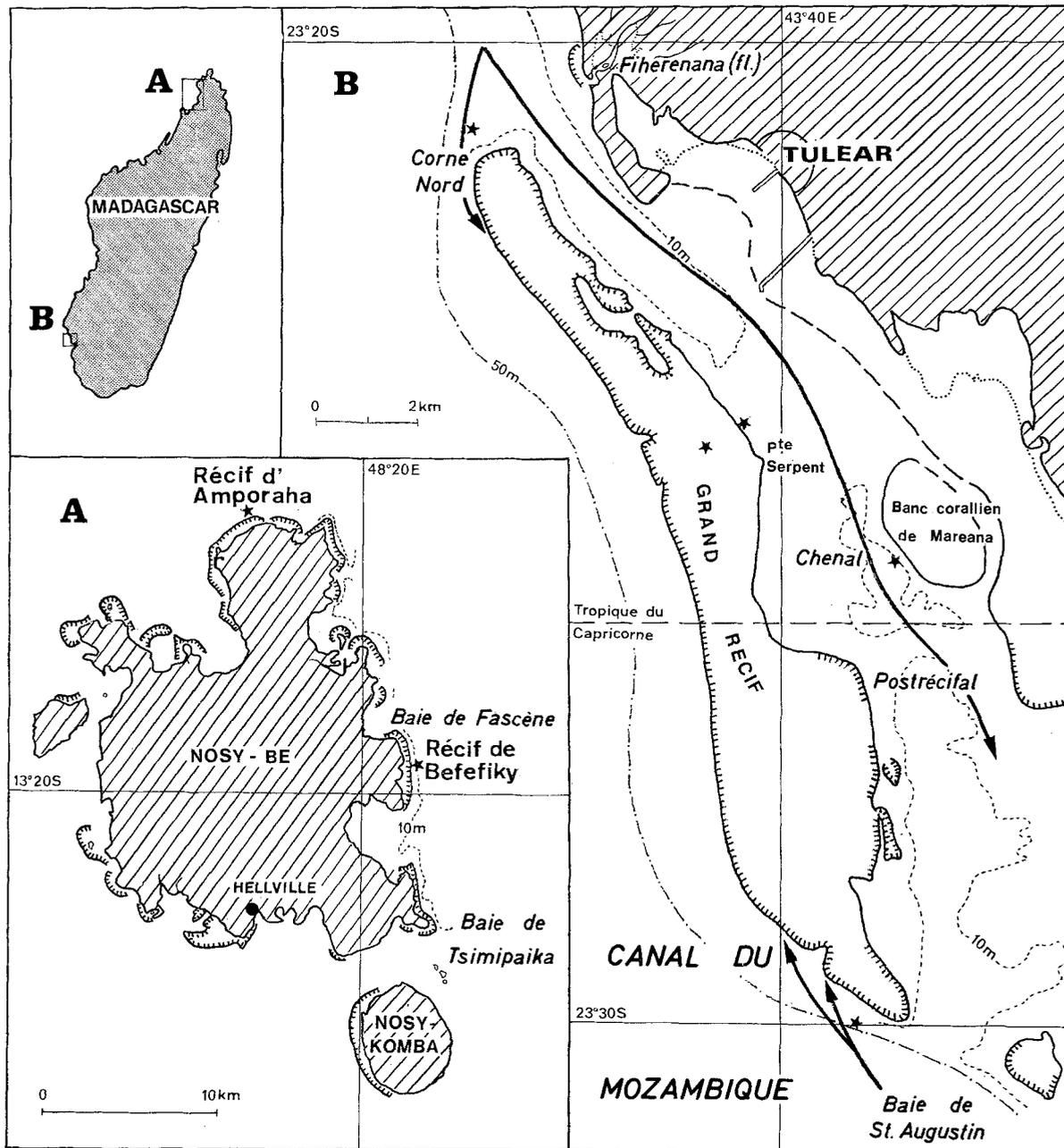
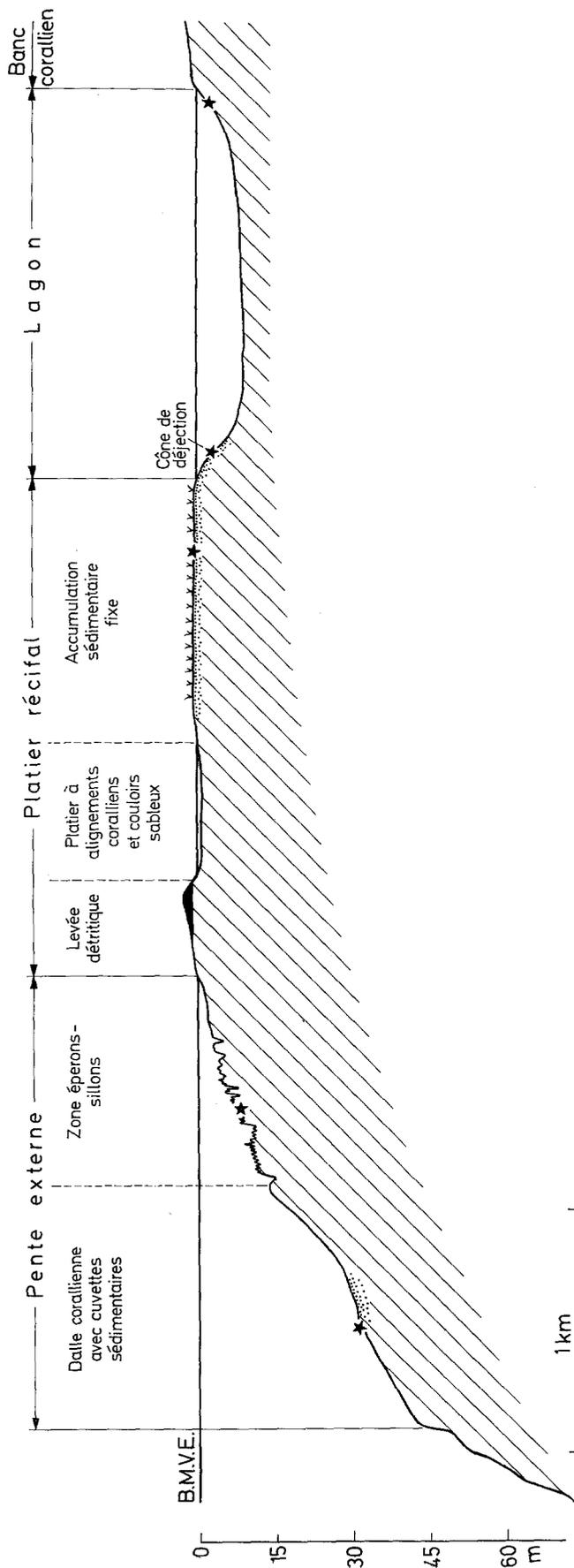


Fig. 7. Localisation de *Phoronis australis* en association avec *Cerianthus maua* (étoiles) à Madagascar; (A) région de Nosy-Bé et (B) région de Tuléar. Les courants et apports terrigènes sont représentés par des flèches

dans de larges baies, à proximité de l'embouchure de grands fleuves (cas des récifs frangeants de Nosy-Bé — Fig. 9A) ou dans les parties internes des lagons, en arrière de récifs de mode battu (cas des bancs coralliens du lagon de Tuléar — Figs. 8, 9B). Dans les milieux de ce type, les cérianthes récoltés vivent au pied des formations coralliennes externes (8 et 3 m de profondeur) dans des sédiments envasés, à fortes propor-

tions de débris organogènes, juste en avant des sédiments terrigènes plus fins et plus compacts. Des courants, certes très faibles, affectent encore ces zones à la limite des complexes récifaux et terrigènes (Fig. 7).

De même, sur la pente interne du Grand Récif de Tuléar, dans le lagon, plusieurs individus de *Cerianthus maua* ont été observés, en groupe, à la base d'un cône de déjection d'un grand chenal d'herbier drainant



tout le platier récifal (Figs. 7, 8). Ils y vivent enfoncés dans un sédiment grossier, peu compact, à proximité des sables vaseux fixés par des herbiers de fonds de lagon (à *Cymodocea ciliata* et *C. serrulata*) et habités par un peuplement de grands Entéropeustes.

Sur les platiers récifaux, *Cerianthus maua* n'a été rencontré qu'isolé, ou en taches de quelques individus, soit sur des accumulations sableuses plus ou moins envasées et colonisées par des herbiers de phanérogames (*Cymodocea serrulata*, *C. ciliata*), comme dans le cas du Grand Récif de Tuléar (Fig. 8), soit dans les platiers à éléments dispersés, dont les passes sableuses sont de même colonisées par ces phanérogames: cas des récifs frangeants de Nosy-Bé.

En conclusion, il semble que *Cerianthus maua* recherche un biotope assez strictement défini. En effet, il vit toujours enfoncé dans des sédiments grossiers (graviers ou sables coralliens) colmatés par une fraction vaseuse, le plus souvent d'origine terrigène. Ne tolérant pas les exondations prolongées et fuyant les zones d'hydrodynamisme intense, on ne le rencontre que dans des cuvettes de la zone interne des platiers récifaux ou dans les niveaux profonds sur les pentes externes de récifs de mode battu. Dans les lagons, ou sur la pente externe de récifs de mode calme, *C. maua* semble préférer les zones de sédiments mixtes, juste en avant des aires de décantation de sédiments trop fins. Dans tous les cas, il recherche des fonds parcourus par de faibles courants, mais cependant riches en suspensions.

Autres localités

Les observations écologiques faites à Madagascar concordent avec celles données par les divers auteurs dans les régions où l'association cérianthe-*Phoronis* a été signalée. Tous mentionnent la présence du cérianthe, soit dans des fonds peu profonds (ne dépassant pas 30 m), soit sur des atterrissements infralittoraux à un niveau inférieur à celui des basses-mers. Dans tous les cas les sédiments ont une forte teneur en vases.

Aux Indes, les cérianthes sont trouvés sur les grèves vaseuses où abondent *Pinna muricata* (GRAVELY, 1927; MENON, 1927) ou *Lingula anatina* (NAIR et SHAW, 1956).

Sur les récifs coralliens du Mozambique et de Mer Rouge, les *Cerianthus* vivent généralement dans des sables vaseux à *Atrina squamifera*, colonisés par des herbiers de *Cymodocea serrulata* et *C. rotundata*, à proximité de chenaux d'herbiers (MACNAE et KALK, 1958, 1962), ou dans les fonds les plus vaseux du lagon (FISHELSON, 1970).

Fig. 8. *Cerianthus maua* (étoiles). Répartition dans le complexe récifal du Grand Récif de Tuléar

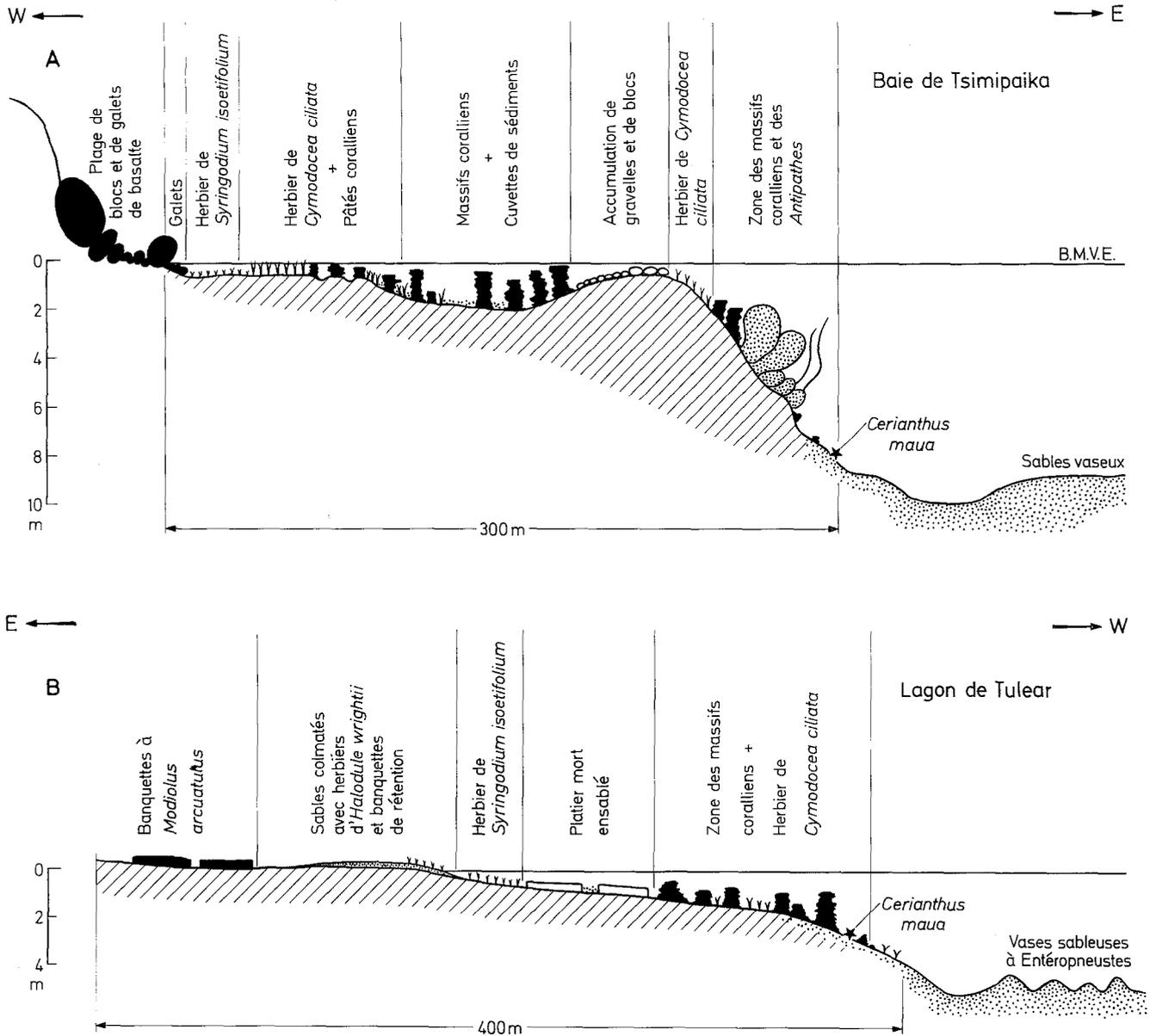


Fig. 9. *Cerianthus maua*. Localisation sur les récifs de mode calme: (A) récif de Befefiky (Nosy-Bé); (B) banc corallien de Mareana (lagon de Tuléar)

Discussion

D'après les premières observations sur la localisation de *Phoronis australis* dans le tube d'un cérianthe (HASWELL, 1883, 1885), la *Phoronis*, qui est logée «in widdish irregular spaces among the felted threads» et projette son lophophore extérieurement, possède son propre tube membraneux, transparent, qui court obliquement dans la paroi de la gaine du cérianthe. BENHAM (1889) ayant mentionné que *P. australis* ne possédait pas de tube défini, HASWELL (1893) rappelle qu'elle en construit effectivement un et que celui-ci est formé de plusieurs couches.

Notre étude confirme ces observations d'HASWELL;

toutefois nous sommes en désaccord avec cet auteur (1885) quand il pense, d'une part que le tube de *Cerianthus* est partiellement construit par les *Phoronis* et d'autre part que ce tube et *Phoronis australis* ont grandi simultanément. En réalité, la *Phoronis* sécrète son propre tube qui ne participe en rien ni à la formation, ni à la consolidation de celui du cérianthe. Par ailleurs, il est peu probable que le tube de *Cerianthus* et la «colonie» de *Phoronis* se mettent en place ensemble, même si HASWELL (1885) le pense, parce qu'il a observé un entrelacement des tubes des deux animaux. En effet, nous avons découvert de très jeunes individus dans un tube épais de *Cerianthus maua*.

D'après HASWELL (1893), *Phoronis australis* sort sur la face externe du tube de cérianthe. NAIR et SHAW (1956) rappellent qu'ils n'ont pas découvert de *Phoronis* à l'intérieur du tube, mais uniquement dans les parois de celui-ci. Ceci est confirmé par nos observations (Figs. 6, 10). Par contre, pour IKEDA (1903), la sortie des *Phoronis* se ferait dans la lumière du tube de *Cerianthus*, erreur qui peut s'expliquer par la première impression que l'on a en ouvrant celui-ci. Cette impression est d'ailleurs démentie lorsqu'on peut observer les deux animaux épanouis (Fig. 10).

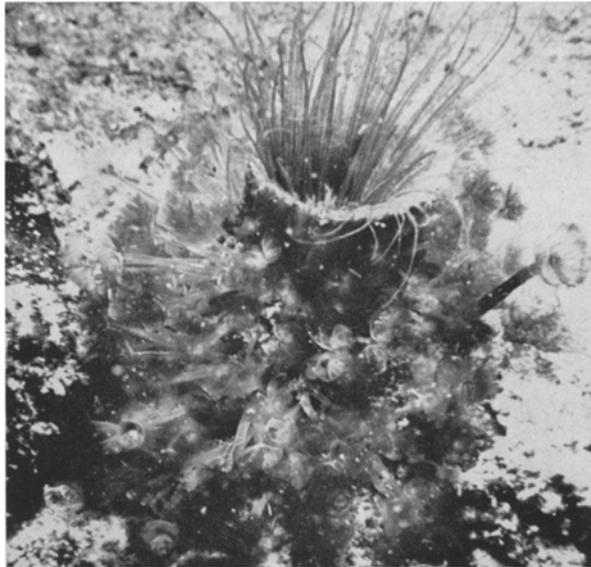


Fig. 10. Association de *Phoronis australis* avec *Cerianthus maua*. De très nombreux phoronidiens sont présents dans le tube du cérianthe. Ce dernier n'est pas épanoui, mais probablement en cours de rétraction. (Photographie prise en plongée à Nosy-Bé par P. LABOUTTE)

C'est dans la partie supérieure du tube de cérianthe que logent les *Phoronis*, ou du moins qu'elles présentent leur lophophore (HASWELL, 1893; IKEDA, 1903). Les «colonies» de *Phoronis australis* peuvent y être très importantes, en communautés de 20 à 30 individus selon HASWELL (1893), et jusqu'à une centaine d'après nous (Fig. 10).

Après avoir confronté les observations des divers auteurs avec les nôtres, il convient de s'interroger sur l'association et les relations possibles de *Phoronis australis* avec un *Cerianthus*: *C. maua* à Madagascar.

Si, comme HASWELL (1885) et FISHELSON (1970), nous avons remarqué des tubes de cérianthe sans phoronidien (fait accidentel ou non), *Phoronis australis* n'a jusqu'à présent été récoltée que dans des tubes. HASWELL (1883) a même récolté cette espèce dans des tubes vides de cérianthe. Or, on sait que le cérianthe peut sortir de sa gaine dans certaines conditions et en reformer une autre dans un délai assez bref; dans ce

cas, on ignore le devenir des phoronidiens vivant dans le tube abandonné. D'autre part, on peut penser que, d'une région à l'autre, le même phoronidien peut être abrité dans des tubes de cérianthes d'espèces différentes, du moment que les caractéristiques du tube de celles-ci conviennent à sa pénétration. Ainsi, PAX (1936) cite du Japon *P. australis* associée à *Cerianthus filiformis* (?).

Pour *Phoronis australis*, il ne fait pas de doute que le tube du cérianthe représente un «substrat» probablement de prédilection, puisque cette espèce n'a pas été découverte ailleurs. Ce «substrat» peut être considéré, d'après l'appartenance de *Phoronis australis* au groupe II des phoronidiens (EMIG, 1972) avec *P. hippocrepia* et *P. ijimai*, comme un substrat dur, que la *Phoronis* perce. En effet, nous pensons que la larve *Actinotrocha* de *P. australis* vient au contact du tube-substrat, se métamorphose et y pénètre par son ampoule en perforant les couches successives du tube. Elle secrète simultanément son propre tube.

La localisation du cérianthe dans certaines conditions écologiques particulières peut favoriser le développement de *Phoronis australis*; cette espèce est un «impingement feeder», selon MASTERMANN (1900), BULLIVANT (1968), EMIG et BÉCHÉRI (1970). A Madagascar, elle profite directement du choix de *Cerianthus maua* pour le biotope: eaux chargées de matériel en suspension et soumises à des courants plus ou moins rapides, assurant de ce fait la constance de l'apport alimentaire. Ce choix s'explique par l'éthologie alimentaire de *C. maua* qui, comme *P. australis*, est un «suspension feeder». Le cérianthe est probablement un «collision feeder» d'après la classification de BULLIVANT (1968). Les deux espèces possèdent donc un régime alimentaire semblable.

Pour HASWELL (1885), qui utilise le terme de symbiose, la présence simultanée des deux animaux est une coopération et non pas un parasitisme ou un commensalisme: le cérianthe assure la protection contre les prédateurs de *Phoronis australis* qui, en retour, participe à la consolidation de son tube. IKEDA (1903) constate que la coloration de *P. australis* est la même que celle du tube de cérianthe et pense qu'il s'agit d'un cas de mimétisme. D'après lui, le cérianthe assure indirectement une protection de la *Phoronis* grâce aux décharges de ses nématocystes. En fait, nous pensons que les décharges nématocystiques, lorsqu'elles ont lieu, se produisent dans un secteur où elles ne peuvent assumer cette protection. Pourtant, comme HASWELL (1883) et IKEDA (1903), nous pensons que le cérianthe participe indirectement à la protection de *P. australis*, mais d'une autre façon. En effet, lorsqu'il se contracte rapidement devant un danger, il provoque un ébranlement du fourreau et cet ébranlement induirait la contraction de la *Phoronis* dans son tube.

Si *Phoronis australis* utilise l'hôte à son profit (substrat, alimentation et protection), le cérianthe,

comme le remarque IKEDA (1903), n'est probablement pas gêné par cette association, mais n'en tire aucun bénéfice, du moins apparent.

Nos connaissances actuelles sur l'association de *Phoronis australis* avec les cérianthes, et plus particulièrement avec *Cerianthus maua*, permettent donc de conclure à un inquilinisme de *P. australis*, d'après les définitions de CAULLERY (1922) et de GRASSÉ (1935). Cet inquilinisme est basé sur trois relations: — le substrat; — l'alimentation; — la protection (?).

Résumé

1. *Cerianthus maua* CARLGRÉN est découvert à Madagascar vivant généralement en association avec *Phoronis australis* HASWELL. Il est partiellement redécouvert.

2. La paroi de *Cerianthus maua* comporte 5 couches bien distinctes: externe granuleuse, externe lâche, moyenne, stratifiée, interne granuleuse.

3. La position de *Phoronis australis* (dans le tube de *Cerianthus maua*) est précisée. L'ampoule est toujours située dans la couche 4 et la sortie du lophophore se fait sur la face externe du tube de cérianthe.

4. Dans les complexes récifaux, *Cerianthus maua* semble se localiser à des biotopes de sédiments grossiers colmatés par une fraction vaseuse, dans des zones soumises à des courants plus ou moins rapides et des eaux chargées de matériel fin en suspension.

5. L'association *Phoronis australis-Cerianthus maua* semble ne profiter qu'à *P. australis*. Celle-ci utilise le tube du cérianthe comme substrat. Les deux animaux ayant des éthologies alimentaires semblables («suspension feeders»), *P. australis* profite du choix de *C. maua* pour un biotope où existe une constante possibilité de nutrition.

6. Les relations existant entre le *C. maua* et la *P. australis* conduisent à définir l'association comme un inquilinisme.

Littérature citée

- BENHAM, W. B.: The anatomy of *Phoronis australis*. Q. Jl. microsc. Sci. **30**, 125—158 (1889).
- BULLIVANT, J. S.: A revised classification of suspension feeders. Tuatara **16**, 151—160 (1968).
- CARLGRÉN, O.: Ostafrikanische Actinien. Mitt. naturh. Mus. Hamb. **17**, 1—124 (1900).
- Ceriantharia. Dan. Ingolf-Exped. **5**, 1—78 (1912).
- Über Ceriantharia des Mittelmeers. Mitt. zool. Stn Neapel **20**, 356—394 (1920).
- CAULLERY, M.: Le parasitisme et la symbiose, 450 pp. Paris: Doin 1922.
- CLAUSADE, M., N. GRAVIER, J. PICARD, M. PICHON, M. L. ROMAN, B. THOMASSIN, P. VASSEUR, M. VIVIEN et P. WEYDERT: Morphologie des récifs coralliens de la région de Tuléar (Madagascar): éléments de terminologie récifale. [Coral reef morphology in the vicinity of Tulear (Madagascar): contribution to a coral reef terminology]. Téthys (Suppl.) **2**, 1—74 (1971).
- CORI, C. J.: *Phoronidea*. Bronn's Kl. Ordn. Tierreichs **4** (4), 1—183 (1939).
- CUTRESS, C. E.: An interpretation of the structure and distribution of cnidae in Anthozoa. Syst. Zool. **4**, 120—137 (1955).
- DAVENPORT, D. and K. S. NORRIS: Observations on the symbiosis of the sea anemone *Stoichactis* and the pomacentrid fish, *Amphiprion percula*. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole **115**, 397—410 (1958).
- EMIG, C. C.: Systématique et taxonomie des phoronidiens. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris (Zool.) **8**, 469—563 (1972).
- et F. BÉCHÉRINI: Influence des courants sur l'éthologie alimentaire des phoronidiens. Etude par séries de photographies cycliques. Mar. Biol. **5**, 239—244 (1970).
- et I. MARCHE-MARCHAD: Considérations sur la systématique des phoronidiens. VII. *Phoronis australis* HASWELL, 1883. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris **41**, 1244—1251 (1969).
- et R. PLANTE: Considérations sur la systématique des phoronidiens. V. *Phoronopsis californica* HILTON, 1930. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris **41**, 894—900 (1969).
- FISHELSON, L.: Observations and experiments on the Red Sea anemones and their symbiotic fish *Amphiprion bicinctus*. Bull. Sea Fish. Res. Stn Israel **39**, 1—14 (1965).
- Littoral fauna of the Red Sea: the population of non-scleractinian anthozoans of shallow waters of the Red Sea (Eilat). Mar. Biol. **6**, 106—116 (1970).
- Ecology and distribution of the benthic fauna in the shallow waters of the Red Sea. Mar. Biol. **10**, 113—133 (1971).
- GRASSÉ, P. P.: Parasites et parasitisme, 224 pp. Paris: Collin 1935.
- GRAVELLY, F. H.: The littoral fauna of Krusadai Island and neighbouring localities. Bull. Madras Govt Mus. new Ser. (Nat. Hist.) **1** (1), 1—6 (1927).
- HASWELL, W. A.: Preliminary note on an Australian species of *Phoronis* (*Gephyrea tubicola*). Proc. Linn. Soc. N.S.W. **7**, 606—608 (1883).
- On a new instance of symbiosis. Proc. Linn. Soc. N.S.W. **9**, 1019—1021 (1885).
- The occurrence of a second species of *Phoronis* in Port-Jackson. Proc. Linn. Soc. N.S.W. **7** (2), 340—341 (1893).
- HUMES, A. G. and H. O. JU-SHEY: New lichomolgid copepods (*Cyclopoidea*) from zoanthid coelenterates in Madagascar. Cah. O.R.S.T.O.M. (Sér. Océanogr.) **5** (2), 3—47 (1966).
- IKEDA, L.: On the occurrence of *Phoronis australis* HASWELL near Misaki. Annotnes zool. jap. **4**, 115—118 (1903).
- MACNAE, W. and M. KALK: A natural history of Inhaca Island, Moçambique, 163 pp. Johannesburg: Witwatersrand University Press 1958.
- — The fauna and flora of sand flats at Inhaca island, Moçambique. J. Anim. Ecol. **31**, 93—128 (1962).
- MASTERMANN, A. T.: On the Diplochorda. 3. The early development and anatomy of *Phoronis buskii*. McIntosh, Q. Jl. microsc. Sci. **43**, 375—418 (1900).
- MENON, K. R.: Subclass Zoantharia (except Scleractinia). In: The littoral fauna of Krusadai Island in the gulf of Manaar. Bull. Madras. Govt Mus. new Ser. (Nat. Hist.) **1** (1), 31—40 (1927).
- NAIR, K. K. and J. S. SHAW: On the occurrence of *Phoronis australis* off the coast of Port Okha (Okhamandal India). J. Univ. Bombay **25**, 66—69 (1956).
- PAX, F.: Hexacorallia. Handb. Zool. **1**, 770—901 (1925).
- Anthozoa. In: Die Tierwelt N.- u. Ostsee. **3**, 1—317 (1936).
- WEILL, R.: Contribution à l'étude des cnidaires et de leurs nématocystes. Thèse, 700 pp. Paris: Presses Universitaires 1934.

First author's address: Dr. C. C. EMIG
Station Marine d'Endoume et
Centre d'Océanographie
Rue de la Batterie-des-Lions
13 Marseille 7e
France

Date of final manuscript acceptance: March 30, 1972. Communicated by J. M. PÉRES, Marseille