

Mise au point sur les Scléroractiniaux comme indicateurs de profondeur (Cnidaria : Anthozoa)

H. ZIBROWIUS*

RÉSUMÉ

Avant d'aborder l'utilisation des Scléroractiniaux fossiles comme indicateurs de la profondeur, leurs homologues actuels sont présentés dans leur diversité morphologique et écologique, avec évocation des principaux facteurs du milieu conditionnant leur répartition géographique et verticale. La variabilité intraspécifique en fonction de facteurs extérieurs complique la taxonomie du groupe. Cette taxonomie est encore loin d'être au point pour beaucoup de taxons, surtout dans certaines régions. Les termes hermatypique - ahermatypique, couramment utilisés par des biologistes et des géologues, ne sont pas dépourvus d'ambiguïté ce qui est dû à la définition originale (WELLS, 1933) ; ils sont discutés ici, ainsi que des termes complémentaires introduits ultérieurement pour remédier à cette ambiguïté.

Sous condition d'une taxonomie précise et d'une écologie bien documentée, la référence aux Scléroractiniaux actuels permet d'extrapoler des paléoenvironnements correspondant à des assemblages fossiles. Il est important de distinguer entre récifs coralliens du type tropical, à faible profondeur, et constructions à base de Scléroractiniaux en profondeur ; des critères utiles à cette distinction sont indiqués. Mais l'article vise surtout à montrer l'utilité des formes non-récifales pour évaluer la profondeur (et la température).

Selon WELLS (1967), l'intervalle de profondeur (et de température) en commun aux taxons présents dans un assemblage fossile peut être estimé par référence à des formes actuelles identiques ou apparentées. Ceci permet d'avoir une approximation du paléoenvironnement en question. Il est essentiel de détecter un éventuel mélange de faunes issues de niveaux de profondeur très différents afin d'éviter le piège d'une moyenne entre données non comparables. Tant qu'il s'agit d'assemblages d'un passé géologique relativement récent, les extrapolations peuvent être remarquablement précises (exemples de la faune pléistocène de la Méditerranée). Mais plus on remonte dans le temps, plus la précision diminue, par suite de la raréfaction, jusqu'à la disparition, des taxons en commun avec

MOTS CLÉS : Scleractinia, hermatypique - ahermatypique, indicateurs de la profondeur, assemblages fossiles, Pléistocène méditerranéen, faune atlantique de profondeur.

KEY-WORDS : Scleractinia, hermatypic - ahermatypic, depth indicators, fossil assemblages, Mediterranean Pleistocene, Atlantic deep-water fauna.

*Station Marine d'Endoume, Rue Batterie des Lions, 13007 Marseille, France.

l'actuel. L'analyse des adaptations morphofonctionnelles, détachée de l'assise taxonomique, peut alors fournir, au mieux, des indications générales sur le type du milieu (profond ou non) et du substrat (meuble ou dur, stable ou instable).

ABSTRACT

Review of the Scleractinians as depth indicators (Cnidaria : Anthozoa).

Before considering the use of fossil scleractinians as depth indicators, their living counterparts are presented in their morphological and ecological diversity. Jointly, the main environmental factors conditioning their geographical and depth distribution are pointed out. Intraspecific variation depending on environmental factors makes taxonomy of the group more complicate. Taxonomy is yet far from being satisfactory for many taxa, particularly in some areas. The terms hermatypic - ahermatypic as currently used by biologists and geologists, are not without ambiguities due to the original definition (WELLS, 1933) ; they are discussed together with complementary terms, which had been introduced in order to remedy to that ambiguity.

In case of precise taxonomy and well recorded ecology, reference to living scleractinians permits extrapolation of paleoenvironments corresponding to fossil assemblages. It is important to distinguish between shallow water coral reefs of the tropical type and scleractinian constructions in deep water ; characters useful for this distinction are indicated. But the present contribution more specifically aims at demonstrating the usefulness of non-reefal scleractinians as indicators of depth (and temperature).

According to WELLS (1967), the depth (and temperature) interval in common to the taxa present in a fossil assemblage can be estimated by reference to identical or related living forms. This provides an approximation for the paleoenvironment under analysis. It is essential to detect an eventual mixture of faunas issued from significantly different depth levels in order to avoid the pitfall of averaging incomparable data. At least for assemblages of a rather young geological past, extrapolations can be remarkably precise (examples of Pleistocene faunas from the Mediterranean). However, the more remote in age the assemblages are, the less precise will be the results because more and more taxons in common with the Recent drop out. Analysis of morphofunctional adaptations, detached from any taxonomic basis, will provide, at best, only general information on the type of the environment (deep or shallow) and of the substrate (soft or hard, stable or unstable).

SOMMAIRE :

1. Introduction
2. Diversité morphologique
3. Répartition - facteurs limitatifs
4. Diversité écologique
5. Hermatypique - ahermatypique et termes complémentaires
6. « Remontée » d'espèces ou de faunes
7. Etat de la taxonomie et estimation du nombre d'espèces actuelles
8. Le principe des extrapolations à partir de l'actuel
9. La distinction entre récifs et constructions de profondeur
10. Principales causes d'erreurs dans l'interprétation de faunes anciennes à partir de données actuelles
11. Un exemple de l'interprétation paléobathymétrique sur la base de données actuelles : les faunes pléistocènes méditerranéennes
12. Conclusions
13. Liste alphabétique des espèces de Scléactiniaires mentionnées
14. Références

1. Introduction

Les coraux de l'ordre des Scléactiniaires, apparus au Trias, sont classés dans le phylum des Cnidaires, la classe des Anthozoaires et la sous-classe des hexacoralliaires.

La présentation de ce groupe par WELLS (1956) donne un bon aperçu des aspects essentiels. Dans ses grandes lignes, cet article est toujours valable et utile à consulter. Les Scléactiniaires récifaux sont bien présentés par VERON (1986a) dans un livre superbement illustré. Au contraire, la présentation par CHEVALIER (1987) souffre de n'avoir pu dépasser le stade préliminaire à la mort de l'auteur (six ans avant la publication). Ceci explique l'abondance des imprécisions et confusions. Ce n'est pas l'œuvre de référence exemplaire qu'on aurait pu espérer.

Possédant un squelette calcaire (d'aragonite) les Scléactiniaires ont toujours attiré l'attention des géologues. En géologie, la profondeur à laquelle ont vécu les organismes benthiques fossilisés est un paramètre essentiel. Cependant, il ne faut pas voir la profondeur comme un facteur absolu qui conditionnerait à lui seul la répartition verticale des organismes par son expression la plus évidente : la pression hydrostatique. La profondeur semble intervenir bien davantage par l'intermédiaire de toute une série d'autres facteurs, abiotiques et biotiques, intéressant les organismes et dont l'interaction est complexe. En effet, beaucoup de facteurs qui peuvent contribuer à localiser une espèce, varient en fonction de la profondeur : température, salinité, oxygène dissous, agitation, lumière, sédimentation, apports en éléments nutritifs, concurrence d'autres organismes, etc.

Avant de voir dans quelle mesure les Scléactiniaires peuvent servir d'indicateurs de la profondeur, par extrapolation à partir de l'actuel, il est nécessaire de présenter un aperçu de la diversité du groupe dans l'actuel, de sa répartition géographique et en profon-

deur, et de l'état de sa taxonomie. Les considérations dans le présent article visent principalement les Scléactiniaires des milieux non-récifaux. Cependant, les vrais récifs coralliens sont évoqués pour en distinguer les constructions à base de Scléactiniaires en eau profonde.

2. Diversité morphologique

Les Scléactiniaires sont solitaires ou coloniaux, avec des polypes semblables à ceux des Actiniaires. A la différence de ceux-ci, les Scléactiniaires possèdent un squelette calcaire qui protège le polype, au moins partiellement, lorsqu'il est rétracté.

L'unité de base du squelette correspondant à un polype est le corallite, sa cavité abritant le polype étant le calice. Un tel corallite comprend, typiquement, des cloisons radiales (septes) et une paroi périphérique (thèque). Diverses autres structures peuvent s'y ajouter, tant à l'intérieur du calice délimité par la theque, qu'à l'extérieur. A l'intérieur il peut y avoir, par exemple, une structure centrale (columelle) et/ou des lobes (pali) individualisés à partir de la partie axiale des septes. A l'extérieur il peut y avoir, dans le cas des formes solitaires, des côtes saillantes, de longues excroissances en forme d'épines, ou des structures assurant une fixation élargie ou renforcée au substrat. Lorsqu'il s'agit de formes coloniales, les corallites sont réunis par le coenostéum qui peut se présenter sous des aspects variés (dépôt massif et épais, croûte étendue, stolons minces, etc).

La forme du squelette des Scléactiniaires solitaires est très variée. WELLS (1956) distingue comme types principaux : tympanoïde, discoïde, cylindrique, patelloïde, en coupole, cératoïde, turbiné, trochoïde, scolecoïde, flabelloïde, cunéiforme. L'organisation des corallites en colonies est aussi très diversifiée ; WELLS (1956) distingue les types reptoïde, phacéloïde, placoïde, cérioïde,

hydrophoroïde, flabelloïde, méandroïde et dentroïde. Ces tendances morphogénétiques résultent d'un bourgeonnement tantôt intratentaculaire (la face orale du polype se divise), tantôt extratentaculaire (le bourgeon se forme à l'extérieur de la face orale du polype).

Chez les formes coloniales, la multiplication asexuée des polypes suivie de la multiplication des unités du squelette conduit à la formation de colonies qui sont parfois de grande taille ; certaines colonies d'espèces vivant sur les récifs coralliens atteignent ainsi plusieurs mètres de large et comprennent de très nombreux polypes dans leurs calices respectifs. Chez les Sclérectiniars solitaires, la taille du squelette varie entre 3 mm et 30 cm environ.

Chez beaucoup de Sclérectiniars solitaires, la reproduction asexuée existe également (Pl. I, fig. 1). Il peut y avoir bourgeonnement opposé ou latéral suivi de séparation de l'individu fils à un stade précoce. Le stade colonial n'a été alors que transitoire. La multiplication asexuée peut également se faire par division transversale et fission longitudinale. Cette scissiparité est liée à une dissolution du calcaire du squelette dans des zones précises.

3. Répartition - facteurs limitatifs principaux

Dans l'actuel, les Sclérectiniars ont une répartition mondiale qui exclut toutefois les mers arctiques (au-delà d'une ligne passant par le sud du Groenland, l'Islande, les Féroés et le nord de la Norvège), la mer Noire et certaines mers épicontinentales.

La présence de diverses espèces dans la faune antarctique, dans des eaux à près de $-1,8^{\circ}\text{C}$, montre que la vie de Sclérectiniars n'est pas incompatible avec les plus basses températures existant en milieu marin. Mais à la différence de l'Antarctique, le bassin arctique n'a pas connu de longue stabilité environnementale qui aurait pu permettre l'évolution de Sclérectiniars adaptés, à partir de formes des secteurs avoisinants de l'Atlantique nord.

Caractérisée par l'anoxie en profondeur et une salinité inférieure à l'eau de mer normale, la mer Noire a même été un bassin d'eau douce au cours de son histoire récente (Quaternaire). Les Sclérectiniars de la Méditerranée n'ont pas pu la coloniser. Une espèce tolérante (*Caryophyllia smithii*) a toutefois réussi à pénétrer jusque dans l'entrée du Bosphore, chenal d'accès acheminant l'eau d'origine méditerranéenne vers la mer Noire.

Dans sa courte histoire (postglaciaire), la mer Baltique a connu aussi des stades de bassin d'eau douce. Même dans sa partie la plus « marine » proche des détroits danois, la salinité est trop basse pour les Sclérectiniars de l'Atlantique nord dont aucune espèce ne parvient jusqu'aux détroits. De même, le sud de la mer du Nord, peu profond et recevant de grands estuaires, a une salinité trop abaissée et subit de trop

grands écarts de température. A l'ouest, les Sclérectiniars ne dépassent pas la partie centrale de la Manche et une espèce atteint par le nord les fjords de la Suède où la salinité ne dépasse guère 32‰, avec des chutes à 28‰. Il est probable que les Sclérectiniars soient également absents de certains secteurs d'autres mers épicontinentales (mer Jaune par exemple) caractérisés par une salinité basse combinée à de grands écarts de température.

Au contraire, les mers à salinité élevée ne sont pas dépourvues d'une faune de Sclérectiniars. Il en existe dans la Méditerranée orientale, en mer Rouge et dans le golfe Persique. Toutefois, 40 ‰ semble constituer une limite assez générale que peu d'espèces peuvent dépasser temporairement.

De même, une température d'environ $+35^{\circ}\text{C}$ est généralement limitative pour les espèces les plus tolérantes des zones confinées du golfe Persique, de la mer Rouge et des milieux récifaux superficiels ailleurs dans l'Indo-Pacifique.

Les Sclérectiniars semblent absents également des parties les plus profondes des bassins abyssaux océaniques et des fosses hadales. La récolte la plus profonde est celle d'un représentant du genre *Fungiacyathus* par 6300 m près de la fosse Aléoutienne, dans le Pacifique nord (KELLER, 1976). Le record dans l'Atlantique (5200 m, bassin du Cap) est également tenu par un *Fungiacyathus*. Des représentants du genre *Leptopenus* atteignent 5000 m dans les mêmes secteurs.

Dans ce milieu très profond et typiquement oligotrophe (aucun Sclérectinaire n'a encore été trouvé dans les riches peuplements entourant les sources hydrothermales et les suintements froids abyssaux), l'élaboration et le maintien d'un squelette calcaire (et plus particulièrement d'aragonite) posent des problèmes particuliers, le CO_2 dissout à basse température et haute pression favorisant la dissolution du CaCO_3 . Les squelettes des *Fungiacyathus* (Pl. I, fig. 14) et *Leptopenus* vivant à ces profondeurs sont en effet particulièrement minces et fragiles, suggérant que les Sclérectiniars se trouvent ici à la limite de leurs possibilités.

4. Diversité écologique

Les Sclérectiniars sont présents sur la plus grande partie des fonds marins, qu'ils soient durs ou meubles. La profondeur de 6300 m est atteinte sur fonds meubles tandis que la profondeur d'environ 3000 m semble être la limite inférieure sur fonds rocheux.

Les fonds durs sont typiquement le domaine des formes fixées, et les fonds meubles le domaine des formes libres. Toutefois, de nombreux Sclérectiniars de fonds meubles, libres à l'état adulte, passent par un stade juvénile fixé à un petit substrat (grain de sable, fragment de coquille, etc) (Pl. I, fig. 8,9). Au contraire,

chez d'autres formes la larve semble se métamorphoser directement en polype libre, à en juger d'après le squelette toujours dépourvu de la moindre trace d'une fixation passagère, même dans les stades les plus jeunes (Pl. I, fig. 6,13,14). Ceci est notamment le cas des genres *Fungiacyathus* et *Leptopenus* qui pénètrent jusque dans les plus grandes profondeurs.

Les fonds meubles habités par les Scléactiniaires libres vont du sable grossier à la vase. Dans les sables grossiers coquilliers (du type « sable à *Amphioxus* » de la Méditerranée), de très petites formes libres du genre *Sphenotrochus* (Pl. I, fig. 10) font partie de la faune interstitielle.

L'agitation la plus intense est évidemment rencontrée par les formes vivant près de la surface, en milieu récifal et ailleurs. Solitaires ou coloniales, ces formes exposées à de fortes contraintes mécaniques, y résistent grâce à un solide ancrage au substrat et une structure résistante (Pl. I, fig. 1,4,7), lesquels ne sont pas une exclusivité des formes des milieux superficiels.

Certains Scléactiniaires tolèrent l'exondation passagère. C'est notamment le cas des formes qui occupent les hauts niveaux des formations récifales soumises aux marées. Même en Méditerranée, mer intérieure sans marées notables dans sa plus grande partie, *Astroïdes calycularis* qui occupe les hauts niveaux des côtes rocheuses dans le sud du bassin occidental, peut être exondé dans le ressac.

Le pouvoir de dispersion des Scléactiniaires au moyen de larves pélagiques (planula) semble bien inégal. Certaines espèces ont des larves beaucoup plus grandes que d'autres, à en juger d'après le diamètre du squelette initial qu'on peut trouver à la base des individus adultes. Les larves de grande taille ont probablement une vie pélagique généralement plus courte.

VAUGHAN & WELLS (1943) ont imaginé la dérive de Scléactiniaires fixés à des corps flottants (bois, pierre ponce), à la manière des Cirripèdes Lepididae, comme une possibilité accessoire de dispersion d'espèces littorales. Or, on n'a jamais vu de tels radeaux à Scléactiniaires. En donnant des exemples d'échouage de Scléactiniaires en dehors de leur aire géographique actuelle, KORNICKER & SQUIRES (1962) l'expliquent, de façon convaincante, par une flottabilité acquise par les colonies après leur mort.

Il va de soi que l'éclairement le plus intense touche les formes vivant près de la surface ; celles-ci peuvent avoir besoin d'une protection, en particulier contre les rayons ultraviolets qui pénètrent bien plus profondément que cela n'était admis encore récemment. Les très nombreuses espèces abritant dans leurs tissus des algues unicellulaires symbiontes (zooxanthelles), essentielles à leur métabolisme, sont photophiles dans la mesure où elles ne peuvent pas vivre en-dessous d'un certain seuil d'éclairement.

Les formes vivant à faible profondeur mais dépourvues de zooxanthelles (Pl. I, fig. 3,5) sont localisées plutôt dans les zones à éclairement atténué (sur

plombs, fissures). Elles sont souvent particulièrement abondantes dans les grottes. L'obscurité accentuée, sinon totale, ne semble pas présenter d'inconvénient tant que la circulation d'eau (signifiant apport de nourriture et oxygénation) est assurée. Au-delà de quelques centaines de mètres de profondeur, les Scléactiniaires vivent dans l'obscurité totale permanente.

En principe, les Scléactiniaires sont tous équipés (tentacules, némotocystes) pour la prédation de petits organismes zooplanctoniques venant à leur portée. A cette matière organique ingérée par voie de nourriture, s'ajoutent, chez les formes pourvues de zooxanthelles, les produits transférés résultant de la photosynthèse de leur symbiontes lesquels, à leur tour, recyclent les déchets métaboliques de leur hôte.

Grâce aux métabolites algaux transférés, les Scléactiniaires à zooxanthelles produisent en général davantage de calcaire que les formes sans symbiontes. Constructeurs plus efficaces, ils sont largement à l'origine des récifs coralliens dans la zone tropicale. Dépendant de la lumière, l'activité constructrice des Scléactiniaires récifaux à zooxanthelles est maximum dans les 20 m sous la surface, encore importante jusqu'à 50 m, et réduite plus bas (limites données à titre indicatif car variant avec la transparence de l'eau). Dans les eaux particulièrement transparentes de la mer Rouge, *Leptoseria fragilis*, espèce à zooxanthelles et pourvue d'un dispositif chromatique particulier qui permet d'utiliser la faible lumière restante, vit vers 100-145 m de profondeur sans qu'elle y ait un rôle notable de constructeur comparable aux espèces à zooxanthelles (y compris ses congénères) de faible profondeur (FRICKE & SCHUHMACHER, 1983 ; SCHLICHTER *et al.*, 1985, 1986).

Si les espèces à zooxanthelles de loin les plus nombreuses vivent sur les récifs coralliens, quelques unes, solitaires et coloniales, existent bien au-delà de la zone tropicale, telles que *Astrangia poculata* (= *A. astraeiformis*) le long de la côte atlantique d'Amérique du Nord jusqu'au Maine (PETERS *et al.*, 1988) et quatre espèces en Méditerranée (ZIBROWIUS, 1980 ; SCHUHMACHER & ZIBROWIUS, 1985). Parmi ces dernières, *Cladocora caespitosa* (Pl. I, fig. 2) peut évoquer certaines espèces des récifs coralliens par l'abondance locale de grandes colonies.

5. Hermatypique - ahermatypique et termes complémentaires

Afin de distinguer les Scléactiniaires constructeurs de récifs, si typiques des eaux superficielles des mers tropicales, des autres Scléactiniaires, les naturalistes anglophones d'autrefois ont appelé l'ensemble de ces derniers « deep-sea corals », les authentiques coraux de mer profonde en étant effectivement les plus remarquables et aptes à marquer le plus l'imagination. Pourtant, de tels « deep-sea corals », plus ou moins cryptiques, existent aussi à faible profondeur à côté des cons-

tructeurs reconnus de récifs, ainsi que dans la zone extratropicale sur la roche superficielle.

Afin de remédier à cette terminologie inadaptée, WELLS (1933, p. 109) a proposé les termes hermatypique et ahermatypique pour distinguer les deux catégories de coraux. Le court passage donnant la définition (note infrapaginale dans une étude de Scléactiniaires du Crétacé) ne semble guère avoir été consulté par la suite ; voici sa traduction :

« Le terme 'coraux de mer profonde' [*deep-sea corals*] est mal choisi puisqu'il n'existe pas de différence réelle entre les coraux de milieux bathyal et néritique, à l'exception des vrais coraux récifaux qui sont exclusivement néritiques. Le terme hermatypique [*hermatypic*] (de *herma* = récif) est donc proposé pour décrire les coraux du type constructeur de récif, dont les espèces vivantes possèdent des zooxanthelles symbiotiques dans leurs tissus. Opposé à ce terme, ahermatypique [*ahermatypic*] est proposé pour décrire les coraux du type non-constructeur de récif, dont les formes vivantes ne possèdent pas de zooxanthelles et vivent sous une grande variété de conditions de profondeur, température et lumière. L'utilisation de ces termes élimine l'expression inadaptée de 'coraux de mer profonde' [*deep-sea corals*]. Les coraux ahermatypiques comprennent aussi bien les formes d'eau profonde (domaine bathyal) que les formes d'eau peu profonde (domaine néritique) qui ne construisent pas de récifs ». [Dans la citation de cette définition par SCHUHMACHER & ZIBROWIUS (1985, p. 2) une partie de la phrase définissant le terme ahermatypique avait malheureusement disparu : .. the living forms of which « do not possess zooxanthellae and which » live.. = dont les formes vivantes ne possèdent pas de zooxanthelles]. Les termes hermatypique et ahermatypique introduits par Wells n'échappent pas à l'ambiguïté. En effet, deux critères coïncidant souvent, mais pas toujours, ont été liés dans la définition : construction de récifs et possession de zooxanthelles, et, à l'opposé, formes ne construisant pas de récifs et absence de zooxanthelles.

Cette ambiguïté a favorisé l'utilisation aberrante de ces termes, contraire aux intentions de WELLS de clarifier la situation. C'est ainsi que des Scléactiniaires, et même des organismes mous (Octocoralliaires), ont pu être présentés comme hermatypiques ; et ceci uniquement sur la base de leur symbiose avec des zooxanthelles, sans considération du fait qu'en vivant dans des zones extratropicales loin de tout récif, ou qu'en étant mous, ils ne peuvent nullement contribuer à la construction de récifs (discussion détaillée dans SCHUHMACHER & ZIBROWIUS, 1985).

Au mieux, les auteurs ont inclus, sous hermatypique :

- les Scléactiniaires à zooxanthelles (et éventuellement d'autres Cnidaires à zooxanthelles massivement calcifiés, *Millepora* parmi les Hydrozoaires, *Tubipora* et *Heliopora* parmi les Octocoralliaires) vivant sur les

récifs, qu'ils soient des constructeurs importants ou non ;

- ces mêmes espèces à zooxanthelles vivant localement en dehors des récifs, dans des régions tropicales sans récifs, ou au-delà de la zone tropicale ;

- les formes à zooxanthelles qui leur sont apparentées ou qui leur ressemblent par leur port, mais qui vivent en dehors des régions à vrais récifs, tant dans la zone tropicale que dans les zones subtropicale et tempérée.

C'est dans ce sens large que LABOREL (1982) a établi un tableau de la répartition des coraux « hermatypiques » (Scléactiniaires et *Millepora*) en Atlantique et que VERON (1986a, 1986b) a dressé une carte de la diversité (nombre de genres) des Scléactiniaires « hermatypiques » de l'Indo-Pacifique et de l'Atlantique.

Afin de mieux saisir la variété des cas qui n'entrent pas dans le schéma trop simplifié de WELLS, SCHUHMACHER & ZIBROWIUS (1985) ont proposé la séparation conceptuelle suivante :

I-A : à zooxanthelles [*zooxanthellate*]

vivant en symbiose avec des zooxanthelles.

I-B : sans zooxanthelles [*azooxanthellate*]
sans ces symbiotes

La séparation entre formes à zooxanthelles et formes sans zooxanthelles ne coïncide pas nécessairement avec la séparation entre espèces. Certaines espèces comprennent des individus, colonies ou populations à zooxanthelles, et d'autres qui en sont dépourvus.

II-A : constructeur [*constructional*]

formant une structure carbonatée durable et élevée dans l'eau peu profonde ou profonde. Les organismes constructeurs ne sont pas nécessairement hermatypiques, mais les organismes hermatypiques sont tous constructeurs puisque le récif est un ensemble construit.

II-B : non-constructeur [*non-constructional*]

ne formant pas une telle structure.

III-A : hermatypique [*hermatypic*]

contribuant de façon significative à la charpente du récif (le récif étant compris comme une structure d'origine biotique, persistante, à topographie positive, tendant à s'élever jusqu'à la surface de la mer et résistant aux contraintes hydrodynamiques). Les organismes hermatypiques sont tous constructeurs.

III-B : ahermatypique [*ahermatypic*]

ne contribuant pas de façon significative à la charpente du récif.

La séparation entre organismes hermatypiques et ahermatypiques n'est pas bien tranchée. L'arbitraire dans l'attribution n'est pas à exclure. La réponse à la question s'il faut considérer une espèce comme contribuant de façon significative à la construction du récif, ou si elle ne répond pas à ce critère, dépend souvent, en dernier lieu, d'une appréciation subjective. En plus, le rôle écologique d'une espèce peut ne pas être le même dans différentes parties de son aire de distribution.

Les trois paires de caractères peuvent être combinées, formellement, en huit permutations. Cependant, dans la nature les combinaisons « sans zooxanthelles/non-constructeur/hermatypique » et « à zooxanthelles/non-constructeur/hermatypique » n'existent pas, hermatypique et non-constructeur s'excluant mutuellement. On peut donc distinguer six catégories (tableau 1). [SCHUHMACHER & ZIBROWIUS (1985, p. 8) mentionnent six permutations théoriquement possibles et cinq combinaisons existantes ; ce lapsus est corrigé ici].

6. « Remontée » d'espèces ou de faunes

On peut être tenté de parler de la « remontée » d'espèces ou de faunes lorsqu'on les trouve à des profondeurs sensiblement moindres que celles qu'on connaissait auparavant. C'est bien cette vue historique d'une diversification grandissante des milieux ou secteurs prospectés qui est à l'origine de l'appréciation trop subjective de la répartition « normale », elle-même point de repère pour la mise en évidence de la « remontée ». Il faudrait, au contraire, voir davantage les analogies de milieux pouvant exister entre niveaux de profondeur différents et permettant l'étendue verticale considérable d'espèces ou de faunes.

**Tableau 1 : Exemples des différentes catégories écologiques de Scléractiniaires
[examples of the different ecological categories of scleractinians]**

1. sans zooxanthelles / non-constructeur / ahermatypique

- *Balanophyllia regia* : solitaire ; Méditerranée et Atlantique NE ; roche infralittorale jusqu'à environ 20 m.
- *Astroides calycularis* : colonial ; Méditerranée SW ; roche infralittorale jusqu'à environ 30 m.
- *Spenotrochus andrewianus* : solitaire ; Méditerranée et Atlantique NE ; interstitiel dans sable grossier infralittoral et circalittoral (Fig. 10).
- *Caryophyllia smithii* : solitaire ; Méditerranée et Atlantique NE ; infralittoral à bathyal supérieur ; fonds durs et fonds meubles (Fig. 7,8)
- *Stephanocyathus moseleyanus* : solitaire ; Atlantique NE ; fonds meubles bathyaux.
- *Enallopsammia rostrata* : colonial ; Atlantique ; fonds durs bathyaux

2. sans zooxanthelles / constructeur / ahermatypique

- *Lophelia pertusa* : colonial ; Méditerranée et Atlantique ; bathyal. Localement constructeur important (Norvège, golfe de Gascogne).
- *Goniocorella dumosa* : colonial ; large répartition dans l'Indo-Pacifique ; bathyal. Localement constructeur important (Nouvelle Zélande)

3. sans zooxanthelles / constructeur / hermatypique

- *Tubastraea micranthus* : colonial. Contribuant localement à la charpente récifale (Philippines). Plutôt non-constructeur / ahermatypique ailleurs dans l'Indo-Pacifique.

4. à zooxanthelles / non-constructeur / ahermatypique

- *Balanophyllia europaea* : solitaire ; Méditerranée ; roche infralittorale jusqu'à environ 30 m (Fig. 1).
- *Madracis pharensis* : colonial ; Méditerranée, roche infralittorale. Existe également sans zooxanthelles, localement abondant dans les grottes (Méditerranée et Atlantique NE) (Fig. 3).

- *Schizoculina africana* : colonial ; Atlantique E (Angola - Sénégal) ; roche infralittorale.
- *Astrangia poculata* : colonial ; Atlantique W (Texas - Maine). Existe également sans zooxanthelles (même répartition).
- *Siderastraea siderea* : colonial. A sa limite nord (North Carolina, 34°N, température hivernale descendant jusqu'à 10, 6°C) représenté par des colonies isolées. Constructeur / hermatypique aux Caraïbes.
- *Leptoseris fragilis* : colonial ; en mer Rouge dans la zone crépusculaire en-dessous des récifs (100-145m) ; peut-être moins profond ailleurs (océan Indien).
- *Coscinaraea mcneilli* : colonial ; côtes S d'Australie. A la différence de ses congénères limité aux eaux tempérées, jamais sur les récifs tropicaux.
- *Scolymia australis* : solitaire ou colonial ; côtes Sud d'Australie. Devient constructeur / hermatypique à plus basse latitude sur les côtes E et W.
- *Heteropsammia michelini* : solitaire ; zone tropicale de l'Indo-Pacifique ; libre sur fonds meubles infralittoraux. Existe aussi sans zooxanthelles à des profondeurs plus grandes (circalittoral).

5. à zooxanthelles / constructeur / ahermatypique

- *Cladocora caespitosa* : colonial ; Méditerranée. Localement constructeur (cas limite) (Fig. 2).

6. à zooxanthelles / constructeur / hermatypique

- *Acropora cervicornis* : colonial ; récifs des Caraïbes
- *Acropora formosa* : colonial ; large répartition sur les récifs de l'Indo-Pacifique.
- *Pocillopora damicornis* : colonial ; large répartition sur les récifs de l'Indo-Pacifique, de la mer Rouge jusque dans le Pacifique oriental.
- *Turbinaria peltata* : colonial ; large répartition sur les récifs de l'Indo-Pacifique.

Ainsi les grottes sous-marines en milieu littoral présentent des analogies remarquables avec les milieux bathyaux (HARMELIN et al., 1985) : fort affaiblissement ou disparition de l'éclairement, amortissement des variations de température, influence d'une sédimentation fine, apports trophiques faibles et irréguliers dus à l'isolement de la zone photique productive.

En Méditerranée, les espèces communes aux milieux bathyaux et aux grottes sous-marines à faible profondeur sont nombreuses et se répartissent en divers groupes zoologiques. En ce qui concerne les Scléactiniaires, ce type de répartition verticale est représenté par *Ceratotrochus magnaghii*, *Thalamophyllia gastii* et *Guynia annulata*, espèces qui furent connues de l'étage bathyal bien avant d'être redécouvertes dans les grottes et, par la suite, dans des milieux cryptiques à des profondeurs intermédiaires (ZIBROWIUS, 1980).

Toutefois, l'affinité faunique entre les milieux profonds et les grottes reste partielle : beaucoup d'espèces connues de profondeur sont absentes des grottes. En Méditerranée, c'est le cas de divers Scléactiniaires tels que *Madrepora oculata*, *Lophelia pertusa*, *Desmophyllum cristagalli*, *Caryophyllia calveri* et *Stenocyathus vermiformis* (ZIBROWIUS, 1980). Il est probable que ces espèces ont besoin d'une température plus basse et plus constante que celle existant dans les grottes à faible profondeur.

7. Etat de la taxonomie et estimation du nombre d'espèces actuelles

La difficulté d'estimer le nombre d'espèces de Scléactiniaires est due, non seulement à la répartition très inégale des prospections représentatives, mais aussi à la difficulté de savoir ce qui représente une espèce. En effet, des stades de développement et des formes de croissance d'une même espèce, largement conditionnées par le milieu, ont souvent été considérées, abusivement, comme des espèces distinctes ; l'inverse a aussi été fréquent : la confusion de plusieurs espèces sous un même nom à cause de quelques aspects convergents.

Il existe maintenant un large consensus sur l'étendue souvent considérable des variations intraspécifiques au niveau du squelette qui reste une base essentielle de la taxonomie des Scléactiniaires. VERON (1982) voit la variabilité des Scléactiniaires hermatypiques à 7 niveaux : entre corallites voisins de la même branche, à l'intérieur de la même colonie, entre différentes colonies dans le même biotope, sur le même récif ou dans le même lagon, à l'intérieur d'une région géographique majeure, entre régions géographiques, dans le temps géologique. La variabilité est bien prise en compte dans la faune en 5 volumes « Scleractinia of eastern Australia » (VERON et al., 1976-1984) qui équivaut à une révision, au moins partielle, de nombreux genres.

En considérant la variabilité des Scléactiniaires comme liée, principalement, à la présence de zooxanthelles, WEBER (1974) a de loin sousestimé celle des formes sans zooxanthelles. La compréhension de la variabilité intraspécifique est une préoccupation majeure dans les études récentes des Scléactiniaires non-récifaux qui, pour la plupart, n'ont pas de zooxanthelles. ZIBROWIUS (1984) a insisté, en particulier, sur la grande variabilité de certaines espèces de la Méditerranée et de l'Atlantique nord-oriental, qu'il s'agisse de formes coloniales ou solitaires, littorales ou bathyales.

Il faudrait que, peu à peu, on parvienne à ^{affiner} affiner partout la taxonomie, à force de révisions liées aux études approfondies d'orientation écologique de faunes régionales. Les genres *Caryophyllia* et *Deltocyathus* sont de bons exemples du progrès obtenu au cours de ces dernières années.

Autrefois abondamment confondues, et pour 9 d'entre elles attribuées au moins une fois, à « *Caryophyllia clavus* » prétendu polymorphe et cosmopolite (de la surface à plus de 2000 m), les 12 espèces de *Caryophyllia* de la Méditerranée et de l'Atlantique nord-oriental sont en réalité assez faciles à distinguer (ZIBROWIUS, 1980). Parmi ces espèces jadis confondues, *Caryophyllia smithii* (Pl. I, fig. 7,8) présente effectivement une grande variabilité et avait été mentionnée dans la littérature sous une vingtaine de noms spécifiques et de variétés, dans plusieurs genres.

De même, les diverses espèces de *Deltocyathus* de l'Atlantique (CAIRNS, 1979 ; ZIBROWIUS, 1980) sont maintenant assez facilement distinguées sur le plan morphologique (Pl. I, fig. 6,13) ; leurs répartitions horizontales et verticales respectives divergent aussi considérablement. Auparavant, ces espèces avaient toutes été réunies sous « *Deltocyathus italicus* », qu'on prétendait polymorphe et cosmopolite (signalée aussi bien dans un lagon récifal que dans l'abyssal à plus de 4000 m).

Mais la taxonomie est encore dans un état fort peu satisfaisant dans le cas de nombreux autres groupes de Scléactiniaires. On s'y trouve confronté à une accumulation plus que séculaire de descriptions pour la plupart inadéquates et ayant causé d'abondantes confusions ultérieures. C'est le cas, par exemple, des *Dendrophylliidae* indo-pacifiques, particulièrement diversifiés. En dehors de quelques genres bien délimités (tels que *Heteropsammia*, *Stephanoseris*, *Endopachys*, *Enallopsammia*, *Turbinaria*) près de 130 noms leur ont été appliqués, y compris quelques noms d'espèces méditerranéennes et atlantiques par suite d'identifications erronées. Le non-spécialiste aura donc les plus grandes difficultés d'en tirer quelques renseignements utiles pour l'interprétation de faunes fossiles.

La faune des Scléactiniaires hermatypiques particulièrement diversifiée de l'Indo-Pacifique, est évaluée actuellement à environ 500 espèces, dans 88 genres

(VERON, 1986a). Mais si certains secteurs de l'Indo-Pacifique ont été prospectés intensément au cours des dernières années (en particulier le Grand Récif Barrière d'Australie), les données sont plus fragmentaires et parfois anciennes pour bien d'autres secteurs. Au contraire, la faune des Scléactiniaires hermatypiques de l'Atlantique est beaucoup moins diversifiée avec environ 60 espèces (LABOREL, 1982). Dans l'Atlantique, dont les zones récifales sont beaucoup moins étendues et en général assez bien connues, le nombre d'espèces hermatypiques est peu susceptible d'augmenter. Il n'y a pas d'espèces hermatypiques communes aux domaines indo-pacifique et atlantique.

A la différence de la faune des Scléactiniaires hermatypiques aux limites géographiques et bathymétriques relativement bien tracées, la faune des Scléactiniaires ahermatypiques est encore plus difficilement chiffrable pour l'ensemble de son énorme étendue géographique et bathymétrique. Dans de vastes secteurs, on dispose seulement de quelques données disparates, souvent anciennes, qu'il est nécessaire de revoir critiqueusement.

L'Atlantique nord-occidental (avec un maximum d'espèces aux Caraïbes) et l'Atlantique nord-oriental (avec comme annexe la Méditerranée) sont certainement les secteurs les mieux prospectés actuellement et réserveront peu de surprises. Des monographies régionales représentatives incluent, respectivement, 88 espèces dans les profondeurs dépassant 200 m (CAIRNS, 1979) et 85 espèces de toutes profondeurs (ZIBROWIUS, 1980). L'inventaire est aussi relativement avancé aux îles Hawaii avec 54 espèces (CAIRNS, 1984) et dans les régions antarctiques et subantarctiques avec 37 espèces (CAIRNS, 1982). Des travaux en cours permettent d'estimer le nombre d'espèces ahermatypiques à environ 60 pour l'Afrique du Sud, à environ 120 pour les Philippines, et à autant pour la Nouvelle Calédonie. Bien entendu, les nombres d'espèces ahermatypiques résultant d'inventaires représentatifs ne doivent pas être simplement additionnés car bien des espèces, surtout bathyales, sont communes à des secteurs éloignés les uns des autres. Il existe même des espèces communes à l'Atlantique et à l'Indo-Pacifique.

On peut supposer qu'au total le nombre d'espèces de Scléactiniaires ahermatypiques est du même ordre que celui des hermatypiques, avec quelques centaines d'espèces pour chaque catégorie. Ceci n'est pas loin du nombre d'environ 1500 espèces avancé par CAIRNS & STANLEY (1982).

8. Le principe des extrapolations à partir de l'actuel

L'interprétation d'environnements anciens s'appuie sur des extrapolations à partir de modèles récents, dans l'hypothèse d'une ressemblance entre les conditions environnementales façonnant et délimitant les associations d'organismes dans l'actuel et celles

ayant façonné et délimité des associations semblables dans le passé.

Les données sur les espèces actuelles semblent encore largement applicables aux Scléactiniaires du Pléistocène. Ainsi la faune du Pléistocène méditerranéen comporte, en plus d'espèces qui vivent encore dans le bassin, toute une série d'autres qui y ont disparu mais qu'on connaît, pour la plupart, de la faune actuelle profonde de l'Atlantique (ZIBROWIUS, 1980, 1981 ; ZIBROWIUS & PLACELLA, 1982 ; DI GERONIMO & ZIBROWIUS, 1983 ; BARRIER *et al.*, 1989).

Mais plus on remonte dans le temps, plus les extrapolations à partir de l'actuel deviennent incertaines : la divergence, en composants, entre associations actuelles et anciennes se creuse et se manifeste au niveau de taxons de plus en plus élevés.

Afin de compenser, dans une certaine mesure, la raréfaction des taxons communs exploitables, on pourrait être tenté de s'appuyer davantage sur des ressemblances générales (forme des individus ou des colonies) en supposant des adaptations morphofonctionnelles semblables dans l'actuel et dans le passé.

Il est certain que la variabilité intraspécifique du squelette des Scléactiniaires reflète, en partie, des adaptations morphofonctionnelles à des facteurs ambiants. De telles corrélations peuvent être assez évidentes comme dans les exemples suivants (ZIBROWIUS, 1980). Sur la roche littorale les espèces solitaires sont ainsi pourvues, typiquement, de squelettes plus massifs et d'ancrages plus solides en milieu superficiel et battu qu'en milieu plus profond et plus calme (*Caryophyllia smithii*) (Pl. I, fig. 7) ; *Balanophyllia europaea*, (Pl. I, fig. 1). Certaines espèces présentent une forme plus évasée et des septes plus débordants quand elles avancent en pleine eau, à partir d'un substrat surélevé (autre Scléactiniaire, axe d'Antipathaire, etc.), que si elles vivent à raz du sédiment (*Caryophyllia sarsiae*, *Desmophyllum cristagalli*). La forme trochoïde, courbée, résulte d'une croissance en hauteur continuellement corrigée lorsque le substrat de taille réduite ne fait pas contrepoids pour garantir la position verticale et l'éloignement maximum du sédiment (*Caryophyllia smithii*) (Pl. I, fig. 8) ; *Caryophyllia ambrosia*, (Pl. I, fig. 9).

Les adaptations morphofonctionnelles semblent pouvoir renseigner surtout sur certains types de milieux ou de substrats largement indépendants de la profondeur. Ainsi les formes libres de toutes sortes sont adaptées à la vie sur des fonds meubles, et les formes solidement fixées à la vie sur des fonds rocheux ou tout au moins sur des substrats solides enclavés dans des fonds sédimentaires. Une corrélation avec une tranche de profondeur bien précise n'est pas évidente. Le nombre de types morphologiques décroît parallèlement à la forte diminution du nombre d'espèces avec la profondeur croissante (au-delà de quelques centaines de mètres).

Les rares formes coloniales atteignant la profondeur de 2000 m, des genres *Solenosmilia* et *Enallopsammia*, sont dendroïdes et liées aux fonds rocheux ; il n'y a pas la diversité des formes coloniales qui caractérise les faibles profondeurs.

Dans les plus grandes profondeurs, sur fonds meubles, ne subsistent que les formes solitaires libres, discoïdes ou en coupole, des genres *Fungiacyathus* (Pl. I, fig. 14) et *Leptopenus*, aux squelettes très allégés. A l'intérieur du genre *Fungiacyathus* et encore plus nettement dans la famille Micrabaciidae (comprenant *Leptopenus*), la tendance générale va vers l'allègement du squelette avec la profondeur croissante.

Certaines explications qui avaient été avancées pour des particularités morphologiques considérées comme des adaptations morphofonctionnelles, sont très spéculatives. Par exemple, les excroissances radiaires écartées de la base et plus ou moins longues, qui caractérisent des formes libres bathyales dans divers genres (Pl. I, fig. 6), seraient une adaptation à la vie sur un sédiment particulièrement fluide. Or, de telles espèces coexistent avec des types morphologiques variés ne disposant d'aucune particularité qui pourrait avoir une fonction hypothétique analogue.

9. La distinction entre récifs et constructions de profondeur

Les géologues ont souvent éprouvé des difficultés à distinguer les constructions à Scléactiniaires en eau profonde et à basse température, des récifs dominés par les Scléactiniaires à zooxanthelles, sous climat tropical et à faible profondeur. Tout ensemble fossile à charpente à Scléactiniaires était susceptible d'être interprété comme récif. Récemment même, des fragments de coraux coloniaux épars à la surface du sédiment autour du haut-fond Vercelli en mer Tyrrhénienne, par 150-250 m de profondeur, ont pu être interprétés (ZHULEVA, 1987/1988) comme des témoins d'un récif corallien frangeant du type tropical qui se serait développé lors de phases de réchauffement pléistocènes !

Or, s'il s'agit d'un ensemble de formes évoquant celles qui construisent les récifs actuels de l'Atlantique et de l'Indo-Pacifique (illustrations abondantes dans ZLATARSKI & MARTINEZ ESTELLELLA, 1982 ; VERON, 1986a), on peut conclure que cet ensemble a vécu dans des conditions analogues, c'est à dire sous un climat du type tropical et à faible profondeur. De même, dans le cas contraire, la simple ressemblance à, ou l'analogie avec, des espèces actuelles des charpentes coralliennes de profondeur (tableau 2) peut être décisive pour exclure le classement de telles constructions comme récifs superficiels.

Tableau 2 : Scléactiniaires constructeurs non-récifaux actuels (d'après CAIRNS & STANLEY, 1982 ; STANLEY & CAIRNS, 1988) [Living non-reefal constructing scleractinians].

<i>Madrepora oculata</i>	Atlantique NE	60-1500 m
<i>Lophelia pertusa</i>	Atlantique NE Atlantique W	60-1500 m 450-700 m
<i>Solenosmilia variabilis</i>	Bahamas Pacifique S	1000-1300 m 550-900
<i>Goniocorella dumosa</i>	Nlle Zélande	300 m
<i>Enallopsammia profunda</i>	Atlantique W	400-800 m
<i>Desmophyllum cristagalli</i>	Chili S	600-800 m
<i>Oculina varicosa</i>	Floride	70-100 m
<i>Madracis interjecta</i>	Mer Rouge	120-200 m
<i>Madracis</i> « <i>asperula</i> »	Golfe de Guinée	50-120 m
<i>Dendrophyllia cornigera</i>	Atlantique NE	200-450 m
<i>Dendrophyllia ramea</i>	Maroc atlantique Golfe de Guinée	80-110 m 50-120 m
<i>Dendrophyllia</i> « <i>minuscula</i> »	Mer Rouge	120-200 m

Mais il existe des critères complémentaires (CAIRNS & STANLEY, 1982 ; STANLEY & CAIRNS, 1988) qui peuvent contribuer à faire reconnaître une construction de profondeur : absence d'algues calcaires (ou tout au moins rareté si à la limite de la zone euphotique) ; absence de faciès d'eau peu profonde latéralement contigus ; destruction de la charpente corallienne par bioérosion plutôt que par action hydrodynamique ; diversité réduite de la faune de Scléactiniaires ; mélange aux coraux d'éléments typiquement océaniques (plancton) et d'eau profonde ; présence à de hautes paléolatitudes ; configuration lenticulaire ou en monticule.

Une approche proposée par COATES & JACKSON (1987) pour reconnaître des Scléactiniaires à zooxanthelles, peut éventuellement aider à distinguer entre récifs du type tropical, à faible profondeur, et constructions coralliennes de profondeur dans un lointain passé. COATES & JACKSON soutiennent qu'il existe une certaine corrélation entre la présence de zooxanthelles dans les Scléactiniaires actuels et le type de croissance de ces coraux, la taille des corallites et le degré d'intégration morphologique des corallites dans la colonie. Dans leur grande majorité, les Scléactiniaires à zooxanthelles sont caractérisés par de petits corallites multisériels et hautement intégrés tandis que les coraux sans zooxanthelles tendent à avoir des corallites plutôt grands, unisériels et peu intégrés, s'ils ne sont pas solitaires.

Dès le Jurassique il existe des faunes fossiles de Scléactiniaires morphologiquement semblables aux faunes actuelles dominées par des espèces à zooxanthelles. Ceci suggère fortement qu'à cette époque la plupart des Scléactiniaires comportaient déjà des zooxanthelles. Il s'agit, en même temps, d'une estimation bathymétrique, symbiose avec des zooxanthelles impliquant vie à faible profondeur.

Pour la plupart, les populations de Scléactiniaires actuels à zooxanthelles contribuent à la formation de récifs ; mais toutes ne le font pas. De même, les coraux fossiles interprétés (d'après des critères morphologiques) comme ayant vécu en symbiose avec des zooxanthelles, n'ont pas toujours édifié des récifs. Comme dans l'actuel, la formation de récifs dépendait probablement de facteurs environnementaux divers, et non seulement de l'existence, sous un climat de type tropical, de Scléactiniaires à zooxanthelles. Rappelons que dans l'actuel de vrais récifs coralliens sont absents de l'Atlantique tropical africain (LABOREL, 1982) où, pourtant, des coraux à zooxanthelles ne manquent pas. En ce qui concerne les coraux fossiles, leur morphologie pourrait être un indicateur plus fiable de la possession de zooxanthelles que de l'association avec des récifs.

La composition isotopique (C, O) du squelette de Scléactiniaires à zooxanthelles diffère légèrement de celle des Scléactiniaires sans zooxanthelles et pourrait également servir de critère. Or, la distinction sur

la base de la composition isotopique n'est possible que sur des squelettes ayant conservé leur nature aragonitique, cas exceptionnel pour les faunes anciennes.

Les constructions à base de Scléactiniaires dans des milieux non récifaux ont été qualifiées diversement par les auteurs et selon les circonstances : « bancs », « fourrés », « taillis », etc. Certains termes (en particulier des auteurs anglophones) sont inspirés d'une terminologie forestière et suggèrent l'enchevêtrement des colonies. Suivant la région et la profondeur, une ou deux espèces ont été reconnues comme constructeurs exclusifs ou dominants dans les constructions non récifales (CAIRNS & STANLEY, 1982 ; FRICKE & HOTTINGER, 1983 ; SCHUHMACHER & ZIBROWIUS, 1985 ; STANLEY & CAIRNS, 1988) (tableau 2).

Les genres *Madrepora*, *Lophelia*, *Solenosmilia*, *Goniocorella*, *Enallopsammia* et *Desmophyllum* comprennent exclusivement des formes sans zooxanthelles et essentiellement bathyales. Seul *Desmophyllum* est solitaire, ce qui n'empêche pas la formation d'agrégats importants. Tous ces genres sont absents des récifs. Le genre *Dendrophyllia* comprend, conventionnellement, de nombreuses espèces coloniales aux aspects très variés et vivant à toutes profondeurs (infra-littoral à bathyal) ; elles n'ont jamais de zooxanthelles et pas de rôle de constructeur dans les récifs. La présence de l'un ou de l'autre de ces genres dans la charpente d'une construction fossile permet de conclure à sa nature non-récifale.

Les genres coloniaux *Madracis* et *Oculina* comprennent des espèces à zooxanthelles, des espèces sans zooxanthelles et encore d'autres qui peuvent exister avec ou sans zooxanthelles. Certaines espèces des deux genres vivent en milieu récifal et contribuent à la charpente du récif ; Chevalier (1987) a néanmoins déclaré ces genres « ahermatypiques ». De rares espèces de *Madracis* et de *Oculina* atteignent l'étage bathyal. Il est significatif que *Madracis* et *Oculina* fournissent des constructeurs sans zooxanthelles dans une tranche de profondeur légèrement en dessous des vrais récifs et dans la zone tropicale où ces genres ont atteint un maximum de diversité. *Oculina varicosa* est d'ailleurs le seul Scléactiniaire connu qui soit constructeur et hermatypique (sensu SCHUHMACHER & ZIBROWIUS, 1985) par ses populations à zooxanthelles, et constructeur et ahermatypique par celles sans zooxanthelles. A la différence des genres précédents, la présence des genres *Madracis* et *Oculina* comme constructeurs dans un édifice fossile est équivoque. Il faut alors faire appel à des critères complémentaires pour pouvoir distinguer entre récif et construction de profondeur.

10. Principales causes d'erreur dans l'interprétation de faunes anciennes à partir de données actuelles

WELLS (1967) a proposé une méthode, au principe simple, qui devrait permettre d'estimer à quelle pro-

fondeur et à quelle température (ces deux facteurs étant liés) a pu vivre une faune fossile de Scléroractiniaires appartenant à des taxons inférieurs (espèces, sous-genres, genres) encore représentés dans l'actuel. La démarche est la suivante :

1. Au départ on doit disposer d'un tableau (résultant d'une compilation critique et exhaustive) qui résume, pour l'actuel, l'extension des taxons en fonction de la profondeur et de la température. Les marges de tolérance ainsi déterminées tiennent compte du fait que la liaison entre température et profondeur est variable selon le secteur géographique (la même température peut se trouver à des profondeurs bien différentes).

2. On porte dans un diagramme (l'ordonnée représentant la profondeur, l'abscisse la température) l'extension théorique de chaque taxon présent dans la faune fossile ;

3. La surface commune à tous les rectangles, obtenue par leur recouvrement partiel, est comprise entre les profondeurs et températures minimum et maximum

probables du milieu correspondant à l'ensemble des fossiles en question.

Wells a testé cette méthode en l'appliquant à des faunes actuelles représentant soit le résultat d'un dragage isolé, soit l'ensemble des espèces connues dans une tranche de profondeur d'un secteur donné. Les résultats sont relativement satisfaisants, les valeurs réelles de profondeur et de température étant comprises dans les fourchettes extrapolées (tableau 3). La méthode de WELLS semble encore largement applicable aux faunes pléistocènes. Mais avec l'âge croissant, les extrapolations à partir de l'actuel deviennent de plus en plus incertaines puisque de plus en plus de genres connus de l'actuel disparaissent des listes fauniques. Les exemples de faunes anciennes interprétées par WELLS font apparaître cette imprécision, grandissante vers le passé de plus en plus lointain. WELLS estime qu'au-delà du Cénozoïque, cette méthode n'est plus utile pour interpréter les Scléroractiniaires ahermatyptiques.

Tableau 3 : Faunes actuelles de Scléroractiniaires dans leur contexte réel de profondeur et de température et contexte extrapolé (d'après WELLS, 1967) [Living scleractinian faunas in their actual context of depth and temperature and extrapolated context]

secteur	nombre de genres	contexte réel		contexte extrapolé	
		prof. (m)	temp. (°C)	prof. (m)	temp. (°C)
Manche	5	80	8-15	75-100	7-13
Açores	7	1740	4	600-1900	3-5
Détroit de Floride	8	200-230	17-18	150-450	15,5-18
Mer de Sulu	11	70	26,4	60-200	22-27
Mer de Sulu	14	521	11,1	275-525	11-15,5
Sud du Japon	9	203	14,3	165-600	9,3-15,3

La méthode de WELLS n'est pas exempte de pièges susceptibles de fausser considérablement les résultats. Ils sont de deux ordres :

- imprécisions importantes ou erreurs concernant les profondeurs et températures limites portées sur la liste de référence ;

- hétérogénéité de la faune à interpréter qui, en réalité, représente un mélange d'éléments issus de différentes tranches de profondeur.

Les rares listes de référence de quelque envergure (profondeur et température : VAUGHAN & WELLS, 1943 ; WELLS, 1967 ; profondeur seulement : CHEVALIER, 1987) sont dépourvues d'explications car il n'est guère possible de détailler les données utilisées

à partir d'une littérature abondante. Ces listes successives montrent une certaine évolution qui, pourrait-on espérer, devrait aller dans le sens d'une plus grande précision et fiabilité. Or, les listes plus récentes véhiculent encore des erreurs anciennes en plus des nouvelles. Les imprécisions importantes ou erreurs concernant la profondeur (et par liaison, la température) rendant aléatoire l'usage des listes de référence, ont des causes variées, dont notamment :

- une répartition en profondeur encore trop incomplètement documentée, les récoltes connues correspondant à seulement une partie de son étendue ;

- la prise en compte d'échantillons morts accidentellement déplacés vers des profondeurs qui dépassent

de loin celles habitées ;

- des imprécisions et confusions taxonomiques de tout ordre.

Quelques exemples peuvent illustrer l'insuffisance des listes.

Pour le genre *Sphenotrochus*, VAUGHAN & WELLS (1943) indiquent 22-274 m, ce qui reflète assez bien la répartition actuellement connue, des petits fonds côtiers jusque dans le bathyal supérieur. Pour le même genre, WELLS (1967) indique 20-2760 m, données reprises par CHEVALIER (1987). Il y a alors plus de 2000 m en excès. La profondeur de 2760 m portée sur la liste pourrait s'expliquer par un zéro ajouté par simple lapsus.

Pour le genre *Lophelia*, VAUGHAN & WELLS (1943) indiquent 146-3248 m, WELLS (1967) 65-2000 m et CHEVALIER (1987) 0-3250 m. Or, si *L. pertusa*, espèce principale sinon unique, existe bien à partir d'environ 60 m dans les fjords de Norvège (à plus grande profondeur à des latitudes moins élevées), elle ne semble guère vivre au-delà de 1300 m, nonobstant quelques branches mortes obtenues à des profondeurs plus grandes (de l'ordre de 2000 m). L'indication de 3250 m comme limite inférieure semble excessive de près de 2000 m. Prétendre que *Lophelia* vit aussi dans les niveaux tout à fait superficiels (à partir de 0 m) est aussi absurde.

Le genre *Caryophyllia* a une grande étendue verticale : 0-2745 m pour WELLS (1967), 0-3100 m pour CHEVALIER (1987). Certaines espèces vivent effectivement à très faible profondeur, telles que *C. smithii* et *C. inornata* dans l'Atlantique nord-oriental et en Méditerranée (ZIBROWIUS, 1980). Quant à la limite inférieure, CHEVALIER (1987) prend en compte des récoltes de *C. ambrosia* que ZIBROWIUS (1980) avait considérées comme non représentatives (échantillons morts, secteur accidenté, récoltes anciennes). La limite inférieure de *Caryophyllia* pourrait effectivement coïncider avec celle, confirmée, de *C. ambrosia* qui se situe plutôt vers 2500 m dans l'Atlantique nord-oriental (ZIBROWIUS, 1980, 1985).

Quoiqu'il en soit, une référence du type « *Caryophyllia*, 0-2500 m, 3-27°C » n'est pas utile lorsqu'il s'agit d'interpréter un ensemble fossile comprenant des *Caryophyllia*. Il est alors souhaitable de pouvoir rapprocher ces *Caryophyllia* fossiles d'espèces actuelles ayant une étendue verticale plus réduite. Rappelons, par exemple, que dans l'Atlantique nord-oriental trois espèces de *Caryophyllia* tendant à devenir libres après avoir été fixées à de petits substrats (espèces jadis confondues sous « *C. clavus* »), vivent sur des fonds meubles à des niveaux bien distincts : *C. smithii* (Fig. 8) sur le plateau continental, le rebord et le haut de la pente, *C. seguenzae* dans les profondeurs moyennes de la pente, et *C. ambrosia* (Fig. 9) en bas de la pente.

Les mêmes listes de référence incluent également, comme faisant partie de la faune actuelle, des genres

tels que *Micrabacia* et *Parasmilia* qui, au contraire, semblent avoir uniquement des représentants fossiles. Ceci s'explique du fait que des espèces actuelles, placées maintenant dans d'autres genres de Micrabaciidae et Parasmiliidae, avaient, à l'origine, été attribuées aux genres *Micrabacia* et *Parasmilia*. Ces indications injustifiées de profondeurs et températures limites suggèrent, à tort, qu'on dispose, pour les fossiles de ces genres, d'une solide base de comparaison.

L'autre piège important, le mélange de faunes caractéristiques de profondeurs distinctes, est bien illustré par plusieurs des assemblages fossiles analysés par WELLS (1967). Parmi ceux-ci figurent notamment des exemples du Miocène moyen de la vallée du Rhône et de l'Eocène de Barbados. Le mélange y est évident : formes hermatypiques à zooxanthelles, typiques de faible profondeur (*Siderastrea* dans la vallée du Rhône ; *Siderastrea*, *Goniopora*, *Montastrea*, *Stylophora* à Barbados) et formes ahermatypiques au moins circalittorales sinon bathyales.

Dans l'actuel, on peut bien trouver, dans des zones accidentées des tropiques, des mélanges analogues de coraux déplacés de leur milieu récifal, et d'une faune typiquement profonde, en place. On a ainsi pu draguer *Galaxea* par 1400-1600 m dans le golfe d'Aden (campagne SUMEROUAD, 1977) et plusieurs autres hermatypiques par 600-1400 m sur la rive Vitoria - Trindade au large du Brésil (campagne MD 55, 1987).

Les mélanges comprenant des formes issues de différents niveaux de profondeur sont plus facilement détectés s'ils incluent aussi des hermatypiques, nécessairement de faible profondeur. Au contraire, la probabilité est grande que le mélange passe inaperçu dans le cas d'un assemblage hétérogène exclusivement ahermatypique et suffisamment ancien pour qu'on ne puisse plus identifier ses composants à des espèces actuelles.

Assurément utile dans le cas d'une faune homogène d'un même niveau de profondeur, la méthode de WELLS ne peut pas donner de résultat sensé dans le cas contraire : on ne peut concevoir une sorte de moyenne entre espèces littorales et espèces bathyales.

11. Un exemple de l'interprétation paléobathymétrique sur la base de données actuelles : les faunes pléistocènes méditerranéennes

Le sud de l'Italie et en particulier les secteurs des deux côtés du détroit de Messine (Calabre et Sicile) sont riches en faunes plioquaternaires portées à des altitudes variées. Les travaux de SEGUENZA (1864, 1880), paléontologiste pionnier dans les environs du détroit, contiennent déjà une abondance d'informations sur la faune de sites nombreux, y compris les Scléractiniens. SEGUENZA a su distinguer entre faunes de différents niveaux de profondeur. Actuellement, les environs du détroit sont à nouveau intensément

étudiés sur le plan géologique et paléontologique (BARRIER *et al.*, 1988a). Dans ce cadre, l'étude des Scléactiniaires a contribué à une meilleure compréhension de nombreux sites. Voici quelques exemples.

En appliquant sa méthode d'extrapolation à ce qu'il considère comme des « exemples de faunes ahermatypiques fossiles assez bien connues », Wells (1967) a choisi aussi un exemple dans le Pléistocène inférieur des environs de Messine (Sicile) : la faune de la « strate B » de SEGUENZA (1864) que cet auteur qualifie de « calcaire grossier ou sable à coquilles dont 87 p. 100 des espèces sont encore vivantes ». D'après l'inventaire fourni par SEGUENZA, WELLS prend en compte 8 composants dont 7 Scléactiniaires (*Astroides calycularis*, *Cladocora caespitosa*, *Caryophyllia clavus*, *C. arcuata*, *Dendrophyllia ramea*, *D. cornigera*, *Lophelia pertusa* [= *L. prolifera*]) et un Gorgonaire (*Corallium rubrum*). Traitant cette faune comme si elle avait vécu ensemble en un lieu, WELLS extrapole la profondeur correspondante à 70-80 et la température à 13°C.

Or, si on se rapporte à une étude monographique récente des Scléactiniaires de la Méditerranée et de l'Atlantique nord-oriental (ZIBROWIUS, 1980), on remarque que cette liste comprend des espèces ne coexistant jamais puisque typiques de niveaux de profondeur très différents. *Astroides calycularis* est typique de la roche littorale et ne semble guère dépasser 30 m. *Cladocora caespitosa* (Pl. I, fig. 2) possède des zooxanthelles qui lui imposent de vivre à un niveau bien éclairé. Au contraire, *Lophelia pertusa* est typiquement une espèce bathyale. Les autres espèces caractérisent des fonds circalittoraux à bathyaux supérieurs. Quant à la température, les populations les plus superficielles de *A. calycularis* et *C. caespitosa* supportent des températures estivales de l'ordre de 25°C, températures auxquelles les espèces circalittorales à bathyales de la liste ne sont évidemment pas exposées.

Le fait que la faune de la « strate B » de SEGUENZA ne provient pas d'un site précis et unique, est d'un intérêt secondaire. On pourrait bien trouver toutes ces espèces fossiles ensemble, le transfert *post mortem* d'espèces littorales vers les profondeurs plus importantes étant chose courante dans des zones accidentées. Ceci a encore été confirmé lors de la campagne BALGIM en 1984. Dans une station au large de Tanger, à l'ouest du seuil de Gibraltar (DR 115 : 35°47', 5'W - 6°04', 2'W, 332 m) le sédiment grossier sous le courant de sortie de l'eau méditerranéenne comporte beaucoup de bioclastes de Scléactiniaires. Parmi les 14 espèces reconnues, représentant un mélange de tous les niveaux de profondeur, on relève, notamment, les espèces *Astroides calycularis* et *Lophelia pertusa* dont il est question ci-dessus.

Le site d'Archi (Calabre) présente un autre exemple de mélange. Plus que certains autres sites à marnes bathyales du secteur, il semble soumis à des remaniements de faunes pléistocènes de niveaux différents

et pas nécessairement contemporaines, comme ceci ressort d'ailleurs des listes de PLACELLA (1979, 1982). Il y existe une faune bathyale, éteinte en Méditerranée (avec *Caryophyllia ambrosia*, *Flabellum alabastrium*, etc.) et témoignant d'un environnement profond et à basse température, et une faune de moindre profondeur, circalittorale (elle aussi probablement un mélange), d'espèces qui vivent encore en Méditerranée, donc susceptibles de supporter des températures d'au moins 13°C : *Phyllangia mouchezii*, *Dendrophyllia ramea*, *Caryophyllia cyathus* [= *Paracyathus* « *incrustans* » sensu PLACELLA, 1979], *Caryophyllia smithii*.

Au Capo Vaticano (Calabre), trois espèces de Scléactiniaires font partie d'une faune pléistocène de faible profondeur à environ 260 m d'altitude dans une paléofalaise (Barrier *et al.*, sous presse) : *Balanophyllia europaea* (Pl. I, fig. 1) et *B. regia* en place sur la roche, et *Astroides calycularis* dans des accumulations contre cette roche, au même niveau. Les informations obtenues à partir des Scléactiniaires et d'autres groupes (Mollusques et Serpulidae principalement) sont concordantes : cette faune a vécu à une profondeur de quelques mètres seulement. Comprennant des espèces « sénégalienne » et « thermophile », elle est considérée comme tyrrhénienne ; son âge absolu peut bien sûr être discuté compte tenu de la disparité des datations radiométriques publiées pour cette époque. De toute façon, il s'agit d'une faune absolument différente de celle des calcaires du Pliocène supérieur - Pléistocène inférieur affleurant à proximité : cette dernière comprend les Scléactiniaires *Dendrophyllia cornigera* et *Enallopsammia rostrata* qui, au contraire, témoignent d'un environnement bathyal, tout comme d'autres éléments de cette faune (Gorgonaires Isididae, Serpulidae, Mollusques).

Au Capo dell'Armi (Calabre) une paléofalaise porte, par environ 65 m d'altitude, des concrétions en place très développées et riches en Scléactiniaires, Serpulidae et Mollusques (Barrier *et al.*, 1988b). *Caryophyllia inornata* et *Hoplanguia durotrix* (Pl. I, fig. 5) sont abondantes sous de petits surplombs. *Balanophyllia regia* (un seul exemplaire) fut observé sur une surface rocheuse fortement inclinée hors surplomb. Conjointement à d'autres données, l'abondance et la localisation respectives de ces coraux permettent de déduire que cette paléocommunauté a vécu à une profondeur n'excédant pas 20-30 m. L'âge de ce peuplement a été daté à 33200 ± 2730 ans, résultat qui permet d'apprécier l'ampleur et la vitesse des mouvements ascensionnels récents dans l'aire du détroit de Messine (FONTES *et al.*, 1988).

Les marnes bathyales du Pléistocène inférieur et moyen affleurant à divers endroits en Calabre, et notamment dans la carrière de Lazzaro (Barrier *et al.*, 1988 a, 1989) comportent une quinzaine d'espèces de Scléactiniaires. Pour plus de la moitié, elles ne vivent plus en Méditerranée, mais la plupart de celles

disparues de cette mer font encore partie de la faune bathyale de l'Atlantique nord-oriental. Leur présence en Méditerranée pléistocène permet de déduire qu'elle y était liée à des conditions environnementales ressemblant davantage à celles qui caractérisent l'Atlantique actuel. Or, la particularité la plus marquée de la Méditerranée actuelle est l'homothermie des eaux profondes à la température relativement élevée d'environ 13°C. Dans l'océan la température décroît jusqu'au fond. Dans l'Atlantique nord-oriental par 36°N (latitude du détroit de Gibraltar), à 2000 m, elle est ainsi de l'ordre de 4,5°C.

Parmi les Scléactiniaires des marnes pléistocènes de Calabre, certains suggèrent une profondeur de quelques centaines de mètres (moins de 1000 m) et une température de quelques degrés en-dessous de 13°C. Au contraire, d'autres suggèrent une profondeur bien plus grande (1000-2000 m, sinon autour de 2000 m) et une température bien plus basse (proche de 4°C). L'analyse des autres groupes représentés dans les marnes vient à l'appui tantôt de l'une, tantôt de l'autre éventualité : ainsi les Mollusques suggèrent plutôt une profondeur de moins de 1000 m, et les Crinoïdes pédonculés (ROUX *et al.*, 1988) une profondeur dépassant 1000 m. Mais il semble s'agir d'une faune ayant vécu plutôt ensemble, et non d'un mélange issu de niveaux très différents. Tout au plus pourrait-il s'agir de faunes se rencontrant dans un certain intervalle de profondeur. Pour le moment ces indications apparemment divergentes découlant du modèle actuel ne sont pas encore bien comprises.

On peut imaginer que la température de 4,5°C, se situant actuellement à 36°N devant le détroit de Gibraltar par 2000 m, ait pu se trouver à une profondeur bien moindre au Pléistocène comme ceci est le cas aussi actuellement à des latitudes plus basses et plus élevées de l'Atlantique oriental : par 1200 m à 8°N, par 1400 m à 16°N, par 1700 m à 43°N (FUGLISTER, 1960). Si on admet une communication plus profonde avec l'océan que la communication actuelle au niveau de Gibraltar, cette même température a pu se trouver alors aussi plus près de la surface en Méditerranée, les parties profondes du bassin étant éventuellement soumises à un régime d'homothermie à basse température. Ceci pourrait expliquer une relative « remontée » de certaines espèces pendant le Pléistocène.

Au contraire, si la Méditerranée pléistocène n'a pas connu de températures aussi basses, la présence dans les marnes pléistocènes de formes qu'on semble pouvoir attribuer à des espèces caractérisant aujourd'hui les grandes profondeurs, suggère qu'elles aient pu évoluer (en particulier *Caryophyllia ambrosia*, (Pl. I, fig. 9) vers des populations locales physiologiquement distinctes et capables de vivre à des températures plus élevées (correspondant aux profondeurs moindres) que leurs homologues atlantiques actuels.

En extrapolant la profondeur et la température correspondant aux marnes d'Archi (Calabre), PLACEL-

LA (1979) s'est certainement référée trop exclusivement aux espèces suggérant l'environnement le plus profond et le plus froid d'après le modèle atlantique.

Il est probablement significatif que la faune profonde des Scléactiniaires de la Méditerranée pléistocène ne semble pas comporter *Solenosmilia variabilis* (Pl. I, fig. 13), espèce formant de grandes colonies comme *Madrepora oculata* (Pl. I, fig. 12) et *Lophelia pertusa*, mais qui relaie ces dernières à plus grande profondeur et dépasse 2000 m dans l'actuel. D'autres absences remarquées sont celles de diverses espèces accompagnant *Caryophyllia ambrosia* par 2000 m dans l'Atlantique nord-oriental (ZIBROWIUS, 1980, 1985) : *Caryophyllia cornuformis*, *Deltocyathus conicus* (Pl. I, fig. 13), *Flabellum angulare*, *Fungiacyathus marenzelleri* (Pl. I, fig. 14).

Si la faune profonde des Scléactiniaires de la Méditerranée pléistocène était, de toute évidence, du type « atlantique », elle était apparemment appauvrie par rapport à la faune atlantique actuelle. Certaines espèces contribuant à ce caractère « atlantique » vivaient en Méditerranée encore au Pléistocène supérieur ; des échantillons d'âge würmien y ont été dragués ou prélevés par submersible dans les grandes profondeurs (ZIBROWIUS, 1980, 1981 ; DI GERONIMO & ZIBROWIUS, 1983 ; DELIBRIAS & TAVIANI, 1985 ; ALLOUC, 1987).

12. Conclusions

L'extrapolation de la profondeur (et en liaison, de la température) du milieu dans lequel a vécu une faune fossile de Scléactiniaires est possible par comparaison avec l'actuel. Elle peut donner des résultats satisfaisants, tout au moins pour un passé géologique relativement récent, dans la mesure où la faune fossile en question comporte essentiellement des formes encore présentes dans l'actuel ou qui sont proches de formes actuelles.

Cependant, plusieurs conditions essentielles doivent être remplies :

- la faune fossile doit être suffisamment bien conservée pour permettre une identification fiable au niveau spécifique sinon générique ;

- la taxonomie des formes actuelles servant de point de comparaison doit être au point ;

- la documentation sur la répartition et l'écologie des formes actuelles de référence doit être représentative et précise.

L'extrapolation peut alors s'inspirer de la démarche proposée par WELLS (1967) : l'intervalle de profondeur (et de température) en commun à tous les taxons présents dans l'assemblage fossile est considéré comme la meilleure approximation pour le paléoenvironnement en question. Exceptionnellement, il peut suffire d'une seule espèce typique de la roche littorale et à étroite marge de tolérance, pour obtenir un résultat précis.

Il est important de détecter un éventuel mélange d'éléments fauniques issus de niveaux de profondeur différents, piège du modèle qui peut fausser considérablement le résultat.

La précision des résultats peut être du même ordre que celle obtenue sur la base d'autres groupes d'un usage déjà courant pour ce genre d'estimation (Mollusques, divers microfossiles). Il est évidemment souhaitable d'avoir recours, conjointement, à l'analyse de plusieurs groupes.

L'extrapolation n'est toutefois pas à la portée du géologue ayant peu d'expérience avec les Scléractiniaires. Le concours d'un spécialiste est toujours conseillé, car les problèmes taxonomiques sont complexes et les ouvrages de référence représentatifs et contenant des informations écologiques précises couvrent encore trop peu de grandes régions ou de taxons de Scléractiniaires.

La présente mise au point a atteint son but si elle contribue à attirer davantage d'attention sur les Scléractiniaires ahermatypiques fossiles comme indicateurs potentiels de la profondeur, au même titre que d'autres groupes couramment utilisés.

13. Liste alphabétique des espèces de Scléractiniaires mentionnées

Acropora cervicornis (Lamarck, 1816) ; *A. formosa* (Dana, 1846) ; *Astrangia poculata* (Ellis & Solander, 1786) [= *A. astraeiformis* Milne Edwards & Haime, 1849] ; *Astroides calycularis* (Pallas, 1766) ; *Balanophyllia europaea* (Risso, 1826) ; *B. regia* Gosse, 1860 ; *Caryophyllia ambrosia* Alcock, 1898 ; *C. arcuata* Milne Edwards & Haime, 1848 ; *C. calveri* Duncan, 1873 ; *C. clavus* Scacchi, 1835 ; *C. cornuformis* Pourtalès, 1868 ; *C. cyathus* (Ellis & Solander, 1786) ; *C. inornata* (Duncan, 1878) ; *C. sarsiae* Zibrowius, 1974 ; *C. seguenzae* Duncan, 1873 ; *C. smithii* Stockes & Broderip, 1828 ; *Ceratotrochus magnaghii* (Cecchini, 1914) ; *Cladocora caespitosa* (Linné, 1767) ; *Coscinaraea mneilli* Wells, 1962 ; *Deltocyathus calcar* Pourtalès, 1874 ; *D. conicus* Zibrowius, 1980 ; *D. italicus* (Michelotti, 1838) ; *Dendrophyllia cornigera* (Lamarck, 1816) ; *D. laboreli* Zibrowius & Brito, 1984 ; *D. « minuscula »* sensu Scheer & Pillai, 1983 [non Bourne, 1905] ; *D. ramea* (Linné, 1758) ; *Desmophyllum cristagalli* Milne Edwards & Haime, 1848 ; *Enallopsammia profunda* (Portalès, 1868) ; *E. rostrata* (Portalès, 1878) ; *Flabellum alabastrum* Mosely, 1873 ; *F. angulare* Moseley, 1881 ; *Fungiacyathus marenzelleri* (Vaughan, 1906) ; *Goniocorella dumosa* (Alcock, 1902) ; *Guynia annulata* Duncan, 1872 ; *Heteropsammia michelini* Milne Edwards & Haime, 1848 ; *Hoplangia durotrix* Gosse, 1860 ; *Leptoseria fragilis* Milne Edwards & Haime, 1849 ; *Lophelia pertusa* (Linné, 1758) [= *L. prolifera* (Pallas, 1766)] ; *Madracis « asperula »* sensu Allan & Wells, 1962

[non Milne Edwards & Haime, 1850] ; *Madracis interjecta* Marenzeller, 1907 ; *M. pharensis* (Heller, 1868) ; *Madrepora oculata* Linné, 1758 ; *Oculina varicosa* (Lesueur, 1820) ; *Paracyathus « incrustans »* sensu Placella, 1979 [non Zuffardi-Comerci, 1932] ; *Phyllangia mouchezii* (Lacaze-Duthiers, 1897) ; *Pocillopora damicornis* (Linné, 1758) ; *Schizoculina africana* (Thiel, 1928) ; *Sclerhelia hirtella* (Pallas, 1766) ; *Scolymia australis* Milne Edwards & Haime, 1849 ; *Siderastraea siderea* (Ellis & Solander, 1786) ; *Sphenotrochus andrewianus* Milne Edwards & Haime 1848 ; *Solenosmilia variabilis* Duncan, 1873 ; *Stenocyathus vermiformis* (Portalès, 1869) ; *Stephanocyathus moseleyanus* (Sclater, 1886) ; *Thalamophyllia gasti* (Döhrlein, 1913) ; *Tubastraea micranthus* (Ehrenberg, 1834) ; *Turbinaria peltata* (Esper, 1758).

BIBLIOGRAPHIE

ALLOUC J. (1987) - Les paléocommunautés profondes sur fond rocheux du Pléistocène méditerranéen. Description et essai d'interprétation paléocéologique. *Geobios*, 20 (2), pp. 241-263, 3 pl.

BARRIER P., DI GERONIMO I., MONTENAT C. (ed.) (1988a) - Le détroit de Messine (Italie). Evolution tectono-sédimentaire récente (Pliocène et Quaternaire) et environnement actuel. *Institut Géologique Albert de Lapparent (= IGAL)*, Paris, documents et travaux, 11, 272pp., 3pl.

BARRIER P., DI GERONIMO I., ZIBROWIUS H. (1988b). - Concrétions sciaphiles d'une falaise peu profonde dans le Pléistocène du Capo dell'Armi (Reggio Calabria, Italie). 3° *simposio di ecologia e palaecologia delle comunità bentochine*, Taormina, 1985.

BARRIER P., DI GERONIMO I., MONTENAT C., ROUX M., ZIBROWIUS H. (1989). - Présence de faunes bathyales atlantiques dans le Pliocène et le Pléistocène de Méditerranée (Détroit de Messine, Italie). *Bull. Soc. géo. Fr.* (sous presse)

BARRIER P., DI GERONIMO I., ZIBROWIUS H., RAISSON F. (presse). - Faune sénégalaise du paléoes-carpement du Capo Vaticano (Calabre méridionale). 4° *simposio di ecologia e paleoecologia delle comunità bentochine*, Sorrento, 1988.

CAIRNS S.D. (1979). - The deep-water Scleractinia of the Caribbean Sea and adjacent waters. *Stud. Fauna Curaçao and other Carib. Isl.*, 67 (180), 341 pp., 40pl.

CAIRNS S.D. (1982). - Antarctic and Subantarctic Scleractinia. Washington, *Antarctic Res. Ser.*, 34 (1), 74 pp., 18 pl.

- CAIRNS S.D.** (1984). - New records of ahermatypic corals (Scleractinia) from the Hawaiian and Line Islands. - Honolulu, *Occ. Pap. Bernice P. Bishop Mus.*, 25 (10) : 30pp., 5pl.
- CAIRNS S.D., STANLEY G.D.** (1982). - Ahermatypic coral banks : living and fossil counterparts. -*Proc. Fourth intern. Coral reef Symp.*, Manila, 1981, 1, pp. 611-618. 2 fig.
- CHEVALIER J.P.** (1987). - Ordre des Scléactinaires. In : GRASSE P.P (Dir), *Traité de Zoologie*. Masson, Paris, 3 (3 : Cnidaires Anthozoaires), pp. 405-764, fig. 263-418.
- COATES A.G., JACKSON J.B.C.** (1987). Clonal growth, algal symbiosis, and reef formation by corals. *Paleobiology*, 13 (4), pp. 363-378, 10 fig.
- DELIBRIAS G., TAVIANI M.** (1985). - Dating the death of Mediterranean deep-sea scleractinian corals. *Mar. Geo.*, 62, pp. 175-180.
- DI GERONIMO I., ZIBROWIUS H.** (1983). - Le Scléactiniaire *Fungiacyathus fragilis* et l'Octocoralliaire Stoloniifère *Scyphopodium ingolfi* dans le Pléistocène de la Méditerranée. *Monaco, Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 28 (3), pp. 303-306.
- FONTES J.C., BARRIER P., DI GERONIMO I., MONTENAT C.** (1988). - Datations carbone 14 sur des Bivalves pléistocènes supérieurs du détroit de Messine. IN : **BARRIER P., DI GERONIMO I., MONTENAT C.** (Ed.). Le détroit de Messine (Italie). Evolution tectono-sédimentaire récente (Pliocène et Quaternaire) et environnement actuel. *Institut Géologique Albert de Lapparent (= IGVAL)*, Paris, Documents et travaux, 11, pp. 101-104, 1 fig.
- FRICKE H.W., HOTTINGER L.** (1983). - Coral bioherms below the euphotic zone in the Red Sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 11 (2), pp. 113-117, 5 fig.
- FRICKE H.W., SCHUHMACHER H.**, (1983). - The depth limits of the Red Sea stony corals : an ecophysiological problem (a deep diving survey by submersible). *Mar. Ecol. (P.S.Z.N.I.)*. 4 (2), pp. 163-194, 16 fig.
- FUGLISTER F.C.** (1960). - Atlantic Ocean atlas of temperature and salinity profiles and data from the international geophysical year of 1957-1958. *Woods Hole oceanographic institution atlas series*, 1. 209 pp.
- HARMELIN J.G., VACELET J. VASSEUR.P.** (1985). - Les grottes sous-marines obscures : un milieu extrême et un remarquable biotope refuge. *Téthys*, 11 (3-4), pp. 214-229.
- KELLER N.B.** (1976). The deep-sea madreporarian corals of the genus *Fungiacyathus* from the Kurile-kamchatka, Aleutian trenches and other regions of the world ocean (en russe, avec résumé anglais). *Trudy Inst. Okeanol.*, 99, pp. 31-44, 3pl.
- KORNICKER L.S., SQUIRES D.F.** (1962) - Floating corals : a possible source of erroneous distribution data. *Limnol. Oceanogr.*, 7 (4), pp. 447-452, 1 fig.
- LABOREL J.** (1982) - Formations coralliennes des Antilles françaises. Paris, *Oceanis*, 8 (4), pp. 339-353
- PETERS E.C., CAIRNS S.D., PILSON M.E.Q., WELLS J.W., JAAP W.C., LANG J.C., (CUMMINGS) VASLESKI C.E., ST.PIERRE GOLLAHON L.** (1988) - Nomenclature and biology of *Astrangia poculata* (= *A. danae*, = *A. astraeiformis*) (Cnidaria : Anthozoa). *Proc. biol. Soc. Washington*, 101 (2), pp. 234-250.
- PLACELLA B.** (1979) - Nuove osservazioni sulla corallofauna delle argille pleistoceniche di Archi (Reggio Calabria). *Boll. Soc. Nat. Napoli*, 87, 1978, pp. 1-23, 4 pl.
- PLACELLA B.** (1980) - I coralli pliocenici di Masseria Concarone - Pisticci (Mt.). *Boll. Soc. Nat. Napoli*, 89, 1980, pp. 1-14, 2 pl.
- PLACELLA B.** (1982) - Ulteriore segnalazione di corallofauna in argille pleistoceniche nella provincia di Reggio Calabria. *Boll. Soc. Nat. Napoli*, 91 : 33-41, 1 pl.
- ROUX M., BARRIER P., DI GERONIMO I., MONTENAT C.** (1988) - Découverte de Crinoïdes pédonculés bathyaux d'origine atlantique dans le Pliocène supérieur et le Pléistocène moyen méditerranéen : conséquences biogéographiques. *C.R. Acad. Sci.*, (3) 307 : 259-264
- SCHLICHTER D., FRICKE H.W., WEBER W.** (1986) - Light harvesting by wavelenth transformation in a symbiotic coral of the Red Sea twilight zone. *Mar. Biol.*, 91 (3) : 403-407, 5 fig.
- SCHLICHTER D., WEBER W., FRICKE H.W.**, (1985) - A chromatophore system in the hermatypic, deep-water coral *Leptoseris fragilis* (Anthozoa : Hexacorallia). *Mar. Biol.*, 89 (2) : 143-147, 7 fig.
- SCHUHMACHER H., ZIBROWIUS H.** (1985) - What is hermatypic ? A redefinition of ecological groups in corals and other organisms. *Coral Reefs*, 4 (1), pp. 1-9
- SEGUENZA G.** (1864) - Disquizioni paleontologiche intorno ai Corallarii fossili delle rocce terziarie del distretto di Messina. *Mem. r. Accad. Scie. Torino*, Cl. Sci. fis. mat., (2) 21, pp. 399-560, 15 pl.

- SEGUENZA G.** (1880) - Le formazioni terziarie nella provincia di Reggio (Calabria) - Roma, *Atti r. Accad. Lincei*, Mem. Cl. Sci. fis., mat. nat., (3) 6, 446 p., 2 fig., 17 pl.
- STANLEY G.D., CAIRNS S.D.** (1988) - Constructional azoxanthellate coral communities : an overview with implications for the fossil record. - *Palaios*, 5 (3), 233-242
- VAUGHAN T.W., WELLS J.W.**, (1943) - Revision of the suborders, families, and genera of the Scleractinia. *Spec. Pap., geol. Soc. America*, 44, xv + 363 pp., 39 fig., 51 pl.
- VERON J.E.N.** (1986a) - Corals of Australia and the Indo-Pacific - Angus & Robertson, North Ryde / Australia ; *The Australian Institute of marine Science*, xi - 644 pp., ill.
- VERON J.E.N.** (1986b) - Distribution of reef-building corals. *Oceanus*, 29 (2), pp. 27-31, 2 fig.
- WEBER J.N.** (1974) - Basis for skeletal plasticity among reef-building corals. - *Geology*, 2, pp. 153-154
- WELLS J.W.** (1933) - Corals of the Cretaceous of the Atlantic and Gulf coastal plains and the western interior of the United States. - *Bull. American Paleont.*, 18 (67), pp. 85-288, pl. 14-29
- WELLS J.W.** (1956) - Scleractinia. In : MOORE R.C. (Ed.) Treatise on invertebrate paleontology. New York, *Geological society of America* ; Lawrence, Kansas University Press, Part F : Coelenterata, pp. F328-F444, fig. 222-339
- WELLS J.W.** (1967) - Corals as bathometers. In : HALLAM A. (Ed.) Depth indicators in marine sedimentary environments. *Mar. Geol.*, 5 (5-6), pp. 349-365, 11 fig.
- ZHULEVA YE. V.**, (1987) - underwater photoprofiling in a geological - geomorphological investigation of Vercelli Seamount (Tyrrhenian Sea) [en russe, avec résumé anglais]. *Okeanologiya (Akad. Nauk. SSSR)*, 27 (5) : 608-614 [1988 : traduction anglaise : *Oceanology* (English edition), 27 (5) : 808-815].
- ZIBROWIUS H.** (1980) - Les Scléactiniaires de la Méditerranée et de l'Atlantique nord-oriental. - Monaco, *Mém. Inst. océanogr.*, 11, 284 pp., 107 pl.
- ZIBROWIUS H.** (1981) - Thanatocoenose pléistocène profonde à Spongiaires et Scléactiniaires dans la Fosse Hellénique. In : Journées d'études sur la systématique évolutive et la biogéographie en Méditerranée. Cagliari, 13-14 octobre 1980. Monaco, *Commission internationale pour l'exploration scientifique de la Mer Méditerranée*, pp. 133-136
- ZIBROWIUS H.** (1984) - Taxonomy in ahermatypic scleractinian corals. *Palaeontogr. amer.*, 54, pp. 80-85
- ZIBROWIUS H.** (1985) - Scléactiniaires bathyaux et abyssaux de l'Atlantique nord-oriental : campagnes BIOGAS (POLYGAS) et INCAL. In : LAUBIER L., MONNIOT C. (Ed.) Peuplements profonds du Golfe de Gascogne. *IFREMER*. pp. 311-324
- ZIBROWIUS H., PLACELLA B.** (1982) - First record of the genus *Fungiacyathus* (Cnidaria, Scleractinia) from the Mediterranean area : Pliocene of Masseria Concarone (MT.), southern Italy. - Modena, *Boll. Soc. paleont. ital.* 20 (2), pp. 143-146, 1 pl.
- ZLATARSKI V.N., MARTINEZ ESTALELLA N.** (1982) - Les Scléactiniaires de Cuba, avec des données sur les organismes associés. Sofia : *Editions de l'Académie bulgare des Sciences*, 472 pp., 135 fig., 152 pl.

PLANCHE I

Exemples de Scléractiniaires représentant des types écologiques différents de niveaux de profondeur variés. [Examples of scleractinians representing different ecological types from various depth levels].

Fig. 1. *Balanophyllia europaea* (x 2,8) :

photophile, à zooxanthelles, infralittoral, sur fonds durs ; spécimen à base large et calice irrégulier, comprimé ; Méditerranée : Ischia (Italie), 8 m [photophilous, with zooxanthellae, infralittoral, on hard bottom ; specimen with wide base and irregular, compressed calice ; Mediterranean : Ischia (Italy)].

Fig. 2. *Cladocora caespitosa* (x 0,4) :

infralittoral, photophile, à zooxanthelles, sur fonds durs et fonds meubles ; colonie globuleuse, sur fond dur ; Méditerranée : La Ciotat (France), 6 m [photophilous, with zooxanthellae, infralittoral, on hard and soft bottoms ; globular colony, on hard bottom ; Mediterranean : La Ciotat (France)].

Fig. 3. *Madracis pharensis* (x 4,6) :

pouvant exister avec ou sans zooxanthelles, infralittoral à circalittoral, sur fonds durs ; colonie provenant d'une grotte ; Méditerranée : île Zembra (Tunisie), 15 m [able to live with or without zooxanthellae, infralittoral to circalittoral, on hard bottom ; colony from a cave ; Mediterranean : Zembra Island (Tunisia)].

Fig. 4. *Dendrophyllia laboreli* (x 2,3) :

infralittoral à circalittoral, sur fond durs et fonds meubles ; colonie solidement fixée sur la roche ; Atlantique nord-oriental : Gran Canaria (îles Canaries) 17 m [infralittoral to circalittoral, on hard and soft bottoms ; colony solidly attached to rock ; northeastern Atlantic : Gran Canaria (Canary Islands)].

Fig. 5. *Hoplangia durotrix* (x 3,0) :

infralittoral à circalittoral, sur fonds durs ; colonie provenant de sous un surplomb ; Méditerranée : Marseille (France), 28 m [infralittoral to circalittoral, on hard bottoms ; colony from under an overhang ; Mediterranean : Marseille (France)].

Fig. 6. *Deltocyathus calcar* (x 4,0) :

avec excroissances radiaires à la base, typique de fonds meubles bathyaux ; Atlantique occidentale : détroit de Floride, 200 m (« Gerda » stat. 200, 24°06'N - 80°12'W) [with radial outgrowth at the base, typical of bathyal soft bottoms ; western Atlantic : Florida Straits].

Fig. 7. *Caryophyllia smithii* (x 1,6) :

infralittoral à bathyal supérieur, sur fonds durs et fonds meubles ; spécimen à base large, sur fond dur ; Méditerranée : Marseille (France), 23 m [infralittoral to upper bathyal, on hard and soft bottoms ; specimen with wide base, on hard bottom ; Mediterranean : Marseille (France)].

Fig. 8. *Caryophyllia smithii* (x 1,6) :
(voir 7) ; spécimen à base étroite, sur fond meuble ; Méditerranée : golfe de Patti (Sicile, Italie), 160-220 m [(see 7) ; specimen with narrow base, on soft bottom ; Mediterranean : Gulf of Patti (Sicily, Italy)].

Fig. 9. *Caryophyllia ambrosia* (x 1,9) :
typique de fonds meubles par environ 2000 m ; Atlantique nord-occidental : mer Celtique, 2112 m (POLYGAS, CV 09, 47°31,4'N - 8°43,6'W) [typical of soft bottoms at ca. 2000 m ; northeastern Atlantic : Celtic Sea].

Fig. 10. *Sphenotrochus andrewianus* (x 30) :
infralittoral à circalittoral, typique de fonds de sable grossier ; stade juvénile interstitiel, à bourgeonnement opposé. Méditerranée : Marseille (France), 20 m [infralittoral to circalittoral, typical of coarse sandy bottoms ; juvénile stage, interstitial, with opposite budding ; Mediterranean : Marseille (France)].

Fig. 11. *Solenosmilium variabilis* (x 0,8) :
espèce constructrice bathyale ; Atlantique nord-oriental : mer Celtique, 1420-1470 m (« Thalassa » stat. Z 452, 48°41,5'N - 10°53'W) [bathyal constructing species ; northeastern Atlantic : Celtic Sea].

Fig. 12. *Madrepora oculata* (x 0,8) :
espèce constructrice bathyale ; Atlantique nord-oriental : Açores, 815 m (BIACORES, stat. 197 : 37°49,5'N - 25°01,5'W) [bathyal constructing species ; northeastern Atlantic : Azores].

Fig. 13. *Deltocyathus conicus* (x 4,0) :
typique de fonds meubles par environ 2000 m ; Atlantique nord-oriental : Açores, 2085-2096 m (BIACORES, stat. 206, 36°21'N - 25°28,5'W) [typical of soft bottoms at ca. 2000 m ; northeastern Atlantic : Azores].

Fig. 14. *Fungiacyathus marenzelleri* (x 2,9) :
typique de fonds meubles par environ 2000-5000 m ; Atlantique nord-oriental : à l'ouest du golfe de Gascogne, 4620-4690 m (BIACORES, stat. 249, 45°50'N — 17°32'W) [typical of soft bottoms at ca. 2000-5000 m ; northeastern Atlantic : west of the Bay of Biscay].

