



## **Les associations symbiotiques dans le milieu subaquatique**

Rapport d'initiateur fédéral en biologie subaquatique

Emmanuel BERNIER

"La symbiose est comme le mariage : une exploitation mutuelle"

Traian Savescu  
(biologiste roumain)

Juillet 2001

## Table des matières

<b>1 - Introduction</b> .....	<b>4</b>
<b>2 - Un peu de vocabulaire</b> .....	<b>5</b>
<b>2.1 - Association</b> .....	<b>5</b>
<b>2.2 - Symbiose, mutualisme</b> .....	<b>5</b>
<b>2.3 - Carpose</b> .....	<b>5</b>
<b>2.4 - Commensalisme</b> .....	<b>5</b>
<b>2.5 - Phorésie</b> .....	<b>5</b>
<b>2.6 - Symphorisme</b> .....	<b>5</b>
<b>2.7 - Compétition</b> .....	<b>6</b>
<b>2.8 - Parasitisme</b> .....	<b>6</b>
<b>2.9 - Synécie</b> .....	<b>6</b>
<b>2.10 - Parécie</b> .....	<b>6</b>
<b>2.11 - Entécie</b> .....	<b>6</b>
<b>3 - Autotrophie &amp; Hétérotrophie : histoire de CHONP</b> .....	<b>7</b>
<b>3.1 - Echanges de matière et d'énergie</b> .....	<b>7</b>
<b>3.2 - Les principaux processus en jeu</b> .....	<b>7</b>
3.2.1 - Photosynthèse .....	7
3.2.2 - Métabolisme .....	7
3.2.3 - Décomposition .....	7
<b>3.3 - La chaîne alimentaire (simplifiée)</b> .....	<b>7</b>
<b>4 - La symbiose ça peut rapporter gros</b> .....	<b>9</b>
<b>4.1 - Avantage alimentaire (trophique)</b> .....	<b>9</b>
<b>4.2 - Avantage de protection</b> .....	<b>9</b>
4.2.1 - Contre les infections .....	9
4.2.2 - Contre les prédateurs .....	9
<b>4.3 - Avantage de reproduction</b> .....	<b>9</b>
<b>4.4 - La symbiose sous l'angle évolutionniste</b> .....	<b>9</b>
<b>5 - Quelques exemples de symbioses subaquatiques</b> .....	<b>11</b>
<b>5.1 - Associations entre autotrophes et hétérotrophes</b> .....	<b>11</b>
5.1.1 - Les premiers métazoaires .....	11
5.1.2 - Les récifs coralliens .....	11
5.1.3 - Où une éponge utilise ses spicules comme des fibres optiques .....	12
5.1.4 - Un plathelminthe vert : Convoluta .....	12
5.1.5 - D'autres exemples .....	13
5.1.6 - Eponges et cyanobactéries .....	14
<b>5.2 - Nettoyage</b> .....	<b>14</b>
5.2.1 - Les labres nettoyeurs .....	14
5.2.2 - Les crevettes nettoyeuses .....	15

5.2.3 - Barberfish & requins-marteaux.....	15
5.2.4 - Poissons anges & raies mantas .....	16
5.2.5 - Tortues, chirurgiens et labres.....	16
<b>5.3 - Protection contre les prédateurs.....</b>	<b>16</b>
5.3.1 - Pagures, anémones et porifères .....	16
5.3.2 - La dromie.....	17
5.3.3 - Anémones et Poissons-clown .....	17
5.3.4 - Autres locataires des anémones .....	18
5.3.5 - Gobies et crevettes .....	19
5.3.6 - Anémone encroûtante et éponge axinelle .....	19
<b>5.4 - Fiat lux : la bioluminescence.....</b>	<b>20</b>
<b>5.5 - Une alternative à la photosynthèse : la chimiosynthèse.....</b>	<b>21</b>
<b>6 - Références documentaires .....</b>	<b>22</b>
6.1 - Bibliographie .....	22
6.2 - Web.....	22
6.3 - CD-ROMs.....	22

## **1 - Introduction**

L'association est une notion bien connue des plongeurs français : c'est la structure d'origine de nos clubs fédéraux avec son cortège de règlements intérieurs, statuts, réunions de comité, assemblées générales et autres occasions de boire l'apéro ... ; ça c'est pour le volet non humide de la plongée. Pour le volet humide, celui qui commence sous la surface, l'association revêt une incroyable diversité de formes et de modes de fonctionnement (sans AG, ni apéro).

On s'est intéressé dans ce fascicule à une forme particulière de ces associations : les symbioses. L'objectif poursuivi est essentiellement de décrire et d'illustrer le fonctionnement des différents types de symbioses que l'on peut rencontrer dans le monde subaquatique. On s'est plutôt concentré sur des associations observables par des plongeurs méditerranéens, susceptibles tout de même de visiter occasionnellement des eaux plus exotiques ; on a également ajouté quelques exemples franchement inaccessibles à des plongeurs de loisir, mais qui ont semblé intéressants pour leur caractère anecdotique, ou pour souligner la diversité et l'originalité des formes de symbioses.

## **2 - Un peu de vocabulaire**

Lorsqu'on entame une recherche bibliographique, on bute rapidement sur l'obstacle du vocabulaire : d'un auteur à l'autre, les mêmes mots ne recouvrent pas toujours les mêmes notions et certaines notions se retrouvent sous des appellations différentes. Le petit lexique qui suit tente d'éclaircir la situation.

NB : Les différents types d'association décrits ne sont pas exclusifs les uns des autres ; ainsi, l'association décrite au § 5.3.1 entre les pagures et les anémones est une symbiose qui fait intervenir le commensalisme (§ 2.4) et la phorésie (§ 2.5).

### **2.1 - Association**

Dans tout ce qui suit, on a considéré l'association comme étant un mode de vie régulier et interspécifique, c'est à dire entre des individus appartenant à des (généralement deux) espèces différentes (ce qui exclut les sociétés animales qui n'intéressent qu'une espèce). En fonction de l'effet de l'interaction sur chacun des deux partenaires, on distingue plusieurs types d'associations.

### **2.2 - Symbiose, mutualisme**

C'est une association stable dont les partenaires retirent un bénéfice réciproque. On distingue les symbioses obligatoires (parfois appelées mutualisme), dans lesquelles l'un au moins des partenaires ne peut pas mener une existence indépendante, et les symbioses facultatives (parfois appelées coopération, voire mutualisme !!!), dans les autres cas.

NB : Chez certains auteurs, le mutualisme est une association très générale où deux organismes vivent ensemble ; la symbiose serait alors un cas particulier de mutualisme. Pour d'autres, la symbiose couvre toutes les associations, le mutualisme étant la forme bénéfique aux deux partenaires. Difficile de s'y retrouver !...

### **2.3 - Carpose**

Association dont un seul partenaire est bénéficiaire sans que l'autre soit pour autant spolié.

### **2.4 - Commensalisme**

Etymologiquement, le commensalisme représente une association où les partenaires "partagent la table" ; ce partage peut être à sens unique quand l'un des participants profite des reliefs alimentaires de l'autre. Dans le milieu subaquatique, c'est généralement cette dernière forme que l'on rencontre : l'un des participants, plus petit, se nourrit des particules alimentaires laissées par l'autre participant plus gros, car trop petites pour qu'il puisse les valoriser lui-même.

La plupart des auteurs généralisent cette définition aux carposes, mais elle est en fait un cas particulier de carpose (voir ci-dessus).

### **2.5 - Phorésie**

Souvent associée de commensalisme, la phorésie est le transport d'un organisme par un autre. Généralement, l'organisme transporté se nourrit des reliefs alimentaires de son hôte. L'exemple le plus connu concerne les rémoras qui se font transporter par des requins, des raies ou des tortues. La phorésie est généralement une carpose, mais peut parfois revêtir un caractère de parasitisme (blessures infligées par la ventouse des rémoras sur l'épiderme des raies).

### **2.6 - Symphorisme**

Dans le symphorisme, un organisme vit durablement fixé sur un autre qui lui sert de substrat, sans qu'il y ait nécessairement transport. L'espèce qui est fixée sur l'autre est qualifiée d'épibionte. Le symphorisme fait généralement partie des carposes.

### **2.7 - Compétition**

Deux espèces sont en compétition lorsqu'elles occupent la même niche écologique ; elles cherchent alors à s'éliminer mutuellement indirectement en accaparant les ressources de la niche commune au détriment de l'espèce concurrente.

### **2.8 - Parasitisme**

Le parasite tire obligatoirement et directement d'un autre être vivant les matériaux et l'énergie indispensable à l'entretien et à l'édification de sa substance. L'hôte subit toujours un préjudice qui peut aller jusqu'à la mort (l'intérêt du parasite est tout de même que l'hôte dure le plus longtemps possible pour subvenir à ses besoins ...). On distingue les ectoparasites (fixés sur l'hôte) et les endoparasites (fixés dans l'hôte).

### **2.9 - Synécie**

Forme de carpose où une espèce utilise les lieux d'habitation ou d'incubation d'une autre, sans lui être source d'avantage ou d'inconvénient.

### **2.10 - Parécie**

Forme de carpose où une espèce recherche le voisinage d'une autre pour se protéger de ses prédateurs.

### **2.11 - Entécie**

Forme de carpose où une espèce occupe les parties creuses, ouvertes sur l'extérieur, d'une autre espèce (pores des éponges, cavités branchiales de crustacés ou de poissons, cloaque des holoturies,...). Cette localisation assure à l'espèce entéciale un flux d'eau constamment enrichi de matières nutritives.

### 3 - Autotrophie & Hétérotrophie : histoire de CHONP

L'alimentation joue souvent un rôle important dans les symbioses. Il a donc paru utile d'évoquer quelques notions relatives à ce très vaste sujet.

#### 3.1 - Echanges de matière et d'énergie

Afin de se développer, les organismes vivants ont besoin d'assimiler des molécules organiques (glucides, protides et lipides) qui vont constituer la matière de leurs cellules et leur fournir par oxydation l'énergie nécessaire à leur développement. Ces molécules organiques sont des molécules longues et complexes composées essentiellement de carbone (C), d'hydrogène (H), d'oxygène (O), d'azote (N) et de phosphore (P). Afin de faire face à leur besoin de tels composés organiques, les organismes peuvent soit les prélever en tant que tels dans le milieu, soit les fabriquer à partir de molécules minérales constituées des mêmes composants (CHONP), mais beaucoup plus simples que les molécules organiques. Dans le premier cas, on parle d'hétérotrophie (de hétéro : autre, et trophéin : nourrir), et pour des organismes multicellulaires, on a affaire à des animaux ; dans le deuxième cas, on parle d'autotrophie (de auto : soi-même, qui traduit leur autonomie nutritive), et toujours pour des organismes multicellulaires, on a affaire à des végétaux.

Pour résumer, la production de matière organique absorbe de l'énergie, et sa consommation en libère : la matière organique peut être considérée comme un vecteur de transfert et de stockage d'énergie.

NB : Les champignons, bien qu'hétérotrophes et multicellulaires ne sont pas considérés comme des animaux, mais constituent un règne spécifique.

#### 3.2 - Les principaux processus en jeu

##### 3.2.1 - Photosynthèse

Le carbone minéral est puisé dans l'air ou dans l'eau sous forme de dioxyde de carbone présent en abondance, la lumière solaire apporte l'énergie nécessaire et la synthèse des composés organiques (glucides) est réalisée grâce des substances chimiques pigmentées (chlorophylles, caroténoïdes, xanthophylles) :



Ce processus est mis en œuvre par les végétaux marins (algues et herbes) et le phytoplancton. Ces organismes captent également des molécules N et P qui sont assimilées par des processus enzymatiques et contribuent à la composition de la matière organique.

##### 3.2.2 - Métabolisme

Le métabolisme des hétérotrophes est l'ensemble des mécanismes qui leur fournit l'énergie nécessaire grâce à l'oxydation des substances organiques consommées par l'alimentation.

##### 3.2.3 - Décomposition

Les déchets organiques sont décomposés par des bactéries et des champignons qui assurent ainsi le recyclage des composants "CHONP" sous forme minérale.

NB : Les bactéries sont des organismes unicellulaires sans véritable noyau (procaryotes) ; certaines sont autotrophes, d'autres hétérotrophes.

#### 3.3 - La chaîne alimentaire (simplifiée)

Les végétaux autotrophes synthétisent les composés organiques.

Ils sont consommés par les animaux herbivores (prédateurs de 1<sup>er</sup> ordre).  
Les animaux herbivores sont consommés par des animaux carnivores (prédateurs de 2<sup>ème</sup> ordre).  
Ces carnivores sont eux-mêmes consommés par d'autres carnivores (prédateurs de 3<sup>ème</sup> ordre).  
Et les décomposeurs recyclent ...  
A chacune de ces étapes, il y a transfert de matière et d'énergie sous forme de molécules organiques "CHONP".

NB : le rendement du transfert d'énergie est de l'ordre de 1% pour les producteurs primaires autotrophes et de l'ordre de 10% pour les prédateurs.



## **4 - La symbiose ça peut rapporter gros**

### **4.1 - Avantage alimentaire (trophique)**

Dans un grand nombre de cas, les symbioses offrent à l'un des participants, parfois aux deux, une ressource alimentaire d'un accès régulier, facile et peu risqué par rapport à d'autres voies telles que la prédation.

Ce mode d'alimentation peut également améliorer le rendement du transfert d'énergie comme c'est le cas dans les symbioses entre autotrophes et hétérotrophes (cf. § 5.1).

### **4.2 - Avantage de protection**

#### 4.2.1 - Contre les infections

Le nettoyage permet l'élimination des ectoparasites, lambeaux de chair morte et reliefs de nourriture présents sur la peau, dans la bouche ou dans les ouïes de nombreux poissons : ces débris constituent pour le nettoyeur une ressource alimentaire régulière ; le "nettoyé" se voit lui, débarrassé de ses hôtes indésirables, ce qui lui assure également une prévention contre d'éventuelles infections. Une expérience réalisée sur le terrain a permis de mettre en évidence que si l'on élimine les nettoyeurs d'une aire d'un récif corallien, on observe une augmentation rapide et significative des infections et du parasitisme des occupants, ce qui démontre bien l'intérêt de l'association.

Un code de communication généralement basé sur des postures et des attitudes permet au nettoyeur de savoir que ses services sont requis (posture d'invite : souvent le corps vertical, tête vers le haut et bouche et opercules ouverts), ou qu'au contraire, le repas est terminé et qu'il est temps pour lui d'aller voir ailleurs (fermeture partielle et saccadée de la bouche, oscillations latérales).

#### 4.2.2 - Contre les prédateurs

La symbiose peut également permettre à l'un des partenaires de bénéficier de la protection de son associé contre ses prédateurs (en échange d'une contrepartie bien sûr). Le protecteur peut être particulièrement bien armé, toxique ou venimeux, suffisamment vaste, coriace et creux pour héberger un hôte, ou encore un constructeur assez habile pour édifier le gîte commun des deux associés. L'exemple le plus connu est celui du poisson-clown qui se réfugie dans son anémone venimeuse à la moindre alerte (cf. § 5.3.3).

NB : Le cas du poisson pilote (*Naucrates ductor*) qui nage devant des requins pélagiques (grands prédateurs), pour tenir ses agresseurs potentiels en respect, n'est en aucun cas une symbiose de protection car le requin n'en tire pas d'avantage (sauf quand il lui arrive d'avaler le poisson pilote, mais l'avantage n'est alors pas réciproque !...).

### **4.3 - Avantage de reproduction**

Dans certains cas, l'association peut aider à la transmission des gènes de l'un des partenaires, soit en favorisant la dispersion des gamètes (c'est le cas, dans le domaine terrestre, des insectes qui assurent la pollinisation des fleurs), soit en permettant la rencontre des partenaires (signaux lumineux émis par des bactéries luminescentes).

### **4.4 - La symbiose sous l'angle évolutionniste**

Il serait tentant, mais faux, de croire que les individus réunis dans une symbiose unissent leur destinée par intention consciente dans le but de tirer partie de l'avantage que leur confère leur association ; cette conception finaliste a été mise en défaut par l'avènement de la théorie évolutionniste. En effet, le processus évolutif (la phylogénèse) des espèces impliquées dans une symbiose ne peut pas prévoir la réciprocité de l'association pour la susciter ou la sélectionner a priori.

En réalité, les caractères spécifiques intervenant dans les symbioses, qu'ils soient d'ordre comportemental (poisson-clown,...) ou physiologique (algue symbiotique,...), apparaissent dans le programme génétique des partenaires au gré des mutations et des recombinaisons de leurs gènes. Dans la mesure où ces caractères apportent un avantage aux individus qui en disposent (avantage alimentaire par rapport aux espèces ou aux individus concurrents dans la niche écologique, avantage de protection qui permet de préserver l'individu, avantage de reproduction qui permet ou facilite la transmission des gènes), ceux-ci sont favorisés par rapport à leurs congénères et transmettent ces caractères génétiques à une descendance plus nombreuse qui petit à petit supplante les individus ne disposant pas des caractères avantageux. C'est le principe de la sélection naturelle : le caractère apparaît, puis est sélectionné s'il présente un avantage. Les couples symbiotiques se forment au hasard de la combinaison des gènes et perdurent si l'association présente un avantage par rapport aux espèces concurrentes.

Il semble que dans le processus évolutif, de nombreuses relations symbiotiques soient passées par une étape de parasitisme puis de carpose commensale. Au cours de l'étape parasitique, la pression de sélection favorise les parasites les moins pathogènes pour leur hôte pour 2 raisons :

- d'une part, la survie de l'hôte est nécessaire à celle du parasite qui n'a aucun intérêt à la mort de celui-ci,
- d'autre part, les hôtes développent des mécanismes de défense à l'égard des parasites, visant à éliminer ces derniers ; moins le parasite est pathogène, moins ces mécanismes d'élimination seront sélectionnés au cours de l'évolution de l'hôte.

L'association évolue alors vers une carpose lorsque l'effet pathogène des parasites a tellement diminué qu'il est devenu neutre, puis selon le même principe vers une symbiose dans laquelle l'avantage mutuel pérennise les espèces partenaires. Ceci explique qu'il subsiste, pour certaines associations, une certaine ambiguïté entre ces trois formes de relation.

Les symbioses jouent donc un rôle important dans l'évolution en exerçant une pression mutuelle de sélection sur les espèces partenaires qui conduit à leur co-évolution, mais aussi en créant de nouveaux métabolismes (cf. § 5.1.1), et enfin en permettant la colonisation de niches écologiques qui vont à leur tour permettre le développement de nombreuses espèces au sein de ces nouvelles biocénoses (cf. § 5.1.2 et 5.5).

Pendant les premières grandes étapes du développement de la vie sur terre, les symbioses ont vraisemblablement joué un rôle prépondérant en permettant le développement des cellules eucaryotes (constituants de base des organismes multicellulaires) il y a environ 900 millions d'années : celles-ci seraient en effet le résultat d'associations symbiotiques entre plusieurs cellules procaryotes qui se seraient spécialisées pour donner les constituants des cellules eucaryotes (mitochondries, chloroplastes, appareil de Golgi,...).

## 5 - Quelques exemples de symbioses subaquatiques

On traite ici des associations symbiotiques obligatoires et facultatives.

### 5.1 - Associations entre autotrophes et hétérotrophes

Dans ces associations, l'autotrophe est une algue unicellulaire hébergée dans les tissus de l'hétérotrophe, où elle trouve un refuge contre ses prédateurs microphages ; elle utilise les déchets du métabolisme de l'hétérotrophe (CO<sub>2</sub>, composés azotés et phosphorés) pour produire par photosynthèse des matières organiques (glucides synthétisés à partir du carbone, acides aminés à partir des déchets azotés) nécessaires au métabolisme de l'hétérotrophe.

L'échange direct de matière nutritive entre le végétal et l'animal améliore significativement le rendement énergétique du transfert, favorisant le développement des deux organismes. Il y a un avantage alimentaire réciproque, ajouté à un avantage de protection pour l'autotrophe.

#### 5.1.1 - Les premiers métazoaires

Il est intéressant de noter que les premiers métazoaires (animaux multicellulaires) apparus à la fin du précambrien, il y a environ 700 millions d'années, dans le grand océan Thétys et découverts à Ediacara en Australie, vivaient en symbiose avec des algues unicellulaires autotrophes. Ils avaient généralement la forme de disques très aplatis (1m de diamètre pour 6mm d'épaisseur), présentant un rapport surface / volume élevé favorisant l'absorption de lumière et l'activité photosynthétique de leurs algues symbiotiques.

Sur le plan évolutif, il est très vraisemblable que chez ces premiers métazoaires dont les cellules n'étaient pas organisées en tissus différenciés et spécialisés comme chez les animaux plus modernes, la symbiose avec des organismes autotrophes représentait un avantage, voire une nécessité, pour assurer leur alimentation et leur développement dans un environnement pauvre en nourriture.

#### 5.1.2 - Les récifs coralliens

Les récifs coralliens sont essentiellement constitués par l'exosquelette calcaire des coraux madréporiques qui font partie des cnidaires hexacoralliaires. Certains de ces cnidaires forment une symbiose avec des algues brunes unicellulaires de la famille des dinoflagellés : les zooxanthelles ; ils sont alors qualifiés d'hermatypiques. Les pigments des zooxanthelles utilisés pour la photosynthèse (chlorophylle et caroténoïdes) donnent leurs couleurs aux coraux.

Les zooxanthelles, hébergées à l'intérieur des cellules vivantes des polypes contribuent à un double titre au développement du corail : d'une part, elles constituent une source de nourriture grâce à leur production de matière organique par photosynthèse, et d'autre part, elles favorisent la formation du squelette calcaire grâce à un déplacement local de l'équilibre carbo-calcaire de l'eau :



L'absorption du CO<sub>2</sub> par les zooxanthelles au cours de la photosynthèse déplace l'équilibre vers la droite et conduit à la précipitation du calcaire.

Grâce aux zooxanthelles des coraux hermatypiques, les récifs coralliens font partie des producteurs de matière organique les plus performants de la planète : la production au m<sup>2</sup> y est plus élevée que dans les forêts tropicales.

La présence des algues symbiotiques dans les polypes explique que l'on rencontre les colonies de madrépores dans les zones exposées à la lumière solaire, dans des profondeurs généralement inférieures à 25 mètres. La symbiose, alimentaire pour les deux participants, est obligatoire, les zooxanthelles ne pouvant pas survivre à l'état indépendant. L'alimentation des polypes ne repose pas exclusivement sur l'apport des zooxanthelles ; ils restent des prédateurs des particules organiques et micro-organismes présents dans le milieu. Néanmoins, leur association avec les zooxanthelles réduit leur besoin en ressource alimentaire extérieure, et leur permet de se développer dans des eaux claires, pauvres en particules organiques en suspension (milieu oligotrophique) : l'association symbiotique leur offre la possibilité d'occuper une vaste niche écologique.

Sur un plan plus général, le récif lui-même est le résultat d'un équilibre plus vaste entre les constructeurs (madrépores, algues) et les destructeurs (éponges, mollusques, échinodermes, poissons) qui dévorent les parties organiques, percent, dissolvent et broient les parties minérales en permettant ainsi la consolidation des parties profondes de l'édifice par accumulation de débris et colmatage des interstices : on pourrait presque parler d'une vaste symbiose entre les différents habitants du récif...



Paysage de madrépores, principalement *Acropora*  
(photo E. Bernier)

#### 5.1.3 - Où une éponge utilise ses spicules comme des fibres optiques

L'éponge antarctique (*Rossella racovitzae*) a une vie plutôt obscure : à une centaine de mètres de profondeur, sous la banquise, pendant les longues nuits d'hiver austral, la lumière n'est pas vive... Pourtant, elle vit en symbiose avec des algues unicellulaires photosynthétiques dont le métabolisme et l'intérêt symbiotique requièrent la lumière du soleil.

On a en fait découvert que les spicules siliceux de cette éponge se comportent comme des fibres optiques, canalisant les infimes quantités de rayonnement lumineux atteignant l'éponge, pour les concentrer dans ses cavités internes où prolifèrent les algues ; celles-ci peuvent ainsi se livrer à leur activité photosynthétique et alimenter l'éponge en matière organique.

#### 5.1.4 - Un plathelminthe vert : *Convoluta*

Une autre symbiose existe entre l'algue verte zoochlorelle de la classe des chlorophycées et le petit (6 mm de long) plathelminthe turbellarié marin *Convoluta roscoffensis*. L'algue fournit des composés organiques à l'animal et reçoit en retour du carbone minéral ( $\text{CO}_2$ ). L'algue peut être cultivée hors de son hôte, mais celui-ci n'est pas viable sans son symbionte : l'association est une symbiose obligatoire. Les zoochlorelles sont directement transmises dans les œufs du plathelminthe lors de la reproduction, ce qui assure la pérennité de l'association. *Convoluta roscoffensis* vit dans le sable des plages ; à marée haute, il s'enfouit en profondeur, et à marée basse, il se regroupe avec d'autres congénères à la

surface du sable où il forme des taches vertes identifiables, vraisemblablement à la recherche de la lumière pour satisfaire l'appétit de ses algues symbiotiques.

#### 5.1.5 - D'autres exemples

Le manteau du bénitier (*Tridacna* sp.), mollusque bivalve des récifs coralliens, doit ses couleurs vives à la présence dans ses tissus de zooxanthelles symbiotiques qui contribuent à son alimentation ; la précipitation du calcaire selon le même mécanisme que pour les coraux hermatypiques (cf. § 5.1.2) permet également le développement de sa coquille massive.



**Bénitier (photo E. Bernier)**

Le xenia pulseur (*Xenia umbellata*) et l'alcyonaire champignon (*Sarcophyton trocheliophorum*), tous deux des cnidaires octocoralliaires de l'ordre des alcyonaires hébergent des zooxanthelles symbiotiques.

NB : Les épineux (*Dendronephthya* sp.), probablement les alcyonaires les plus connus des plongeurs fréquentant la Mer Rouge, ne possèdent pas de zooxanthelles malgré ce que pourraient laisser croire leurs couleurs vives ; ils sont végétariens et se nourrissent de phytoplancton.



**Xénia pulseur (photo E. Bernier)**



**Alcyonaire champignon (photo E. Bernier)**

Du côté des cnidaires hexacoralliaires, on peut citer l'anémone magnifique de Mer Rouge et d'Indo-Pacifique (*Heteractis magnifica*) (cf. photo de poissons-clowns au § 5.3.3) et en Méditerranée l'ortie de mer (*Anemonia sulcata*) et l'aïptasie verte (*Aiptasia mutabilis*) dont la coloration due à la densité de ses zooxanthelles est largement influencée par l'intensité lumineuse, donc la profondeur.

On peut aussi citer le cas du Foraminifère *Heterostegina* (animal unicellulaire à squelette calcaire externe) qui couvre l'ensemble de ses besoins énergétiques à l'aide de zooxanthelles symbiotiques et qui se comporte ainsi, vis à vis de son environnement extérieur dans lequel il ne prélève aucune matière organique, comme un organisme autotrophe. Comme pour les madrépores hermatypiques, le métabolisme de l'algue favorise la précipitation du calcaire et la formation de l'exosquelette du Foraminifère.

#### 5.1.6 - Eponges et cyanobactéries

Les éponges *Ircinia variabilis*, *Ircinia fasciculata* et *Aplysina aerophoba* abritent des cyanobactéries autotrophes symbiotiques ou algues bleues en quantité plus ou moins importante selon leur exposition à la lumière, ce qui explique la variabilité de leur coloration (du blanc au violet, en passant par brun et le verdâtre pour le genre *Ircinia*). Les cyanobactéries trouvent dans l'éponge un abri et un milieu de culture tandis que l'éponge profite de la production primaires des organismes autotrophes.

## 5.2 - Nettoyage

### 5.2.1 - Les labres nettoyeurs

Le crénilabre à queue noire (*Symphodus melanocercus*) est le seul vrai poisson nettoyeur de Méditerranée. C'est un labridé d'une dizaine de centimètres, brun-gris avec la queue noire bordée d'un liseré bleu, rencontré aux abords des herbiers de posidonies. Il opère sur un territoire bien précis. Le déparasitage serait sa seule ressource alimentaire, ce qui qualifierait la symbiose d'obligatoire. Parmi ses clients, on peut trouver des labridés, des serranidés (serrans et mérours), des sparidés (sars, saupes), des apogons et des muges. Les labridés adoptent une posture d'invite caractéristique, corps dressé à 45° et bouche ouverte.

Le nettoyeur commun (*Labroides dimidiatus*) que l'on rencontre en Mer Rouge et dans l'Indo-Pacifique est un petit poisson à rayures noires et bleues des récifs coralliens qui opère également sur un territoire bien délimité. Il pénètre sans crainte et sans risques dans la bouche et les ouïes de prédateurs tels que les grandes murènes javanaises pour les débarrasser de leurs parasites et autres débris ; son juvénile, plus foncé, opère sur des poissons de petite taille comme les anthias. Le nettoyeur commun possède un mime : la blennie *Aspidontus taeniatus*, qui profite de sa ressemblance avec le nettoyeur pour s'approcher des poissons en quête de nettoyage, et leur arracher une écaille ou un fragment de chair ou de nageoire (il n'y a pas loin de la symbiose au parasitisme) ; un tel mime parasite est appelé un tricheur. En fait, l'observateur attentif identifiera à qui il a affaire par le type de nage : le labre nage à l'aide de ses pectorales alors que la blennie utilise les ondulations de son corps.



Crénilabre à queue noire approchant un crénilabre paon (photo H. Thédy)



Nettoyeur commun de Mer Rouge (photo E. Bernier)

### 5.2.2 - Les crevettes nettoyeuses

La crevette cavernicole rouge (*Lysmata seticauda*) est une espèce sciaphile sédentaire de Méditerranée. Elle pratique activement le nettoyage de poissons avec lesquels elle cohabite dans des anfractuosités rocheuses, essentiellement des murènes et des congres. Elle intervient également volontiers sur le doigt présenté par un plongeur à l'entrée de son logement. Ses grandes antennes blanches constituent un signal de reconnaissance pour ses clients. Le nettoyage n'est toutefois pas sa seule ressource alimentaire. Le même genre est représenté dans l'Indo-Pacifique par la crevette nettoyeuse (*Lysmata amboinensis*).

En Mer Rouge, on trouve également la crevette nettoyeuse des murènes (*Leandrites cyrtorhynchus*) et la grande crevette nettoyeuse (*Stenopus hispidus*) ; à noter que le genre *Stenopus* est représenté en Méditerranée par une seule espèce, la crevette cavernicole jaune (*Stenopus spinosus*) que l'on rencontre dans les grottes très ombragées, et qui n'a pas de fonction de nettoyage.



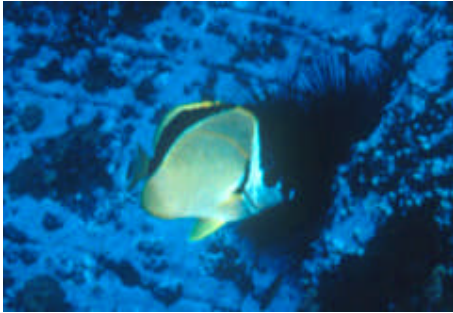
**Grande crevette nettoyeuse de Mer Rouge  
(photo E. Bernier)**

### 5.2.3 - Barberfish & requins-marteaux

Le barberfish (*Jonhrandallia negrirostris*) est un poisson papillon (chaetodontidé) d'environ 20 cm que l'on rencontre entre 40 m et la surface dans les zones rocheuses et coralliennes des côtes Pacifiques, de la Basse Californie à l'Equateur et dans les îles situées au large de ces côtes (Galapagos, Coco,...), où il est associé au requin-marteau à tête festonnée (*Sphyrna lewini*) dans une symbiose de déparasitage.

Les poissons papillons nettoyeurs exercent leur activité dans des zones bien délimitées - des stations de nettoyage - qui peuvent s'étendre sur un pinacle submergé ou sur quelques dizaines de mètres carrés de pente coralligène, dans des profondeurs de 15 à 30 m. A titre d'exemple, l'îlot Manuelita de l'île Coco (Costa-Rica) compte 3 stations, distantes de quelques dizaines de mètres les unes des autres. L'activité des stations est très variable dans le temps ; il arrive qu'elles soient totalement inactives. Pendant les phases d'activité, on peut observer des regroupements parfois considérables de requins-marteaux qui viennent se faire déparasiter par les barberfish. Il est probable que ces sites de nettoyage soient situés sur des routes de migration des requins-marteaux.





Johnrandallia negrirostris (photo G. Lezaun)



Requins-marteaux halicornes (photo E. Bernier)

#### 5.2.4 - Poissons anges & raies mantas

L'ange de Clarion (*Holacanthus clarionensis*) est un poisson ange (pomacanthidé) endémique de l'archipel mexicain des Revillagigedos (situé dans l'Océan Pacifique à 500 km au sud de la Basse Californie).

Le "boiler-house", un pinacle de l'île San Benedicto héberge une station de nettoyage fréquentée par les raies mantas (*Manta birostris*) et les mobulas (*Mobula japonica*) au cours de leurs grands périple océaniques.

Le principe y est très similaire à celui décrit au paragraphe précédent. Lorsqu'elles visitent les stations de nettoyage, les raies mantas sont dans un état de grande réceptivité des stimulations cutanées, et il est très facile de les approcher jusqu'au contact physique.



Ange de Clarion (photo G. Lezaun)



Raie manta (photo G. Lezaun)

#### 5.2.5 - Tortues, chirurgiens et labres

Les tortues marines des récifs coralliens possèdent 2 types de nettoyeurs :

- les chirurgiens (herbivores diurnes) s'occupent de leur carapace qu'ils débarrassent des algues qui s'y développent et dont la prolifération alourdirait la tortue et diminuerait son hydrodynamisme, l'obligeant à déployer une énergie supplémentaire pour nager.
- les labres nettoyeurs (carnivores) s'intéressent aux ectoparasites qui attaquent les parties les plus tendres de la peau de la tortue à la base de la tête, des pattes et de la queue.

Pendant le nettoyage, la tortue repose généralement sur le fond.

### 5.3 - Protection contre les prédateurs

#### 5.3.1 - Pagures, anémones et porifères

L'abdomen du pagure est mou, donc vulnérable, ce qui lui impose de se protéger dans une coquille généralement empruntée à un gastéropode. Sur celle-ci, il fixe une ou plusieurs anémones qui le protègent grâce à leurs cellules urticantes (cnidocytes), en échange de la



mobilité que leur offre le pagure et qui accroît l'étendue de leurs ressources alimentaires ; les anémones bénéficient également des reliefs alimentaires du pagure.

L'anémone parasite (*Calliactis parasitica*), qui n'a rien d'un parasite, est associée avec les pagures des genres *Dardanus* et *Paguristes* : bernard-l'ermite (*Paguristes eremita*), grand bernard-l'ermite (*Dardanus arrosor*), grand pagure rouge (*Dardanus calidus*). Lorsque sa croissance l'oblige à déménager dans une coquille plus spacieuse, le pagure réimplante son actinie sur son nouveau logement. Cette opération exige un accord parfait entre les deux partenaires car l'actinie ne se laisse normalement pas détacher de son substrat si facilement : le pagure, en frottant assez longtemps et avec soin l'anémone entre ses pattes, contraint celle-ci à relâcher le muscle qui la fixe sur son support ; il peut alors la transplanter précautionneusement sur sa nouvelle coquille.

L'actinie commensale à tunique (*Adamsia palliata*) et le gonfaron (*Eupagurus prideauxi*) sont réunis dans une association beaucoup plus étroite que la précédente ; le pied de l'anémone encercle totalement la coquille et l'étend grâce à ses sécrétions chitineuses au fur et à mesure de la croissance du pagure ; celui-ci n'est plus obligé de déménager et évite ainsi un épisode très critique pendant lequel il est particulièrement vulnérable.

*Dardanus arrosor* et *Paguristes eremita* peuvent également établir une symbiose avec une éponge, l'orange de mer (*Suberites domuncula*) : comme dans le cas des anémones, l'éponge est transportée et bénéficie d'un avantage alimentaire ; le pagure est protégé par les toxines et les substances répulsives sécrétées par le spongiaire qui tiennent ses prédateurs à distance. L'éponge recouvre totalement la coquille et finit par la dissoudre, ce qui libère le pagure de la nécessité de changer de logement et garantit à l'éponge de ne pas être abandonnée par son associé ...



**Grand bernard-l'ermite (photo B. Rothan)**



**Gonfaron (photo B. Rothan)**

NB : Toutes ces espèces se rencontrent en Méditerranée.

### 5.3.2 - La dromie

La dromie velue (*Dromia personata*) est un crabe des fonds rocheux méditerranéens et atlantiques qui se camoufle de ses prédateurs en recouvrant sa carapace d'éponges (*Suberites massa*) et de tuniciers coloniaux qu'il arrache à leur substrat et maintient en place à l'aide de ses 2 paires de pattes postérieures ; le camouflage serait essentiellement d'ordre tactile et olfactif. Les épibiontes continuent à se développer jusqu'à recouvrir complètement la carapace ; ils bénéficient de la mobilité du crabe qui leur procure un avantage alimentaire.

### 5.3.3 - Anémones et Poissons-clown

Les poissons-clown des récifs coralliens (*Amphiprion* sp.) appartiennent à la famille des Pomacentridés, la même que nos castagnoles méditerranéennes.

Ils vivent en association avec diverses espèces d'anémones, dont ils se protègent des cellules urticantes venimeuses (cnidocytes) mortelles pour les autres poissons, grâce à un mucus contenant les mêmes substances chimiques. Cette protection est acquise par les larves dès leur installation sur l'anémone. Si ce mucus est altéré (maladie, blessure, contact trop virulent avec un plongeur "anti-biotique"), le poisson-clown perd sa protection et est alors paralysé et dévoré par son ancienne associée. En échange, le poisson-clown fournit des aliments à l'anémone, nettoie ses tentacules et assure un brassage de l'eau sur l'anémone par ses va-et-vient continuels, apportant oxygène et particules alimentaires.

Les poissons-clown sont hermaphrodites protandres (mâles puis femelles). Il n'y a normalement qu'une femelle par colonie (le poisson le plus gros, qui est aussi le poisson dominant) ; à sa mort un mâle change de sexe et prend sa place.

Il existe de nombreux couples entre différentes espèces d'anémones (une dizaine) et différentes espèces de poissons-clown (une trentaine).



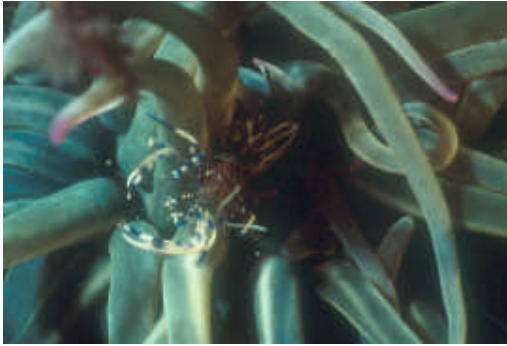
**Un poisson clown dans son anémone (photo : E. Bernier)**

#### 5.3.4 - Autres locataires des anémones

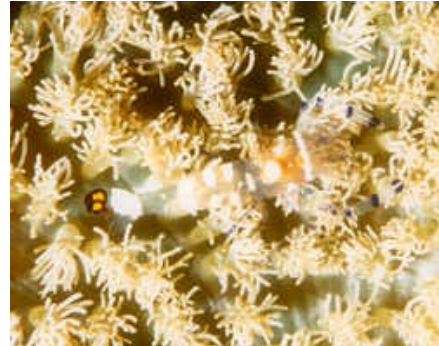
Les poissons-clowns ne sont pas les seuls animaux hébergés dans des anémones :

En Méditerranée, le gobie moucheté (*Gobius bucchichii*), brun clair, moucheté de taches plus foncées, que l'on trouve généralement jusqu'à une dizaine de mètres, est immunisé contre les cellules urticantes de l'anémone verte (*Anemonia sulcata* ou *viridis*) dans laquelle il trouve refuge en cas de danger. L'association est facultative et l'avantage pour l'anémone n'étant pas prouvé, on parlera plutôt de carpose.

D'autres hôtes peuvent être rencontrés dans l'anémone verte, notamment une petite étoile de mer, des petites crevettes de la famille des Mysidés, ou la crevette améthyste nettoyeuse (*Periclemenes amethysteus*). Pour cette dernière, on peut noter qu'elle perd son immunité contre les cnidocytes à l'occasion de ses mues et qu'elle doit donc reconstituer cette immunité en prélevant le mucus protecteur de l'anémone à l'aide de ses pinces afin de s'en enduire le corps. D'autres exemples d'associations de crevettes du genre *Periclemenes* avec des anémones se rencontrent dans les récifs coralliens des mers tropicales.



**Crevette améthyste dans une anémone verte en Méditerranée (photo : B. Rothan)**



**Periclemenes brevicarpalis dans une anémone d'Hemprich en Mer Rouge (photo : E. Bernier)**

### 5.3.5 - Gobies et crevettes

Sur les plateaux sableux des récifs de Mer Rouge et de l'Indo-Pacifique, entre 5 et 25 mètres, les crevettes à pistolet du genre *Alpheus* sont associées à différents gobies commensaux, notamment des genres *Ctenogobiops* et *Stonogobiops*. Le gobie guette les ennemis et surveille l'entrée du logement commun que la crevette, aveugle mais bonne excavatrice, réaménage en permanence. Ils communiquent grâce aux antennes de la crevette qui sont presque constamment en contact avec la caudale du gobie, lequel l'alerte ou la rassure par des mouvements spécifiques de ses nageoires. Le gobie dispose d'un terrier creusé et entretenu, tandis que la crevette aveugle dispose d'un bon garde. Cette symbiose de protection mutuelle est obligatoire car la crevette ne peut pas survivre sans le gobie. La relation entre l'espèce de gobie et l'espèce de crevette n'est pas strictement biunivoque, néanmoins chaque espèce de gobie a son espèce de crevette préférée ; ces d'ailleurs lui qui choisit sa partenaire en s'installant dans son terrier.



**Gobie et crevette pistolet partageant leur terrier (photo : E. Bernier)**

### 5.3.6 - Anémone encroûtante et éponge axinelle

En Méditerranée, l'anémone encroûtante *Parazoanthus axinellae* et l'éponge axinelle (*Axinella polypoides*) sont fréquemment associées. Contrairement aux gorgones dont les rameaux se déploient dans les zones exposées aux courants qui drainent des particules alimentaires, les anémones encroûtantes se développent dans des zones plutôt abritées. L'éponge est protégée par les tentacules urticants du cnidaire qui bénéficie en contre-partie des apports de matières alimentaires véhiculés par le flux d'eau engendré par les cellules coanocytes du porifère (une éponge de 12 cm de long et 4 cm de diamètre peut filtrer 80 litres d'eau en 24 heures).

NB : L'avantage de protection qu'offre l'association à l'éponge axinelle n'est pas unanimement reconnu ; l'association est alors vue comme une carpose.



Parazoanthus sur une axinelle (photo H. Thédy)

#### 5.4 - *Fiat lux* : la bioluminescence

La luminescence due à des bactéries symbiotiques est abondamment présente dans le monde sous-marin ; on peut citer notamment :

- le filament pêcheur (l'escha) des Ceratidés, poissons téléostéens de l'ordre des Lophiiformes auquel appartient également la baudroie, bathypélagiques (nageant dans la zone de 1000 à 2000m) et dont les mâles nains vivent en parasites sur les femelles,
- les photophores sous-oculaires des Anomalopidés (poissons-lanternes) comme le Photoblepharon de l'Indo-Pacifique,
- l'anneau lumineux péri-~~os~~ophagien des Leiognathidés (poissons-cochons) de Mer Rouge,
- la méduse *Pelagia noctiluca*,
- le calamar *Euprymna scolopes*.

L'émission lumineuse est produite par une réaction d'oxydation qui implique 2 composés chimiques particuliers présents dans les bactéries des genres *Photobacterium* ou *Vibrio* : la luciférine et la luciférase.

Les bactéries symbiotiques prolifèrent dans des tubes glandulaires de l'hôte qui sécrètent le milieu de culture nécessaire à leur développement : la symbiose est obligatoire car les bactéries ne peuvent pas survivre hors de ce milieu. Une abondante irrigation assure l'oxygénation nécessaire à l'oxydation de la luciférine. Les bactéries luisent constamment, mais l'hôte peut faire fluctuer l'intensité lumineuse en modifiant le milieu de culture ou l'apport d'oxygène, ou à l'aide d'une paupière mobile qui couvre plus ou moins la poche lumineuse.

Pour l'hôte, l'avantage procuré par l'association peut recouvrir plusieurs formes :

- alimentaire : attraction des proies (escha, anneau péri-~~os~~ophagien)
- protection : éblouissement des prédateurs, camouflage du contre-jour (c'est le cas du calamar, chasseur nocturne évoluant près de la surface, dont la luminescence vue d'en bas ressemble pour les prédateurs éventuels à des reflets de lune),
- reproduction : signaux de reconnaissance entre partenaires sexuels

L'exemple de *Photoblepharon steinitzi* peut être observé la nuit en Mer Rouge entre 10 et 20 mètres sur les versants extérieurs des récifs où il se déplace en petits groupes à proximité d'anfractuosités dans lesquelles il se réfugie. Un genre de paupière permet de masquer la luminescence en cas de besoin (pour passer inaperçu,...).





**Photoblepharon steinizi : les bactéries lumineuses sont situées sous les yeux (photo : E. Bernier)**



**Le même avec les "paupières" fermées (photo : E. Bernier)**

NB : La bioluminescence n'est pas nécessairement réalisée dans le cadre d'une association symbiotique avec des bactéries ; dans certains cas, les composés chimiques nécessaires (luciférine et luciférase) sont directement présents dans des cellules de l'organisme lumineux.

#### **5.5 - Une alternative à la photosynthèse : la chimiosynthèse**

Dans les fonds abyssaux des dorsales océaniques (zones de divergence des plaques lithosphériques), à plusieurs milliers de mètres de profondeur, on trouve des sources hydrothermales qui émettent des courants d'eau à haute température (350°C), à des vitesses de 1 à 2 mètres par seconde. Ces courants d'eau de mer ont été réchauffés à proximité du magma et chargés en minéraux captés lors de la percolation dans les couches terrestres (sulfures de fer, de cuivre et de zinc). Une partie des matières minérales se dépose, au contact de l'eau froide abyssale (2-3°C) pour former des cheminées atteignant plusieurs dizaines de mètres de hauteur.

Autour de ces sources, des vers tubicoles géants (2 mètres de long) pourvus d'un panache branchial rouge, *Riftia pachyptila*, de l'embranchement deutérostomiens des Pogonophores, qui ne possèdent pas de système digestif, abritent dans un tissu particulier richement vascularisé, le trophosome, des bactéries autotrophes symbiotiques. Les propriétés spécifiques de l'hémoglobine de *Riftia* lui permettent de fixer l'hydrogène sulfuré ( $H_2S$ ) qui s'échappe des cheminées et le  $CO_2$  ambiant et de les transporter jusqu'au trophosome. Les bactéries symbiotiques peuvent alors oxyder le  $H_2S$  en produisant du sulfate minéral et de l'énergie ; cette énergie est utilisée pour synthétiser, à partir du  $CO_2$ , des molécules organiques assimilables par *Riftia*. L'avantage de la symbiose est alimentaire pour les deux partenaires : les bactéries profitent de l'aptitude de *Riftia* à capter et véhiculer le  $H_2S$ , *Riftia* pour sa part bénéficie des matières organiques synthétisées par les bactéries. Comme dans le cas des récifs coralliens, une association symbiotique permet la colonisation d'une niche écologique a priori plutôt hostile.

## 6 - Références documentaires

### 6.1 - Bibliographie

Par ordre chronologique de parution :

- Goldsmith - Comptes rendus de séance de l'Académie des sciences (1924)  
Kühnelt (W) - Ecologie générale, Masson et C<sup>ie</sup> (1969)  
Weinberg (S) - Découvrir la Méditerranée, Nathan (1992)  
Heinrich (D), Hergt (M) - Atlas de l'écologie, LGF (1993)  
Vogel (G), Angermann (H) - Atlas de la biologie, LGF (1994)  
Simeonidis (D) - Guide sous-marin du Bassin Méditerranéen, Delachaux et Niestlé (1995)  
Göthel (H) - Guide de la faune sous-marine : la Méditerranée, Ulmer (1996)  
Weinberg (S) - Découvrir la mer Rouge et l'océan Indien, Nathan (1996)  
Geistdoerfer (P) - La vie dans les mers, "Que sais-je" n°72, PUF (1997)  
Schmidt-Nielsen (K) - Physiologie animale, Dunod (1998)  
Maissiat (J), Baehr (JC), Picaud (JL) - Biologie animale (invertébrés), Dunod (1998)  
Debelius (H) - Guide du récif corallien, PLB Editions (1998)  
Wehner (R), Gehring(W) - Biologie et physiologie animales, De Boeck Université (1999)  
Bergbauer (M), Humberg (B) - La vie sous-marine en Méditerranée, Vigot (2000)  
Ferrari (A et A) - Guide des récifs coralliens, Delachaux et Niestlé (2000)  
Louisy (P), Attard (J) - Guide du plongeur naturaliste, Editions du Plaisancier (2000)  
Collectif - La valse des espèces, Dossier Pour la Science (2000)

### 6.2 - Web

- <http://www.ulg.ac.be/physioan/chapitre/> : Physiologie animale, Université de Liège  
<http://www.oceanoasis.org/fieldguide/> : Vie marine de Basse Californie  
<http://aquariocatss.free.fr/> : Club d'aquariophilie CATSS  
<http://www.audreco.com/magazine/aquario/invert.htm> : Aquariophilie  
<http://www.sciam.com/> : Revue Scientific American

### 6.3 - CD-ROMs

- Les Océans et la vie marine, Emme (1998)  
L'Or Bleu, Strass (1999)  
Encyclopædia Universalis (1999)  
Encyclopædia Britannica (2000)