

## Stratégies d'utilisation de l'espace chez les coraux mous (Octocorallia : Alcyonacea)

### *Space occupation strategies in soft corals (Octocorallia : Alcyonacea)*

S. C. La Barre

Centre National de la Recherche Scientifique  
B.P. 643 Nouméa, Nouvelle-Calédonie

&

G. Bourdy, C. Debitus, J.M. Delauneux

Centre ORSTOM,  
BP A5 Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie.

**Résumé :** Les invertébrés des récifs coralliens vivent au sein de communautés denses, organisées autour des structures calcaires fabriquées par les coraux sclérentiniers. De nombreuses formes molles et dépendantes de la photosynthèse ne peuvent pas se rétracter dans un exosquelette protecteur et sont donc exposés à des contraintes sélectives multiples caractéristiques des divers environnements biologiques. Les coraux mous, néanmoins, sont parmi les meilleurs colonisateurs des substrats récifaux, un de leurs meilleurs atouts étant la capacité de constituer des agrégats monogéniques de grande taille. L'expansion latérale est favorisée par l'absence de squelette, la division continue des colonies étant à l'origine de la création de clones coloniaux dont l'éventail de vie est variable. Les stratégies d'expansion de formes encroûtantes, massives ou érigées (en forme d'arbre, en champignon) sont comparées.

**Mots clés :** Alcyonnaires, coraux mous, écologie, récifs coralliens.

**Abstract :** Tropical reef invertebrates live as densely crowded communities, themselves organized around the limestone structures produced by scleractinian corals. Many soft-bodied and photosynthesis-dependant forms cannot retract into an exoskeleton for protection, yet they are exposed to the multiple selective pressures which characterize biologically diverse environments. Soft corals, however, are among the most successful colonizers of reef substrate, an outstanding feature being their ability to form large monogeneic aggregates. Lateral expansion is favoured with the absence of skeletal boundaries, the continuously dividing colonies creating colonial clones of variable life span. The expansion strategies of erect (tree-shaped, mushroom-like), encrusting, massive forms are compared.

**Key words :** Alcyonarians, soft corals, ecology, coral reefs.

### Introduction

Les zones peu profondes des récifs marins tropicaux abritent les écosystèmes littoraux les plus complexes et les plus divers qui soient. Les poissons et les invertébrés marins vivent en communautés très interactives, elles-mêmes organisées autour des structures coralliennes produites par les sclérentiniers (Jackson 1977). Depuis 25 ans, une recherche de terrain passionnante a mené à l'identification et à la quantification des forces sélectives dont le jeu maintient l'équilibre de ces communautés. De nombreux exemples de symbiose et d'antibiose ont été étudiés à la lumière des stratégies de prédation, de contrôle territorial et de reproduction chez la plupart des groupes taxonomiques.

Les alcyonnaires, essentiellement acryptiques et photodépendants ont attiré l'attention des écotoxicologues. Dépourvus de moyens de fuite et de carapace protectrice, ils sont cependant d'excellents colonisateurs du substrat récifal (Bakus, 1981). Des combinaisons propres à chaque espèce de leurs exudats toxiques, tissus inappétents et sclérites calcaires pointus découragent la plupart des prédateurs, exceptés quelques corallivores spécialisés (La Barre et al. 1986; Sammarco et al. 1987; Coll et al. 1983). Des substances chimiquement apparentées à la mycosporine

### Introduction

The shallower regions of tropical reefs reputedly shelter the most complex and diverse ecosystem of the marine world. Fish and invertebrates live in densely crowded communities that organize themselves around the sunlit limestone structures of the stony corals (Jackson, 1977). Over the past 25 years, exciting field research has led to the description and quantification of the finely tuned selective forces which maintain these communities. Chemically mediated examples of symbiosis and antibiosis have been investigated, while aspects of predation, space occupation and reproduction have been documented for most taxonomic groups.

Soft-bodied and light-dependant alcyonarians afford an interesting example. They cannot escape contact with predators nor retract into an exoskeleton for protection, yet they are among the most successful colonizers of reef substrate (Bakus, 1981). Toxic exudates, unpalatable tissues and prickly sclerites provide useful species-specific combinations capable of deterring most predators, except for a few specialized feeders (La Barre et al., 1986; Sammarco et al., 1987; Coll et al., 1983). Mycosporin-like



protègent les tissus extérieurs mous des effets nocifs des rayons ultra-violet, particulièrement chez les espèces des zones exposables à marée basse (Dunlap *et al.*, 1988). Le contenu terpénique des exudats muqueux de beaucoup d'alcyonides tue sélectivement les compétiteurs les plus proches, y compris d'autres alcyonaires, et inhibe, à terme, la croissance de voisins moins exposés (Sammarco *et al.*, 1983; 1985). De plus, les coraux mous sont capables de recouvrir relativement rapidement leurs voisins ainsi intoxiqués, tout en se soustrayant à l'influence directe de compétiteurs plus actifs, chaque paire interagissant spécifiquement (La Barre, 1984).

Les formes arborescentes s'orientent passivement par redressement phototactique compensant la tendance naturelle à la chute, la courbure du tronc suivant la direction prévalente des courants. L'orientation peut être modifiée par des gonflements localisés des canaux du tronc, en réponse à une intoxication par contact, ou à une agression des polypes en contrôlant la turgescence. Le déplacement est dû à la resorption continue du tissu basal, compensée par la croissance au niveau capitulaire (La Barre & Coll, 1982). Le même phénomène est observé chez les colonies en cours de division: en fin de clivage du tronc, les branches créent leur futur axe de déplacement individuel par turgescence des tissus adjacents. Le vieillissement naturel ralentit progressivement la croissance capitulaire tandis que l'amoiandrissement de certaines fonctions métaboliques, fréquente en présence de compétiteurs dominants, peut aboutir à une dégénérescence fonctionnelle des polypes (La Barre, obs. pers.). En fin, le manque d'adhérence au substrat aboutit à la perte de la colonie. Les formes de croissance non arborescentes sont sujettes à des phénomènes comparables, mais jusqu'ici aucune étude comparative n'a été entreprise. Le travail présenté ici montre les différentes stratégies d'occupation de l'espace chez les alcyonaires, en observant l'évolution de leurs clones coloniaux, entités à durée de vie limitée. La diversité génétique et la formation de nouveaux clones sont assurés par l'émission annuelle et unique des gamètes.

## Matériel et méthodes

### Etude d'une espèce arborescente

Le nephthéid *Nephtea brassica* Kükenthal 1904 a été choisi comme organisme de référence. Un quadrat d'un mètre carré comprenant un agrégat de 19 colonies a été cartographié en détail à Rib Reef [18° 15'S; 145° 45'E], Région Centrale du Récif de la Grande Barrière, en juillet 1981. La taille de l'agrégat et le nombre de ses colonies ont été vérifiés à cinq intervalles sur une période de neuf mois.

Quatre colonies recouvrant un *Acropora hyacinthus* (Hexacorallia, Scleractinia) tabulaire ont été sélectionnées afin de mesurer leur progression sur une surface régulière. Deux rivets de 5cm en acier inoxydable ont été placés à travers la plaque corallienne et fixés à sa surface inférieure, les têtes visibles du dessus servant de points de référence. L'ensemble, appelé IRNA 02 (interaction Rib *Nephtea Acropora* numéro 2) a été mesuré après 6 se-

*substances protect their soft tissues from the nocuous effects of Ultra Violet light, especially in those species that live on tidal reef flats (Dunlap et al., 1988). The terpenoid component of these mucoid exudates selectively kills space competitors upon contact or close proximity and inhibits growth at a distance (Sammarco et al., 1983; 1985). Furthermore, soft corals are capable of overgrowing their dead or dying neighbours at a relatively fast rate, as well as avoiding damage caused by stronger competitors, on a species-specific basis (La Barre, 1984).*

*Tree-shaped species orientate themselves on the substrate through phototactic (righting up) and gravity (falling) responses as well as following the direction of prevailing water currents. Orientation can be temporarily affected by localized swelling of the stalk canals in response to intoxication or mechanical injury to corresponding polyps. Hydrostatic pressure is also responsible for the stalk bending observed in branching colonies. In young and mature colonies, continuous resorption of basal tissue is compensated by polypary growth while internal turgor is maintained in the stalk, thus causing whole colony displacement (La Barre & Coll, 1982). During this continuous growth phase, colonies branch a way and form new colonies. Ageing and loss of fitness result in poor growth and functional degeneration of the polyps. Finally, poor basal adherence causes colonies peeling off the substrate. All growth forms undergo colony division and displacement, but no description of these processes has hitherto been reported for encrusting and massive types.*

*In this paper, we show how different alcyonarian types manage to occupy space and form colonial clones which have a limited life span; while once-yearly gamete release ensures genetic diversity and settlement of new such clones.*

## Materials and methods

### Studies on an erect growth form

*The nephtheid Nephtea brassica Kükenthal 1904 was selected as the erect study organism. A 1 square-metre quadrat containing an aggregate of 19 colonies was mapped in detail at Rib reef (18°15' S; 145° 45'E), Central Region of the Great Barrier Reef in July 1981. The size of the aggregate and the number of its colonies were checked at five intervals over a 9-month period. 4 colonies overgrowing a tabular Acropora hyacinthus (Hexacorallia: Scleractinia) were selected in order to measure their progression rate on an even surface. Stainless steel markers consisting of 5cm pins placed at two positions on the acroporid upper surface and clamped at the lower surface, provided points of reference for measurements of distances traversed by each alcyonarian colony. The set-up labelled IRNA 02 (Interaction Rib Nephtea Acropora number 2) was measured after 6 weeks and displace-*

maines en calculant les déplacements des 4 colonies par rapport à un accroissement possible du substrat vivant.

#### Etude d'une forme massive

L'alcyonide *Sarcophyton* sp. a été choisi comme organisme de référence. Une colonie unique en cours de division en trois fragments et envahissant un *Acropora hyacinthus* tabulaire a été sélectionné à Rib Reef en février 1982. Trois paires de rivets ont été installés sur le scléactiniaire comme décrit plus haut, chaque paire étant alignée le long de l'axe de progression de chaque branche de l'alcyonaire hôte. L'ensemble, nommé IRSA 02 (interaction Rib *Sarcophyton* *Acropora* numéro 2) a été mesuré en trois occasions, comme suit : entre les rivets pour mesurer l'accroissement possible du substrat vivant; entre le rivet distal et la partie adjacente du pied de chaque branche.

#### Etude d'une espèce encroûtante

L'alcyonide *Lobophytum pauciflorum* Ehr. 1834 a été sélectionné pour sa forme typiquement encroûtante, la zone récifale extérieure battue par les courants favorisant le nanisme des lobules capitulaires. Deux colonies ont été mesurées à Britomart Reef, Région Centrale du Récif de la Grande Barrière Australienne (18°14'S, 145°45'E) en février 1982: une jeune colonie en voie de division, appelée IBLM 01 et une colonie mûre faisant apparemment partie d'un vaste clone colonial, appelée IBLM02 (respective-

ment rates compared with the four colonies against possible growth increments of the living substrate.

#### Studies on a massive growth form

The alcyonid *Sarcophyton* sp. was selected as the massive study organism. A single massive colony overgrowing a tabular *Acropora hyacinthus* (*Hexacorallia* : *Scleractinia*) was selected on Rib Reef in February 1982. Three pairs of markers were set through the acroporid plate, each pair aligned along the axis of a dividing branch. The set up labelled IRSA 02 (Interaction Rib *Sarcophyton* *Acropora* 02) was measured on three occasions as follows: between pins as control, and between distal pin and adjacent foot edge as measurement of displacement.

#### Studies on an encrusting growth form

The alcyonid *Lobophytum pauciflorum* Ehr. 1834 was selected as the encrusting form, the tidal surge-exposed reef flat zonation favouring dwarfism of capitular lobules (this species) or crests (eg. the congeneric species pictured in fig. 5). 2 colonies were set on Britomart Reef (18°14' S 145°45'E) in Feb. 1982 to monitor the growth of one dividing colony and of what appeared to be a colony from a very large and mature colonial clone. Corresponding codes were gi-

Tableau 1. *Nephthea brassica*. Mouvements des colonies sur *Acropora hyacinthus*. Toutes les distances sont mesurées en millimètres du point le plus proche de la bordure basale de chaque colonie à chaque rivet (A et B dans la figure 1) (les déplacements sont exprimés en millimètre par mois).

Table 1. *Nephthea brassica*. Movements of colonies on *Acropora hyacinthus*. All distances are measured in millimetres from closest point on based margin of a colony to each pin (A and B in figure 1) (Displacement rates are in mm per month).

IRNA 02		July 5		August 18		Difference		Maximum	Displacement
Colony	Pin A	Pin B	Pin A	Pin B	Pin A	Pin B	(mm)	rate/month	
15	28	115	28	120	0	5	5	3.40	
16	76	177	71	173	5	4	5	3.40	
17	122	195	130	200	8	5	8	5.45	
18	60	120	68	146	8	26	26	17.72	
Control data for IRNA 02		July 5		August 18		Difference		Maximum	Displacement
Marker	Pin A	Pin B	Pin A	Pin B	Pin A	Pin B	(mm)	rate/month	
Pin A	-	135	-	135	-	0	0	0	
Pin B	135	-	135	-	0	-	0	0	

ment, interaction Britomart *Lobophytum Montipora* numéros 1 et 2), toutes deux partiellement établies sur des plaques d'une espèce de *Montipora*. Les contours des colonies ont été enregistrés en quatre occasions sur 6 mois, en superposant un quadrat grillagé de 30 x 30cm sur des rivets fixés en permanence sur le substrat, autour des colonies. Les changements de surface colonisée, les tendances à la fragmentation des tissus et les déplacements globaux ont été enregistrés.

#### Etude d'un alcyonaire en champignon

Le xénide *Xenia viridis* Schenk a été sélectionné pour son aspect caractéristique. Cette espèce domine la zone centrale du platier du récif frangeant sud de Touaourou (22°S,

ven as IBLM 01 and IBLM 02 (Interaction Britomart *Lobophytum Montipora*), as part of the underlying substratum was covered by the scleractinian *Montipora* sp. Contours of the colonies were recorded after fitting a 30cm x 30cm gridded quadrat onto permanently fixed stainless steel markers, on four occasions over a 6-month period. Changes in area of substratum controlled, trends for colonial fragmentation and movements of whole colonies were recorded.

#### Studies on a mushroom-type alcyonarian

The xenid *Xenia viridis* Schenk was selected as the mushroom-type study organism. The species thrives at the fringing Touaourou Reef, SE of mainland New

167°E), Nlle Calédonie, grâce à l'apport d'eau océanique. 2 agrégats de cette espèce ont été cartographiés grâce à un quadrat grillage de 80x60cm. Leurs expansions capitulaires ont été tracées sur du papier imperméable et les comptages de colonies effectués à intervalle mensuel durant la saison non cyclonique (mai -sep. 1990). Des relevés photographiques complémentaires ont été également entrepris, et des échantillons taxonomiques ont été prélevés.

### Résultats

#### *Nephtea brassica* arborescent

L'apparence générale de cet agrégat suggère un clone colonial simple. Toutes les colonies de cet amas en expan-

*Caledonia, owing to the privileged exposure to oceanic currents. 2 aggregates of the species were mapped out in 80 x 60 cm quadrats. Their capitular expansion was recorded on underwater gridded paper, and colony counts were made at monthly interval during the non-cyclonic season (May - Sept. 1990). In situ photographic records at each occasion and initial taxonomic sample collection were made.*

### Results

#### *Erect Nephtea brassica*

*The general appearance of this aggregate strongly suggests a single colonial clone. All colonies of this*

**Tableau 2.** *Nephtea brassica*. Variations du nombre de colonies du clone colonial number of IRNA 02.  
**Table 2.** *Nephtea brassica*. Fluctuations in the number of colonies of the IRNA 02 colonial clone.

Date	Total N°	N° new colonies	N° disappeared
July 5	19	-	-
August 18	22	5	2
September 17	23	2	1
November 1	20	1	4
March 10	0	0	20

sion sont de couleur identique, de taille et fonctionnellement semblables. Les colonies tendent à se diriger vers la périphérie de la plaque corallienne porteuse, et à envahir les substrats adjacents (Fig 1) pour disparaître ensuite dans le même intervalle de temps. Le tableau 1 montre que le taux de déplacement des colonies 15, 16, 17, 18, fixées sur une plaque vivante, a varié entre 5 et 26mm en 6 semaines, soit des taux de 3,4 et 17,72 mm/mois respectivement. Les données de contrôle n'indiquent aucune variation de distance entre les rivets durant cet intervalle. Le tableau 2

*radially expanding patch are of the same colour, comparable sizes and general fitness. Furthermore, an increasing percentage of the colonies are reaching the edge of the dead coral substratum, with clear tendency for colonization of immediately adjacent areas (Fig. 1), followed by contemporary disappearance of all.*

#### *Massive Sarcophyton sp.*

*The general appearance of the massive Sarcophy-*

**Tableau 3.** Mouvement de colonie IRSA sur *A. Hyacinthus*. Distances en mm mesurées du bord de la colonie en progression aux repères de chaque paire, le long d'une axe tracé entre les rivets (rivet A : proximal; rivet B : distal).

**Table 3.** Movement of colony IRSA 02 on *A. hyacinthus*. Distances measured in mm from advancing colony edge to markers of each pair, along an axis drawn between the pins (pin A : proximal; pin B : distal).

IRSA 02	17 févr.		26 juin		30 jul.	
	Rivet A Pin A	Rivet B Pin B	Rivet A Pin A	Rivet B Pin B	Rivet A Pin A	Rivet B Pin B
branche #1						
Déplacement (displacem.) (mm)	60	160	0	100	0	90
Taux mm/mois (rate mm/month)		0		13.95		8.63
branche #2						
Déplacement (displacem.) (mm)	40	105	overgrown	60	overgrown	52
Taux mm/mois (rate mm/month)		0		9.30		6.66
branche #3						
Déplacement (displacem.) (mm)	65	145	25	105	20	100
Taux mm/mois (rate mm/month)		0		9.30		4.16
Déplacement max. mm (max. displ. mm)		0		60		70
Taux max. mm/mois (max. rate mm/month)		0		13.95		8.33
Distance entre chaque paire (distance between pins pair)						
rivets (pins) 1-2 (branche #1)		100		100		-
rivets (pins) 3-4 (branche #2)		65		-		-
rivets (pins) 5-6 (branche #3)		80		80		80
Displacement (mm)		0		0		0

montre que le nombre des colonies comprenant la plaque IRNA 02 s'est accru de 19 à 22 entre le 5/7 et le 18/8, pour atteindre 23 le 17/9 et décroître d'abord lentement, 20 colonies le 1/11, puis rapidement, toutes les colonies ayant disparu le 10/3 de l'année suivante. Il n'y a pas trace d'accroissement clonal à partir de septembre.

### *Sarcophyton* sp. massif

L'apparence générale de cette colonie suggère que cet alcyonaire massif croissant sur un acroporide tabulaire est une nouvelle colonie issue d'une seule planule établie à la partie proximale de la plaque. Le tableau 3 indique les taux de déplacements des trois branches en division le long des axes entre chaque paire de rivets correspondants (1-2, 3-4, 5-6 respectivement). Le taux de mouvement de toutes les branches a décliné de façon marquée pendant la division [de 13.95 à 8.33 mm par mois en moyenne]. Ceci est apparu nettement chez la branche 3 (de 9.30 à 4.16 mm par mois), qui avait pratiquement achevé de se séparer à la fin des relevés. Les données de contrôle n'ont montré au-

tum *sp.* colony strongly suggests that this massive alcyonid growing on a plate acroporid is a new colony which arose from a single planula which settled at the proximal portion of the plate.

Table 3 indicates the displacement rates of the three dividing branches along the axis between each corresponding pair of pins (1-2, 3-4, 5-6, respectively). The rate of movement of all branches of the colony decreased markedly as division proceeded (13.95 to 8.33 millimeters per month on average); this was especially clear in branch 3 (9.30 to 4.16 millimeters per month) which had almost completed its division by the end of the experiment. The control data indicated no variation in the distances between the pins of each pair.

### *Encrusting Lobophytum pauciflorum*

The general appearance of IBLM 01 suggests a dividing colony, possibly from a mature colonial

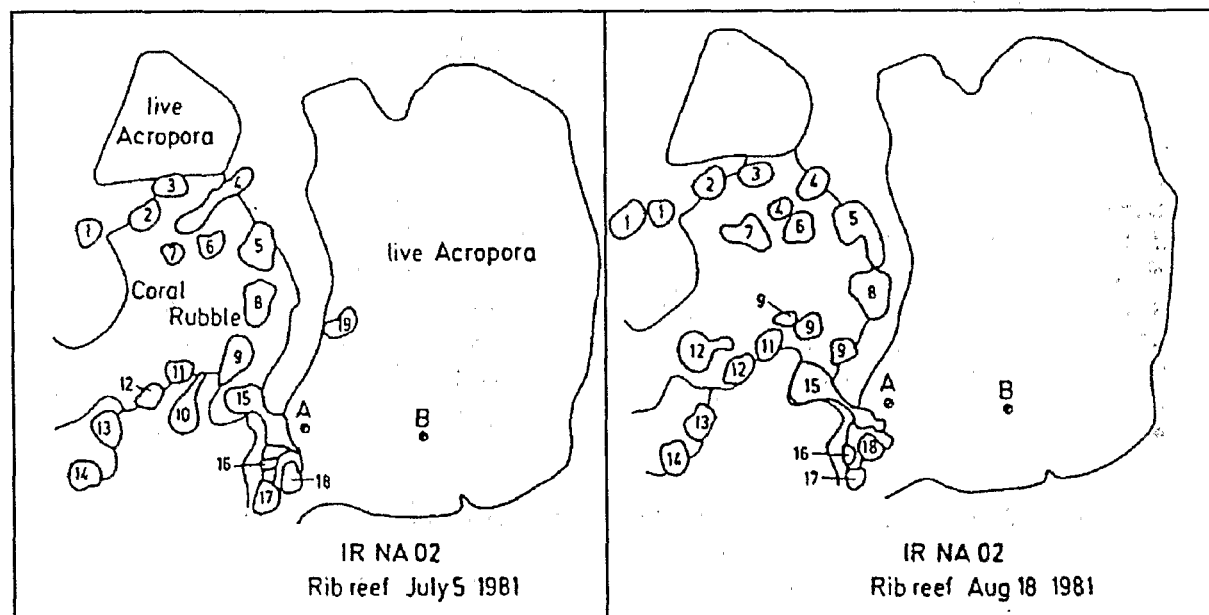


Figure 1. Cartes montrant le clone colonial IRNA 01 de *Nephthea brassica* au récif Rib, 1982. Les déplacements des colonies à partir des repères A et B ont été mesurés pour les colonies 15, 16, 17 et 18. Notez la division asexuée des colonies 1, 4, 9 et 12 et la disparition de la colonie 10 entre les deux enregistrements. Figure 1. Maps showing colonial clone IRNA 01 of *Nephthea brassica* at Rib Reef, 1982. Colony displacements from the fixed pins A and B were measured from colonies 15, 16, 17 and 18. Note asexual division of colonies 1, 4, 9 and 12, and disappearance of colony 10 between the two recordings.

cune variation de distance entre les rivets de chaque paire.

### *Lobophytum pauciflorum* encroûtant

L'allure de IBLM01 suggère une colonie en division, peut-être issue d'un clone colonial d'après l'apparence des colonies conspécifiques voisines, alors qu'IBLM 02 indique nettement un fragment de clone ancien en voie de dégénérescence. Le tableau 4 indique une diminution générale du taux d'envahissement de la surface de substrat occupée par la première colonie pendant sa division en deux fragments : il est le plus élevé au début (1167 mm<sup>2</sup>/mois avant la division, ensuite il devient très bas au cours de la division (148 mm<sup>2</sup>), puis s'accroît de nouveau après la séparation de la colonie en 2 fragments (793 mm<sup>2</sup>/mois). Ces diverses données ont été calculées par la pesée de répliques sur papier des contours des colonies en utili-

clone judging from scattered neighbouring fragments, whereas IBLM 02 clearly indicates a degenerating fragment from an old colony. Table 4 shows a general decrease in the area of substratum occupied by the first colony throughout its division in two fragments. The rate of expansion is the highest (1167 square millimeters per month) before division, then becomes very low (148 square millimeters) during division, then increase again in the newly divided fragments (793 square millimeters per month). Quantification of areas were made by weighing paper replicas of the colony tracings against a series of controls (to determine the errors due to differences in paper homogeneity and cutting accuracy). Table 4 also shows a general decrease in the area of substratum occupied by

sant des pesées-témoin de surface connues du même papier. Chez la colonie IBLM 02, la décroissance constante de la surface a été notée, avec des valeurs comprises entre -1123 et -2062 mm<sup>2</sup>.

#### *Xenia viridis*

Le quadrat OTX01 représente deux zones de différents agrégats coloniaux. Le quadrat OTX02 avec son arrangement annulaire de colonies est typique d'un agrégat colonial mûr, en cours ou en fin d'expansion. Les deux séries de données sur 5 mois indiquent un accroissement régulier du nombre des colonies, dû à une division active. De même, la surface estimée atteint un maximum aux mois 2 et 4 respectivement, suivis dans les deux cas par une diminution marquée. Des signes de dégénérescence (colonies de plus petite taille) sont présents dès ce moment.

colony IBLM 02 throughout the experiment. The rates of mesogleal disappearance varied between -1123 square millimeters and -2062 square millimeters.

#### *Xenia viridis*

Quadrat OT X 01 represents two fragments of different xenid colonial aggregates. Quadrat OT X 02 with its annular arrangement of xenid colonies typifies a mature colonial aggregate. Both 5-month records indicate a regular rise in colony numbers throughout, which is an indication of active division. Parallel to this, colony areas reach a maximum size at months 2 and 4 respectively, followed in both quadrats by a marked decrease. Clear signs of degeneration show up from then on. See Table 5.

Tableau 4. *Lobophytum pauciflorum*. Croissance des colonies sur le scléactiniaire *Montipora* sp. Estimation des mesures de surface par pesées de répliques de papier contre témoins de poids et de surface connus. Unités de mesure : mm<sup>2</sup>. Taux de croissance ou de dégénérescence par rapport au relevé précédent, en mm<sup>2</sup>/mois. Table 4. *Lobophytum pauciflorum*. Growth rates of colonies on scleractinian *Montipora* sp. Quantification of areas made by weighing paper replicas against a series of controls. Rate of growth or generation calculated from previous reading in square millimeters per month.

Colonie	15 Fevr.	10 mars	26 juin	13 sept.
<b>IBLM 01</b>				
poids papier (paper weight)	0.2135	0.2317	0.2429	0.3431
surface papier (paper area)	2523	2737	2869	3431
surface colonie (colony area)	10092	10948	11476	13724
taux (rate)	0	1167	148	793
<b>IBLM 02</b>				
poids papier (paper weight)	0.4107	0.3933	9.2376	0.1665
surface papier (paper area)	4852	4646	2807	1967
surface colonie (colony area)	19408	18584	11228	7868
taux (rate)	0	-1123	-2062	-1185

#### Discussion

" L'oeuf, le polype puis la colonie fondatrice, les colonies filles, petites filles.....sont une seule et même entité génétique, donc au sens large, un seul et même individu". En dépit de leurs morphologies contrastées et de leurs processus de croissance et de division différents, les 4 types d'alcyonaires subissent les mêmes phénomènes de maturation, de la première colonie au clone colonial étendu:

#### Discussion

The egg, the founder colony, its daughters and grand daughters, ..... are all but a single individual". Despite differences noted in growth and division processes in the four types of alcyonarians, the sequences of events leading to the formation of a colonial clone from a single colony are comparable:

Tableau 5. *Xenia viridis* à Touaourou (mai-sept. 1990). Comptages mensuels et résultats des différentes aires (colonne de gauche : nombre de colonies; colonnes de droite : estimation des aires en cm<sup>2</sup>). Table 5 : *Xenia viridis* at Touaourou Reef (May-Sept. 1990). Monthly counts and area reading (Left entry : number of colonies ; right entry : capitular area estimates in cm<sup>2</sup>).

Colonie (Colony)	Mai (May)	Juin (June)	Juillet (July)	Août (August)	Septembre (September)
<b>OT X 01</b>	11 406	11 416	14 429	15 473	17 273
<b>OT X 02</b>	29 642	31 716	34 825	36 746	42 676

1- une colonie fondatrice bourgeonne à partir du polype fondateur, lui-même issu d'une planule fixée et métamorphosée à cet endroit.

2- la colonie fondatrice devient rapidement une co-

1 - a founder colony grows at the original settlement place of the founder polyp (from the metamorphosis of a planular larva);

2 - the founder polyp rapidly becomes a large

lonie-mère de grande taille.

3- la colonie-mère se scinde ou bien se fragmente en colonies-filles.

Chez les formes arborescentes, comme le nephthéidé étudié ici, le capitule est divisé en lobes à partir desquels le tronc stérile se scinde en branches. La production continue de tissus au niveau du capitule est accompagnée par la résorption de mésoglée à la zone basale fixée au substrat. Ceci crée un mouvement constant de clivage du tronc avec séparation des branches (La Barre & Coll, 1982). Les vitesses de déplacement sur le substrat sont plus faibles que celles rapportées par Birkeland *et al.* chez les ascidies (54.7mm sur 12h) ou Suchanek & Green chez les zoanthaires (2.5 à 4mm par jour). Chez les formes massives, comme le *Sarcophyton* étudié ici, la séparation est beaucoup plus longue et a pour origine une constriction du capitule uniforme. Chez la forme encroûtante *Lobophytum pauciflorum*, la fragmentation a également pour origine des constriction du capitule. L' amincissement progressif du tissu mésogléal, avec apparition progressive de trous dont l'élargissement aboutit à une séparation totale des tissus riverains, est couramment observée chez les alcyonides encroûtants de grande taille. Dans ce cas, les tissus périphériques sont en phase de progression et les tissus centraux en phase de régression. Par contre, chez les colonies de petite taille, comme le xénide observé ici, les divisions rapides et répétées aboutissent à la formation saisonnière de larges tapis monogénétiques. Pendant les phases d'expansion, les colonies ont tendance à occuper les parties hautes du substrat ; leur ascension est plus rapide que celle des colonies en déplacement horizontal. Ce fait, également observé par Birkeland chez les ascidies, met en évidence l'importance du phototactisme chez ces organismes photosynthétiseurs et l'importance de l'exposition au soleil dans la compétition pour le substrat.

4- Les colonies-filles continuent de se diviser :

Pendant que le nombre des colonies augmente, et pendant que le clone colonial s'étend, le rapport entre la croissance capitulaire et la dégénérescence basale diminue: les colonies-filles sont donc de plus en plus petites et moins actives. Ceci a été observé chez *Nephthea brassica* et chez *Xenia viridis*. Dans ce deuxième cas, les colonies apparaissent rabougries et les tentacules dégénérés. Bien que nous n'ayons pu observer ce fait chez le *Sarcophyton* mesuré, des phases de dégénérescence ont été notées chez des colonies conspécifiques à la périphérie de clones coloniaux plus âgés et occupant des surfaces de plusieurs mètres carrés. Chez *Lobophytum*, les colonies issues de clones coloniaux de grande taille étaient de taille moyenne inférieure à celle de colonies appartenant à des amas en expansion.

5- Le clone colonial disparaît : la perte de vitalité des colonies rend celles-ci de moins en moins résistantes aux pressions de l'environnement extérieur. Chez le nephthéide, la disparition des colonies à la périphérie du clone colonial annulaire est pratiquement synchrone. Aucun épisode climatique défavorable n'ayant affecté les autres colonies de la zone, la perte des colonies peut être imputée à un manque de sécrétion de l'adhésif glycoprotéinique qui permet à la colonie de se fixer et de créer de nouveaux

mother colony;

3 - the mother colony divides into daughter colonies or fragments.

In tree-like growth forms (e.g. *Nephthea brassica*), the polyp-bearing capitular lobes cleave the sterile stalk into branches. Continuous biomass production at the capitular level is accompanied by mesogleal resorption at the substratum attached end, thus creating a constant displacement apart of separating branches. The mechanism of movement has been described in an earlier study (La Barre & Coll, 1982). Displacement rates are slower than values reported for didemnid ascidians (4.7 mm per 12 hrs by Birkeland *et al.*) or zoanths (2.5 to 4 mm per day by Suchanek & Green, 1982). In the massive form *Sarcophyton sp.*, the branching process is much slower and arises from constrictions in the non-lobular capitule. In the encrusting form *Lobophytum pauciflorum*, colonial fragmentation arises from cleavages and gradual thinning of the capitule, leading to formation of expanding holes. With small mushroom-shaped *Xenia viridis*, rapid colony division leads to the formation of large monogenic carpets on a seasonal basis. During the expansion phases, colonies growing on non-horizontal surfaces always moved upwards and faster than those growing on a planar and horizontal surface, in agreement with observations on didemnid ascidians (Birkeland *et al.* 1981).

4 - Daughter colonies divide into grand daughter colonies: while colony number increases and clonal size expands, there is a steady reversal in the ratio between capitular biomass increase and basal tissue loss. Colonies become smaller and less fit than their asexual parents. With the erect form *Nephthea brassica*, successive divisions yielded smaller and smaller individuals, as basal tissue degeneration was not compensated by capitular biomass production. With the *Xenia* experiment, repeated division similarly yielded smaller colonies; presenting a stunted appearance and degeneration of the tentacles. Although secondary division was not observed in the selected *Sarcophyton sp.*, degenerative phase was recorded in nearby non-experimental conspecific clones, some of which occupying several square metres. In the encrusting *Lobophytum*, isolated colonies may present alternate zones of growth at the periphery, and holes due to degeneration or radial fission. It was noted that large clones had an average colony size significantly smaller than mature founder colonies undergoing first-time cleavage.

5 - The colonial clone disappears. loss of colony fitness eventually causes insufficient resistance to environmental conditions. In *Nephthea brassica*, almost synchronous disappearance of peripheral colonies of the mature annular clone is observed. Loss of adherence of the stem onto the substrate causes detachment and loss of individual colonies. With xenids, the loss of contact with substrate was eventually observed in outermost colonies. Comparable effects can

points d'ancrage au fur et à mesure de sa progression. Les mêmes observations s'appliquent aux xénides. Si l'on dérange expérimentalement des colonies jeunes en les plaçant dans des conditions défavorables à leur développement, elles perdent leur vitalité et dégènèrent rapidement. Des transplants allélopathiques contre des compétiteurs dominants ont abouti à des régressions spectaculaires avec perte de différenciation des tissus, les colonies étant réduites à des croûtes circulaires avant de disparaître avec les courants (La Barre, non publié). Les colonies de *Lobophytum* âgés perdent leur pouvoir antibiotique et leurs tissus sont parfois recouverts d'algues filamenteuses (L.B., obs. pers.). Certains alcyonides du genre *Sinularia* forment des amas dont la base est cimentée par la fusion des sclérites basales; bien qu'aucune donnée ne soit disponible, il s'agit probablement de clones coloniaux à durée de vie très longue. La durée d'expression du génome d'un alcyonaire est donc limitée dans le temps et déterminée par les changements des taux de croissance et de régression de sa progéniture asexuée. Selon les espèces, le phénotype peut durer de quelques mois à plusieurs années. La reproduction sexuée, indispensable à la survie de l'espèce, est un événement annuel unique (Coll, comm.pers.).

### Remerciements

Je remercie le Professeur John COLL de l'Université James Cook, Townsville, Australie et le Dr Paul SAMMARCO de l'Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australie, pour leur soutien et pour leur participation à l'élaboration des études menées sur la Grande Barrière.

*be experimentally induced in young xenids by creating stress. Allelopathic transplants against a dominant competitor under sublethal conditions cause loss of functionality of the polyps, growth cessation leading to morphological regression of the whole colony which can be reduced to a circular patch before disappearing (unpubl. data). Old and unfit clones of Lobophytum seem to lose their antibiotic capabilities, as often witnessed by overgrowth by filamentous algae (La Barre, pers. obs.) Dividing alcyonid species capable of basal spicular cementation (eg. few Sinularia species) form networks of cemented holdfasts which may take many years to produce (no data available).*

*The lifespan of a given genome is then limited in time and determined by the ever changing ratio between the growth and regression rates of its asexual products. Temporal stability can vary from several months to many years. In all documented cases, sexual products are shed once-yearly (Coll, pers. comm.) to ensure the genetic diversity necessary for species survival.*

### Acknowledgements

*I wish to express my gratitude to Pr. John C. COLL (Chemistry Department of James Cook University, Townsville) and to Dr Paul W. SAMMARCO of the Australian Institute of Marine Sciences for constructive participation and logistic help with some parts of this work.*

### Références

- Bakus, G.J., 1981. Chemical defence mechanisms on the Great Barrier Reef, Australia. *Science* **211**: 497-499
- Birkeland, C., Cheng, L. & Lewin, R.A., 1981. Motility of didemnid ascidian colonies. *Bull. Mar. Sci.* **31**: 170-173.
- Coll, J.C., Tapiolas, D.M., Bowden, B.F., Webb, L. & Marsh, H., 1983. Transformation of soft coral (Coelenterata: Octocorallia) terpenes by *Ovula ovum* (Mollusca: Prosobranchia). *Mar. Biol.* **74**: 35-40
- Dunlap, W. et al. (1988). In: *Proc. 6th International Symposium on Coral Reefs, Townsville, Queensland, Australia*.
- Jackson, J.B.C., 1979. Competition on marine hard substrata: the adaptive significance of solitary and colonial strategies. *Am. Nat.* **111**: 743-767
- La Barre, S., 1984. Studies in the chemical ecology of alcyonarians (Coelenterata: Octocorallia). *PhD dissertation, James Cook University, North Queensland*: 348pp
- La Barre, S. & Coll, J.C., 1982. Movement in soft corals: an interaction between *Nephthea brassica* (Coelenterata: Octocorallia) and *Acropora hyacinthus* (Coelenterata: Scleractinia). *Mar. Biol.* **72**: 119-124
- La Barre, S.C., Coll, J.C. & Sammarco, P.W., 1986a. Chemical defences in soft corals (Coelenterata: Octocorallia) of the Great Barrier Reef. II - The relationship between toxicity and feeding deterrence. *Biol. Bull.* **171**: 575-576
- Sammarco, P.W., Coll, J.C., La Barre, S. & Willis, B., 1983. Competitive strategies of soft corals (Coelenterata: Octocorallia) I - allelopathic effects on selected scleractinian corals. *Coral Reefs* **1**: 173-178
- Sammarco, P.W., Coll, J.C. & La Barre, S., 1985. Competitive strategies of soft corals: (Coelenterata: Octocorallia) II - Variable defensive responses and susceptibility to scleractinian corals. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **91**: 199-215.
- Sammarco, P.W., La Barre, S.C. & Coll, J.C., 1987. Defensive strategies of soft corals (Coelenterata: Octocorallia) of the Great Barrier Reef. III - The relationship between ichthyotoxicity and morphology. *Oecologia* **74**: 93-101
- Suchanek, T.H. & Green, D.J., 1984. Interspecific competition between *Palythoa caribbeorum* and other sessile invertebrates on St. Croix Reefs (in press). In: E. Gomez ed., Manila, Philippines.