

Influence des courants sur l'éthologie alimentaire des phoronidiens. Etude par séries de photographies cycliques

C. C. EMIG et F. BECHERINI

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

Abstract

Influence of water currents on the nutritional behaviour of phoronideans. Study by series of continuous photographs

Subjected to water currents, phoronideans orientate their lophophores as follows: the mouth is turned into the current at the bottom of a funnel formed by the tentacles; the anus, behind the lophophore, is under the current. If the current direction changes, the position of the lophophore moves in the same direction. Our results confirm BULLIVANT's (1968) classification of Phoronidea as "impingement feeders". The techniques of a new automatic shutter release are described.

Introduction

Les travaux sur l'éthologie alimentaire des phoronidiens sont peu nombreux et la plupart se sont bornés à décrire le rôle des courants, provoqués par les cils tentaculaires, dans le lophophore. Considérés comme des « suspension-feeders », les phoronidiens vivent dans des biotopes généralement soumis à des courants plus ou moins forts, même si la profondeur est importante (EMIG, sous presse). Dans un travail précédent (EMIG, 1966), des observations en plongée et des expériences en aquarium ont permis de mettre en évidence l'importance de l'hydrodynamisme et des courants, dans l'éthologie alimentaire des phoronidiens. Avant d'aborder le problème de la sélection des particules au niveau du lophophore, il nous a paru indispensable d'entreprendre expérimentalement l'étude de l'influence des courants propres à la masse d'eau sur le lophophore; en effet, au niveau du lophophore, les courants sont créés par les battements ciliaires des tentacules et, de fait, dépendent de l'animal lui-même.

Matériel et méthodes

Dans le golfe de Marseille, nous avons le choix entre 2 espèces, *Phoronis psammophila* CORI (enfoncée verticalement dans le sédiment de sables fins) et *Phoronis hippocrepia* WRIGHT (perforante dans la roche et dans des coquilles d'huître). Nous avons préféré la première espèce, car elle présente l'avantage de vivre dans un sédiment meuble qui permet d'obtenir un fond

horizontal et ainsi de réduire au minimum les perturbations de courants par les irrégularités du fond. Le substrat irrégulier de la deuxième espèce aurait entraîné des courants tourbillonnaires, rendant complexe l'étude des résultats.

Chez *Phoronis psammophila*, seul le lophophore en forme de fer à cheval dépasse du sédiment (Fig. 7). Nous avons photographié à intervalles réguliers le lophophore de 6 individus. La disposition des lophophores a été étudiée en relevant la « bissectrice » (Fig. 1) de l'angle formé par les 2 pointes du fer à cheval (EMIG, 1966). Nous représentons le lophophore sous forme de cercle, dans lequel nous portons les variations de cette bissectrice au cours d'une ex-

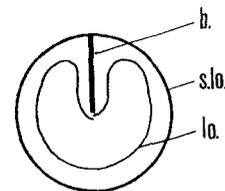


Fig. 1. Représentation schématique du lophophore des phoronidiens (s. lo.); b. bissectrice utilisée pour relever la position du lophophore (lo.)

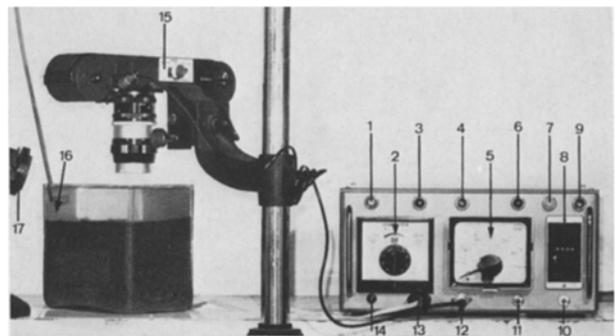


Fig. 2. Equipement utilisé pour les expériences A et C (pour l'expérience B, l'aquarium est placé dans un circuit ovale); 1 à 14. déclencheur automatique (voir légendes Fig. 3); 15 appareil NIKON F avec moteur électrique, chargeur de 10 m de film et objectif; 16 aérateur à bulle; 17 éclairage

périence; nous obtenons ainsi un angle correspondant à l'intervalle de variation de la position du lophophore, que nous nommons l'angle PL.

Pour l'étude par séries de photographies cycliques, nous disposons de l'équipement suivant: un appareil NIKON F (35 mm) avec son moteur électrique contenant un chargeur de 10 m de film (250 vues); un objectif Micro Nikkor Auto (f: 3,5/55 mm); un statif de fixation; un déclencheur automatique que nous avons dû réaliser pour cette étude (Fig. 2).

Description du déclencheur automatique

Indépendamment du prix de revient très bas et, comparativement aux appareils similaires du commerce, cet appareil offre les avantages suivants; dispositif de présélection évitant tout gaspillage de film et indiquant le nombre exact de vues prises; alimentation en courant continu du moteur électrique de l'appareil photographique; simplicité et précision des réglages; encombrement et poids très réduits; utilisation de minuteries embrochées permettant une grande

gamme de temporisation; emploi de relais embrochés simplifiant le dépannage.

Cet appareil devait satisfaire à 3 conditions essentielles: l'éclairage du sujet à photographier quelques secondes avant la prise de vue; la commande de prise de vue; l'extinction immédiatement après la photographie. D'autre part, ayant pensé aux possibilités ultérieures que pouvait offrir cet appareil, nous l'avons prévu avec des éléments internes facilement réglables.

Les principaux organes et le schéma de montage du déclencheur sont représentés sur la Fig. 3. Par le choix de la minuterie (embrochée) adéquate, les temporisations couvrent une gamme de quelques secondes jusqu'à 115 h; le compteur à présélection permet, une fois le nombre de vues affichées atteint, de stopper automatiquement l'appareil. Le commutateur tripolaire à 2 fonctions offre le choix de 2 cycles, court ou long. Nous rappellerons que l'alimentation à courant continu pour le moteur électrique de l'appareil photographique est incorporée dans le déclencheur automatique.

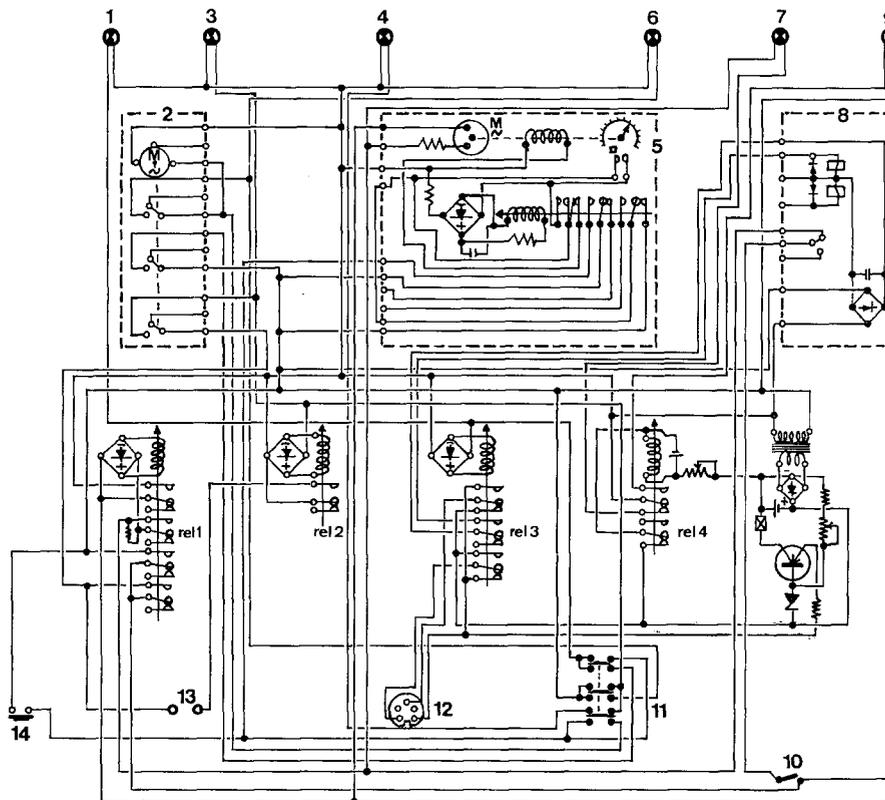


Fig. 3. Schéma de montage du déclencheur automatique de prise de vues: 1 témoin d'impulsion photographique; 2 programmeur à 3 cames à profils réglables; 3 témoin d'éclairage; 4 témoin de cycle long; 5 minuterie embrochée, électro-magnétique, entraînée par un moteur synchrone; 6 témoin de cycle court; 7 et 9 témoins, clignotant, de contrôle d'alimentation en courant continu et de mise sous tension du déclencheur; 8 compteur d'impulsions à présélection; 10 bouton marche-arrêt; 11 commutateur de cycles; 12 prise d'alimentation de courant continu pour l'appareil photographique; 13 prise d'alimentation pour l'éclairage; 14 bouton pressoir de déclenchement manuel; rel relais; M moteur

Fonctionnement du déclencheur automatique

A la fermeture du bouton marche-arrêt (Fig. 3: 10), le moteur de la minuterie (Fig. 3: 5) est sous tension au travers des contacts du compteur à présélection (Fig. 3: 8). La bobine du relais rel 1 (Fig. 3) est alimentée; quelques secondes après ses contacts mobiles tombent et alimentent l'embrayage électro-magnétique de la minuterie. La minuterie temporise.

Nous avons considéré 2 cycles différents, qui sont sélectionnés à l'aide du commutateur tripolaire à 2 positions (Figs. 2 et 3: 11):

(a) Cycle long (supérieur à 1 min). Au bout du temps pré réglé, l'aiguille de la minuterie ferme un contact qui commande l'émission d'un top fixé à 3 sec, pendant lesquelles l'appareil se réarme, l'aiguille revenant à sa position initiale pour le cycle suivant. Le top de fin de temporisation permet, indépendamment du réarmement, l'auto-alimentation du moteur du programmeur (Fig. 3: 2); la rotation complète de ce dernier est assurée par l'inversion d'un contact de la came d'auto-alimentation. Le cycle du programmeur (sa rotation dure 1 min) comprend la mise sous tension de l'éclairage quelques secondes avant la prise de vue (la durée de l'éclairage est réglable) et la mise sous tension du contact de prise de vue pendant 1 sec environ. Pendant ce temps, la minuterie a repris sa temporisation pour un autre cycle identique.

(b) Cycle court (inférieur à 1 min). La position du commutateur sur cycle court permet de couper l'alimentation du programmeur et de fermer le circuit lumière (éclairage constant). Le top de fin de temporisation, donné par la minuterie, commande directement le déclenchement de l'appareil photographique.

Résultats

Deux expériences ont été réalisées selon le type de courant; la première est effectuée en aquarium avec un courant lent provoqué par un aérateur, la deuxième dans un circuit ovale avec un courant créé par une roue à aubes. Dans une troisième expérience, nous avons observé les lophophores en l'absence de tout courant.

Expérience A

Dans l'aquarium en verre (dimensions: 18 x 12 cm), la hauteur d'eau est de l'ordre de 5 cm (afin de permettre un grossissement de 1/1 sur le film négatif). Le courant, créé par un aérateur à bulle (Fig. 2), est lent et continu. Le déplacement de cet aérateur dans l'aquarium modifie la direction du courant (EMIG, 1966). Sur la Fig. 4, nous avons indiqué les 2 positions choisies pour l'aérateur, ainsi que le sens du courant (flèches), relevé grâce à des particules entraînées par ce courant. Les photographies ont été prises toutes les 5 min.

Pour chacune des positions de l'aérateur, nous avons réalisé 2 séries de photographies, (a) et (b)

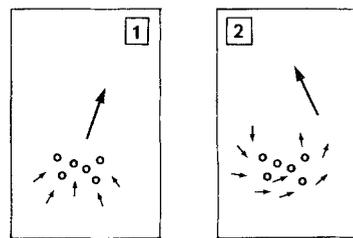


Fig. 4. Schéma de l'aquarium avec direction du courant au niveau des lophophores selon la position 1 ou 2 de l'aérateur (vue par dessus)

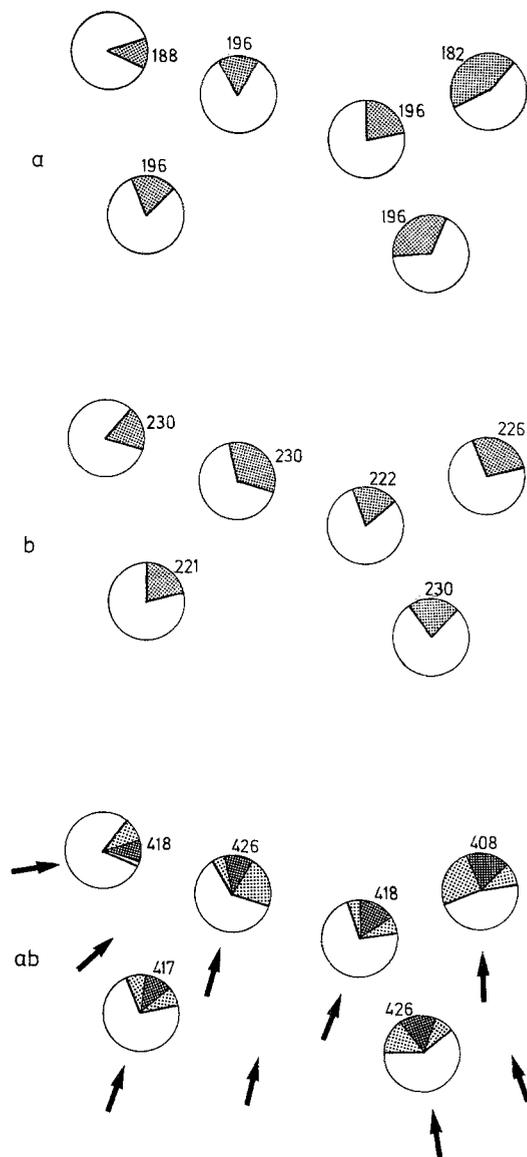


Fig. 5. Angles PL des lophophores au cours de la position 1 de l'aérateur, expérience A; (a) et (b) les 2 séries photographiques réalisées; (ab) résultats totaux des séries (a) et (b) avec en gris foncé l'angle PL commun. Les flèches donnent le sens du courant; les chiffres indiquent le nombre de positions relevées

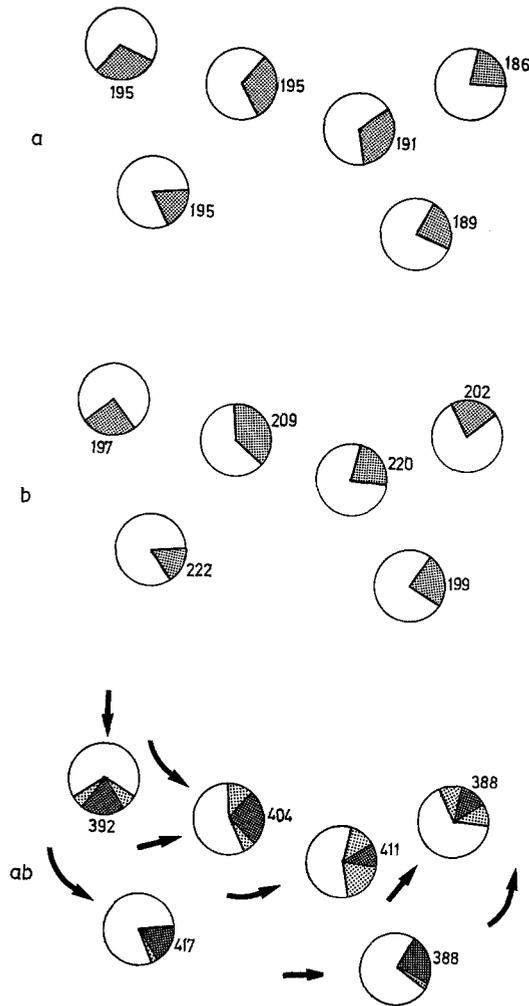


Fig. 6. Angles PL des lophophores au cours de la position 2 de l'aérateur, expérience A (même légende que Fig. 5)

(Figs. 5 et 6). En comparant les séries (a) et (b) des Figs. 5 et 6, nous constatons que les angles PL ne correspondent généralement pas chez un même individu, mais se recourent [Fig. 5, (ab); Fig. 6, (ab)]. L'angle PL commun pour les séries (a) et (b) peut s'expliquer ainsi: pour un sens de courant donné, si le lophophore possède un angle PL plus ou moins important, il présente des positions préférentielles (les plus nombreuses) qui correspondent pratiquement à l'angle PL commun (Figs. 5 et 6).

D'après les Figs. 5 et 6, nous pouvons conclure que *Phoronis psammophila* oriente son lophophore, par rapport au courant perçu, de façon que la bouche soit située dans le courant et l'anus sous le courant, ce qui corrobore les expériences de EMIG (1966).

Les tentacules forment un entonnoir au fond duquel est la bouche; les tentacules post-buccaux sont dressés verticalement, tandis que les pré-buccaux ont tendance à prendre une position oblique, parfois horizontale (Fig. 7). Cet entonnoir est donc dirigé vers le courant de façon à capter le plus grand nombre de particules en suspension.

Expérience B

L'aquarium est placé dans un circuit ovale (Fig. 8); la hauteur d'eau est de 10 cm environ. Une roue à aubes, entraînée par un moteur électrique, est génératrice de courant; elle permet d'inverser le sens du courant, qui est continu et linéaire au niveau des lophophores des *Phoronis* (vitesse de l'ordre de 5 cm/sec). Les photographies ont été prises toutes les minutes.

Nous avons réalisé une série de photographies pour chaque sens de courant (Fig. 9). Quand ce dernier s'inverse, nous observons que les lophophores s'orientent en fonction du nouveau sens, l'angle PL est diamétralement opposé à ce qu'il était précédemment



Fig. 7. Lophophores de *Phoronis psammophila* (expérience A, position 2). On remarque leur disposition en fonction du courant

(Fig. 9). Cette expérience confirme les résultats obtenus dans l'expérience A. Le lophophore présente également une forme d'entonnoir orienté vers le courant. Par contre nous constatons que les *Phoronis* ont tendance à se rétracter plus souvent et plus longuement dans leur tube au cours de cette expérience, probablement

phore et peuvent se résumer ainsi: les particules sont arrêtées par les tentacules et portées à la bouche par un courant aspirant conique, provoqué par les battements ciliaires des tentacules; certaines particules sont rejetées soit par un courant axial, soit en passant entre les tentacules, à leur base, par dessus la papille anale.

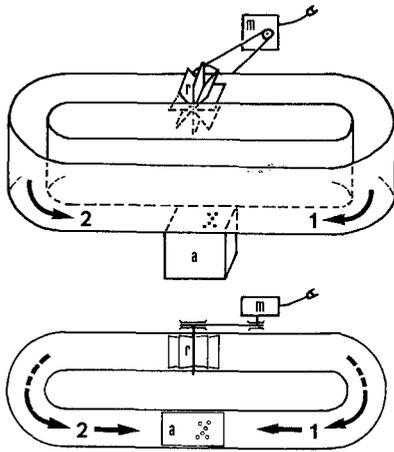


Fig. 8. Schéma du circuit utilisé pour l'expérience B; a aquarium; m moteur électrique; r roue à aubes; le sens du courant dans ce circuit est inversable, 1 et 2

à cause de la plus grande rapidité du courant. L'angle PL varie environ de 60° à 120°, correspondant à la rotation de l'animal dans son tube. L'importance de cet angle peut être liée à des perturbations du courant par le fond ou les autres *Phoronis*, provoquant des variations dans le sens du courant.

Expérience C

Deux séries de photographies ont été effectuées en aquarium en l'absence de tout courant. Les photographies ont été prises toutes les 5 min (244 vues), puis toutes les minutes (236 vues). L'étude de ces 2 séries nous a montrés qu'en l'absence de courant les *Phoronis* ont tendance à effectuer des rotations complètes sur elles-mêmes et l'entonnoir lophophoral est vertical, les tentacules étant étalés. Très souvent les *Phoronis* dressent leur lophophore jusqu'à 2 à 3 centimètres au-dessus du sédiment, tout en pivotant sur elles-même; elles donnent l'impression de rechercher des particules alimentaires par leurs propres moyens, c'est-à-dire par les courants créés par les cils tentaculaires.

Discussion et conclusion

Des descriptions de la capture de la nourriture chez les phoronidiens ont été faites par MASTERMANN (1900), GILCHRIST (1907), CORI (1939), BULLIVANT (1968 a). Toutes concernent les courants créés dans le lopho-

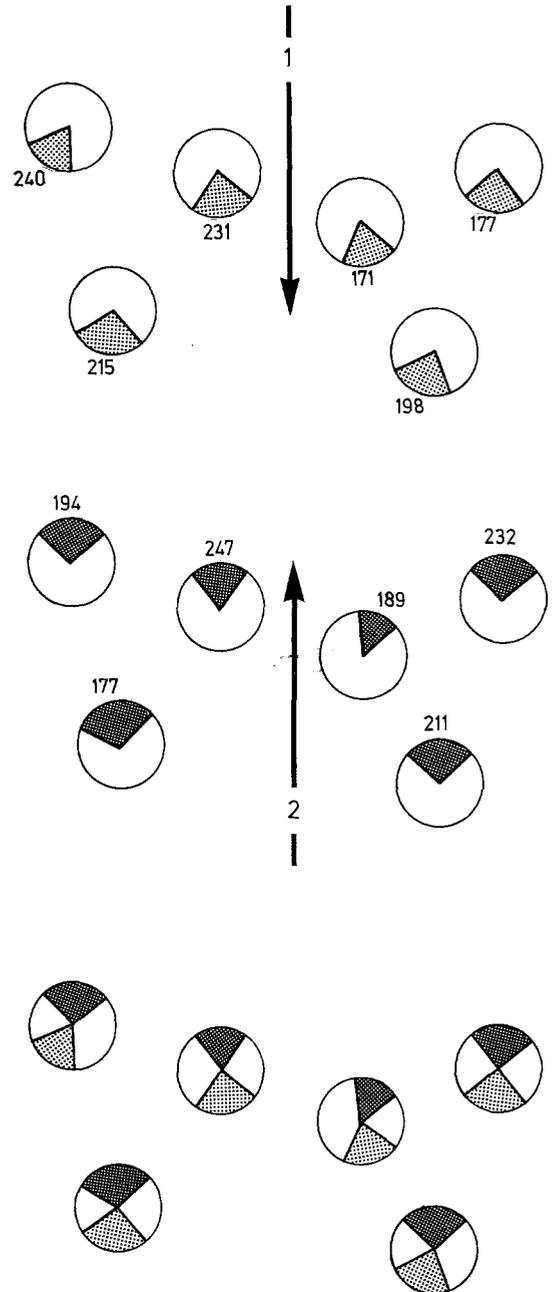


Fig. 9. Angles PL en fonction du sens du courant 1 ou 2 (flèche); en bas de la figure sont représentés simultanément les angles PL pour les 2 sens de courant et l'on remarque que ces angles sont pratiquement diamétralement opposés comme le sens du courant. Les chiffres indiquent le nombre de positions relevées chez chaque individu

Soumis au courant d'une masse d'eau, les phoronidiens orientent leur lophophore dans le même sens que le courant créé par battement ciliaire des tentacules; lors du rejet des particules, la bouche est située dans le courant au fond d'un entonnoir (dirigé vers le courant) formé par le lophophore, tandis que l'anus est sous le courant, en arrière de cet entonnoir, ce qui confirme l'étude préliminaire de EMIG (1966). Les résultats de ce travail ont été vérifiés au cours de plongée en scaphandre autonome; les observations nous ont permis de confirmer ces positions du lophophore dans le milieu naturel, chez *Phoronopsis californica* HILTON (communication orale du Dr. R. PLANTE), *Phoronis psammophila*, *Phoronis hippocrepiæ*, *Phoronis mülleri* SELYS-LONGCHAMPS.

BULLIVANT (1968 b), dans sa classification des «suspension-feeders», considère les phoronidiens comme des «impingement feeders», ainsi que les autres lophophoriens (BULLIVANT, 1968 a). Les résultats de nos expériences confirment les descriptions de cet auteur, car les phoronidiens qui sont des filtreurs sédentaires (VAN GANSEN, 1960), n'ont qu'à trier et choisir les particules apportées par le courant et venant heurter les tentacules. On remarquera que le terme «impinging» a été utilisé pour la première fois par MASTERMANN (1900) chez *Phoronis australis* HASWELL.

Résumé

1. Les auteurs décrivent un nouveau déclencheur automatique de prise de vue pour un appareil photographique NIKON F à moteur électrique, qui permet d'effectuer des séries de photographies cycliques.

2. Trois expériences ont été faites pour démontrer l'influence des courants sur la nutrition de *Phoronis psammophila*: en aquarium avec un courant faible créé par un aérateur; dans un circuit ovale avec un courant inversable, plus rapide; en aquarium en l'absence de courant. Les lophophores de *P. psammophila* ont été photographiés à intervalles réguliers.

3. Le lophophore s'oriente la bouche dans le courant et l'anus sous le courant; il forme en entonnoir dirigé vers le courant pour faciliter la capture des particules alimentaires en suspension. Ces observations expérimentales ont été confirmées lors de plongées en scaphandre autonome chez diverses espèces de phoronidiens.

4. Le changement de sens du courant provoque un déplacement semblable de la position du lophophore. Pour un sens donné, ce dernier présente des positions préférentielles.

5. En l'absence de tout courant, les *Phoronis* pivotent sur elles-mêmes à la recherche de nourriture.

6. Les phoronidiens sont des «impingement feeders»; ils demandent une eau plus ou moins agitée pour collecter leur nourriture.

Littérature citée

- BULLIVANT, J. S.: The method of feeding of lophophorates (*Bryozoa*, *Phoronida*, *Brachiopoda*). N.Z. J. mar. Freshwat., **2**, 135—146 (1968 a).
 — A revised classification of suspension feeders. Tuatara **16** (2), 151—160 (1968 b).
 CORI, C. J.: Phoronidea. Bronn's Kl. Ordn. Tierreichs **4** (4), 1—183 (1939).
 EMIG, C. C.: Anatomie et écologie de *Phoronis psammophila* CORI (Golfe de Marseille et environs; Etang de Berre). Recl Trav. Stn mar. Endoume **40**, 161—248 (1966).
 — Systématique des phoronidiens. Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris (Sous presse).
 GANSEN, VAN P.: Adaptations structurelles des animaux filtrants. Anns Soc. r. zool. Belg. **90** (2), 161—231 (1960).
 GILCHRIST, J. D.: New forms of the Hemichorda from South Africa. Trans. S.Afr. phil. Soc. **17**, 151—176 (1907).
 MASTERMANN, A. T.: On the Diplochorda. 3. The early development and anatomy of *Phoronis buskii* MCINTOSH. Q. J. microsc. Sci. **43**, 375—418 (1900).

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