

ÉTUDE DES VARIATIONS DU NOMBRE ET DE LA RÉPARTITION DES MUSCLES LONGITUDINAUX CHEZ *PHORONIS PSAMMOPHILA* Cori

CHRISTIAN C. EMIG et ANNE EMIG

Station Marine d'Endoume, Marseille, France

Résumé: Au cours de 21 récoltes, échelonnées sur 18 mois, 1725 formules musculaires ont été établies chez *Phoronis psammophila* Cori. L'étude des variations du nombre et de la répartition des muscles longitudinaux démontre une augmentation du nombre de muscles, de l'ordre de 3 à 4, avec l'âge des animaux. Cette augmentation est difficilement mise en évidence à cause de l'interaction de nombreux facteurs biologiques, notamment la reproduction. Les tests statistiques n'ont pas été, de ce fait, significatifs. Contrairement à l'hypothèse émise par Emig, les formules générales et surtout moyennes ne traduisent pas ou peu l'accroissement de la musculature en fonction du temps.

Abstract: In 21 samples, staggered over 18 months, 1725 composite muscle formulae have been established for *Phoronis psammophila* Cori. The study of variations of the number and distribution of longitudinal muscle bundles demonstrates the increase of the muscle number (3 or 4) with the age of the animals. This increase is displayed with difficulty because of the interactions of many phenomena, especially reproduction and so statistical tests have not indicated significance. The general and especially mean formulae of different samples do not indicate the increase of the number of muscle bundles with time, as proposed by Emig.

INTRODUCTION

Au sein d'une même espèce de phoronidiens, la musculature longitudinale présente des variations importantes du nombre de faisceaux musculaires. Dans un travail précédent (Emig, 1971), nous avons montré que ces variations existent non seulement entre individus d'une même population, mais aussi en fonction du biotope, de la localisation géographique; nous avons émis également l'hypothèse que les nombres de muscles longitudinaux pouvaient varier en fonction du temps: augmentation du nombre de muscles en fonction de l'âge des phoronidiens avec accroissement des nombres de muscles dans les formules moyennes et générales. Nous nous proposons de vérifier maintenant les résultats de l'étude précédente chez une espèce, *Phoronis psammophila* Cori, récoltée dans le golfe de Marseille (Plage du Prado).

MÉTHODES

Les récoltes de *P. psammophila*, échelonnées sur 18 mois (Tableau I), ont été faites en prélevant les individus au hasard dans une même station. Des coupes histologiques transversales ont été effectuées au niveau du tiers postérieur dans la région musculaire du métasome; cette zone correspond au développement et au nombre maximum des faisceaux musculaires longitudinaux, car, chez certains individus, ce nombre peut augmenter vers l'ampoule (Selys-Longchamps, 1907) de 1 à 3 muscles, le plus souvent dans les cavités orales (Emig, 1971). L'arrangement des muscles longitudi-

TABLEAU I
Dates des récoltes et formules générales pour chaque récolte.

Dates des récoltes	Nombre d'individus	Formules générales	Dates des récoltes	Nombre d'individus	Formules générales
23.i.1970	50	9-14 8-13 29-41 5-9 5-8	26.x.	100	9-13 9-16 29-41 5-8 5-9
18.ii.	50	9-15 10-13 29-40 5-9 5-7	23.xi.	100	9-15 9-13 28-40 4-8 5-9
9.iii.	50	9-13 9-13 30-39 5-7 5-7	14.xii.	100	9-14 9-13 28-39 5-7 4-9
6.iv.	50	9-13 9-14 29-41 5-9 5-9	11.i.1971	100	9-14 9-13 29-40 5-9 5-9
6.v.	50	9-14 10-15 30-41 5-8 5-9	8.ii.	100	8-15 10-14 29-41 5-7 5-7
6.vi.	63	9-14 8-13 27-42 5-9 5-8	8.iii.	100	8-16 9-16 28-43 4-8 4-9
24.vi.	82	9-15 9-14 28-41 5-7 4-9	29.iii.	100	9-16 9-15 29-44 5-9 5-9
9.vii.	50	9-13 8-14 27-39 4-8 5-9	19.iv.	100	9-15 9-13 29-42 4-8 5-8
7.viii.	80	9-13 9-14 28-39 5-9 5-8	23.v.	100	9-14 9-12 30-40 5-8 5-8
9.ix.	100	9-14 9-15 28-41 4-8 5-9	21.vi.	100	9-13 9-14 29-39 5-8 5-8
1.x.	100	8-16 9-14 27-43 4-8 5-9		1725	8-16 8-16 27-44 4-9 4-9

naux, d'après les 4 subdivisions du métacoelome, est représenté par la formule conventionnelle de Selys-Longchamps (1907):

mésentère oral			
mésentère latéral gauche	cavité orale gauche cavité anale gauche	cavité orale droite cavité anale droite	mésentère latéral droit
mésentère anal			

Les résultats ont été traités par les méthodes statistiques (corrélation, covariance, régression; description statistiques en données classées).

FORMULES ANALYTIQUES (PAR CAVITÉ) ET NOMBRE GLOBAL MOYEN

Les faibles variations des formules générales (ou formules analytiques par cavité: Tableau I) et des formules moyennes (ou nombre global moyen: Tableau II, Fig. 1) ne sont que trop peu significatives. Les formules moyennes totales n'ont entre elles,

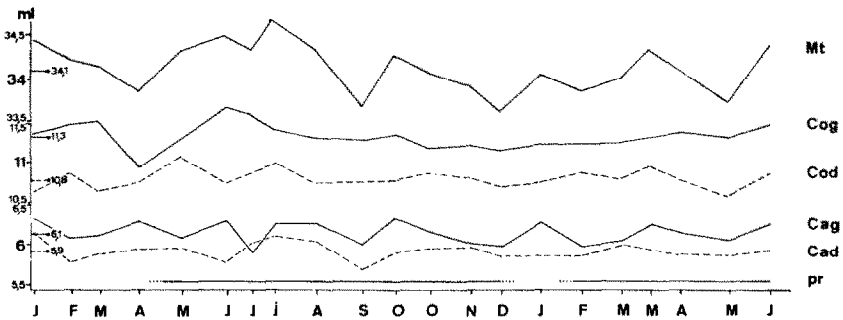


Fig. 1. Courbes des moyennes en fonction des récoltes (indiquées par l'initiale de leur mois): Cad, cavité anale droite; Cag, cavité anale gauche; Cod, cavité orale droite; Cog, cavité orale gauche; F, fréquence; ml, muscles longitudinaux; Mt, moyenne totale; pr, période de reproduction.

sur l'ensemble des récoltes, qu'un intervalle d'un muscle. Cette variation est principalement liée aux muscles des cavités orales. Ces formules musculaires n'apparaissent donc pas affectées par l'implantation des jeunes individus (Fig. 1). En comparant les profils des moyennes mensuelles par cavité (Fig. 2), nous constatons que les variations paraissent en général anarchiques, surtout dans la cavité orale gauche, et sans que la période de reproduction semble modifier ces profils.

En conclusions, formules moyennes et générales ne présentent pas de variations significatives au sein de la population étudiée et ne traduisent pas la possibilité d'une augmentation du nombre de muscles longitudinaux en fonction de l'âge des individus, ce contrairement à l'hypothèse émise par Emig (1971). Par contre, d'après nos récoltes, ces formules sont caractéristiques d'une population de *P. psammophila* à

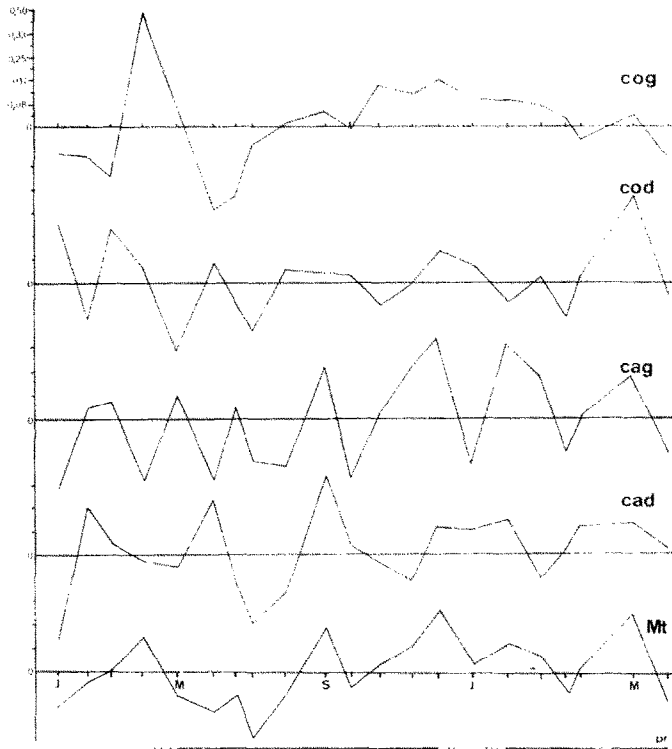
Fig. 2. Profils des moyennes mensuelles ($\bar{x} - \bar{x}/s_x$).

TABLEAU II

Variation du nombre total de muscles longitudinaux pour une population de *Phoronis psammophila*.

Prélèvements	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Nombre d'individus examinés	50	50	50	50	50	63	82	50	80	100
Moyenne (M)	34,5	34,2	34,2	33,9	34,3	34,5	34,3	34,7	34,3	33,7
Variance (S^2)	6,78	5,40	3,43	4,86	6,55	5,70	5,53	6,34	5,77	7,37
Ecart-Type (S)	2,61	2,32	1,85	2,20	2,56	2,39	2,35	2,52	2,40	2,72
Coefficient de variation	7,56	6,79	5,42	6,51	7,46	6,94	6,85	7,25	7,00	8,06
e	0,37	0,33	0,27	0,32	0,37	0,30	0,26	0,36	0,27	0,27
e^2	1,34	1,07	0,68	0,96	1,30	1,01	0,86	1,25	0,91	1,04

Prélèvements	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Nombre d'individus examinés	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Moyenne (M)	34,3	34,1	33,9	33,6	34,1	33,8	34,0	34,3	34,1	33,7	34,4
Variance (S^2)	7,05	5,29	6,25	5,90	5,60	8,86	6,07	6,64	4,31	4,19	3,56
Ecart-Type (S)	2,66	2,30	2,50	2,43	2,37	2,98	2,46	2,58	2,01	2,05	1,89
Coefficient de variation	7,75	6,75	7,38	7,23	6,95	8,80	7,25	7,51	6,09	6,08	5,49
e	0,27	0,23	0,25	0,24	0,24	0,30	0,25	0,26	0,21	0,21	0,19
e^2	0,99	0,74	0,88	0,83	0,79	1,25	0,86	0,94	0,61	0,59	0,50

partir d'un échantillonnage d'une cinquantaine d'individus, quelle que soit la période de l'année (Tableau I; Fig. 1).

NOMBRE DE MUSCLES PAR PRÉLÈVEMENT

En comparant les courbes des nombres totaux des muscles (Fig. 3), nous constatons des variations, parfois importantes, d'une récolte à l'autre, pouvant être imputées à l'implantation de jeunes. Pourtant, ces variations ne traduisent que difficilement une évolution dans le temps, marquée par un léger déplacement du mode vers

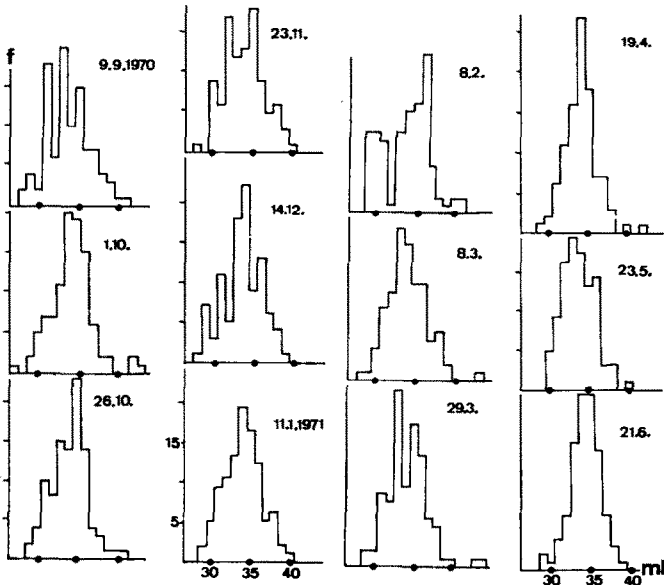


Fig. 3. Histogrammes de dispersion du nombre de muscles longitudinaux pour les récoltes du 9.ix.1970 au 21.vi.1971.

des nombres de muscles plus élevés (Fig. 3): après le début de la période de reproduction, on constate que les individus à faibles nombres de muscles (généralement de 31 à 33) sont plus nombreux, ainsi que ceux ayant plus de 35 muscles. Puis, au fur et à mesure des mois, les courbes reprennent leur forme caractéristique en cloche (Fig. 3). Nous pouvons interpréter ces variations comme une augmentation de la musculature chez les premiers individus (de 31 à 33 muscles), tandis que d'autres individus disparaissent, qui représentent probablement une génération précédente. Estimant l'augmentation des muscles à 3 ou 4 (voir ci-dessous), ce sont donc bien les individus jeunes de 31 à 33 muscles qui sont les plus nombreux (au maximum de la période de reproduction) pour former ensuite des individus adultes de 34 à 36 muscles (Tableau III; Figs 3, 4c).

En établissant des formules musculaires chez les individus porteurs de gonades mûres, nous constatons que ces formules varient de 28 à 43 muscles, intervalle qui correspond aussi à celui de l'ensemble des résultats (Tableau I). Les courbes obtenues chez les mâles et les femelles sont semblables (Fig. 4b). Ces résultats permettent d'affirmer, contrairement à l'hypothèse émise par Emig (1971), qu'un individu n'ayant qu'un faible nombre de muscles n'est pas nécessairement un animal jeune et qu'un individu à

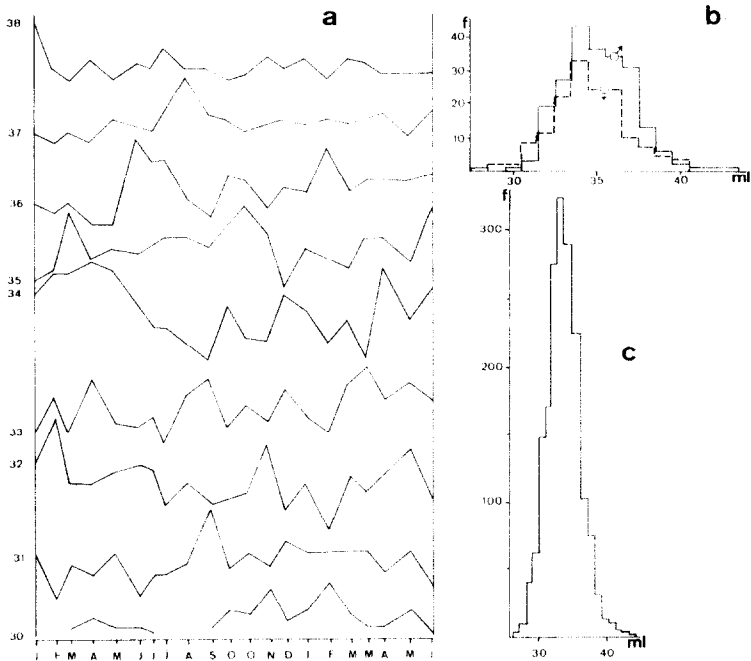


Fig. 4. a, courbes des classes de muscles de 30 à 38: afin de les rendre plus lisibles, les courbes ont été décalées sur l'axe des ordonnées, sans indiquer leur fréquence exacte; b, histogrammes de dispersion du nombre de muscles longitudinaux chez les mâles et les femelles matures; c, histogramme des muscles longitudinaux de la population considérée (d'après le Tableau III).

formule musculaire élevé peut très bien être un animal jeune. La période de reproduction de *P. psammophila* s'étend sur une grande partie de l'année (Fig. 1) avec un maximum au printemps ou au début de l'été. La maturité sexuelle apparaît bien avant la fin de la croissance; des animaux issus du début de la période de reproduction peuvent encore se reproduire la même année. En effet, des collecteurs ne contenant que du sable, immergés début juin, ont été retirés à la fin novembre (expériences réalisées par H. Massé) avec la présence de deux *P. psammophila* ayant des gonades mûres. Ainsi donc, plusieurs générations peuvent être présentes au cours de la même année. Toutes ces observations peuvent, par le fait d'actions conjuguées et opposées, permettre d'expliquer que l'on ne constate que de faibles variations moyennes en fonction du temps (Figs 1, 3; Tableau I).

En comparant entre elles les courbes des nombres totaux de muscles des différentes récoltes (Fig. 4a), nous avons pu mettre en évidence un déplacement dans le temps des maxima de ces courbes depuis les nombres les plus faibles vers les plus grands; ceci implique un accroissement du nombre de muscles longitudinaux dans chaque individu en fonction du temps, de l'ordre de 3 à 4 muscles par an.

FORMULES MUSCULAIRES

Le tableau III contient l'ensemble des formules musculaires établies chez *P. psammophila* au cours des récoltes successives. Il rend compte des différentes formules possibles chez cette espèce dans une localité donnée (golfe de Marseille). Ainsi, les formules musculaires les plus fréquentes sont celles des classes musculaires 33 à 36 (Fig. 4c); en général, 2 à 4 types de formules représentent 75 % des types de formules d'une classe de muscles. La formule la plus fréquente dans chaque classe découle de celle de la classe précédente en y ajoutant un muscle. Les formules rares (obtenues sur un seul individu) représentent de $\frac{1}{3}$ à $\frac{2}{3}$ des types de formules de chaque classe, mais leur fréquence est très faible (moins de 5 %).

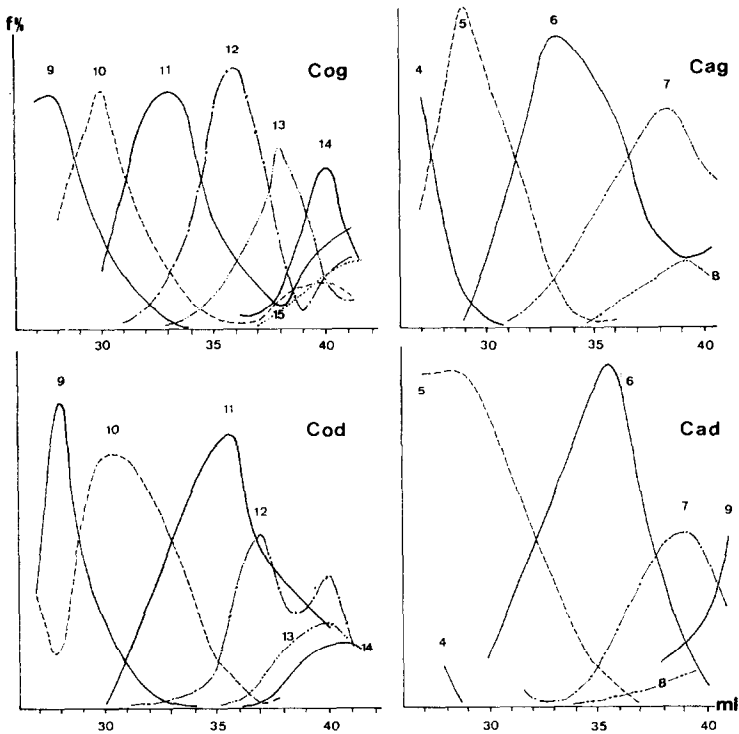


Fig. 5. Courbes des muscles dans chaque cavité en fonction de la classe de muscles (les fréquences sont exprimées en pourcentage par rapport à la plus forte; d'après le Tableau III).

La comparaison des formules musculaires du Tableau III avec celles provenant d'autres localités (Emig, 1971, 1972) montre que l'identification d'un individu de l'une des populations à partir de sa formule musculaire n'est pas possible.

Nous avons dressé les courbes des nombres de muscles par cavité pour chaque classe de muscles (Fig. 5). La comparaison de ces courbes met en évidence un accroissement du nombre de muscles nettement plus rapide dans les cavités gauches (surtout orale) que dans les cavités droites (Fig. 1). Le maximum de 12 muscles de la cavité orale gauche correspond au maximum de 11 muscles dans la cavité orale droite (Fig. 5). Ces résultats peuvent également être observés en prenant en considération les formules les plus fréquentes du Tableau III. L'accroissement du nombre de muscles est plus rapide dans les classes à muscles nombreux. Les formules du Tableau III et la Fig. 5 montrent aussi que le nombre de faisceaux musculaires est plus élevé dans les cavités orales qu'anales, et, en considérant les cavités gauches et droites, les premières ont plus de muscles que les autres. Rappelons que chez *P. psammophila* la musculature longitudinale est asymétrique, les faisceaux étant plus fortement développés à gauche qu'à droite; le muscle le plus grand est toujours situé au milieu des muscles de la cavité orale gauche (il possède aussi en général le nombre le plus fort de faisceaux) et le plus petit à une position variable, souvent près du mésentère latéral droit (Emig, 1966).

CONCLUSIONS

De l'étude que nous venons de faire sur les variations des muscles longitudinaux de *P. psammophila*, nous avons pu déduire les différents points suivants. Si les formules musculaires générales et surtout moyennes permettent de caractériser une espèce de phoronidien et, dans l'espèce en question, une population de celle-ci (Emig, 1971, 1972), ces formules ne présentent que des variations moyennes annuelles faibles et statistiquement non significatives, au sein d'une même population. Néanmoins, une population de *P. psammophila* est pourtant caractérisée par les formules musculaires à partir d'un échantillonnage d'une cinquantaine d'individus, quelle que soit la période de récolte. De même, les courbes de variation du nombre moyen de muscles longitudinaux pour les différentes récoltes, échelonnées sur 18 mois, ne mettent guère en évidence une évolution des formules en fonction du temps.

Ces constatations sont liées au fait que la période de reproduction est longue chez *P. psammophila*, que cette espèce peut avoir au moins trois générations présentes la même année et que, contrairement à l'hypothèse émise par Emig (1971), un individu mûr (de la population prise en considération) peut avoir de 28 à 43 muscles. Les nombres de muscles longitudinaux des jeunes individus recouvrent probablement aussi l'intervalle musculaire de la population, soit respectivement de 27 à 39 muscles pour un intervalle global de 27 à 44. Néanmoins, nous avons pu démontrer que la musculature longitudinale de *P. psammophila* s'accroît, avec l'âge, chez un individu de l'ordre de 3 à 4 muscles. Les tests statistiques utilisés ayant conduit à des résultats peu

significatifs ne nous ont pas permis d'apprécier l'influence des divers phénomènes biologiques, énoncés ci-dessus, l'action spécifique de chacun n'ayant pu être dissociée. En conséquence, il n'est pas possible, à partir de la formule musculaire d'un individu, de connaître son âge, sa génération, ni d'ailleurs la population à laquelle il appartient.

Au cours des récoltes, plus de 1700 formules ont été établies et nous avons constaté que, pour une classe musculaire donnée, les 3/4 des individus se rangent dans seulement 2 à 4 types de formules. Rappelons aussi que, chez *P. psammophila* la musculature longitudinale est asymétrique tant par un développement plus fort des faisceaux que par un nombre de muscles plus élevé dans la partie gauche du métasome, surtout dans la cavité orale gauche.

REMERCIEMENTS

Nous adressons tous nos remerciements à Madame Connat pour l'utilisation de la machine Olivetti programma de l'Institut de Physique Théorique du C.N.R.S. (Marseille), à Monsieur Guillaumin pour son aide dans l'exploitation des tests statistiques et pour ses conseils lors de la rédaction de cette note, à Madame Thomassin pour sa collaboration technique.

RÉFÉRENCES

- EMIG, C. C., 1966. Anatomie et écologie de *Phoronis psammophila* Cori (Golfe de Marseille et environs; Etang de Berre). *Recl. Trav. Stn mar. Endoume*, Bull. 40, Fasc. 56, pp 161-248.
- EMIG, C. C., 1971. Taxonomie et systématique des phoronidiens. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris, (Zool.)*, T. 8, pp. 469-568.
- EMIG, C. C., 1972. Phoronidiens récoltés lors de la campagne *Biaçores* du N/O Jean Charcot (3 octobre-20 novembre 1971). *Téthys*, T. 4, pp. 423-428.
- SELYS-LONGCHAMPS, M. DE, 1907. *Phoronis*. Fauna Flora Golf. Neapel, Vol. 30, pp. 1-280.