

Éthologie

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE COMPARATIVE DU RYTHME LOCOMOTEUR DE DEUX AMPHIPODES SUPRA-LITTORAUX SYMPATRIQUES DE LA PLAGE DE BIZERTE (TUNISIE) : *TALITRUS SALTATOR* ET *TALORCHESTIA DESHAYESII*

par

Amel AYARI et Karima NASRI-AMMAR

Talitrus saltator et *Talorchestia deshayesii*, Amphipodes nocturnes et détritivores vivent en sympatrie dans l'étage supra littoral de certaines plages tunisiennes. Des individus adultes de ces 2 espèces ont été collectés puis transférés individuellement dans des actographes placés dans une enceinte climatique permettant de contrôler aussi bien la température que la photopériode. Ces spécimens ont été d'abord soumis à la photopériode naturelle du jour de la collecte puis ils ont été maintenus en libre cours.

L'étude des caractéristiques du rythme de l'activité locomotrice (périodes τ_{LD} et τ_{DD} ; indice de stabilité du rythme (SNR) ; pourcentage de rythmicité et rapport temps d'activité/temps de repos) des deux espèces a révélé plusieurs différences. L'analyse des actogrammes en double plot ainsi que les profils d'activité des animaux a montré qu'en libre cours les individus de *T. saltator* présentent une sensibilité plus marquée par rapport au crépuscule subjectif alors que le pic d'activité le plus significatif de *T. deshayesii* se situe au milieu de la nuit subjective.

En conditions d'entraînement, la période circadienne de *T. saltator* est statistiquement plus longue que celle de *T. deshayesii* respectivement égales à $\tau_{LD} = 23h42 \pm 0h39$ et $\tau_{LD} = 23h20 \pm 1h01$. De même, nos résultats montrent que le rythme locomoteur de *T. deshayesii* est aussi stable que celui de *T. saltator*. Par ailleurs, les individus de *T. deshayesii*, significativement plus actifs que les individus de *T. saltator*, exhibent en plus de la rythmicité circadienne un rythme circatidal de période endogène égale à $\tau_{12} = 11h55 \pm 0h16$.

Mots clés : Amphipodes, *Talitrus saltator*, *Talorchestia deshayesii*, rythme locomoteur.

**Comparative experimental study of the locomotor rhythm
of two sympatric supra-littoral amphipods from Bizerte beach
(Tunisia): *Talitrus saltator* and *Talorchestia deshayesii***

Talitrus saltator and *Talorchestia deshayesii* are nocturnal, detritivorous Amphipoda which occupy the supra-littoral on some Tunisian beaches. Laboratory studies on the locomotor rhythm of these two species have established the effectiveness of nLD as the predominant environmental synchronizer.

Adults of these two species were collected, transferred individually into actographs and placed thereafter in a controlled environment cabinet that allowed the control of temperature and photoperiod. Specimens were firstly entrained by a natural photoperiod approximating to that of the environment at the time of collection. Afterwards, the animals were placed under constant darkness.

The characteristics of locomotor activity rhythm (periods τ_{LD} and τ_{DD} ; signal noise to ratio (SNR); percentage of rhythmicity, ratio activity time/rest time) of the two species revealed several differences. The analysis of the double-plotted actogram as well as the wave forms of animals showed that *Talitrus saltator* is more sensitive to twilight, whereas *Talorchestia deshayesii* is characterized by a concentration of activity in the middle of the subjective night.

In conditions of entrainment, the circadian period of *Talitrus saltator* is statistically longer than that of *Talorchestia deshayesii*; the respectively values are $\tau_{LD}=23h42 \pm 0h39$ and $\tau_{LD}=23h20 \pm 1h01$. Our results also show that there is no difference statistically between the stability of the locomotor rhythm of the two species. Furthermore, *Talorchestia deshayesii* specimens are significantly more active than those of *Talitrus saltator* and exhibit, in addition to the circadian rhythmicity, a circatidal rhythm with an endogenous period $\tau_{12} = 11h55 \pm 0h16$.

In conclusion, the differences in locomotor activity rhythm between *Talitrus saltator* and *Talorchestia deshayesii* probably serve to reduce inter-specific competition.

Introduction

L'activité rythmique est l'une des propriétés fondamentales de tous les organismes vivants. La synchronisation de l'activité locomotrice par les facteurs environnementaux, permet aux organismes vivants de maximiser leur gain d'énergie et d'optimiser leur chance de vie.

Les Talitres, supra littoraux ont fait l'objet de diverses recherches du point de vue comportemental mais c'est *Talitrus saltator* (MONTAGU, 1808) qui a été le plus étudié dans ce domaine. En effet, cette espèce a constitué un important modèle biologique durant les trois dernières décennies, particulièrement dans l'étude de l'horloge, de l'orientation et de la capacité de navigation (UGOLINI & SCAPINI 1988 ; NARDI *et al.* 2003 ; SCAPINI *et al.* 2004). L'activité locomotrice chez *T. saltator* présente une composante endogène de nature circadienne qui persiste dans les conditions constantes d'éclairage et de température ; le principal synchroniseur de son rythme locomoteur est le cycle lumière-obscurité (BREGAZZI & NAYLOR, 1972). De même, un rythme circasemilunaire a été mis en évidence chez *T. saltator* issu d'une population britannique (WILLIAMS, 1979).

Rythme locomoteur d'Amphipodes

Un autre Talitridé supralittoral, *Talorchestia deshayesii* (AUDOUIN, 1826) a été également étudié. Cette espèce coexiste avec *T. saltator* au niveau de l'étage supralittoral dans de nombreuses plages du monde (HARTOG, 1963 ; KARLBRINK, 1969). WILLIAMS (1982 et 1983) a montré chez cette espèce l'existence d'un rythme circadien, sans composante circatidale, synchronisé par la transition lumière-obscurité lors du crépuscule.

Dans le présent travail, nous nous sommes intéressés à l'étude du rythme endogène de l'activité locomotrice des deux espèces sympatriques *Talitrus saltator* et *Talorchestia deshayesii* afin de mieux comprendre les stratégies adaptatives adoptées par ces deux espèces dans le partage des ressources spatiales et en particulier temporelles.

Matériel et méthodes

Les animaux ont été collectés en automne 2005 au niveau de la plage de Bizerte corniche (37°19'17.1" N, 09°51'57.3" E). Les individus de *Talorchestia deshayesii* ont été collectés sous les laisses de posidonies près de la ligne de rivage, alors que ceux de *Talitrus saltator* l'ont été collectés en remuant le sable au niveau de leurs terriers.

Les individus collectés ont été placés dans des boîtes en polystyrène contenant du sable humide et garnies de posidonies ; ils ont été transportés le plus rapidement possible au laboratoire.

Chaque individu a été transféré dans l'un des 32 actographes (16 individus pour chaque espèce), munis chacun d'une plateforme au-dessus de laquelle passe un rayon infrarouge permettant de détecter l'activité de l'animal. Les actographes ont été placés dans une enceinte climatique permettant de contrôler la température et la photopériode ; les individus des 2 espèces ont été maintenus sous une température constante de $18 \pm 0,5^\circ\text{C}$. Chacun des 16 actographes est relié à un data-logger muni de 16 potentiomètres connecté en permanence à un ordinateur (School of biosciences, Université de Birmingham, UK).

L'enregistrement de l'activité locomotrice a duré 12 jours. Durant les trois premiers jours (J1-J3) les animaux ont été placés en conditions d'entraînement (nLD**), ces spécimens ont été par la suite maintenus en libre cours (DD**) jusqu'à la fin de l'expérience (J₄-J₁₂). Le nombre de déplacements des animaux a été enregistré toutes les 20 minutes.

** nLD : du mot anglais natural Light/Dark = conditions naturelles de la photopériode.
 ** DD : du mot anglais Dark/Dark = condition d'obscurité continue.

Une autre expérience a été réalisée sur l'espèce de *Talitrus saltator*, au cours de laquelle les individus ont été maintenus durant 10 jours sous cycle synchroniseur (LD), puis ils ont été placés en conditions d'obscurité continue (DD) durant 8 jours.

La caractérisation du rythme de l'activité locomotrice des individus des deux espèces, est basée sur la visualisation des données sous forme d'actogramme en double plot et sur l'interprétation des courbes de l'activité locomotrice moyenne par heure et par jour. Par ailleurs, les périodes ont été déterminées en utilisant l'analyse par périodogramme (WHITTAKER & ROBINSON, 1924 ; GIRLING, 1995).

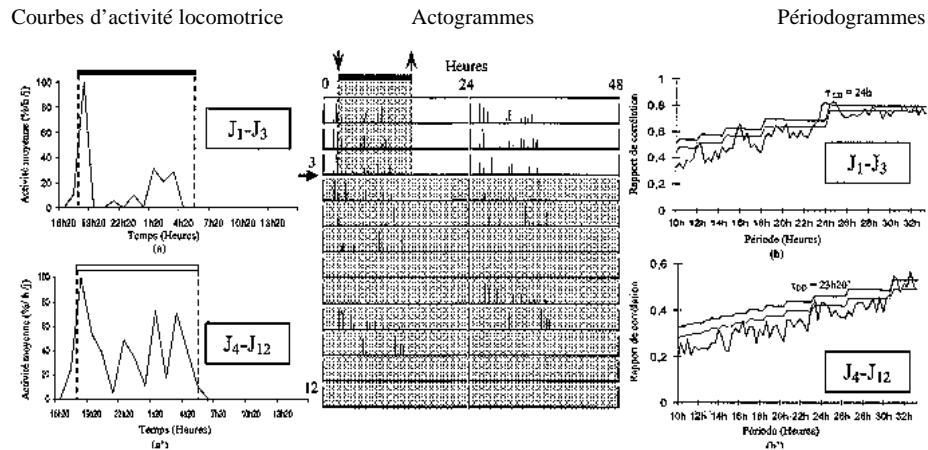


Figure 1A

Actogrammes en double plot correspondant à l'activité locomotrice de *Talitrus saltator* ; (a, a') et (b, b') représentent respectivement les courbes d'activité locomotrice moyenne (/heure/jour) et les périodogrammes.

Double-plotted actograms corresponding to the locomotor activity of Talitrus saltator; (a, a') and (b, b') represent respectively the wave-forms and periodograms.

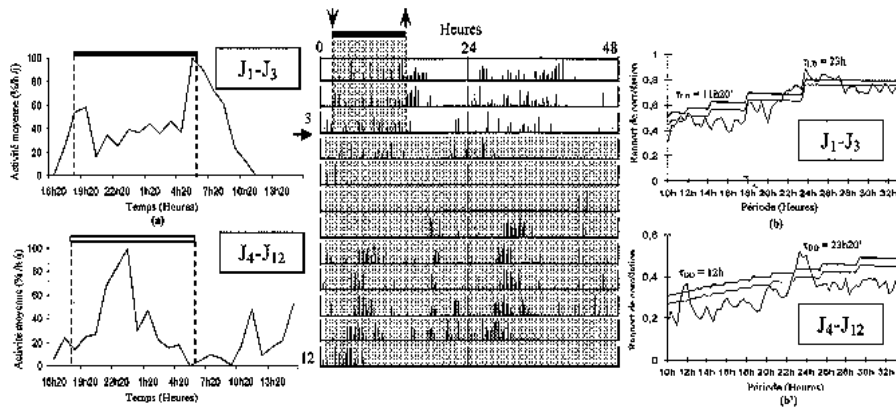


Figure 1B

Actogrammes en double plot correspondant à l'activité locomotrice de *Talorchestia deshayesii* ; (a, a') et (b, b') représentent respectivement les courbes d'activité locomotrice moyenne (/heure/jour) et les périodogrammes.

Double-plotted actograms corresponding to the locomotor activity of Talorchestia deshayesii (B). (a, a') and (b, b') represent respectively the wave-forms and periodograms.

La barre noire correspond à la nuit expérimentale durant les trois premiers jours de l'expérience.

La barre blanche correspond à la nuit subjective durant J₄-J₁₂.

The solid bar represents the scotophase during the first three days of the experiment.

The white bar represents the subjective night during J₄-J₁₂.

Rythme locomoteur d'Amphipodes

Enfin, le test non paramétrique de Wilcoxon a été utilisé pour comparer les moyennes obtenues : périodes circadienne et circatidale, SNR (signal noise to ratio), temps d'activité aussi bien dans les conditions d'entraînement qu'en obscurité continue.

Résultats

Globalement, l'analyse de la totalité des actogrammes et des profils d'activité moyenne/heure/jour a montré, aussi bien en conditions d'entraînement qu'en obscurité continue, une grande diversité quand à la phénologie du rythme locomoteur de *Talitrus saltator* et de *Talorchestia deshayesii*. Cependant, chez la plupart des individus, l'activité locomotrice reste plus ou moins confinée durant les nuits expérimentales et subjectives. Seuls les actogrammes et les activités moyennes par heure et par jour et les périodogrammes les plus représentatifs ont été discutés.

1. Analyse du rythme locomoteur type de *Talitrus saltator*

L'actogramme (Fig. 1A) obtenu durant les 3 premiers jours, sous une photopériode équivalente aux conditions naturelles, présente une activité interrompue mais concentrée durant la nuit expérimentale ; cette activité commence juste avant l'extinction de la lumière. En obscurité permanente, le profil d'activité décrit une dérive vers la droite à la fin de l'expérience. Ce profil se caractérise par un arrêt de l'activité durant les jours J_7 et J_8 .

L'activité moyenne (Fig. 1A-a), en conditions d'entraînement montre un profil d'activité plutôt bimodal. Cependant, le pic d'activité le plus important coïncide avec l'extinction de la lumière; le second, moins marqué, précède l'allumage. L'activité moyenne en conditions de libre cours présente un profil plurimodal dont le pic d'activité le plus important est placé au début de la nuit subjective (Fig. 1A-a').

L'analyse par Périodogramme (Fig. 1A-b et b') montre l'existence d'une période circadienne, proche de 24h, aussi bien sous le cycle synchroniseur (nLD) $t = 24h$ qu'en obscurité continue $t = 23h20'$.

2. Analyse du rythme locomoteur type de *Talorchestia deshayesii*

Durant les trois premiers jours, l'activité est moins confinée durant la nuit expérimentale. En effet, l'activité s'étale et s'intensifie au delà de l'allumage (Fig. 1B). En libre cours, une anticipation de l'activité locomotrice est observée. L'activité devient nulle pendant le sixième jour.

L'activité moyenne, sous le cycle synchroniseur, montre un profil bimodal : le pic le plus important coïncide avec l'allumage ; le second pic, plus discret, coïncide avec l'extinction de la lumière (Fig. 1B-a). Dans les conditions de libre cours (obscurité totale), l'activité locomotrice décrit un profil plutôt unimodal et s'étale au delà de la nuit subjective ; le pic d'activité est observé au milieu de la nuit subjective (Fig. 1B-a').

Les analyses par Périodogramme (Fig. 1B-b et b') ont révélé un rythme circadien avec une composante circatidale. Sous le cycle synchroniseur (nLD), les périodes

circadienne et circatidale sont respectivement égales à $\tau = 23h20' \pm 1h01'$ et $\tau = 12h37' \pm 1h54'$. En obscurité continue (DD), elles sont respectivement égales à $\tau = 23h54' \pm 0h28'$ et $\tau = 11h55' \pm 0h16'$.

3. Comparaison des temps d'activité chez les deux espèces

Chez *Talitrus saltator*, les temps moyens d'activité sous les 2 régimes photopériodiques (nLD et DD) sont respectivement égaux à $\alpha = 669' \pm 105'$ et $\alpha = 665' \pm 181'$. Chez *Talorchestia deshayesii*, ces temps moyens d'activité, sont nettement plus élevés ;

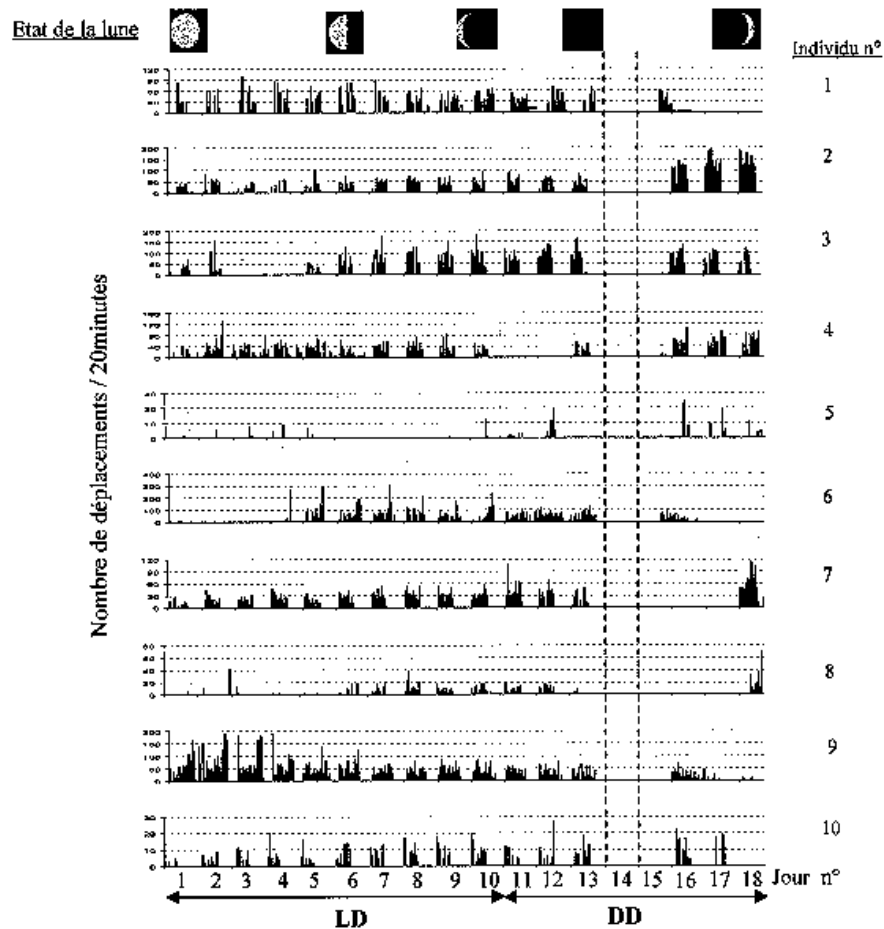


Figure 2

Activité locomotrice globale des 10 individus de *Talitrus saltator* en conditions d'entraînement (LD) et en obscurité continue (DD).

Global locomotor activity of 10 individuals Talitrus saltator under LD cycle and constant darkness.

Rythme locomoteur d'Amphipodes

Tableau 1

Période moyenne, temps moyen d'activité et SNR enregistrés en conditions d'entraînement et en obscurité continue ($x \pm s$: moyenne \pm écart-type). Résultats du test Wilcoxon.

NS = non significative; * = significative; ** = hautement significative.

Mean period, mean activity time and SNR under LD cycle

and constant darkness ($x \pm s$: mean \pm standard deviation). Results of Wilcoxon test.

*NS = non significant; * = significant; ** = highly significant.*

	<i>Talitrus saltator</i>		<i>Talorchestia deshayesii</i>			
	Rythme circadien		Rythme circatidal		Rythme circadien	
	LD	DD	LD	DD	LD	DD
Période ($x \pm s$) (N)	23h42' \pm 0h39' (11)	24h47' \pm 1h23' (11)	12h37' \pm 1h54' (12)	11h55' \pm 0h16' (09)	23h20' \pm 1h01' (14)	23h54' \pm 0h28' (14)
Test Wilcoxon	* (p=0,0399)		NS		** (p=0,0081)	
SNR ($x \pm s$)	0,242 \pm 0,070	0,155 \pm 0,114	0,166 \pm 0,087	0,168 \pm 0,162	0,275 \pm 0,204	0,262 \pm 0,079
Test Wilcoxon	NS		NS		NS	
Temps d'activité ($x \pm s$)	669' \pm 105'	665' \pm 181'	–	–	932' \pm 135'	786' \pm 208'
Test Wilcoxon	NS		–		* (p=0,0446)	

ils sont respectivement égaux à $\alpha = 932' \pm 135'$ et à $\alpha = 786' \pm 208'$ (Tableau 1). Les analyses statistiques par le test de Wilcoxon n'ont révélé une différence significative qu'entre les temps moyens d'activité obtenus sous cycle synchroniseur (nLD).

4. Mise en évidence d'un rythme circa-semilunaire chez *Talitrus saltator*

L'analyse de l'activité locomotrice de 10 individus les plus représentatifs (Fig. 2) montre un arrêt total de leur activité durant le jour J_{14} de l'expérience, jour qui suit la nouvelle lune.

Discussion et conclusion

Les résultats obtenus au cours de ce travail montrent que le comportement locomoteur nocturne de *Talitrus saltator* et *Talorchestia deshayesii* est maintenu même en conditions constantes, mettant ainsi en évidence une composante de nature endogène. Ces résultats confirment ceux de BREGAZZI & NAYLOR (1972) et WILLIAMS (1980, 1982).

L'analyse par Périodogramme a révélé l'existence d'une composante circadienne et ceci quel que soit le régime photopériodique imposé. Cette période est très proche de 24 heures. Elle est inférieure à 24 heures chez les deux espèces (23h42' \pm 0h39' et 23h20' \pm 1h01') en conditions d'entraînement (nLD). En obscurité continue, la période circadienne du rythme locomoteur s'allonge chez les deux espèces *T. saltator* et *T. deshayesii*; elle est égale respectivement à 24h47' \pm 1h23' et 23h54' \pm 0h28'. En effet, le cycle lumière/obscurité est un puissant synchroniseur du rythme de l'activité locomotrice chez *T. saltator* et chez *T. deshayesii*.

Bulletin de la Société zoologique de France 133 (1-3)

Par ailleurs, chez *T. deshayesii*, nos résultats ont montré l'existence d'une composante circatidale. Contrairement à la période circadienne, obtenue en libre cours, qui a subi un allongement par rapport à la période obtenue sous cycle entraîneur, la période circatidale est raccourcie en obscurité continue par rapport à celle obtenue en présence du synchroniseur. Elle est respectivement égale à $\tau = 11\text{h}55' \pm 0\text{h}16'$ et $\tau = 12\text{h}37' \pm 1\text{h}54'$. Cette sensibilité de l'animal par rapport aux mouvements de la marée malgré leur très faible amplitude, dans le site d'étude n'a pas toujours été mise en évidence. En effet, malgré les mouvements très significatifs des marées au niveau des côtes britanniques, WILLIAMS (1982) n'a mis en évidence qu'une composante circadienne au niveau du rythme locomoteur de *T. deshayesii* quelles que soient les conditions photopériodiques imposées aux individus.

L'étude du rythme locomoteur de *T. saltator* suggère, en plus du rythme circadien décrit plus haut, l'existence d'un rythme circa-semilunaire : en effet, l'animal cesse son activité locomotrice pendant au moins les 24 heures qui suivent une nuit de nouvelle lune. Ces résultats préliminaires confirment ceux de WILLIAMS (1979).

Les résultats statistiques obtenus ont montré que, quel que soit le régime photopériodique imposé, il n'y a pas de variation significative du rythme locomoteur aussi bien chez *T. saltator* que chez *T. deshayesii*. D'une manière globale, la stabilité et la précision des rythmes sont rarement parfaites car les périodes de ces rythmes subissent des changements durables (ASCHOFF, 1979).

Suite à l'étude des profils de l'activité locomotrice moyenne, il apparaît que contrairement à *T. deshayesii* dont le principal pic de l'activité se place au milieu de la nuit subjective, *T. saltator* est plus sensible à l'extinction et donc à la transition lumière/obscurité. WILLIAMS (1982) a montré que le rythme locomoteur de *T. saltator* et de *T. deshayesii*, issus d'une plage britannique, est synchronisé par l'aube.

Concernant nos résultats, la différence d'emplacement du pic le plus significatif par rapport à la nuit subjective suggère une répartition temporaire de l'activité locomotrice différente chez ces deux espèces nocturnes, ce qui leur permet ainsi d'éviter la compétition interspécifique.

L'étude des temps d'activité et de repos des deux espèces a montré que les individus de *T. deshayesii* sont significativement plus actifs que ceux de *T. saltator* aussi bien sous cycle entraîneur qu'en libre cours. Cette activité, plus intense et plus étalée au delà de la nuit subjective chez la première espèce, serait en rapport avec les caractéristiques de son biotope. En effet, sous les laisses de posidonies, l'humidité est constante et les dangers de prédation et de dessiccation sont relativement limités. Alors que, chez *T. saltator* qui creuse des terriers semi permanents sur les surfaces sableuses, l'ensoleillement et les risques de prédation sont plus importants.

Remerciements

Cette étude a été financée par le projet euro-méditerranéens MEDCORE (ICA3-CT2002-10003).

Unité de recherche « Biologie animale et Systématique évolutive »,
Faculté des Sciences de Tunis, Campus Universitaire de Tunis El Manar I 2092,
Tunis, Tunisie.

ayari_amel13@yahoo.fr

Rythme locomoteur d'Amphipodes

RÉFÉRENCES

- ASCHOFF, J. (1979).- Circadian rhythms: Influences of internal and external factors on the period in constant conditions. *Z. Tierpsychol.*, **49**, 225-249.
- BREGAZZI, P.K. & NAYLOR, E. (1972).- The locomotor activity rhythm of *Talitrus saltator* (Montagu) (Crustacea, Amphipoda). *J. Exp. Biol.*, **57**, 375-391.
- HARTOG, C. (1963).- The Amphipoda of the deltaic region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt in relation on the hydrography of the area II. *The Talitridae. Neth. J. Sea Res.*, **2**, 40-67.
- KARLBRINK, F. (1969).- Distribution and dispersal of Talitridae (Amphipoda) in southern Sweden. *Oikos*, **20**, 327-334.
- SCAPINI, F. ROSSANO, C. MARCHETTI, G. M. & MORGAN, E. (2004).- The role of the biological clock in the sun compass orientation of free-running individuals of *Talitrus saltator*. *Anim. Behav.*, **69**, 835-843.
- GIRLING, A.J. (1995).- Periodograms and spectral Estimates for Rhythms Data. *Biol. Rhyth. Res.*, **26**, 2, 149-172.
- NARDI, M. MORGAN, E. & SCAPINI, F. (2003).- Seasonal variation in the free-run period in two *Talitrus saltator* populations from Italian beaches differing in morphodynamics and human disturbances. *Estuar., cost. shelf sci.*, **58S**, 199-206.
- UGOLINI, A. & SCAPINI, F. (1988).- Orientation of the sandhopper *Talitrus saltator* (Amphipoda, Talitridae) living on dynamic sandy shores. *J. Comp. Physiol. A.*, **162**, 453-462.
- WHITTAKER, E.T. & ROBINSON, G. (1924).- *The calculus of observations edition* (IV ed., 1966). London: Blackie, 397 p.
- WILLIAMS, J. A. (1979).- A semi lunar rhythm of locomotor activity and moult synchrony in the sand-beach amphipod *Talitrus saltator*. In *Cyclic phenomena in marine plants and animals* (ed. E. Naylor & Hartnol, R.). London: Pergamon Press, 407-414.
- WILLIAMS, J.A. (1980).- Environmental Influence on the locomotor activity rhythm of *Talitrus saltator* (Crustacea, Amphipoda). *Mar. Biol.*, **57**, 7-16.
- WILLIAMS, J.A. (1982).- Environmental influence on the locomotor activity rhythm of the sand shore Amphipod, *Talorchestia deshayesii*. *Mar. Biol.*, **69**, 69-71.
- WILLIAMS, J.A. (1983).- The endogenous locomotor activity rhythm of four supralittoral Peracarid Crustaceans. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **63**, 481-492.

(reçu le 29/01/07 ; accepté le 06/07/07)

