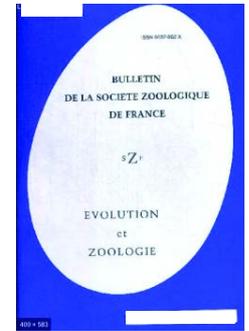




Bulletin de la Société Zoologique de France
2021, volume 146 (1), pages 9 à 38
ISSN : 0037-962X
<http://societe-zoologique.fr/>



À propos de la faune très classique des basses mers de vives eaux (BMVE). Quelques particularités anatomiques, sensorielles et surtout comportementales que l'on peut encore souligner

Jacques BOUCHARD et Christiane BOUCHARD-MADRELLE ¹

I. MC honor. UPS-ORSAY. Adresse actuelle : rue Saint Nicolas, 91940 Gometz-le-Châtel.

* Corresponding author: E-mail : bouchard-madrelle@dbmail.com

Manuscrit reçu le 04/03/2020, accepté le 21/02/2021, mis en ligne le 10/05/2021

Résumé	Il nous a semblé utile de souligner encore certaines adaptations des animaux marins vivant couramment au niveau des basses mers de vives-eaux. Adaptations diverses qui ne sont pas toujours évidentes ; elles peuvent être souvent repérables sur le terrain, mais nécessitent impérativement des observations en aquarium et, parfois, une recherche histologique. Nous avons travaillé essentiellement en Manche et en Atlantique bretonne sur cinq sites que nous prospectons depuis plusieurs décennies. Notre analyse est présentée selon des repères topographiques locaux, biotopes que nous avons choisis et délimités selon nos habitudes de travail sur le terrain. Ils dépendent de l'abondance relative des composants lithologiques, depuis les fonds essentiellement sableux jusqu'aux fonds essentiellement rocheux. Tout est basé sur les critères climatiques et biotiques habituels. Le nombre des espèces prises en compte n'est qu'une assez faible partie de celles qu'un observateur très attentif peut répertorier sur le terrain.
Mots-clés	document ; basses mers de vives eaux ; substrats ; faune spécialisée ; adaptations ; anatomie ; élevages ; compléments histologiques.

Titre anglais : **About the classical fauna of low-tide sea shores with emphasis on some anatomical, sensory and especially behavioral features**

Abstract	We outline some adaptations concerning marine animal species living at 'BMVE' tide levels (Basses Mers de Vives Eaux = low-tide levels). Adaptations are not always clearly evident when animals are harvested on the sea-shore, and have to be completed by observations of specimens living in aquaria, and, sometimes, customary histological studies are also necessary. Sandy and rocky places are studied in order to describe eventual ecological specific biotopes ("niches écologiques"). Our brief analysis outlines the main ecological facts. What we describe is the result of extensive advice directly obtained from current ecological specialists, but also, of course, we use published documents, frequently relatively old, but not obsolete. They provided us with very important reference points. Finally, our studies on animals living in our laboratory aquariums were fundamental and we sometimes complemented these with histological analysis.
Keywords	pedagogic work; BMVE: low-tide seashore; substratum; specialization; adaptations; anatomy; aquarium studies; histological complements.

Introduction

Bien des particularités anatomiques et sensorielles d'animaux côtiers – tous familiers aux yeux des zoologistes et écologistes de terrains – sont considérées comme des acquis ne nécessitant pas de remarques nouvelles et, *a fortiori*, un approfondissement.

Utilisant une dénomination qui ne satisfait plus la nouvelle génération d'anatomistes, éthologistes et surtout évo-

lutionnistes, etc., nous sommes des « zoologistes » classiques, des sortes de résistants, mais qui bénéficient d'une longue pratique de l'enseignement, à la fois sur le terrain et en laboratoire.

Avec l'aide essentielle de collègues permanents des stations marines et le souvenir des enseignements et des conseils de nos anciens maîtres, nous avons peu à peu tenté d'approfondir ce que l'on pouvait observer sur le terrain en tenant compte, bien sûr, de diverses données biblio-

graphiques modernes et de compléments que nous avons cumulés en analysant le comportement de la faune en aquarium et, dans certains cas, grâce à l'histologie, notre technique familière, qui était susceptible d'éclairer notre réflexion.

Nous avons tenté d'éviter des interprétations par trop discutables, comme le soulignait Jean PAINLEVÉ (com. pers.). Nous tenons maintenant à proposer une mise au point en soulignant ce qui pourrait constituer des éléments d'une étude des niches écologiques. Mais, mis à part quelques exemples classiques simples, peut-on sérieusement parler de niches dans les milieux côtiers, surtout au niveau de l'estran ? Il semble que le terme, généralement évité, soit même désuet !

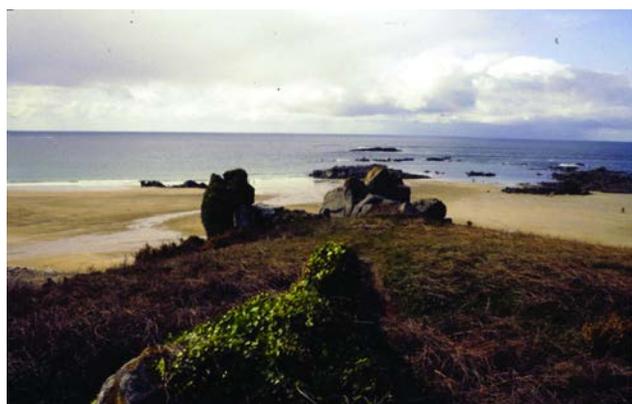
Nous avons choisi de parler de la faune des BMVE car ce niveau, relativement déterminé, est clairement un pôle dit de « biodiversité ». L'humectation importante est favorable à des organismes qui diffèrent à l'infini et qui, tous, sont soumis à une forte compétition interspécifique. On peut percevoir des limites de tolérance. L'ensemble impliquant, pour chaque espèce, la recherche de conditions climatiques optimales et donc des stratégies de répartition – mais qui ne sont pas toujours aussi catégoriques qu'on le laisse entendre. Ces stratégies font appel à la recherche des conditions de salinité optimales et sont fonction de la

violence des vagues et de la luminosité ; la recherche de biotopes refuges implique in fine d'optimiser les conditions d'alimentation des larves et, naturellement, celles des jeunes comme celles des adultes.

Le plan de ce texte est simple : il s'agit de souligner les « *preferendum(s)* » de certaines espèces *a priori* caractéristiques de quelques fonds meubles du bas du médiolittoral, puis de tenter la même démarche sur des fonds partiellement rocheux comportant une abondance de blocs « décimétriques » et, enfin, sur des fonds essentiellement rocheux, jusqu'à la frange infralittorale. Cela n'est en aucune façon un inventaire.

Selon leur structure, cinq habitats seront analysés, choisis à titre personnel selon nos habitudes de travail. Dans l'ensemble, il s'agira de remarques de synthèse, groupant des données récoltées en de nombreux points des côtes normandes et bretonnes. Les conditions particulières, selon le biotope, seront indiquées si nécessaire.

Nos observations sur le terrain ont été très largement augmentées grâce à l'étude en aquarium des conditions de survie et du comportement de nombreuses espèces, soit en laboratoire maritime, soit à Orsay où André BEAUMONT a largement encouragé notre activité. Avec cela, nous nous sommes laissés entraîner par le brillant enthousiasme de Jean VASSEROT.



Figures 1a et 1b :

Environs du cap Fréhel (22). Répartition complexe des biotopes à l'ouest d'Erquy ; aspect d'une plage à marée basse moyenne, coef. 70.
West Frehel cape (22). Aspect of different biotopes during low tide - coef. 70.



Figure 2
 Lanice, Luc.
Lanice, Luc.



Figure 3
 Entre Pen Marc'h et le Guilvinec (29 sud).
 Zone rocheuse à marée basse.
Between Pen Marc'h and Guilvinec (29 south).
Rocky zone during low-tide.

Biotopes et méthodes

Nous évoquerons des espèces observées dans plusieurs sites des portions de côtes suivantes (Figures 1 à 3) : 1) Granville ; Luc-sur-mer (Calvados) ; 2) baie de Saint-Brieuc, entre Fréhel et le Val André (Côtes d'Armor) ; 3) Trégor et Léon entre Locquirec, Primel et Roscoff (Finistère Nord) ; 4) Cornouaille entre Trunvel, la Torche, Pen' March et Le Guilvinec (Finistère Sud) ; 5) Loire-Atlantique depuis Quiberon, et entre Pénestin, Quimiac, Le Croisic et La Baule. D'autres stations ont été prospectées de manière occasionnelle, mais avec autant d'attention.

Notre étude porte sur le bas du médiolittoral et ce qu'il convient d'appeler les basses mers de vives eaux – selon les repères que donnait P. DRACH.

Si les spécialistes distinguent de nombreux milieux meubles en fonction de leur granulométrie, fort variée, nous nous sommes limités, pour ce texte concernant les caractères essentiels de la faune des BMVE, aux sables fins du bas du médiolittoral ; cela dans un but de simplification, car ce sable qui découvre avant le coefficient 80, n'offre qu'une diversité relativement modeste en Lamellibranches et en Annélides. Pour les milieux rocheux, de la même façon, nous nous sommes limités aux zones plus ou moins rocheuses au-delà d'un coefficient 80.

Voici donc nos repères :

- a) sables fins à blocs décimétriques espacés ;
- b) niveau à dominante sableuse et mosaïque de petits blocs décimétriques ;
- c) roches et petites flaques végétalisées, plus ou moins ensablées ;
- d) bas niveaux complexes, très localement sableux, avec gros blocs rocheux ; coef. entre 80 et 90 ;
- e) bas niveaux essentiellement rocheux avec plages de sable disséminées ; coef. supérieurs à 90 et frange des Laminaires.

C'est un découpage personnel qui s'est avéré pratique. En fait, chaque site peut donner l'occasion d'analyses multiples ; nous avons pris soin de ne pas tomber dans le piège qui eut consisté à vouloir tout décrypter.

L'utilisation d'aquariums à Luc-sur-Mer et à Roscoff a permis, durant plusieurs années, d'observer transitoirement certains aspects du comportement de la faune récoltée en bénéficiant de l'expérience de collègues et du bon débit

des pompes de ces stations maritimes (Fig. 4). Sur le long terme, l'installation des animaux en aquarium au Laboratoire d'Orsay a permis la survie et, en général, la croissance des animaux rapportés (dans 2 bacs de 50 L et deux de 200 L ; eau de mer rapportée à la fin des stages – depuis 1977 – pompes et filtres Eheim à débit adapté). L'ensemble était modeste. Nous prenions soin de séparer les espèces fragiles et les prédateurs voraces. Alimentation adaptée autant que possible et comportant à la fois des éléments frais et séchés. Seul problème : l'installation des algues, toujours limitée et transitoire, à base de Chlorophycées et de quelques Rhodophycées, rapidement broutées par les végétariens (algues souvent fournies par un ostréiculteur venant du Cotentin chaque semaine). Les algues brunes, fragiles et sécrétant diverses substances mucilagineuses, ne peuvent être employées au-delà de deux jours. Les observations nous ont permis de faire de nombreuses photos qui, pour notre propos, ont complété le travail de terrain – Nikon et pellicules argentiques ; la qualité de nos documents anciens s'en ressent. Elles ont largement servi en interne à Orsay et, pendant plusieurs années, pour les stages de formation complémentaire des professeurs de sciences de la vie. Nous nous bornons ici à de rares exemples.

L'histologie nous a permis de préciser certains détails anatomiques de quelques espèces prises à plusieurs niveaux de l'échelle zoologique et surtout d'observer la structure de certains organes *a priori* originaux sur le plan fonctionnel. Nous en donnons aussi de rares exemples. Les fixations ont toujours été faites dans du Bouin à l'eau douce – et pas à l'eau de mer, ce qui évite nombre de déformations cellulaires. En général, les colorations sont des trichromes de MASSON.

Observations

Quelques repères topographiques

Ensemble photo légendé de 1 à 4 : Milieux meubles de sables fins avec blocs dispersés, décimétriques ; Sables d'Or, grèves d'en bas - Côtes d'Armor ; Pen Marc'h - Finistère - flaques à gros blocs ; Ile Callot - Finistère - accumulation de gros blocs.

a) Faune adaptée à des milieux meubles, de sable fin avec blocs rocheux dispersés, décimétriques. Coefficients de 80 et plus.

Sans parler des hauts niveaux rocheux des côtes et faisant suite aux sous-étages du médiolittoral meuble où prolifèrent nombre de Néreidiens, de Spionidés et d'Arénicoles, ainsi que de Lamellibranches, le médiolittoral inférieur meuble est clairement envahi par les *Lanice* et, toujours localement, par divers Lamellibranches (Fig. 1). Tous sont fouisseurs selon des modalités diverses. Le cas des *Lanice* est intéressant ; très nombreux et parfois groupés de manière particulièrement dense (Fig. 5), leurs tubes incrustés de sable se terminent par des filaments raides ; l'animal, qui apprécie clairement le sable très humide, vit en profondeur, tout aussi protégé qu'un Lamellibranche ; il ne remonte qu'avec le flux, ses tentacules filiformes prenant appui sur les filaments raides incrustés de sable. Or, ces tentacules qui ondulent doucement sont convoités en aquarium



Figure 4

Anémones en aquarium.
Anemones in aquarium.



Figure 5

Normandie : foisonnement de *Lanice conchilega* ; coef. 60.
 Normandy: huge proliferation of *Lanice conchilega*; coef. 60.

(Fig. 6a, 6b) – et sans doute à marée haute – par divers prédateurs, en particulier les crevettes *Leander* (Fig. 7) qui, en tirant sur les tentacules, savent extraire complètement le ver hors de son tube afin de le dévorer en entier ; les tentacules de *Lanice* ne cassent pas quand ils sont forcés ; il n'y a pas autotomie, contrairement à la façon dont peut réagir une sabelle ou un spirographe par exemple. Sur le terrain, on a pourtant l'impression que le *Lanice* est particulièrement bien adapté à son biotope ; ce que l'on voit en aquarium pourrait conduire à l'idée inverse ; mais il faut souligner que lesdites crevettes sont plutôt dépendantes des blocs de niveaux un peu plus profonds... Pourtant, on ne peut s'en tenir là : L. CABIOCH (1961) a largement souligné la présence de *Lanice* sur des fonds sableux de la Manche jusqu'à 100 m. Est-ce à dire que *Leander* ne descend pas sur ces fonds dépourvus de blocs ? Et puis n'y a-t-il pas d'autres petits Décapodes ?

On voit dès cet exemple que la notion de niche écologique est extrêmement délicate. Cela n'est qu'un début, au moins en milieu marin.

Inutile d'analyser le mode de vie des divers Lamellibranches du niveau des BMVE, couteaux, mies, lutraires ou tellines, etc. Mais nous pensons devoir souligner la présence des mactres, en particulier *Maetra corallina* (L.) qui, enfouie à faible profondeur, peut être l'une des proies d'un Décapode Brachyrrhynque peu fréquent sur nos côtes bretonnes, mais fort intéressant, *Corystes cassivelaunus* (Penn.) (Fig. 8-9) qui, fort agile, apprécie ce biotope où il capture Lamellibranches et Annélides d'autant plus facilement qu'il s'enfouit lui-même rapidement. Dans le sable, il peut rester longtemps immobile grâce au tube respiratoire constitué par ses longues antennes « ciliées » et jointes. Ce crabe

n'est pas rare sur certaines plages des côtes d'Armor (ex. Plérin selon S. DANIO ; Association Naturaliste – Erquy) et que nous trouvons jusque dans le médiolittoral moyen si le sable est irrigué par des « courants » venus des niveaux supérieurs (Pléneuf-Val André). Cette espèce fouisseuse serait plus fréquente le long des îles britanniques, mais également des côtes portugaises. Or, *Corystes* existe aussi à une profondeur de plus de 100 m, à condition qu'il y trouve des fonds sableux. Certains parlent de fonds de 800 m... Partiellement nécrophage, il s'adapte donc à divers substrats meubles et c'est un second exemple d'une espèce dont la niche serait difficile à définir.

Il est intéressant de souligner ici la présence de Naticidés (*Natica catena*, da Costa) (Figs. 10-11). Le pied est particulièrement bien adapté au fouissage rapide : très musculeux,



Figures 6a et b

Lanice en aquarium à Orsay.
Lanice in aquarium at Orsay.



Figure 7

Leander.
Leander.

il s'élargit à l'avant, prenant la forme d'une lame d'engin de terrassement et la radula, dont les dents sont particulièrement riches en composés ferreux, peut forer rapidement la coquille des mactres et autres Lamellibranches poursuivis avec vélocité. Compte tenu de la stabilité de la morphologie de la coquille (sauf une exception), à la fois subsphérique et ombiliquée, la columelle constituant un axe particulièrement solide, on peut tenir pour stable le mode de vie, d'emblée bien adapté au cours des temps géologiques (Naticacés indicateurs de faciès depuis le Crétacé).

« Secondaires », on remarque moins les petits Crustacés. Il en existe deux types très distincts, les uns clairement fouisseurs, les autres libres et qui se dissimulent essentiellement sous les blocs. Très nettement prédateur, le crabe *Portunus holsatus* (F.) est courant sur les plages à l'ouest de Deauville. *Haustorius arenarius* (Steb) est un Crustacé Amphipode presque aveugle, mais lui aussi bien adapté au fouissage grâce à des appendices très élargis et pourvus de soies épineuses qui constituent des palettes plus frappantes que chez tous les autres Amphipodes. Mais ce sont les petites espèces qui pourraient attirer aussi l'attention d'un écologiste de terrain. Ils sont apportés lors du flux et se dissimulent souvent dans la pellicule de sable vaseux chère aux géologues spécialistes de ce que l'on qualifie de tange dans la baie du Mont-Saint-Michel. Certes, ils ne sont pas souvent étudiés par les naturalistes. Pour estimer l'ampleur de la tâche, il suffit de consulter l'inventaire qui en a été fait en 2006 par P.LE MAO pour le seul golfe normanno-breton. Certes, la plupart d'entre eux sont benthiques,

dépendant du sable et d'un éventuel envasement, mais on en récolte aussi avec le plancton et jusqu'à des profondeurs importantes. G. TESSIER (1957) insistait sur le fait que Cumacés et Tanaïdacés pouvaient être fouisseurs, mais possédaient aussi des pièces buccales piqueuses-suceuses (régime ?). Ce sont des espèces finalement abondantes dans les zones très humides ou les flaques. Entraînés par le flot, elles sont la proie de poissons plats et ensuite de poissons côtiers divers, mais c'est une manne pour les troupes de petits limicoles. On soulignera le cas ultra-typique des petits isopodes Gnathiidés tels *Paragnathia formica* (Hesse) (Fig. 12), ectoparasites des poissons. Après la phase pullus des jeunes larves, repérables dans l'eau quand la vague se



Figure 8

Corystes cassivelaunus, Ouest d'Erquy (22).
Corystes cassivelaunus, west of Erquy (22)..



Figures 10 & 11

Natica, position de fouissage, Erquy.
Natica, digging posture, Erquy.



Figure 9

Autre aspect de *Corystes*. Accouplement.
Another aspect of *Corystes* - Pairing posture.

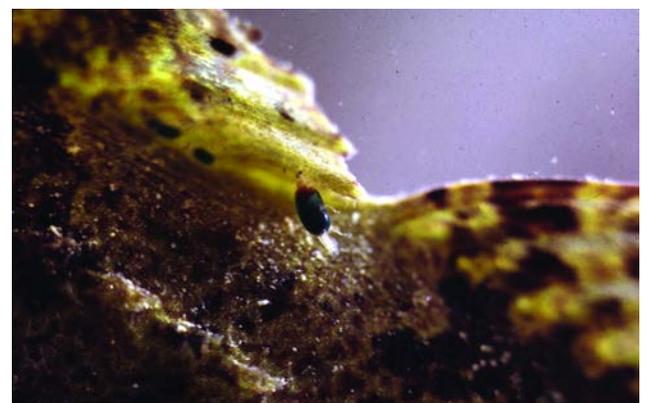


Figure 12

Pranize de *Paragnathia* suçant le sang d'un poisson..
Pranize of Paragnathia sucking fish blood.

retire ou même dans les eaux résurgentes un peu dessalées, les « courants » de mi-marée, on reconnaît bien les larves suceuses quand elles se sont fixées sur leur hôte. Ces larves pranizes, aux pièces buccales courtes mais formant stylet, permettent une fixation très stable dans la peau ; très fortement déformées par l'absorption du sang, elles font ainsi plusieurs repas pantagruéliques avant d'atteindre la maturité sexuelle. On retrouve ensuite, vers juin, ces animaux dans la boue des estuaires où les mâles creusent de courtes galeries (Fig. 13) de trois centimètres environ et où ils attirent plusieurs femelles dont l'aspect est encore celui des pranizes ; les galeries sont creusées par les mâles qui se sont en quelque sorte métamorphosés, leur tête carrée, aplatie est pourvue d'énormes mâchoires agissant comme une pelle. Ces galeries et leur chambre de fécondation bourrée d'individus grouillants, sont faciles à repérer, par exemple dans la haute slikke de l'estuaire de l'Orne. Ce type de biotope est assez particulier ; il est aussi celui des très abondants Sphéromes, excellents nageurs, fouisseurs clairement euryhalins, mais clairement détritivores (leurs niches sont donc beaucoup plus simples que celle de *Paragnathia*).

Nous choisissons de clore ce rapide aperçu en insistant sur des habitants des sables ou des sables vaseux dont les conditions de vie sont faciles à analyser : les nasses et les néréidiens.



Figure 13

Paragnathia dans un terrier d'accouplement (Estuaire de l'Orne).
Pairing lodge of *Paragnathia* (Orne estuary, Normandy).



Figure 14

Nassa se précipitant à la recherche d'un cadavre de poisson (aquarium, Orsay) ; voir tube respiratoire et trompe déjà sortie.

Nassa "running" towards a dead fish; respiratory tube and trunk already extended (Orsay, aquarium).

Les nasses *Nassa incrassata* (Müller) sont très typiquement nécrophages fouisseuses. En règle générale, on ne les repère pas. Mais qu'un cadavre quelconque, de petit poisson, par exemple, vienne à s'échouer sur le sable humide ou au bord d'une flaqué, on les voit surgir du sédiment, souvent groupées, se précipitant vers la dépouille rejetée (Fig. 14). Logée au bas de leur très long siphon, leur osphradie indique d'où vient l'odeur et elles se précipitent, sortant un proboscis important, une trompe qui cherche le contact direct avec le cadavre. Si le poisson est encore frais, les nasses frappent le cadavre avec la trompe qui perce la peau après trois ou quatre coups très violents... la trompe envahit ensuite les chairs. Le cadavre est rapidement investi par la troupe de nasses qui procèdent toutes avec la même vivacité, suivant aussi, selon certains, une trace odorante laissée sur le substrat par les premiers animaux arrivés. On est surpris par la vivacité et la violence de ces Mollusques. Leur radula est typique des rhyphidoglosses, comportant trois rangées de dents acérées, une radiale (ou médiane) et deux latérales. On peut considérer que les yeux sans « lentille » cristalline, et portés à la base de brefs tentacules, n'ont guère de fonction dans la recherche de nourriture. Notons que la structure de la radula est un élément de comparaison entre les différentes espèces de Prosobranches carnivores mais aussi entre les différentes espèces de Gastéropodes appartenant à de multiples groupes : on trouve quantité de travaux utilisant la biométrie des dents et la biochimie des protéines de la

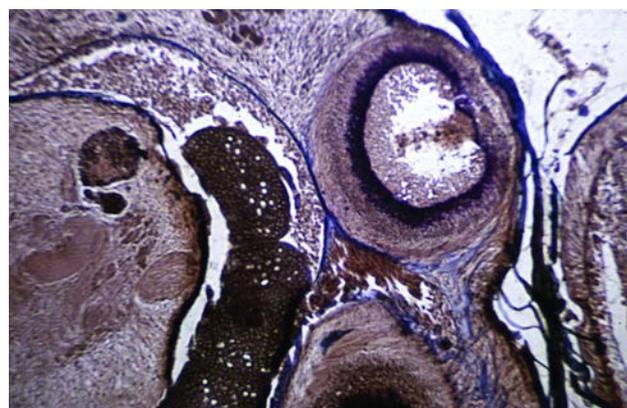


Figure 15

Structure de l'ensemble œil cerveau de *Perinereis*.
Brain and eye structure of *Perinereis*.

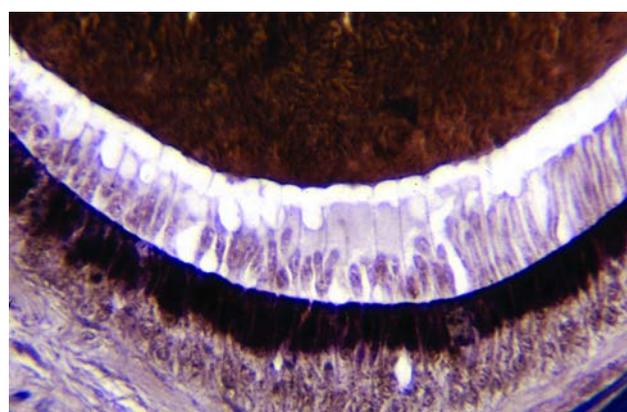


Figure 16

Structure de l'œil de *Perinereis* - rétine.
Structure of *Perinereis* eye - retina.

musculature radulaire, qui conduisent à des analyses cladistiques (ce qui est une situation nouvelle susceptible de relancer l'intérêt pour la notion de radula, bien méprisée par certains de nos collègues comme étant un critère vieillot).

À ces niveaux de la basse plage, les néreidiens montrent des adaptations extrêmement intéressantes compte tenu de la complexité de leurs organes sensoriels. On trouve partout *Perinereis cultrifera* (Gr.) errant librement dans le sable, le sable vaseux ou dissimulé sous les pierres. La touffe « d'appendices » céphaliques est bien connue mais en fait très complexe puisque l'on distingue d'emblée palpes et tentacules entourant des yeux dont l'étude histologique vaudrait une brève analyse. Les yeux (Fig. 15-16) sont des vésicules closes, pourvues cependant d'une région polaire antérieure très amincie et qui contiennent une humeur transparente abondante chargée en protéines (colorables par les techniques histologiques). On distingue aisément trois couches de cellules rétinienne ; les plus externes, disposées au contact d'une couche musculaire. Le cerveau est de structure complexe et le nerf oculaire est d'un fort diamètre. Mais les yeux ne sont pas les seuls organes « visuels » car il existe des « taches sensorielles » simples sur les appendices céphaliques : ce sont des sortes de lentilles très transparentes entourées par un tapis discontinu de cellules pigmentaires. De plus, les rames des parapodes possèdent aussi des taches pigmentaires constituées d'un cœur nettement plus volumineux et entouré de cellules pigmentaires (Fig. 17). Ces structures sensibles à la lumière et combinées à des yeux de structure complexe permettent d'expliquer le comportement très vif de l'animal. Extrait de son milieu, *Perinereis* s'enfuit et se cache prestement. Même réflexe, très banal, chez d'autres Errantes de familles diverses (ex. Phyllodocidés) : *Eulalia viridis* (O.) disparaît en se cachant parmi des moules ou des algues, et *Phyllodoce laminosa* (Sav.) se précipite sous une pierre si on dérange ce ver par quatre ou cinq mètres de fond en Méditerranée. L'exemple de *Nereis diversicolor* (O.) de la slikke de l'Orne est particulièrement intéressant. On repère facilement sa présence dans la haute slikke à marée basse. Pour se nourrir, en consommant essentiellement le tapis de diatomées qui grouillent en surface, le ver sort l'avant du corps et fait le tour de son trou en se couchant en partie sur la vase, de façon radiaire, ce qui laisse au bout d'un moment une trace étoilée très caractéristique (Fig. 18) ; l'utilisation des palpes et des tentacules à rôle tactile, in-

discutable, est complétée par la « vue » ; ce qui est évident quand on constate que l'animal disparaît instantanément dans son terrier lorsqu'une ombre apparaît... Il semble que ce genre de trace dans une surface sédimentaire soit resté longtemps énigmatique selon certains Paléocéologues (S.AGER, 1963).

À ce niveau de la basse-plage, bien des Néréidiens s'installent aussi au bord de cailloux sous lesquels ils construisent souvent un tube mucilagineux, domicile qu'ils peuvent quitter puis réintégrer. Hétéronéréis devient folle durant quelques heures lors des fortes marées de printemps, et vient nager frénétiquement en tous sens au soleil et jusqu'à la grève. Là, échoués par centaines, ou plus, les segments génitaux sont dévorés par les goélands ; plus discrètes, les *Eulalia viridis* (O.F.M.), dont les caractères morphologiques sont conservés durant la reproduction, rampent de même, en plein soleil et parviennent cependant à se dissimuler un peu parmi les algues.

Pour en finir avec la basse-plage, il est important de signaler la présence, plus ou moins locale, de poissons remarquables : les lançons et les vives. Il y a sur nos côtes six espèces de lançons, diversement représentées, la plus courante et la plus pêchée, à pieds ou industriellement, étant *Ammodytes tobianus* (L.). Espèce pélagique, elle vient à la côte pour la reproduction en période estivale ; les œufs étant pondus dans le sable des BMVE ou au début de l'infralittoral proprement dit. Mais toute l'année, ces poissons sont une manne pour bien des prédateurs : outre le cas bien connu des macareux, on soulignera la voracité des différentes espèces de sternes [belle documentation de CADIOU *et al.* (2013) sur Glénan et baie de Morlaix] et des cormorans, sans oublier les raies dont la technique est très curieuse. Et la pêche avec des chaluts spéciaux permet d'effectuer des prises économiquement très rentables (plus de 70 % de *A. tobianus*). Ces petits poissons « fragiles » effectuent des déplacements étonnants pour qui connaît seulement leur présence printanière ou estivale sur nos plages ; ils sont actuellement étudiés grâce à l'analyse ultra-fine des cernes des otolithes...

La grande vive, *Trachinus draco* (L.) vit plutôt dans le sable à quelque profondeur, jusqu'à 150 m, et ses aiguillons en relation avec des glandes à venin sont en fait dangereux quand on la manipule ; par contre, la petite vive *Echiichthys*

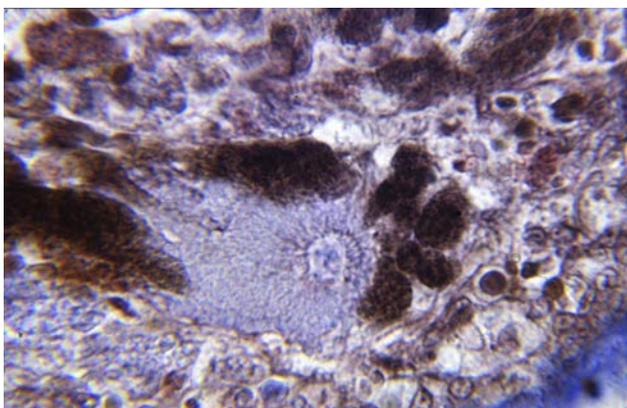


Figure 17

Taches sensorielles de *Perinereis*.
Sensorial spots of *Perinereis*.



Figure 18

Traces laissées sur la vase de l'Orne
lors de l'alimentation de *Nereis diversicolor*.
Mud tracks indicating steps of *Nereis diversicolor*
feeding (Orne estuary).

vipera (Cuvier), pourvue d'un aiguillon venimeux situé sur la première dorsale est particulièrement redoutable. Dressée, cette dorsale – noire – est un organe défensif remarquable, efficace face à n'importe quel prédateur. Comme chez la grande vive, la bouche de cette espèce est dirigée vers le haut, permettant la capture de proies de passage. Ces deux types de poissons vivent dans des conditions géographiques plutôt locales et, compte tenu de leur régime alimentaire, on serait tenté d'évoquer pour eux la notion de niche écologique. Pourtant, les lançons ont un comportement voyageur assez notable et les vives fréquentent des profondeurs périodiquement variables. Il est donc difficile d'abonder dans ce sens.

b) Faune liée à la mosaïque des petits blocs dispersés sur le sable. Coefficients 80 et plus.

Il existe à la fois des espèces que nous venons de citer, mais aussi quelques formes plus localisées.

Ce texte n'est en aucune façon un inventaire : nous nous limiterons à l'étude de certaines adaptations des animaux les plus courants.

On trouve les Amphipodes Gammaridés très mobiles, dépendant de l'abondance des débris organiques d'animaux divers ou de petites proies saisies grâce à leurs gnathopodes thoraciques bien connus (ex. *Marinogammarus marinus* Leach). Ils sont eux-mêmes la proie de poissons (jeunes plies égarées dans de petites flaques par ex.) sauf si les pierres, de taille relativement importante, peuvent servir d'abris. Justement, à partir des BMVE de 80 à 90, on note déjà la présence de petits Carididés, ex. *Hippolyte viridis* (Otto), dont la pigmentation a un rôle cryptique évident, et nous soulignons la localisation et la mobilité remarquable d'*Athanas nitescens* (Leach) (Figure 19), brillante et généralement assez sombre, brun rougeâtre, l'un et l'autre tapis au bord des blocs, en quête de proies de passage. Et, en aquarium, le comportement d'*Athanas* est révélateur de ses habitudes alimentaires. Clairement prépondérante, dans un premier temps, la vision est ensuite relayée par des informations tactiles et olfactivo-gustatives. Les réflexes sont les mêmes dans le cas de *Palaemon serratus* (F.) On connaît depuis longtemps (DEBAISIEUX, 1944) la structure de l'œil de la crevette (analyse simplifiée pour notre enseignement : Figures 20a-20b-20c). Nous donnons une idée très partielle de cette complexité. Elle présente, de grandes ressem-



Figure 19

Athanas nitescens grimpant sur un groupe de *Dendrodoa*.
Athanas nitescens climbing on a group of *Dendrodoa*.

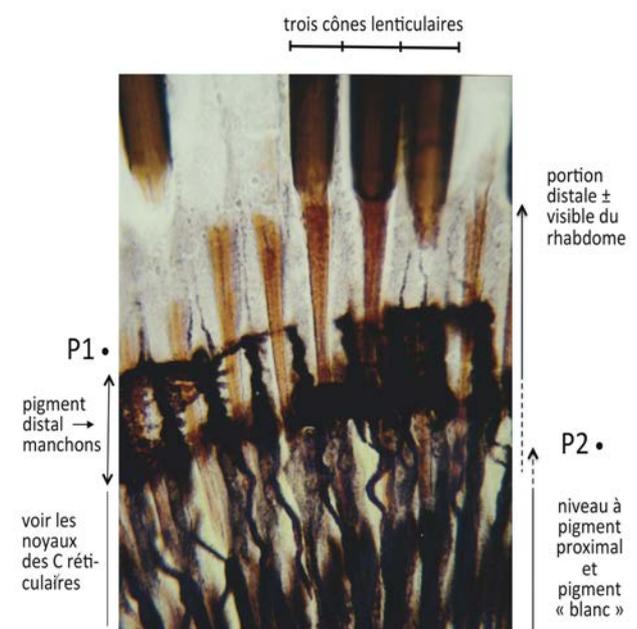
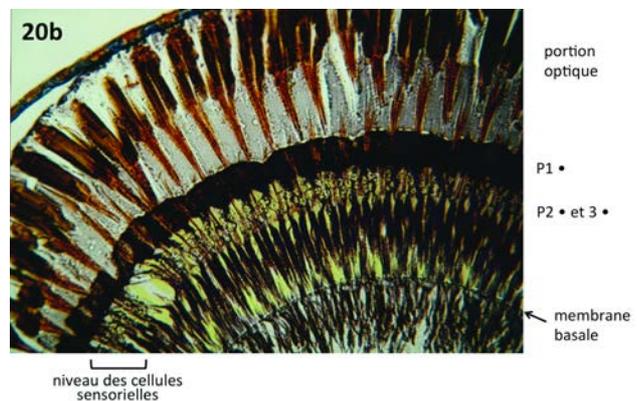
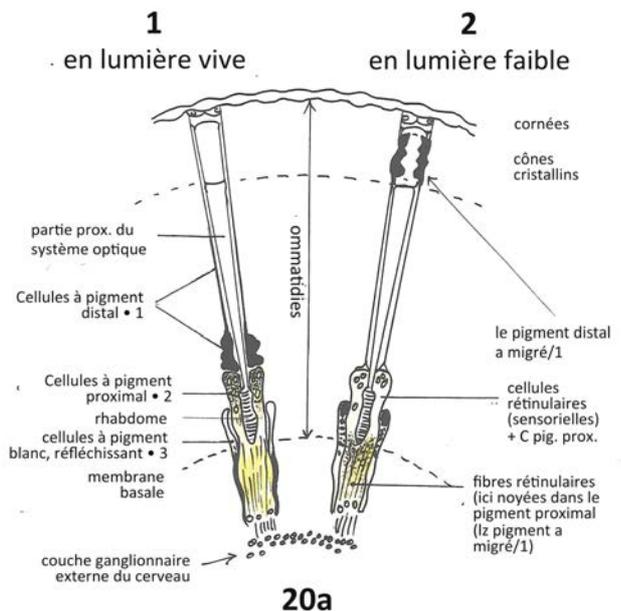


Figure 20a, 20b, 20c

Structure détaillée mais très partielle de l'architecture de l'œil de la crevette *Leander*.

Fine histological structure of the eye of Leander shrimp. Simplified.

blances avec ce que l'on voit chez les Insectes, à quelques « détails » près ; mais là aussi, l'œil est fait d'ommatidies conduisant à des images à la fois par ombrage, réfraction et réflexion. Les ommatidies sont plus nombreuses et mieux isolées par des rideaux pigmentaires ; ce qui est une nette avancée par rapport aux yeux des Édriophthalmes où les ommatidies sont en petit nombre et surtout ceux des Crustacés inférieurs pour lesquels certains parlent même d'ocelles – sans doute à tort. Nous présentons ici les points essentiels de cette structure particulièrement complexe où il convient de souligner la grande longueur des ommatidies et l'abondance de « rideaux pigmentaires » qui leur assurent une totale indépendance, avec limitation des « fuites » qui seraient susceptibles d'induire une imprécision des images. Mais quelle est l'importance relative de la vue pour des *Palaemon* vivant plus en profondeur à plus de 10-20 m et jusqu'à 60 m pour la période hivernale selon CAMPILLO (1979) ? Nous soulignons toutefois la grande complexité histologique de l'œil de crevette, qui paraît être plus grande que celle de l'œil d'Insecte (peut-être à relativiser).

Par rapport aux Insectes, chez les crevettes, qui peut aborder la notion d'Évolution à ce niveau de complexité organique et fonctionnelle ? – Après Darwin et Bergson il y a certains Biologistes pourvus de moyens modernes qui cherchent à entretenir « l'espoir » (ex. NILSSON & PELGER, 1994). Il faut aussi souligner le fait que la vision des Crustacés et leur physiologie générale dépendent d'un contrôle endocrinien original et complexe (Ex. CARLISLE & KNOWLES, 1959 ; DRACH & GABE, 1962 et faune de Roscoff, 1963).

Sous des blocs lisses, on trouve en fait assez peu de choses, comme par exemple sous les gros galets de grès rose de la côte Est de la baie de Saint-Brieuc. Par contre, les blocs, généralement colonisés par quelques thalles de Fucales ou d'autres algues, accueillent une petite faune variée dont la densité est cependant limitée par la présence éventuelle de *Carcinus maenas* (Penn.) et surtout de l'étrille *Portunus puber* (F.) dont la voracité est bien connue. Ces crabes, « banals », dont nous dirons quelques mots, sont aussi pourvus d'yeux pédonculés dont le rôle est sans équivoque dès qu'on les dérange en soulevant la pierre qui leur sert de poste d'affût... On note que les *Portunus* ne sont pas rares en profondeur, là où la luminosité est faible, alors que *Carcinus* est un crabe uniquement intertidal se déplaçant très souvent en pleine lumière ; sur quoi baser ces différences cruciales de comportement ? Il est vrai que cette dernière espèce est remarquablement euryhaline et se trouve donc inféodée aux niveaux immédiatement côtiers, baignés, au moins à marée basse, par les résurgences. Est-ce le critère essentiel ? Sans doute n'est-il pas suffisant car en Bretagne sud et en Gascogne, vers le large, la nappe d'eau de mer est relativement dessalée sur plusieurs dizaines de mètres de profondeur.

On trouve aussi de petits tourteaux, *Cancer pagurus* (L.), autres remarquables Podophthalmes, qui s'installent plus bas en grossissant et, en particulier, lors de la maturité sexuelle jusqu'à 90 m. Il est clair que la répartition verticale de ces crabes ne dépend pas uniquement de la vision... qui plus est, les autres sens dépendent aussi de la salinité, de la température de l'eau, des courants, etc. Le cas des deux espèces de *Xantho*, *X. incisus* (Leach) et *X. rivulosus* (M.E.)

est plus étonnant : la première, extrêmement commune aux BMVE sous les blocs posés sur le sable, reste côtière alors que l'autre, également commune dans les algues, peut être observée, exceptionnellement, à la surface de graviers et de cailloutis, voire de roches, jusqu'à 90 m (DRACH et al., 1968). Là, toute interprétation comportementale impliquant la notion de niche serait hasardeuse.

On peut, en bref, dire que les crabes que nous avons observés dans ce biotope ont pourtant chacun une niche écologique distincte, basée sur leur présence ou non à des profondeurs notables. Ainsi, tout au long de ce texte, nous sommes amenés à nuancer sérieusement la valeur des interprétations écologiques qui peuvent apparaître d'emblée lors d'observations ponctuelles, effectuées en première intention : les faits constatés par ailleurs et antérieurement, lors de dragages, chalutages, faubertages ou même en plongée autonome (mise très clairement en valeur par notre maître DRACH qui a longtemps pris de gros risques dans des eaux profondes et froides) doivent corriger les interprétations hâtives...

Sous les blocs rugueux, on observe partout deux petits Notopodes Porcellanidés microphages et dont la technique d'alimentation n'est pas sans évoquer le cas des Cirripèdes. L'exemple de *Porcellana platycheles* (Penn.) est remarquable (Figure 21). L'animal recherche les fonds sablo-vaseux où il filtre les particules alimentaires grâce à ses maxillipèdes (mxp3) qu'il utilise à la façon de deux essuie-glace, agissant alternativement. Qui plus est, ses pattes pI, très élargies et couvertes de soies raides, facilitent la récolte en remuant le sédiment. Il supporte les eaux plus ou moins turbides, riches en particules et petits animaux planctoniques. En aquarium, il s'adapte à l'éclairage artificiel, même assez intense et peut quitter la face inférieure de la pierre qui lui sert d'abri pour venir à la pêche directement sur un substrat quelconque. On peut insister sur la présence de l'espèce à l'Ouest de l'estuaire de la Seine (Luc-sur-Mer) où la pollution par des vases est importante depuis les années 90-95. On a là un bel exemple où la niche écologique est basée sur les conditions d'alimentation dans un biotope circonscrit. La présence de cette espèce est limitée au niveau des BMVE où l'agitation de l'eau favorise la mise en suspension de la nourriture. La situation est très différente pour l'autre espèce, tout aussi commune, *Porcellana longicornis* (Penn.), qui a de très longues pattes pI non



Figure 21

Posture d'alimentation de *Porcellana platycheles*.
Aspect of *Porcellana platycheles* during food harvesting.

aplaties qui, comme le reste du tégument, sont très lisses, mis à part les mxp3 qui sont pourvus de peignes de longues soies de récolte. On ne peut qu'être étonné de la cohabitation des deux espèces sous les blocs des BMVE. Quoi qu'il en soit, *P. longicornis*, reste cachée quand on la maintient en aquarium ; elle survit seulement quelques jours alors que l'autre s'habitue fort bien au nourrissage intermittent. En fait, sa répartition dans la nature est très originale puisqu'on la drague parfois jusqu'à 90 m en milieu obscur et dans des eaux à courant modéré (ex. selon DRACH, le « Trou aux raies » en face de Roscoff). Mais on trouve les larves des deux espèces mêlées dans le plancton du Finistère Nord (selon PRENANT, rem. pers.). Leur métamorphose se faisant peut-être selon des conditions topographiques différentes... Quoi qu'il en soit, nous avons cette fois deux exemples où les niches écologiques des adultes paraissent être bien distinctes.

Ce biotope convient aussi à des Échinodermes, en particulier *Psammechinus miliaris* (Mortim.) (Figures 22a-22b) qui est abondant le long des plages bordant les Rochers du Calvados. À marée basse, dès un coefficient de 75-80, il atteint seulement une taille modeste (2-6 cm) et paraît être très sciaphile ; quoi qu'il en soit, il est indifférent à l'éclairage d'un aquarium et, contrairement à ce que l'on pourrait attendre, il ne se recouvre même pas des fragments de tests d'oursins morts ou de débris de coquilles comme le font d'autres oursins. On pourrait penser que ce comportement va de pair avec un appauvrissement alimentaire, ce qui l'obligerait à rechercher partout la nourriture adéquate ; mais c'est inexact car nous avons soin de lui

fournir des algues en suffisance. Par contre, il ne dispose pas, là, du film de vase qui couvre le sable dans la nature. Nous pensons que c'est un détritivore microphage ; ce point, confirmé par P. LE GALL (com. pers.), expliquerait sa cohabitation sous des pierres avec les crabes et surtout les Notopodes dont nous venons de parler. Il faut souligner que dans ses déplacements en milieu confiné, il râpe les pierres, récoltant tout ce qui s'y trouve, petites algues et faune encroûtante. Il érode aussi le calcaire qu'il élimine ensuite sous forme de boulettes qui s'accumulent à son pôle anal – si le courant est faible dans l'aquarium. Dans la nature, l'usure due à cette espèce est moins intense que dans le cas de l'espèce voisine, *Paracentrotus lividus* (Mort.) qui vit dans des sites plus ou moins riches en algues et peut creuser sur plusieurs centimètres le grès des côtes proches d'Erquy afin d'y conserver de l'eau à marée basse ; là, ce sont les mouvements des piquants qui provoquent en grande partie cet effet. Remarque importante : on doit souligner la disparition de *Paracentrotus* en divers points des côtes de la Manche bretonne alors que nous trouvons cette espèce jusque dans les années 70. Une analyse très détaillée de ALLAIN 1972) l'a clairement montré. La dépopulation nous est apparue évidente là où l'oursin abondait autrefois en 1951-1952 plus précisément entre Fréhel et Pléneuf-Val André en face de la chapelle St Michel : la surpêche pourrait en être la cause (opinion de P. Le GALL). Or, l'élevage de ces deux espèces d'oursins est tout-à-fait possible, voire économiquement rentable. À Luc-sur-mer, P. LE GALL nous a clairement montré, dans les années 80, que l'élevage semi-intensif de *Psammechinus* était tout-à-fait



Figures 22a, 22b

Psammechinus miliaris broutant sur un bloc végétalisé ;
et boulettes calcaires excrétées.
Psammechinus miliaris grazing on a vegetated block;
and limestone balls.



Figures 23a, 23b

Déformation de *Asterina* durant l'absorption
d'un coquillage (une *Gibbula*).
Asterina swallowing a *Gibbula*.

possible. Il avait constaté que l'animal avait des gonades nettement plus volumineuses que celles de l'autre espèce et que l'élevage aboutissait à des « taux de remplissage » (P. LE GALL com. pers.) très étonnants. Ce travail avait impliqué l'analyse très méticuleuse, sur près de dix ans, d'un grand nombre de facteurs écologiques agissant sur chacune des étapes, depuis la fécondation facile des ovocytes jusqu'à la croissance finale, en passant par des stades sensibles, la métamorphose des larves grâce à des cultures d'algues unicellulaires, et par l'élevage des jeunes grâce à des algues récoltées aux vives eaux, jusqu'à la commercialisation. Les qualités gustatives étaient remarquables. Et cet expérimentateur, non seulement pouvait agir sur la taille des reproducteurs, mais aussi sur leur couleur ! En effet, ce dernier point pouvait jouer sur les ventes ultérieures. Surtout à l'étranger. On peut se demander pourquoi les élevages actuels concernent seulement *Paracentrotus*. C'est en tenant compte de « l'offre et de la demande » qu'Yvan LE GALL a adapté les techniques établies par son père pour lancer à l'île de Ré un élevage intensif de *Paracentrotus* impliquant une croissance rapide. Voir aussi FERNANDEZ (1996) à Marseille, plus pessimiste.

Asterina gibbosa (Penn.) (Fig. 23a-23b) est sans doute la seule étoile de mer de ces niveaux, lesquels sont seulement envahis par *Asterias rubens* (L.) lorsque des coups de tabac les jettent jusque sur les moulières. Cette petite Astérie est nettement lucifuge. Elle récolte en bordure des blocs et sous les blocs tout ce qu'elle peut absorber en raclant le substrat grâce à des ossicules dentaires à croissance continue. Par ailleurs, elle peut s'attaquer à des proies de petite taille ou blessées voire mortes. Nous l'avons vue tenter d'ingurgiter de petits Gastéropodes en dévaginant son estomac ; la digestion est externe et l'on voit que l'estomac se déforme et « ondule », ce qui n'est pas sans évoquer un péristaltisme ; l'extrusion est seulement provoquée par les courants ciliaires internes et externes de la paroi très fine de l'estomac. Seule l'ouverture de la bouche et du vestibule dépendent d'effets musculaires qui peuvent même entraîner l'absorption complète et transitoire de la proie sans extrusion notable de l'estomac. Si elle se déplace dans une lumière faible, *Asterina* retrousse le bout de ses bras et il est dit que la tache oculaire bien visible à l'extrémité orale lui permet de s'orienter par rapport à la surface de l'eau. *Asterina* est très plate et ses nombreux podias lui permettent des mouvements rapides ; elle résiste aux chocs des vagues lorsqu'elle se déplace de bloc en bloc.

Dans ce même biotope, on constate que l'*Ophiothrix fragilis* (Abild.) est beaucoup plus sciaphile et qu'elle reste la plupart du temps au bord des blocs. Par temps calme et si la lumière est relativement faible on la voit se nourrir, les bras seuls visibles plus ou moins dressés, alors qu'elle capture divers débris de petite taille, du bout des podias, lesquels sont dépourvus de ventouses et qui, pourtant, de « passe en passe » les entraînent vers la bouche. Ce système original apparaît dans notre film « Échinodermes » présenté autrefois à l'IPN et à la SZF. Un éclairage relativement fort fait fuir instantanément une ophiure égarée entre deux blocs. Le phénomène est général chez les différentes espèces comme nous l'avons vu en Méditerranée avec *Ophioderma* ; et, dans les années 20-25, R.M. MAY a montré que, dans la pénombre, un mince faisceau de lumière parallèle

dirigé ponctuellement sur un bras ou sur le disque, faisait fuir les Ophiures d'espèces différentes dans des directions particulières (comm. pers.). Cette sensibilité concerne toute la surface cutanée. C'est en utilisant méthodiquement la lumière que l'on peut, en aquarium, provoquer des mouvements, des réflexes de fuite chez des groupes d'Ophiures que Jean PAINLEVÉ (com. pers.) a qualifiées de « danseuses de la mer » – comme par ailleurs les Antedons de Méditerranée. Ajoutons que la bouche des Ophiures peut se distendre et permettre l'absorption de débris de hasard plus conséquents. Cas extrême : *Ophioderma*, la poubelle des eaux marseillaises, est capable d'avalier en quelques minutes un oursin brisé – et même coupé en deux –, de l'écraser en moins d'une heure et de vomir le lendemain les restes du test avec les piquants. Cette caricature souligne bien la puissance musculaire de l'Ophiuride dont le système d'alimentation est pourtant bien loin de celui des Astérides.

c) La roche et les petites flaques végétalisées plus ou moins ensablées.

Pour les surfaces densément couvertes d'algues, riches en petites espèces, nous évoquons brièvement la faune fixée ou vagile, qui est visible sans fouiller la forêt du biotope.

La diversité des Hydraires y est considérable, par exemple à Roscoff, comme le rappelle G. TESSIER en 1965 (Inv. Faune mar. Roscoff). Et leur écologie est complexe. On pourrait dire la même chose pour les Bryozoaires (ÉCHALIER & PRENANT, 1951 ; PRENANT & BOBIN, 1966 ; D'HONDT, 2010) ; on peut s'interroger sur les conditions écologiques « dont dépendent les stades morphogénétiques à partir de l'embryon de Bryozoaire ainsi que les mécanismes, avérés ou probables, qui sont à l'origine du phénomène conduisant à la métamorphose et au bourgeonnement de polypides... ». On y trouve aussi divers petits Crustacés.

Rappelons seulement l'abondance des Campanulariidés et même Sertulariidés ainsi que les Bryozoaires Chilostomes qui sont des supports essentiels pour une foule de petits prédateurs qui déambulent à la surface des colonies. On pense aussi par exemple aux Amphipodes Caprellidés, dont *Phytysica marina* (Slab.), voire à d'autres espèces qui seraient venimeuses.

Une espèce d'Hydraire doit être signalée ici, bien que relativement rare – mais très originale. Il s'agit d'un Cladonematidae, *Eleutheria dichotoma* (Quatrefages), sorte de très petite méduse marcheuse pourvue de tentacules capités et qui se cache parmi des algues dans des sites très « disjoints ». G. TESSIER l'a filmée vers 1959-60, montrant bien l'étrange comportement de cet animal. CANTACUSENE en avait trouvé deux ou trois exemplaires dans des bacs de la Station de Roscoff et BOUILLON un autre, en profondeur, au Taureau. Les algues et en particulier les Ulves de l'estran ne semblent pas très attractives (J. CABIOCH, com. pers.). Mais nous en avons trouvé en relative abondance au printemps, à Luc, en Normandie, parmi les fouillis de petites algues brunes et rouges. Par contre, l'espèce ne supporte guère la mise en aquarium. En outre, il serait pourtant intéressant d'en cerner la niche écologique éventuelle.

Soulignons que ces algues sont principalement fréquentées par deux espèces végétariennes bien distinctes : un Mollusque Opisthobranche, *Elysia viridis* (Montagu) et une ou plusieurs espèces de Crustacé Isopode - Valvifère, *Idothea viridis* (Steb.), par exemple.

Elysia viridis a des conditions de vie particulièrement intéressantes. Sur le terrain, nous avons souvent constaté que les individus de ce petit Sacoglossidé se trouvaient toujours sur des algues Siphonées, *Codium*, *Briopsis*, et surtout *Cladophora*. *Elysia* choisit l'espèce qui lui convient grâce à des rhizophores tubulaires, (dits enroulés) et s'en nourrit exclusivement même si le mollusque peut s'adapter en fonction de conditions climatiques transitoires ou durables. Il lui suffit de percer un trou minuscule dans la paroi de l'algue et d'en aspirer le contenu, ce qui est très facile compte tenu de la structure coenocytique du végétal. En fait, la situation s'avère particulièrement remarquable. Ainsi, la radula du mollusque comporte seulement une rangée unique de dents médianes courtes et qui perforent facilement la paroi de l'algue considérée comme étant dépourvue de cellulose fibreuse ; elle serait seulement constituée de xylanes ou de mannanes suivant l'espèce (FUKUSHI *et al.*, 1988). La matière cellulaire ingérée n'est pas totalement digérée : les chloroplastes sont drainés dans des diverticules du tube digestif et accumulés au niveau des parapodies du Mollusque, sans perdre leur activité de photosynthèse, activité qui pourrait perdurer plusieurs jours. On parle d'un phénomène de kleptoplastie. Mais des recherches récentes et nombreuses ont permis, avec d'autres espèces, de constater que le génome des plastes ne suffit pas à assurer une photosynthèse efficace et durable : il faut que ce génome soit complémentaire de celui de l'espèce consommatrice (ex. RUMPHO *et al.*, 2011, pour *Elysia chlorotica* (Gould) consommant *Vaucheria*). Autre point étonnant : la structure de la radula s'adapte à la plante consommée... La relation *Elysia*/Siphonale consommée n'est pas absolue : en cas de changement de régime, la forme des dents se modifie si le nouveau régime se maintient. Cette étonnante adaptabilité a été mise en évidence par JENSEN (2008) en analysant le phénomène sur 55 espèces de Sacoglosses. Avec *Elysia*, nous avons sans doute autant de niches écologiques que d'espèces et, par ailleurs, on a ainsi des exemples de modifications de la niche en fonction de l'algue présente dans un site donné...

Autre situation complexe : le cas des *Idothées* dont les différentes espèces fréquentent des zones où poussent des algues différentes et dans des eaux dont la salinité peut être variée. *Idothea viridis* (Stebb.) (ou *I. chelipes*) qui vit en Bretagne et Atlantique ss, se trouve dans des conditions de salinité moyenne, entre 30 et 35 g/L, est distincte de *I. baltica* (Pall.), clairement euryhaline, particulièrement commune en Mer du Nord et très utilisée par les biologistes nordiques. C'est cette dernière espèce, dont les mâles ont l'avantage d'être de grande taille qui a permis de faire le lien entre la pigmentation des individus et la couleur dominante des algues sur lesquelles ils se nourrissent. Selon certains (NAYLOR, 1955), elle serait non seulement végétarienne, consommant des algues brunes, des débris divers ainsi que des petits animaux – mais il serait aussi question de cannibalisme. Qu'en est-il de *I. viridis* ? Il nous est apparu clairement qu'elle dévore indifféremment n'importe quel type

d'algue en aquarium ; mais comme elle se déplace constamment, très rapidement, on peut se demander si elle se nourrit, comme l'a décrit SOMMER (1997), en broutant préférentiellement « la couverture algale épiphyte et les diatomées ». Selon nous, ce qui pousse sur les parois ne semble pas l'intéresser... Elle ne mange pas de petits animaux et, si elle survit mal, c'est par insuffisance de nourriture algale dans nos aquariums. Ces problèmes d'alimentation sont à revoir.

Ajoutons quelques remarques au sujet d'autres groupes.

On note localement la présence de bouquets d'Ascidies coloniales, *Clavelina lepadiformis* (Mueller) groupées sur les bordures des cuvettes qui conservent l'eau à marée basse. Nous parlons essentiellement du platier calcaire du Calvados. L'espèce est bien adaptée au niveau de Luc, où elle est visible en pleine lumière et même au soleil. Ce qui semble aller à l'encontre de l'opinion courante. Est-ce dû à la discrétion de la faune des petits limicoles sur cette portion précise de la côte ? Car on sait que les clavelines s'installent plutôt à l'abri, à l'ombre des algues, là où elles sont moins repérables par les oiseaux, leurs prédateurs ordinaires. Quoi qu'il en soit, on connaît leur rusticité, leur grand pouvoir de régénération à partir du stolon quand des « individus » sont arrachés, mais on peut aussi souligner que l'ablation partielle, par exemple au niveau pharyngien, est immédiatement suivie d'une régénération totale à partir de l'ensemble des organes résiduels histologiquement très différenciés, sans intervention du stolon (BOUCHARD-MADRELLE, 1982). La prédation est plus évidente sur les côtes rocheuses bretonnes sans cesse fréquentées par les oiseaux.

Nous reviendrons aux Prochordés, qui forment un groupe particulièrement original, dans l'*addendum* expérimental.

Il faut être particulièrement observateur (ou excellent photographe...) pour repérer les minuscules Annélides Spionidés qui perforent la roche ou les coquilles (Figure 24). Pourtant, les Polydores y sont en nombre ! Et leur pouvoir d'érosion est considérable. Dans une thèse étonnante – et fort documentée –, RUELLET (2004) a décrit les effets très considérables de ces vers à la fois sur les roches calcaires



Figure 24

Polydores dont on voit seulement les tentacules alimentaires émergeant de la roche calcaire.

Polydores: alimentary tentacles emerging from the limestone rock.

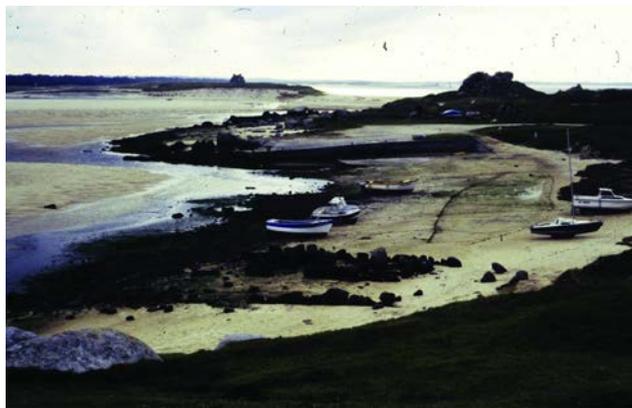


Figure 25

Anse du Kernik, Finistère.
Kernik handle, Finistere.

et sur les coquillages vivants ou sédimentés. Sur roche calcaire de Basse-Normandie, il évalue à 300.000 le nombre d'individus au mètre carré. Il en trouve encore plusieurs centaines implantés dans une *Crassostrea* vivante, mais nettement moins s'il s'agit de coquilles mortes. En fait, pour bien voir ces vers, la meilleure façon est de les observer en aquarium. En général, leur population constitue une sorte de velours dont les fibres seraient en perpétuelle ondulation : les palpes des *Polydora* bougent sans cesse dans un mouvement de « twist » très frappant qui leur permet de récolter, grâce à leur ciliature, les microparticules nécessaires à l'alimentation. Mise à part la tête au prostomium pointu, on ne voit rien du corps : la larve, sitôt fixée sur un substrat, se métamorphose et creuse chimiquement et mécaniquement. On sait que c'est le cinquième sétigère, pourvu de soies longues et raides qui effectue le forage ; on connaît bien la forme en U de la galerie si l'on gratte la roche ou la coquille ; cela permet l'évacuation des excréments. Parfois l'animal se construit une sorte de collerette à l'entrée du tube. Mais si la densité des individus est grande, on constate que le substrat est rapidement envahi par ces bêtes minuscules. Qui plus est, les élevages d'huîtres parasitées souffrent fortement de l'attaque des *Polydora*. Il peut y avoir des périodes d'invasion très préjudiciables pour les ostréiculteurs ; à tel point qu'ils sont obligés de traiter les poches. C'est d'ailleurs ce point qui a fait l'objet du travail de RUELLET (2004), et c'est d'autant plus important que des invasions par des espèces « exotiques » sont fréquentes... Cet auteur souligne le fait qu'il existe plus de 150 espèces mondiales, réparties en 9 ou 10 genres, et que la plupart d'entre elles s'adaptent aisément un peu partout en lien avec des transports commerciaux de coquillages. Ajoutons que les larves sont nettement attirées par les populations déjà installées en parasites. Il y aurait deux espèces courantes sur les côtes de la Manche, *Boccardia polybranchia* et *Polydora ciliata* (J.).

Deux remarques complémentaires concernant les *Polydora*. Alerté par P. DRACH qui avait trouvé, en plongée vers 15 m, des « plages » de *Polydora* en baie de Morlaix en 1956, DAUVIN (1983) a constaté exceptionnellement une prolifération de l'espèce *Polydora antennata* var. *pulchrea* en baie de Morlaix, à Pierre Noire, par 19 m sur sable fin peu envasé ; cela en plongée et par carottage (benne Smith Mc Intyre). Plus classiquement, à l'Ouest de Port-en-Bessin,

au voisinage de la faille des Hachettes, nous avons trouvé, vers 1995, dans des vasques creusées par la mer et des tapis de *Polydora*, une grande abondance de ces vers perforant le calcaire bajocien à Spongiaires ; or, tous étaient très fortement colorés en vert. Était-ce une question de nourriture – les abords comportant quelques paquets d'*Ulvacées* plus ou moins dégradées – ou l'indication d'une symbiose non signalée ?

Malgré leur impact considérable, ils n'ont pas été l'objet d'une attention particulière de la part des Géologues. En une ligne, THEOBALD & GAMA (1969) signalent seulement leur existence probable dans le Cambrien et, plus étonnant pour un paléontologue spécialisé, AGER (1963), citant JOYSEY (1959), évoquait seulement leur présence anecdotique en Angleterre dans la craie.

d) Bas niveaux complexes avec blocs rocheux lourds. Coefficients avoisinant ou dépassant 90.

Si l'on descend jusqu'au niveau des premières Laminaires fixées sur la roche à la limite de l'infralittoral, il est clair que la présence d'une faune originale dépend des blocs rocheux, mais aussi, en partie, des sables très humides, recouverts à chaque marée, propres ou mêlés de particules organiques. (Figure 25, anse du Kernik, Finistère).

1°) **Sables et blocs des zones à faible pente** (platiers rocheux ou sableux) ou protégées par des barres rocheuses, donc moyennement ou faiblement battues en temps « normal », hors tempêtes ; le sable est plus ou moins chargé en particules organiques apportées par les marées, mais pas toutes reprises lors du reflux.

À Luc, on peut souligner la présence d'un Actiniaire que l'on trouvait déjà plus haut, mais qui nous paraît être plus abondant ici, très repérable, face aux rochers du Calvados. L'eau est localement assez chargée ou très chargée en particules voire en débris comestibles apportés dans l'estuaire de la Seine : *Sagartia troglodytes* (Johnston) attire le regard car elle paraît constituer souvent des alignements lorsque plusieurs individus voisins sont immergés (Figures 26a-26b). Alignements qui correspondent à des fissures, fissures du platier caché sous le sable ; peut-on évoquer ainsi la notion de niche écologique ? Nous venons de le dire, ces alignements ne sont que des opportunités ; mais l'essentiel dépend de « l'enfouissement » de leur colonne : cette colonne, parfois longue de 12 à 15 cm n'est pas repérable sur le sable juste humide, mais au moment du flot, elle laisse dépasser la couronne des tentacules très étroitement étalés à la surface. Ces tentacules, longs et fins et dont le nombre dépasserait 200, sont une belle adaptation, tout-à-fait remarquable, pour la récolte des microparticules qui tourbillonnent dans la vague montante.

On peut s'étonner de trouver là des Annélides errantes que l'on observe aussi plus haut, avec des Néréidiens voire des arénicoles. *Nephtys hombergii* (Audouin et M. Edwards) est très rapide et très vigoureux, pourvu de muscles particulièrement puissants et d'une longue trompe exsertile inerme, laquelle constitue, comme on le sait, un organe de fouissage exceptionnel. Apparemment dépourvu d'organes sensoriels céphaliques, *Nephtys* a cependant une sensibilité tactile remarquable, concentrée sur les courtes papilles de la tête et surtout sur la trompe. La pénétration rapide dans



Figure 26 A et B

Tentacules de *Sagartia troglodytes* émergeant d'un substrat rocheux sous-jacent ; calcaire fissuré (Normandie).

Sagartia troglodytes tentacles emerging from a calcareous bottom (Normandy).

le sédiment est complétée par l'action des larges rames foliacées pourvues de soies raides longues et denses. Ces rames ont une morphologie qui assure la protection des très nombreuses courtes branchies segmentaires durant le fouissage. Selon L. CABIOCH (1961), l'espèce peut supporter normalement des pollutions organiques de substrats meubles circalittoraux parcourus par des courants lents à modérés. Donc, il ne peut être question de niche écologique précise.

Beaucoup moins répandues, les hermelles affectionnent néanmoins des étendues sableuses à faible pente et plus ou moins chargées en matière organique. Ces rassemblements de Sédentaires tubicoles peuvent former des récifs, biohermes édifiés sur des blocs rocheux stables et ensablés, ou, au contraire des récifs directement ancrés dans le sable. Dans le premier cas il s'agit de *Sabellaria alveolata* (L.) où les individus, côte à côte, puis les uns sur les autres, édifient des masses qui peuvent être considérables en agrégeant leurs tubes de sable. Les soies céphaliques constituent un peigne qui leur permet de choisir la taille des grains. Aux sites souvent évoqués du Mont-Saint-Michel, certains d'accès difficile, on peut ajouter quelques endroits d'importance secondaire : en Bretagne Nord, à l'ouest de Primel, il existe un récif très accessible sur un peu moins de 1 000 m² à peu de distance des falaises volcaniques ; autres exemples, en Bretagne Sud, baie de Douarnenez et Ploemeur ainsi que près de Piriac (Quimiac, accès facile par coeff. 95). En aquarium, les habitants de petits blocs d'hermelles se nourrissent très facilement et, si la température est adéquate, l'émission

des produits génitaux est évidente et pratiquement simultanée. En moins de trois heures, on note déjà l'apparition des larves. Dans la nature, certains chercheurs ont constaté, dans le golfe normano-breton, la migration d'une partie des larves vers le fond du golfe où l'eau est un peu plus chaude qu'à l'ouest. Ces facteurs expliquent la concentration et la localisation préférentielles de l'espèce qui, par ailleurs, n'est pas notable dans les zones rocheuses découvrant seulement aux basses mers extrêmes. Notons que des hermelles ne sont pas repérables dans la région de Luc. Mais de façon apparemment paradoxale, il existe en profondeur, dans le circalittoral, des récifs installés sur sédiment meuble. Il s'agit alors de *Sabellaria spinulosa* (Leuck.). C'est très exceptionnel et le fait ne semble pas avoir été élucidé par des spécialistes. Ajoutons que certains chercheurs ont constaté que les deux espèces pouvaient localement cohabiter sur certains récifs.

Les zones sableuses, entre les blocs variés, riches en débris organiques très décomposés et propices à l'alimentation de microphages spécialisés, accueillent deux autres espèces que l'on remarque assez peu : l'annélide sédentaire Cirratulidé *Audouinia tentaculata* (Mtg.) et le poisson Téléostéen Syngnathidé *Nérophis ophidion* (L.). Ces animaux consomment néanmoins la même chose entre les pierres qui parsèment le sable vaseux jusqu'au niveau des petits herbiers. *Audouinia* (Figure 27) est caché juste sous la surface du sable, laissant seulement dépasser ses très nombreux filaments tentaculaires rouges, qui ondulent sans arrêt à la recherche des particules alimentaires ; on les voit fort bien en aquarium où l'espèce s'accoutume remarquablement. Au même niveau, mais jamais ensablé, *Nerophis*, le petit poisson aiguille, remarquablement mobile, est tout aussi commun, mais difficile à maintenir en aquarium. Quoi qu'il en soit, on peut penser – sans trop risquer de se tromper – que les deux espèces occupent la même niche écologique : même localisation géographique et topographique, donc climatique, même mode d'alimentation ; pas de concurrence alimentaire ; a priori, on peut se demander si elles ont des contraintes reproductrices. Il est clair que malgré leur comportement fort différent, elles évitent efficacement les prédateurs. Pour une fois, on se risque à gommer de modestes nuances de niche entre deux espèces « sympatriques ». On les trouve ensemble dans des



Figure 27

Tentacules d'*Audouinia tentaculata* émergeant d'un sable très vaseux (Pen Marc'h, 29 Sud).

Audouinia tentaculata tentacles emerging from muddy sand (Pen Marc'h, 29 South Finistère).

localités bien distinctes qu'elles fréquentent assidument (ex. Granville, Luc, Dinard, Erquy-Le Guen, anse St Guénolé-Penmarc'h, Quimiac...).

Il faut signaler une curiosité beaucoup moins répandue, le cas de *Lineus longissimus* (Sowerby), Némerte très gluante, au contact un peu répugnant, longue de 5 à 7 mètres et que nous avons souvent observée en déplaçant des pierres recouvrant des sables gris, relativement vaseux. Son mode d'alimentation est assez remarquable puisqu'elle tue les Annélides dont elle se nourrit en les empoisonnant grâce à ses stylets buccaux exsertiles (platier d'Eckmühl-St Guénolé ; pointe ouest de Granville, à la sortie du port) ; Jean VASSEROT (communication personnelle) souligne sa présence au Bélem de Roscoff dans un biotope caractéristique. On peut aisément maintenir cette espèce en aquarium, mais elle meurt pourtant après avoir exterminé les Annélides introduites. Ce mode de capture est une adaptation intéressante dans un biotope normal très précis où les proies foisonnent...

2°) **Dans d'autres sites rocheux plus denses**, les blocs posés sur un sable moins vaseux constituent un biotope complexe plus favorable à la diversité biologique, d'autant qu'ils sont souvent de plus grande taille et donc stables.

Les algues y sont plus variées et plus denses. Nous signalons particulièrement le site du Steir, entre Penmarc'h - Eckmühl et Le Guilvinec ; l'eau y est particulièrement claire et la vie foisonnante, remarquablement riche dans un biotope fortement battu. On a des conditions assez voisines dans la région de Roscoff et de Carantec, de Erquy-Val André et même à l'est de la pointe du Roc, de Granville, bien connue des Naturalistes normands pour la diversité de la colonisation animale.

Un point essentiel : les espèces dont nous allons signaler la présence vers le bas des BMVE, c'est-à-dire à la limite des Laminaires, sont rarement incontestablement inféodées au rythme des marées. Ce sont des formes qui s'adaptent bien ou très bien à ce niveau, mais nombre d'entre elles existent en profondeur, pourvu que les conditions écologiques de base (...) leur conviennent. Dans ce cas elles sont dites tolérantes (...). Surtout quand on pense pouvoir insister sur des caractères adaptatifs en milieu intertidal.

Rappelons l'essentiel de la faune qui, à ce niveau, dépend plus ou moins étroitement du sable. Ainsi, à Callot, non loin de Roscoff, les Annélides Térébellidés sont toujours remarquables. Les grands tubes « caoutchouteux » de l'*Amphitrite johnstoni* (Malm.) et de *A. edwardsi* (Olg.) sont localement fréquents dans des cuvettes peu profondes avec les premières *Z. nolti*. Quant à *Eupolymnia nebulosa* (Mont. et Pennant) ses tubes couverts de sédiment grossier sont installés sous de gros blocs et seulement repérables grâce à ses très longs tentacules, estimés à 100-150, qui pêchent alentour en se tortillant constamment. Les filaments tentaculaires ne sont pas totalement rétractables. Notons que la larve a une vie très courte impliquant une métamorphose dans un proche environnement. Peut-on parler d'une espèce caractéristique ? Non, car elle existerait jusqu'à 500 m. C'est donc un bel exemple de tolérance... Nous insistons sur le fait que, pour ce groupe, nous n'avons pas souligné de

caractère(s) adaptatif(s) visibles. Cela correspond à des espèces « tolérantes ». (voir cependant DAUVIN et al., 2003). D'autant que plusieurs de ces Térébellidés vivent en fait jusqu'à des profondeurs de 20 à 30 m ou beaucoup plus. Ce qui dépend peut-être de la durée de vie libre des larves ? Dans ce cas, il pourrait être question de caractère adaptatif (invisible a priori).

Moins couramment, on peut aussi observer des Sabelidés. *Branchiomma vesiculosum* (Mtg.) au tube corné fortement incrusté de débris coquillers qui peut atteindre jusqu'à 13 cm. Les deux lobes branchiaux, couverts de pinnules à rôle respiratoire et alimentaire, comportent un grand nombre de taches pigmentaires dont le rôle est peut-être important pour percevoir les variations brusques de la luminosité dans l'environnement. Nous le remarquons facilement en plongée dans le cas du Spirographe (comme chez d'autres Sabelles en aquarium). Mais ce rôle est sans doute uniquement dévolu aux taches situées en bout de filaments branchiaux, qui sont considérées comme des yeux élémentaires pour NICOL (1950), ce qui est confirmé par KRASNE & LAWRENCE (1966) en microscopie électronique. Il semble bien qu'il s'agisse là d'un caractère adaptatif de chaque espèce. Rappelons que ces lobes peuvent s'autotomiser d'un coup si l'animal est perturbé par un prédateur potentiel – par exemple, le broutage des pinnules par un petit bernard-l'hermite suffit. La régénération prend moins de quinze jours en aquarium. L'ensemble du corps est intéressant à analyser en détail. On repère ainsi un organe décrit comme gustatif au niveau céphalique. Par ailleurs, adaptation importante : *sillon coprogogue* très prononcé chez ce ver relativement long : pas d'accumulation de matières fécales dans le tube.

Il arrive que quelques Oursins irréguliers, *Echinocardium cordatum* (Gray) puissent être extraits du sable protégé par des roches. Ils ne sont pas vraiment rares en Bretagne sud où le mauvais temps peut en rejeter des quantités importantes sur la grève. Ils ne tardent pas à y mourir et il ne reste plus que leur test qui sèche au soleil. Quand on a la chance d'observer un individu vivant, on constate qu'il s'enfouit rapidement. En aquarium, en le plaçant à l'avant vers l'observateur, on peut voir le travail des piquants qui permettent à la fois l'enfouissement et le creusement de la gouttière libre de sable qui conduit l'eau jusqu'à la bouche. Le travail, très rapide et remarquablement coordonné, est essentiellement dévolu aux piquants ventraux en rames ou en palettes qui maintiennent aussi une circulation d'eau permettant la respiration, en particulier au niveau des petites touffes de branchies péribuccales.

Autre Échinoderme discret : l'Holothurie Apode *Synapta galliennei* (Héráp.), vermiforme, enfouie dans le sable et dont on ne voit, dans l'eau, que les tentacules courts et bipennés dont le rôle alimentaire rappelle celui de vers sédentaires.

Les rocs relativement stables face au choc des vagues, découverts seulement lors de marées de 95 à 100, font généralement plus de 50 cm (small and large boulders des anglo-saxons). Les parties qui ne reposent pas trop sur le sable sont entièrement tapissées par des organismes fixés, entre lesquels grouille une petite faune vagile de microphages et de petits détritivores bénéficiant de nombreux repaires, ou de petits carnivores qui savent y trouver des postes

d'affut. *Pillumnus hirtellus* n'y est pas rare, même s'il a déjà exterminé bon nombre de petites proies. On y retrouve encore les crabes signalés un peu plus haut, *Carcinus* et *Cancer*. Inutile d'en parler encore. C'est là que l'on repère aussi, *Xantho* et *Portunus*, autres ravageurs, ainsi que les Carididés, *Athanas*, *Hyppolite* et *Leander*, assez agiles pour éviter ces Crustacés voraces comme les petits Oxyrhynques *Inachus dorsettensis* (Penn.). Les Paguridés déambulent et chassent d'autant plus facilement que plusieurs espèces sont accompagnées de leur anémone commensale.

On peut souligner la présence, en abondance, des Anomoures microphages. Les deux espèces de *Porcellana* se trouvent dans tous les sites étudiés ; la forme aplatie de leur corps et la parfaite technique de récolte de la nourriture peuvent donner à penser que nous avons là deux exemples d'espèces à niche typique. Ce qui est vraisemblable pour *P. platycheles* (Penn.) mais beaucoup moins pour *P. longicornis* (Penn.) que L. CABIOCH trouve au Trou aux Raies de Roscoff, par 90 m...

Le cas de *Galatea strigosa* (L.), plus grand des Thalassinidés, au corps plus massif, aux pièces buccales moins spécialisées – même si les mxp3 sont pourvues d'une pilosité assez dense – n'est guère équivoque : son alimentation est franchement variée, ce qui lui permet de fréquenter aussi bien des fonds de 50 m, rocheux, sableux ou même vaseux, à la façon des langoustines ; elle atteint alors une taille plus considérable. Et là, il ne peut être vraiment question de niche. Vit-elle alors près de *Munida rugosa* (F.), qui est châtée avec les langoustines dans certaines zones (ex : Le Guilvinec-Audierne) ?

Outre les Ophiures dont nous avons évoqué plus haut la présence, il faut noter ici, celle de la petite *Amphipholis squamata* qui est spécialisée dans le nettoyage des endroits où s'accumulent les plus fins débris qui sont un tant soit peu sédimentés dans de petits trous de la roche. On la trouve aussi quand la faune fixée a plus ou moins dégénéré si, par mégarde (...) les blocs n'ont pas été retournés par les pêcheurs à pieds. Elle voisine alors avec les *Nebalia*.

La faune fixée est particulièrement diversifiée. Cela va des Spongiaires aux Tuniciers.

Outre quelques éponges banales, on remarque immanquablement les plaques bleu-outremer de *Terpios fugax* (Bowerb.), espèce à large répartition puisqu'il en existe en profondeur jusqu'à 70-90 m selon dragages de L. CABIOCH. Mais, en milieu intertidal, cette espèce pratique la symbiose avec des bactéries telles *Beggiatoa*, et des cyanobactéries qui n'ont pas été signalées en profondeur où l'éponge est orange (variété *T. fugax aurantiaca*). Le cas de symbiose de l'espèce bleue vue en BMVE est-il un caractère adaptatif ? En effet, quelques auteurs se demandent si les bactéries, qui modifient l'orientation des spicules de l'éponge, jouant ainsi un rôle de lentille, ne favorisent pas une certaine perception de la lumière douce qui existe sous les blocs anfractueux... ce qui serait un moyen pour que l'espèce s'adapte aux BMVE ? – Où sont ainsi les limites de l'interprétation ?

Microphages, les Bryozoaires ne manquent pas, même si certaines espèces sont des proies pour divers petits prédateurs. Les colonies les plus calcifiées forment des plaques souvent plus ou moins colorées, en particulier au bord des roches, résistant aux vagues et aux prédateurs (*Mucronella*,

Microporella, *Cellepora*...). Toutes les espèces sont microphages.

Les Annélides Sédentaires Serpulidés sont des classiques de ce biotope. Le petit *Spirorbis* est un genre extrêmement commun qui, souvent installé sur des algues ou des coquilles, partage avec d'autres le substrat rocheux. On souligne la présence de *Pomatoceros triqueter* (L.) et de *Serpula vermicularis* (L.), espèces banales, de plus grande taille. Espèces s'adaptant à de très grandes profondeurs -> 1500 m pour *Spirorbis* et 3000 m pour *Pomatoceros*. Considérés comme des fossiles vivants – Cambrien à Silurien.

Les Crustacés Cirripèdes sont présents dans tous les sites bretons, sauf exceptions. Ce sont seulement des balanes. On retrouve *Balanus perforatus*, qui pouvait être observée un peu plus haut, découverte lors de marées de 70, et dont la muraille aux plaques hautes et puissantes, résiste fort bien au choc de vagues très violentes. Par ailleurs, *Balanus crenatus*, la balane blanche, très aplatie, est particulièrement adaptée aux houles les plus marquées.

Autres microphages, assez abondants, les Tuniciers coloniaux prolifèrent en milieu battu ; relativement diversifiés suivant le site. Localement, on ne trouve pas toujours les mêmes proportions de Botryllidés, Didemnidés, ou Polyclinidés. Le mode d'alimentation est fondamentalement le même mais on voit que la plus grande diversité correspond à des endroits où l'eau est claire (ex : Steir, à l'ouest du Guilvinec et même St Enogat), alors que les botrylles supportent une turbidité qui peut être importante (ex : Luc, Le Croisic, pointe du Castelli-près Piriac). Nous citons *Amaroucium proliferum* (M. Edwards) ou bien les Botryllidés.

Ces animaux sont sans défense face aux prédateurs tels que certains Gastéropodes, Doridiens ou les espèces du genre *Trivia* ; et leurs organes sensoriels, bien frustes, ne sont d'aucun secours. Par contre, leur rusticité, leur pouvoir de régénération est remarquable. On connaît bien ce qui se passe chez la claveline, mais le phénomène est encore plus perfectionné dans les trois groupes cités plus haut. Les cénobies de botrylles bourgeonnent de manière quasi-continue. Qui plus est, il a été démontré que de nouveaux ascidiozoïtes se forment chaque fois que les « vaisseaux », les stolons de la colonie, sont endommagés. Et la plupart des Didemnidés courants se construisent une armature squelettique de spicules qui peut être dissuasive pour les plus petits prédateurs. Quant aux Polyclinidés, ils ont une anatomie qui leur permet de répondre très rapidement aux traumatismes dus aux prédateurs ou à des vagues particulièrement violentes. Certains comportent simplement un post-abdomen très long, contenant un tube épocardique, issu du fond de la cavité branchiale, d'abord continu, et qui se fragmente « à la demande », formant de nouveaux ascidiozoïtes ; une fois constitués ils remontent dans la gangue de la colonie et viennent s'aboucher à la surface. Ou bien tout au long de l'abdomen et du post-abdomen on peut parler d'une strobilisation programmée au sein de chaque ascidiozoïte où des sortes de bourgeons latents sont prêts à se différencier.

Nous reviendrons sur d'autres Prochordés très rustiques compte tenu du fait que ces animaux nous ont fourni un important matériel de recherche (voir *addendum*)

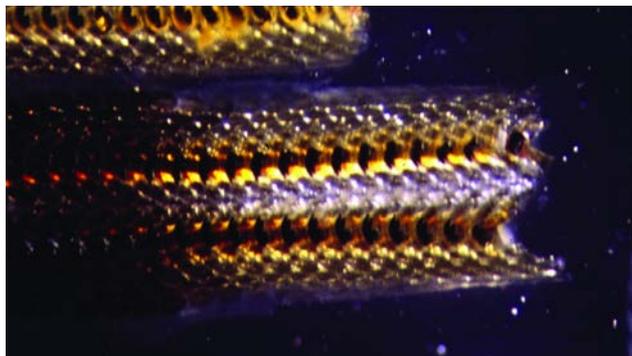


Figure 28

Radula de Chiton.
Chiton radula

Quelques Mollusques sont les représentants essentiels de la faune vagile.

Les Amphineures Polyplacophores, végétariens, groupe inféodé à la face inférieure des blocs (voire au maerl) ; de même les Prosobranches sont tous végétariens alors que les Opisthobranches sont tous carnivores et viennent seulement pondre à ce niveau.

La forme et la disposition des plaques de la puissante armure dorsale des Polyplacophores varie de façon importante. Dans le genre *Chiton*, *C. lineatus* paraît être le plus courant. Végétarien, brouteur de petites algues, voire de Rhodophycées encroûtantes, il serait aussi détritivore microphage. ; pourvu d'une forte radula (Figure 28), dont les dents, nombreuses sur une transversale, sont « imprégnées » de ferritine, il parcourt le rocher, laissant derrière lui une trace « muqueuse » qui lui permettrait de retrouver son site de repos habituel. Mais cela pourrait aussi dépendre d'une sorte de « compas » basé sur la présence de cristaux de magnétite... Qui plus est, une photoréception dépendant d'organites de l'armure calcifiée pourrait donner des images bien supérieures à la simple perception des contrastes. SPEISER *et al.* (2014) ont ainsi analysé la conformation des yeux de la coquille chez le chiton *Acanthopleura granulata* des côtes de Californie. Cette espèce en comporte des centaines dispersés sur les bords latéraux des plaques ; et chacun d'eux est pourvu d'une lentille et d'une rétine ; ils ont démontré que la lentille est un cristal d'aragonite et non une substance protéique... Hélas, nos Chitons n'ont pas autant d'yeux à leur disposition, mais, à fort grossissement, la loupe binoculaire permet d'en repérer un nombre non négligeable sur les deux plaques céphalique et postérieure (observ. de A. ANSART, stag. Luc). Les chitons de la Manche ont à leur disposition divers moyens de se repérer dans leur milieu et de pratiquer le « homing ». DRACH (1950) a constaté que la reproduction des Chitons se faisait en été à Roscoff. En aquarium nous avons pu l'observer en juin ; elle est spectaculaire : chaque mâle soulève d'un côté le bord de son manteau et provoque une émission violente de produits génitaux ; dans le nuage où baigne la femelle, la fécondation conduit à la formation de larves trochophores dans la cavité palléale, d'abord protégées des prédateurs et qui, dans la nature, tombent rapidement sur le fond, entraînant ainsi une installation très locale de l'espèce.

Ici, nous indiquons la présence, un peu déconcertante, d'un Gastéropode bien connu, surtout des ostréiculteurs,

le cormaillet, *Ocenebra erinacea* (L.), Prosobranch Muricidé au test très costulé, qui s'attaque aux Huîtres, aux Moules ainsi qu'aux Balanes. Le site dont nous parlons ici ne comporte pas d'Huîtres, lesquelles peuvent par contre pulluler sur des rochers découverts avec de petites marées (Pléneau Verdelet) ; et nous sommes ici dans un milieu où les Moules sont absentes ; il lui reste les balanes (comm. P. LUBET, 1989). Certes, ces dernières sont abondantes, surtout *B. crenatus*. Et les pontes si caractéristiques d'*Ocenebra* sont visibles sur la plupart des rochers dans des sites soumis à la violence des vagues ; par exemple à Granville au pied de la balise de la pointe du Roc ou à Roscoff. Rappelons pourtant que, localement, nous pouvons voir des Moules en abondance sur des rochers qui émergent à peine lors des marées d'équinoxe les plus fortes au pied du phare de la Vieille (au large de la pointe du Raz). Si l'on estime que les Moules peuvent vivre jusqu'à 20 mètres, on pourrait admettre que nos sites de ponte du cormaillet correspondent à une migration printanière.

Les Gastéropodes Opisthobranches offrent d'autres motifs d'intérêt.

Parmi les algues, et venant pondre à la côte, quelques Éolidiens et en particulier *Eolis papillosa* ou plutôt *Aeolidia papillosa* (L. ; Figure 29), se nourrissent en consommant des Anthozoaires, mais aussi des Hydrides et des Tuniciers. En principe, l'espèce fait des ravages parmi les diverses



Figure 29

Eolis s'apprêtant à dévorer une anémone (Orsay).
Eolis, ready to eat an anemone (Orsay).

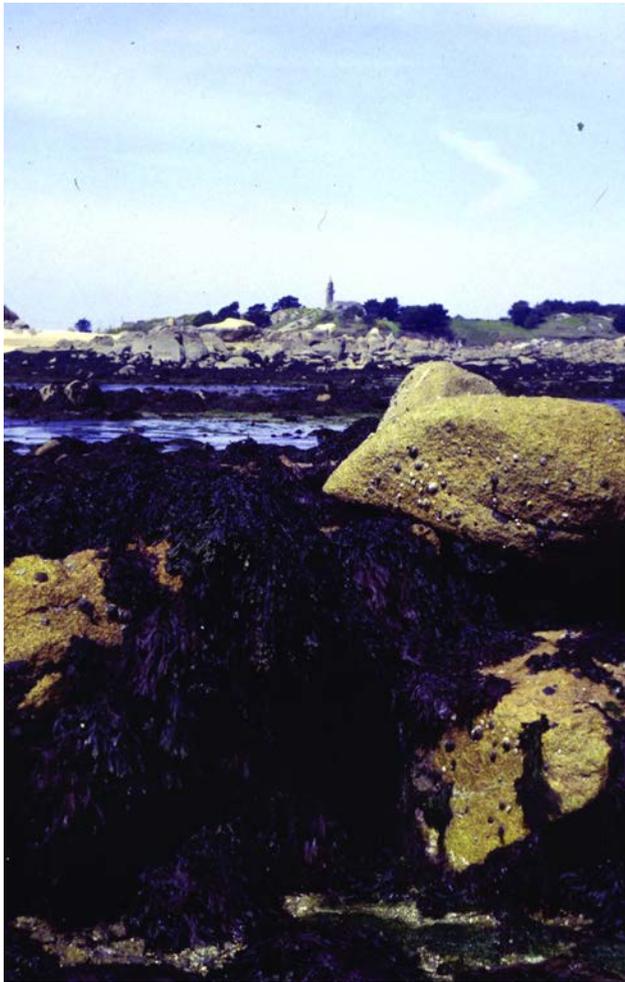


Figure 30

Partiellement caché sous de tels blocs, *Haliotis tuberculata* guette les algues comestibles (Orsay).
Partially hidden under a stone, *Haliotis tuberculata* is hidden lying among algae (Orsay).

Anémones des basses mers de vives-eaux, dont *Anemonia sulcata* (Penn.) qui, pour nous, paraît être une proie de choix. En aquarium, *Eolis* se jette sur l'Anémone comme si celle-ci ne possédait aucun moyen de défense notable. Protégée par sa propre sécrétion de mucus, elle la dévore entièrement en moins d'une journée. *Eolis* ne s'attaque ni à *A. equina* ni à *Bunodactis*, par exemple. Et son choix est tellement clair, qu'elle meurt en 2 ou 3 jours si on ne lui fournit plus *Anemonia*...

Dans la nature, ce choix des proies et des moyens mis en œuvre par ce type d'Opisthobranche pose toujours un problème depuis CUENOT (1907) cité par les spécialistes actuels (ANDERSON & BOUCHARD, 2009 ; GREENWOOD, 2009). Cela pourrait être approfondi en analysant les capsules urticantes accumulées dans les papilles d'*Eolis*. Leur structure serait déterminante. Les cellules urticantes absorbées dans les papilles (cerates) sont accumulées à l'état de cnidosacs : les cnidocystes sont incorporés dans des cellules du Mollusque (phagosomes) et peuvent, en principe, jouer un rôle défensif en dissuadant les prédateurs ; mais en aquarium, à Orsay, chez J. BERGERARD, J.-C. MORETEAU, après des premiers résultats encourageants, n'est pas parvenu à des élevages utilisables pour l'analyse méthodique.

Cas particuliers : les Ascidies simples, détritivores frappants.

Nous avons déjà évoqué des Ascidies *coloniales* vivant essentiellement sous les blocs, mais il faut souligner la présence sur les blocs immergés à marée haute, d'Ascidies simples bien connues, d'assez grande taille et d'un grand intérêt zoologique et évolutif. On trouve ainsi quelques Ascidiacées solidement fixées, *Ascidia mentula* (Müller) et *Ciona intestinalis* (L.). La tunique pseudo-cellulosique de la première est assez épaisse et ferme, souvent plus ou moins colorée, rose ou verdâtre, alors que celle de *Ciona* est mince, translucide, voire transparente chez les jeunes. Les siphons sont pourvus de taches sensorielles qui permettent aux individus d'orienter leur corps selon la luminosité. D'aspect primitif, une Ascidie dispose pourtant d'une organisation étonnamment complexe. Ce serait encore plus frappant chez la grande espèce *Phallusia mammilata* (Cuvier) de consistance cartilagineuse et que nous n'avons trouvée qu'en Méditerranée ou aux très basses mers à Morgat (Finistère).

Certains chercheurs sont même parvenus à déterminer le génome et à comprendre divers facteurs génétiques de l'organogenèse d'Ascidies simples qui tendent à les rapprocher des Vertébrés. Ce qui a conduit à « cartographier » une génétique de certains organes larvaires. La bibliographie internationale est énorme. Citons seulement STOLFI *et al.* (2011), qui sont capables de décrire les constituants du système nerveux central et du système viscéral de la larve et de montrer cela avec des techniques immunologiques et génétiques d'une haute sophistication.

e) Faune des plus bas niveaux ; aux limites de l'infralittoral ; roche largement dominante ; *Laminaria digitata* exondable

Dans les sites que nous prenons comme exemples (Figure 30, pointe Callot), les roches peuvent constituer un ensemble de zones relativement planes et comportant seulement quelques blocs mobiles, mais aussi des parties massives, dressées, avec des fissures, des grottes plus ou moins importantes et des surplombs.

Sur les roches, l'Éponge *Tethya aurantium* (Pallas) attire l'œil, souvent installée en pleine lumière, bien qu'elle soit aussi fréquente vers 50 ou 100 m. Sphérique, elle résiste parfaitement sur la roche exposée aux fortes vagues. Elle s'accommode bien de la vie en aquarium. Placée contre une paroi, elle s'y fixe et s'étale quelque peu, mais gardant sa forme et sa couleur. Bientôt, elle émet des bourgeons qui glissent le long de grands spicules siliceux et se fixent à leur tour (Figure 31). Il est clair que la nourriture en flocons écrasés, comme la nourriture fraîche, leur convient bien sur un test d'une trentaine de jours. La croissance des gemmules est quand même limitée. Cette reproduction végétative serait un pis-aller pour *Tethya*. Le problème réside-t-il dans la survie des bactéries commensales et protéobactéries dépendant d'un milieu riche en nutriments ? Ce qui revient à dire que la niche écologique est quand même très définie malgré la répartition verticale de l'espèce – détails cf. GAINO *et al.* (2006).

Il y a toujours des fissures plus ou moins larges. Elles sont alors peuplées par nombre « d'indésirables », jeunes

ou adultes, *Carcinus*, *Pillumnus*, etc... mais on y trouve aussi des Spongiaires simples, *Sycon* et *Grantia*, espèces calcaires annuelles qui vivent en symbiose avec des Bactéries jusqu'à une centaine de mètres. Autre exemple, *Haliclona simulans* (Bowerbank), Éponge beige-rosée, rampante et ramifiée, de consistance ferme, plus ferme que les Halichondrines et à oscules larges ; squelette complexe comportant des fibres de spongine repérables à l'œil nu en cassant un rameau. Elle est courante dans le bas du mésolittoral et plus encore dans l'infralittoral.

Bryozoaires fréquents, dont *Bugula turbinata* (Ald.) appendu dans les creux ou petits surplombs et dont les polypides possèdent des aviculaires qui tiennent peut-être certains petits prédateurs à distance. On repère des Hydraires Campanulariidés communs.



Figure 3 I

Haliotis tuberculata se ruant sur une algue introduite en aquarium (Orsay)..

Haliotis tuberculata rushing at a piece of alga introduced in aquarium (Orsay).

Les Ascidiacés-Polyclinidés ne sont pas rares, en particulier *Aplidium elegans* (Giard) – = *Fragarium elegans* – dont la coloration varie beaucoup ; cette Synascidie est bien reconnaissable avec ses petits tentacules sensoriels blancs qui entourent l'ouverture du siphon buccal de chaque « individu » ; la vaste ouverture du siphon cloacal commun, où débouchent les canaux exhalants, donne à la colonie une allure d'éponge. L'espèce supporte bien une orientation relativement ensoleillée et, par ailleurs, la vie jusqu'à plus de 50 m. Mais il y a aussi d'autres Polyclinidés, d'ailleurs signalés plus haut. Et on doit ajouter que ces *Ascidies* composées forment de jolies colonies. L'aspect des zoïdes est d'emblée analysable sans véritable dissection et la disposition des organes est claire ; par ailleurs les relations entre les individus permettent de souligner les principes de la croissance et de la reproduction, avec maintien des œufs et des larves en croissance dans le siphon cloacal et la cavité péribranchiale, complétant ainsi ce que l'on constate avec la claveline par rapport aux ascidies simples.

On ne s'étonnera pas de trouver à ce niveau des petits Gastéropodes, Prosobranches Siphonostomes *Trivia arctica* (Montagu) et *T. monacha* (Da Costa) (ne s'agit-il pas de la même espèce ?), ainsi que l'Opisthobranch Polycéridé *Goniodoris castanea* (Ald. et H.) – prédateurs sur Scynascidies, en particulier sur *Botryllus leachi* (Savigny et Leach). Les jeunes de *Goniodoris nodosa* (Mtg.) mangeraient plutôt le Bryozoaire *Alcyonidium*, mais nous n'avons pas trouvé à ce niveau les colonies si typiques du genre ; il conviendrait d'explorer finement l'infralittoral rocheux (qui est complexe).

NB : les surfaces meubles sont en général assez peu importantes dans un dédale rocheux très exposé à la houle. Mais il arrive, très localement, de trouver une Holothurie qui survit après avoir été rejetée sur les rochers par quelque coup de mer ; ça peut être le cas sur la côte atlantique, dans le site du Steir à proximité du Guilvinec. Il s'agit de *Holothuria polii* (D. Chiage), limivore détritivore Aspidochirote, sans tubes de Cuvier, que l'on trouve en abondance en Méditerranée. Absente en Manche. L'espèce est très active dans un grand aquarium où elle nettoie efficacement le sédiment. Nous soulignons un caractère très exceptionnel qui ne semble pas avoir été exploité expérimentalement : c'est l'extraordinaire pouvoir de régénération de cet Échinoderme. Nous l'avons constaté à Villefranche lors d'essais de fécondation artificielle ; ce qui impliquait la dissection de plusieurs individus. Replacés en eau courante, en aquarium, en fonction des besoins, les Holothuries disséquées reconstituent la paroi du corps en 48 heures. Or, nous avons pu constater que l'animal complètement éviscéré reconstitue toute son organisation en un peu plus de deux semaines. On a beaucoup travaillé sur la régénération des Astéries, voire des Ophiures, mais il y aurait peut-être des manipulations à entreprendre avec *Holothuria* ! (on pouvait d'ailleurs s'en douter compte tenu de la régénération spontanée des tubes de Cuvier par les espèces qui en sont pourvues). Quoi qu'il en soit, l'extraordinaire pouvoir de cicatrisation et de régénération de ces animaux est clairement un grand avantage pour les individus exposés dans la nature sans aucune protection sur les fonds sableux.

La frange infralittorale des Laminaires, *L. digitata*, est, en général, sur les côtes bretonnes, un milieu clair et agité voire très agité. Ces Algues servent de supports pour *Helcion pellucida* (L.), Gastéropode Prosobranch transparent qui creuse une petite logette dans la fronde. On trouve l'espèce partout où il y a des Laminaires, jusqu'à la limite d'implantation de ces Algues brunes, soit 20 ou 30 m suivant l'espèce, les conditions hydrodynamiques et la luminosité. On dit que ce sont essentiellement des micro-algues qui sont broutées par *Helcion*. Mais s'il en était ainsi, cela ne serait qu'un trait annexe dans l'attribution de la niche : c'est la localisation des *Helcions* qui définit la niche – comme pour les Chtamales du mésolittoral ? –. Or, selon des études récentes, *Helcion* serait un brouteur se nourrissant uniquement aux dépens de *Laminaria*. Il peut provoquer une régression de la forêt de kelp et l'algue mobiliserait même des mécanismes de défense vis-à-vis du brouteur. C'est donc essentiellement de cette dépendance, *a priori* alimentaire que nous pourrions, cette fois, définir, enfin, une niche écologique sans équivoque. Cela sans préjuger de l'adaptation éventuelle d'autres brouteurs ; on pense à *Gibbula cinerea*, *Rissoa parva* et *Haliotis tuberculata*, voire à certains Échinides ; les uns et les autres ayant sans doute des capacités à survivre différentes sur le substrat. Cette niche d'*Helcion* n'est pas de même nature que celle des Chtamales du mésolittoral supérieur de CONNELL (1983), mais elle paraît être aussi nette.



Figure 32

Tethya aurantia : formation de gemmules en aquarium à Orsay.
Gemmules of *Tethya aurantia* living in aquarium (Orsay).

Par ailleurs, on sait que sur les stipes de laminaires est installée une faune assez diversifiée de microphages, de Spongiaires, de Bryozoaires et de Tuniciers, des Aplousobranches tels des Didemnidés, mais aussi des Stolidobranches coloniales. Ainsi, *Distomus variolosus* (Gaertner) forme des encroûtements très plats, parfaitement résistants aux chocs des vagues et aux courants. Comme *Helcion*, l'espèce est inféodée aux laminaires ; en 1967, L. CABIOCH (communication personnelle) les signalait jusqu'à 20 ou 30 m – mais vivant parfois sur d'autres Ascidies, sa niche écologique est sans doute difficile à définir.

L'Ormeau, *Haliotis tuberculata* (L.), animal emblématique, végétarien typique, mérite réflexion et n'est pas exceptionnel sous les gros blocs où il semble fuir la lumière – du moins certaines longueurs d'onde. On sait que ce Prosobranch, qui sécrète un mucus facilitant l'adhérence au substrat, est très étroitement installé, même s'il est de petite taille et il faut agir très vite – nous dirions par surprise – en le faisant glisser si la roche est assez lisse ! – quand on envisage de mettre l'animal en aquarium. Car l'observation devient intéressante. Dans la nature, l'animal sort durant le flot, à la recherche des algues nourricières, essentiellement des Rhodophycées. Les individus de taille commercialisable vivent parmi les blocs de l'infralittoral *sensu-stricto*, parmi les laminaires et la forêt d'algues diverses qui prolifèrent à faible profondeur. En aquarium, l'observation des jeunes peut se faire pendant plus d'un an. Installé sous une pierre plate, ou plutôt au bord de cet abri, mais en partie en pleine lumière, *Haliotis* attend qu'on lui fournisse une algue appétissante, de préférence une algue rouge, car l'espèce s'avère difficile (Figure 32). D'autant que les algues sont délicates à maintenir en aquarium et d'autant qu'elles sont dévorées par le peuple des autres herbivores. Dans un aquarium normalement éclairé, l'Ormeau semble guetter ce qu'on fait défiler devant ses yeux pédonculés, devant ses tentacules et tout l'avant de son corps où les tubes respiratoires hérissent la coquille. On peut se demander si les gros yeux jouent un rôle essentiel compte tenu de leur structure primitive, sans cornée ; certes le « cristallin » occupe toute la cavité rétinienne et concentre clairement la lumière, permettant vraisemblablement une bonne perception des mouvements. L'Ormeau guette, semblant prêt à « bondir »... ce qu'il fait, d'ailleurs, sans doute sous l'impulsion de perceptions olfactivo-gustatives signalées par la forêt des structures dressées sur l'ensemble du corps et qui, surtout vers l'avant, sont richement pourvues de faisceaux de cellules sensorielles. Et, de fait, il bondit pratiquement sur un fragment d'algue rouge quand on lui en fournit... Cette réaction est très étonnante pour un Mollusque compte tenu de son extrême passivité ordinaire. Il est même beaucoup plus rapide que les nasses. L'animal saisit l'algue grâce à un mufler court qui fait office de trompe et les mouvements de la radula sont très perceptibles. Nous savons qu'il est aisé de pêcher les gros individus en plongée, dans les cinq premiers mètres – ou plus – car ils recherchent leur nourriture en pleine lumière en se déplaçant à grande vitesse dans le courant et parmi les algues, ce qui permet de les saisir sans les traumatiser.

Une telle agilité peut paraître étonnante pour un Mollusque Prosobranch chez lequel de nombreux points conduisent à souligner une organisation primitive. Pourtant,

la dissection, d'ailleurs difficile quand on cherche à voir précisément le système nerveux, montre une particularité intéressante ; à la face dorsale du pied, on repère deux forts cordons pédieux ganglionnaires qui sont reliés par de nombreuses commissures transversales. Or, on sait que les contractions-ondulations du pied sont des ondes ditaxiques, affectant alternativement la musculature longitudinale du pied, à gauche et à droite ; ce qui implique une grande coordination de l'ensemble et dépend de l'abondance des commissures pédieuses observées. Est-ce l'une des causes de la remarquable vitesse de locomotion ? Cette vitesse étonne toujours des spécialistes. En fonction de l'espèce, certains ont calculé que *H. kamtschatkana*, un ormeau de 6 cm pouvait parcourir 90 cm en une minute (DONOVAN & CAREFOOT, 1997). Mais selon d'autres, *H. tuberculata* pourrait parcourir 5 à 6 mètres dans le même temps – c'est un calcul sur les portions d'un trajet car aucun Ormeau ne pourrait parcourir une telle distance d'une traite... Et cette agilité est telle que, même dans un simple cristalliseur contenant de l'eau de mer, notre collègue J. VASSEROT a clairement montré, en 1966, pour une séance de démonstration SZF à Orsay, que l'ormeau « courait » après un morceau de papier qu'on lui tendait ; on peut « l'agacer » en retirant le papier, par à-coups, comme on ferait avec un chien. Rappelons que J. VASSEROT a été, pour nombre d'entre nous, un grand spécialiste de l'alimentation animale ; nous lui en sommes redevables. Ajoutons qu'il a constaté un fait étonnant : attaqué par son ennemi habituel, une étoile de mer, l'ormeau ne se contente pas de fuir avec célérité ; acculé dans un recoin, il frappe l'étoile avec le bord de sa coquille ; et la violence du choc chasse le prédateur...

Pour des élevages d'ormeaux, il est clair qu'il faut éviter la multitude des facteurs de perturbation. Certains ont entrepris et réussi de tels élevages depuis quelques années. L'entreprise France-Ormeau installée en Bretagne dans l'Aber Wrac'h (HUCHETTE, 2008) annonce 5 à 10 tonnes d'Ormeaux par an. Avantage considérable, en éclosion la fécondation réussit à près de 100 % et en nurserie une alimentation des larves en Diatomées et algues unicellulaires permet d'obtenir des jeunes qui sont rapidement nourris avec des Algues rouges du type *Palmaria palmata*. Placés en mer dans un système de cages, les animaux, très voraces, peuvent consommer d'autres Algues qu'on leur fournit soigneusement, dont des laminaires. Mais leur préférence va aux Algues rouges. Et sur trois ans, les pertes sont ainsi limitées. On a là des conditions qui ne sont pas sans évoquer les moyens mis en œuvre par P. LE GALL pour les Oursins ; mais la demande en Ormeaux est fort importante à la fois localement et en France.

Jusqu'à présent nous n'avons guère parlé de poissons Téléostéens. Ils ne sauraient manquer dans une évocation de la diversité biologique concernant les BMVE.

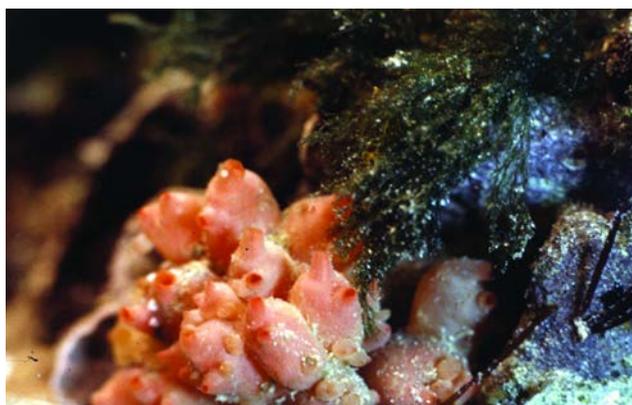
Il paraît utile de rappeler ici succinctement la présence de quelques poissons qui profitent des flaques ou simplement des creux humides entre ou sous les roches. *Gobius paganellus* (L.) est commun sous les pierres plates auxquelles il adhère grâce à ses pelviennes formant ventouse ; il vient souvent très haut dans cette portion du biotope où il entraîne les femelles. Sa coloration lui servant de camouflage, il défend contre les prédateurs ses œufs blanchâtres groupés en paquet à la roche où ils sont fixés par un petit

pédoncule. Plus petit et plus pâle, le Gobie de sable *Pomatoschistus minutus* (Pallas) affectionne les mares où poussent quelques petites algues brunes et surtout rouges, lesquelles servent de protection et de support aux petits Crustacés qui pullulent depuis le haut de la plage. Il passe inaperçu et fuit avec une très grande vivacité, laquelle lui permet de cueillir un grand nombre de proies en un temps record. À la dissection, on constate que l'espèce est tout-à-fait opportuniste (BOUCHARD & BOUCHARD-MADRELLE, 2018) et d'une voracité qui dépend d'une musculature et d'un squelette céphaliques remarquables.

Les blennies sont vraisemblablement les Poissons les plus connus en Bretagne dans des mares des bas niveaux. *Blennius pholis* est une espèce courante. Cependant on peut trouver de petits individus dans des cavités minuscules de gros blocs rocheux qui restent longtemps « à sec ». Ainsi « perchés », ces Poissons supportent donc très bien les périodes pluvieuses ou, au contraire, les jours très ensoleillés. Dépourvues d'écaillés, les Blennies survivent grâce à leur revêtement muqueux. Ces carnivores ont une dentition courte donnant aux lèvres une allure de bec ; ce sont des opportunistes dont l'alimentation n'est pas exempte de fantaisie ; curieuse et très vive, dans la nature, une Blennie peut se gaver d'appendices de balanes ou d'opercules de serpules... En aquarium elles sont d'une extrême curiosité : elles restent souvent immobiles, posées sur leurs pelviennes qui font office de pattes et examinant les alentours de l'aquarium. Elles acceptent toute nourriture carnée sans ravager la faune, pourtant fragile, qui est installée dans ce milieu artificiel. Nous avons conservé certains individus durant plus de trois ans. Ils pouvaient manger en restant immobiles quelques instants dans la main.

Mais on trouve aussi d'autres Poissons. Citons un Cottidé, *Cottus bubalis* (= *Enophrys bubalis*, Euphrasen). Dans l'ensemble peu fréquent dans les sites que nous visitons, il est courant jusqu'à 100 m de profondeur. Son mode de chasse est fort intéressant : sitôt la proie repérée grâce à la vue et aux corpuscules latéraux, nage brutale et arrêt brutal pectorales écartées, ouverture brutale de la bouche et aspiration brutale par écartement des opercules cuirassés.

Les motelles ne sont pas exceptionnelles. Mais durant le jour, les jeunes se cachent dans des algues ou dans des trous. Ils chassent d'une toute autre façon, utilisant des organes tactiles et gustatifs particulièrement développés. Notons d'abord que ces Gadidés ont une technique de capture de la nourriture qui n'a rien à voir avec le cas précédent. Ils n'aspirent pas leur proie, les mâchoires n'étant pratiquement pas protractiles ; les proies sont souvent volumineuses ; les motelles ouvrent largement la gueule, les saisissent directement et les mordent avant de les engloutir ou de les écraser, car les mâchoires sont pourvues de nombreuses petites dents à fins cuspidées, mais aussi de muscles mandibulaires et palatins de disposition et importance très particulière. Malgré la complexité de l'ensemble ostéo-musculaire, STAINIER *et al.* (1986) en ont donné une description précise. Ils disent que cette « complexité du système tendineux des faisceaux de muscles [...] suggère des performances particulières des mécanismes buccaux ». Elle est un point essentiel des Paracanthoptérygiens (Gadiformes et Lophiiformes) qui oppose ces Poissons aux autres Acan-



Figures 33a et b

Dendrodoa grossulariata tapissant une paroi rocheuse en pente et constamment humidifiée à marée basse (Pléneuf-Val André, 22).

Dendrodoa grossulariata on a wet overhanging rocky wall constantly moistened at low-tide (Pléneuf-Val André, 22).

thoptérygiens. La capture de nourriture dépend d'organes sensoriels remarquables. On voit surtout les barbillons du museau et du menton : 5 barbillons pour *Ciliata mustela* (L.) et 3 pour *Onos tricirratu*s (Block). Ces barbillons, comme chez les autres Gadidés, sont pourvus de batteries de cellules sensorielles groupées par petits paquets répartis en très grand nombre et qui donnent à l'organe un aspect microscopique de barbelé. Quant à la première nageoire dorsale, elle est réduite à un rayon osseux et à une série de fins rayons crinoïdes implantés dans une gouttière à la surface du tégument et qui sont animés d'un mouvement vibratoire provoquant un courant d'eau continu. Et le fond de la gouttière est pourvu d'un très grand nombre de cellules nerveuses, sensorielles, gustatives pour certains. Ce dernier point nous paraît être logique puisque les motelles sont non seulement prédatrices, mais aussi nécrophages : la détection des odeurs à distance est particulièrement essentielle.

Rappelons aussi que les *Lepadogaster* sont couramment observables dans ces bas niveaux. Eux aspirent leur nourriture comme le font les petits Labridés, les Mulets ou les jeunes Plies et Soles qui viennent se perdre ici.

Il est indispensable de terminer en citant quelques animaux discrets, et même négligés, des bas niveaux. Sur les flancs des rochers bien ombragés, *a fortiori* sous les surplombs, se localisent fréquemment des ascidies « simples », de petite taille, roses ou rouges, très serrées, qui donnent l'impression d'être soudées par la base de leur tunique et qui tendent à tapisser des surfaces importantes (Fig. 33a-

33b.). On connaît bien *Dendrodoa grossularia* (Van Beneden), localement très remarquable, comme à l'extrémité Nord des rochers de la presqu'île de Callot (partie Est) ; il y a d'autres beaux exemples, en particulier entre Fréhel et les Sables d'Or (plage des Grèves d'en bas) ou sous un vaste surplomb à la pointe du Roc, à Granville. Cette petite espèce, nettement sciaphile, résiste à la violence des vagues. Une forte humectation lui est indispensable, c'est pourquoi on peut la trouver au voisinage immédiat et juste en dessous des tapis d'algues vertes et rouges faisant suite localement aux derniers *Fucus serratus* ; autrement dit, on la trouve à l'ombre, sur parois en pente, voire en surplombs, là où ces Algues laissent s'écouler, en continu, de l'eau chargée de particules et d'une microfaune dont *Dendrodoa* se nourrit. S'accommodant de telles conditions, *Dendrodoa* montre une structure branchiale très simple par rapport à celle des branchies d'autres ascidies. Ce qui paraît logique compte tenu de sa taille. Et pourtant, la classification phylogénétique des Urochordés place *Dendrodoa* parmi les Stolidobranches. On pense immédiatement à des ascidies de plus grande taille et pourvues de branchies d'une remarquable complexité, à la fois épaisses – le réseau de base à mailles rectangulaires se compliquant d'un réseau spiralé dessinant un ensemble serré de volutes – et comportant des plis longitudinaux. La surface de filtration étant clairement très considérable. Ce qui est le cas de *Styela*, de *Molgula* ou de *Microcosmus*, espèces de niveaux plus ou moins profonds, en Atlantique ou Méditerranée. La classification de R. Perrier n'utilisait ni les termes Aplousobranches, Phlébobranches ni Stolidobranches (l'étymologie de ce dernier terme est curieuse) et s'il faisait référence aux branchies, cet auteur paraissait se baser aussi et surtout (?) sur la topographie des gonades. Mais si l'on observe attentivement une branchie de *Dendrodoa* (Figure 34) bien étalée, on distingue quand même quelque chose qui est un pli mal défini... Donc il est permis de se demander si cela correspond à une évolution-adaptative ou au contraire à une sorte de dégénérescence de *Dendrodoa* par rapport aux autres Stolidobranches. Claude et Françoise MONNIOT, les spécialistes internationaux des ascidies, utilisent clairement le système phylogénétique moderne (ex. : 1983). Plus étonnant pour le zoologiste classique, on trouve les Botryllinae dans les Stolidobranches du très récent

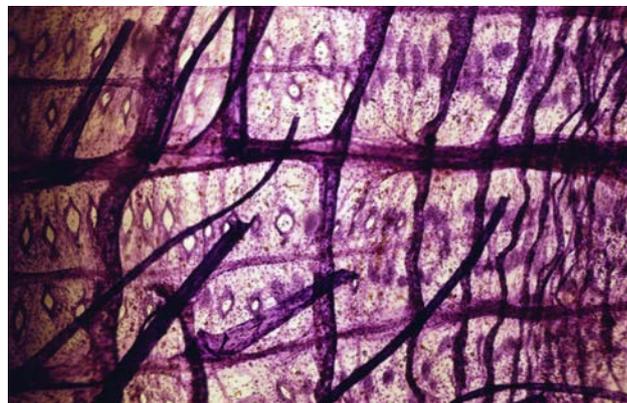


Figure 34

Branchie de *Dendrodoa* observée à plat au microscope après coloration.

Gill of Dendrodoa colored and observed with microscope.

cladogramme moléculaire de ZENG & SWALLA (2005). Alors que PERRIER (1930) les rapproche de *Diazona*, *Clavelina*, voire de Didemnidés et des Polyclinidés, compte tenu de leurs branchies très simples. Tout cela nous a donné l'occasion de souligner l'extrême complexité de la classification des Urochordata qui vont être pendant longtemps l'objet de recherches éminemment modernes.

Quoi qu'il en soit, *Dendrodoa* est une espèce dont les caractères écologiques sont d'autant plus intéressants que, selon L. CABIOCH, elle existe aussi au-delà de 70 m dans des eaux chargées de micro-nutriments où elle profite des courants de l'infra et du circalittoral, en principe relativement propres. D'ailleurs, elle doit servir d'exemple à une réflexion d'ensemble sur les niches écologiques dont nous avons déjà souligné la fragilité. En prenant le cas d'un surplomb typique, celui de la pointe du Roc de Granville, *Dendrodoa*, qui tapisse en grande partie la roche, s'y trouve en compagnie d'Hydriaires Plumulariidés, de Bryozoaires, dont *Bugula turbinata* et des colonies exceptionnellement abondantes et vivement colorées du Polyclinidé *Fragarium* spp... Tous ces animaux prolifèrent cependant dans un milieu qui se trouve recouvert par une fine pellicule de vase dépendant de la relative proximité du port où les dragages sont relativement fréquents. Cela conduit à relativiser les impressions favorables que l'on peut avoir en considérant la belle diversité faunistique d'un site comme les pointes de Callot ou de Pléhérel. La difficulté d'appréciation réside bien dans une estimation, sinon une évaluation précise des facteurs écologiques dans un site particulier (en l'occurrence, Granville).

Sous des blocs plus ou moins gros la faune vagile comporte des formes animales intéressantes : Annélides Errantes Polynoïdes, nettement carnivores.

Harmothoe et *Lagisca*, vers à élytres, sont répartis sur tous les bas niveaux et leur régime est très varié, récolté durant de brèves pérégrinations nocturnes. Ces Errantes apprécient les forts courants et le ressac, ce qui leur permet de vivre à la limite infralittorale, dans la zone de transition (DAVOULT et col.. les trouvent aussi à Wimereux, dans les cailloutis du large). Ces petits Polynoïdes de trois à cinq centimètres, sont tout aussi carnivores que les gros, qui sont enfouis dans le sable de grandes plages, tels les Aphrodites. Ici, ces petits vers, animaux très mobiles, ont des élytres, relativement résistantes, qui peuvent cependant tomber quand on les manipule sans un minimum de précaution. Mais les organes sensoriels de ces prédateurs sont particulièrement développés. Ils sortent en pleine eau pour chasser, essentiellement de nuit, où les élytres apparaissent lumineuses chez certaines espèces des genres *Harmothoe* et *Lagisca*. Leurs « flashes » sont-ils destinés à attirer des proies ou simplement émis dans un but de repérage (CHALFIE & KAIN, 2005) ? Voilà donc un bel ensemble de caractères adaptatifs. Ces élytres régénèrent aisément, mais c'est une dépense particulière d'énergie. Et ces espèces bioluminescentes utilisent au total beaucoup de réserves, si bien que leur vie est plus courte que celle des espèces non bioluminescentes (PLYUSCHEVA & MARTIN, 2006).

Se glissant très rapidement et avec beaucoup d'agilité à l'abri des frondes de laminaires ou parmi les Rhodophycées qui cohabitent, à savoir *Porphyra* spp., *Palmaria palmata*, *Phy-*



Figure 35

Halosydna gelatinosa, se déplaçant parmi les algues.
Face dorsale de *Halosydna* étroitement couverte
par les élytres (Pen Marc'h).

Halosydna gelatinosa, crawling among algae.
Dorsal face of *Halosydna* tightly covered by the elytra (Pen Marc'h).

codris rubens ou *Rhodymenia pseudo-palmata*, sans oublier *Delesseria sanguinea* ou *Bonnemesonia asparagoïdes*, on trouve très souvent l'Annélide Errante Polynoïde *Halosydna gelatinosa* (N. Sars) (Figure 35), Polynoïde qui chasse en toute saison. Son comportement étonnant, sa façon de se glisser parmi les algues avec une extrême souplesse, inattendue si on la compare aux autres Polynoïdes mentionnés précédemment ; cela suggère sans équivoque sa claire adaptation à ce biotope souvent très battu et toujours en mouvement (pourtant, et c'est paradoxal, on la repère aussi parmi les moules en septembre !). Elle pratique le free-ranging et consomme surtout des Crustacés Isopodes ; elle serait friande de *Limnoria*... ce qui est pour le moins curieux. Certes, *Halosydna* semble vivre essentiellement en milieu battu, mais nous nous demandons si ce ver trouve en suffisance de vieilles épaves, des bois flottés brisés par les tempêtes et rongés par ces petits Crustacés (St-Guénolé, pointe de Penmarc'h, rochers du Steir de Guilvinec, ou des alentours de Roscoff par exemple...). Pourrait-on trouver cette Annélide au fond des ports, dans les cimetières à bateaux parmi les vases des estuaires délaissés ? C'est un exemple exceptionnel d'adaptation, aussi bien topographique, écologique et sans doute alimentaire... Sous une apparence plutôt fragile, quand on touche les élytres de la face dorsale, on voit que c'est un prédateur puissant, pourvu d'organes sensoriels visuels et tactiles céphaliques remarquables, plus frappants même que ceux des Néréidiens ; de plus, il est clair que les élytres sont fixés par un pédoncule contenant des éléments fibreux très fins qui évoquent une innervation – pas clairement certifiée par nos habituelles colorations, mais très suggestive. Élytres fragiles mais qui régénèrent rapidement. Si le genre *Harmothoe*, cité plus haut dans notre texte a été repéré par L. CABIOCH lors de dragages aux alentours de 20 mètres, dans le maerl, *Halosydna* n'apparaît pas dans ses listes. On est tentés de voir dans sa localisation à faible profondeur un bon critère de niche. Mais c'est particulièrement discutable compte tenu du pouvoir d'adaptation de l'espèce, lequel est frappant dans les algues des bas niveaux complexes.

Parfois, dans ce biotope toujours très agité, au niveau de la frange infralittorale, dépassant d'un trou de rocher à demi caché par les algues, on peut apercevoir les pinces d'un homard ; souvent d'assez petite taille, généralement inférieure à la dimension « légale », c'est-à-dire environ 30 cm. Avec des tourteaux et des étrilles, *Homarus gammarus* (L.) est un des prédateurs qui se nourrissent d'Annélides, de Mollusques et de brouteurs. Il est un des facteurs d'équilibre de la forêt des laminaires. Mais il n'y est pas inféodé, trouvant des refuges et des affuts parmi d'autres algues. Ses biotopes les plus adéquats se situent entre 10 et 30 m, parfois plus.

Citons le cas de la côte normande, au niveau de Luc et des Rochers du Calvados. Nous rapportons une anecdote significative de P. LE GALL, responsable du laboratoire, et qui concernait les effets d'une terrible tempête survenue il y a quelques années. Au maximum d'une marée de très vives eaux, les vagues se fracassaient contre le quai et se répandaient en gerbes par-dessus les toits des maisons côtières, provoquant inondations et courts-circuits ; au matin, la plage était couverte de débris divers et d'un grand nombre de homards morts, brisés et déjà pourrissants. Ils étaient des milliers. Ce cas particulier pouvait s'expliquer facilement : en face de Luc, le platier calcaire descend très progressivement – les Rochers du Calvados émergent à quelques centaines de mètres du quai – et la profondeur est encore inférieure à 10 m à 2 km au large. La tempête avait donc balayé le platier faiblement immergé, détruisant le peuplement des homards, dont le biotope préférentiel, bouleversé, se trouvait ainsi clairement défini. Il a donc été biologiquement dénudé et peu productif en attendant la stabilisation des blocs et la reconstitution des algues dont le kelp. Nous avons vérifié ce point lors de chalutages infructueux dans les années suivantes.

Addendum - Parenthèse expérimentale

Après avoir beaucoup hésité, nous avons pensé qu'un texte expérimental complémentaire pouvait avoir sa place à ce niveau. Car les ascidies, groupe complexe et universel méritent une attention très particulière et primordiale. Soulignons quelques faits préliminaires.

Nous avons évoqué des espèces animales tolérantes du point de vue conditions écologiques diverses.

Les Ascidiacées sont très tolérantes ou rustiques. Il semble qu'elles aient envahi toutes les mers. C'est clairement le cas pour les formes coloniales. Mais cette rusticité concerne aussi les ascidies non coloniales.

Nombre d'espèces sont ubiquistes, vivant fixées sur des corps flottant dans toutes les mers et même dans l'eau polluée des ports, tels Arcachon, Villefranche, etc. On connaît une multitude de cas, particulièrement s'il n'y a pas de nettoyage régulier des appontements ou de carénage régulier des bateaux quelle que soit la taille des bassins. Et c'est encore plus frappant lors de la vidange et du nettoyage, dans les radoub, des cuves de bateaux commerciaux. On a non seulement souligné la banalité des Crustacés fixés, c'est-à-dire des balanes mais aussi celle des ascidies simples telles les genres *Phallusia* et *Ciona* (les « couilles de chat »), qui

tapissent les coques immobilisées ou surtout négligées pendant un an ou deux.

Si la régénération des individus des espèces coloniales est d'une extrême banalité face aux chocs écologiques de toutes natures, cela ne vient pas à l'esprit, *a priori*, pour les espèces solitaires. Donc, on peut chercher à analyser l'origine de la prolifération extraordinaire de ces dernières. Et nous croyons pouvoir la rechercher en étudiant deux mécanismes :

- la réparation des blessures locales dues à des traumatismes (chocs et lésions provoquées par un prédateur, par exemple) ;
- la réparation biochimique intrinsèque de l'œuf et de l'embryon dans des conditions de pollution du milieu.

Ces deux éventualités ont été testées chez *Ciona* en pratiquant, d'une part, des ablations d'organes ou, d'autre part, des intoxications expérimentales.

Problèmes : dans le premier cas, il s'est agi d'évaluer les possibilités de régénération, et dans le second, d'évaluer l'éventualité d'une compensation chimique des troubles embryonnaires expérimentaux.

Nous avons évoqué le premier point auparavant, dans le cas des ascidies coloniales, sans parler des espèces simples, *Ciona*, *Phallusia* par exemple. La littérature n'apportait pas de conclusions évidentes ; dès lors, l'une de nous a voulu approfondir les cas controversés pour la régénération du complexe neural et celui des organes génitaux, lequel en dépend clairement (C. B.-M.).

Par ailleurs, point de base pratique pour l'autre texte expérimental : rappelons que la fécondation croisée ou même l'autofécondation donnent des résultats proches de 100 % en 24 heures. L'œuf est donc un remarquable matériel expérimental (travaux de REVERBERI et son équipe, à Naples ; com. person. et Conférences Collège de France dans les années 70).

Pour bien comprendre le déroulement précis de l'embryogenèse, nous avons filmé en accéléré l'embryogenèse puis la métamorphose de la larve (documents mor-

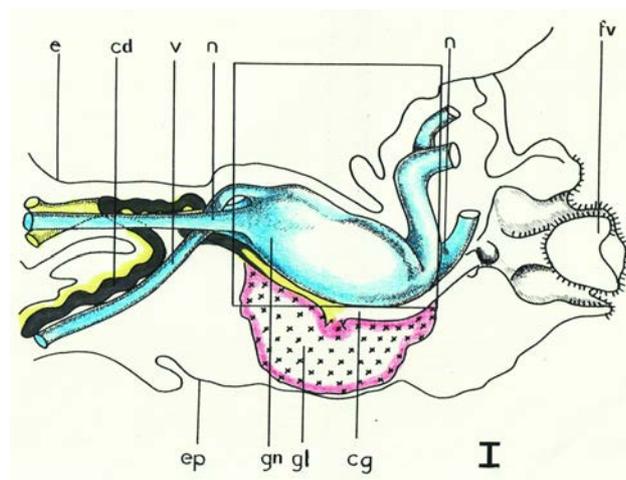


Figure 1

Dessins d'ensemble du complexe neural normal de *Ciona*. En bleu : ganglion nerveux ; en rouge glande neurale ; en jaune cordon dorsal. La glande aboutit à la fossette vibratile.

Drawings of normal neural complex of *Ciona*. Blue : neural ganglia ; red : neural gland ; yellow : dorsal cord.

phogénétiques soumis IPN-Paris et utilisés à l'ENS de Fontenay). La larve se forme en 24 heures et la métamorphose est fondamentalement terminée 24 heures plus tard.

Ceci nous a poussés, dans un second temps, à expérimenter, puis à évaluer, sur un très grand nombre d'œufs et de larves, des moyens éventuels de détoxication ultra-rapides (BOUCHARD, démonstr., SZF, Dourdan, 1971 ; confirmation par BOUCHARD & BOUCHARD-MADRELLE, 2018).

Première question : le problème de la régénération chez les ascidies blessées dans la nature ou expérimentalement et l'analyse de l'embryogenèse.

C. BOUCHARD-MADRELLE a effectué une thèse dans le Laboratoire de T. LENDER, spécialiste de certaines formes de la régénération, afin de jauger les possibilités de *Ciona*, qu'il pouvait être utile, depuis longtemps, de situer en tant que « proche » des Vertébrés chez lesquels la régénération est très limitée. Compte tenu de travaux anciens de J.M. PERES, le questionnement a d'abord porté sur la régénération du « complexe neural » de l'adulte dont les constituants intriguaient, compte tenu de leur totale originalité. Il comprend un fort ganglion antérieur qualifié de système nerveux central mais aussi une glande hyponeu-

rale que certains comparaient à une hypophyse, laquelle communique avec la cavité buccale au niveau d'une fossette vibratile. Ce complexe pouvait être une première cible expérimentale (BOUCHARD-MADRELLE, 1982 : travail sur *Clavelina* puis *Ciona*). L'ablation de l'un des composants ou de l'ensemble est suivie, en vingt-cinq jours d'une régénération complète. L'analyse méthodique des étapes de cette régénération montre qu'elle dépend directement d'un cordon dorsal cellulaire. Ce cordon, depuis le niveau de la fossette vibratile, se prolonge vers l'arrière, tout le long du pharynx ; or, ce cordon, connu depuis BRIEN (1930) ou PERES (1947) n'avait pas attiré l'attention. Et dans les travaux récents où l'on ne pratique pas l'examen histologique, il paraît être négligé (DAHLBERG *et al.*, 2009). Il s'avère pourtant qu'il s'agit d'un organe jouant un rôle de réserve cellulaire à potentialités complexes (LENDER & BOUCHARD-MADRELLE, 1964 ; BOUCHARD-MADRELLE, 1982). Ainsi, l'ablation du ganglion, qui implique celle d'un court segment du cordon, est suivie de l'hypertrophie des deux moignons de cordon impliquant des mitoses et la migration de cellules de cordon. Les moignons nerveux constituent un blastème de régénération d'abord désordonné (Fig. I et II établies par superposition de coupes sériées). La régénération est complète en 30-35 jours (Fig. IIIa et Fig. IIIb) – même si la topographie de l'ensemble est encore désordonnée. Le processus est le même au niveau des restes de la glande si celle-ci a été également enlevée. Ce qui implique une nature commune du ganglion et de la glande, même si la différenciation glandulaire apparaît secondairement sur les coupes.

Par ailleurs, l'ablation de l'ovaire est particulièrement instructive. PERES l'a effectuée en 1950, mais la forte mortalité des opérés ne lui a pas donné de résultats claire-

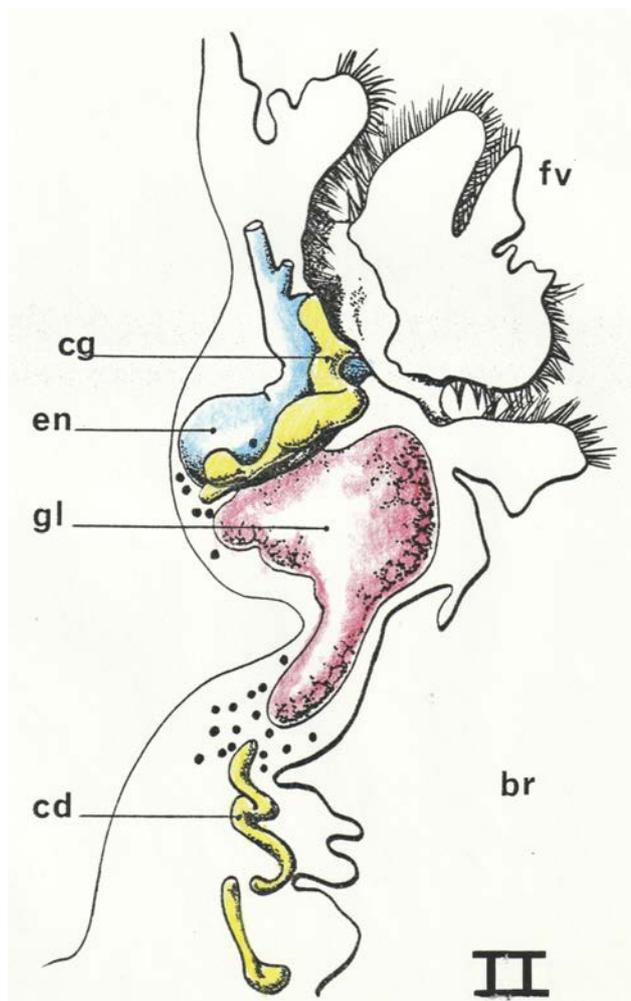


Figure II

Histologie du complexe neural peu après ablation ; 15^e jour ; régénération apparaissant très désordonnée.

Neural complex localization and structure 15 days after ablation; serious disorder. Test cells around an oocyte ready for fertilization.

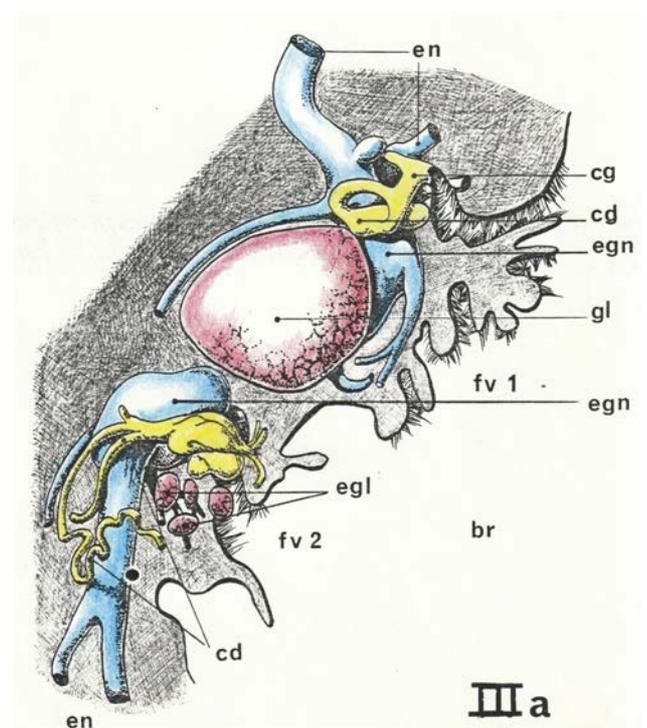
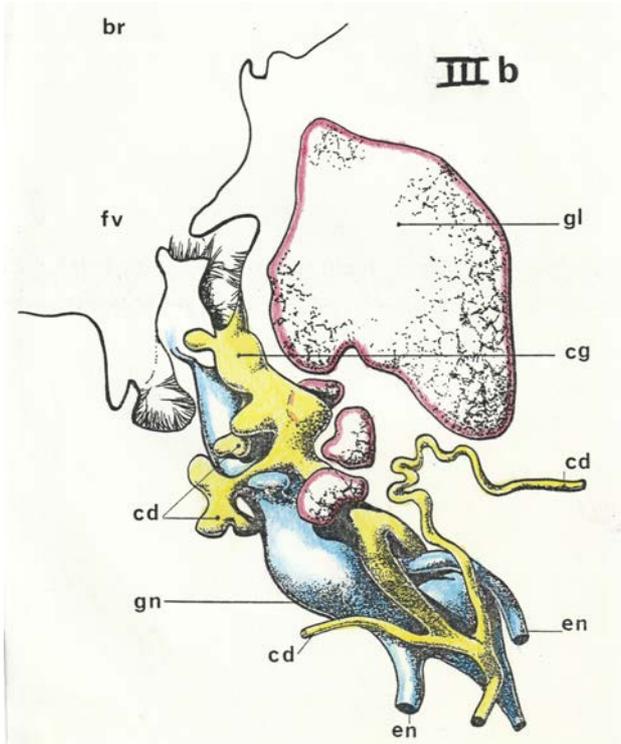


Figure IIIa

Histologie du complexe neural peu après ablation ; 15^e jour ; régénération apparaissant très désordonnée.

Neural complex localization and structure 15 days after ablation; serious disorder. Test cells around an oocyte ready for fertilization.



Figures IIIa et IIIb

Ablation du complexe neural entier.

Exemple : 25 jours après l'opération. Le ganglion nerveux, **gn**, a régénéré et la fossette vibratile est reconstituée, **fv**.

Le massif de régénération provenant de la prolifération des cellules du cordon dorsal, **cd**, est encore bien développé.

La glande hyponeurale, **gn**, est en voie de reconstitution.

br : cavité branchiale ; **cd** : cordon dorsal, en jaune ;
en : éléments nerveux ; **gl** : glande hyponeurale.

Removal of the entire neural complex.

Example: 25 days after the operation. The nerve ganglion,

***gn**, has regenerated and the vibratile dimple is reconstituted, **fv**.*

*The regeneration clump from the proliferation of dorsal cord cells, **cd**, is still well developed. The hyponeural gland, **gn**, is in the process of reconstitution. **br**: branchial cavity; **cd**: dorsal cord, in yellow;*

***en**: nervous elements; **gl**: hyponeural gland.*

ment interprétables. Certes, la maturation sexuelle dépend directement de la présence du complexe neural (BOUCHARD-MADRELLE, 1967), mais pour obtenir une régénération ovarienne dans de bonnes conditions, il faut opérer en maintenant les animaux dans une eau où la température doit être inférieure à 15°C. Dans ce cas, la mortalité est considérablement réduite et l'analyse histologique s'avère très intéressante. L'oviducte des témoins est entièrement cilié ; mais, chez les opérés, dans un premier temps, la ciliature disparaît complètement au voisinage de la section. Puis, après environ 10 jours, des ovogonies apparaissent au bout de l'épithélium cicatriciel. Simultanément, d'autres anciennes cellules ciliées de l'oviducte entourent étroitement les jeunes ovocytes, constituant deux couronnes de cellules satellites, la couronne externe étant constituée de grandes cellules claires – dites folliculeuses – et la plus interne étant un assemblage serré de petites cellules très basophiles, les cellules testales (**Fig. IV**).

Et l'analyse en microscopie électronique permet de voir non seulement la régression de la ciliature et la disparition des racines ciliaires de nombreuses cellules d'oviducte, mais aussi l'apparition d'ovogonies à partir de ces mêmes cellules

dédiérenciées. Cette simultanéité, cette néo-différenciation de cellules germinales est d'autant plus remarquable qu'elle se fait à-partir de cellules clairement, incontestablement somatiques ! (BOUCHARD-MADRELLE, 1982).

Deuxième question : la résistance des ascidies par rapport aux pollutions.

Compte tenu de la diversité des publications effectuées depuis plusieurs décennies, il est clair que l'on n'a pas fini d'explorer les « mystères » du fonctionnement des ascidies et de leur croissance. Tout pousse le Naturaliste à s'intéresser particulièrement à elles.

La formation de l'embryon conduit à bien des expérimentations. Elle est profondément originale dès la gastrulation et plus encore à la « neurulation ». Il faut situer les connaissances classiques par rapport à nos manipulations pour évaluer la résistance à des conditions chimiques défavorables.

Au microscope, nos prises de vue en accéléré complètent les descriptions classiques telles qu'on les trouve, par exemple, dans le traité de P.P. GRASSE (1948) : la topographie et les mouvements des blastomères deviennent plus clairs et le « comportement » des cellules accessoires devient frappant. Le rôle complexe de ces cellules satellites testales (**Fig. Va**), étroitement imbriquées au contact immédiat de l'œuf et de l'embryon, est particulièrement étonnant.

Il en est de même pour la formation de l'ébauche pharyngienne, de la vésicule ganglionnaire et des taches sensorielles. Si l'élaboration de la chorde et des gaines musculaires de la queue est facile à voir, il n'en est pourtant pas de même pour saisir le mode de formation de l'ébauche péri-pharyngienne par invagination épidermique de chaque côté du pharynx en devenir. Il apparaît, selon nous, qu'une mise au point zoologique serait souhaitable. Les mouvements natatoires de la larve ont été expliqués récemment en étudiant l'asymétrie des neurones concernés, mais la

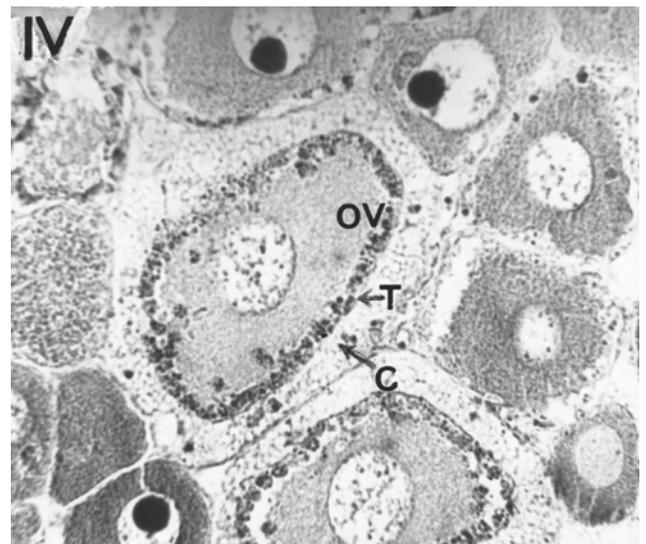


Figure IV

Deux ovogonies en microscopie optique, entourées par les petites cellules testales, très basophiles, et les grandes cellules choriales beaucoup plus pâles.

Two oogonia in light microscopy, surrounded by the very basophilic small testal cells and the much paler large chorion cells.

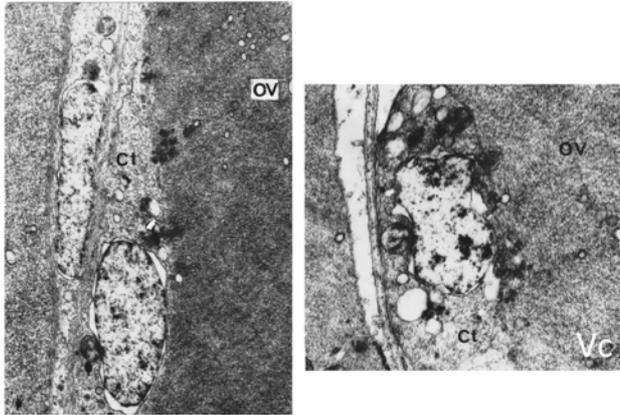
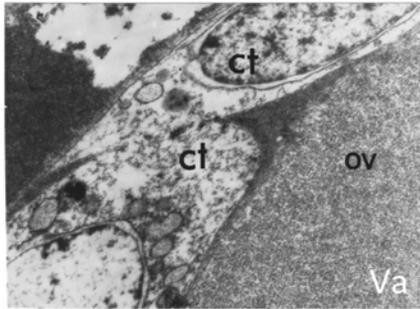


Figure Va

Imbrication du cytoplasme de l'œuf et des cellules testales.
Microscopie électronique.

Nesting of the egg cytoplasm and testal cells.
Electron microscopy.

Figure Vb et Vc

Deux exemples d'échanges transmembranaires entre l'œuf
et des cellules testales. Microscopie électronique.

Two examples of transmembrane exchanges between
the egg and testal cells. Electron microscopy.

brïeveté de la période natatoire est étonnante parmi les autres animaux marins ayant des larves planctoniques. Et les quinze minutes de rétraction de la queue qui amorcent la métamorphose sont encore une originalité ! Enfin, après la fixation sur un substrat, il faut plusieurs semaines pour que le peloton de matériel cellulaire accumulé à la base de ce qui fut la queue soit résorbé, servant vraisemblablement de source de nourriture à la minuscule Ascidie en croissance. Quoi qu'il en soit, la dissémination des larves est presque toujours extrêmement limitée à quelques dizaines de minutes, impliquant une faible dispersion des nouveaux individus – sauf si des courants les entraînent rapidement sur quelques kilomètres (comme c'est le cas bien connu de *Botryllus schlosseri*). Mais compte tenu de l'ancienneté des espèces dont nous parlons, leur installation en profondeur s'est faite de façon fort lente. *A. mentula* atteindrait 2 300 m.

Les invasions. Or, nombre d'Ascidies coloniales ou non posent notre second problème écologique impliquant des nuisances qui peuvent être importantes. Il s'agit des invasions ponctuelles qui, à des milliers de kilomètres les unes des autres, peuvent affecter les élevages ou simplement les gisements naturels de moules ou d'huîtres. Ces invasions sont possibles si les espèces incriminées sont très tolérantes aux conditions de température, de salinité, voire de pollution. C'est ainsi que certaines espèces ont traversé des océans, envahissant parfois le monde entier. Rappelons quelques exemples. *Clavelina lepadiformis* a « essaimé » sur

les côtes nord-américaines. Mais *Styela clava* (Herdman), qui viendrait d'Asie (Sud de Shanghai), s'est installée aux Açores, aux Maldives, en Afrique du Sud, en Atlantique Nord et en Corée, ainsi qu'au Japon – provoquant chez les travailleurs qui tentent de débarrasser les fonds envahis, une forme d'asthme invalidante. On l'a trouvée à Roscoff, au début de l'infralittoral. Son arrivée au large de la baie de Morlaix dans les années 80 a étonné VASSEROT qui considérait la zone de l'Île aux Dames et le Beclem comme un secteur auparavant d'une remarquable biodiversité. Mais, déjà, J. CABIOCH pouvait souligner que la pollution organique devenait évidente ; à tel point que la présence de cette ascidie et les difficultés d'accostage au Beclem conduisent pédagogiquement à délaisser le site au profit de la pointe de Callot (presqu'île nord de Carantec).

Invasion beaucoup plus limitée de *Styela plicata* (Lesueur) autre espèce envahissante dans le N.O. Pacifique qui, et c'est une exception, semble être cantonnée aux mers chaudes (DE BARROS *et al.*, 2009). Mais il y a d'autres invasions, peut-être de plus modeste amplitude, très dommageables.

On souligne le cas de *Ciona intestinalis* qui, venant d'Europe, s'est installée depuis environ 100 ans, à St Pierre et Miquelon, puis à Terre Neuve et sur l'ensemble des côtes N.E. Atlantiques où elle exerce une compétition, une pression alimentaire considérable sur l'ensemble des microphages et suspensivores commercialement intéressants ou non, mais qui constituent une part de l'ensemble faunistique naturel local. Et sa prolifération est considérable, favorisée par l'augmentation du trafic maritime et la pratique du « fouling » qu'effectuent les grosses unités de transport. En 1983, prenant d'autres exemples en Martinique et aux Bermudes, MONNIOT & MONNIOT (1983) ont complété l'analyse en soulignant le fait que les courants et les activités de navigation exerçaient une influence conjointe sur la dispersion et les installations d'espèces nouvelles. Enfin, les cargaisons d'huîtres par exemple, telles qu'il s'en effectue relativement souvent d'un continent à un autre impliquent généralement l'introduction d'espèces fixées sur les coquilles. Par ailleurs, certaines espèces coloniales du bas de la zone intertidale et du début de l'infralittoral peuvent s'avérer très invasives. Comme on le sait, les Botrylles originaires d'Europe ont envahi les côtes canadiennes atlantiques et même des régions arctiques. *B. schlosseri*, très tolérante du point de vue salinité et pollution, supporte très bien des températures négatives. Notons que, si la prolifération des larves est le facteur essentiel de ces invasions provoquées, la fragmentation de bourgeons – d'ampoules périphériques des colonies relativement fragiles, après le passage de prédateurs habituels – joue un rôle complémentaire.

On doit se demander alors comment peut être analysée la notion de niche écologique. Est-elle très large ou, au contraire, ces invasions soulignent-elles un fait, à savoir qu'elles confirment les *preferendums* des espèces concernées puisque les possibilités écologiques adaptatives restent limitées, comme dans leur site d'origine ? Rappelons ainsi le cas de *Carcinus maenas*, carnivore dont nous avons souligné les *preferendums* côtiers stricts et qui s'est installé dans les mêmes conditions sur les côtes canadiennes.

Les Ascidies simples « hébergent » presque toujours diverses espèces de commensaux qui, éventuellement peu-

vent devenir des parasites. Chez *Phallusia*, mais aussi *Ascidia*, de petits Lamellibranches s'enfouissent partiellement dans la tunique. Et le Crustacé *Pinnotheres* spp. vit même à l'intérieur du pharynx d'*Ascidia mentula*. Quant aux Copépodes (tels *Notopterothorus*), ils sont extrêmement fréquents, installés dans les mailles de la branchie. Ces Crustacés sont des microphages dont l'Ascidie ne peut pas se débarrasser ; ce qui les place plutôt dans la case des parasites. *A priori*, les Tuniciers devraient pouvoir empêcher l'installation de ces intrus car leur siphon buccal se contracte brutalement, comme on peut le constater en aquarium et il est pourvu d'une couronne d'appendices très sensibles, mais rien n'est efficace lors de l'arrivée des nuages de larves diverses. D'autant qu'ils sont eux-mêmes microphages... Ce commensalisme est fondamentalement différent de ce qu'on observe dans les tubes de bien des Annélides sédentaires, où les espèces commensales s'installent pour se protéger ou pour consommer les excréments de leur hôte.

Question connexe, cette fois essentielle pour nous : la résistance de l'œuf aux pollutions. Il est étonnant de constater, en laboratoire, que l'œuf ou la larve sont sévèrement intoxiqués par des pollutions chimiques qui pourraient être inaperçues dans le milieu naturel. Nous prenons le cas de l'eau polluée par des hydrocarbures polycycliques, essentiellement dans l'eau des ports.

En expérimentant en laboratoire avec des centaines de milliers d'œufs et plusieurs concentrations d'hydrocarbures, nous avons pu évaluer leur sensibilité dans des conditions immédiatement sub-létales ou létales. Puis nous avons tenté de limiter, voire d'annuler leurs effets en traitant conjointement les œufs grâce à diverses substances connues pour leurs effets bénéfiques généraux ; classiques facteurs à rôle alimentaire, vitamines et facteurs à rôle métabolique connu.

Nous avons testé d'éventuels effets compensateurs d'une vingtaine d'acides aminés employés à des concentrations progressives très variées.

Les effets sont très différents suivant la nature de la substance testée.

Plusieurs de ces substances ont eu un effet bénéfique sur le matériel intoxiqué. Cela peut conduire à l'entrée en métamorphose tout à fait normale des larves (BOUCHARD & BOUCHARD-MADRELLE, 2018).

Nous avons montré le rôle essentiel des cellules de la couronne de cellules accessoires testales de l'œuf et de l'organisme jusqu'à la métamorphose. (Fig. Va, Vb, Vc).

Résultats très positifs en administrant simultanément une dose choisie d'un mélange d'hydrocarbures et des doses plus ou moins concentrées des substances suivantes : glutamine, asparagine, alanine, glycine ; et les meilleurs effets compensatoires ont été obtenus grâce à l'arginine, la thiamine mais aussi avec le glucose ou la vitamine C. Résultats très bénéfiques sur l'embryogénèse comme sur la métamorphose.

Et nous insistons sur le rôle essentiel des cellules testales, très mobiles, rôle fondamental comme nous l'avons vu en cinématographie accélérée ; il s'accroît avec les résultats obtenus en microscopie électronique dans les expériences de BOUCHARD-MADRELLE (1982) : échanges

évidents, transmembranaires, avec l'ovocyte, vacuoles et corps denses polymorphes. (Fig. Vb et c).

Nous avons longuement détaillé nos résultats (BOUCHARD & BOUCHARD-MADRELLE, 2018).

On peut supposer que la résistance des œufs et des larves de tuniciers bénéficie dans la nature de nombre de molécules contenues naturellement dans l'eau de mer du large. Ce qui favoriserait l'installation inattendue plus ou moins invasive de nombreuses espèces dont nous avons parlé plus haut : Botryllidae, ou ascidies simples telles *Ciona*, *Phallusia*, voire *Dendrodoa*, etc.

Brève conclusion

Cette analyse des conditions de vie de la faune que l'on trouve habituellement entre le niveau des *Fucus serratus* et la frange des laminaires des BMVE, est seulement un point de vue, une approche, une conception qui cherche à exposer des traits écologiques qui nous paraissent être essentiels et qui, pour certains, méritent d'être encore approfondis. Outre l'extrême sécheresse de l'illustration de base que nous avons choisie, cette approche doit susciter bien des critiques et compléments que nous serions honorés de mesurer avec nos collègues spécialisés. Nous sommes conscients qu'il reste beaucoup à construire.

Dans ce texte, nous avons déjà brièvement discuté, au fur et à mesure, chacune de nos observations et souligné des remarques qui nous ont paru essentielles à l'analyse des écrits et des opinions de bien des spécialistes. D'où la brièveté de cette conclusion. Il ne nous a pas semblé utile d'approfondir chaque point ; car n'étant pas en mesure de le faire, sauf cas particuliers qui eussent dépendu de l'enseignement de Sorbonne, puis des stages effectués autrefois sur le terrain et largement complétés grâce à la science de collègues aguerris et souvent très spécialisés.

Compte tenu de certaines de nos recherches, nous avons pourtant insisté sur les Ascidiacés qui, dans l'ensemble, ne suscitent pas une approche très attirante, cela malgré les points essentiels caractérisant leur embryologie au centre de la Biologie dans le Règne Animal. Leur structure et leur systématique avaient été soulignées autrefois par MONNIOT & MONNIOT (1972) qui exploraient méthodiquement les fonds de la région de Banyuls. Ces situations avaient été juste effleurées lors des Enseignements de Zoologie à la Sorbonne. D'où notre *addendum* complémentaire expérimental.

Éléments bibliographiques

- AGER, D.V. (1963).- *Principles of paleontology*. Mc Graw-Hill, N.Y., 371 p.
- ALLAIN, J.Y. (1972).- Structure des populations de *Paracentrotus lividus* (Lamarck) (Echinodermata, Echinidea) soumises à la pêche sur les côtes Nord de Bretagne. *Rev.Trav. Inst. Pêches marit.*, **39** (2), 171-212.
- ANDERSON, P.A.V. & BOUCHARD, C. (2009).- The regulation of cnidocyte discharge. *Toxicon*, **54** (8), 1046-1053.

- BOUCHARD, J. (1970).- Influence de la 6-mercaptopurine sur la mélanisation des taches sensorielles de larves d'ascidies. Antagonisme de bases puriques. *Arch. Zoologie Exp. Gén.*, **111** (1), 23-30.
- BOUCHARD, J. & BOUCHARD-MADRELLE, C. (1962).- Action des goudrons de tabac sur la segmentation des œufs d'*Ascidia* (Tuniciers). *Arch. Zool. Exp. génér.*, **101** (2), 97-109.
- BOUCHARD, J. & BOUCHARD-MADRELLE, C. (2018).- Étonnantes possibilités d'adaptation de la larve d'ascidie en milieu pollué. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **143** (1), 3-47.
- BOUCHARD-MADRELLE, C. (1982).- Étude de la structure, de la régénération du complexe neural et de l'ovaire de *Ciona intestinalis* L. (Tunicier Ascidiacé). Relation entre le complexe neural et les gonades. Thèse d'État, UPS ORSAY, Fasc. I, 190 p.
- BRIEN, P. (1930).- Contribution à l'étude de la régénération naturelle et expérimentale chez les Clavelinidae. *Ann. Soc. Roy. Belgique*, **61**, 19-112.
- CABIOCH, L. (1961).- Étude de la répartition des peuplements benthiques au large de Roscoff. *Cah. Biol. Mar. (Supplém.)*, **5**, 493-720.
- CADIOU, B., JACOB, Y., PROVOST, P., CUENOT, F., YESEU, P. & FEVRIER, Y. (2013).- *Bilan de la saison de reproduction des Oiseaux marins de Bretagne en 2012*. Rapport Observatoire Région. Oiseaux marins en Bretagne. Brest, 40 p.
- CAMPILLO, A. (1979).- *Contribution à l'étude de la crevette rose Palaemon serratus (Pennant) : exploitation, biologie, élevage, épidémiologie*. Thèse Doct. Univ. Sciences et Techniques du Languedoc, 350 p.
- CANTACUZÈNE, A. & BOUILLON, J. (1965).- Inventaire faune marine de Roscoff. Cnidaires, Cténaïres. *Eleutheria dichotoma* (Quatref.) Edit. Stat. Biol. de Roscoff.
- CHALFIE, M. & KAIN, S.R. (2005).- *Green fluorescent protein : properties, Applications and Protocols*. J. Wiley & Sons, Inc., 2° edit., Hoboken, New Jersey, 443 p.
- CONNELL, J.H. (1983).- On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist*, **122** (5), 661-696.
- CUÉNOT, L. (1958).- *Faune de France, Mollusques Opisthobranches*, n° 59, P. Lechevalier, Paris, 460 p.
- DAHLBERG, C., AUGER, H., DUPONT, S. SAKAKURA, Y. THORNDYKE, M. & JOLY, J.S. (2009).- Refining the *Ciona intestinalis* mode of central nervous system regeneration. *PLOS One*, **4**, e4458.
- DAUVIN, J.C. (1983).- Nouvelles espèces pour l'inventaire de la faune marine de Roscoff : Annélides Polychètes. Crustacés Amphipodes et Cumacés. *Travaux de la Station Biologique de Roscoff*, **29**, 5-8.
- DAUVIN, J.C., DEWARUMEZ, J.M. & GENTIL, F. (2003).- Liste actualisée des espèces d'Annélides Polychètes présentes en Manche. *Cahiers de Biologie Marine*, **44**, 67-95.
- DAVOULT, D. (1990).- Biofaciès et structure trophique du peuplement des cailloutis du Pas de Calais (France). *Oceanologica Acta*, **13**, 335-348.
- DEBAISIEUX, P. (1944).- Les yeux des Crustacés : structure, développement réactions à l'éclairement. *Cellule*, **50**, 9-122.
- DE BARROS, R.C., DA ROCHA, R.M. & PIE, M.C. (2003).- Human mediated global dispersion of *Styela plicata* (Tunicata Ascidiacea). *Aquatic Invasions*, n°1, 45-57.
- D'HONDT, J.-L. (2010).- De l'œuf à l'ancestrula : phases, péripéties et stades critiques de l'élaboration d'une future colonie de Bryozoaires. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **135** (3-4), 163-204.
- D'HONDT, J.-L. (2016).- Biosystématique actualisée des Bryozoaires Eurystomes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **141**, 15-23.
- DONOVAN, D.A. & CAREFOOT, T.H. (1997).- Locomotion in the abalone *Haliotis kamschatkana*: pedal morphology and cost of transport. *J. Exp. Biol.*, **200**, 1145-1153.
- DONOVAN, D.A., CAREFOOT, T. & BALDWIN, J. (1999).- The contribution of anaerobic energy to Gastropod crawling and re-estimation of minimum cost of transport in the abalone, *Haliotis kamtschatkana* (Jonas). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **235** (2), 273-284.
- DRACH, P. (1950).- Inventaire Faune Marine de Roscoff. Mollusques et Amphineures. *Supplément aux Travaux de la Station Biologique de Roscoff*, 5.
- DRACH, P. (1956).- Recherches en biologie littorale en scaphandre autonome. *Atomes*, **125**, 257-266.
- DRACH, P. & FOREST, J. (1953).- Description et répartition des *Xantho* des mers d'Europe. *Arch. Zool. Exp. Génér.*, **90** (1), 1-35.
- DRACH, P. et coll. (1968).- *Inventaire et faune de Roscoff*. Lechevalier éditeur.
- FERNANDEZ, C. (1996).- *Croissance et nutrition de Paracentrotus lividus dans le cadre d'un projet aquacole avec alimentation artificielle*. Thèse Océanologie, Univ. de Corse, Fac. Sciences et Techniques, 227 p.
- ÉCHALIER, G & PRENANT, M. (1951).- L'inventaire des Bryozoaires de Roscoff. *Cah. Biol. Marine*, **36** (2), 123-131.
- FUKUSHI, Y., OTSURU, O. & MAEDA, M. (1988).- The chemical structure of the D-xylan from the main cell-wall constituents of *Bryopsis maxima*. *Carbohydrate Research*, **182**, 313-320.
- GAINO, E., SCALERA-LIACI, L., SCISCIOLI, M. & CORRIERO, G. (2006).- Investigation on the budding process of *Tethya citrina* and *Tethya aurantium* (Porifera, Demospongiae). *Zoomorphology*, **125** (2), 87-97.
- GRASSÉ, P.P. (1948). - *Traité de Zoologie*, Masson éd., Paris, T. XI. - BRIEN, P. et DALCQ, A. : *Généralités sur les Chordés* ; DRACH, P., *La notion de Prochordés*.
- GREENWOOD, P.G. (2009).- Acquisition and use of nematocysts by cnidarian predators. *Toxicon*, **54** (8), 1065-1070.
- GREENWOOD, P.G., GARRY, K., HUNTER, A. & JENNINGS, M. (2004).- Adaptable defense: a nudibranch mucus inhibits nematocyst discharge and changes with prey type. *Biol. Bull.*, **206**, 113-120.
- HUCHETTE, S. (2008).- Société France Haliotis à Plougerneau (29). *Entretien avec P. Jehannin, CERHIO*, Université Rennes 2, Bretagne.

- JENSEN, K.R. (2007).- Biogeography of the Saccoglossa (Mollusca, Opisthobranchia). *Bonner zoologische Beiträge*, **55** (3/4), 255-281.
- KRASNE, F.B. & LAWRENCE, P.A. (1966).- Structure of the photoreceptors in the compound eyespots of *Branchiomma vesiculosum*. *J. Cell. Sci.*, **1**, 239-248.
- LE MAO, P. (2006).- Inventaire de la biodiversité marine dans le Golfe Normano-Breton. Les Crustacés Malacostracés. I. Leptostracés, Stomatopodes, Mysidacés, Tanaidacés, Cumacés et Euphausiacés. *IFREMER St-Malo*. <http://archimer.ifremer.fr/doc/2006/rapport-6883.pdf>.
- LENDER, T. & BOUCHARD-MADRELLE, C. (1964).- Étude expérimentale de la régénération du complexe neural de *Ciona intestinalis* (Prochordé). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **89**, 546-554.
- MAY, R.M. (Pas de date – comm. pers.).- *Effets de la lumière sur le comportement locomoteur et l'orientation des Ophiurides*. Travaux Univ. Harvard.
- MONNIOT, C. & MONNIOT, F. (1972).- Clé mondiale des genres d'ascidies. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **113** (3), 311-367.
- MONNIOT, C. & MONNIOT, F. (1983).- Ascidies littorales de Guadeloupe (Chordata, Ascidiacea, Aplousobranchia) *Didemnum inauratum*. *Bull. MNHN*, **5A**, n° 1, 5-49.
- MORETEAU, J.-C. (1985).- *Croissance et cycle sexuel de deux espèces de littorines (Mollusques Gastéropodes Prosobranches), Littorina rudis (Maton) et Littorina nigrolineata (Gray) à Roscoff (Nord Finistère)*. Thèse Univ. Paris 11.
- NAYLOR, E. (1955).- The ecological distribution of British species of *Idothea* (Isopoda). *J. Anim. Ecology*, **24**, n° 2, 255-269.
- NAYLOR, E. (1955).- The diet and feeding mechanism of *Idothea*. *J. Mar. Biol. Ass. UK.*, **34**, 347-355.
- NICOL, J.A.C. (1950).- Responses of *Branchiomma vesiculum* (Mont.) to photic stimulation. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.*, **29**, 303-332.
- NILSSON, D.E. & PELGER, S. (1994).- A pessimistic estimate of the time required for an eye to evolve. *Proc. Roy. Soc. London B*, **256**, 53-55.
- PAINLEVÉ, J. (1958).- *Les danseuses de la mer. Ophiures*. Service du Film de Recherche scientifique, Paris, bd Raspail, 18 minutes.
- PÉRÈS, J.M. (1947).- Remarques sur le complexe neuroglandulaire de *Ciona intestinalis* et les propriétés de ses extraits. *Bull. Labor. Marit. de Dinard*, **29**, 29-34.
- PÉRÈS, J.M. (1948).- Recherches sur la genèse et la régénération de la tunique chez *Clavelina lepadiformis* (Muller). *Arch. Anat. Microsc. Morphol. Exp.*, **XXXVII**, 230-260.
- PÉRÈS, J.M. (1958).- Origine et affinités du peuplement en ascidies de la Méditerranée. *Communication Intern. Exploration scientif. Médit.*, **14**, 493-502.
- PERRIER, R. (1930).- *La faune de la France illustrée, tome IX, Bryozoaires, Brachiopodes, Mollusques, Protochordés*. Paris, Delagrave édit., 172 p., 778 dess.
- PLYUSCHEVA, M. & MARTIN, D. (2006).- On the morphology of elytra as luminescent scale-worms (Polychaeta, Polynoidae). *Invertebrate Zool.*, **1**, 65-73.
- PLYUSCHEVA, M., MARTIN, D. & BRITAYEV, T. (2010).- Diet analyses of the scale-worms *Lepidonotus squamatus* and *Harmothoe imbricata* (Polychaeta, Polynoidae) in the White Sea. *Marine Biol. Res.*, **6** (3), 271-281.
- PRENANT, M. & BOBIN, G. (1966).- *Faune de France. Bryozoaires, Anasca*. T. 68, Paris, rue Cuvier, 647 p.
- RUELLET, T. (2004).- *Infestation des coquilles d'huîtres Crassostrea gigas par les polydores en Basse-Normandie : recommandations et mise au point d'un traitement pour éliminer cette nuisance*. Thèse, Université de Caen, 538 p.
- RUMPHO, M.E., PELLETRAN, K.N., MOUSTAPHA, A. & BATTACHARYA, D. (2011).- The making of photosynthetic animal. *J. Exp. Biol.*, **214**, 303-311.
- SOMMER, U. (1997).- Selectivity of *Idothea chelipes* (Crustacea, Isopoda) grazing on benthic microalgae. *Limnology and Oceanography*, **42**, 1622-1628.
- SPEISER, D.I., DE MARTINI, D.G. & OAKLEY, T.H. (2014).- The shell-eyes of the chiton *Acanthopleura granulata* (Mollusca, Polyplacophora) use pheomelanin as a screening pigment. *J. Nat. History*, **48** (45-48), 2899-2911.
- STAINIER, F., CHARDON, M. & VANDEWALLE, P. (1986).- Os, muscles et ligaments de la région céphalique de *Cillata mustela* (Linné, 1758) (Pisces, Gadidea). *Cybium*, **10** (4), 327-349.
- STOLFI, A., WAGNER, E., TALIAFERRO, J.M., CHOU, S. & LEVINE, M. (2011).- Neural tube patterning by ephrin, FGF and notch signaling relays. *Development*, **138**, 5429-5439.
- TESSIER, G. (1957).- Les Crustacés. *Cours de Zoologie : Cumacés, Tanaidacés*. Paris, Sorbonne.
- TESSIER, G. (1965).- *Inventaire de la faune marine de Roscoff. Cnidaires, Cténares* (2° éd.). Éditions de la Station Biologique de Roscoff, **5**, 64 p.
- THÉOBALD, N. & GAMA, A. (1969).- *Paléontologie ; éléments de paléobiologie* (2° éd.). Paris, Doin édit., 154 p.
- VADON, P. (2013).- *Merveilleux crabes, un éloge à la biodiversité*. Paris, Belin édit., 176 p.
- ZENG, L. & SWALLA, B.J. (2005).- Molecular phylogeny of the Protochordates : Chordate evolution. *Can. J. Zool.*, **83**, 24-33.