

QUELQUES OBSERVATIONS SUR LE COMPORTEMENT DE CONVOLUTA ROSCOFFENSIS

par

G. Fraenkel

Department of Entomology, University of Illinois, Urbana, U.S.A.

Résumé

Les *Convoluta roscoffensis*, qui forment des taches sur la plage, en plein soleil, se trouvent fréquemment sur un film invisible formé d'une matière probablement muqueuse, séparé de la surface du sable d'une hauteur de quelques millimètres à quelques centimètres. Ce film peut être reproduit au laboratoire, sous l'influence d'une forte lumière. Il se forme, probablement, sous l'action des *Convoluta* elles-mêmes. Sous l'influence d'un stimulus mécanique, les *Convoluta* se contractent longitudinalement et s'enroulent à la fois latéralement et ventralement. Dans l'eau, se trouvant sans contact, elles nagent verticalement vers le fond, à l'état contracté et enroulé.

Ces recherches ont été rendues possibles grâce à un « Research Grant » de l'Office of Naval Research, Washington D.C. [NONR-1834 (7)]. J'exprime ma reconnaissance au Directeur et au Personnel de la Station Biologique de Roscoff pour les facilités mises à ma disposition, et à Mme Claude Ringer, Urbana, pour l'aide qu'elle m'a apportée dans la traduction de ce texte.

De nombreux articles ont été écrits sur divers aspects de la physiologie de *Convoluta roscoffensis*. En me limitant ici à l'étude du comportement, je mentionnerai les travaux de Gamble et Keeble (1904), Goldsmith (1920), Bohn et Drzewina (1928), Fraenkel (1929) et Guérin (1960). Malgré sa présence fréquente dans la région de Roscoff, certains points concernant son comportement sont encore restés obscurs. Par exemple, on ne sait pas encore à quelle profondeur elle s'enfonce dans le sable pendant la marée montante, ni même où elle se trouve pendant la marée haute ; personne n'a vérifié les observations de Mme Goldsmith quant à leur visibilité à la surface du sable au dessous du niveau de l'eau, tant que celle-ci reste suffisamment claire.

Un séjour à la Station Biologique de Roscoff au début de septembre 1960 m'a donné l'occasion de faire quelques observations sur le comportement général de *Convoluta* sur la plage et au laboratoire. Ces observations ont été faites sur la plage de Santec, au pied du bunker détruit, visible de Roscoff, au-delà de la baie de l'Aber. Entre le 31 août et le 7 septembre 1960, les *Convoluta* étaient établies le long d'une ligne parallèle au rivage, de 20 m de long environ sur 1 m et demi de large et comprenant une vingtaine de taches distinctes. La disposition de ces taches correspondait exactement à la

description donnée récemment par Guérin (1960) : « La limite de la tache coïncide avec le niveau auquel sourd l'eau superficielle à marée basse en début de vive eau » et à la nécessité de la « présence d'une couche d'eau superficielle à marée basse ». Dans mon expérience, la zone des taches sur la plage est limitée, dans la partie supérieure, par l'absence d'une couche d'eau mobile et, dans la partie inférieure, par la région où le sable est couvert en permanence par un minimum d'un centimètre d'eau qui pourrait être troublée par les ondulations de la surface. La position de chaque tache est déterminée par la configuration du terrain. Les taches se trouvent souvent dans les flaques subsistant autour d'une pierre ou dans les ruisselets s'écoulant vers la mer.

J'ai observé ces taches sur la plage pendant une semaine, exactement aux mêmes endroits et, fait curieux, j'ai noté qu'elles n'existaient pas sur plusieurs centaines de mètres en prolongement de la ligne

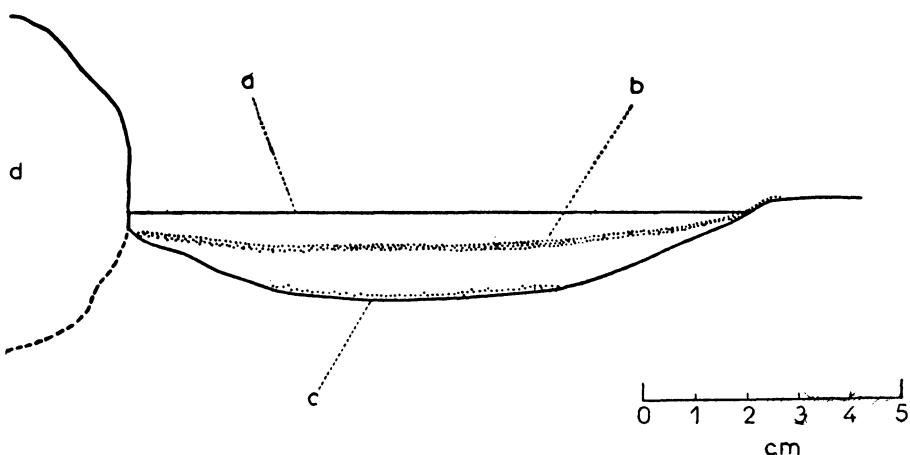


FIG. 1

Dessin, d'après nature, du profil d'un « film » supportant une tache de *Convoluta* suspendue dans une flaue, entre une pierre et le sable.

a, surface de l'eau ; b, tache de *Convoluta* sur le film ; c, surface du sable ; d, pierre.

mentionnée plus haut. Guérin et d'autres observateurs ont déjà indiqué que les conditions écologiques permettant la localisation des taches sont encore inconnues.

Une observation plus attentive des taches sur la plage montre fréquemment que les *Convoluta* ne reposent pas directement sur le sable, mais sont surélevées de quelques millimètres ou même de quelques centimètres au-dessus du niveau de celui-ci. Cette observation a été faite en plein soleil et principalement sur des taches où les *Convoluta* étaient concentrées en grand nombre. Elles donnent l'impression de glisser sur une surface invisible. Ce phénomène s'observe surtout lorsque la surface du sable n'est pas nivélée, mais offre une légère déclivité ou forme des dentelures, comme le montre la figure 1. Dans certaines circonstances, le centre d'une tache s'élève jusqu'à 5 cm au-dessus de la surface du sable. Il est facile de constater que cette surface est réelle, car tous les mouvements des *Convo-*

luta dans une tache ont lieu au même niveau. Si l'on agite très légèrement un coin de la tache avec une pipette, ou si l'on ombrage une partie de cette tache, les *Convoluta* se dispersent temporairement pour venir bientôt se rassembler exactement au même niveau. Fréquemment, quelques *Convoluta* se reposent sur cette surface, tandis que d'autres passent en glissant au-dessus d'elles. Il semble que la *Convoluta* n'est pas capable de se mouvoir sans support dans un plan horizontal et il est aisément démontrable que cette surface est composée d'une matière invisible : en la touchant avec une épingle, on peut la déchirer ou la déplacer comme le prouvent les mouvements des *Convoluta* qu'elle supporte. Cette matière ne semble offrir aucune résistance aux *Convoluta* qui s'y meuvent. Si l'on fait tomber du sable sur la surface, les grains, sauf les plus fins, passent au travers. Si, au lieu de sable, l'on utilise une poudre très légère comme du carmin, les grains ne pénètrent pas cette matière qui se révèle comme un film

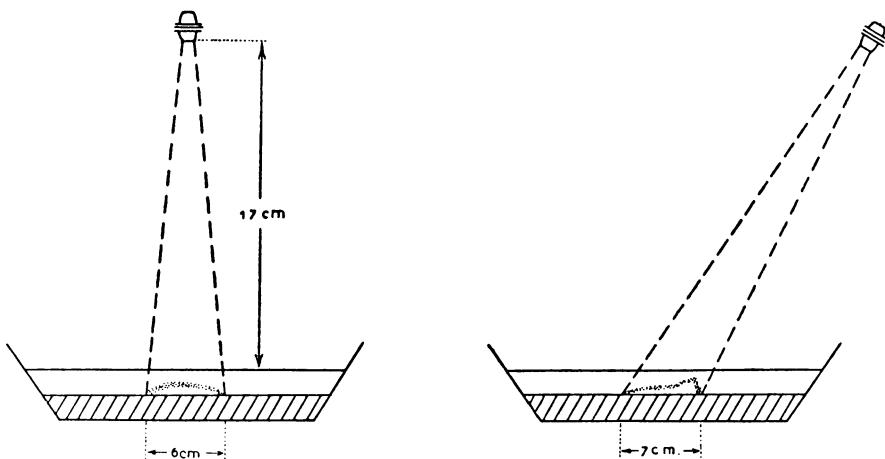


FIG. 2

a, vue de profil d'une calotte de *Convoluta*, renflée au-dessous d'une lumière forte tombant à la verticale et provenant d'une lampe de microscope.

b, *id.*, avec un faisceau de lumière légèrement incliné.

ou une couche quasi muqueuse. Un certain nombre de *Convoluta* glissent toujours au-dessous de ce film sur la surface du sable, mais normalement, aucune ne se trouve entre la surface du film et celle du sable.

Un tel film est facile à reproduire au laboratoire. J'ai ramassé sur la plage des *Convoluta* mélangées avec du sable et les ai mises dans une cuvette. Après quelques temps, elles commencèrent à remonter et, au bout de quelques heures, formèrent plusieurs taches distinctes à la surface du sable. Si l'intensité lumineuse était faible, elles manifestaient peu d'activité. Mais, si une région de la cuvette se trouvait illuminée par un rayon de soleil ou, pour faciliter la démonstration, par la forte lumière d'une lampe de microscope, les *Convoluta* se mettaient en mouvement vers la zone éclairée. En une dizaine de minutes, cette zone était couverte d'innombrables *Convoluta* qui, peu à peu, s'élevèrent au-dessus du sable, formant ainsi une sorte de calotte (fig. 2). Si la lumière tombait perpendiculairement, cette calotte était

très régulière, ressemblant à la surface d'une coupelle renversée. Si la lumière était dirigée latéralement, la calotte se renflait vers la lumière et s'affaissait abruptement à la limite de la lumière et de l'ombre. C'était surtout dans les régions en pente que l'accumulation des animaux étant moins dense, je pouvais les observer facilement, se mouvant à la surface du film invisible. Si j'agitais très légèrement la calotte en un point, ou mieux, si je projetais l'ombre d'un objet mince, tel un crayon, la plupart des *Convoluta* abandonnaient la zone agitée ou ombragée, rendant visible la surface du film, grâce aux mouvements des *Convoluta* restantes. Si je faisais monter l'ombre, l'espace vide était presque immédiatement recouvert par les *Convoluta* qui revenaient. Je fis tour à tour un trou ou une déchirure dans le film et je vis les animaux s'arrêter au bord du trou ou de la déchirure. Après avoir laissé le film quelque temps, j'y trouvais souvent des bulles créées manifestement par l'activité photosynthétique des algues vertes. Enfin, après avoir rendu visible la surface du film avec des grains de carmin, je pouvais le tirer de côté et ainsi l'extraire.

Il n'est pas douteux que le film est créé et modelé par l'action des *Convoluta* elles-mêmes. Il se forme dans des conditions où les animaux sont très actifs et très nombreux, par exemple sous l'influence d'une lumière forte. Rien n'est connu sur sa composition, mais il est constitué probablement d'une matière muqueuse. Il semble aussi que cette matière soit peu résistante et durable car elle ne persiste pas au-delà d'une dizaine de minutes après que les animaux l'ont abandonnée. Il est intéressant de faire quelques hypothèses sur son rôle. On sait que les *Convoluta* se nourrissent par photosynthèse de leurs algues symbiotiques. Cela explique leur habitude de « lézarder » en pleine lumière sur le sable et le phototactisme positif qui les conduit aux endroits illuminés. Suspendues entre deux eaux sur un film invisible et ainsi pénétrables par les rayons solaires, les *Convoluta* sont exposées à la fois, à la lumière directe provenant du dessus et à la lumière réfléchie par le sable au-dessous. En outre, le fait que la surface n'est pas tout à fait plane en accroît les dimensions.

Les *Convoluta* s'enfoncent dans le sable en réponse à un stimulus d'ordre mécanique ; c'est une réaction géotactique contrôlée par les statocystes (Fraenkel, 1929). La profondeur à laquelle elles s'enfoncent dépend de l'intensité du stimulus. Avec un stimulus très léger, elles se contractent pour quelques instants, la tête tournée vers le bas. Si elle sont stimulées sur la plage en plein soleil, elles semblent se contracter simultanément en longueur et en épaisseur, passant d'un vert brillant à un vert foncé et donnant ainsi l'impression de diminuer brusquement de volume. En réalité, leur changement d'épaisseur est causé par l'enroulement ventral des bords, comme le montre la figure 3. C'est cet enroulement qui rend le corps moins transparent et en assombrit la couleur.

Sous l'effet d'un stimulus plus fort, le corps se tourne nettement et plonge vers le fond de la cuvette. Si l'animal se trouve à la surface du film, il s'y enfonce sans résistance. S'il se trouve sur le sable, il s'enfonce dans les interstices des grains. Dans ces deux cas, en l'observant avec un microscope binoculaire, on le voit descendre, enroulé longitudinalement. Sous l'effet d'un choc momentané assez fort, il s'enfonce seulement de quelques millimètres, puis s'ar-

rête et, après quelques minutes, se tourne vers la surface. En faisant subir à des *Convoluta* une succession de chocs mécaniques, je les ai fait descendre au travers de 20 cm de sable en 5 minutes. Puis, le calme s'étant rétabli, elles remontèrent lentement. Leur descente s'effectue toujours par la route la plus verticale entre les grains de sable, mais le retour à la surface est moins direct et plus lent. La description des mouvements géotactiques positifs et négatifs des *Convoluta*, quand elles se trouvent sur une vitre verticale, a déjà été faite par Fraenkel (1929).

Si l'on place les *Convoluta* dans un aquarium au laboratoire, elles se meuvent peu à peu vers le côté illuminé, par phototactisme positif, puis glissent verticalement vers la surface par géotactisme négatif sur la paroi éclairée. Après avoir atteint la surface, elles s'arrêtent et s'y amassent. Quelques-unes perdent le contact ; elles commencent à s'enfoncer passivement, puis très rapidement, se mettent à nager verticalement vers le fond de l'aquarium. Dans la plupart des cas, elles

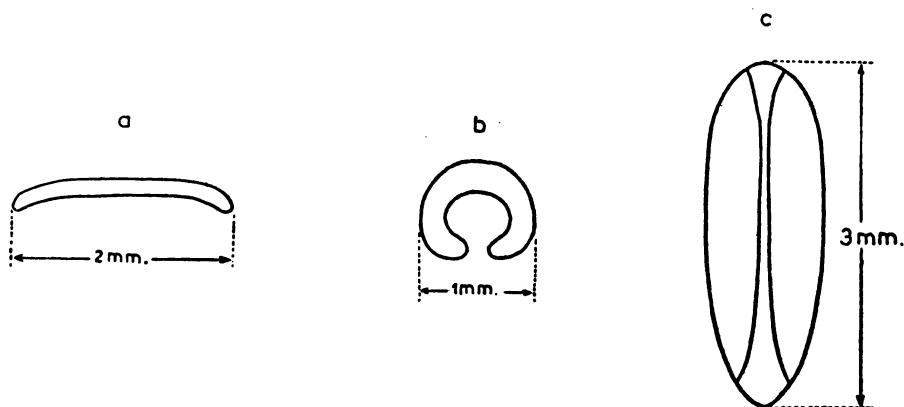


FIG. 3

Coupe transversale d'une *Convoluta*. a, à l'état détendu ; b, à l'état de contraction ; c, vue d'une *Convoluta* nageant vers le fond à l'état contracté et enroulé.

nagent à l'état de contraction, les bords enroulés, offrant ainsi l'image d'un œuf renversé (fig. 3, c). Quelques-unes nagent d'une manière normale, en tournant lentement autour de leur axe longitudinal. Elles nagent très rarement sous un angle autre que la verticale et sur de courtes distances seulement, et elles ne nagent jamais vers la surface. Il est encore impossible de savoir si leur direction dans la nage vers le fond, est déterminée par l'action des statocystes ou par la forme de l'animal, ou bien encore, est une réaction quasi rhéotactique à la friction de l'eau sur les cils quand les animaux s'enfoncent passivement. Peut-être pourrait-on résoudre le problème par des expériences pharmacologiques sur l'action ciliaire ou musculaire, ou par l'élimination des statocystes.

Abstract

In an agglomeration of *Convoluta roscoffensis*, formed on the beach in full sunlight, the animals are often displayed on an invisible film of a probably mucous material which raises them between a few millimeters and a few

centimeters above the surface of the sand. This film also becomes established in the laboratory in a suitable container under the influence of a strong light. Apparently it is a secretion by the animals themselves. It has been speculated that the function of this film is to enhance the photosynthetic activity of the symbiotic algae by raising the *Convoluta* above the ground and rendering them at the same time exposed to light from above and light reflected from the sand. Under the influence of a mechanical stimulus, *Convoluta* contracts sharply longitudinally, and at the same time becomes thinner through a ventral enrollment of the lateral margins. When they find themselves in water without contact they swim vertically downwards in this contracted and enrolled position.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOHN, G., et DRZEWINA, A., 1928. — Les *Convoluta*. Introduction à l'étude des processus physico-chimiques chez l'être vivant. *Ann. Sc. Nat. Série Zoologie*, X^e série, 11, pp. 299-398.
- FRAENKEL, G., 1929. — Über die Geotaxis von *Convoluta roscoffensis*. *Zeitschr. f. vergl. Physiol.*, 10, pp. 237-247.
- GAMBLE, F.W., et KEEBLE, F., 1904. — The bionomics of *Convoluta roscoffensis* with special reference to its green cells. *Quart. Journ. Micr. Sci.*, 47, pp. 363-431.
- GOLDSMITH, M., 1920. — La *Convoluta roscoffensis* et ses réactions. *C. R. Assoc. Fr. Av. Sc. Strasbourg*, pp. 390-395.
- GUÉRIN, M., 1960. — Observations écologiques sur *Convoluta roscoffensis* Graf. *Cah. Biol. Mar.*, I, pp. 205-220.