

ÉTUDE DE L'ALIMENTATION DE *ASTROPECTEN ARANCIACUS* LINNÉ

par

Henri Massé

Station Marine d'Endoume, 13007 Marseille (France).

Résumé

Dans les fonds infralittoraux, les contenus stomacaux de *Astropecten aranciatus* reflètent les explosions du recrutement de certaines proies telles que : *Venerupis aureus*, *Cardium papillosum*, *Cardium tuberculatum*, *Spisula subtruncata*, *Mactra corallina*, *Venus gallina*, *Corbula gibba*, *Echinocardium cordatum*, etc.

Le nombre moyen des proies par estomac a été assez stable au cours du cycle d'observation. Il est nettement plus élevé chez les *A. aranciatus* vivant dans les sables fins que chez les individus vivant dans les autres types de fonds.

Le développement des gonades, pendant la période où la température de l'eau est à son niveau le plus bas (14 à 11°C), ne semble pas perturber l'alimentation de *A. aranciatus*.

Quel que soit le type de fond, les Mollusques dominent dans les contenus stomacaux. Le pourcentage des Bivalves dans le régime connaît des fluctuations importantes ; la diminution de leur abondance dans certains fonds est compensée par l'augmentation du nombre des Prosobranches et des Echinodermes dans les contenus stomacaux.

L'étude de la distribution des tailles des tests des Mollusques ingérés montre que l'éventail est étalé. Il s'ensuit que chaque proie n'a pas la même valeur alimentaire. Sur le plan énergétique, la notation de l'abondance des différentes proies ne peut donc pas rendre compte du rôle respectif des différentes espèces de proies dans le régime de l'Astérie.

Les expériences sur la durée moyenne du séjour des proies dans les estomacs montrent que les abondances observées pour certaines espèces, telles que *Venus gallina* et *Corbula gibba* sont un leurre. Toutefois, on peut penser que les *A. aranciatus* éliminent, dans le cas de ces espèces difficiles à digérer, les individus en mauvaise condition physiologique.

L'influence de *A. aranciatus* sur les peuplements benthiques sera plus importante dans les sables fins où l'Astérie détruit un grand nombre de petits individus, dans les mois qui suivent leur recrutement, que dans les autres types de fonds où l'Astérie se nourrit de proies volumineuses en nombre restreint (Prosobranches, Echinodermes).

Introduction

L'étude de l'influence d'un prédateur tel que *Astropecten aranciatus* sur la composition d'un peuplement benthique doit commencer par celle de son alimentation. Le mode de digestion des Astéries du genre *Astropecten* étant intraoral, les études sur leur régime alimentaire, à partir des contenus stomacaux, semblent aisées. Toutefois, l'exploitation des données fournies par les contenus stomacaux pose des problèmes en raison de la durée variable du séjour des proies

dans les estomacs avant leur digestion (Christensen, 1962, 1970 ; Massé, 1966, 1971a). Ces Astéries n'ont, en effet, aucun moyen d'accéder à l'intérieur des proies protégées par un test complètement clos. Elles doivent donc retenir leurs proies jusqu'au moment où l'anoxie oblige ces dernières à un relâchement musculaire. La paroi stomacale de l'Astérie entre alors en contact avec les tissus de la proie, qui est digérée. La durée du séjour des proies dans l'estomac des *Astropecten* est donc fonction de l'intensité du métabolisme des proies.

Le genre *Astropecten* comprenant de très nombreuses espèces, en particulier dans les eaux subtropicales et tropicales, il n'est pas possible de généraliser les observations faites sur quelques espèces à l'ensemble du genre, en raison des différences importantes concernant le métabolisme des espèces proies en fonction de la température des eaux.

De toutes les espèces du genre *Astropecten* dont le contenu stomacal a fait l'objet d'observations, *A. irregularis* est certainement la mieux connue après le travail de Christensen (1970). Ce travail servira de base à une comparaison des résultats obtenus dans deux aires biogéographiques différentes.

Matériel et méthodes

En raison des difficultés d'échantillonnage de cette espèce, les récoltes ont été faites en plongée. Une dizaine d'individus ont été récoltés chaque mois, de mars 1972 à juin 1973. La plus grande partie des individus vient du golfe de Marseille, de fonds compris entre 4 et 50 m de profondeur. Quelques individus proviennent de dragages plus profonds. Certaines récoltes ont été faites à l'extérieur du golfe de Marseille notamment dans les baies de Bandol, de Toulon, autour de l'île de Port-Cros et dans l'anse de Verdon. Le tableau 1 indique le nombre et la taille des individus récoltés en plongée ainsi que les localités et la nature des fonds. L'examen des contenus stomacaux a porté sur un stock sensiblement plus important (240) comprenant des animaux de provenances diverses, non collectés directement par l'auteur.

Les Astéries ont été mesurées en déterminant la distance moyenne entre la bouche et l'extrémité des différents bras (R). Dans cette moyenne, il n'est pas tenu compte des bras en cours de régénération.

Après avoir été mesurées, les Astéries sont ouvertes sur leur face aborale et leur contenu stomacal est isolé dans l'alcool à 70°. Le prélèvement du contenu stomacal se fait, après l'incision, par râclage, à l'aide d'une spatule, de la paroi de l'estomac afin d'explorer les multiples replis de cette paroi. Une vérification sous loupe binoculaire permet de contrôler que toutes les proies sont ainsi recueillies.

Une fois leur contenu stomacal isolé, les Astéries sont pesées après élimination de l'eau libre avec un papier filtre. Le poids sec a été déterminé par séchage pendant une centaine d'heures à la température de 65° C, après ablation des gonades qui sont traitées à part.

Le volume des gonades a été déterminé dans une éprouvette graduée en mesurant le volume d'eau déplacé par leur immersion.

TABLEAU 1

Distribution et taille des *Astropecten aranciacus* récoltés au cours de cette étude.

| Date | Localité | Fond | Profondeur (m) | Taille moyenne des bras (R) en mm | \bar{R} | Nombre d'individus |
|--------------------------|-----------|--------------------|----------------|---|-----------|--------------------|
| 29-04-72 | Marseille | M. | 15 | 85, 140, 145, 155, 160, 165, 180, 200 | 153 | 8 |
| 29-04-72 | — | S.G. | 9 | 95, 100, 110.2, 120.2, 130.2 | 114 | 8 |
| 5-05-72 | — | D.C. | 50 | 105, 115, 140, 150, 155, 160, 170, 180, 200 | 152 | 9 |
| 1-06-72 | — | M. | 25 | 135.2, 140, 155, 175, 180, 190, 200 | 163 | 8 |
| 1-06-72 | — | D.C. | 35 | 150, 155, 160.2, 170, 175, 200, 220 | 173 | 8 |
| 27-06-72 | — | M. | 30 | 110.2, 115.3, 120, 135, 140.2, 145, 150, 165.2, 170, 185 | 138 | 15 |
| 17-07-72 | — | M. | 30 | 125, 130, 160, 175, 210 | 160 | 5 |
| 31-07-72 | — | S.V. | 30 | 120, 135, 140, 145.2, 160, 175 | 145 | 7 |
| 11-08-72 | — | S.V. | 30 | 110.2, 125, 130, 145.3, 150, 155.2, 160, 165.4, 170, 195, 245 | 155 | 18 |
| 12-09-72 | — | S.V. | 30 | 75, 115, 120, 130, 135.2, 150, 155 | 134 | 8 |
| 22-09-72 | Verdon | S.F. | 9 | 140, 145, 160, 170, 175 | 158 | 5 |
| 28-09-72 | Bandol | S.F. | 15 | 210, 220, 235 | 221 | 3 |
| 4-10-72 au 7-10-72 | Port-Cros | S.G. M. S.V. | 20 à 30 | 170, 190, 200.2, 210.2, 215, 240 | 204 | 8 |
| 18-10-72 | Marseille | S.V. | 35 | 65, 125.2, 130, 135.2, 140, 145, 150 | 127 | 9 |
| 23-11-72 | — | D.C. | 40 | 125 | 125 | 1 |
| — | — | M. S.G. | 10 | 120, 130, 135, 140.2, 150, 155.2, 160.2, 165, 190 | 150 | 12 |
| 13-12-72 | Verdon | S.F. | 8 à 9 | 125, 145.2, 155.2, 165, 170 | 151 | 7 |
| 21-12-72 | Marseille | S.V. | 35 | 120, 140.2 | 133 | 3 |
| 30-01-73 | — | S.G. | 25 | 70, 75, 105, 140, 155, 190 | 122 | 6 |
| 30-01-73 | — | M. | 15 | 130, 135, 140, 155.2 | 141 | 5 |
| 2-02-73 | — | S.V. | 35 | 110, 120.2, 125, 130, 140, 150, 155, 160 | 134 | 9 |
| 2-03-73 | — | S.V. | 30 | 125.2, 130, 135.2, 140.2, 145.3, 150 | 137 | 11 |
| 30-03-73 | — | S.V. | 30 | 120, 140.2, 145, 160, 170 | 145 | 6 |
| 30-03-73 | — | S.G. | 15 | 100, 130, 145, 160, 175, 185, 200.3 | 161 | 9 |
| 15-05-73 | — | S.V. | 30 | 120, 130, 135.2, 140, 145, 155, 170.3 | 147 | 10 |
| 18-05-73 | — | S.G. S.V. | 15 | 120.2, 125, 135, 145, 150, 160, 165 | 140 | 8 |
| 30-05-73 | Toulon | S.G. | 15 | 140, 145, 150, 155, 245 | 167 | 5 |
| 16-06-73 | Verdon | S.F. | 8 | 130.2, 140.2, 145.2, 150, 160.3, 220 | 152 | 11 |

(M. : « matte » ; S.G. : sédiments grossiers ; S.V. : sédiments vaseux ; D.C. : détritique côtier ; S.F. : sables fins.)

Ces gonades ont ensuite été pesées après essorage sur papier filtre de l'eau libre, puis passées à l'étuve pendant 100 heures à 65° avant une nouvelle pesée. Le poids des gonades est ajouté au poids du reste de l'animal.

Enfin, des expériences en aquarium ont été entreprises. Elles ont surtout porté sur la détermination de la durée moyenne du séjour des proies dans l'estomac de *A. aranciacus*. La connaissance de cette donnée permet de mieux exploiter les résultats des contenus stomacaux.

En raison de la grande taille de *A. aranciacus*, les bacs utilisés pour ces expériences ont les dimensions suivantes : longueur 90 cm,

largeur 90 cm, hauteur d'eau 40 cm. Ils sont alimentés en eau courante de manière continue, leur fond est recouvert soit de sable fin, soit de sable grossier, permettant à l'Astérie de s'y enfouir. Le sable fin est utilisé pour les expériences faisant intervenir des proies de petite taille, le sable grossier pour celles portant sur des proies de grande taille, ce qui permet de faciliter le repérage des tests rejetés après la digestion.

Les bacs d'expérimentation sont en béton, avec une face vitrée, qui permet d'observer les déplacements de l'Astérie et les ingestions de proies. La partie supérieure du bac n'est pas éclairée directement, sauf au moment du contrôle des résultats de l'expérimentation. Pendant le jour, un éclairage indirect fournit une quantité de lumière peu importante sur le fond de l'aquarium. Pendant la nuit, l'obscurité est totale.

Les observations ont porté sur l'heure d'ingestion des proies introduites dans l'aquarium et sur l'estimation la plus exacte possible de l'heure du rejet des tests calcaires de ces proies.

RÉSULTATS

Aperçu global de l'analyse des contenus stomacaux

La liste détaillée des proies recensées dans les contenus stomacaux est donnée en appendice à la fin de ce travail.

En considérant les résultats généraux obtenus par l'observation des 240 estomacs prélevés au cours de cette étude, 3.619 proies ont été dénombrées, soit une moyenne de 15 proies par estomac. L'identification des proies est aisée pour les Mollusques. Elle est souvent plus délicate pour les Echinodermes, les Polychètes, les Crustacés. Pour ces derniers groupes, le nombre des espèces recensées est sous-estimé.

La diversité spécifique est élevée puisque, sans tenir compte des espèces indéterminées, plus de 147 espèces ont été trouvées. Ce stock d'espèces se répartit en 113 espèces de Mollusques (53 espèces de Bivalves, 44 espèces de Prosobranches, 9 espèces d'Opisthobranches, 5 espèces de Scaphopodes, 2 espèces de Polyplacophores) et, au moins, 13 espèces d'Echinodermes, 12 espèces de Crustacés, 5 espèces de Polychètes, 2 espèces de Sipunculides, 1 espèce d'Ascidie, 1 espèce de Zoanthaire. Il s'y ajoute des Foraminifères, mais il est difficile de dire s'ils figurent en tant que proies ou en tant que constituants du sédiment.

La répartition quantitative de ces différentes proies en groupe zoologique est la suivante : 90 p. 100 de Mollusques (comprenant 66 p. 100 de Bivalves, 17 p. 100 de Prosobranches, 1,8 p. 100 d'Opisthobranches, 5,7 p. 100 de Scaphopodes et de Polyplacophores), 5 p. 100 d'Echinodermes, 2,7 p. 100 de Crustacés, 0,8 p. 100 de Polychètes.

L'aspect général du contenu stomacal peut être très variable. Dans certains cas, quelques proies volumineuses (*Cerithium*, *Turritella*,

gros Bivalve, Echinide) ou même unique (*Murex*, gros Echinide) remplissent l'estomac ; la face aborale de l'Astérie est alors complètement déformée. Dans d'autres cas, des proies de petite taille, mais très nombreuses, ne remplissent que partiellement l'estomac. Le plus souvent, on observe un mélange de proies de différentes tailles. J'ai déjà mentionné (Massé, 1971 a) que la taille moyenne des proies était plus grande chez *A. aranciatus* que chez *A. bispinosus*. Il sera donc difficile, en raison des grands écarts de taille entre les différentes proies, de rendre compte de leur importance dans l'alimentation de l'Astérie par la simple notation de leur abondance.

Cette diversité des contenus stomacaux laisse entrevoir des variations qualitatives du régime d'*Astropecten aranciatus* en fonction de la profondeur et du type de fond où il vit, ainsi qu'en fonction de l'époque des observations.

Variations saisonnières du contenu stomacal

Les variations saisonnières dans les contenus stomacaux se rencontrent chez les individus récoltés dans l'étage infralittoral et, plus particulièrement, dans la frange supérieure de cet étage. Dans les fonds plus importants, il ne semble pas qu'il existe d'espèces proies susceptibles de s'installer avec une densité suffisante pour modifier notablement, à l'époque de leur recrutement, l'aspect habituel du contenu stomacal. Au contraire, dans les fonds situés entre 4 et 30 m, les fluctuations importantes de la densité de certaines espèces se répercutent sur le contenu stomacal de *A. aranciatus*. Les espèces qui peuvent dominer les contenus stomacaux de façon saisonnière sont : *Venerupis aureus*, *Cardium papillosum*, *Cardium tuberculatum*, *Spisula subtruncata*, *Macra corallina*, *Venus gallina*, *Corbula gibba*, *Echinocardium cordatum*. Nous verrons plus loin que l'abondance des espèces *Venus gallina* et *Corbula gibba* est artificielle, compte tenu de la durée du séjour de ces espèces dans l'estomac de l'Astérie. La mise en évidence de ces variations a été obtenue par l'examen des contenus stomacaux, mais aussi par la récolte des tests vides trouvés au centre des empreintes laissées par les *A. aranciatus* à la fin de leur phase de repos lorsqu'ils entrent en activité (Massé, 1974).

Sur le plan quantitatif, il n'est pas possible de mettre en évidence des variations saisonnières dans le nombre des proies ingérées par *A. aranciatus*. La figure 1 regroupe ces données ; elle montre surtout que le nombre des proies par estomac est nettement plus élevé dans les sables fins infralittoraux. Pour l'ensemble des autres fonds, le nombre des proies par estomac est assez stable.

Si l'on compare cette figure à la figure 2 qui montre l'évolution de l'indice gonadique, on peut dire que l'alimentation ne semble pas perturbée par la phase de maturation des gamètes pendant laquelle les gonades acquièrent pourtant un grand volume.

Si l'on considère maintenant les variations du nombre d'estomacs pleins, c'est-à-dire contenant des proies, par rapport au nombre d'estomacs vides, on constate qu'il est toujours très élevé (tableau 2) et indépendant de la saison.

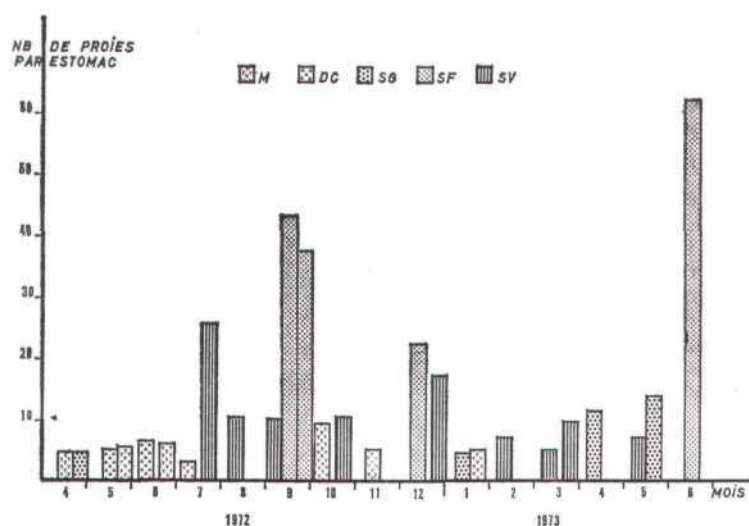


FIG. 1
Astropecten aranciatus

Evolution du nombre moyen de proies par estomac au cours du cycle d'observation, dans les différents types de fonds.
M : «matte» d'herbier ; DC : détritique côtier ; SG : sédiments grossiers ; SF : sables fins ; SV : sédiments vaseux.

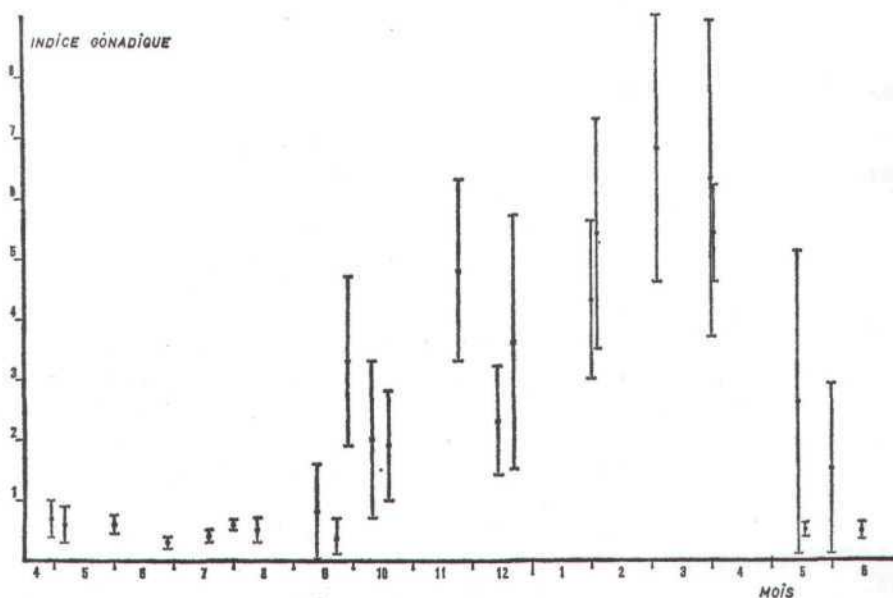


FIG. 2
Astropecten aranciatus

Evolution de la valeur moyenne de l'indice gonadique des populations au cours du cycle d'observation.

L'indice gonadique, défini par Farmanfarnian A. et al. (1958), correspond au rapport entre le volume des gonades et le poids frais total de l'Astérie. Les limites de l'intervalle de confiance sont calculées pour $P = 0,05$.

TABLEAU 2

Evolution du nombre des estomacs contenant des proies, au cours de la période d'observation. Les données correspondent au pourcentage des estomacs contenant des proies par rapport au nombre total d'estomacs examinés.

| Années | 1972 | | | | | | | | | | 1973 | | | | | |
|-------------|------|----|-----|-----|----|-----|-----|-----|-----|--|------|-----|----|-----|-----|-----|
| | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| Pourcentage | 94 | 78 | 100 | 100 | 95 | 100 | 100 | 100 | 100 | | 100 | 100 | 91 | 100 | 100 | 100 |

Influence du type de fond sur la composition du contenu stomacal

Cinq types de fonds ont été distingués ; il s'agit des sables fins, des sables vaseux, des sédiments grossiers, des « mattes » d'herbiers de Posidonies et des fonds détritiques côtiers.

Les sables fins sont essentiellement constitués par des éléments bien calibrés (médiane granulométrique comprise entre 100 et 125 p.), situés entre 6 et 20 m de profondeur. Les sables vaseux correspondent aux fonds meubles instables de Pérès et Picard (1964); ils sont parsemés de nombreux tests de Mollusques morts et localisés entre 25 et 40 m de profondeur. Les sédiments grossiers comprennent des sables et des graviers ; ils sont souvent composés de coquilles broyées et constituent le biotope d'élection des *Amphioxus*. La plupart de ces fonds sont situés entre 9 et 20 m de profondeur. Les fonds de « mattes » correspondent aux restes d'herbiers de Posidonies, après la mort de ces dernières ; s'étendant entre 4 et 35 m de profondeur, ils sont constitués par un lacs de rhizomes retenant une quantité variable de sédiments de granulométrie très diverse (Harmelin, 1964). Enfin, les fonds détritiques côtiers prospectés correspondent à la frange supérieure de ce type de fond et, plus spécialement, de la marge de contact avec les restes des herbiers de Posidonies ; ils sont formés de sédiments très hétérogènes.

TABLEAU 3

Répartition, en pourcentage, des proies par groupe zoologique, en fonction des différents types de fonds.
(Abréviations identiques à celles du tableau 1.)

| | S.F. | S.V. | S.G. | M. | D.C. |
|-------------------------------------|------|------|------|-----|------|
| Mollusques | 96 | 89 | 67 | 74 | 66 |
| Bivalves | 87 | 38 | 25 | 59 | 35 |
| Prosobranches | 7,8 | 30 | 25 | 22 | 27 |
| Opisthobranches | 0,7 | 4 | 7 | 0,5 | 1 |
| Scaphopodes + Polyplacophores | 0,4 | 17 | 10 | 3 | 3 |
| Echinodermes | 1 | 5 | 29 | 10 | 28 |
| Crustacés | 2 | 3 | 2,9 | 3,6 | 3,7 |
| Polychètes | 0,4 | 1,5 | — | 0,7 | 0,9 |

D'après les données du tableau 3, on peut dire que les Mollusques dominent toujours dans les contenus stomacaux. Toutefois, le nombre

de Bivalves présente de grandes variations, compensées par l'augmentation du nombre des Prosobranches et des Echinodermes. En ce qui concerne ces derniers, l'examen du nombre des proies rend mal compte de leur importance dans le régime des *A. aranciacus*. En effet, mis à part les fragments de bras d'Ophiures, de jeunes d'Ophiures ou d'Oursins ainsi que l'espèce *Echinocyamus pusillus*, les Echinodermes sont souvent représentés par des individus de taille relativement grande, en particulier par des Oursins réguliers tels que *Paracentrotus*, *Sphaerechinus*, *Psammechinus* ou irréguliers tels que *Echinocardium*, *Brissus*, etc. Le volume de telles proies en limite évidemment le nombre.

Le tableau 4 regroupe les observations faites sur les contenus stomacaux et sur les récoltes des tests trouvés au centre des empreintes laissées par les *A. aranciacus*. Une espèce proie est considérée comme dominante, soit lorsqu'elle est la mieux représentée en nombre, soit quand elle représente plus de 50 p. 100 du volume de l'ensemble du contenu stomacal. La détermination des proies dominantes a été faite sur chaque série de récoltes, ce qui explique la variété des espèces dominantes possibles.

TABLEAU 4

Espèces dominantes du contenu stomacal de *A. aranciacus*
en fonction du type de fond. (Explications dans le texte)

| Profondeur | Type de fond | Proies dominantes | Observations |
|-----------------|--|--|--|
| 4 à 8 m | Sédiments hétérogènes vaseux en mode calme | <i>Venerupis aureus</i> <i>Cardium papillosum</i> <i>Gari vespertina</i> | Tests récoltés dans les empreintes |
| 8 à 18 m | Sables fins | <i>Spisula</i> , <i>Macra</i> <i>Venus gallina</i> <i>Echinocardium</i> | Contenus stomacaux Tests des empreintes Variat. saisonnières |
| 8 à 25 m | Sédiments grossiers | <i>Echinocyamus</i> Ophiures <i>Dosinia exoleta</i> | Contenus stomacaux |
| 8 à 30 m | « Mattes » | <i>Cerithium</i> Oursins réguliers <i>Cardium papillosum</i> | Contenus stomacaux Tests des empreintes |
| 25 à 35 m | Sables vaseux hétérogènes | <i>Turritella</i> , <i>Dentalium</i> <i>Corbula gibba</i> Oursins irréguliers <i>Natica</i> | Contenus stomacaux Tests des empreintes |
| au-delà de 35 m | Détritique côtier | <i>Laevicardium</i> Oursins irréguliers Ophiures | Contenus stomacaux Tests des empreintes |

Considérations sur la taille des proies

L'étude de la taille des proies ingérées ne peut se faire que sur les tests des Mollusques, qui sont généralement intacts. Il convient de remarquer que quelques tests, tels que ceux de certains Prosobranches et certains Scaphopodes, contiennent des Sipunculides ou des Pagures. Le tableau 5 donne une idée de la répartition des tailles. On note que les représentants de la méiofaune constituent la minorité des proies avec un pourcentage moyen de 13 p. 100. Ce pourcentage tombe même à 3 p. 100 chez les Prosobranches. Toutefois, il faut

souligner que la taille des proies est fonction de la taille du prédateur : ainsi, les données rassemblées dans ce tableau correspondent à des Astéries dont la taille moyenne est de $R = 136$ mm. Les individus de petite taille ont été rarement récoltés. Un individu dont le bras (R) mesurait 100 mm contenait 11 Bivalves appartenant tous à la méiofaune. Un second ($R = 38$ mm) contenait 84 Bivalves dont la taille ne dépassait pas 4 mm et des Prosobranches dont la taille ne dépassait pas 6 mm.

TABLEAU 5

Répartition des tailles des Mollusques recensés dans les estomacs de *A. aranciacus*. Un certain nombre de Prosobranches et de Scaphopodes inclus dans ce tableau correspondent à des tests occupés par des Sipunculides ou des Pagures. Dans le cas des Bivalves, certains individus brisés n'ont pas été mesurés.

| Tailles | > 20 mm | 20 à 10 mm | 10-5 mm | 5 à 2 mm | ≤ 2 mm | Total | Pourcentage Méiofaune |
|-----------------|---------|------------|---------|----------|--------|-------|-----------------------|
| Bivalves | 11 | 133 | 880 | 810 | 414 | 2 248 | 18 |
| Prosobranches . | 65 | 179 | 222 | 187 | 22 | 675 | 3 |
| Opisthobranches | 0 | 3 | 10 | 56 | 9 | 78 | 11 |
| Scaphopodes .. | 88 | 145 | 40 | 8 | 0 | 281 | — |
| Total | 164 | 460 | 1 152 | 1 061 | 445 | 3 282 | 13 |

Pour les autres groupes zoologiques, il est souvent difficile d'avoir une idée précise de la taille des individus ingérés mais, en règle générale, il s'agit toujours d'individus de la macrofaune. Dans le cas des Ophiures, il s'agit, le plus souvent de fragments de bras ; le disque de l'Ophiure est plus rarement présent. Dans le cas des Echinides, les tests sont souvent écrasés au cours des manipulations, en particulier chez les *Echinocardium*.

Dans le cas des Oursins réguliers, deux cas sont observés ; il s'agit, soit de jeunes individus ingérés en entier, soit de fragments de très gros individus (*Sphaerechinus*, en particulier). On peut penser que dans ce dernier cas, les *A. aranciacus* ont ingéré les restes d'individus brisés par une intervention extérieure (pêcheurs). Il est toutefois certain que ces fragments avaient une valeur nutritive car ils portaient encore des lambeaux de tissus de l'Oursin.

Temps de digestion et durée du séjour des proies dans l'estomac

D'après les observations faites sur l'éthologie de *A. aranciacus* et, plus spécialement, sur l'alternance des phases d'activité et de repos (Massé, 1974), on peut dire que, dans les conditions naturelles, il est difficile d'évaluer exactement la durée de la digestion des proies. En effet, alors qu'en aquarium, dans les conditions expérimentales, les *A. aranciacus* ont un rythme d'activité très variable, dans le milieu naturel, ce rythme est dans l'ensemble beaucoup plus régulier. Il comprend une phase active nocturne qui se situe entre 16 et 10 heures et une phase de repos diurne entre 10 et 16 heures. Le déclenchement de la phase d'activité ou de la phase de repos n'est pas synchrone pour une même population mais, en général, dans l'étage infra-

littoral, on peut dire que le comportement de *A. aranciacus* se divise en deux phases, sensiblement égales, de 12 heures. La phase active correspond à l'ingestion des proies, la phase de repos pendant laquelle l'Astérie s'enfouit dans le sédiment, à la digestion des proies. Le rejet des restes non digestibles se fait à la fin de la phase de repos. Il en résulte que, même si la digestion de certaines proies est très rapide, l'estimation qui correspond à la durée du séjour des proies dans l'estomac ne peut être inférieure, dans le milieu naturel, à un intervalle de temps compris entre 12 et 24 heures. Par exemple, une proie ingérée au début de la phase active à 17 heures sera rejetée, à la fin de la phase de repos suivante, le lendemain à 17 heures, tandis qu'une proie ingérée à la fin de la phase active à 5 heures sera rejetée, elle aussi, à 17 heures, à la fin de la phase de repos, si ces proies font partie de celles qui sont faciles à digérer. Dans les conditions expérimentales, au laboratoire, les rythmes d'activité sont souvent perturbés, ce qui permet de mettre en évidence des temps de digestion inférieurs à 12 heures pour les espèces appartenant aux familles suivantes : Mactridae, Cardiidae, Donacidae. Toutefois, les

TABLEAU 6

Résultats des expériences en aquarium sur la durée de séjour des proies dans l'estomac de *A. aranciacus*. (Les durées de séjour sont exprimées en jours.)

| Espèces | Tailles (mm) | Durées | | Espèces | Tailles (mm) | Durées | |
|---------------------------|-----------------|---------|------|--------------------------|-----------------|---------|------|
| | | Ecart. | Moy. | | | Ecart. | Moy. |
| <i>Pectunculus</i> | 7 à 11 | 10-12,5 | 11 | <i>Cerithium</i> | 32 à 44 | 3-12 | 7 |
| <i>Lucina fragilis</i> | 9 | 1 | 1 | <i>Turritella</i> | 33 à 35 | 5 | 5 |
| <i>Loripes lacteus</i> | 10 à 12 | 3-5 | 4 | <i>Aporrhais</i> | 21 à 30 | 3-5 | 5 |
| <i>Lucinopsis undata</i> | 10 | 2 | 2 | <i>Natica nitida</i> | 5 à 7 | 1,5-2 | 1,5 |
| <i>Myrthea spinifera</i> | 9 à 13 | 1-3 | 2 | <i>Neverita</i> | | | |
| <i>Divaricella</i> | | | | <i>josephinia</i> | 18 à 25 | 1,5-4,5 | 2,5 |
| <i>divaricata</i> | 3 à 18 | 1-2,5 | 2 | <i>Nassa mutabilis</i> | 18 à 30 | 1-6 | 3 |
| <i>Cardium</i> | | | | <i>Nassa pygmaea</i> | 9 à 13 | 1-5 | 2 |
| <i>tuberculatum</i> | 8 à 20 | 0,5-1 | 0,5 | <i>Murex trunculus</i> | 15 à 36 | 6-7 | 7 |
| <i>Cardium</i> | | | | <i>Euthria cornea</i> | 29 à 36 | 3-6,5 | 4 |
| <i>papillosum</i> | 8 à 12 | 0,5-1 | 0,5 | | | | |
| <i>Laevicardium</i> | 14 à 22 | 0,5-1 | 0,5 | <i>Aceras bullatum</i> | 16 à 20 | 1-2,5 | 2 |
| <i>Dosinia lupinus</i> | 4 à 8 | 1-3 | 2 | <i>Acteon tornatilis</i> | 6 à 13 | 1-2 | 1,5 |
| <i>Pitaria rudis</i> | 9 à 11 | 1,5 | 1,5 | | | | |
| <i>Venus gallina</i> | 8 à 18 | 8-15 | 12 | <i>Dentalium</i> | | | |
| <i>Venerupis aureus</i> | 5 à 10 | 0,5-1 | 1 | <i>inaequicostatum</i> | 20 à 25 | 1-2 | 1,5 |
| <i>Venerupis</i> | | | | <i>Dentalium</i> | | | |
| <i>rhomboides</i> | 15 à 17 | 2-2,5 | 2 | <i>vulgare</i> | 22 à 30 | 1-2 | 1,5 |
| <i>Tellina donacina</i> | 8 à 11 | 0,5-1 | 1 | <i>Dentalium</i> | | | |
| <i>Tellina fabula</i> | 8 à 12 | 2-3,5 | 2,5 | <i>rubescens</i> | 35 à 47 | 1-1,5 | 1 |
| <i>Tellina pulchella</i> | 10 à 14 | 1,5-2 | 1,5 | | | | |
| <i>Tellina serrata</i> | 13 à 27 | 1 | 1 | <i>Echinocardium</i> | 11 à 32 | 1-2 | 1,5 |
| <i>Donax venustus</i> | 10 à 20 | 0,5-1 | 0,5 | <i>Sphaerechinus</i> | 10 à 14 | 1-6 | 3 |
| <i>Donax semistriatus</i> | 15 à 25 | 0,5-1 | 0,5 | <i>Paracentrotus</i> | 13 à 30 | 1-3,5 | 2 |
| <i>Gari costulata</i> | 15 à 24 | 2-2,5 | 2 | <i>Psammechinus</i> | 12-16 | 1-2 | 1,5 |
| <i>Mactra corallina</i> | 9 à 40 | 0,5-1 | 0,5 | <i>Echinocyamus</i> | 5 à 9 | 1-2 | 1,5 |
| <i>Spisula</i> | | | | Ophiures | | | |
| <i>subtruncata</i> | 5 à 14 | 0,5-1 | 0,5 | (fragments) | | 1-2 | 1,5 |
| <i>Pandora</i> | | | | | | | |
| <i>inaequivalvis</i> | 17 à 24 | 1-3 | 1,5 | <i>Pagures</i> | 9 à 18 | 1,5-2 | 1,5 |
| <i>Lyonsia norvegica</i> | 20 | 1 | 1 | | | | |

temps de séjour des proies dans les estomacs, obtenus par l'expérimentation, seront exprimés en multiples de 12 heures et, en fait, pour faciliter l'écriture, en jours.

Comme le montre le tableau 6, certaines proies ont une durée de séjour dans l'estomac de *A. aranciacus* particulièrement longue, mais il existe des cas extrêmes de proies que l'on peut considérer comme pratiquement indigestibles, dans la mesure où elles sont presque toujours rejetées vivantes de l'estomac de l'Astérie. Il s'agit des espèces du genre *Astarte*, de *Venericardia antiquata*, *Venus fasciata*, *Venus ovata*, *Corbula gibba*, ainsi que des tests contenant des Sipunculides. L'espèce *Lima hians* a un pouvoir répulsif qui lui évite sûrement de servir de proie à *A. aranciacus* dans le milieu naturel. Toutefois, en aquarium, au bout de quelques jours, ce pouvoir cesse et la *Lima* est ingérée. Ce phénomène de répulsion, propre aux espèces du genre *Lima* est aussi connu vis-à-vis de l'Astérie *Marthasterias glacialis* (Valentinic, communication orale).

DISCUSSION

Remarques sur les récoltes

Si la capture des espèces de petite taille du genre *Astropecten* est relativement facile, il est beaucoup plus difficile de se procurer des individus des espèces de grande taille. *A. aranciacus* est la plus grande des espèces européennes du genre *Astropecten* ; son envergure peut atteindre 50 à 55 cm, ce qui la rend difficile à récolter. En général, ces grands individus sont dispersés et en densité faible. Les surfaces prospectées à l'aide d'une benne sont trop petites pour échantillonner cette espèce. Bien que les dragues prospectent de plus grandes surfaces, leur rendement n'est pas efficace, car beaucoup de ces gros individus seront repoussés, soit par le cadre de la drague, soit par l'amas de sédiment qui se forme en avant de la gueule de la drague, dans les fonds compacts. Il s'ensuit une mauvaise appréciation de la répartition des individus, une interprétation erronée de leurs exigences écologiques et une sous-estimation de leur rôle dans la dynamique du peuplement considéré.

Les arts traînants à grande ouverture semblent mieux appropriés à la récolte des *Astropecten*, bien que ne pénétrant pas dans le sédiment dans les conditions normales de leur fonctionnement. Il est possible d'affouiller le sédiment, en avant de la gueule de l'engin, à l'aide d'une chaîne et de faciliter ainsi la capture des *Astropecten* qui sont généralement peu profondément enfouis pendant leur phase de repos. Toutefois le maniement de ces arts traînants est délicat dans les fonds infralittoraux peu profonds, souvent très hétérogènes, pourvus de blocs de rochers, d'herbiers morts ou vivants.

Des observations faites sur le comportement de *A. aranciacus* (Burla et al., 1972 ; Massé, 1974), il ressort que l'animal vivant dans l'étage infralittoral ou la partie supérieure de l'étage circalittoral, au

moment où il entame la phase active de son comportement, a rejeté les restes non digestibles contenus dans son estomac, alors qu'il conserve les proies non digérées. Par suite, les récoltes faites en fin de journée et au début de la nuit montreront des individus dont le contenu stomacal est composé des proies ayant une durée de séjour supérieure à une période de 12 à 24 heures. Le nombre des proies les plus faciles à digérer sera ainsi sous-estimé. Il est donc préférable de récolter les individus dont on veut étudier le contenu stomacal, pendant la phase de repos, le jour, entre 10 et 16 heures. Cela semble en accord avec certaines observations de Christensen (1970, p. 93) sur *A. irregularis*, faisant ressortir que le pourcentage des estomacs vides est plus faible chez les animaux récoltés tôt le matin.

Relation entre l'alimentation et le biotope

Comme je l'avais déjà mentionné (Massé, 1966), *A. aranciacus* n'a pas de préférence marquée pour un type de fond ; il se rencontre aussi bien dans des sédiments grossiers mal classés granulométriquement que dans des sables fins bien calibrés ou dans des sédiments hétérogènes vaseux. Toutefois, cette espèce ne semble pas tolérer les eaux très chargées en matières en suspension et préfère les milieux oligotrophes. Ainsi, sur les côtes de Camargue sous influence des eaux rhodaniennes, elle est généralement remplacée par l'espèce *A. irregularis pentacanthus*, même dans les petits fonds de 8 m (Massé, 1972). C'est aussi ce qui se passe vers — 35 m de profondeur, lorsque la teneur en vase du sédiment a tendance à augmenter (Massé, 1974).

Sur le plan de l'alimentation, ce cantonnement dans des biotopes baignés par des eaux généralement peu chargées en particules en suspension entraîne des disponibilités alimentaires réduites, particulièrement en Bivalves filtreurs (*Spisula*, *Macra*, etc.). Dans de tels biotopes, comme dans l'anse de Verdon (Massé, 1971 b), les recrutements de Bivalves sont toujours fugaces. La destruction des proies abondantes est rapide (Massé, 1974) et oblige l'*A. aranciacus* à se nourrir de proies plus rares et plus diversifiées.

A. aranciacus est très commune dans les fonds situés dans la zone de contact entre les étages infralittoraux et circalittoraux, soit autour de la limite profonde des herbiers de Posidonies, ainsi que dans les fonds d'herbiers morts appelés « mattes » et très répandus sur les côtes de Provence. Ces zones abritent des peuplements diversifiés où le nombre des espèces est élevé et où les explosions de la densité d'une espèce sont rares au niveau de l'échelle dimensionnelle de la macrofaune. Les contenus stomacaux de l'Astérie seront à l'image de cette diversité spécifique.

Variation de l'alimentation en fonction du temps

Le trait le plus saillant de la comparaison entre les analyses d'estomacs de *A. aranciacus* et *A. irregularis* (Christensen, 1970) réside

dans les fluctuations du rapport entre les estomacs vides et les estomacs contenant des proies. Chez *A. aranciacus*, les individus dont l'estomac est vide sont rares, le pourcentage des estomacs pleins est le plus souvent de 100 p. 100. Le plus faible pourcentage relevé est de 78 p. 100, en mai, à la fin de la période de reproduction. Il ne semble pas y avoir de variations saisonnières du taux d'alimentation chez *A. aranciacus*. Il faut dire que, dans la zone étudiée, la température de l'eau ne descend pas au-dessous de 11 °C en hiver. Au contraire, chez *A. irregularis*, Christensen montre que le pourcentage des estomacs vides peut atteindre 75 p. 100 lorsque la température de l'eau est au voisinage de 4 °C. Le pourcentage d'estomacs pleins est rarement supérieur à 70 p. 100, en dehors de la période s'étendant de juin à octobre. On peut déduire de cette remarque que la pression prédatrice de *A. aranciacus* sur les peuplements méditerranéens est beaucoup plus forte que celle exercée par l'espèce étudiée par Christensen. On peut aussi penser que cela explique une plus grande diversité des contenus stomacaux d'*A. aranciacus* car *A. irregularis*, dans les mers septentrionales se nourrit surtout à une période où les recrutements des proies préférées sont importants. Néanmoins, on peut dire qu'il existe, chez *A. irregularis* comme chez *A. aranciacus*, des variations de l'alimentation en fonction du temps, qu'il s'agisse de fluctuations saisonnières liées au recrutement de certaines proies ou de fluctuations d'une année sur l'autre, également en rapport avec le degré de réussite du recrutement d'une espèce commune (*Spisula*, *Macra*, *Echinocardium*, etc.).

Conséquences de l'éventail de tailles des proies

Le tableau 5 montre clairement que l'éventail de taille des proies est étendu. Il s'ensuit qu'il n'est pas possible d'utiliser l'abondance des proies pour exprimer l'importance relative des différentes espèces dans l'alimentation de *A. aranciacus*. C'est une différence essentielle avec les données de Christensen où 75 p. 100 des proies ont une taille inférieure à 3 mm. Dans certaines zones, 96 p. 100 des proies de *A. irregularis* appartiennent à la méiofaune ; dans un tel cas, chaque proie a une valeur nutritive sensiblement comparable et occupe un volume presque identique. Dans le cas de *A. aranciacus*, il n'en est pas de même. Il existe, par exemple, une antinomie logique entre le nombre des proies et leur taille. Dans le cas d'une proie volumineuse (Echinide, gros Gastéropode), la paroi de l'estomac a tendance à être distendue et le potentiel de digestion de l'Astérie est limité par la surface de la paroi stomacale disponible qui doit s'insérer à l'intérieur de la proie pour en digérer les tissus. Sur le plan nutritif, l'Astérie retirera une grosse quantité d'aliment d'une telle proie, même si la digestion complète nécessite 4 ou 5 jours (tableau 6). En effet, il faut environ 25 *Spisula* de la méiofaune pour obtenir 1 mg de matière organique sèche, alors qu'un seul *Echinocardium* de 20 mm de long peut en fournir 95 mg. Si l'on considère des Prosobranches de 20 à 30 mm de hauteur de spire, l'écart est encore plus grand, l'apport de matière organique sèche pouvant varier de 200 à 700 mg, même si

la partie terminale du corps de l'animal, située à l'extrémité de la spire, n'est pas digérée.

D'un point de vue strictement énergétique, il est donc préférable pour l'Astérie d'ingérer des proies de grande taille.

Dans les fonds où elle utilise ce type de proies, comme dans les mattes d'herbier (tableaux 3 et 5), son influence sur la structure du peuplement sera peu importante car le nombre des proies ingérées et le temps nécessaire à leur digestion limitent l'ampleur de la prédation. Au contraire, dans les endroits où de telles proies sont plus rares, l'Astérie, en détruisant les jeunes en grand nombre, a un effet plus nocif sur la structure du peuplement. C'est, en particulier, le cas des peuplements des sables fins. En effet, dans un tel fond, pour obtenir la même quantité de nourriture, l'Astérie doit détruire un nombre beaucoup plus élevé d'individus.

Problème des proies difficiles à digérer

Le cas de certaines espèces difficiles à digérer, telles que *Venus gallina* et *Corbula gibba*, pose un problème dans la mesure où ces dernières se trouvent dans les contenus stomacaux de *A. aranciatus* et parfois en grand nombre. Contrairement à ce qui se passe chez *A. bispinosus* (Massé, 1971) pour l'espèce *V. gallina*, la taille des individus ingérés par *A. aranciatus* rend plus difficile le stockage d'un grand nombre d'individus pendant une durée d'au moins 12 jours ; un bon nombre des *V. gallina* ingérées seront rejetées vivantes. Cela peut s'observer en aquarium ; dans un lot de tests vides rejetés par *A. aranciatus*, on trouve des individus vivants de *V. gallina*. Toutefois, au niveau des contenus stomacaux, il est possible de trouver des individus appartenant aux espèces *V. gallina* et *Corbula gibba* en cours de digestion. D'autre part, en aquarium, il est possible d'obtenir la digestion de l'espèce *V. gallina*. En donnant un lot d'une centaine d'individus dont la taille est comprise entre 5 et 15 mm, pendant les 10 premiers jours, une vingtaine de *V. gallina* sont rejetées mortes et une dizaine vivantes ; ensuite, les individus sont rejetés morts à raison de 2 à 4 par jour. On peut penser que les individus qui ont été digérés les premiers étaient dans un état physiologique déficient. En conséquence, *A. aranciatus* peut jouer dans les peuplements un rôle comparable à celui des Nasses qui se nourrissent d'individus moribonds à la suite, par exemple, de conditions biotiques défavorables. Les comportements de nécrophagie sont fréquemment observés chez cette Astérie en Méditerranée (Massé, 1974). Ils sont aussi signalés dans la littérature pour d'autres espèces du genre *Astropecten* (Feder et Christensen, 1966). Sans pour autant considérer qu'il s'agit là d'un comportement normal de *A. aranciatus*, on peut raisonnablement envisager que l'élimination d'individus en mauvaise condition physiologique et particulièrement dans le cas des espèces difficiles à digérer, est un phénomène relativement fréquent expliquant la présence d'individus considérés, d'après l'expérimentation, comme difficiles à digérer et trouvés en cours de digestion dans les contenus stomacaux.

Summary

Feeding biology of *Astropecten aranciatus*.

In shallow waters, down to 30 m deep, there is a relation between the stomach content of *A. aranciatus* and the peaks in the recruitment of some preys such as: *Venerupis aureus*, *Cardium papillosum*, *Cardium tuberculatum*, *Spisula subtruncata*, *Macra corallina*, *Venus gallina*, *Corbula gibba*, *Echinocardium cordatum*...

The average number of preys in a stomach has been stable during this study but is higher for *A. aranciatus* living on fine sand bottoms than for the individuals living on other grounds.

The gonad development when the sea-temperature reaches its lowest level (14 to 11°C), seems to have no influence on the feeding rate.

In all kinds of bottoms, molluscs are the main component of the stomach contents. The percentage of bivalves in the diet of the sea-star greatly fluctuates. When, in some bottoms, this percentage falls down, the percentage of prosobranchs and echinoderms rises up.

The size distribution of mollusc shells found in the stomachs is wide spread, so each prey may have a very different nutritional value. From an energetic point of view, the value of the abundance of a prey is of poor interest to appreciate the real rank of this prey in *A. aranciatus* diet.

Laboratory experiments to determine the average retaining period of preys in the stomach of the sea-star show that the observed abundance of some preys such as *Venus gallina*, *Corbula gibba*... is over estimated. Nevertheless, we may consider that, for those preys which are difficult to digest, *A. aranciatus* eliminates the individuals in poor physiological condition.

The influence of *A. aranciatus* on soft bottom macrofauna is more important on fine sand bottoms where the sea-star feeds on a large number of small preys (mainly bivalves), specially after the recruitment period, than on the other bottoms where *A. aranciatus* feeds on a small number of bigger preys (prosobranchs, echinoderms).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BURLA, H., FERLIN, V., PABST, B. et RIBI, G., 1972. — Notes on the ecology of *Astropecten aranciatus*. *Mar. Biol.*, 14, pp. 235-241.
- CHRISTENSEN, A.M., 1962. — Some aspects of prey-predator relationship in marine level-bottom animal communities. *Proc. First Nat. Coastal and Shallow waters Res. Confer., Los Angeles Abst.*, pp. 69-71.
- CHRISTENSEN, A.M., 1970. — Feeding biology of the sea-star *Astropecten irregularis* Pennant. *Ophelia*, 8, pp. 1-134.
- FARMANFARMAIAN, A., GIESE, A.C., BOOLOOTIAN, R.A. et BENNETT, J., 1958. — Annual reproductive cycles in four species of west coast starfishes. *J. exper. Zool. (Philadelphia)*, 138 (2), pp. 355-367.
- FEDER, H.M. et CHRISTENSEN, A.M., 1966. — Aspects of Asteroid biology. In R. Boolootian (ed.) : *Physiology of Echinodermata*, pp. 88-127. John Wiley and Sons, New York.
- HARMEIJN, J.G., 1964. — Etude de l'endofaune des « mattes » d'herbiers de *Posidonia oceanica* (Delile). *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 35, fasc. 51, pp. 43-105.
- MASSÉ, H., 1966. — Contribution à l'écologie du genre *Astropecten* Linck. *Rec. Trav. St. mar. Endoume* 41, fasc. 57, pp. 187-191.
- MASSÉ, H., 1971a. — Contribution à l'étude de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de Provence : I - La baie de Bandol. *Téthys*, 2 (4), 1970, pp. 783-820.
- MASSÉ, H., 1971 b. — Contribution à l'étude de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de Provence : III - Anse de Verdon ; IV - Anse de Saint-Gervais (Golfe de Fos). *Téthys*, 3 (2), pp. 283-319.
- MASSÉ, H., 1972. — Contribution à l'étude quantitative et dynamique de peuplements des sables fins infralittoraux : V - La côte de Camargue. *Téthys*, 3 (3), pp. 539-568.
- MASSÉ, H., 1974. — Ethologie alimentaire de *Astropecten aranciatus* Linné. In H. Barnes (ed.), *Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp.* (in press).
- PÉRÈS, J.M. et PICARD, J., 1964. — Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 31, fasc. 47, pp. 1-137.