

ASPECTS MORPHOMÉTRIQUES DE LA CROISSANCE DE DEUX ECHINOÏDES DU GOLFE DE MARSEILLE, *PARACENTROTUS LIVIDUS* (LMK) ET *ARBACIA UXULA* L.

par

Marie-Berthe Régis

Laboratoire de Zoologie Marine, Université d'Aix-Marseille III,
Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme,
Rue Henri-Poincaré, 13397 Marseille Cedex 13

Résumé

Le traitement mathématique, par l'analyse de Reeve, des paramètres morphométriques de la croissance, montre que celle-ci est plus harmonique chez *Arbacia lixula* que chez *Paracentrotus lividus*. Si l'accroissement en hauteur et en diamètre du test se fait, proportionnellement, au même rythme chez les deux espèces, il en est tout autrement pour l'accroissement en longueur des piquants. Chez *A. lixula*, il y a un changement important dans le rythme d'accroissement, qui, à un certain moment du développement, s'inverse : chez les jeunes, proportionnellement, les piquants s'allongent beaucoup plus vite que le diamètre ne croît, alors que, chez les adultes, le rythme tend à se ralentir de plus en plus, au fur et à mesure que l'individu approche de la taille maximale de l'espèce. Ce changement de rythme paraît lié au mode de collecte de la nourriture : les jeunes dont la lanterne d'Aristote, encore relativement faible, ne permet pas une exploitation satisfaisante des peuplements de Corallinacées crustacées, bénéficient, par contre, grâce à la microstructure particulièrement poreuse de leurs piquants du matériel organique dissous issu du lessivage des peuplements algaux.

Chez *P. lividus*, étudié en trois stations différant par la profondeur, la nature du substrat, le mode et les peuplements végétaux, nous avons noté des différences marquées du rythme d'accroissement des piquants suivant les populations. Connaissant l'importance du rôle joué par les piquants dans la collecte du matériel dissous ou finement particulaire, nous constatons que chaque population apparaît parfaitement adaptée au biotope dans lequel elle se trouve et que, en fonction de cette adaptation, elle « oriente » les modalités de sa croissance dans le sens qui lui est le plus favorable.

Introduction

Nous avons abordé l'étude de la croissance morphométrique de deux échinoïdes *Paracentrotus lividus* (Lmk.) et *Arbacia lixula* L. en considérant les paramètres morphologiques de la croissance globale. Notre étude a été basée uniquement sur les mesures linéaires de divers paramètres qui seront définis plus loin ; les données ont été traitées par des méthodes statistiques.

A notre connaissance, aucune étude détaillée de biométrie, du moins telle que nous l'avons envisagée, n'a jamais été entreprise sur les échinoïdes. En effet, la littérature, la plupart du temps, ne

fournit sur ce point que des informations préliminaires et/ou lacunaires. Au contraire, nous avons essayé de réaliser une étude aussi complète que possible de ces aspects particuliers et mal connus de la croissance sur ces deux espèces, les plus communes, du Golfe de Marseille.

Les tout premiers résultats ont déjà fait l'objet de deux notes préliminaires (Régis, 1969 ; 1973).

Dans un premier temps, nous exposerons les résultats qui concernent *Paracentrotus Hindus* puis, dans un deuxième temps, ceux relatifs à *Arbacia lixula*, et nous essaierons d'établir une comparaison entre ces deux espèces.

Méthodes

1. Choix des stations de prélèvement

Nous avons étudié des populations de *P. lividus* prélevées en trois stations différant les unes des autres par la profondeur, la nature du substrat, le mode (l'exposition aux vagues et houles correspondant aux différents régimes de vent), ainsi que par le peuplement associé, envisagé principalement sous l'angle des ressources alimentaires disponibles pour cet échinoïde. Après une prospection préliminaire, nous nous sommes volontairement limitée à trois stations qui nous ont paru être suffisamment représentatives des trois principaux biotopes occupés par *P. lividus*. En effet, cet échinoïde, pratiquement localisé à l'étage infralittoral, colonise des substrats aussi divers que le sont la matte morte de Posidonie, l'herbier de Posidonie et, enfin, des surfaces rocheuses diverses (souvent occupées par des peuplements de métaphytes), notamment lorsque ces surfaces prennent la forme d'éboulis.

Les stations qui seront mentionnées ci-après, ont été retenues également en fonction des caractéristiques des populations de *P. lividus* : homogénéité, échantillonnage satisfaisant aux diverses étapes de la croissance et densité suffisamment élevée, tous ces caractères étant favorables à une étude statistique.

a) Ile de Pomègues

Cette station est située sur le versant SE de l'île, dans une petite crique bien abritée, où le mode est moyennement, mais fréquemment agité, à une profondeur variant entre 2 m et 4 m. Le substrat est constitué par la matte morte formant des surfaces subhorizontales. La densité des populations de *P. lividus*, importante, est de l'ordre de 30 individus au mètre carré. Le peuplement végétal, pauvre en algues multicellulaires, est constitué principalement de diatomées sessiles : *Amphora*, *Cocconeis*, *Diploneis*, *Synedra*, etc.

b) Tiboulen de Maire

La station de Tiboulen de Maire se trouve à une profondeur de l'ordre de 6 à 7 m, dans la passe entre l'îlot de Tiboulen de Maire et l'île Maire elle-même. La circulation des eaux y est intense quel que soit le régime des vents (NNW ou ESE), d'autant plus que le seuil se trouve à une profondeur de l'ordre de 4,50 m. Le substrat est consti-

tué d'un éboulis rocheux recouvert à 100 p. 100 d'un peuplement d'algues multicellulaires, parmi lesquelles dominent *Halopteris scoparia*, *Padina pavonica*, *Cladostephus verticillatus*, *Corallina mediterranea*, diverses Gélidiales, Céramiales et Polysiphoniées, ainsi que *Codium dichotomum* ; par places, apparaissent des placages blancs de la Corallinacée *Lithophyllum incrustans*. La densité moyenne de population des *Paracentrotus* est de l'ordre de 20 individus au mètre carré.

c) Plateau des Chèvres

Situé entre le littoral de Marseilleveyre et l'île Jaïve, ce plateau peu profond (12 à 17 m) était occupé, à l'époque des prélèvements (1970-1973), par un herbier de Posidonie moins dégradé qu'il ne l'est actuellement. La densité moyenne de la population des *Paracentrotus* y était de l'ordre de 35-40 individus au mètre carré, au voisinage immédiat des touffes de la phanérogame, ce qui correspond à un phénomène de surdispersion.

Les populations d'*Arbacia lixula* ont été prélevées à l'îlot de Tiboulén de Maire, à la même station que les *Paracentrotus*, mais à une profondeur un peu plus importante, variant entre 8 et 10 m. La densité des *Arbacia*, plus faible que celle des *Paracentrotus*, est de l'ordre de 10 à 15 individus par mètre carré.

Dans chacune de ces stations, nous avons effectué des prélèvements mensuels, échelonnés sur les quatre mêmes années. Chaque prélèvement comptait au moins 100 individus, récoltés en plongée, sur une surface d'un mètre carré plusieurs fois répétée grâce à l'application sur le substrat d'un cadre en fer galvanisé.

2. Paramètres étudiés

Ils se rapportent, d'une part, au test entier de l'oursin et, d'autre part, à l'appareil masticateur (lanterne d'Aristote). Ils ont été choisis afin de conduire à une appréciation satisfaisante de la croissance de divers caractères morphologiques facilement quantifiables. Nous avons donc mesuré le diamètre à l'ambitus (D), la hauteur du test

(H) et calculé l'aplatissement, défini comme étant le rapport $\frac{H}{D}$;

nous avons également pris en considération le diamètre des ouvertures péristomienne et périproctale. Nous avons mesuré aussi la longueur moyenne des piquants, la hauteur des auricules et, enfin, pour la lanterne d'Aristote, la hauteur d'une mâchoire.

3. Mesure des paramètres

Afin d'effectuer les mesures toujours dans les mêmes conditions, nous avons évalué le diamètre du test à l'ambitus, en prenant comme point de repère fixe l'interradius 2 où se trouve la plaque madréporique, conformément à la nomenclature adoptée par Lovén (1875) et en regardant l'échinoïde par la face orale. C'est à partir de ce même interradius 2 que nous avons mesuré la hauteur du test, dans un plan perpendiculaire à celui du diamètre et après avoir enlevé les plaques de la rosette apicale, lesquelles sont toujours plus ou moins saillantes. Nous avons mesuré le diamètre des ouvertures péristomienne et périproctale suivant le même principe.

Pour évaluer la longueur des piquants, nous avons prélevé, quand cela était possible compte tenu de la taille, 100 radioles (primaires) par échantillon, dans une zone circulaire située de part et d'autre de l'ambitus et calculé la valeur moyenne. Pour la lanterne d'Aristote, nous avons mesuré la hauteur d'une seule mâchoire prise dans son plus grand axe (en effet, les mesures individuelles de chacune des mâchoires n'ont pas mis en évidence de différences notables). Pour les auricules, nous avons mesuré leur hauteur sur la face externe.

Toutes les mesures, exprimées en mm, ont été appréciées au 1/10 de mm.

TRAITEMENT MATHÉMATIQUE DES DONNÉES

1. Situation du problème

Dans l'étude des phénomènes de croissance relative, il est possible d'exprimer la croissance d'un élément morphologique ou pondéral par rapport à un autre, ou par rapport à l'individu considéré in toto. On se réfère pour cela à un modèle linéaire simple, qui réalise la meilleure approximation des relations d'interdépendance de croissance des deux éléments considérés : loi d'allométrie simple (Huxley et Teissier, 1936) ou droite de Teissier (1948).

2. Différences décelables

Dans les phénomènes d'allométrie, le premier axe d'inertie de l'ellipse est toujours très grand par rapport au second, auquel correspond une explication de la variance totale qui peut être considérée comme négligeable. Dès lors, trois sortes de différences peuvent apparaître entre les ellipses représentant les échantillons de données considérées : (1) une différence dans le volume des ellipses, qui traduit une dispersion inégale ; (2) une différence de position entre les barycentres des ellipses ; (3) une différence d'orientation des ellipses, au sens du premier axe.

La première source de différence peut être supprimée par standardisation des données. Pour homogénéiser les variances des paramètres considérés, nous avons adopté la transformation normalisante $\log x$.

La méthode préconisée par Reeve (1940) permet de lester les différences correspondant aux deuxième et troisième éventualités par la comparaison des droites de régression. Elle permet de déceler entre des séries de mesures sur la croissance relative : (1) des différences provenant des valeurs du coefficient de croissance (taux de croissance différentiel), c'est-à-dire les différences de pente des droites d'allométrie ; (2) des différences provenant de la taille de l'organe considéré, qui peuvent être plus élevées d'un échantillon à l'autre ; on parlera alors de différences de position des droites d'allométrie.

Pratiquement, on peut procéder à la comparaison des droites de régression selon deux méthodes. Celle du test t qui consiste à comparer la différence entre les pentes, ou bien la différence de position des droites parallèles mesurée selon l'axe des y , à la variance de cette différence. Cette méthode présente l'inconvénient de ne s'appliquer qu'à deux droites. La méthode de Reeve qui utilise le test F permet la comparaison de n droites.

3. Principe de l'analyse de Reeve

On teste la différence de pente entre les n droites considérées en les comparant à n droites parallèles passant par les n barycentres dont la pente commune est obtenue par une translation amenant les différents barycentres en coïncidence. La méthode se ramène à une analyse de

variance à l'intérieur des groupes et entre les groupes. Toutefois, en vue de préciser les différences quantitatives observées et qui pourraient être en partie imputables à l'emploi des droites de régression (Mayrat, 1964), nous avons calculé, pour chaque paramètre, les coefficients définissant les axes majeurs réduits (droites de Teissier, 1948), qui donnent une idée plus juste de la croissance relative des paramètres considérés. Le nombre de couples à comparer étant très élevé, nous avons employé le programme rédigé en Fortran IV par Blanc et Kérambrun (1972). Ce programme a été modifié pour permettre son passage sur l'ordinateur Cil Iris 80.

TABLEAU 1

TABLE 1

valeurs des coefficients de croissance des paramètres hauteur (H) et longueur des piquants (Lp) en fonction du diamètre du test pour l'ensemble de la population et pour les groupes 1 et 2 de *Paracentrotus lividus* dans les trois stations : 1, île de Pomègues ; 2, îlot de Tiboulen de Maire ; 3, Plateau des Chèvres.

		St	a±sa	b±sb	a _T	b _T	r
Ensemble Population	D-H	1	1.002±0.007	−0.305±0.011	1.018	−0.332	0.984
		2	1.090±0.007	−0.416±0.011	1.098	−0.432	0.993
		3	1.131±0.008	−0.463±0.013	1.140	−0.477	0.993
	D-Lp	1	0.899±0.016	−0.313±0.024	0.977	−0.445	0.910
		2	0.795±0.013	−0.120±0.021	0.830	−0.173	0.968
		3	0.665±0.015	−0.064±0.023	0.706	−0.008	0.933
Groupe 1	D-H	1	0.962±0.020	−0.259±0.025	0.983	−0.286	0.979
		2	0.976±0.021	−0.275±0.025	0.992	−0.295	0.980
		3	1.088±0.011	−0.408±0.015	1.093	−0.415	1.000
	D-Lp	1	0.715±0.042	−0.110±0.052	0.827	−0.249	0.855
		2	1.195±0.046	−0.608±0.057	1.257	−0.685	0.944
		3	0.754±0.027	−0.074±0.037	0.795	−0.131	0.950
Groupe 2	D-H	1	0.937±0.022	−0.207±0.034	1.039	−0.362	0.902
		2	1.169±0.021	−0.546±0.033	1.198	−0.592	0.976
		3	1.260±0.037	−0.661±0.056	1.309	−0.737	0.962
	D-Lp	1	1.136±0.050	−0.679±0.076	1.523	−1.270	0.746
		2	0.697±0.028	0.046±0.045	0.782	−0.089	0.892
		3	0.424±0.044	0.454±0.068	0.605	−0.176	0.701

TABLE 2

degré de signification des différences observées : niveau de probabilité en fonction des valeurs de t pour une différence de pente.

			Tiboulen de Maire	Plateau des Chèvres
Ensemble Population	D-H	Pomègues	<0.01	<0.01
		Tiboulen Maire		<0.01
	D-Lp	Pomègues	<0.01	<0.01
		Tiboulen Maire		<0.01
Groupe 1	D-H	Pomègues	—	<0.01
		Tiboulen Maire		<0.01
	D-Lp	Pomègues	<0.01	—
		Tiboulen Maire		<0.01
Groupe 2	D-H	Pomègues	<0.01	<0.01
		Tiboulen Maire		<0.01
	D-Lp	Pomègues	<0.01	<0.01
		Tiboulen Maire		<0.01

Dans un premier temps, nous avons procédé à une analyse globale de l'ensemble de la population, afin d'apprécier la relation existant entre les différents paramètres morphologiques par rapport à l'un d'entre eux

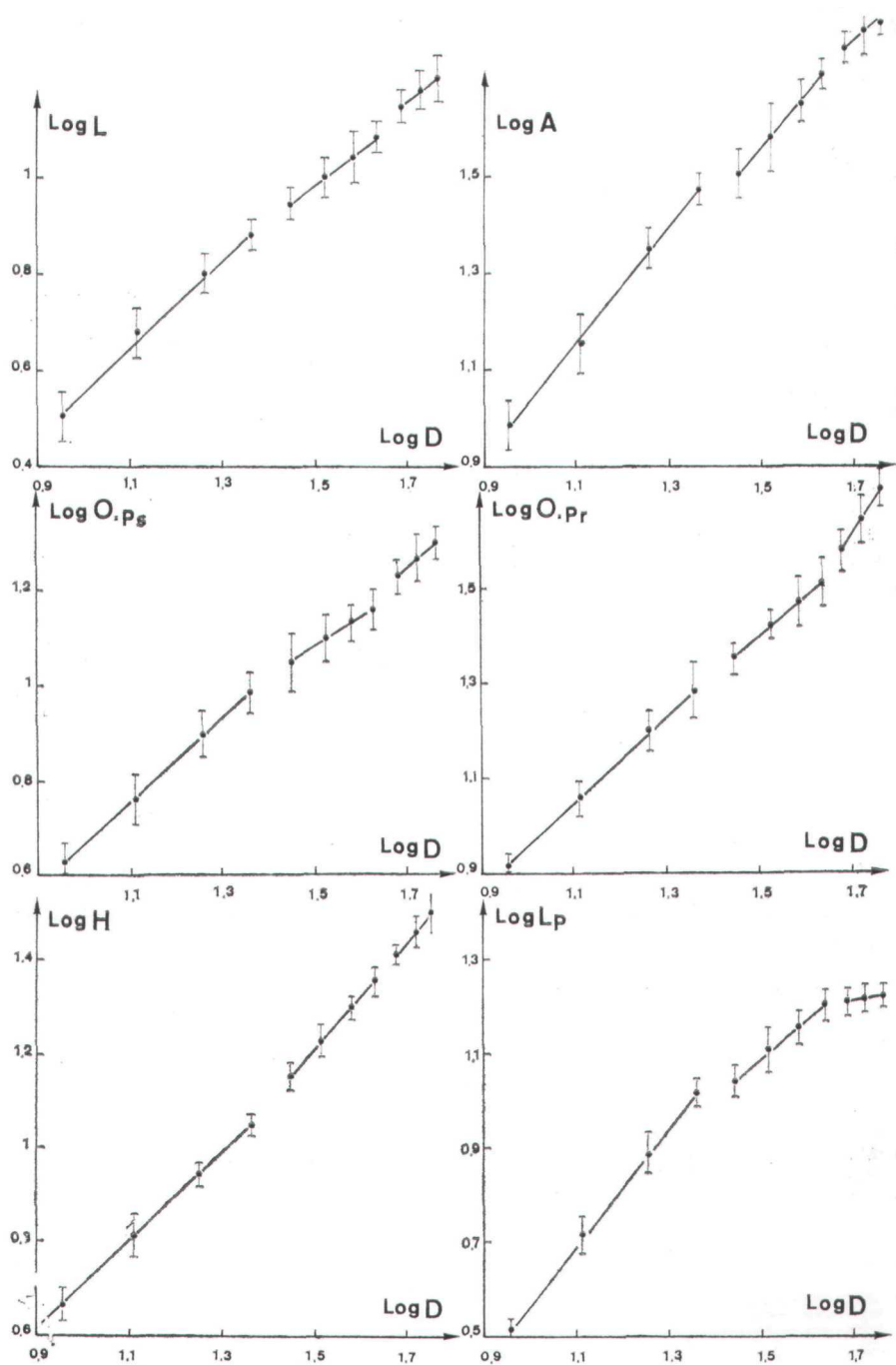


FIG. 1

Evolution des caractères morphologiques mesurés en fonction du diamètre du test chez *Paracentrotus lividus* : détermination des groupes de taille.

pris comme « grandeur » de référence. Mais, sachant que la relation d'allométrie ne dépend généralement pas de l'âge de l'individu, nous avons été amenée à conduire une analyse plus fine, notamment pour déceler d'éventuels taux de croissance différentiels au sein de la population. Dans un deuxième temps, nous n'avons plus travaillé sur l'ensemble de la population (c'est-à-dire sur toutes les classes de taille, allant de 5 mm à 55 mm de diamètre) mais sur des groupes de classes de taille, groupes qui n'ont pas été définis arbitrairement, mais par des méthodes statistiques classiques.

En effet, pour chaque classe de taille de 5 mm d'étendue, nous avons, sur des valeurs logarithmiques, calculé la taille moyenne et, pour chaque paramètre envisagé, l'écart-type, la moyenne et son intervalle de confiance. En coordonnées logarithmiques, nous avons tracé l'évolution de chaque paramètre en fonction du diamètre du test, d'une part, et en fonction de sa hauteur, d'autre part. Il est apparu ainsi de manière régulière sur toutes les courbes (Fig. 1) et quel que soit le paramètre, un premier point d'inflexion à la limite des classes 21-25 mm et 26-30 mm et un deuxième point d'inflexion à la limite des classes 41-45 et 46-55 mm.

Ces deux points d'inflexion apparaissant constamment sur nos courbes, nous ont conduite à admettre qu'à l'intérieur de ces limites, les oursins se répartissent donc en trois groupes de taille de 5 à 25 mm, de 26 à 45 mm et de 46 à 55 mm de diamètre chez *P. lividus* et en deux groupes de taille de 5 à 25 mm et de 26 à 50 mm de diamètre chez *A. lixula*.

Pour chaque groupe ainsi délimité, nous avons traité les données par une deuxième analyse de Reeve.

Nous avons effectué ces deux séries d'analyse pour chacune des populations de *P. lividus* prélevées dans les trois stations décrites plus haut, ainsi que pour la population de *A. lixula* prélevée à l'îlot de Tiboulen de Maire.

Enfin, nous avons, pour les deux séries d'analyse, testé les différences de pente entre les divers paramètres étudiés simultanément dans les trois stations pour l'ensemble de la population et, entre les différents groupes de taille, au sein de la même population, d'une part et avec les **populations** des autres stations, d'autre part, cela afin de mettre en évidence une éventuelle influence du biotope sur l'allure et le taux de la croissance des paramètres morphologiques étudiés et de déceler, éventuellement, un taux différentiel de croissance au cours du développement. Enfin, nous avons testé les différences de pente entre *P. lividus* et *A. lixula* pour les divers paramètres étudiés pour l'ensemble de la population, d'une part et pour les deux groupes de taille comparables, d'autre part, afin d'apprécier les différences ou similitudes de croissance entre ces deux espèces.

Dans la présente note, il ne nous a pas semblé utile de détailler les **analyses** relatives à tous les paramètres ; nous insisterons principalement sur la hauteur du test et la longueur des piquants. Les résultats relatifs aux autres paramètres : diamètres de l'ouverture péristomienne et de l'ouverture périproctale, auricules et lanterne d'Aristote, ne seront discutés que dans les conclusions, car ils ont déjà fait l'objet d'un examen détaillé (Régis, 1978).

ANALYSE DES RÉSULTATS OBTENUS SUR *PARACENTROTUS LIVIDUS*

Au sein de chaque population de *Paracentrotus lividus*, pour apprécier la relation existant entre les différents paramètres étudiés, nous considérons les coefficients (an) définissant les axes majeurs réduits ou droites de Teissier. Pour comparer les populations entre

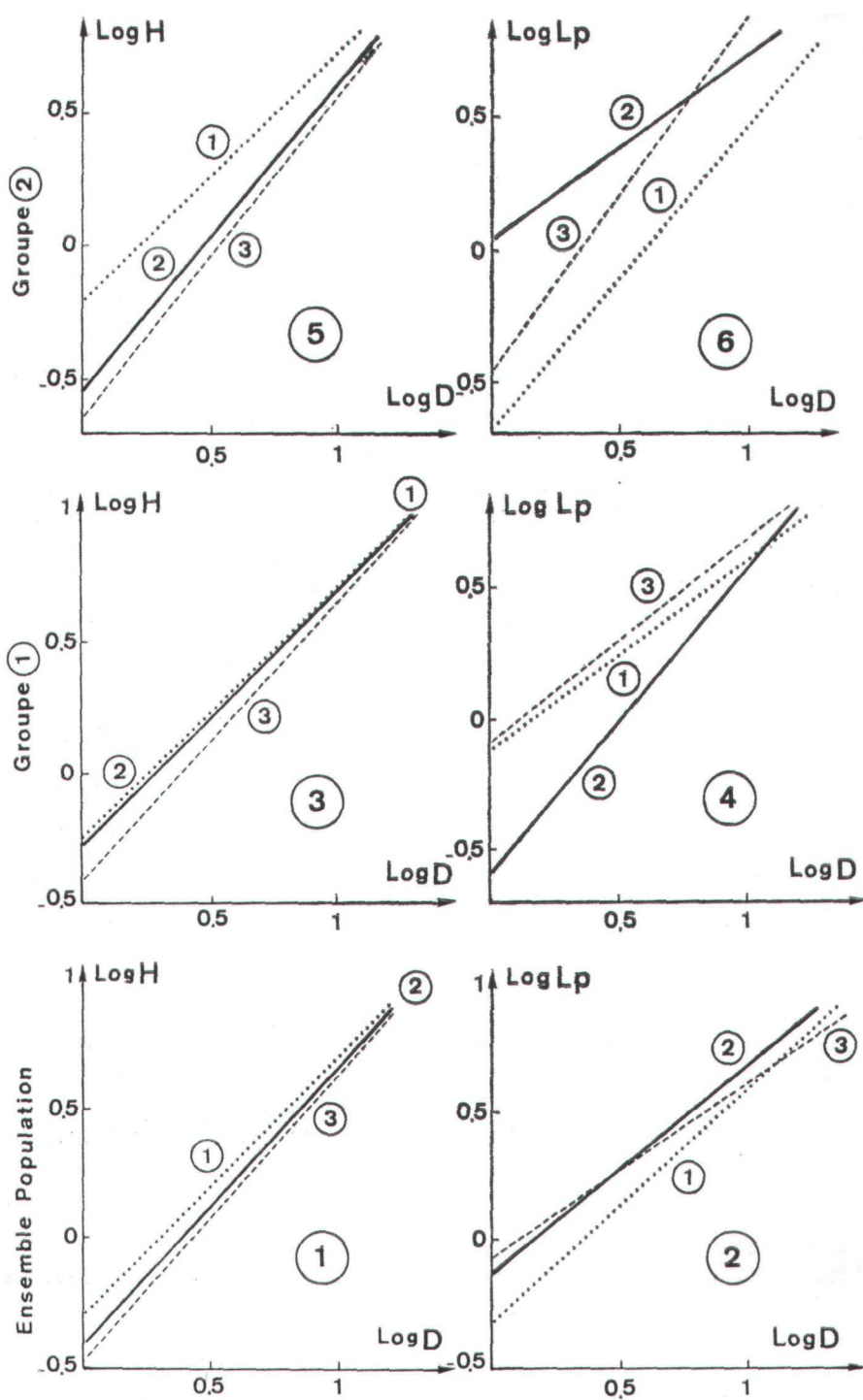


FIG. 2

Croissance comparée de la hauteur du test (H) et de la longueur des piquants (Lp) en fonction du diamètre du test de *Paracentrotus lividus* pour l'ensemble de la population et pour les groupes 1 et 2, dans les trois stations étudiées.

elles, nous nous référons aux différences de pente des droites de régression (coefficient a) calculées et testées par la méthode de Reeve.

Les coefficients aT et a sont reliés par la relation :

$$aT = \frac{a}{r}$$

Plus $1/r$ tendra vers 1, plus les deux coefficients tendront à prendre la même valeur et inversement. Les résultats sont exprimés dans le tableau 1 et l'illustration est donnée par la figure 2.

I. Croissance relative des divers paramètres étudiés en fonction du diamètre du test

1. Hauteur du test

a) Analyse de l'ensemble de la population

Les valeurs des coefficients aT (tableau 1) pour chacune des populations mettent en évidence une relation d'isométrie entre la croissance du diamètre et celle de la hauteur du test pour la population de l'île de Pomègues (1) et pour celle de l'îlot de Tiboulen de Maire (2). La population du Plateau des Chèvres (3) présente une allométrie légèrement majorante. La croissance du test dans les deux dimensions de l'espace s'effectue donc, proportionnellement, au même rythme pour l'ensemble de la population dans les deux premières stations. Au Plateau des Chèvres, la hauteur tend à s'accroître, proportionnellement, plus vite que le diamètre.

Les valeurs du coefficient a (tableau 1), par contre, révèlent des différences de pente significatives à un niveau de probabilité 0,01, entre les trois stations (Fig. 2, 1).

Le taux de croissance n'est donc pas comparable dans les trois populations ; il tend à s'élever dans l'ordre ci-après indiqué des populations : île de Pomègues — Tiboulen de Maire — Plateau des Chèvres. En outre, l'étude du rapport moyen H/D montre un certain gradient au sein de ces trois populations ; il est de 0,506 pour l'île de Pomègues, 0,514 pour Tiboulen de Maire et de 0,541 pour le Plateau des Chèvres.

Une étude comparable faite par Nataf (1954), toujours sur *P. lividus*, à l'île de Beclém (Roscoff), fait apparaître un rapport à peu près semblable $H/D = 0,550$.

Il semble donc que, malgré la dissemblance des conditions écologiques entre les stations du Golfe de Marseille, d'une part et, d'autre part, celles d'ordre à la fois climatique et écologique entre celles-ci et Beclém, les populations de *P. lividus*, pour cet aspect particulier de la croissance obéiraient à une même loi. D'ailleurs la même relation a été trouvée par Gamble (1967), sur la côte Ouest de Malte.

Par contre, ces résultats sont sensiblement différents de ceux exposés par Swan (1958) pour *Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F. Millier). Cet auteur a mis en évidence quatre phases dans la croissance en hauteur — chacune étant caractérisée par un certain coefficient — dont il ne donne pas le détail. Au début, il y a isométrie entre l'aplatissement et le diamètre du test ; puis, à partir de la classe

de 15 mm, la hauteur tend à croître plus rapidement que le diamètre et le phénomène s'accroît de plus en plus, au fur et à mesure que l'on considère des tailles de plus en plus grandes. Hagstrom et Lanning (1964) sur *Echinus esculentus* des côtes occidentales de Norvège et Mc Pherson (1965) sur *Tripneustes ventricosus* et sur *Eucidaris tribuloides* (1968) ont trouvé également, selon les zones de récoltes, des droites dont les pentes étaient différentes.

Par contre, Gonor (1972) obtient trois équations de droites de régression identiques pour des spécimens de *Strongylocentrotus purpuratus* prélevés en trois stations différentes. Fuji (1967), sur *Strongylocentrotus intermedius*, ne trouve pas de différences significatives dans la pente et la position des droites de régression, en fonction des saisons.

b) Analyse par groupe

Le groupe 1 (5 à 25 mm de diamètre) renferme des individus qui sont immatures. L'isométrie n'est plus aussi parfaite (tableau 1) pour les populations des deux premières stations et celle du Plateau des Chèvres présente une allométrie très faiblement positive. Les différentes valeurs du coefficient a sont significatives à un niveau de probabilité 0,01 pour les populations de l'île de Pomègues et du Plateau de Chèvres, d'une part, et pour celles de Tiboulén de Maire et du Plateau des Chèvres, d'autre part (Fig. 2, 3). Donc, pour les jeunes *P. lividus* de l'île de Pomègues et de Tiboulén de Maire, la croissance en hauteur s'effectuerait à la même vitesse. Le rapport moyen H/D est de 0,492 pour les jeunes de l'île de Pomègues et Tiboulén de Maire, de 0,500 pour les jeunes du Plateau des Chèvres.

Le groupe 2 (26 à 45 mm de diamètre) renferme des sub-adultes (individus aptes à se reproduire pendant l'année en cours à condition que les séquences météorologiques soient favorables) et des adultes. Les valeurs du coefficient aT (tableau 1) indiquent qu'il y a isométrie pour la population de l'île de Pomègues et allométrie pour les populations de l'îlot de Tiboulén de Maire et du Plateau des Chèvres. Il y a donc un changement de rythme qui se traduit par une accélération de la vitesse d'accroissement du test en hauteur, accélération surtout marquée pour les populations de l'îlot de Tiboulén de Maire et du Plateau des Chèvres. Les différences de pente sont toutes significatives au niveau de probabilité 0,01 (Fig. 2, 5). Le rapport moyen H/D est de 0,500 pour les *P. lividus* de l'île de Pomègues, de 0,512 pour ceux de l'îlot de Tiboulén de Maire et de 0,545 pour ceux du Plateau des Chèvres. Donc, avec l'âge, la hauteur du test tend à s'accroître, proportionnellement, plus vite que son diamètre, phénomène qui, dans l'analyse de l'ensemble de la population, était masqué pour celle de l'îlot de Tiboulén de Maire, d'une part, et pour celle de l'île de Pomègues, d'autre part ; ce cas précis souligne l'intérêt d'une analyse plus fine des résultats.

Le groupe 3 (46 à 55 mm de diamètre) renferme essentiellement des individus âgés. Il n'y a plus de corrélation (le coefficient r n'est plus significatif) ; la croissance en hauteur devient de plus en plus faible au fur et à mesure qu'on se rapproche de la taille maximale atteinte par l'espèce.

2. Longueur des piquants

a) Analyse de l'ensemble de la population

Les valeurs du coefficient a (tableau 1) révèlent une relation proche de l'isométrie pour la population de l'île de Pomègues tandis que, pour celles de Tiboulen de Maire et du Plateau des Chèvres, il y a allométrie minorante. Pour ces deux dernières populations, il y a donc une dysharmonie de croissance très marquée au profit du diamètre. Tandis que le diamètre continue à s'accroître régulièrement, les piquants, eux, proportionnellement ne s'accroissent plus au même rythme.

Le taux de croissance (tableau 1) est très différent selon les stations ; les différences de pente sont significatives à un niveau de probabilité 0,01 (Fig. 2, 2). C'est au Plateau des Chèvres que le taux de croissance est le plus faible, alors que, pour la croissance en hauteur, il est au contraire le plus important des trois stations. Il y a une relation inverse entre le taux de croissance de ces deux paramètres pour les trois stations concernées.

GROUPE 1.

b) Analyse par groupe

La relation d'allométrie est minorante pour les jeunes de l'île de Pomègues et du Plateau des Chèvres. Elle est majorante pour les jeunes de Tiboulen de Maire (tableau 1).

Les différences de pente sont significatives à un niveau de probabilité 0,01 pour les *P. lividus* de l'île de Pomègues et ceux de Tiboulen de Maire d'une part, et pour ceux de Tiboulen de Maire et du Plateau des Chèvres, d'autre part (Fig. 2, 4). Donc, la vitesse d'accroissement de la longueur des piquants par rapport au diamètre du test, serait analogue pour les jeunes de *P. lividus* à l'île de Pomègues et au Plateau des Chèvres, mais plus faible qu'à Tiboulen de Maire.

GROUPE 2.

Les valeurs du coefficient aT (tableau 1) indiquent que, chez les adultes de l'île de Pomègues et de l'îlot de Tiboulen de Maire, il y a une inversion du rythme de croissance ; les piquants s'accroissent en longueur, proportionnellement, plus vite chez les *P. lividus* de l'île de Pomègues (allométrie majorante), tandis qu'ils s'accroissent sur un rythme, proportionnellement, plus lent chez les *P. lividus* de l'îlot de Tiboulen de Maire (allométrie minorante) ; au Plateau des Chèvres, l'allométrie est toujours minorante, mais à un degré plus marqué. Les différences de pente entre les populations prises deux à deux, sont toutes très significatives à un niveau de probabilité 0,01 (Fig. 2, 6).

Au cours du développement, il y a donc un changement de rythme très marqué pour la population de l'île de Pomègues, d'une part, et pour celle de l'îlot de Tiboulen de Maire, d'autre part, mais le changement de rythme se fait d'une manière inverse pour les deux populations.

GROUPE 3.

L'accroissement en longueur des piquants est de plus en plus faible et il n'y a plus de corrélation entre les deux paramètres : diamètre du test-longueur des piquants.

II. Discussion

De l'analyse des résultats obtenus sur *P. lividus*, se dégagent trois types de relation dans l'interdépendance de ces divers paramètres.

- Il y a isométrie entre l'accroissement en hauteur et en diamètre du test pour les populations des stations 1 et 2, tandis que la population de la station 3 est caractérisée par une allométrie faiblement majorante.
- Il y a allométrie faiblement majorante entre la croissance des auricules et le diamètre du test pour les trois populations.
- Il y a allométrie faiblement minorante entre le diamètre de l'ouverture périproctale et le diamètre du test pour les trois populations.
- Il y a allométrie fortement minorante pour l'accroissement en longueur des piquants, pour le diamètre de l'ouverture péristomienne et pour l'accroissement en hauteur de la lanterne d'Aristote, au sein des trois populations.

Nous pouvons donc conclure que la croissance de ces divers caractères morphologiques n'est pas homogène ; chacun va évoluer suivant un rythme qui lui est propre. Cependant, quel que soit le biotope, nous retrouvons pour chacun de ces caractères morphologiques le même type de croissance ; ce n'est que leur vitesse d'accroissement respectif qui permet une certaine discrimination au sein des populations étudiées. En effet, c'est au Plateau des Chèvres, domaine de l'herbier de Posidonie, rappelons-le, que la croissance s'effectuerait sur le rythme le plus rapide pour les paramètres directement liés à la morphologie générale du test ; en revanche, la longueur des piquants s'accroîtrait le plus lentement. Ces particularités relevées dans la population du Plateau des Chèvres semblent appeler deux remarques : d'une part, il est frappant de constater que le rapport H/D est le plus élevé, alors qu'il s'agit de la plus profonde des stations échantillonnées (17 m), c'est-à-dire de celle où les efforts exercés sur la région apicale du test sont certainement moins fréquents et moins intenses qu'ils ne le sont à de plus faibles profondeurs par mer agitée ; d'autre part, il est frappant de constater que la longueur des piquants s'accroît moins vite dans cette station par rapport aux deux autres, alors que c'est celle précisément dans laquelle la nature du peuplement végétal et le mode permettent d'admettre que les ressources en matériel dissous et finement particulaire sont les plus faibles.

Dans les deux autres biotopes, la croissance des divers caractères morphologiques semble s'effectuer au même rythme, mais l'accroissement en longueur des piquants est plus rapide pour la population de l'île de Pomègues que pour celle de Tiboulén de Maire ; or, c'est à l'île de Pomègues que, par rapport à l'ensemble des ressources trophiques disponibles pour *P. lividus*, celles se trouvant à l'état dissous ou finement particulaire doivent représenter le plus fort pourcentage. Quand on connaît l'importance du rôle joué par les piquants dans la collecte de ce matériel dissous ou finement particulaire (Régis,

1979), on constate que chaque population apparaît parfaitement adaptée au biotope dans lequel elle se trouve et qu'en fonction de cette adaptation, elle « oriente » les modalités de sa croissance dans le sens qui lui est le plus favorable. Une croissance particulièrement rapide des piquants est donc d'un avantage plus évident pour les individus de l'île de Pomègues que pour ceux du Plateau des Chèvres, puisque cela permet aux premiers de collecter plus précocement et plus efficacement la nourriture non macroscopique et, par voie de conséquence, de pallier dans une certaine mesure l'insuffisance de cette dernière.

L'étude séparée de la croissance de ces divers paramètres chez les différents groupes fait apparaître que la vitesse d'accroissement de la plupart de ces caractères morphologiques est moins rapide chez les jeunes que chez les adultes. Donc, au cours du développement, la croissance de ces caractères morphologiques s'effectuerait suivant deux rythmes propres ; mais, à partir d'une certaine taille, donc, dans une certaine mesure, d'un certain âge, la croissance se ralentit à l'extrême et n'est plus décelable.

ANALYSE DES RÉSULTATS OBTENUS SUR *ARBACIA UXULA*

Croissance relative des divers paramètres étudiés en fonction du diamètre du test

1. Hauteur du test

a) *Analyse de l'ensemble de la population*

La valeur du coefficient a (tableau 2) indique qu'il y a une relation d'isométrie parfaite entre la croissance en hauteur et la croissance en diamètre du test ; donc, tout au long du développement, ces deux paramètres vont évoluer, proportionnellement, au même rythme. Le rapport moyen H/D est de 0,500 quelle que soit la taille envisagée.

Il s'agit donc d'une relation de même nature que celle observée pour la population de *P. lividus* étudiée dans la même station (îlot de Tiboulen de Maïre). Par contre, la valeur du coefficient a révèle une différence de pente significative à un niveau de probabilité 0,01 entre les populations d'*Arbacia* et de *Paracentrotus*. La vitesse d'accroissement en hauteur du test est, proportionnellement, plus rapide pour *P. lividus*.

b) *Analyse par groupe*

Pour les deux groupes (Gr. 1 : 10 à 25 mm de diamètre ; Gr. 2 : 26 à 50 mm de diamètre), il existe toujours une relation d'isométrie entre les deux paramètres, mais l'isométrie est moins parfaite pour le groupe 1. Le coefficient a prend la même valeur dans les deux groupes, ce qui laisse supposer que la vitesse d'accroissement en hauteur du test ne varie pas au cours du développement (tableau 2).

La différence de pente relative à la croissance des jeunes individus d'*Arbacia* et de *Paracentrotus* n'est pas significative ; ils effectueraient donc leur croissance en hauteur, proportionnellement, au même rythme. Par contre, pour les adultes, la croissance en hauteur du test s'effectue sur un rythme proportionnellement plus rapide chez *P. lividus* que chez *A. lixula* ; le rapport moyen H/D est de 0,512 pour *P. lividus* et de 0,492 pour *A. lixula*.

TABLEAU 2

Valeurs des coefficients de croissance des paramètres hauteur (H) et longueur des piquants (Lp) en fonction du diamètre du test pour l'ensemble de la population et pour les groupes 1 et 2 d'*Arbacia lixula*.

		a±sa	b±sb	a _T	b _T	r
Ensemble Population	D-H	0.975±0.013	—0.280±0.020	1.002	—0.321	0.973
	D-Lp	0.616±0.022	0.326±0.035	0.732	0.148	0.841
Groupe 1	D-H	0.930±0.040	—0.229±0.050	0.972	0.280	0.957
	D-Lp	1.403±0.076	—0.661±0.096	1.502	—0.785	0.934
Groupe 2	D-H	0.935±0.033	—0.215±0.052	1.008	—0.427	0.875
	D-Lp	0.105±0.029	1.144±0.046	0.464	0.571	0.226

2. Longueur des piquants

a) Analyse de l'ensemble de la population

La valeur du coefficient a_T (tableau 2) révèle une allométrie fortement minorante ; il y a donc une dysharmonie de croissance très marquée au profit du diamètre. Tandis que ce dernier continue à s'accroître régulièrement, les piquants, proportionnellement, ne s'accroissent plus au même rythme.

Cette allométrie fortement minorante ne se manifeste pas tout au long du développement, mais seulement à partir d'un certain stade, comme le révèlent les résultats obtenus par l'analyse des groupes.

b) Analyse par groupe

GROUPE 1.

Pour les jeunes individus d'*Arbacia*, la valeur du coefficient a_T (tableau 2) met en évidence, entre l'accroissement en longueur des piquants et l'accroissement en diamètre du test, une relation d'allométrie fortement majorante ; les piquants, donc, s'accroissent sur un rythme, proportionnellement, plus rapide que le diamètre. La longueur des piquants représente environ les 2/3 du diamètre, les rapports L.P./D pour chaque classe de taille variant autour de la valeur moyenne 0,672.

Si nous comparons le mode et la vitesse d'accroissement des piquants des jeunes *Arbacia* avec ceux des jeunes *Paracentrotus*, nous constatons qu'il existe la même relation d'allométrie majorante, mais plus marquée que chez les jeunes *Paracentrotus* ; la différence de

pente est significative à un niveau de probabilité 0,01. La vitesse de croissance des piquants est donc, proportionnellement, plus lente ; la longueur des piquants de *P. lividus*, en effet, représente un peu plus que le tiers du diamètre, le rapport moyen L.P./D étant de 0,410. Toutefois, il faut signaler que ces observations et comparaisons ne sont valables que pour les jeunes *P. lividus* de l'îlot de Tiboulén de Maire ; en effet, nous avons mis en évidence, pour les autres stations étudiées, une relation différente (p. 358).

GROUPE 2.

Chez les individus mûrs, le rythme de croissance s'inverse ; l'allométrie devient fortement minorante, le diamètre s'accroissant, proportionnellement, à un rythme bien plus rapide que les piquants (tableau 2). Au fur et à mesure que sont atteintes des tailles de plus en plus grandes, les piquants s'accroissent de moins en moins vite et il n'y aura plus de corrélation entre ces deux paramètres ; le rapport L.P./D varie autour de la valeur moyenne 0,550.

Chez les adultes de *P. lividus*, nous avons noté également une inversion du rythme de croissance mais l'allométrie minorante est cependant plus faible ; la différence de pente est significative à un niveau de probabilité 0,01 ; la vitesse de croissance des piquants, chez *P. lividus* est donc, proportionnellement, plus rapide. Comme pour les jeunes, il faut souligner que ces observations et comparaisons ne sont valables que pour les *P. lividus* de l'îlot de Tiboulén de Maire.

Les piquants de *A. lixula* s'accroissent en longueur suivant deux rythmes très différents **qui**, à un certain stade du développement, s'inversent. Dans un premier temps, les piquants s'allongent plus vite que le diamètre ne croît ; dans un deuxième temps, les piquants s'accroissent de plus en plus lentement, tandis que le diamètre augmente jusqu'à atteindre les plus grandes tailles observées. Dans ce cas précis, nous saisissons tout l'intérêt d'une analyse plus fine des résultats. En effet, ceux découlant de l'analyse globale du phénomène, masquent ce changement de rythme intervenant au cours de la croissance et ne reflètent que la résultante majeure de l'ensemble des divers processus. Dans le cas présent, comme le ralentissement de la croissance intervient à un stade où les individus sont encore jeunes et qu'il va devenir de plus en plus marqué au fur et à mesure que l'oursin se rapproche d'un état que l'on peut considérer comme véritablement adulte, c'est-à-dire apte à se reproduire si les séquences météorologiques sont telles qu'une poussée phytoplanctonique importante puisse apparaître et assurer la nutrition des larves planctotrophiques — ce ralentissement doit être considéré comme le facteur prépondérant de ce processus pris en particulier.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Chez les deux espèces étudiées, on peut dégager de l'analyse des résultats trois types de relation dans l'interdépendance des divers paramètres envisagés.

Il y a isométrie entre l'accroissement en hauteur et en diamètre du test. Cette relation que nous avons mise en évidence chez *A. lixula*, avait déjà été relevée chez *P. lividus* par divers auteurs en d'autres points de sa répartition géographique (p. 356). Pour d'autres espèces, telles que *Strongylocentrotus purpuratus*, *Echinus esculentus*, *Eucidaris tribuloides*, et même le scutellide *Mellita quinquiesperforata* (Leske) (Weihe et Gray, 1968), les auteurs déjà cités (p. 357) ont mis en évidence cette même relation d'isométrie entre l'accroissement en hauteur et en diamètre du test. Il semble donc, que, non seulement *P. lividus* et *A. lixula* obéissent à une loi commune pour un aspect particulier de la croissance, mais encore qu'il en soit de même pour de nombreuses autres espèces qui, cependant, occupent des positions systématiques bien différentes. Cela tendrait à infirmer l'hypothèse de Bonnet (1925), d'après laquelle il y aurait une loi de croissance « telle que l'animal grandirait d'abord en diamètre puis, ensuite, principalement en hauteur ».

Il y a également isométrie pour l'accroissement en hauteur des auricules, d'une part, et de la lanterne d'Aristote, d'autre part. Nous avons montré que, chez *P. lividus*, l'accroissement de ces deux paramètres se faisait sur des rythmes différents ; pour les auricules, dans l'ensemble, le rythme est plus rapide puisque l'allométrie est majorante. En valeur absolue, les auricules sont un peu plus grandes chez *Paracentrotus* ; le rapport moyen auricule/diamètre est de 0,125, alors que chez *Arbacia*, ce rapport est de 0,100. Pour la lanterne d'Aristote, le rythme, au contraire, est plus lent chez *Paracentrotus*, l'allométrie étant minorante ; en valeur absolue, la lanterne est plus haute chez *Arbacia*, le rapport moyen est de 0,419, alors qu'il n'est que de 0,350 chez *Paracentrotus*. Les différences relevées en ce qui concerne la lanterne d'Aristote entre *P. lividus* et *A. lixula* pourraient être mises en rapport avec le fait que le premier paraît relativement peu apte à consommer des proies de consistance élevée, alors que *A. lixula* broute aisément les Corallinacées encroûtantes.

Il y a allométrie fortement minorante chez *A. lixula* pour l'accroissement en longueur des piquants et pour l'accroissement en diamètre de l'ouverture périproctale. La même relation se retrouve chez *Paracentrotus*, mais l'allométrie est plus faiblement minorante. Pour le diamètre de l'ouverture périproctale, la vitesse d'accroissement est donc, proportionnellement, plus rapide chez *Paracentrotus*. Cependant, en valeur absolue, l'ouverture périproctale est un peu plus grande chez *Arbacia* que chez *Paracentrotus*, le rapport moyen périprocte/diamètre étant de 0,124 chez *Arbacia* et de 0,095 chez *Paracentrotus*.

En ce qui concerne la longueur des piquants, la comparaison entre les deux espèces est moins aisée ; en effet, nous avons mis en évidence par l'analyse des groupes que, chez *Arbacia*, il y a un changement important dans le rythme d'accroissement qui, à un certain moment du développement, s'inverse. Chez les jeunes, proportionnellement, les piquants s'allongent beaucoup plus vite que le diamètre ne croît alors que, chez les adultes, le rythme tend à se ralentir de plus en plus, au fur et à mesure que l'individu approche de la taille maximale de l'espèce. Ce changement de rythme est peut-être à rapprocher du mode de collecte de la nourriture. Nous avons mis en évidence

(Régis, 1978 ; 1979) que le piquant de *A. lixula* tout comme celui de *P. lividus* présente une microstructure poreuse, mais que la porosité de cette microstructure, plus finement marquée chez *A. lixula*, confère au piquant de cet échinoïde l'aspect d'une véritable dentelle. Cette microstructure chez *Arbacia* pourrait être encore plus « fonctionnelle » que chez *Paracentrotus*, tout au moins pour l'absorption de matières dissoutes, dont on peut supposer qu'elles représenteraient une fraction non négligeable de la nourriture des jeunes *Arbacia*. En revanche, en ce qui concerne l'utilisation par les radioles du matériel finement particulaire, nous avons montré (Régis, 1978 ; 1979) que la microstructure des radioles de *A. lixula* aurait une efficacité moindre que chez *P. lividus*.

Une interprétation fiable des particularités de la microstructure et de la croissance des piquants chez les jeunes et chez les adultes des deux espèces que nous avons étudiées, exigerait que l'on connût le biotope de prédilection des jeunes. Pour *A. lixula*, dont nous n'avons trouvé qu'un très petit nombre de juvéniles (un seul de 5 mm de diamètre et une vingtaine dont le diamètre était compris entre 10 et 20 mm), nous sommes obligés d'admettre que la récolte d'un seul individu très jeune est le fait du hasard et que nous ignorons l'habitat des individus de taille inférieure à 5-10 mm.

En ce qui concerne *P. lividus*, il est frappant de constater que parmi les populations les plus abondantes — c'est-à-dire celles des substrats rocheux faiblement inclinés ou des éboulis de blocs — les individus dont la taille est inférieure à 25 mm de diamètre sont exceptionnels. Par contre, nous savons depuis longtemps que les individus dont la taille est comprise entre 10 (parfois 6-8) et 20 mm de diamètre sont localisés dans les fonds de galets sous quelques décimètres d'eau. Pour les plus jeunes *P. lividus* (3 à 5 mm), nous avons eu la chance d'en trouver un petit nombre au milieu des écailles que laisse la chute des feuilles âgées de *Posidonia oceanica* et là seulement. Nous pensons que l'habitat des plus jeunes individus (3 à 5 mm) correspond à un besoin de protection contre les crabes Portunidés, en particulier, nombreux dans l'herbier de Posidonie et nous ne pouvons nous prononcer sur la nature de leur régime alimentaire.

Pour les *P. lividus* dont la taille est comprise entre 10 et 20 mm, le groupement parfois en « foule » (au sens écologique du terme) dans les interstices des galets représente certainement aussi un élément de protection, mais aussi un milieu dans lequel le matériel en suspension, susceptible d'être collecté par les piquants, est abondant du fait de la dissociation du « vernis » de diatomées fixées sur les galets, lorsque ceux-ci sont déplacés par les mouvements des eaux. Cette hypothèse semble confirmée par l'étude que nous avons faite (Régis, 1978 ; 1979 b) de l'indice de répletion qui met en évidence, que le pourcentage du poids du contenu digestif rapporté au poids total de l'individu est plus faible chez les jeunes (3 p. 100) que chez les adultes (5 p. 100).

Il existe vraisemblablement un mécanisme de migration des jeunes *P. lividus* au cours des deux premières années de vie (Régis, 1978), mécanisme qui permet le recrutement des populations des niveaux supérieurs de la roche infralittorale, populations au sein desquelles les jeunes ne sont jamais trouvés.

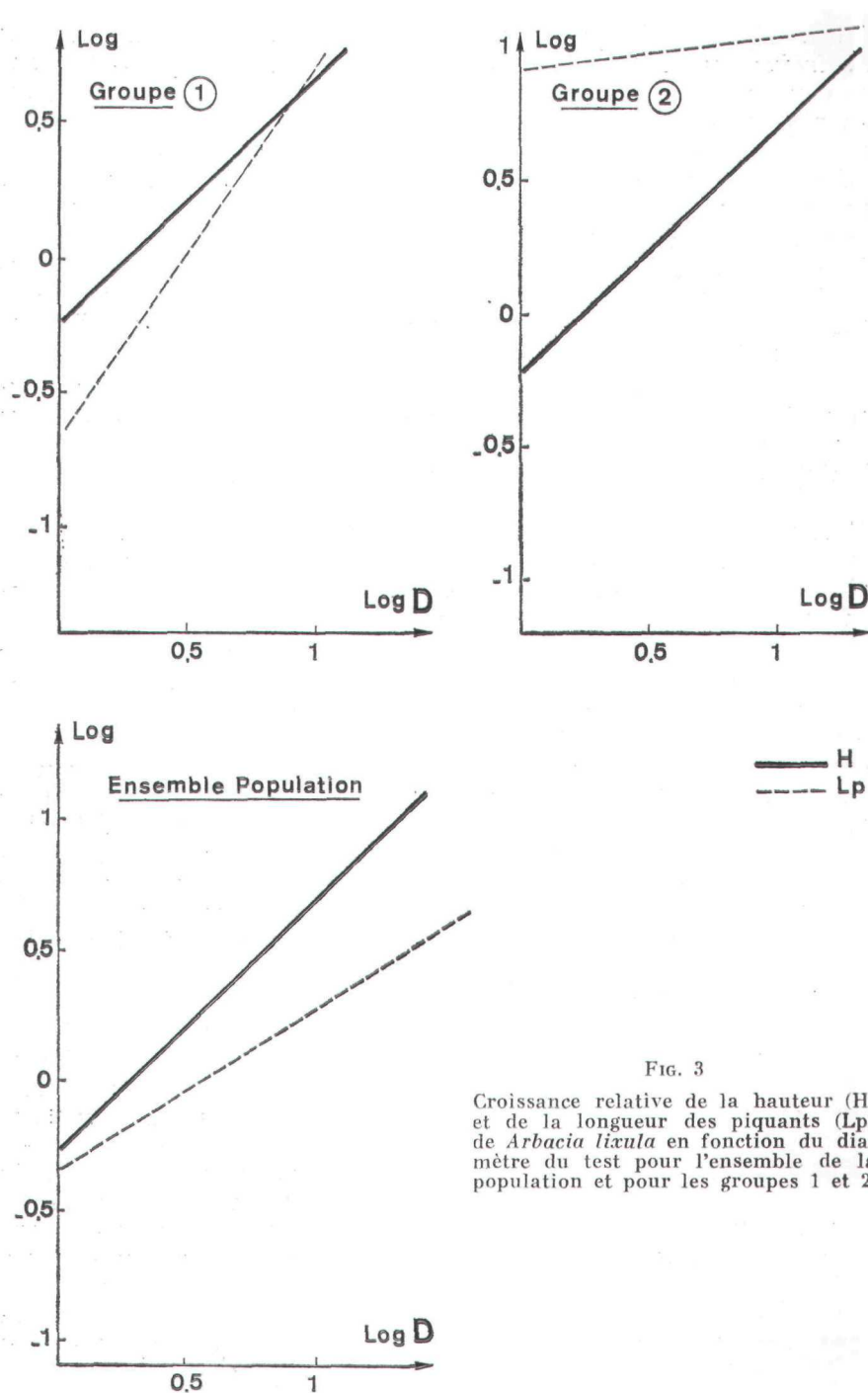


FIG. 3

Croissance relative de la hauteur (H) et de la longueur des piquants (Lp) de *Arbacia lixula* en fonction du diamètre du test pour l'ensemble de la population et pour les groupes 1 et 2.

L'étude séparée de la croissance des divers paramètres morphologiques chez les jeunes de *A. lixula* fait apparaître que, par rapport à l'ensemble de la population, la vitesse d'accroissement est à peu

près semblable, excepté pour la longueur des piquants et pour la hauteur des auricules, qui l'une et l'autre s'accroissent sur un rythme plus rapide. Les différents types de relation, pour l'ensemble de la population de *A. lixula*, d'une part, et pour les groupes 1 et 2 de la même espèce, d'autre part, sont illustrés par la figure 3.

En conclusion, nous observons donc que la croissance des paramètres morphologiques de *A. lixula*, bien qu'elle présente de nombreuses analogies avec celle de *P. lividus*, est cependant plus harmonique, que chez cette seconde espèce. En effet, chez *Arbacia*, il n'y a que deux types de relation qui se répartissent également entre l'ensemble des caractères étudiés alors que, chez *Paracentrotus*, il y a trois types de relation et que la répartition entre ces trois types est beaucoup plus hétérogène.

La comparaison de la croissance des paramètres : hauteur (H) et longueur des piquants (Lp) entre *A. lixula* et *P. lividus*, pour l'ensemble de la population, d'une part, et pour les groupes 1 et 2, d'autre part, est illustrée par la figure 4.

Enfin, n'est-il pas singulier de constater que c'est surtout lorsqu'on fait intervenir dans une relation le paramètre longueur des piquants, qu'apparaissent soit une inversion du rythme de croissance en fonction de l'âge (*A. lixula*), soit des différences marquées de ce rythme (*P. lividus*) suivant les populations, en fonction des particularités du biotope habité par celles-ci en ce qui concerne la nature des ressources trophiques.

Alors que les radioles sont vraiment un des constituants les plus caractéristiques de l'organisation des échinoïdes par rapport aux autres classes de l'embranchement des Echinodermes, l'on peut s'étonner que, à part Péquignat (1966, 1968, 1969, 1972), d'une part, et, d'autre part, les quelques auteurs qui ont étudié la régénération de ces formations, le souci premier de tous les chercheurs ait été d'enlever tous les piquants du test et d'en négliger l'étude. Et pourtant, l'on sait que les piquants peuvent servir chez certaines espèces vivant en mode agité, à creuser dans les roches les cupules qui les protègent de l'arrachement par les vagues. Cette fonction des piquants, parfaitement reconnue, prouve bien que leur rôle dans l'adhérence des individus à un substrat rocheux ne peut être qu'accessoire. En fait, l'on peut considérer que la présence des piquants est plutôt de nature à diminuer l'efficacité des organes majeurs de l'adhérence que sont les podia. On sait maintenant aussi que les cupules creusées par les oursins sont un site de rétention de détritux divers — végétaux principalement — transportés par les courants, ainsi que cela a été récemment discuté par Russo (1977) à propos de deux espèces appartenant au genre *Echinometra* ; malheureusement, l'auteur paraît avoir ignoré les travaux de Péquignat et n'avoir pas cherché à examiner si, par hasard, les piquants de *E. oblonga* et *E. mathaei* ne présenteraient pas des différences de structure ou de longueur, puisque le premier domine dans des sites d'hydrodynamisme très marqué, tandis que le second se localise à des biotopes plus abrités.

Ce que nous avons observé à propos des piquants (Régis, 1978) des deux espèces que nous avons étudiées, suggère que l'une et l'autre

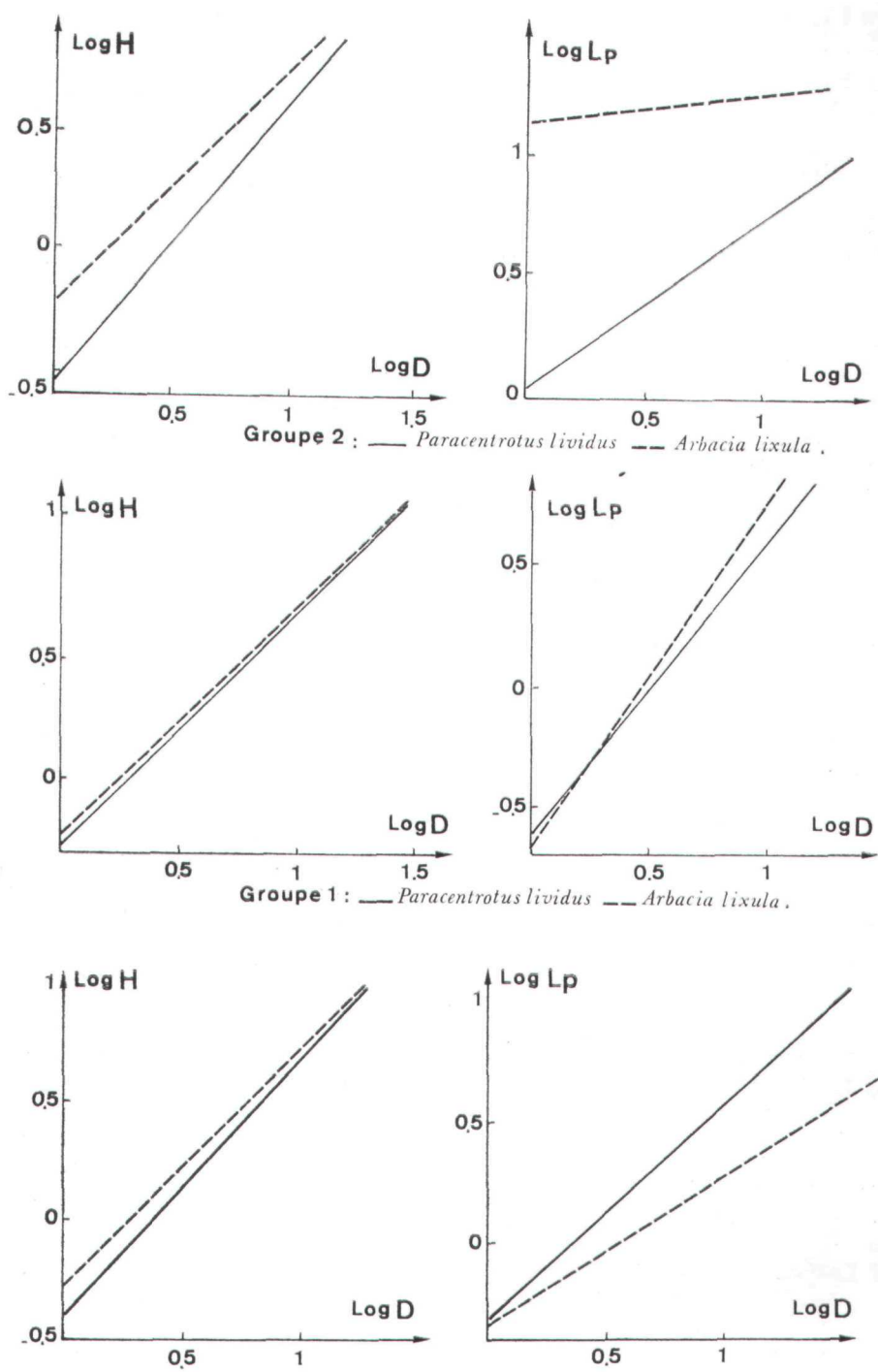


FIG. 4

Croissance comparée de la hauteur (H) et de la longueur des piquants (Lp) en fonction du diamètre du test chez *P. lividus* et *A. lixula* pour l'ensemble de la population et pour les groupes 1 et 2.

se sont avérées capables d'orienter les modalités de la croissance de ceux-ci dans un sens plus propice à leur assurer un développement optimal aux diverses étapes de leur croissance.

Je remercie R. Arfi qui a eu la gentillesse de passer mes données sur ordinateur.

Summary

I have undertaken to investigate the pattern of growth of the echinoids *Paracentrotus lividus* (P.I.) and *Arbacia lixula* (A.I.) by linear measurements of several morphological parameters. All the data have been statistically evaluated and analysed by Reeve's method. *P.I.* populations have been sampled—ca monthly—over a 4-year period in 3 stations, differing in wave-exposure, depth and nature of food resources: at St. 1, rather regularly but moderately exposed, (2-4 m depth) multicellular algae are extremely scarce but benthic diatoms abundant; St. 2 is deeper (6-7m) thus less exposed to surf, with plenty of multicellular algae; St. 3 is on a seagrass (*Posidania*) bed, 16-18m deep. *A.I.* populations have been sampled only from St. 2. Increment in test height (H) and diameter (D), proportionally follows the same pattern in both species. In *P.A.* populations the H/D ratio is 0.506, 0.514 and 0.541 for the total (i.e. all size-classes) population of 12 and 3, respectively: the more exposed to wave effects is the population, the lesser is its H/D ratio. The *P.I.* spines growth, compared to that of test diameter, displays a negative allometry at St. 2 and 3 in which the adult sea-urchins are mainly macrophagous, but isometric at St. 1 the population of which mainly feeds on particulate and dissolved organics thanks to the porous microstructure of *P.I.* grooved spines. Therefore, the growth pattern of both the test and spines suggests that the three *P.I.* populations succeeded in some adaptation to environmental and trophic features of each station. Regarding *A.I.*, a sharp change in the spines' growth rate has been observed: it is faster or slower than that of test in young and adult, respectively. This change might be ascribed to the fact that, while adults consume multicellular algae (mainly crustose corallines), young cannot due to their Aristotel's lantern is not sufficiently robust for feeding on such stony food and presumably meet their energy requirements with dissolved organics, thanks to their highly porous but poorly grooved spines.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BLANC, F. et KÉRAMBHUN, P., 1972. — Traitement mathématique des données, appliqué à un problème d'allométrie chimique. *Téllys*, 4 (2), pp. 505-514.
- BONNET, A., 1925. — Documents pour servir à l'étude de la variation chez les échinides. *Bull. Inst. Océano.*, 462, pp. 1-18.
- FUJI, A., 1967. — Ecological studies on the growth and food consumption of Japanese common littoral sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz). *Mem. Fac. Fish. Hokkaido*, 15, pp. 83-160.
- GAMBLE, J.C., 1967. — Ecological studies on *Paracentrotus lividus* (Lmck). *Underwater Ass. Repts.*, pp. 85-88.
- Goxon, J.J., 1972. — Gonad growth in the sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson) (Echinodermata: Echinoidea) and the assumptions of gonad index method. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 10, (2), pp. 89-103.
- HAGSTROM, B.E. and LONNING, S., 1964. — Morphological variations in *Echinus esculentus* from the Norwegian west coast. *Sarsia*, 17, pp. 39-46.
- HUXLEY, J.S., et TEISSIER, G., 1936. — Terminologie et notation dans la description de la croissance relative. *C.R. Séanc. Soc. Biol.*, 121, pp. 934-936.
- LOVÉN, S., 1875. — Etudes sur les Echinoïdes. *Kongl. soenska. Vet. Akad. Handl. Stockholm*, new ser., 11, 91 pp.
- MAYRAT, A., 1964. — Allométrie et développement chez les crustacés. *Mémoires IFAN* n° 77. Réunion de spécialistes C.S.A. sur les crustacés Zanzibar, pp. 500-648.

- MC PHERSON, B.F., 1965. — Contribution to the biology of the sea urchin *Tripneustes ventricosus*. *Bull. Mar. Sci.*, 15, (1), pp. 228-244.
- MC PHERSON, B.F., 1968. — Contribution to the biology of the sea urchin *Eucidaris tribuloides*. *Bull. Mar. Sci.*, 18, (2), pp. 400-443.
- NATAF, G., 1954. — Sur la croissance de *Paracentrotus lividus* (Lmck) et de *Psammechinus miliaris* Gmelin. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 26, (2), pp. 244-251.
- PEQUIGNAT, E., 1966. — "Skin digestion" and epidermal absorption in irregular and regular urchins and their probable relation to the out flow of spherulocoelomocytes. *Nature*, 210, 5034, pp. 397-399.
- PEQUIGNAT, E., et PUJOL, J.P., 1968. — Absorption cutanée de 3H-Proline à très faible concentration et son incorporation dans le collagène chez *Psammechinus miliaris*. *Bull. Soc. Linnéenne de Normandie*, 10, (9), pp. 209-219.
- PEQUIGNAT, E., 1969. — Sur l'absorption et l'utilisation de molécules dissoutes ainsi que des particules en suspension par les oursins réguliers et irréguliers. *C.R. Soc. Biol.*, 163, pp. 100-104.
- PEQUIGNAT, F., 1972. — Some new data on skin-digestion and absorption in urchins and sea stars (*Asterias* and *Henricia*). *Mar. Biol.*, 12, (1), pp. 28-41.
- KEEVE, E.C.N., 1940. — Relative growth in the snout of anteaters. A study in the application of quantitative methods to systematics. *Proc. Zool. Soc. Lond.* (ser. A), 110, pp. 47-80.
- RÉGIS, M.B., 1969. — Premières données sur la croissance de *Paracentrotus lividus* (Lmk). *Téthys*, 1 (4), pp. 1049-1055.
- RÉGIS, M.B., 1973. — Premières données sur la croissance de l'Echinide *Arbacia lixula* L., *Téthys*, 5, (1), pp. 167-171.
- RÉGIS, M.B., 1978. — Croissance de deux échinoïdes du Golfe de Marseille (*Paracentrotus lividus* (Lmk) et *Arbacia lixula* L.). Aspects écologiques de la microstructure du squelette et de l'évolution des Indices physiologiques. Thèse Doct. Sc. Univ. Aix-Marseille III, 221 pp.
- RÉGIS, M.B., 1979 a. — Particularités microstructurales du squelette de *Paracentrotus lividus* et *Arbacia lixula* : Rapports avec l'écologie et l'éthologie de ces échinoïdes. *Mar. Biol.*, 54, pp. 373-382.
- RÉGIS, M.B., 1979 b. — Analyse des fluctuations des indices physiologiques chez deux échinoïdes (*Paracentrotus lividus* (Lmk) et *Arbacia lixula* L.) du Golfe de Marseille. *Téthys*, 9, (2), pp. 167-181.
- RUSSO, R., 1977. — Water flow and the distribution and abundance of Echinoids (Genus *Echinomicta*) on an Hawaiian reef. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 28, pp. 693-702.
- SWANN, E.E., 1958. — Growth and variation in sea urchins of York, Maine. *J. Mar. Res. U.S.A.*, 17, pp. 505-522.
- TEISSIER, G., 1948. — La relation d'allométrie, sa signification statistique et biologique. *Biometries*, 4, pp. 14-53.
- WEIHE, S.C., GRAY, I.E., 1968. — Observations on the biology of the sand dollar *Mellita quinqueperforata*. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc. U.S.A.*, 84 (2), pp. 315-327.