

MISE EN EVIDENCE DE L'ENDOGENIE DU COMPORTEMENT LOCOMOTEUR D'ORCHESTIA GAMMARELLUS (CRUSTACEA : AMPHIPODA ; TALITRIDAE) EN SITUATION D'ALLOPATRIE

R. JELASSI^{1*}, A. AYARI¹, D. BOHLI-ABDERRAZEK¹ et K. NASRI-AMMAR¹

¹Université de Tunis El Manar, Faculté des Sciences de Tunis, Laboratoire de Recherche Diversité, Gestion et Conservation des Systèmes Biologiques, Campus Universitaire de Tunis El Manar I 2092, Tunis, Tunisie.

²Université de Tunis El Manar, Institut Supérieur des Technologies Médicales de Tunis

*djelassi.raja@gmail.com/ jelassi.raja@istmt.utm.tn

ملخص

السلوك الحركي داخلي المنشأ لأوركستيا جاماريلوس (القشريات المزدوجة الأرجل) : تم تسجيل إيقاع النشاط الحركي تحت الظلام المتواصل لأحد أنواع المفصليات المزدوجة الأرجل أوركستيا جاماريلوس التي تم جمعها من ضفاف بحيرة غار الملح لمدة أربعة مواسم. أظهرت النتائج أن أعلى معدل وفيات تم تحديده في فصل الشتاء. بالإضافة إلى ذلك، تُظهر الرسوم البيانية التي تم الحصول عليها وجود انحدار واضح إلى اليمين، خاصة خلال فصل الصيف. كما لوحظ تباين في الإيقاع الحركي مهما كان الفصل مع سيطرة النمط المتعدد الحركة. ومن ناحية أخرى، تم تحديد عنصرين على مدار المواسم الأول يتكرر كل 12 ساعة (Ultradien) و الثاني ذو تكرار يومي. وقد كان أفراد أوركستيا جاماريلوس أقل نشاطاً و كان ذلك بصفة واضحة في الصيف. وقد تبين خلال نفس هذا الموسم أن إيقاع النشاط الحركي أكثر ثباتاً.

الكلمات المفتاحية: بحيرة، قشريات مزدوجة الأرجل، نشاط حركي، إيقاع بيولوجي، الظلام

RESUME

Le rythme de l'activité locomotrice de la population d'*Orchestia gammarellus* collectée au niveau des berges de la lagune de Ghar El Melh a été enregistré au laboratoire sous obscurité constante pendant quatre saisons. Les résultats ont révélé que la mortalité la plus élevée est obtenue en hiver. D'autre part, les actogrammes en double plot montrent la présence d'une nette dérive à droite; celle-ci est bien prononcée en été. De plus, une variabilité interindividuelle du rythme locomoteur a été également observée quelle que soit la saison, avec la présence en majorité des profils plurimodaux. Deux composantes, ultradienne et circadienne, ont été mises en évidence durant les quatre saisons. Par ailleurs, les individus d'*O. gammarellus* sont statistiquement moins actifs en été. Durant cette même saison, le rythme de l'activité locomotrice est plus stable et mieux défini.

Mots clés : Lagune, Amphipode, activité locomotrice, rythme circadien, obscurité constante

ABSTRACT

Endogenous locomotor behaviour of *Orchestia gammarellus* (Crustacea: Amphipoda; Talitridae) in allopatric situation: The locomotor activity rhythm of *Orchestia gammarellus* population collected from Ghar El Melh lagoon banks was recorded in individual specimens under constant darkness over four seasons. Results revealed that the highest mortality was determined in winter. Double-plotted actograms obtained showed the presence of a clear drift to the right; this drift was well pronounced in summer. In addition, an interindividual variability of locomotor rhythm was observed whatever the season, showing thus the presence, in majority, of the multimodal patterns. Furthermore, ultradian and circadian components were observed over the seasons. Individuals of *O. gammarellus* were statistically less active in summer. However, during this season, the locomotor activity rhythm was more stable and well defined.

Key words: Lagoon, Amphipoda, locomotor activity, circadian rhythm, constant darkness

INTRODUCTION

L'activité rythmique est une propriété fondamentale de tous les êtres vivants en allant des protistes à l'Homme et ceci à tous les niveaux de leurs organismes (organes, cellules, tissus, fonctions, organismes isolés ou en groupes). Toutes les manifestations vitales de ces êtres vivants (locomotrices, métaboliques, sexuelles...) paraissent être sous le contrôle d'une horloge biologique de différentes fréquences (Halberg 1959, 1961 ; Palmer 1963).

En réponse aux variations périodiques des facteurs de l'environnement (alternance jour/nuit, régimes aperiodiques et cycles associés) qui varient avec une périodicité de 24h, les êtres vivants ont développé des rythmes d'activité/repos dont les différentes phases (phases d'activité et de repos), établies en fonction de leurs exigences physiologiques et écologiques, sont en partie déterminées par des mécanismes endogènes (rythmes circadiens). Cette organisation temporelle de l'activité à l'échelle du nyctémère est un élément important de la structure des communautés (Fleury 1993).

Chez les animaux, on distingue ainsi des espèces diurnes, nocturnes ou crépusculaires dont l'activité est parfois concentrée uniquement pendant quelques heures du nyctémère. Les comportements se répètent, le plus souvent, de façon similaire aux mêmes heures de la journée, faisant apparaître de véritables habitudes journalières. Ces rythmes d'activité sont observés chez la plupart des groupes zoologiques notamment les Amphipodes et les Oniscoïdes (Rossano et al. 2008, 2009 ; Nasri-Ammar & Morgan 2005, 2006 ; Ayari & Nasri-Ammar 2012a, b ; Ayari et al. 2015 ; 2017, 2019 ; Bohli-Abderrazak et al. 2012, 2017, 2018, 2019a, b ; Jelassi & Nasri-Ammar 2013 ; Jelassi et al. 2013a, b, 2014, 2017, 2019a, b, 2020a).

La persistance des rythmes d'activité en absence de toute information temporelle externe a conduit à émettre l'hypothèse que les êtres vivants possédaient le sens du temps (Brown et al. 1970). En réalisant de nombreux travaux dans le domaine de la physiologie et de la génétique en chronobiologie, plusieurs auteurs tels que Bünning (1967), Aschoff (1981), Saunders (1982) et Hall (1990) ont pu mettre en évidence que les rythmes d'activité des organismes placés dans un environnement constant sont le reflet d'une oscillation interne qui correspond à une véritable mesure physiologique du temps. Ce mécanisme, comparable à celui d'une horloge, d'où le nom d'horloge biologique, montre une période proche mais rarement égale à 24 heures ; ce qui a conduit à qualifier de "circadiens" les rythmes gouvernés par un tel système. Dans la nature, les rythmes d'activité sont donc le résultat de l'interaction entre cette composante innée, propre à chaque individu (l'oscillation endogène), et les facteurs de l'environnement. Ils expriment alors une période d'exactement 24 heures, résultat de la synchronisation de l'oscillation endogène aux variations cycliques des facteurs du milieu liés à la rotation de la terre. Les rythmes circadiens sont donc entraînés par les facteurs périodiques de l'environnement.

Les rythmes circadiens d'activité ont une signification écologique beaucoup plus importante que les simples réponses directes aux facteurs externes. Ils reflètent, en effet, une organisation temporelle des comportements, signe d'une adaptation aux variations périodiques de l'environnement. L'intérêt d'un déterminisme endogène est interprété en termes de préparation, à relier à la prévisibilité de l'environnement, permettant aux organismes une réponse anticipée aux variations périodiques externes (Enright 1970). L'oscillation endogène détermine donc, plus ou moins directement, la chronologie des comportements et assure leurs synchronisations avec les facteurs auxquels ils sont censés répondre (cycle jeûne/alimentation, conditions abiotiques favorables, activité d'un congénère, etc...).

L'étude du rythme locomoteur constitue un indicateur fiable quant à la stabilité d'un biotope donné tel que les écosystèmes côtiers de type plages sableuses et dunes côtières où l'Amphipode *Talitrus saltator* a été bien étudié (Jedrzejczak 2004 ; Scapini & Morgan 2002 ; Scapini et al. 1995). En revanche, peu de travaux ont été réalisés d'une part au niveau des zones humides de type lagune et d'autre part sur le genre *Orchestia* (Jelassi & Nasri-Ammar 2013 ; Jelassi et al. 2013a, b, 2014, 2017, Rossano et al. 2008, 2009).

Dans le présent travail, nous nous sommes intéressés d'étudier l'effet de l'obscurité totale ainsi que de la variation saisonnière sur le rythme de l'activité locomotrice d'*O. gammarellus* collectée au niveau du vieux port de la région de Ghar El Melh.

MATERIEL ET METHODES

Les individus d'*O. gammarellus* sont collectés au niveau des berges de la lagune de Ghar El Melh, au niveau du vieux port (37°10'04.7"N / 10°11'40.0"E) sous les banquettes de cymodocés et entre les racines des plantes principalement *Obione portulacoides* (Fig. 1). Les spécimens sont collectés à la main le matin et placés dans des boîtes en polystyrène. Leur transfert au laboratoire s'est fait le plus rapidement possible pour démarrer l'expérience et éviter ainsi de perturber leur rythme par rapport au nyctémère.

Les spécimens collectés sont placés dans des boîtes d'enregistrement ou actographes avec du substrat humide en provenance du site de collecte et des rondelles de carottes en guise de nourriture.

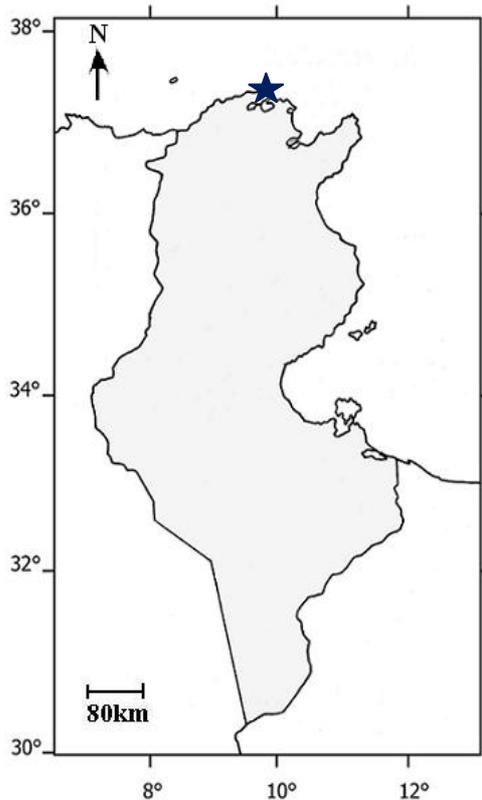
Chaque actographe correspond à une boîte cylindrique de 9,5cm de hauteur constituée de deux cylindres concentriques de diamètres respectivement égaux à 4 et à 11cm et d'une plate-forme traversée par un rayon infra-rouge dont l'interruption signifie un déplacement. Ces boîtes sont placées dans une enceinte climatique permettant de contrôler la photopériode ainsi que la température. Elles sont également reliées à un data-logger, muni de 16 potentiomètres, connectés en permanence à un ordinateur favorisant l'enregistrement de l'activité locomotrice chaque 20 minutes (School of Biosciences, Université de Birmingham, UK). La température moyenne, de l'ordre de 18°C ± 0.5, est maintenue constante jusqu'à la fin de l'expérience. Quatre expériences sont réalisées sous obscurité totale (Dark-Dark : DD) ; chacune a duré 10 jours.

En utilisant le programme informatique Chart35, les données obtenues sont visualisées tout d'abord sous forme d'actogrammes en double-plot pour une meilleure interprétation du comportement locomoteur des individus testés (Morgan & Minors, 1995).

D'un autre côté, la période du rythme de l'activité locomotrice a été déterminée en utilisant l'analyse par périodogramme (Whittaker & Robinson, 1924;

Girling, 1995) qui utilise le programme TIME SERIES. Cette méthode d'analyse est basée sur le

Périodogramme de Whittaker (Whittaker & Robinson, 1924 ; Girling, 1995) et implique la



● : Station d'échantillonnage
(N 37°10'04.7''/E 10°11'40.0'')



Figure 1: Station d'échantillonnage : la zone supralittorale de Ghar El Melh

conversion des données en un tableau appelé tableau de Buys-Ballot. A partir de ce dernier, la moyenne de chaque colonne ainsi que la déviation standard par rapport à toutes les moyennes sont calculées, donnant une estimation de la période. Cette analyse permet la détermination de la définition du rythme locomoteur SNR (Signal-to-Noise Ratio), ou degré de résolution du rythme, qui a été mesurée comme étant la force des signaux relatifs à la période de ce rythme par rapport au bruit de fond qui correspond aux valeurs ne dépassant pas le seuil de signification de $p < 0,05$; dans ce cas, on utilise les valeurs des pics de la période du rythme d'activité calculées à l'aide de l'analyse mathématique par periodogramme (Dowse & Ringo, 1987; Emery et al. 1994; Morgan & Minors, 1995).

Les échantillons étudiés dans ce type de recherche, sont généralement constitués par de faibles effectifs et l'analyse des données est effectuée en utilisant des tests non paramétriques (Bohli-Abderrazek, 2016). En effet, la comparaison entre les échantillons a été

effectuée par le test Kruskal-Wallis (Bohli-Abderrazek, 2016). Par ailleurs, les différences entre les pourcentages de mortalité, d'activité et de rythmicité ont été analysées par le test χ^2 (Siegel & Castellan, 1989).

RESULTATS

Pourcentage de mortalité et nombre d'individus actifs

A la fin de chaque expérience, des cadavres d'*O. gammarellus* trouvés dans les actographes ont été comptés afin de déterminer les pourcentages de mortalité. Cette mortalité est statistiquement plus importante en hiver (56,7%). Par ailleurs, le nombre d'individus actifs varie en fonction des saisons. Ce pourcentage dépasse 80% quelle que soit la saison.

Pourcentage de rythmicité

Deux composantes endogènes de nature ultradienne et circadienne ont été mises en évidence. Ces deux composantes ont été observées quelle que soit la saison. Par ailleurs, la rythmicité, aussi bien ultradienne que circadienne, est plus prononcée en été avec 40,7% et 85,2% respectivement. Cependant, le test de χ^2 n'a pas révélé de différence significative.

Phénologie du rythme locomoteur

Les analyses des actogrammes en double plot et des courbes d'activité moyenne par heure et par jour des

specimens d'*O. gammarellus* maintenus sous obscurité constante ont permis de mettre en évidence différents profils locomoteurs (Fig. 2A) : profils unimodaux, bimodaux et plurimodaux. Ces profils sont en majorité plurimodaux en hiver (86,7%), au printemps (66,7) et en automne (100%) alors qu'en été un pourcentage important aussi bien des profils unimodaux (47,8%) que plurimodaux (43,5%) a été déterminé. De plus, les individus concentrent leurs activités autour du crépuscule subjectif en hiver (53,3%) et au milieu de la nuit subjective durant les autres saisons (Fig. 2B).

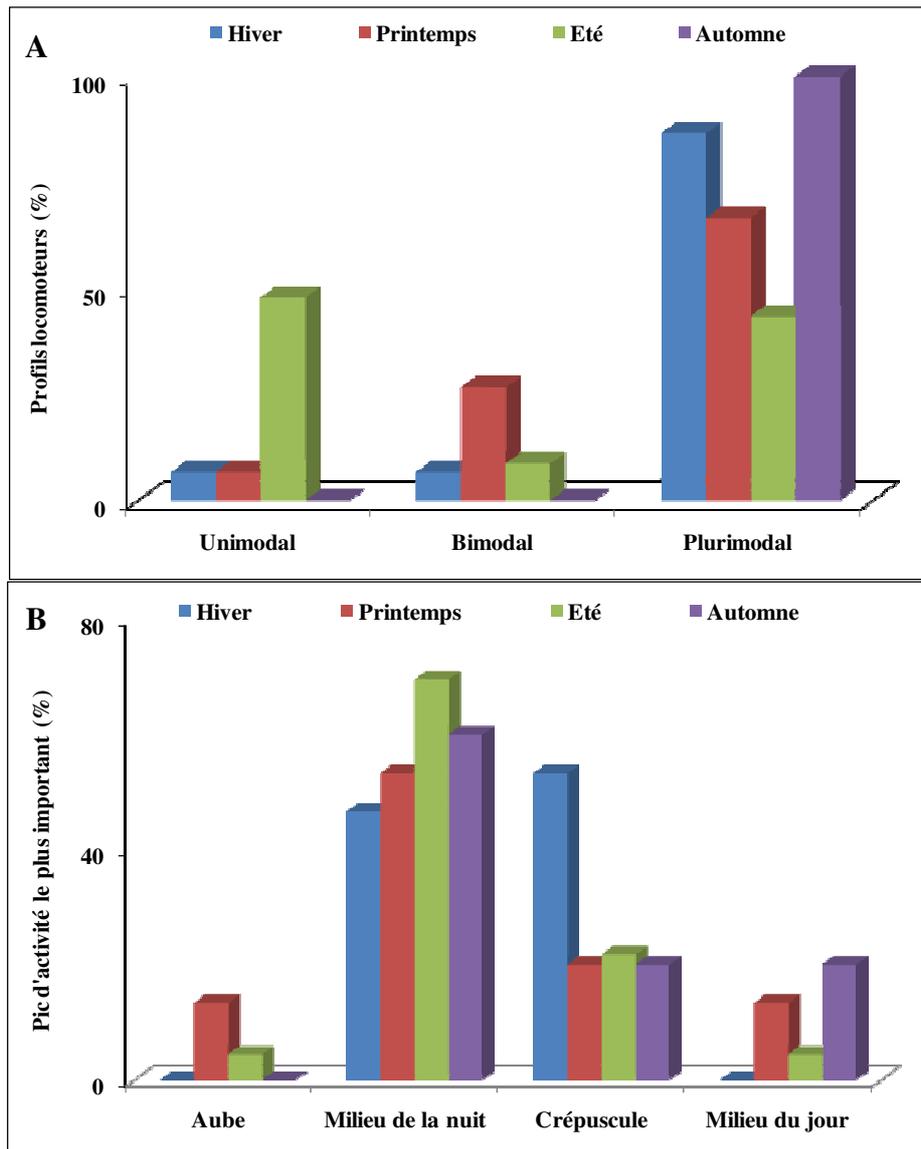


Figure 2 : Variation saisonnière des profils (A) et du pic de l'activité locomotrice le plus important (B) des spécimens d'*Orchestia gammarellus* maintenus sous obscurité constante

A travers les actogrammes en double plot les plus représentatifs (Fig. 3), une nette dérive de l'activité, à droite, est observée quelle que soit la saison: l'animal retarde jour après jour le début de son activité. Durant les saisons hivernale, printanière et automnale (Fig. 3A, B, D), une activité importante, sous forme de

blocs est observée. L'animal est actif sur presque la totalité du nyctémère. En été, l'activité devient plus courte par rapport aux autres saisons avec une dérive plus accentuée (Fig. 3C).

Paramètres du rythme locomoteur

L'analyse mathématique par périodogramme a permis de mettre en évidence l'existence de deux périodes,

ultradienne et circadienne, sous obscurité constante quelle que soit la saison. Ces deux périodes sont plus

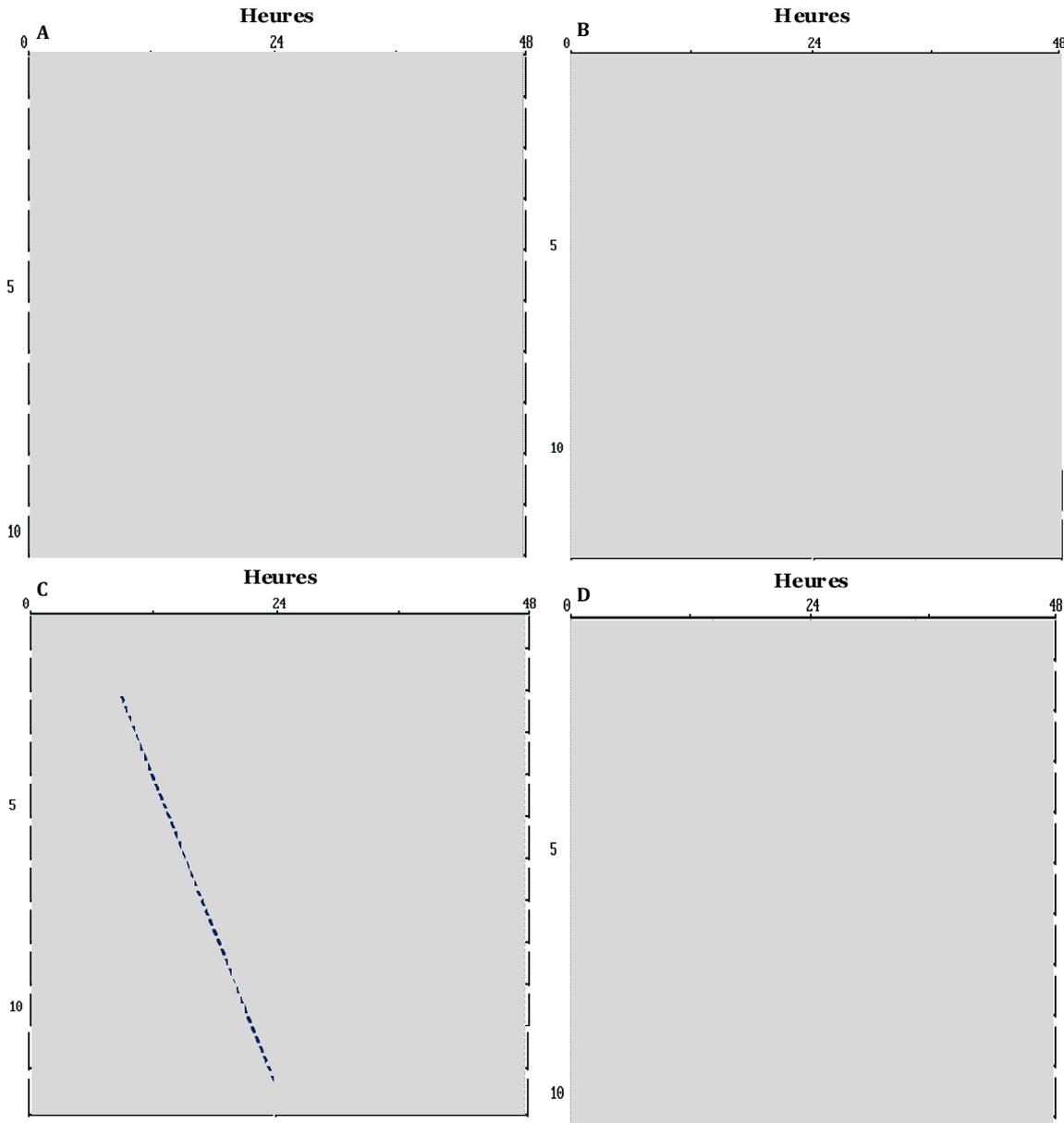


Figure 3 : Actogrammes en double plot de l'activité locomotrice d'*Orchestia gammarellus* enregistrés en obscurité constante en hiver (A), au printemps (B), en été (C) et en automne (D)
 Les traits interrompus représentent la dérive

allongées en automne par rapport aux autres saisons avec une moyenne respectivement égale à $\tau_{12h} = 13h40 \pm 0h20$ et à $\tau_{24h} = 26h \pm 1h28$ (Tab. 1, Fig. 4a, b, c, d).

La stabilité du rythme de l'activité locomotrice des individus a été évaluée grâce au Signal Noise to Ratio (SNR). Sous obscurité continue, les valeurs des SNR du rythme ultradien sont plus dispersées durant la saison estivale. Elles varient entre 0,056 et 0,190 en hiver, entre 0,051 et 0,173 au printemps, entre 0,058 et 0,383 en été et entre 0,09 et 0,12 en automne. Concernant le rythme circadien, la dispersion la plus

importante est enregistrée en été avec des valeurs allant de 0,091 à 1,07 alors que la plus faible est observée en automne avec des valeurs qui varient entre 0,043 et 0,130. Par ailleurs, le rythme de l'activité locomotrice, aussi bien ultradien que circadien, est statistiquement plus stable en été avec une moyenne respectivement égale à $0,22 \pm 0,117$ et à $0,56 \pm 0,302$ (Tab. 1).

La durée moyenne d'activité des individus d'*O. gammarellus* obtenue sous obscurité constante est égale à $12h58 \pm 2h33$ en hiver, $13h11 \pm 2h43$ au printemps, $10h17 \pm 2h46$ en été et $14h40 \pm 1h21$ en

automne. C'est au cours de cette dernière saison que l'espèce est statistiquement plus active (Tab. I).

Quelle que soit la saison, nous notons l'existence d'une variabilité interindividuelle importante du temps d'activité.

Tableau I : Paramètres du rythme locomoteur d'*Orchestia gammarellus* en obscurité constante (DD)

	Hiver	Printemps	Été	Automne	Kruskal-Wallis
$\tau_{12} \pm e. t$	12h25 ± 1h17	12h24 ± 1h18	12h50 ± 0h41	13h40 ± 0h20	NS
$\tau_{24} \pm e. t$	24h57 ± 1h18	25h33 ± 1h21	25h12 ± 1h02	26h ± 1h28	NS
$SNR_{12} \pm e. t$	0,093 ± 0,036	0,074 ± 0,023	0,22 ± 0,117	0,103 ± 0,015	S
$SNR_{24} \pm e. t$	0,114 ± 0,053	0,232 ± 0,142	0,56 ± 0,302	0,103 ± 0,034	HS
$\alpha \pm e. t$	12h58 ± 2h33	13h11 ± 2h43	10h17 ± 2h46	14h40 ± 1h21	HS

(τ_{12} et τ_{24} = Périodes moyennes ultradienne et circadienne ; SNR = Signal Noise to Ratio; $e. t$ = écart-type ; α = Temps d'activité, NS : Non significatif, S : significatif, HS : Hautement significatif)

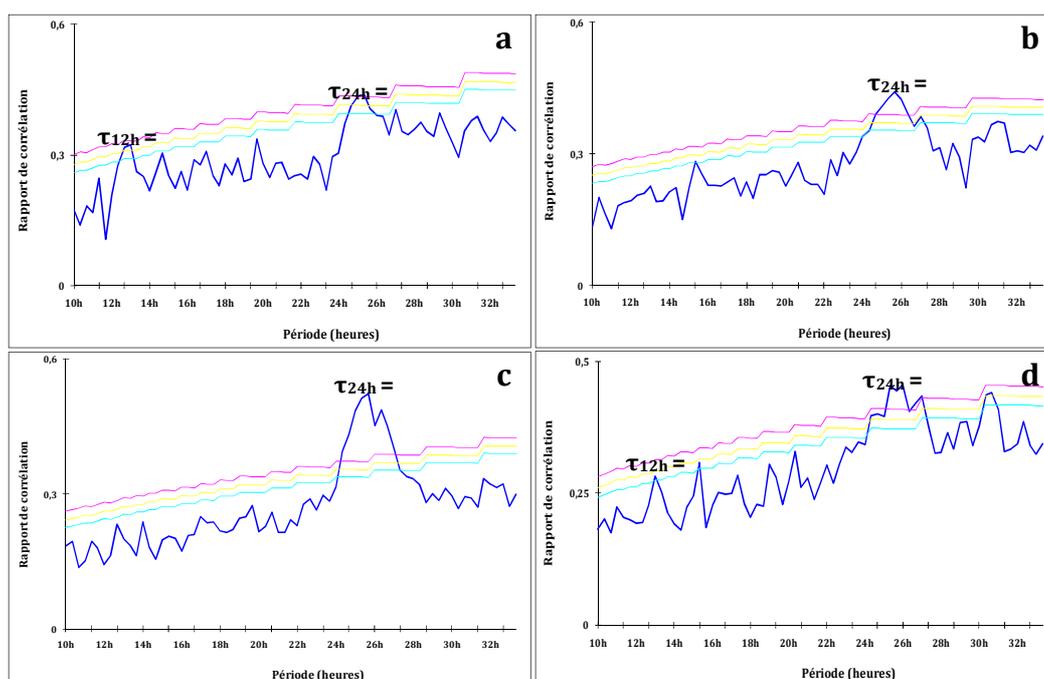


Figure 4: Périodogrammes de l'activité locomotrice des individus d'*Orchestia gammarellus* maintenus sous obscurité constante en hiver (a), au printemps (b), en été (c) et en automne (d)

DISCUSSION

L'étude de l'activité locomotrice sous obscurité constante chez le talitridé *Orchestia gammarellus* en situation d'alopatrie a permis de mettre en évidence une activité nocturne confirmant ainsi les résultats de Jelassi et al. (2013a, b) chez cette même espèce en situation de sympatrie. Cette activité obtenue, aussi bien au niveau des actogrammes qu'au niveau des

activités moyennes par heure et par jour, est concentrée durant la nuit subjective. Cette activité nocturne est vitale pour cette espèce. En effet, Williamson (1951) a montré que le talitridé *Talitrus saltator* est une espèce qui exige, pour son activité, une importante humidité relative de l'air variant de 80% à 90% ; or cette valeur ne peut pas être enregistrée durant la journée. Bregazzi et Naylor (1972) ont confirmé que ce comportement nocturne

est le plus favorable pour cette espèce. Ces auteurs ont expliqué ceci tout d'abord par le fait qu'au cours de la nuit, le niveau d'évaporation est relativement bas par rapport à la journée et l'humidité relative de l'air est plus élevée diminuant ainsi les risques de dessiccation de l'animal. Ensuite, l'absence des prédateurs, représentée essentiellement par les oiseaux, au cours de la nuit, assure un taux de survie relativement important au sein des populations de Talitridae.

Ce même comportement caractérise aussi d'autres Crustacés aussi bien des Amphipodes (Nasri-Ammar et Morgan, 2005 ; Ayari et Nasri-Ammar, 2012a, b ; Bohli-Abderrazek et al. 2017, 2018) que des Oniscoïdes (Bohli-Abderrazek et al. 2019a, b ; Ayari et al. 2017, 2019).

Sous obscurité continue, une nette dérive de l'activité est observée. L'analyse mathématique des données obtenues, a montré que cette activité locomotrice suit un rythme circadien de période, globalement, supérieure à 24 heures. Ces résultats confirment les observations déjà obtenues aussi bien chez les populations méditerranéennes (Nardi et al. 2003 ; Nasri et Morgan 2005, 2006 ; Bohli-Abderrazek et al. 2017), que celles atlantiques (Bregazzi et Naylor, 1972 ; Williams, 1976). Cependant, cette activité locomotrice reste cyclique et montre qu'il s'agit d'un rythme d'origine endogène. D'après Aschoff (1967), la commande endogène, du rythme circadien, ne possède pas la précision de la rotation terrestre (24 heures). C'est pour cette raison que, dans les conditions de libre cours (obscurité continue), la période du rythme locomoteur chez *O. gammarellus* est différente de 24 heures.

Nos résultats ont montré une variabilité de la phénologie du rythme locomoteur selon les saisons mais globalement les profils locomoteurs sont en majorité de type plurimodal. Ce même résultat a été déterminé chez cette même espèce au niveau des berges de la lagune de Bizerte (Jelassi et al. 2019a). Aschoff (1991) a montré que la variation des profils du comportement locomoteur est typiquement associée aux changements de la photopériode. Nardi et al. (2003) ont expliqué la présence en hiver des profils plurimodaux par le fait que les animaux nocturnes peuvent être actifs même pendant le jour en raison des valeurs appropriées de la température et de l'humidité de l'air.

Au cours des différents enregistrements, nous avons remarqué une mortalité qui varie entre les saisons. Cette différence saisonnière de la mortalité pourrait être une conséquence de stress hypothermique comme l'ont suggéré Nardi et al. (2003). De même, la stratégie de reproduction de ces espèces pourrait être un facteur qui contribuerait à cette variation de mortalité (Nasri-Ammar et Morgan 2006). En effet, les adultes mis en expérience sont généralement des mâles qui meurent à la fin de la période de

reproduction ou alors ils seraient à la limite de leur espérance de vie. En étudiant le rythme de l'activité locomotrice de la population de *Talitrus saltator* au niveau de deux plages géomorphologiquement différentes, Ayari (2012) a montré que le taux de mortalité est significativement plus important au niveau de la plage de Bizerte Corniche par rapport à celle de Gabès. Cet auteur a suggéré que ceci est probablement en rapport avec l'action anthropique, au niveau de la station de Bizerte, notamment celle des baigneurs et des pêcheurs qui est plus accentuée ainsi qu'à la largeur de la plage qui est beaucoup plus restreinte.

Par ailleurs, comme chez d'autres amphipodes, deux composantes, circadienne et ultradienne ont été mises en évidence chez *O. gammarellus*. La composante ultradienne est déterminée durant les quatre saisons malgré l'absence des marées. Afin d'expliquer l'existence de cette composante ultradienne, Nasri-Ammar et al. (2001) ont montré que le rythme locomoteur pourrait être contrôlé par une horloge biologique interne formée d'un oscillateur circadien couplé d'un système de sablier ; l'un étant commandé par l'aube et l'autre par le crépuscule. Ce système de sablier qui permet la mesure du temps photopériodique se déclencherait environ toutes les 12h et souvent dépendant de la température. L'existence de ce rythme ultradien serait une certaine sensibilité de l'animal aux mouvements des marées malgré leurs très faibles amplitudes dans le site d'étude. Cette composante ultradienne pourrait avoir une signification adaptative comme l'a suggéré Morgan (1991) : en changeant les terriers, les animaux éviteraient l'immersion par les eaux des marées hautes.

La stabilité du comportement locomoteur d'*O. gammarellus* a été également déterminée. Cette stabilité est mieux définie en été. Ce résultat confirme celui trouvé chez cette même espèce ainsi que chez *Orchestia montagui* (Jelassi et Nasri-Ammar, 2013 ; Jelassi et al. 2013a). Chez d'autres espèces de Talitridés à savoir *Deshayesorchestia deshayesii* et *Talitrus saltator*, la stabilité du rythme locomoteur est plus prononcée au printemps (Ayari et Nasri-Ammar, 2012a). Comme l'a montré Scapini (1999), un milieu stable pour une espèce peut ne pas l'être pour une autre vu qu'une espèce peut être mieux prédisposée que d'autres pour affronter les brusques variations du milieu.

L'étude du temps d'activité chez cette espèce a permis de mettre en évidence une activité des individus d'*O. gammarellus* moins importante en été par rapport aux autres saisons. Ceci pourrait être en relation avec la sécheresse de la végétation présente au niveau du site de collecte. Le même résultat a été mentionné par Ayari (2012) chez d'autres amphipodes. Cet auteur a attribué ce résultat à la présence des banquettes de posidonies constituant

ainsi un habitat favorable pour ces espèces leur permettant d'éviter le stress environnemental tels que la prédation et la dessiccation.

BIBLIOGRAPHIE

- Aschoff J. 1967. Circadian rhythms in birds. *Proc. XIV Int. Ornithol. Congr., Snow D.W. (dir)*. 81-105.
- Aschoff J. 1981. Handbook of behavioral neurobiology 4. Biological rhythms. Aschoff J. Ed. Plenum press. New York, 563pp.
- Aschoff J. 1991. Activity in anticipation and in succession of a daily meal. *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.* 67: 213-228.
- Ayari A. 2012. Eco-éthologie de deux espèces sympatriques *Talitrus saltator* et *Deshayesorchestia deshayesi* (Crustacés, Amphipodes) au niveau de deux plages tunisiennes. Thèse de doctorat Université de Tunis, Tunisie: 210 pages.
- Ayari A, Nasri-Ammar K. 2012a. Seasonal variation of the endogenous rhythm in two sympatric amphipods: *Talitrus saltator* and *Deshayesorchestia deshayesi* from Bizerte beach (Northern Tunisia). *Biol. Rhythm Res.* 43: 515-526.
- Ayari A, Nasri-Ammar K. 2012b. Locomotor rhythm phenology of *Talitrus saltator* from two geomorphologically different beaches of Tunisia: Bizerte (North of Tunisia) and Gulf of Gabes (South of Tunisia). *Biol. Rhythm Res.* 43: 113-123.
- Ayari A, Jelassi R, Ghemari C, Nasri-Ammar K. 2015. Effect of age, sex, and mutual interaction on the locomotor behavior of *Orchestia gammarellus* in the supralittoral zone of Ghar El Melh lagoon (Bizerte, Tunisia). *Biol. Rhythm Res.* 46 (5-6): 703-714.
- Ayari A, Jelassi R, Ghemari C, Nasri-Ammar K. 2017. Locomotor activity pattern in pairs of the subsocial desert isopod *Hemilepistus reaumurii*. *Biol. Rhythm Res.* 48 (3): 449-457.
- Ayari A, Jelassi R, Ghemari C, Nasri-Ammar K. 2019. Field and laboratory experiments on the seasonal variation of the locomotor activity patterns in the desert terrestrial Isopod *Hemilepistus reaumurii*. *Biol. Rhythm Res.* <https://doi.org/10.1080/09291016.2019.1600269>.
- Bregazzi P. K. & Naylor E. (1972). The locomotor activity rhythm of *Talitrus saltator* (Montagu) (Crustacea, Amphipoda). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 57: 375-391.
- Brown FA, Hastings JW, Palmer JD. 1970. The biological clock: two views. Academic Press. New York.
- Bünning E. 1967. The physiological clock. Second Edition. Springer-Verlag. New York, Heidelberg, Berlin, 167pp.
- Bohli-Abderrazek D, Ayari A, Morgan E, Nasri-Ammar K. 2012. Towards a Characterization of the locomotor activity rhythm of the supralittoral Isopod *Tylos europaeus*. *Chronobiol. Inter.* 29: 166-174.
- Bohli-Abderrazek D. 2016. Phénologie de l'activité locomotrice de deux Crustacés supra-littoraux, l'Amphipode *Talitrus saltator* (Montagu, 1808) et L'Oniscoïde *Tylos europaeus* (Arcangeli, 1938). Thèse de Doctorat, Faculté des Sciences de Tunis, Université de Tunis, Tunisie, 383 pages.
- Bohli-Abderrazek D, Jelassi R, Morgan E, Nasri-Ammar K. 2017. Light pulse effect on the locomotor activity rhythm of *Talitrus saltator* (Montagu) (Crustacea, Amphipoda). *Biol. Rhythm Res.* 48 (4): 607-621.
- Bohli-Abderrazek D, Jelassi R, Morgan E, Nasri-Ammar K. 2018. Effect of light intensity on the locomotor activity rhythm of *Talitrus saltator* (Montagu 1808) from Korba Beach. *Biol. Rhythm Res.* 49 (5): 735-745.
- Bohli-Abderrazek D, Jelassi R, Morgan E, Nasri-Ammar K. 2019a. Locomotor activity rhythm of two sympatric species *Talitrus saltator* (Amphipoda) and *Tylos europaeus* (Oniscidea) from Tunisian beaches under continuous light. *Biol. Rhythm Res.* 50 (2): 180-191.
- Bohli-Abderrazek D, Jelassi R, Morgan E, Nasri-Ammar K. 2019b. Effects of aperiodic and photoperiodic regimens on the locomotor activity rhythm of the terrestrial isopod *Tylos europaeus* (Arcangeli, 1938) from Barkoukech Beach (Tabarka, Tunisia). *Biol. Rhythm Res.* <https://doi.org/10.1080/09291016.2019.1603689>.
- Dowse HB, Ringo JM. 1987. Further evidence that the circadian clock in *Drosophila* is a population of coupled oscillators. *Biol. Rhythm Res.* 2: 65-76.
- Emergy P. T. J., Morgan E. & Birley A. J. 1994. An investigation of natural genetic variation in the circadian system of *Drosophila melanogaster*. Rhythm Characteristic and methods of quantification. *Chronobiol. Inter* 11 (2): 72-84.
- Enright JT. 1970. Ecological aspects of endogenous rhythmicity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 221-238.
- Fleury F. 1993. Les rythmes circadiens d'activité chez les Hyménoptères parasitoïdes de Drosophiles : Variabilité, déterminisme génétique, signification écologique. Thèse de doctorat Université de Claude Bernard Lyon I, France: 158 pages.
- Girling AJ 1995. Periodograms and spectral Estimates for Rhythms Data. *Biol. Rhythm Res.* 26 (2): 149-172.

- Halberg F. 1959. Physiologic 24 hour periodicity; general and procedural considerations with reference to the adrenal cycle. *Z. Vitamin-Hormon-Fermentforsch*, 10: 255-296.
- Halberg F. 1961. The Adrenal Cycle. *Proc. 39th Ross Pediatr. Res. Conf.* 57-60.
- Hall JC. 1990. Genetics of circadian rhythms. *Annu. Rev. Genet.* 24: 659-697.
- Jedrzejczak MF. 2004. The Perception of a Beach in Modern Tourism: Is the Sandy Beach a Place of Conflict between Tourism and Biodiversity? *Proceed. 19th Inter. Conf. Coast. Soc.* Newport, Rhode Island, USA: 23-26.
- Jelassi R, Nasri-Ammar K. 2013. Seasonal variation of locomotor activity rhythm of *Orchestia montagui* in the supralittoral zone of Bizerte lagoon (North of Tunisia). *Annu. Rev. Genetics* 44: 718-729.
- Jelassi R, Ayari A, Nasri-Ammar K. 2013a. Seasonal variation of locomotor activity rhythm of *Orchestia gammarellus* in the supralittoral zone of Ghar Melh lagoon (North-East of Tunisia). *Biol. Rhythm Res.* 44: 956-967.
- Jelassi R, Ayari-Akkari A, Bohli-Abderrazak D, Nasri-Ammar K. 2013b. Endogenous locomotor activity rhythm of two sympatric species of Talitrids (Crustacea, Amphipoda) from the supralittoral zone of Bizerte lagoon (Northern Tunisia). *Biol. Rhythm Res.* 44: 265-275.
- Jelassi R. 2014. Eco-éthologie des peuplements d'Amphipodes au niveau des zones humides de la Tunisie. Thèse de Doctorat, Faculté des Sciences de Tunis, 328 pages.
- Jelassi R, Bohli-Abderrazak D, Ayari A, Nasri-Ammar K. 2017. Effects of light pulses on the locomotor activity rhythm of *Orchestia montagui* (Amphipoda, Talitridae). *Biol. Rhythm Res.* 48 (1): 43-55.
- Jelassi R, Bohli-Abderrazak D, Ayari A, Nasri-Ammar K. 2019a. Seasonal variation of the locomotor behavior of two sympatric species, *Orchestia montagui* and *Orchestia gammarellus* (Amphipoda, Talitridae), under aperiodic regimens. *Biol. Rhythm Res.* 50 (5): 665-678.
- Jelassi R, Hammami W, Harzalli N, Nasri-Ammar K. 2019b. Avoidance and locomotor behaviours of *Armadillidium granulatum* (Crustacea, Oniscidea) towards trace elements contaminated soils. *Biol. Rhythm Res.* <https://doi.org/10.1080/09291016.2019.1642668>.
- Jelassi R, Hammami W, Harzalli N, Nasri-Ammar K. 2020a. Age effect on the locomotor activity rhythm of *Armadillidium granulatum* (Crustacea, Isopoda). *Biol. Rhythm Res.* 51 (4): 496-508.
- Morgan E. (1991). An appraisal of tidal activity rhythm. *Chronobiol. Inter.* 8: 283-306.
- Morgan E, Minors DS. 1995. The analysis of biological time series data: Some preliminary considerations. *Biol. Rhythm Res.* 26 (2): 124-148.
- Nardi M, Morgan E, Scapini F. 2003. Seasonal variation in the free running period in two *Talitrus saltator* populations from Italian beaches differing in morphodynamics and human disturbance. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 58: 199-206.
- Nasri-Ammar K, Souty-Grosset C, Mocquard JP. 2001. Time measurement in the photoperiodic induction of sexual rest in the terrestrial Isopod *Armadillidium vulgare* (Latreille). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 324: 701-707.
- Nasri-Ammar K, Morgan E. 2005. Preliminary observations on the natural variation in the endogenous rhythm of the desert Isopod *Hemilepistus reaumuri*. *Eur. J. Soil Biol.* 41: 63-68.
- Nasri-Ammar K, Morgan E. 2006. Seasonality of the endogenous activity rhythm in *Talitrus saltator* (Montagu) from a sandy beach in north-eastern Tunisia. *Biol. Rhythm Res.* 37: 479-488.
- Palmer JD. 1963. Circatidal activity rhythms in fiddler crabs. *Biol. Bull.* 125: 387
- Rossano C, Morgan E, Scapini F. 2008. Variation of the Locomotor Activity Rhythms in Three Species of Talitrid Amphipods, *Talitrus saltator*, *Orchestia montagui*, and *Orchestia gammarellus*, from Various Habitats. *Chronobiol. Inter.* 25 (4): 511-532.
- Rossano C, Gambineri S, Fanini L, Durier V, Rivault C, Scapini F. 2009. Behavioural adaptations in talitrids from two Atlantic beaches. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 85: 573-584.
- Saunders DS. 1982. Insect clocks. Second Edition. Pergamon Press, Oxford, 409pp.
- Scapini F, Buiatti M, De Matthaeis E, Mattoccia M. 1995. Orientation behaviour and heterozygosity of sandhopper populations in relation to stability of beach environments. *J. Evol. Biol.* 8: 43-52.
- Scapini F. 1999. Tendances tidales et ajustement des systèmes d'orientation chez les talitres. Élément d'éthologie cognitive. Paris: Hermes Science Publications. 426 pages.
- Scapini F, Morgan E. 2002. Bioassays for estimation of beach stability and ecosystem quality, in Baseline research for the integrated sustainable management of Mediterranean sensitive coastal ecosystems. A manual for coastal managers, scientists and all those studying coastal processes and management in the Mediterranean, F. Scapini (ed.), IAO, Florence, 120-122.

- Siegel S, Castellan NJ. 1989. Non parametric statistics for the behavioral sciences (2nd ed.) New York: McGraw-Hill, 400pp.
- Whittaker E.T., Robinson G. 1924. The calculus of observations. Edition (IV ed., 1966), London: Blackie: 397 pages.
- Williams J. A. 1976. The effect of light on the locomotor rhythm and general biology of *Talitrus saltator* (Montagu), Ph. D. thesis, Liverpool University, Port Erin, Isle of Man. 258 pages.
- Williamson D. I. 1951. Studies on the biology of Talitridae (Crustacea: Amphipoda): Visual orientation in *Talitrus saltator*. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 30: 91-99.