

EFFET DE LA SYNCHRONISATION SOCIALE SUR LE RYTHME DE L'ACTIVITE LOCOMOTRICE DE L'AMPHIPODE *TALITRUS SALTATOR* ISSU DE LA POPULATION DE KORBA

Dhouha BOHLI-ABDERRAZEK¹, R. JELASSI^{1, 2}, E. MORGAN³ et K. NASRI-AMMAR¹

¹Université de Tunis El Manar, Faculté des Sciences de Tunis Unité de recherche « Bio-Ecologie & Systématique Evolutive » Campus Universitaire de Tunis El Manar I 2092, Tunis, Tunisie.

²Institut National des Sciences et Technologie de la Mer, Salammbô.

³School of Biosciences, University of Birmingham, Birmingham, UK.

bohli.dhouha@gmail.com

ملخص

تأثير التلازم الاجتماعي على إيقاع نشاط حركة المزوج الأرجل تلتروس سلتاتور بقرية : قمنا بدراسة خاصيات نسق حركة التنقل عند مزدوج الأرجل تليتروس سلتاتور بشكل فردي و في شكل مجموعات تحت تناوب الضوء و الظلام. تم جمع العينات على ضفة شاطئ قرية (خليج الحمامات). أظهرت النتائج تميز تليتروس سلتاتور بسلوك ليلي مهما كان نوع التسجيل و النظام المفروض. بالاطافة الى ذلك يتم التحكم في الإيقاع الحركي لدى هذه الفصيلة بواسطة ساعة بيولوجية داخلية أو مكون بيولوجي داخلي قريب من 24 ساعة مع العلم أن المجموعات يتميزون بمعدل حركة أقل من الأفراد المنعزلين الذين يبرزون بدورهم إيقاعا حركيا أقل استقرارا. أظهر تحليل الإيقاع الحركي أن التباين بين المجموعات يعتبر أقل أهمية من التباين بين الأفراد المنعزلين.

الكلمات المفاتيح: شاطئ قرية, تليتروس سلتاتور, نشاط حركي, إيقاع بيولوجي

RESUME

L'activité locomotrice de l'Amphipode *Talitrus saltator*, collecté de la plage de Korba (au golfe de Hammamet), a été enregistrée aussi bien individuellement qu'en groupe sous une alternance lumière/obscurité. Les résultats obtenus chez cette espèce ont mis en évidence un comportement nocturne quels que soient le type d'enregistrement et le régime photopériodique imposé. De plus, le rythme locomoteur est contrôlé par une composante endogène de nature circadienne proche de 24h. Cependant, la durée moyenne de cette période est plus courte chez les groupes que chez les individus isolés. Ces derniers sont moins actifs et décrivent un rythme locomoteur moins stable. L'analyse des différents paramètres du rythme de l'activité locomotrice a montré que la variabilité inter-groupe est moins importante que la variabilité inter-individuelle mettant en évidence l'effet du groupe dans l'atténuation de cette variabilité. Par ailleurs, un déphasage presque nul chez les individus maintenus en groupe confirme ce résultat.

Mots clés : plage de Korba, *Talitrus saltator*, rythme circadien, activité locomotrice.

ABSTRACT

Effect of social synchronization on the locomotor activity rhythm of the amphipod *Talitrus saltator* from Korba population : The locomotor activity of the Amphipod *Talitrus saltator*, collected from Korba beach (Gulf of Hammamet), was recorded individually as well as in groups under two simultaneous regimens: the light/dark cycle and the constant darkness. Results obtained for this species showed a nocturnal behavior whatever the recording type and the regimen imposed. In addition, the locomotor rhythm is controlled by a circadian component close to 24 hours with a mean value shorter in groups than in isolated individuals. These last are less active and describe a less stable locomotor rhythm. The analysis of the different locomotor activity parameters showed that the inter-group variability is less important than the inter-individual variability highlighting thus the effect of the group in the attenuation of this variability. This result is confirmed by the analysis of the phase shift which is a near-zero for groups.

Key-words: Korba beach, *Talitrus saltator*, circadian rhythm, locomotor activity.

INTRODUCTION

Les côtes sableuses ont été, pendant longtemps, considérées comme un lieu propice pour la recherche de la nourriture. Cependant, de la préhistoire à nos jours, ces habitudes ont changé sans remettre en

question l'importance que représente ce milieu pour l'Homme. Aujourd'hui, suite aux révolutions industrielles et touristiques, cet écosystème est devenu le lieu d'établissement des chaînes hôtelières et des complexes industriels qui ne cessent d'augmenter en nombre et en superficie et ce aux

dépens de zones côtières assez fragilisées. Tous ces changements ont entraîné des modifications dans les écosystèmes côtiers, perturbant ainsi la faune qui y vit. L'intérêt de l'étude du comportement locomoteur des espèces supralittorales est donc d'autant plus important que le changement du comportement d'un animal est en rapport avec le changement de son milieu (Bohli-Abderrazek, 2016).

Beaucoup d'invertébrés, dont plusieurs Arthropodes, répondent le mieux à ces critères. Parmi les invertébrés les plus dominants au sein de la faune des plages sableuses, citons les Amphipodes Talitridés (McLachlan et al. 1981). Ces Talitridés se rencontrent à une large échelle géographique (Dahl, 1946) jouant ainsi un rôle écologique important en tant que décomposeurs de la matière organique et sont considérés comme des bio-indicateurs potentiels de la qualité des plages sableuses (Griffiths et al. 1983 ; Ketmaier et al. 2003). Ce rôle a été estimé en se basant sur des études génétiques (De Matthaeis et al. 1994, 1995, 1996 ; Scapini et al. 1995 ; De Matthaeis et al. 2000a, 2000b ; Ketmaier et al. 2003 ; Bouslama, 2009), des études sur la reproduction et la distribution spatio-temporelle (Charfi-Cheikhrouha et al. 2000 ; Gonçalves et al. 2003 ; Marques et al. 2003 ; Bouslama et al. 2007 ; Gambineri & Scapini, 2008 ; Jelassi et al. 2012, 2013, 2017), que éthologiques (Scapini et al. 1993 ; Scapini, 1997 ; Nasri-Ammar & Morgan, 2005, 2006 ; Rossano et al. 2008, Ayari & Nasri-Ammar, 2012 a, b ; Jelassi et al. 2015, 2017 ; Ayari et al. 2016 ; Bohli-Abderrazek et al. 2017a, b). Les Talitridés montrent une activité nocturne en surface et une période diurne de repos sous le sable, au-dessus de la limite de la marée haute (Scapini, 1999). Ils se nourrissent de débris apportés par la mer ; sur les côtes atlantiques à marées basses, ils se dirigent vers la mer tandis que, sur les côtes méditerranéennes sans marées, ils se déplacent la nuit vers les dunes (Scapini et al. 1992).

Chez une population britannique de l'Amphipode Talitridae *Talitrus saltator*, l'enregistrement individuel de l'activité locomotrice au laboratoire a montré que celle-ci présente une composante endogène de nature circadienne qui persiste dans des conditions constantes d'éclairage et de température (Williams, 1980a). Cette composante circadienne a été vérifiée chez les populations Tunisiennes issues aussi bien de la plage de Korba (Bohli-Abderrazek et al. 2017b, de Barkoukech (Jelassi et al. 2015), de Bizerte Corniche (Ayari & Nasri-Ammar, 2012a, b), de Ghar El Melh (Bohli-Abderrazek, 2016), que celle de Gabès (Ayari & Nasri-Ammar, 2012 b). De plus, une composante ultradienne autour de 12h a été déterminée. Tous ces auteurs ont permis de mettre en évidence que le principal synchroniseur est le cycle lumière-obscurité.

Les précédents travaux ont été menés sur des individus isolés et comme dans la nature, un animal

n'est jamais seul, nous nous sommes intéressés, dans le présent travail, à des enregistrements aussi bien individuels qu'en groupe afin de mettre en évidence l'effet de la synchronisation sociale sur le rythme de l'activité locomotrice de l'Amphipode *Talitrus saltator*.

MATERIEL ET METHODES

Les individus de *Talitrus saltator*, ont été prélevés de la plage de Korba (36°36'N, 10°52'E) au golf de Hammamet (Figure 1).

C'est une large plage caractérisée par un vaste champ dunaire. Les adultes sont collectés à la main, mis avec du sable humide et placés dans des boîtes en polystyrène. Leur transfert au laboratoire se fait le plus rapidement possible et suffisamment tôt afin de pouvoir démarrer l'expérience avant le coucher du soleil et éviter ainsi de perturber leur rythme par rapport au nyctémère. Pour mettre en évidence l'effet de groupe sur le rythme locomoteur de, deux types d'enregistrement ont été nécessaires ; individuel et en groupe. Dans le premier cas, un individu seul est testé alors que, dans le deuxième cas, 5 animaux sont testés simultanément. Les spécimens collectés sont placés dans des boîtes d'enregistrement ou actographes (au nombre de 16) avec du sable humide en provenance de leur plage d'origine et des rondelles de carottes en guise de nourriture. Chaque actographe correspond à une boîte cylindrique (figure 2) 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 aussi bien la photopériode 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 toute les 20 minutes (School of Biosciences, Université de Birmingham, UK) (Figure2). La simulation de la photopériode naturelle du jour de la collecte est possible grâce à un interrupteur horaire programmable. Par ailleurs, une température moyenne de 18°C ± 0,5 est maintenue constante jusqu'à la fin de l'expérience. Chaque expérience a duré 15 jours. Durant la première semaine (j1-j7), les animaux sont soumis à une alternance lumière/obscurité équivalente à la photopériode naturelle du jour de la collecte (natural Light-Dark : nLD), puis (j8-j14) ils sont maintenus en obscurité totale (Dark-Dark : DD) durant la deuxième semaine. A l'arrêt des expériences et grâce au programme informatique Chart35, les données sont visualisées sous forme d'actogrammes en double-plot pour une meilleure interprétation du comportement



Figure 1 : Localisation du site de collecte.

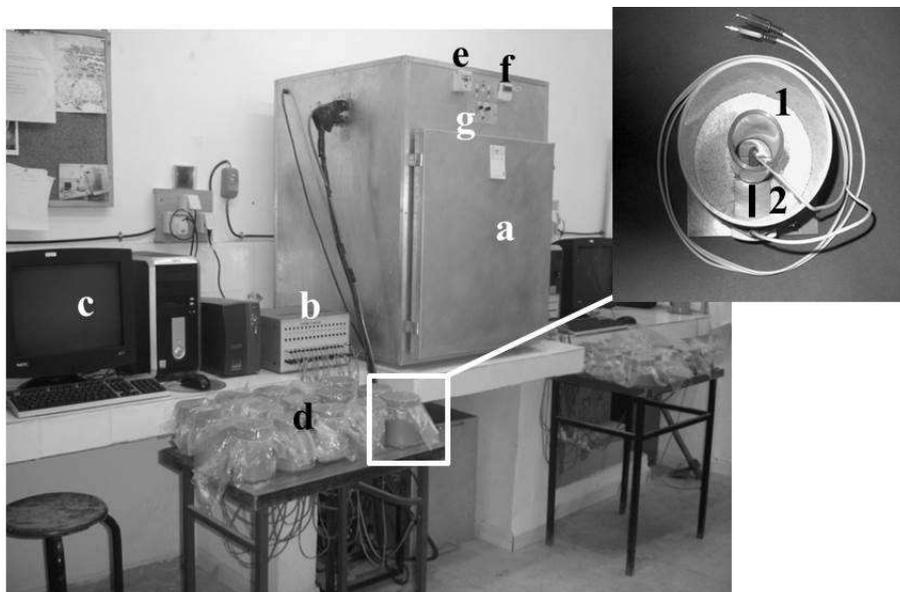


Figure 2 : Equipement d'enregistrement: a = enceinte climatique; b = data logger; c = ordinateur; d = actographe; e = interrupteur programmable; f = thermomètre; g = variateur de l'intensité lumineuse.
1 = substrat humide; 2 = rayon infra-rouge.

locomoteur des individus testés (Morgan et Minors, 1995).

D'un autre côté, la période du rythme de l'activité locomotrice a été déterminée en utilisant les deux analyses, MESA et périodogramme.

L'analyse MESA ou Maximum Entropy Spectral Analysis est une technique très sensible, la plus communément utilisée pour la détermination de la périodicité des données temporelles biologiques (Dowse & Ringo, 1987). Cette analyse permet d'isoler les mouvements périodiques en une série de données en les transformant par une technique autorégressive. La périodicité, proprement dite, est mise en évidence par l'analyse de Fourier qui a été, par la suite, développée par Burg (1967) et Parzen

(1969). Les graphiques obtenus permettent de représenter les valeurs de la densité spectrale en fonction des différentes périodes en fraction d'heures. L'analyse par périodogramme (Whittaker & Robinson, 1924; Girling, 1995) utilise le programme TIME SERIES. Cette méthode d'analyse est basée sur le Périodogramme de Whittaker (Whittaker & Robinson, 1924 et Girling, 1995) et implique la 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).

Enfin, le test χ^2 et le test de Student ont été utilisés pour comparer, respectivement, les pourcentages et les moyennes obtenus (période circadienne, période en condition d'entraînement, SNR) aussi bien dans les conditions d'entraînement (LD) et qu'en obscurité continue (DD).

RESULTATS

À la fin des deux expériences, 11 individus isolés parmi 16 (68,75%), et tous les groupes de 5 individus (100%) ont été actifs. Cette différence est statistiquement significative ($\chi^2 = 3.79$; ddl = 1; $p = 0.05$).

Phénologie du rythme locomoteur des individus maintenus isolés

D'après l'observation des actogrammes obtenus, et des courbes de l'activité moyenne par heure et par jour, 3 types de profils ont été distingués quels que soient le régime photopériodique et le type d'enregistrement. Cependant, ces profils ne sont pas équitablement représentés. La figure 3 résume les différentes tendances.

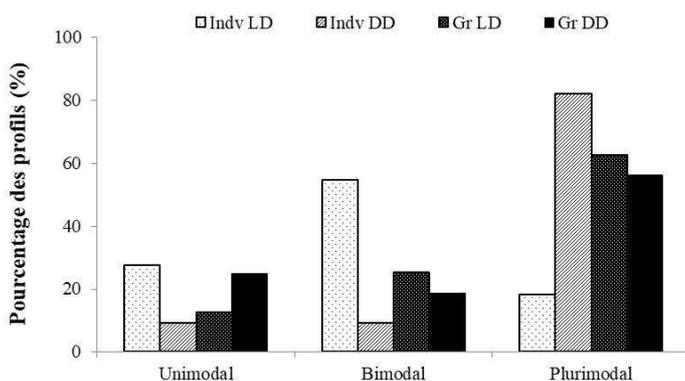


Figure 3 : Pourcentage des différents types de profils locomoteurs obtenus pour les individus maintenus isolés (Indv) et en groupes (Gr), en présence du synchroniseur (LD) et en obscurité continue (DD).

En effet, chez les individus isolés, le profil bimodal est le plus représentatif en présence du synchroniseur (54,54%), alors qu'en obscurité continue les individus de *Talitrus saltator* décrivent plutôt un profil plurimodal (81,81%). La plupart des individus

maintenus en groupes décrivent essentiellement un profil plurimodal quel que soit le régime photopériodique.

L'actogramme le plus représentatif pour les individus isolés est représenté dans la figure 4. Il est caractérisé par une activité locomotrice importante qui commence juste après l'extinction (à l'exception du 1^{er} et du 3^{ème} jour) et qui s'étend au-delà de la nuit expérimentale en s'accroissant juste après l'allumage. Dans les conditions d'obscurité continue, l'activité s'étend de plus en plus et l'animal devient actif à toute heure du nyctémère. L'activité moyenne par heure et par jour montre un profil bimodal, au cours de la première semaine (Fig. 4a). Le pic le plus important, survient juste après l'allumage comme cela a été déjà observé au niveau de l'actogramme. Le deuxième pic, de moindre importance (25 déplacements/h/j) intervient juste après l'extinction. En libre cours et comme cela a été décrit au niveau de l'actogramme, l'activité locomotrice devient plurimodale (Fig. 4b).

L'analyse MESA a montré l'absence d'une période proche de 24h en présence du cycle entraîneur (Fig. 4c), alors qu'en obscurité continue, un pic, peu marqué, de période égale à 26h apparaît (Fig. 4d). Par ailleurs, le periodogramme de la première semaine a permis de déterminer une période du rythme de l'activité locomotrice dans les conditions d'entraînement égale à $\tau_{LD} = 24h20'$ (Fig. 4e). En libre cours, le periodogramme n'a montré aucun pic significatif à 0,01% et n'a donc pas permis de déterminer la période endogène du rythme de l'activité locomotrice (Fig. 4f).

Phénologie du rythme locomoteur des individus maintenus en groupes

Pour les individus maintenus en groupes, l'actogramme le plus représentatif est illustré dans la figure 5. Il est caractérisé par une activité intense et confinée dans la nuit expérimentale durant la première semaine, avec des interruptions rares, ne dépassant pas 1h20'. En obscurité continue, cette activité intense se maintient et reste confinée au niveau de la nuit subjective et entame une faible dérive vers la droite. L'activité moyenne par heure et par jour, sous le cycle synchroniseur, présente un profil plurimodal (Fig. 5a). Le pic le plus important indique le début d'activité locomotrice et intervient juste avant l'extinction alors que le pic de fin d'activité survient juste au moment de l'allumage. Les autres pics interviennent au milieu de la nuit expérimentale avec des intensités relativement importantes. Durant la deuxième semaine, le profil de l'activité moyenne par heure et par jour reste plurimodal. (Fig. 5b). Le glissement du premier pic, observé au niveau de la première semaine autour de crépuscule, entraîne le confinement de l'activité

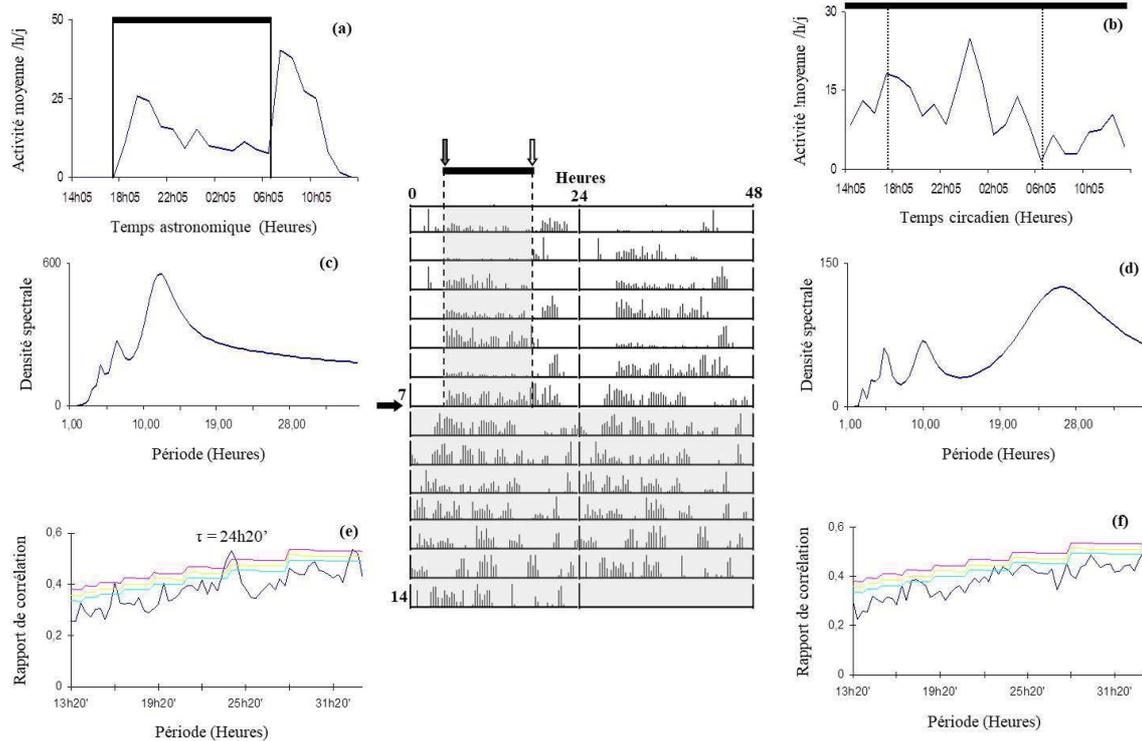


Figure 4 : Analyses des données de l'actogramme le plus représentatif des individus de *Talitrus saltator* maintenus isolés ; (a) : activité moyenne par heure et par jour sous le cycle nLD, (b) activité moyenne par heure et par jour en obscurité continue ; (c) MESA de la première semaine, (d) MESA de la deuxième semaine; (e) périodogramme de la première semaine, (f) périodogramme de la deuxième semaine.

durant la nuit subjective. Cependant, l'activité reste aussi intense que durant la première semaine. L'analyse MESA de la première semaine a montré une synchronisation médiocre entre les groupes et leur cycle entraîneur avec un pic d'une période égale à $\tau_{LD} = 30h30$ (Fig. 5c). Par contre, en obscurité continue (Fig. 5d), une période circadienne a été déterminée ; sa valeur est égale à $\tau_{DD} = 24h20$. D'un autre côté, l'analyse par périodogramme a donné des résultats significatifs au seuil 0,01% pour les deux régimes. Ces périodes sont respectivement égales à $\tau_{LD} = 24h$ (Fig. 5e) et à $\tau_{DD} = 24h40'$ (Fig. 5f).

Paramètres du rythme locomoteur

Tous les animaux retrouvés actifs plus haut n'expriment pas nécessairement une période du rythme locomoteur. A partir de là un pourcentage de rythmicité est calculé. Ce pourcentage est de 100% chez les individus maintenus en groupes quel que soit le régime photopériodique. Tous les animaux maintenus isolés sont également rythmiques en présence du synchroniseur alors que seuls 72,72% le sont en obscurité continue. Cependant aucune différence significative n'a été révélée.

L'analyse du tableau 1 a montré que la période moyenne du rythme locomoteur, obtenue par les

analyses MESA et périodogramme, est toujours plus longue en libre cours qu'en présence du synchroniseur, aussi bien chez les individus isolés que ceux en groupe. Cependant aucune différence significative n'a été révélée par le test de Student. D'un autre côté, quel que soit le régime photopériodique imposé, la période moyenne est plus proche de la période du cycle synchroniseur (24h), durant la première semaine, chez les individus en groupes. Elle est plus longue chez les individus isolés en absence du synchroniseur. Cette différence devient significative en libre cours (Tab. 1). Il est également à noter que la variation inter individuelle est plus marquée chez les individus isolés.

L'étude de la définition du rythme montre que ce dernier est mieux défini chez les groupes que chez les individus isolés quel soit le régime imposé (Tab. 1). Cependant, l'analyse statistique, par le test t de Student n'a révélé une différence significative qu'en libre cours. Au cours de la première semaine, les valeurs du SNR sont comprises entre 0,09 et 0,64 chez les groupes et entre 0,085 et 0,41 chez les individus isolés (Fig. 6a). Alors qu'en libre cours, elles varient respectivement entre 0,27 et 0,66 et entre 0 à 0,208 (Fig. 6b).

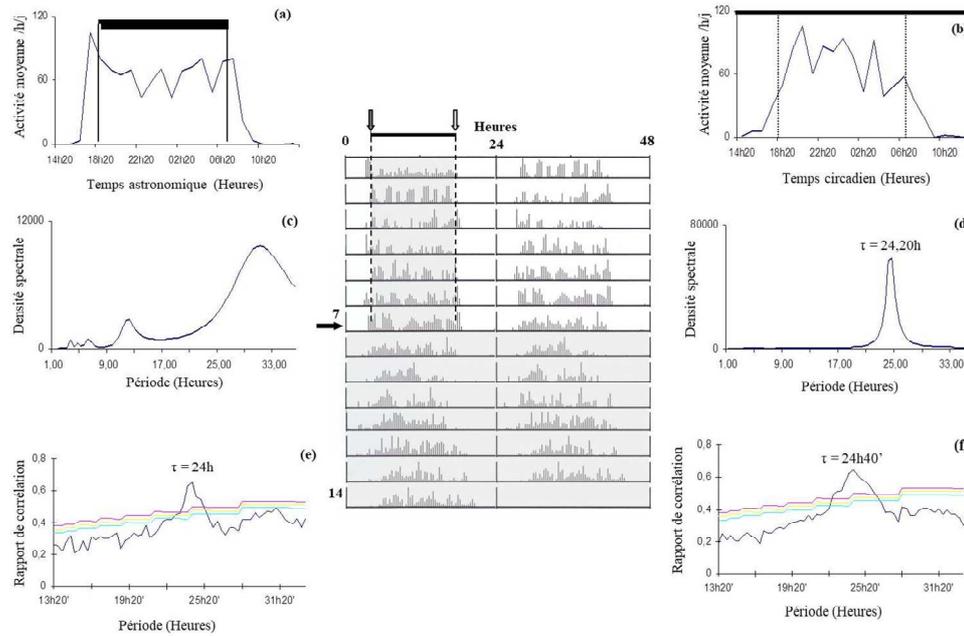


Figure 5 : Analyses des données de l’actogramme le plus représentatif des individus de *Talitrus saltator* maintenus en groupe ; (a) : activité moyenne par heure et par jour sous le cycle nLD, (b) activité moyenne par heure et par jour en obscurité continue ; (c) MESA de la première semaine, (d) MESA de la deuxième semaine; (e) périodogramme de la première semaine, (f) périodogramme de la deuxième semaine.

Tableau I : Comparaison des paramètres du rythme locomoteur des individus de *Talitrus saltator* maintenus isolés et en groupe en présence du synchroniseur (LD) et en obscurité continue (DD). τ_{MESA} est la période moyenne obtenue par MESA ; τ_{PRDG} est la période moyenne obtenue par Périodogramme. SNR : Signal Noise to Ratio moyen. α : Durée moyenne d’activité. $\Delta\phi$: Valeur moyenne du déphasage ($^{\circ}$). e.t. = écart type ; NS = non significatif

| | | Individus isolés | Individus en groupes | Tests |
|-----------------------|----|-----------------------|----------------------|--------|
| $\tau_{MESA} \pm e.t$ | LD | 23,85h \pm 1,18h | - | - |
| | DD | 25,25h \pm 0,74h | 24,34h \pm 0,57h | p<0,05 |
| $\tau_{PRDG} \pm e.t$ | LD | 24h15' \pm 1h21' | 24h08' \pm 26' | NS |
| | DD | 25h53' \pm 44' | 24h20' \pm 10' | p<0,01 |
| SNR $\pm e.t$ | LD | 0,309 \pm 0,208 | 0,471 \pm 0,12 | NS |
| | DD | 0,188 \pm 0,023 | 0,351 \pm 0,16 | p<0,01 |
| $\alpha \pm e.t$ | LD | 765',88 \pm 89',31 | 842',6 \pm 57',64 | NS |
| | DD | 661,88' \pm 174,16' | 894',56 \pm 86',77 | p<0,01 |
| $\Delta\phi \pm e.t$ | | 3°,53 \pm 9°,42 | 0°,3 \pm 28° | NS |

La comparaison entre les résultats des types d’enregistrement montre que le rythme est plus stable et plus précis dans le cas de l’expérimentation en groupe. Cette différence est plus accentuée en obscurité continue. En effet, l’analyse statistique, par

le test t de Student, des différences observées entre les SNR des individus et ceux des groupes montre une différence non significative au cours de la première semaine et une différence significative au

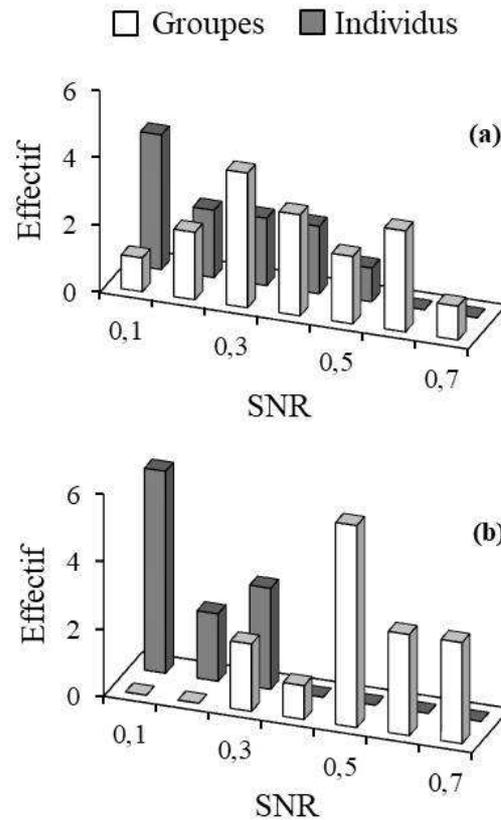


Figure 6 : Distribution par classe de 0,1 des valeurs de SNR chez les individus de *Talitrus saltator* maintenus isolés et en groupe en présence du synchroniseur (a) et en obscurité continue (b).

seuil de 0,01% au cours de la deuxième semaine ($sd_{0,01} = 0,25$; $d = 0,364$; $ddl = 24$).

Le temps moyen d'activité (α) a été également calculé pour chaque expérience. Le tableau 1 montre que les individus isolés sont plus actifs en présence du synchroniseur qu'en libre cours. La situation s'inverse chez les groupes. Cependant ces différences ne sont pas significatives. D'un autre côté, quel que soit le régime photopériodique imposé, les individus en groupes sont toujours les plus actifs avec une variabilité inter-groupe moins importante. L'analyse statistique, par le test t de Student, des temps moyens d'activité correspondant aux deux types d'enregistrements, a révélé une différence significative au seuil de 0,01% ($sd_{0,01} = 143,26$, $d = 193,55$, $ddl = 23$) dans les conditions de libre cours.

DISCUSSION

L'étude de l'activité locomotrice chez l'Amphipode *Talitrus saltator* (Montagu, 1808) a permis de mettre en évidence une activité strictement nocturne. En effet, l'activité obtenue, aussi bien au niveau des actogrammes qu'au niveau des activités moyennes par heure et par jour, est toujours concentrée durant les nuits expérimentale et subjective. Cette activité nocturne est vitale pour cette espèce. En effet,

Williamson (1951), a montré que *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) confirment que l'activité nocturne est la plus favorable pour cette espèce pour plusieurs raisons. D'abord, le niveau d'évaporation, au cours de la nuit, est relativement bas par rapport à la journée et l'humidité relative de l'air est plus élevée, ce qui diminue les risques de dessiccation de l'animal. Ensuite, l'absence des prédateurs, représenté essentiellement par les oiseaux, au cours de la nuit, assure un taux de survie relativement important au sein des populations de *Talitrus saltator*.

Par ailleurs, l'étude de l'activité locomotrice de *Talitrus saltator*, sous le cycle nLD, a montré une stabilité, du rythme locomoteur, relativement importante en passant d'un nyctémère à un autre. Elle a aussi présenté, dans la plupart des cas, une période du rythme très proche de 24 heures (période du cycle synchroniseur). Au vu de ces résultats, il apparaît évident que le cycle naturel d'alternance lumière/obscurité (nLD) est le principal synchroniseur du rythme de l'activité locomotrice de *Talitrus saltator* comme il a été démontré par Bregazzi et Naylor (1972) ainsi que Williams (1976).

Dans les conditions de libre cours (obscurité continue), la synchronisation, de jour en jour, observée durant la première semaine, disparaît. 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 chez les populations méditerranéennes (Nardi et al, 2003 ; Nasri et Morgan 2005, 2006 ; Bohli-Abderrazek et al. 2017a, b), ainsi que les populations atlantiques (Bregazzi et Naylor, 1972 et 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, la période du rythme locomoteur chez *Talitrus saltator* est différente de 24 heures. L'entraînement de jour en jour de ce rythme (période endogène supérieure à 24h) par le cycle nLD, est alors ajusté par une courte avance de phase, par rapport à la période endogène, obtenue grâce aux signaux d'allumage et d'extinction. Cette avance de phase permet ainsi de maintenir l'activité locomotrice confondue avec la période nocturne optimale (Williams, 1980b).

Par ailleurs, la comparaison entre les enregistrements individuels et ceux en groupe, au cours des deux semaines d'expérience, montre que les animaux maintenus en groupes présentent des pourcentages de rythmicité plus élevés que ceux enregistrés chez les individus isolés. En plus, les groupes d'animaux ont montré une variabilité inter-groupe, des caractéristiques du rythme de l'activité locomotrice, moins importante en comparaison avec celle observée entre les individus isolés. Ces résultats peuvent être expliqués par le fait que les animaux seuls peuvent réduire leur activité et même l'interrompre jusqu'à la fin de l'expérience. Bohli-Abderrazek et al. (2017a), ont montré que chaque animal possède sa propre horloge biologique et par conséquent son propre rythme qui est différent des autres individus alors que, les animaux, en groupes, tendent à s'influencer les uns les autres et empêchent ainsi chaque individu d'exprimer amplement son propre rythme.

Bregazzi et Naylor (1972) ont donc suggéré que plus la densité animale est élevée, plus elle tend à inhiber l'activité des individus. Nardi et al. (2003) ont également noté la présence de cette influence mutuelle entre les individus d'un même groupe de *Talitrus saltator* lors des enregistrements réalisés sur des populations italiennes. En étudiant le rythme de l'activité locomotrice chez le talitridé *Orchestia gammarellus* collecté au niveau des berges de la lagune de Ghar El Melh, Ayari et al. (2015) ont montré une stabilité du rythme plus importante chez

les groupes que chez les individus indépendamment de l'âge et du sexe.

Cette synchronisation sociale a été aussi mise en évidence dans une population d'abeilles. En effet, les enregistrements ont montré qu'une colonie est mieux synchronisée qu'un individu seul et exprime une période endogène du rythme de l'activité locomotrice inférieure à celle enregistrée lorsque un animal est maintenu seul (Frisch et Koeniger, 1994).

BIBLIOGRAPHIE

- Aschoff J., 1967. Circadian rhythms in birds. *Proc. XIV Int. Ornithol. Congr., Snow D.W. (dir)*. 81-105.
- Ayari A., & Nasri-Ammar K., 2012 a. Seasonal variation of the endogenous rhythm in tow sympatric amphipod: *Talitrus saltator* and *Talorchestia deshayesii* from Bizerte beach (North of Tunisia). *Biol. Rhythme. Res.* 43: 515-526.
- Ayari A., & Nasri-Ammar K., 2012 b. Locomotor rhythm phenology of *Talitrus saltator* from two geomorphologically different beaches of Tunisia: Bizerte (North of Tunisia) & Gabes gulf (South of Tunisia). *Biol. Rhythme. Res.* 43 (2): 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. Rhythme. Res.* 46: 703-714.
- Ayari A., Jelassi R., Ghemari C., & Nasri-Ammar K., 2016. Locomotor behaviour in males, females and groups of *Orchestia montagui* (Amphipoda, Talitridae) in the supralittoral zone of Bizerte Lagoon. *Biol. Rhythme. Res.* VOL. 47, NO. 5, 651-658
- Bohli-Abderrazek D., 2016. Phenologie de l'activité locomotrice de deux crustacés supralittoraux, l'Amphipode *Talitrus saltator* (Montagu, 1808) et l'Oniscoïde *Tylos europaeus* (Arcangeli, 1938) [These de doctorat]. Tunisia: Université Tunis El Manar. 383p.
- Bohli-Abderrazek D., Jelassi R., Morgan E., and Nasri-Ammara K., 2017a. Light pulse effect on the locomotor activity rhythm of *Talitrus saltator* (Montagu) (Crustacea, Amphipoda) *Biol. Rhythme. Res.* 48(4): 607-621
- Bohli-Abderrazek D., Jelassi R., Morgan E., & Nasri-Ammar K., 2017b. Effect of light intensity on the locomotor activity rhythm of *Talitrus saltator* (Montagu 1808) from Korba Beach 2017. *Biol. Rhythme. Res.* DOI: 10.1080/09291016.2017.1413764
- Bousslama M.F., Neto J.M., Charfi-Cheikhrouha F., & Marques J.C., 2007. Biology, population

- dynamics and secondary production of *Talitrus saltator* (Amphipoda, Talitridae) at Korba beach (east coast of Tunisia). *Crustaceana*. 80 (9): 1103-1119.
- Bousslama M.F., (2009). Etude comparative de la dynamique et de la génétique de populations de quelques espèces de Talitridés en Tunisie (Crustacea, Amphipoda). Thèse de doctorat Université de Tunis, Tunisie: 208 pages.
- Bregazzi P.K., & Naylor E., 1972. The locomotor activity rhythm of *Talitrus saltator* (Montagu) (Crustacea, Amphipoda). *J. Exp. Biol.* 57: 375-391.
- Burg JP 1967. Maximum entropy spectral analysis. *Proceeding of the 37th Annual meeting of Society of Exploratory Geophysics, Oklahoma City.*
- Charfi-Cheikhrouha F., El Gtari M., & Bousslama M.F., 2000. Distribution and reproduction of two sand hoppers *Talitrus saltator* and *Talorchestia brito* from Zouaraa beach-dune system (Tunisia). *Pol. Arch. Hydrobiol.* 74: 621-629.
- Dahl E., (1946). The Amphipoda of the sound. Part 1 Terrestrial Amphipoda. *Acta Univ. Lund.* 2: 1-13.
- De Matthaeis E., Cobolli M., Mattoccia M., Saccoccio P., & Scapini F., 1994. Genetic divergence between natural populations of mediterranean sandhoppers (Crustacea, Amphipoda). *Genetic and Evolution of aquatic organisms edited by Beaumont*, 15-29.
- De Matthaeis E., Cobolli M., Mattoccia M., & Scapini F., 1995. Geographic variation in *Talitrus saltator* (Crustacea, Amphipoda): biochemical evidence. *Boll. Zool.* 62: 77-84.
- De Matthaeis E., Cobolli M., Davolos D., & Mattoccia M., 1996. Stime di flusso genico fra popolazioni di *Orchestia montagui* (Amphipoda, Talitridae) delle isole circumsarde. *Biogeographia*, 18: 249-260.
- De Matthaeis E., Davolos D., Cobolli M., & Ketmaier V., 2000a. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations of four talitrid species in the Mediterranean Sea. *Evolution*, 54: 1606-1613.
- De Matthaeis E., Ketmaier V., Davolos D., & Schembri P.J., 2000b. Patterns of genetic diversity in Mediterranean supralittoral amphipods (Crustacea, Amphipoda). *Pol. Arch. Hydrobiol.* 47: 351-361.
- Dowse H.B., & Ringo J.M., 1987. Further evidence that the circadian clock in *Drosophila* is a population of coupled oscillators. *J. Biol. Rhythm.* 2: 65-76.
- Emery 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. Int.* 11 (2): 72-84.
- Frisch B., & Koeniger N., 1994. Social synchronization of the activity rhythms of honeybees within a colony. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35: 91-98.
- Gambineri S., & Scapini F., 2008. Importance of orientation to the sun and local landscape features in young inexperienced *Talitrus saltator* (Amphipoda: Talitridae) from two Italian beaches differing in morphodynamics, erosion or stability. *Estuar Coast Shelf Sci.* 77: 357-368.
- Girling A.J., 1995. Periodograms and spectral Estimates for Rhythms Data. *Biol. Rhythm Res.* 26 (2): 149-172.
- Gonçalves S.C., Marques J.C., Pardal M.A., Bousslama M.F., El Gtari M., & Charfi-Cheikhrouha F., 2003. Comparison of the biology, dynamics, and secondary production of *Talorchestia brito* (Amphipoda, Talitridae) in Atlantic (Portugal) and Mediterranean (Tunisia) populations. *Estuar Coast Shelf Sci.* 58: 901-916.
- Griffiths C L., Stenton-Dozey J.M.E., & Koop K., 1983. Kelp wrack and the flow of energy through a beach ecosystem. In: McLachlan, A., Erasmus, T (Eds.), *Sandy Beaches as Ecosystem*. W. Junk Publishers, *The Hague*, 547-556.
- Jelassi R., Khemaissia H., & Nasri-Ammar K., 2012. Intra-annual variation of the spatiotemporal distribution and abundance of Talitridae and Oniscidea (Crustacea, Peracarida) at Bizerte Lagoon (northern Tunisia). *Afr. J. Ecol.* 50: 381-392.
- Jelassi R., Akkari-Ayari A., Bohli-Abderrazak D., & Nasri-Ammar K., 2013. Endogenous locomotor activity rhythm of two sympatric species of Talitrids (Crustacea, Amphipoda) from the supralittoral zone of Bizerte lagoon (Northern Tunisia). *Biol. Rhythme. Res.* 44: 265-275.
- Jelassi R., Bohli-Abderrazak D., Ayari A., & Nasri-Ammar K., 2015. Endogenous activity rhythm in *Talitrus saltator*, *Britorchestia brito* (Crustacea, Amphipoda) and *Tylos europaeus* (Crustacea, Isopoda) from Barkoukech Beach (Tabarka, Tunisia). *Biol. Rhythme. Res.* 46 (6): 873-886.
- Jelassi R., Bohli-Abderezek D., Ayari A., and Nasri-Ammar K., 2017. Effects of light pulses on the locomotor activity rhythm of *Orchestia montagui* (Amphipoda, Talitridae). *Biol. Rhythme. Res.* 48 (1): 43-55.
- Ketmaier V., Scapini F., & De Matthaeis E., 2003. Exploratory analysis of talitrid population genetics as an indicator of the quality of sandy beaches. *Estuar Coast Shelf Sci.* 58: 159-167.

- Marques J.C., Goncalves S.C., Pardal M.A., Chelazzi L., Colombini I., Fallaci M., Bouslama M.F., El Gtari M., Charfi-Cheikhrouha F., & Scapini F., 2003. Comparison of *T. Saltator* (Amphipoda, Talitridae) biology, dynamics and secondary production in Atlantic (Portugal) and Mediterranean (Italy and Tunisia) populations. *Estuar Coast Shelf Sci.* 58: 127-148.
- McLachlan A., Wooldridge T., & Dye A.H., 1981. The ecology of sand beaches in South Africa. *S. Afr. J. Zool.* 16: 219-231.
- Morgan E., & Minors D.S., 1995. The analysis of biological time series data: Some preliminary considerations. *Biol. Rhythme. 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., & Morgan E., 2005. Variation saisonnière du rythme de l'activité locomotrice de *Talitrus saltator* issu de la plage de Korba (Cap Bon, Tunisie). *Bull. Soc. Zool. Fr.* 130 (1): 19-29.
- 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. Rhythme. Res.* 37: 479-488.
- Parzen E., 1969. Multiple time series modeling, in multivariate Analysis 2, edited by P.R. Krishnaiah, *Academic, New York*, 389-409.
- 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. Int.* 25 (4): 511-532.
- Scapini F., Chelazzi L., Colombini I., & Fallaci M., 1992. Surface activity, zonation and migrations of *Talitrus saltator* on a Mediterranean beach. *Mar. Biol. Berlin.* 112: 573-581.
- Scapini F., Lagar M.C., & Mezzetti M.C., 1993. The use of slope and visual information in sandhoppers: innateness and plasticity. *Mar. Biol.* 115: 545-553.
- Scapini F., Buiatti M., De Matthaeis E., & Mattocchia M., 1995. Orientation behavior and heterozygosity of sandhopper populations in relation to stability of beach environments. *J. Environ. Biol.* 8: 43-52.
- Scapini F., 1997. Variation in scototaxis and orientation adaptation of *Talitrus saltator* populations subjected to different ecological constraints. *Estuar Coast Shelf Sci.* 44 : 139-146.
- Scapini F., 1999. Tendances tidales et ajustement des systèmes d'orientation chez les talitres. Élément d'éthologie cognitive. Paris: Hermes Science Publications, 426 pages.
- 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), PhD. thesis, Liverpool University, Port Erin, Isle of Man, 258 pages.
- Williams J.A., 1980a. Environmental influence on the locomotor activity rhythm of *Talitrus saltator* (Crustacea, Amphipoda). *Mar. Biol.* 57: 7-16.
- Williams J.A., 1980b. The light response rhythm and seasonal entrainment of the endogenous circadian locomotor rhythm of *Talitrus saltator* (Crustacea Amphipoda). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 60: 773-785.
- Williamson D.I., 1951. Studies on the biology of Talitridae (Crustacea: Amphipoda): Visual orientation in *Talitrus saltator*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 30: 91-99.