

Variations morphologiques et croissance du brachiopode abyssal *Macandrevia africana* Cooper

Macandreviidae
Atlantique Sud-Est
Croissance
Biométrie
Microstructure
Macandreviidae
S-E Atlantic
Growth
Biometry
Microstructure

Bernard LAURIN ^a, Danièle GASPARD ^b

^a Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne, 6, boulevard Gabriel, 21100 Dijon, France.

^b Département des Sciences de la Terre, Université de Paris-Sud, bâtiment 504, 91405 Orsay Cedex, France.

Reçu le 6/8/85, révisé le 2/4/87, accepté le 27/4/87.

RÉSUMÉ

Un échantillon d'une riche population du brachiopode articulé abyssal *Macandrevia africana* a été recueilli au cours de la campagne océanographique *Walda* (1971). L'approche de la croissance de cette espèce a été réalisée par l'analyse biométrique d'un ensemble de coquilles de tailles comprises entre 4 et 29 mm et par l'étude de la distribution des stries de croissance observées à la fois en surface des valves et par analyse microstructurale. Les résultats conduisent à reconnaître une périodicité dans la croissance de *Macandrevia africana*. La comparaison avec les rythmes vitaux d'autres brachiopodes articulés montre qu'il ne semble pas y avoir de modalité particulière de croissance résultant de l'environnement abyssal de cette espèce.

Oceanol. Acta, 1987, 10, 4, 445-454.

ABSTRACT

Morphological variations and growth of the abyssal brachiopod *Macandrevia Africana* Cooper

A sample from a rich population of the abyssal articulate brachiopod *Macandrevia africana* was dredged during the *Walda* cruise (1971). An approach to the growth of the shell of this species is analysed. Firstly by means of a biometrical analysis of a sample of shells, in the size range 4-29 mm, and secondly through a study of the distribution of the growth rings on the shell surface as well as of the microstructure. The results suggest a periodicity in the growth of *Macandrevia africana*. Comparison with the growth rhythms of other articulate brachiopods shows that no particular growth mode can be related to the abyssal environment of this species.

Oceanol. Acta, 1987, 10, 4, 445-454.

INTRODUCTION

Parmi les prélèvements zoologiques opérés dans les fonds abyssaux, les brachiopodes articulés ne sont généralement représentés que par des échantillons pauvres en espèces et en individus. Les études réalisées à ce jour concernent surtout leur systématique alors que les informations sur leurs variations morphologiques sont encore rares. La récolte d'une population abyssale très riche est donc un fait exceptionnel qu'il convient d'exploiter, avec le double objectif de préciser la connaissance de ces brachiopodes et de les faire témoigner sur les caractéristiques de la vie dans des milieux encore difficiles à analyser.

Une telle population du brachiopode abyssal *Macandrevia africana* a été draguée à la station CY 14 de la campagne océanographique *Walda* (fig. 1). Son extrême richesse contraste avec la représentation d'autres groupes d'organismes, tels que les Astérides, moins nombreux mais présents à presque toutes les stations (Sibuet, 1975). D'autre part, *Macandrevia africana* n'est que peu ou pas représentée aux autres stations de l'Atlantique Sud-Est, qu'il s'agisse de la campagne *Walda* ou de missions américaines antérieures (R/V Pillsbury et Atlantis [Cooper, 1975]). Les *Macandrevia*, qui atteignent une longueur d'environ 30 mm, sont des formes de grande taille parmi l'ensemble des brachiopodes articulés actuels. Alors que la croissance des formes

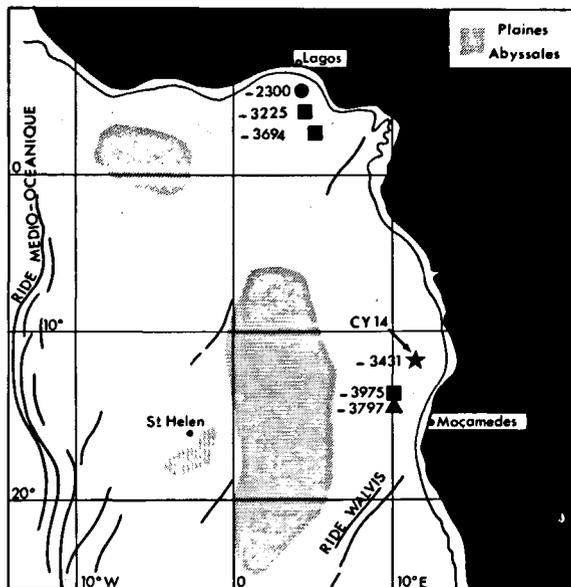


Figure 1

Positions et profondeurs des stations à *Macandrevia* dans l'Atlantique au large des côtes de l'Afrique occidentale. Carré : *M. americana waldae*; cercle : *M. bayeri*; triangle : *M. africana*; étoile : population de *M. africana* étudiée dans cet article.

Positions and depths of the stations where *Macandrevia* occurs in the South Atlantic, off West Africa. Square : *M. americana waldae*; circle : *M. bayeri*; triangle : *M. africana*; star : *M. africana*; population studied in the present paper.

de tailles similaires vivant à des profondeurs moindres a fait l'objet d'analyses détaillées [e.g. Rickwood (1977) pour *Terebratella inconspicua*; Boullier *et al.* (1986) pour *Gryphus vitreus*], l'approche du développement de ces coquilles abyssales n'a pas encore été abordée : elle représente l'objectif de cet article. Bien que la dimension temporelle soit absente, l'échelonnement des tailles des coquilles entre 4 et 29 mm environ et la présence de stries d'accroissement à leur surface nous ont suggéré une analyse indirecte des caractéristiques de la croissance de *Macandrevia africana*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Campagne Walda

La campagne Walda (N/O Jean Charcot; juin-août 1971) a été organisée par le Centre Océanologique de Bretagne dans le but d'explorer les parties profondes situées de part et d'autre de la ride Walvis, dans les bassins du Cap et de l'Angola. Dans ce dernier, plusieurs stations ont livré des brachiopodes. L'une d'elles (CY 14 : 12°21,4'S; 11°02,7'E, -3431 m) s'est révélée particulièrement riche puisqu'un même trait de chalut à perche Blake a remonté 3476 brachiopodes, 22 hexacoralliaires, 70 scaphopodes, 350 bivalves, 9 cirripèdes, 3 holothuries, 154 ophiures et 123 ascidies. Il s'agit vraisemblablement d'une des plus belles récoltes monospécifiques de brachiopodes articulés profonds. Les autres prélèvements de brachiopodes ont été beaucoup moins fructueux (CY 12, CW02, CW03, d'Hondt, 1976) et soulignent le caractère exceptionnel de la station CY 14.

Le déroulement de la campagne n'a pas permis le relevé du régime de circulation profonde au droit du site. La littérature ne traite que du Golfe de Guinée (Allen, 1964; Bornhold *et al.*, 1973; Lemasson, Rebert, 1973; Pastouret *et al.*, 1980) ou des incidences du débouché du Congo, souvent dans des couches superficielles ou peu profondes (Heezen *et al.*, 1964; Chardy, Le Guen, 1971). D'une manière générale, il n'existe aucune information sur les variations des courants, de la température, de la salinité, des apports planctoniques ou des matières dissoutes, c'est-à-dire autant d'éléments qui pourraient influencer sur le développement des organismes benthiques. Seules les études d'Oliver et Allen (1980) sur les *Limopsidae*, effectuées dans la même aire géographique et à une profondeur similaire, permettent d'envisager une température de 2,5°C. D'autre part, la station CY 14 est située à proximité du talus ouest-africain dont l'enrichissement faunique, notamment en méiofaune, serait lié à la forte productivité de surface de cette région (Dinet, 1980). Toutefois cette zone du bassin de l'Angola est moins riche que celle du sud de la ride Walvis où persistent des accumulations d'eaux circumpolaires (Dinet, 1973).

Les *Macandrevia*

Les brachiopodes de la station CY 14 appartiennent à une population monospécifique du genre *Macandrevia* (*Terebratellacea*).

Ce genre a été trouvé en plusieurs points de l'Ouest africain, du golfe de Guinée à la ride Walvis (fig. 1).

Golfe de Guinée :

- deux stations Walda à *Macandrevia americana waldae* d'Hondt : 2°49,1'N; 4°24,9'E; -3225 m et 3°59'N; 3°42,9'E; -3694 m (d'Hondt, 1976),
- une station à *Macandrevia bayeri* Cooper : 4°58'N; 3°48' à 4°52'E; -2268 à -2332 m (Cooper, 1975).

Ouest de l'Angola : trois stations très proches :

- une station à *Macandrevia americana waldae* d'Hondt : 14°31,8'S; 9°46'E; -3975 m (d'Hondt, 1976; notée par erreur 9°46'O),
- une station à *Macandrevia africana* Cooper : 14°40'S; 9°54'E; -3797 m (Cooper, 1975),
- la station de la présente population : 12°21,4'S; 11°02,7'E; -3431 m.

Au point de vue systématique, les spécimens étudiés se rapprochent de *Macandrevia africana* Cooper. Ils ressemblent également à *Macandrevia americana waldae* d'Hondt et *Macandrevia bayeri* Cooper mais leur commissure frontale est plus profondément sulquée que chez ces deux espèces du golfe de Guinée. Cooper (1975) interprète la sulcation marquée de *Macandrevia africana* comme une adaptation à la profondeur (3797 m) car *Macandrevia bayeri* n'a été récoltée qu'à 2332 m. Mais le même auteur souligne également l'importante variabilité de la sinuosité de la commissure frontale de *Macandrevia africana*, indépendamment donc du facteur bathymétrique. Dans leur ensemble, les caractères de cette espèce (forme, taille, crochet, foramen, commissures latérales, taille des dents cardi-

nales, convexité plus forte de la valve brachiale, épais-sissements réduits sur les champs musculaires (Cooper, 1975) ne sont pas significativement différents de ceux de *Macandrevia bayeri* : la distinction des deux espèces repose essentiellement sur la variabilité de la commissure frontale et l'épaisseur un peu plus forte des fossettes dentales chez *Macandrevia africana*. L'importance à donner à ce caractère, hors du contexte morphologique global reste à soumettre à un examen plus approfondi, tenant compte de sa variabilité au sein de chaque espèce. Quoi qu'il en soit, nous considérons ici que l'ensemble de la population appartient à l'espèce *Macandrevia africana*, décrite pour la première fois à quelques milles nautiques de CY 14. Le problème systématique fait l'objet d'un travail en préparation.

Méthodes

Prélevé par plus de 3000m de fond, l'échantillon de *Macandrevia africana* n'offre pas toutes les qualités requises pour une étude dynamique de la croissance, ne serait-ce que par défaut de données temporelles. Cependant, les caractéristiques du prélèvement autorisent une approche indirecte du développement : 1) les tailles des coquilles intactes s'échelonnent de 3 à 28,7 mm; de nombreux individus vivaient fixés les uns sur les autres, ce qui a évité un tri calibré par la maille du filet; 2) l'existence de stries d'accroissement à la surface des valves et dans leurs microstructures.

A partir d'un échantillon aléatoire de 160 coquilles, les variations de morphologie générale liées à la taille ont été analysées en utilisant les méthodes biométriques, de façon à tenter de reconstituer l'itinéraire ontogénétique de la coquille ainsi que l'ampleur des fluctuations individuelles autour de ce modèle. Puis l'aspect microstructural (microscope électronique à balayage) et la distribution des stries d'accroissement à la surface des valves ont été analysées.

RÉSULTATS

Répartition des tailles

L'histogramme de répartition des tailles n'est pas homogène (fig. 2) : de 10 à 22,5 mm les individus se

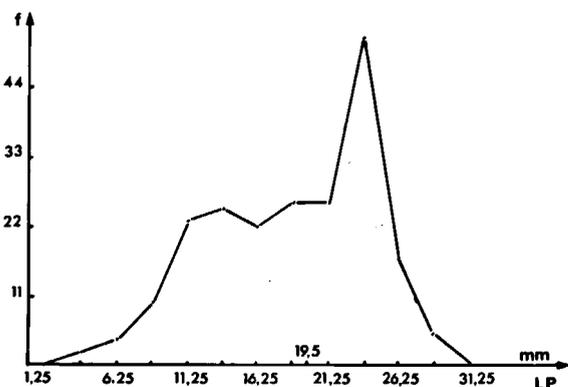


Figure 2
Distribution des longueurs des coquilles de *Macandrevia* du site CY 14 (N=212 individus).

Empirical length-frequency distribution of *Macandrevia africana* shells sampled at station CY 14 (N=212 shells).

répartissent dans des classes d'effectifs presque égaux alors qu'ils sont très nombreux dans la seule classe de 22,5 à 25 mm, le pic modal s'amorçant vers 19,5 mm. L'aspect inattendu de cette distribution a été vérifié en mesurant 52 coquilles supplémentaires qui se distribuent dans un histogramme rigoureusement semblable : celui de la figure 2 correspond à l'ensemble des 212 spécimens.

Morphologie externe

Les coquilles sont de couleur marron très clair ou beige, translucides, très minces. Le contour des adultes est pentagonal (fig. 3; pl. 1 : 1-3). Les commissures latérales sont droites; la commissure frontale est parfois rectiligne mais le plus souvent sinueuse. La valve brachiale s'affaisse en un sinus antérieur peu marqué. Le crochet est arrondi mais peu recourbé, le foramen est circulaire, généralement submésothyride, avec des plaques deltidiales rudimentaires. Un pédoncule court et vigoureux en sort, terminé par quelques diverticules. Son ancrage laisse des traces caractéristiques, sous forme d'un ensemble de perforations grossièrement disposées en étoile. On peut en observer à la surface des valves des plus grands spécimens; ils démontrent que les coquilles de *Macandrevia* sont pour la plupart fixées les unes sur les autres. A chacune des traces de fixation ou *Podichnus* (Bromley, Surlyk, 1973) correspond une

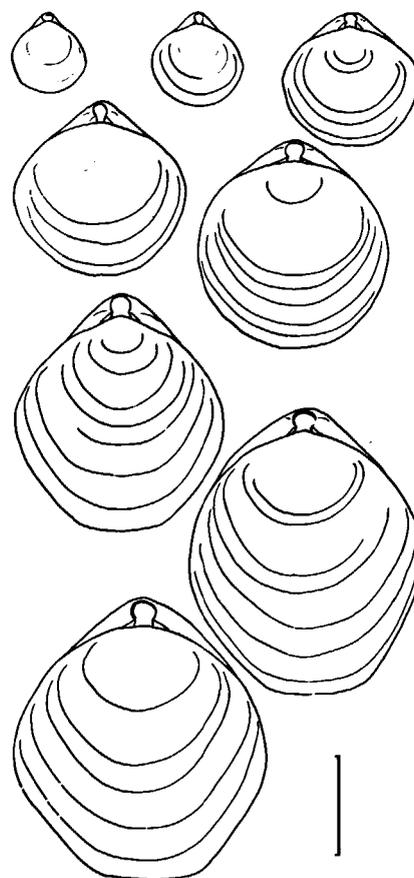


Figure 3
Modifications ontogénétiques des *Macandrevia africana* du site CY 14 (l'échelle représente 1 cm).

Ontogenetic changes in the shape of the *Macandrevia africana* shape at station CY 14 (scale = 1 cm).

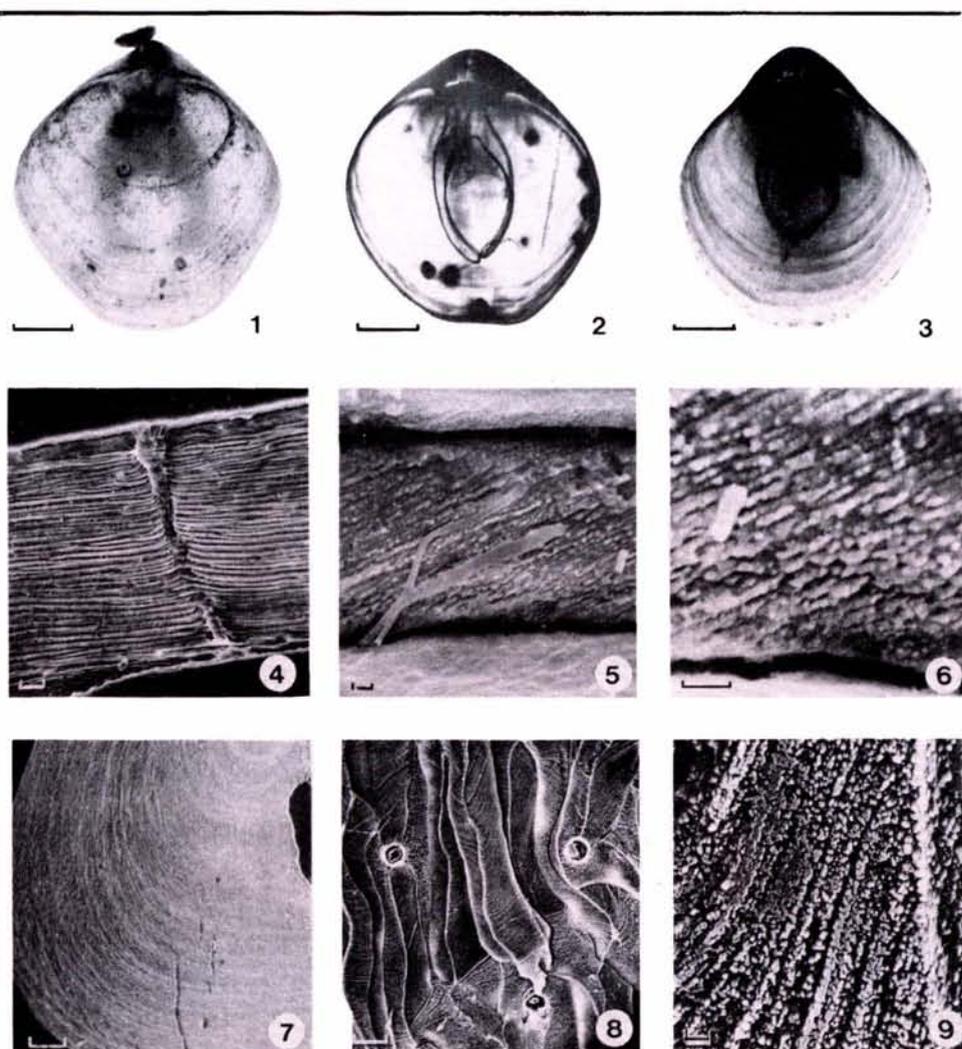


Planche 1

1 : Individu adulte (remarquer les stries d'accroissement). La transparence de la coquille permet d'observer l'emplacement du lophophore (échelle=1 cm). 2 : Callosités du test résultant de la présence de *Podichnus*, observées par radiographie (taches sombres sur la partie antérieure des coquilles; échelle=1 cm). 3 : Stries majeures observées par radiographie (échelle=1 cm). 4 : Couche primaire externe granuleuse et couche secondaire interne fibreuse traversées par une ponctuation (section longitudinale; échelle=20 μ). 5 : Aspect microgranuleux de la couche primaire (échelle=1 μ). 6 : Détail de la figure 5 (échelle=1 μ). 7 : Section longitudinale postéro-latérale montrant les rythmes majeurs de croissance (échelle=100 μ). 8 : Stries d'accroissement élémentaires et intermédiaires au sein des fibres de la couche secondaire après attaque au RDO 25% (échelle=20 μ). 9 : Stries élémentaires au sein d'une fibre (échelle=1 μ).

1: Adult shell with growth rings. The lophophore can be recognized through the shell (scale=1 cm). 2: The dark spots on the anterior part of the shell are local thickenings of the shell due to *Podichnus*. Note the length of the brachidium loop (X-ray photos; scale=1 cm). 3: Main growth rings as shown by X-ray photo (scale=1 cm). 4: Section of the shell: granular external primary layer (up) and fibrous internal secondary layer (down) with a puncta (vertical section; scale=20 μ). 5: Microgranular pattern of the primary layer (scale=1 μ). 6: Detail of Figure 5 (scale=1 μ). 7: Tangential posterior section showing the main growth rhythms (scale=100 μ). 8: Primary and intermediate growth rings in the fibrous secondary layer (treated with RDO 25%; scale=20 μ). 9: Detail of primary growth rings inside a calcite fibre (scale=1 μ).

callosité sensiblement hémisphérique à l'intérieur de la coquille, réaction du manteau à l'agression de la mince paroi calcaire des valves (pl. 1 : 2). Le nombre moyen de *Podichnus* demeure faible (0 à 3) et indépendant de la largeur de la coquille tant que cette largeur n'excède pas 19 mm (fig. 4). Au-delà, ce nombre moyen augmente avec LA, mais cet accroissement s'accompagne d'une forte dispersion autour de la tendance centrale. Cette distribution peut résulter du fait que le pédoncule est court et que ce sont surtout les parties antérieures des valves de grande taille qui fournissent des surfaces d'ancrage accessibles (pl. 1 : 2). Ainsi les

Macandrevia sont-elles vraisemblablement grégaires, disposées sur le fond en grappes denses, d'où la richesse de certains prélèvements et leur bonne représentativité en coquilles de toutes tailles.

Analyse biométrique de la croissance

La forme générale des coquilles se modifie au cours de la croissance (fig. 3). En vue dorsale le contour très arrondi jusqu'à une taille d'environ 10 mm devient progressivement plus pentagonal, la plus grande largeur

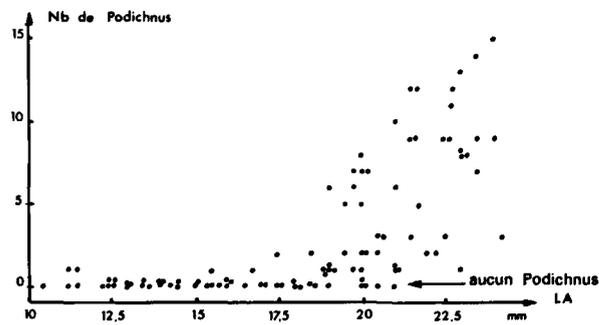


Figure 4
Évolution du nombre de *Podichnus* sur les coquilles de *Macandrevia* en fonction de leur largeur LA.
Distribution of Podichnus on the shells of Macandrevia, according to their sizes (as given by the width-LA).

(fig. 5 : LA) étant située aux environs de la moitié de la longueur. Les valves sont d'abord relativement équiconvexes, assez peu profondes, puis une augmentation de l'épaisseur relative (fig. 5 : E/LP) intervient tan-

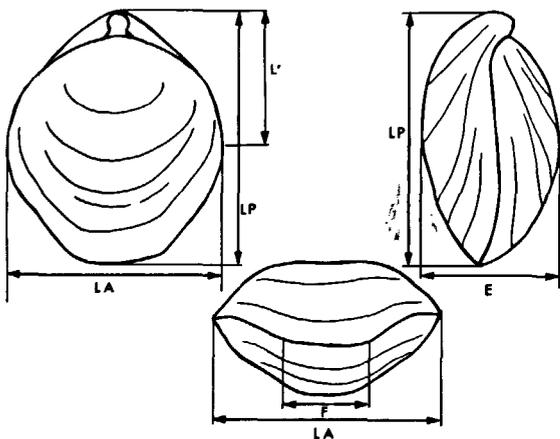


Figure 5
Dimensions relevées (L' = distance de l'apex du crochet au point de plus grande largeur; F = largeur du sinus frontal).
Shell dimensions (L' = distance from beak apex to maximum width; F = width of the anterior sinus).

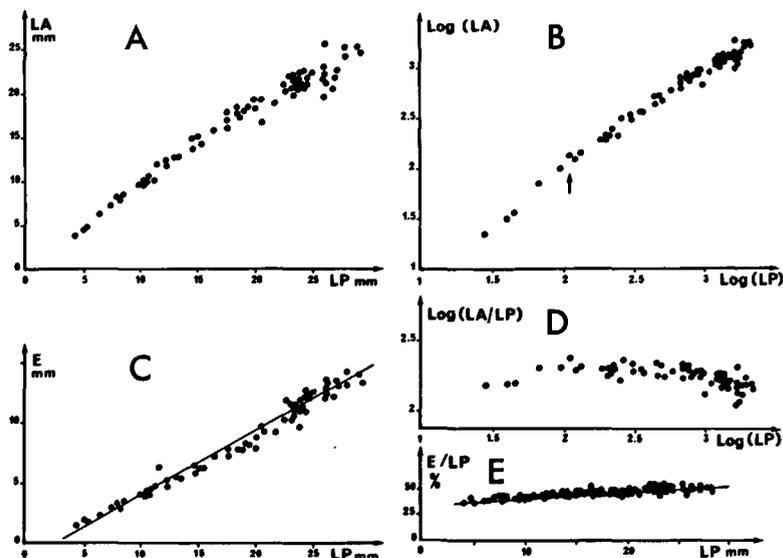


Figure 6
Analyses des relations entre longueur, largeur et épaisseur des coquilles. La transformation en données logarithmiques montre que la croissance du contour dorsal (A, B, D) s'effectue en deux phases. L'accroissement relatif en épaisseur est régulier (C, E).
Relationships between length (LP), width (LA) and thickness (E) of the shell. The use of Log co-ordinates shows that the dorsal shape (A, B, D) changes, but in two phases. The change of thickness is progressive (C, E).

dis que se dessine la sulcation de la commissure frontale qui entraîne le creusement du sinus de la valve brachiale. Parmi les individus adultes de grande taille, une variabilité importante affecte la largeur relative LA/LP et la sinuosité de la commissure.

Cinq dimensions donnent l'estimation adéquate de la géométrie de la coquille (fig. 5; tab. 1). L'analyse des variations concomitantes longueur-largeur met en évidence que la croissance relative n'est pas rigoureuse-

Tableau 1

Macandrevia africana du site CY 14. Moyenne (M), écart-type (SD) et coefficient de variation (CV%) des dimensions et indices de forme (N=160 individus).

Macandrevia africana from station CY 14. Mean (M), standard deviation (SD) and coefficient of variation (CV%) of the dimensions and shape ratios (N=160 shells).

	M	SD	CV(%)
LP	17,9	5,8	32,5
LA	16,3	4,7	29,2
L'	9,8	3,5	35,3
E	8,3	3,2	38,6
F	6,5	2,3	34,8
LA/LP	91,9	5,8	6,3
L'/LP	54,4	3,3	6,0
E/LP	45,4	4,2	9,2
F/LA	39,7	4,6	11,7

ment linéaire (fig. 6 a). La transformation en données logarithmiques (fig. 6 b) montre qu'il existe deux phases successives de croissance, avec un changement de modalités lorsque la longueur LP atteint environ 9 mm :

- durant la première phase ($LP < 9$ mm) les croissances sont quasi harmoniques (fig. 6 a) et la variabilité est faible (voir les coefficients de dispersion autour des axes principaux réduits, tab. 2),

- dans la seconde phase, la croissance très disharmonique entraîne les changements de proportions. Au-delà de 9 mm, la largeur relative (LA/LP) diminue au fur et à mesure que la taille s'accroît (fig. 6 d). A l'inverse,

Tableau 2

Macandrevia africana du site CY 14. Coefficients de pente (a) et position (b) des axes principaux réduits, calculés à partir des variables X et Y. Coefficients de corrélation (r) entre X et Y; coefficients de dispersion absolue (Da).

Macandrevia africana from station CY 14. Slopes (a) and intercepts (b) of the reduced principal axis computed from the variables X and Y. Correlation coefficients (r) between X and Y and coefficient of dispersion (Da) of the scattergram.

		a		b		r		Da		
X	Y	1	2	1	2	1	2	1	2	
LP	LA	1,13	0,78	-1,2	2,3	0,99	0,97	3,3	5,7	
LP	L'	0,43	0,61	0,7	-1,2	0,97	0,98	5,7	5,4	
LP	E		0,56		-1,90		0,99		4,7	
LP	F		0,48		-1,3		0,95		9,9	
LP	LA/LP	0,28	-0,12	7,3	11,4	0,63	-0,69	13,3	18,9	
LP	L'/LP	-0,22	-0,06	7,1	4,2	-0,79	0,47	12,9	26,2	
LP	E/LP		0,07		3,3		0,82		18,7	
					1-LP < 10 mm				2-LP > 10 mm	

l'épaisseur relative (E/LP) augmente légèrement (fig. 6e). La variabilité s'accroît également : les coefficients de dispersion sont plus élevés et les diagrammes bidimensionnels plus étendus. Néanmoins, les corrélations entre les variables restent élevées (de 0,97 à 0,99 pour la plupart). Les changements de forme sont fortement liés à la taille : la diminution de la largeur relative (LA/LP) est significativement corrélée à la longueur (LP) avec $r = -0,69$; l'augmentation de l'épaisseur relative (E/LP) l'est également avec un coefficient r de 0,82.

En résumé, la coquille est d'abord relativement plate et dorsalement subcirculaire; elle conserve les mêmes proportions jusqu'à une taille de 9 mm environ. Au-delà, elle devient progressivement plus bombée, au détriment de la largeur. Cette compensation peut s'expliquer par le fait qu'à sécrétion calcitique constante sur les marges du manteau, seul un changement de la direction de l'accrétion s'opère progressivement.

La largeur de la déflexion de la commissure frontale (F) est relativement moins liée aux autres dimensions : la corrélation F-LA est élevée (0,95), mais la dispersion du diagramme réunissant ces deux variables est de 9,9%, soit presque le double des valeurs trouvées pour les autres caractères.

Les relations entre les variables qui décrivent la forme des individus ont été résumées par une analyse factorielle des correspondances. Les deux premiers axes extraient respectivement 50,7% et 32% de l'inertie totale du tableau des données (fig. 7). Sur l'axe 1, le nuage des variables oppose LA (valeurs négatives) et E (valeurs positives). La contribution absolue des autres variables à cet axe est négligeable. Le deuxième axe est monopolaire : F contribue pour plus de 88% à son inertie. La projection de LP est proche de l'origine des axes, c'est-à-dire du centre de gravité du nuage, avec une contribution au premier plan factoriel pratiquement négligeable (0,2% sur l'axe 1 et 7,1% sur l'axe 2). La projection sur le plan factoriel synthétise les variations relatives de LA et E, ainsi que celles de F. Le nuage des points observations répartit les individus selon leur morphologie. Ce diagramme vérifie que l'ensemble des variations de forme est fonction de la taille : il suffit de reporter les tailles des individus sur le plan 1-2. Celles-ci ont été réparties en trois classes : inférieures à 10,5 mm, comprises entre 10,5 et 19,5 mm

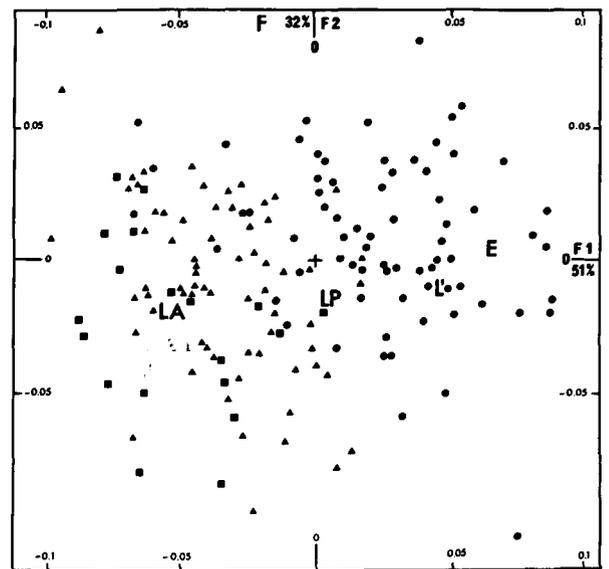


Figure 7

Plan 1-2 d'une analyse factorielle des correspondances réalisée sur 160 individus décrits par cinq variables : les individus sont distribués en fonction de leur forme. Carrés : longueur < 10,5 mm. Triangles : 10,5 < longueur < 19,5 mm. Cercles : longueur > 19,5 mm.

Scattergram on axes 1 and 2 of the factor analysis of correspondences carried out on 160 shells which are plotted according to their shape. Squares: length < 10.5 mm. Triangles: 10.5 < length < 19.5 mm. Circles: length > 19.5 mm.

(limite entre les deux ensembles principaux de la distribution des tailles) et supérieures à 19,5 mm. Cette partition du nuage montre une liaison nette entre la forme globale et la taille selon une direction oblique par rapport aux axes : les individus de longueur inférieure à 10 mm se situent vers les valeurs négatives de l'axe 1, à proximité du caractère LA. Les formes de tailles supérieures à 19,5 mm se regroupent à droite du nuage, à proximité du caractère E. Leur sous-nuage est presque totalement isolé de celui des coquilles plus petites, à l'exception de quelques individus qui peuvent en fait avoir été mal classés car situés aux limites de deux ensembles partiellement chevauchants. En résumé, le nuage des individus ne peut faire l'objet d'aucune partition, si ce n'est celle qui reviendrait à séparer les différentes classes de tailles; d'autre part, à longueur constante, la variation du caractère F est importante mais continue.

Enregistrement de la croissance par la coquille

Aspect microstructural

Le test des coquilles est très mince (200-400 μm) et composé de trois couches comme chez la plupart des térébratulés (Williams, 1971; 1977). Le périostracum organique externe recouvre deux couches calcitiques : une couche primaire très réduite (environ 15 μm) et une couche secondaire interne fibreuse plus épaisse (pl. 1 : 4). La couche primaire consiste en éléments granulaires fins et orientés obliquement par rapport à la surface externe de la coquille; ils constituent des sortes de lamines assez irrégulières dont l'épaisseur est comprise entre 0,20 et 0,35 μm (pl. 1 : 5-6). Dans son ensemble, cette couche est pénétrée par des perforants microscopiques parfois répartis en un chevelu assez dense.

Les fibres qui constituent la couche secondaire sont orientées parallèlement à la surface des valves (pl. 1 : 4), ou sont réunies en paquets légèrement obliques. Dans certaines parties épaissies de la coquille (bord postérieur) on observe en section longitudinale des stries régulièrement espacées qui recoupent les différentes épaisseurs de fibres (pl. 1 : 7). A une échelle plus fine, il existe aussi des stries au sein même des fibres (pl. 1 : 8). Régulièrement espacées, elles représentent des unités d'accrétion élémentaires qui sont espacées de 0,35 μm environ et sont donc comparables à celles de la couche primaire.

Observation externe des stries d'accroissement

Les caractéristiques microstructurales montrent que la coquille porte en ses plus fins détails les témoins d'interruptions de croissance. Ces stries qui témoignent de variations du taux de sécrétion de la calcite par le manteau sont encore plus nettement marquées à la surface des valves.

En première approche, des stries bien marquées visibles à l'œil nu ou à la loupe sur toutes les coquilles se présentent comme des télescopages de stries plus fines; elles ne sont pas de nature homogène. Leur dénombrement est très difficile car leur individualisation est parfois subjective. Afin de rendre l'observation plus rigoureuse, des coquilles ont été radiographiées pour mettre en valeur les stries importantes (pl. 1 : 3) : on remarque alors globalement leur relative régularité. Pour en saisir la signification, l'espace entre les stries a été mesuré sur le bord antérieur de coquilles de tailles différentes. La mesure étant délicate, et pour rendre les résultats significatifs, c'est en réalité l'intervalle compris entre les 6 dernières stries à partir de la marge antérieure de la coquille (6S) qui a été mesuré sur une centaine d'individus longs de 13,2 à 29,3 mm. Cette mesure a une valeur relative étant donné la courbure des valves, mais les erreurs sont de même ordre et le calcul d'une valeur moyenne à partir des six stries les atténué éventuellement.

Compris entre 0,55 et 1,3 mm, l'intervalle moyen entre deux stries (S) est indépendant de la taille (fig. 8). Considérée à l'échelle des stries majeures, la pulsation de la croissance est donc relativement régulière. Pourtant, la croissance des *Macandrevia* ne doit pas être

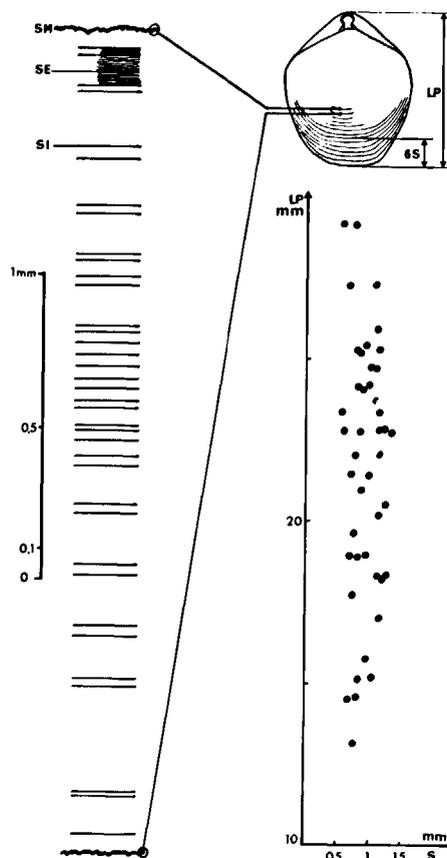


Figure 8

Répartition des stries d'accroissement à la surface des valves (SM : strie majeure - SE : strie élémentaire - SI : strie intermédiaire). Le diagramme montre l'indépendance entre la taille de la coquille et l'espacement des stries majeures (6S = distance délimitée par les 6 dernières stries majeures, permettant l'estimation de la distance moyenne S entre la dernière strie et la marge antérieure de la valve).

Distribution of the growth rings on the valves (SM: main ring - SE: primary ring - SI: intermediate ring). The scattergram shows that no relationship exists between the shell size and the distance between two successive main rings (6S = distance defined by the 6 last main rings, which allows the estimation of S = average distance between the last ring and the anterior margin of the shell).

seulement ramenée à cette vision schématisée car ces stries dites majeures ne sont que des zones plus denses parmi une multitude de stries fines. Pour en analyser la répartition, des fragments de bord antérieur de coquilles de tailles croissantes ont été montés entre lame et lamelle dans du baume du Canada et observés au microscope optique en lumière analysée ou polarisée. Plusieurs types de stries ont été reconnus à la surface externe de la couche primaire :

1) Les stries majeures sont parfois marquées par une brisure de la coquille qui s'intercale éventuellement au milieu d'une ponctuation. Elles impliquent une agression externe du bord de la coquille.

2) Des stries élémentaires, très fines, espacées en moyenne de 2 μm (pl. 2 : 3). Leur présence résulte de la microstructure de la couche primaire qui est constituée de minces feuilletts granulaires épais (e) de 0,3 à 0,35 μm (pl. 1 : 5-6). Ces feuilletts forment avec la surface de la coquille un angle (α) de 10 à 20°. Un calcul montre que la trace (L) de chaque alignement sur la surface est de l'ordre de 1 à 2 μm ($L = e / \sin \alpha$) ce qui est un ordre de grandeur comparable à l'écart observé

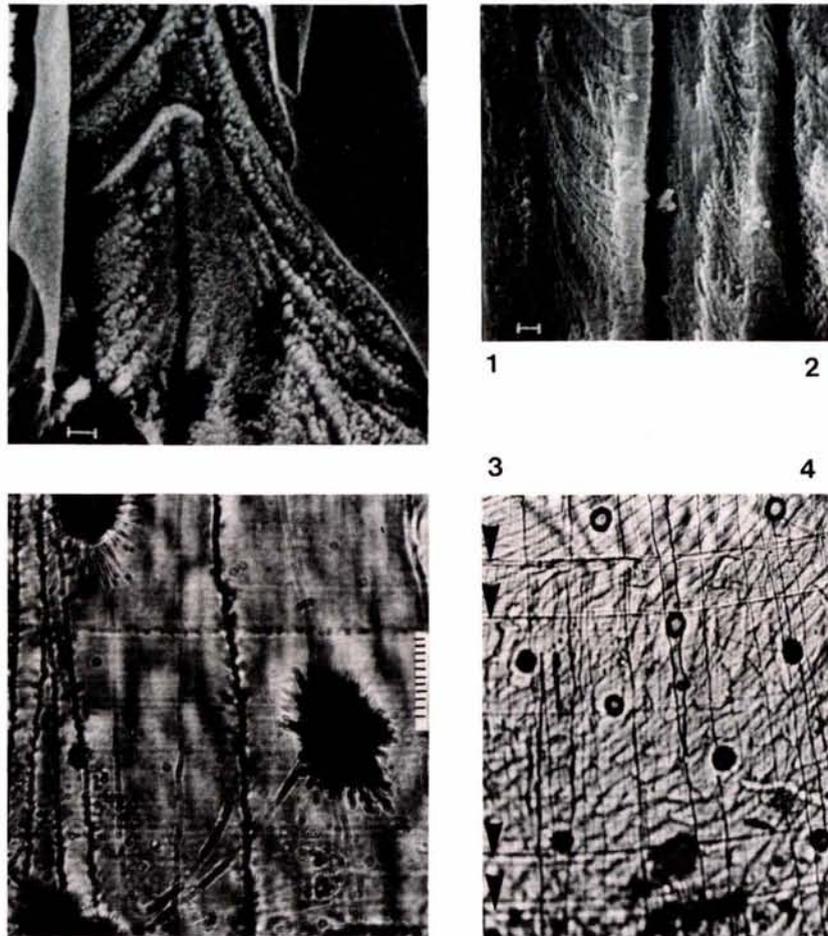


Planche 2

1 : Stries élémentaires observées après destruction partielle du fourreau organique périfibreux; observer les éléments de base de la sécrétion carbonatée remplissant les intervalles entre ces stries (échelle=1 μ). 2 : Stries intermédiaires de second ordre et stries élémentaires sur quelques fibres (échelle=1 μ). 3 : Stries élémentaires (horizontales) à la face externe de la couche primaire (échelle=20 μ). Observer également les punctuations et leurs brosses caecales. Les lignes verticales correspondent à une ornementation de la surface externe. 4 : Couples de stries de deuxième ordre (flèches) à la surface externe d'une valve (échelle=500 μ). On voit par transparence la trace oblique des fibres de la couche secondaire.

1: Primary growth rings inside a fibre (organic outer membrane partially destroyed). Initial carbonate grains are shown between them (scale=1 μ). 2: Primary and intermediate growth rings on several fibres (scale=1 μ). 3: Primary rings (horizontal) on the external side of the primary layer (scale=20 μ). Note the punctae and caecal brushes (vertical lines are breaks in the primary layer). 4: Pairs of intermediate growth rings (indicated by pairs of black arrows) on the external side of a valve (scale=500 μ). Oblique fibres of the secondary layer appear below the primary layer.

entre deux stries élémentaires (pl. 2 : 3). Ce sont des stries de même ordre qui sont observées au sein des fibres (pl. 2 : 1).

3) Entre les deux familles de stries précédentes, des stries intermédiaires (de second ordre), distinctement marquées, rythment les séries de stries élémentaires (pl. 2 : 4). On peut les reconnaître également en coupe (pl. 2 : 2). Elles dessinent des lignes nettes dont l'espacement est irrégulier mais ne semble pas totalement aléatoire. Elles sont fréquemment associées en paires séparées par une distance variable (pl. 2 : 4). Une série complète de ces stries, comprise entre deux stries majeures (fig. 8) montre que les espaces entre paires sont variables mais rythmés; d'abord lâches, ils se resserrent progressivement, puis augmentent à nouveau; dans l'exemple figuré, on en compte 18 sur 2,7 mm.

Deux stries constituant une paire encadrent 10 à 30 stries élémentaires. Ces paires de stries existent de manière plus ou moins nette sur toutes les coquilles,

sur une partie ou la totalité des valves, encore que leur observation soit difficile sur les marges antérieures des coquilles de grande taille. Dans la période qui sépare la formation de deux stries majeures, la croissance est donc marquée de ralentissements entre lesquels alternent des phases de sécrétion brèves (entre les deux stries d'une paire) ou plus longues (entre les paires).

DISCUSSION

Densité

La densité de la population de *Macandrevia* semble résulter d'une faible dispersion des larves avant leur fixation, confirmée par les nombreuses traces d'ancrages de coquilles les unes sur les autres.

Ce grégarisme suggère un état larvaire de courte durée, à l'instar de ce qui est connu chez d'autres brachiopodes

articulés dont la larve se fixe après quelques heures ou quelques jours d'existence (Rickwood, 1977; Doherty, 1979; Curry, 1982). *Macandrevia africana* se développerait ainsi entièrement près du fond, au contraire du brachiopode inarticulé abyssal cosmopolite *Pelagodiscus atlanticus* dont la larve passe par un stade planctonique (Ashworth, 1915).

Distribution des tailles

La distribution des tailles dans les populations de brachiopodes articulés et son interprétation ont fait l'objet de nombreuses analyses depuis Percival (1944) jusqu'à nos jours où les exemples plus ou moins démonstratifs se succèdent (Rudwick, 1962; Thayer, 1975; Rickwood, 1977; Doherty, 1979). La plupart des espèces étudiées par ces auteurs vivent à de faibles profondeurs et des prélèvements répétés sur un même site, voire l'observation régulière des mêmes individus, ont permis de contrôler le facteur temps et les périodes de reproduction.

Doherty (1979) a suivi mois par mois l'évolution d'une population de *Terebratella inconspicua* : tous les histogrammes mensuels se caractérisent par un mode très marqué du côté des grands individus ($L > 15$ mm). Il n'existe un mode pour les très petites tailles (5 mm) que pendant les périodes de reproduction (avril-mai et octobre-novembre). Entre ces périodes, la distribution est rectangulaire ou polymodale. Thayer (1975) a analysé la distribution des tailles chez *Terebratalia transversa* et *Terebratulina unguicula* dans des prélèvements ponctuels tels que le nôtre. Les histogrammes sont asymétriques pour la plupart et semblent constitués de la juxtaposition d'une partie relativement rectangulaire (ou légèrement polymodale) et d'un pic modal pour les grandes tailles comme c'est le cas dans le présent échantillon. *Terebratalia inconspicua*, *Terebratalia transversa* et *Terebratalia unguicula* sont des espèces à reproduction cyclique. Peut-il en être de même chez *Macandrevia*? On peut remarquer qu'une reproduction continue conduirait à une distribution des tailles plus clairement asymétrique ou bimodale. La rythmicité de reproduction a déjà été observée chez *Frieleia halli*, qui vit en domaine profond à l'ouest de la Californie (Rokop, 1974), mais cette espèce vit également à une profondeur plus faible (plateau continental) où les rythmes saisonniers l'atteignent aisément. Son comportement reproductif en profondeur ne serait alors qu'un héritage. *Macandrevia africana* n'ayant jusqu'alors jamais été rencontrée sur le plateau continental, l'éventuelle périodicité de sa reproduction ne peut être étayée par le même argument. D'une manière générale, les avis sont partagés sur l'existence et le déterminisme d'une continuité de la reproduction à grande profondeur. Certaines hypothèses s'appuient notamment sur la stabilité présumée des conditions d'environnement, mais il n'est pas établi que les fonds tels que ceux d'où proviennent les *Macandrevia* soient stables. Ils pourraient être tributaires de la productivité planctonique de surface, comme le suggèrent Tyler et Gage (1980) pour le Nord-Est Atlantique (il faudrait savoir si cette productivité est cyclique dans l'Atlantique Sud au niveau du 12^e parallèle). A l'opposé, même si les

conditions du fond sont stables, des observations ont montré l'existence de cycles reproductifs (George, Menzies, 1967; Schoener, 1968). En bref, l'hypothèse proposée pour les *Macandrevia*, si elle ne s'appuie que sur des arguments très indirects, ne rencontre aucun obstacle déterminant.

Les stries

Quelles conclusions tirer de la présence des stries?

- Elles mettent en évidence la discontinuité du mécanisme d'édification de la coquille. Les stries élémentaires sont régulièrement espacées, on les observe : 1) dans la couche primaire; 2) à la surface de la coquille en tant que trace externe de l'accrétion de la couche primaire; 3) dans la couche secondaire, au sein des fibres. Chacune d'elles étant secrétée par une cellule de l'épithélium externe du manteau, la succession régulière des stries apparaît comme l'expression directe d'un cycle métabolique.

- Elles traduisent une rythmicité d'ordre supérieur, marquée par la fréquence et l'espacement assez régulier des stries majeures. Ces arrêts ou forts ralentissements de croissance suggèrent plusieurs interprétations :

- si leur déterminisme est exclusivement extrinsèque, leur régularité conduit à admettre que le taux d'accroissement de la coquille reste sensiblement identique pendant la presque totalité de la croissance (au moins entre 13 et 29 mm);

- si leur déterminisme est intrinsèque : leur signification en termes de durée et de taux d'accroissement est impossible à appréhender;

- si, comme c'est le plus vraisemblable, la croissance des coquilles relève de contraintes externes auxquelles l'animal doit répondre, le déchiffrement de la distribution des stries est peu aisé. Néanmoins, l'existence d'une périodicité de la croissance, dictée par des facteurs auxquels réagissent parallèlement toutes les coquilles, est vraisemblable.

Sur un individu adulte moyen de 26 mm, le nombre de stries majeures varie de 12 à 14, comme le montrent les coquilles radiographiées (pl. 1 : 3).

La distribution de ces stries majeures matérialise une pulsation de la croissance qui fait alterner des périodes de forte accrétion et des phases de ralentissement ou d'arrêt de la sécrétion calcitique. Sur les bords antérieurs des plus grands spécimens, ces alternances sont moins nettes : des stries plus resserrées traduisent un ralentissement final de la croissance dont on ne peut déterminer le caractère défini ou indéfini.

Durant la période précédant cette phase finale, la répartition des stries est relativement régulière, à la fois sur une même coquille et au sein de la population. Le rythme des pulsations de croissance semble commun à tous les individus en croissance active quelle que soit leur taille, donc leur âge. Étant donné que les durées de vie connues et vérifiées de plusieurs espèces de brachiopodes articulés oscillent entre 7 et 14 ans environ (Rickwood, 1977; Doherty, 1979, Curry, 1982) on est tenté d'admettre que ces stries sont l'équivalent de

stries annuelles. Cette hypothèse supposerait que les apports trophiques ralentissent (ou cessent) pendant une période de l'année et que ce phénomène soit sensible à plus de 3 000 m de fond.

Macandrevia africana n'ayant jamais été trouvée sur le plateau continental, on ne peut voir dans cette rythmicité l'héritage d'un mode de vie en milieu sensible à des variations cycliques. Ceci conduit à l'envisager comme une réponse à des variations régulières du milieu (au moins des apports trophiques) dans lequel s'est installé le peuplement.

Bien que ces considérations soient appuyées sur des arguments largement inductifs, la conclusion générale à laquelle conduit ce travail pourrait être que le mode de vie des *Macandrevia* du site CY 14 de la campagne *Walda* ne semble pas très différent, en première

approche, de celui de la majorité des brachiopodes articulés de taille comparable qui vivent à des profondeurs moins inaccessibles.

Remerciements

Cette note n'aurait pu être réalisée sans les collaborations du Centre de Tri Océanologique et Biologique (CENTOB, Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer, Brest) qui a trié et nous a obligamment prêté le matériel de la station *Walda* CY 14, de Christiane Fourcault et Alain Godon (Centre des Sciences de la Terre de Bourgogne, UA CNRS 157) qui ont respectivement dactylographié le texte et réalisé les planches photographiques.

RÉFÉRENCES

- Allen J. R. L., 1964. The Nigerian continental margin: bottom sediments, submarine morphology and geological evolution, *Mar. Geol.*, 1, 4, 289-332.
- Ashworth J. H., 1915. On the larvae of *Lingula* and *Pelagodiscus*, *Trans. Roy. Soc. Edin.*, 51, 45-69.
- Bornhold B. D., Masle J. R., Harada K., 1973. Suspended matter in surface waters of the eastern Gulf of Guinea, *Mar. Geol.*, 14, 4, 21-31.
- Boullier A., Delance J. H., Emig C. C., D'Hondt J. L., Gaspard D., Laurin B., 1986. Les populations actuelles de *Gryphus vitreus* (Brachiopoda) en Corse. Implications paléontologiques, in: *Les brachiopodes fossiles et actuels*, édité par P. R. Racheboeuf and C. Emig., Actes 1^{er} Congrès international sur les brachiopodes, Brest, 1986, Biostratigraphie du Paléozoïque, 4, 179-196.
- Bromley R. G., Surlyk F., 1973. Borings produced by brachiopod pedicles, *Lethaia*, 6, 349-367.
- Chardy P., Le Guen J. C., 1971. Essai d'analyse multivariée d'une série de chalutages au Congo, *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.*, 9, 1, 97-106.
- Cooper G. A., 1975. Brachiopods from west African waters with examples of collateral evolution, *J. Paleontol.*, 49, 5, 911-927.
- Curry G. B., 1982. Ecology and population structure of the recent brachiopod *Terebratulina* from Scotland, *Palaeontology*, 25, 2, 227-246.
- D'Hondt J. L., 1976. Sur quelques Brachiopodes actuels (océan Atlantique, Méditerranée, Kerguelen), *Bull. Mus. Hist. Nat., Zool.*, 350, 243, 1-13.
- Dinet A., 1973. Distribution quantitative du méiobenthos profond dans la région de la dorsale Walvis (Sud-Ouest Africain), *Mar. Biol.*, 20, 20-26.
- Dinet A., 1980. Répartition quantitative et écologie du méiobenthos dans la plaine abyssale Atlantique, *Thèse-Doct. ès-Sci., Univ. Marseille II*, 180 p.
- Doherty P. J., 1979. A demographic study of a subtidal population of the New-Zealand articulate brachiopod *Terebratella inconspicua*, *Mar. Biol.*, 52, 331-342.
- George R. Y., Menzies R. J., 1967. Indication of cycle reproductive activity in abyssal organisms, *Nature*, 215, 878.
- Heezen B. C., Menzies R. J., Schneider E. D., Ewing W. M., Granelli N. C. L., 1964. Congo submarine Canyon, *Bull. Am. Assoc. Petrol. Geol.*, 48, 7, 1126-1149.
- Lemasson L., Rebert J. P., 1973. Circulation dans le golfe de Guinée. Étude de la région d'origine du sous-courant ivoirien, *Cah. ORSTOM Sér. Océanogr.*, 11, 303-316.
- Oliver G., Allen J. G., 1980. The functional and adaptative morphology of deep-sea species of the family *Limopsidae* (*Bivalvia: Arcoidea*) from the Atlantic, *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B*, 291, 1045, 76-125.
- Pastouret L., Melguen H., Thiede J., 1980. Sédimentation pléistocène dans le golfe de Guinée. Comparaison des données micropaléontologiques et sédimentologiques, *Ann. Mines. Géol. (Tunis)*, 28, 369-386 cf. Actes colloq. africain de micropaléontologie, Tunis, 1974).
- Percival E., 1944. Contribution to the life history of the brachiopoda *Terebratella inconspicua* Sowerby, *Trans. Proc. R. Soc. N. Z.*, 74, 1, 1-23.
- Rickwood A. E., 1977. Age, growth and shape of the intertidal brachiopod *Waltonia inconspicua*, *Am. Zool.*, 17, 63-73.
- Rokop F. J., 1974. Reproductive patterns in the Deep-sea benthos, *Science*, 186, 4165, 743-745.
- Rudwick M. J. S., 1962. Notes on the ecology of Brachiopods in New-Zealand, *Trans. R. Soc. N. Z. Zool.*, 1, 25, 327-335.
- Schoener A., 1968. Evidence for reproductive periodicity in the deep sea, *Ecology*, 49, 81-87.
- Sibuet M., 1975. Astérides abyssales de l'Atlantique Sud (résultats de la campagne *Walda*), *Bull. Mus. Hist. Nat., Zool.*, 289, 199, 281-298.
- Thayer C. W., 1975. Size-frequency and population structure of brachiopods, *Paleogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 17, 2, 139-148.
- Tyler P. A., Gage J. D., 1980. Reproduction and growth of the deep-sea brittlestar *Ophiura ljunghmani* (Lyman), *Oceanol. Acta*, 3, 2, 177-185.
- Williams A., 1971. Comments on the growth of the shell of articulate Brachiopods, *Smithson. Contrib. Paleobiol.*, 3, 47-67.
- Williams A., 1977. Differentiation and growth of the Brachiopod mantle, *Am. Zool.*, 17, 107-120.