



Abondante végétation de *Caulerpa prolifera* dans un aquarium consacré à la faune des côtes françaises.

Photo D. Terver.

# Quelques aspects de la biologie et de l'écologie des végétaux marins:

## application à leur conservation en aquarium

Par J. JAUBERT et A. MEINESZ \*

### I. - INTRODUCTION.

Les mers et les océans hébergent une flore abondante et diversifiée qui occupe toutes les eaux superficielles où la lumière solaire pénètre avec suffisamment d'intensité pour assurer la photosynthèse.

Pourtant l'aquarium marin est habituellement très pauvre en végétaux. En effet, les algues unicellulaires et filamenteuses qui se développent spontanément sur toutes les surfaces exposées à la lumière sont très généralement les seules espèces végétales que l'on y trouve. Ceci donne à l'aquarium marin cet aspect minéral et un peu désertique qui lui est souvent reproché par les adeptes de l'aquarium d'eau douce.

Cette relative pauvreté est liée au fait que les végétaux marins ont eu à souffrir d'un préjugé défavorable. On les a rendus responsables de pollutions, d'acidification rapide de l'eau, etc... Cette mauvaise réputation est probablement la conséquence de quelques expériences malheureuses faites avec des espèces ne convenant pas du tout aux conditions du milieu d'un aquarium. De ce fait, les efforts des aquariophiles se sont concentrés sur les Poissons et plus récemment sur les Invertébrés. Les algues restent peu connues.

De nombreuses expériences et observations effectuées *in situ* et en aquarium, nous ont permis de sélectionner un assez grand nombre d'espèces, avec lesquelles nous avons obtenu des résultats satisfaisants, et parfois même excellents.

Une bonne connaissance de leur écologie et de leur biologie s'est avérée très utile pour orienter nos recherches.

### 2. - GÉNÉRALITÉS SUR LES VÉGÉTAUX MARINS.

La végétation marine est constituée de deux grands groupes très inégaux tant qualitativement que quantitativement : les algues et les phanérogames.

A l'inverse de ce que l'on rencontre dans les eaux douces, les phanérogames ne représentent qu'un infime pourcentage des espèces végétales marines : la mer est essentiellement le domaine des algues.

— Les phanérogames marines ne sont représentées que par une vingtaine d'espèces. A l'instar de leurs homologues terrestres, elles possèdent un appareil végétatif différencié en organes spécialisés (feuilles, tiges, racines) caractérisé par la présence de vaisseaux conducteurs de la sève, et un appareil reproducteur complexe (la fleur). Elles occupent généralement des substrats meubles où elles forment des prairies sous-marines : les herbiers. Certaines, comme la Posidonie (*Posidonia oceanica*, photo n° 1, localisée en Méditerranée), couvrent de très vastes étendues et jouent un rôle important dans l'équilibre biologique du milieu.

— Les algues constituent un ensemble de quelque 25 000 espèces. Leur appareil végétatif très simple, sans vaisseaux, sans véritables feuilles, tiges ou racines, est appelé thalle. Les organes de reproduction ont un aspect très varié. Le plus souvent discrets, ils ne peuvent en aucun cas être assimilés aux fleurs des phanérogames.

\* Laboratoire de Biologie et d'Ecologie Marines, U.E.R. Domaine Méditerranéen, Université de Nice, Parc Valrose - 06034 NICE Cédex.

Parmi les algues il faut distinguer :

- Les algues unicellulaires microscopiques : planctoniques (Diatomées et Dinoflagellés par exemple) et benthiques.
- Les algues à thalle macroscopique qui se développent sur le littoral entre 0 et – 100 mètres (appelées algues benthiques). Ce sont bien entendu ces dernières qui intéressent plus particulièrement les aquariophiles et l'essentiel du développement suivant leur est consacré.

### 3. - CLASSIFICATION ET BIOLOGIE DES ALGUES.

Les algues benthiques se répartissent en quatre grands groupes que l'on différencie essentiellement par des caractères d'ordre biochimique (nature des pigments) et cytologique

On distingue les classes suivantes :

- **Les Algues vertes** (ou Chlorophycées) : présentent des plastes où la chlorophylle A domine.
- **Les Algues brunes** (ou Phéophycées) : présentent des plastes où les caroténoïdes (fucoxanthines) sont en excès par rapport aux chlorophylles A et C, ce qui donne aux thalles des couleurs variant du jaune au brun foncé.
- **Les Algues rouges** (ou Rhodophycées) : présentent des plastes pourvus de pigments particuliers (bilichromoprotéines) qui donnent une couleur rouge aux thalles et masquent celle des chlorophylles A, D, et des caroténoïdes.
- **Les Algues bleues** (ou Cyanophycées) : ont une organisation cytologique très différente de celle des trois autres classes. Elles n'ont ni noyaux, ni plastes différenciés, ce qui les rapproche des bactéries. On y trouve néanmoins de la chlorophylle A associée à des pigments (bilichromoprotéines) qui leur donne une teinte souvent bleu-verte et parfois violette.

Les caractères concernant la reproduction, la cytologie et surtout la morphologie varient beaucoup dans une même classe et parfois dans un même genre.

La morphologie des algues est extrêmement variée.

Le thalle peut être en croûte, en tapis, en coussinet, en vésicule, en lame, en tube, en lanière, en filaments simples ou ramifiés. Il peut avoir une consistance gélatineuse, spongieuse ou parenchymateuse, et être incrusté ou non de calcaire. Les thalles de certaines espèces montrent des différenciations très semblables à des feuilles, des tiges ou des racines. Cependant, la comparaison ne peut aller au-delà de la simple ressemblance anatomique car ils ne possèdent aucune des caractéristiques fonctionnelles et structurales de ces organes qui sont propres aux phanérogame.

La reproduction est complexe avec alternance de plusieurs générations, généralement au nombre de deux :

- l'une est représentée par un thalle qui produit des gamètes des deux sexes (le gamétophyte).
- l'autre par un thalle asexué produisant des spores qui germent directement (le sporophyte).

Chez une même espèce, ces générations sont parfois représentées par des thalles très dissemblables qui dans certains cas ont été séparément décrits sous deux noms différents. Seules des cultures ont permis de découvrir ces confusions.

Chez les algues rouges (Rhodophycées) il existe une troisième génération intermédiaire qui se développe sur le gamétophyte : le carposporophyte.

La fréquence des reproductions et des alternances de générations varie beaucoup d'une espèce à l'autre et chez une même espèce selon les conditions du milieu.

#### – Types biologiques :

On peut également classer les algues d'après leur type biologique ; cette classification tient compte de la potentialité de persistance du thalle d'une saison à l'autre.

La connaissance du type biologique des algues est importante pour l'aquariophile car elle permet de choisir les espèces qui ont une grande longévité.

Dans la classification établie par **J. Feldmann** (1966), on distingue des algues annuelles et des algues pérennantes.

Dans les algues annuelles on trouve des espèces dont la période de végétation est limitée à une certaine époque de l'année. A l'approche de la mauvaise saison elles se reproduisent en donnant naissance à des thalles microscopiques qui passent inaperçus jusqu'à la saison favorable (Eclipsiophycées et Hypnophycées). Certaines algues annuelles (les Ephémérophyccées) se rencontrent paradoxalement toute l'année. En réalité, elles se reproduisent de façon ininterrompue, chaque génération ayant une durée de vie très courte.

Parmi les algues dites pérennantes on peut distinguer :

- celles dont le thalle entier persiste d'une année à l'autre (thalles à fronde dressée : Phanérophyccées ; thalles à fronde encroûtante : Chamephyccées).
- celles dont seule une partie du thalle persiste. (Chez les Hemiphanérophyccées la partie dressée persiste partiellement, tandis que chez les Hémicryptophycées, il ne subsiste plus que la partie basale).

Dans l'aquarium où les conditions du milieu sont relativement stables, on peut observer une plus grande longévité de certaines algues annuelles et de certaines pérennantes qui perdent normalement une partie du thalle à la mauvaise saison.

### 4. - ECOLOGIE.

Les végétaux marins peuplent la totalité des mers et des océans. Ils sont localisés à la tranche d'eau superficielle où la lumière solaire pénètre avec une intensité suffisante pour assurer la photosynthèse.

Dans les mers froides et tempérées, les algues macroscopiques abondent dans les hauts niveaux couvrant à peu près tous les substrats solides et constituant le décor naturel où évoluent les Poissons. Par contre, leur présence est beaucoup plus discrète dans les récifs coralliens des mers tropicales où elles sont à la fois fortement concurrencées par les Madréporaires et intensément broutées par de nombreux animaux herbivores (Crustacés, Mollusques, Poissons) parmi lesquels les Poissons de la famille des Acanthuridés se montrent les plus actifs.

Les facteurs physicochimiques de l'environnement ont sur les végétaux marins une influence variable suivant leur nature. Ils sont responsables de leur répartition géographique comme de leur distribution verticale.

#### 4. 1 - La Lumière.

Pour les algues comme pour tous les végétaux chlorophylliens, la lumière est un élément vital et il est en règle générale le plus important des facteurs écologiques.

Il est caractérisé par trois grandeurs qui sont l'intensité, la durée et la composition spectrale.

##### – Intensité et durée :

L'eau est un milieu qui absorbe fortement les radiations lumineuses : ainsi l'intensité du rayonnement solaire diminue rapidement avec l'épaisseur d'eau traversée selon une loi approximativement exponentielle.

A la profondeur de 10 mètres par exemple il ne subsiste plus dans les eaux claires que 7 à 11 % de l'énergie lumineuse qui frappe la surface de la mer (dans la bande des 300 à 2 500 nm).

Les exigences des algues vis-à-vis de l'intensité et de la durée de l'éclairage sont très variables d'une espèce à l'autre. On distingue fondamentalement les algues photophiles qui exigent un éclairage intensif et les algues sciaphiles qui ne tolèrent que de faibles intensités lumineuses.

Les espèces photophiles ne se rencontrent qu'à de faibles profondeurs tandis que les sciaphiles se développent soit en profondeur, soit près de la surface, mais alors à l'abri d'ac-

cidents topographiques (anfractuosités, parois exposées au nord) ou en sous-strates (à l'ombre des végétaux photo-philés de grande taille).

#### – Composition spectrale :

L'eau joue le rôle d'un filtre sélectif qui modifie la composition spectrale de la lumière au fur et à mesure de son cheminement. Les radiations rouges, infrarouges et ultraviolettes situées aux deux extrémités du spectre sont les plus rapidement absorbées.

Les rayons infrarouges et les ultraviolets ne pénètrent pas au-delà de quelques décimètres ; à - 10 m les radiations rouges ont totalement disparu ; seules les radiations bleues ou vertes pénètrent au-delà de quelques dizaines de mètres.

A notre connaissance, il n'a pas été clairement démontré que la nature des radiations lumineuses pouvait influencer sur la distribution des algues, et si cette influence existe il est, jusqu'à preuve du contraire, probable qu'elle est discrète.

Certains auteurs ont cependant distingué des espèces qui se développeraient en « lumière blanche » c'est-à-dire à la lumière « directe » du soleil et des espèces qui vivraient en « lumière bleue » et qui ne recevraient que des radiations diffuses.

On trouverait dans le premier groupe les espèces qui sont cantonnées aux petits fonds, et dans le deuxième, celles qui ne vivraient qu'en profondeur ou à l'abri d'accidents topographiques importants.

## 4. 2 - La Température.

La température est le principal critère de répartition géographique des algues ; on distingue ainsi des algues à affinités « froides » se développant dans les régions australes et boréales et des espèces à affinités « chaudes » vivant dans les régions tropicales et subtropicales. Il existe également des espèces cosmopolites qui peuvent s'accommoder des conditions de température les plus diverses.

En un même lieu, la température peut varier de façon importante en fonction de la profondeur et de la saison.

De ce fait, les espèces qui recherchent ou supportent le réchauffement estival de l'eau (espèces eurythermes) sont généralement localisées près de la surface, tandis qu'en profondeur on trouve les espèces qui craignent les variations de température (espèces sténothermes) car les écarts saisonniers y sont très atténués ou même nuls.

Dans certaines mers tempérées (comme par exemple la Méditerranée) on peut grossièrement distinguer deux groupes de végétaux dont les périodes de développement maximum sont inversées : les végétaux à affinité froide qui croissent près de la surface en hiver et au printemps, et pendant l'été en profondeur ; les espèces à affinité chaude se développant à la fin de l'été uniquement en surface.

## 4. 3 - L'Hydrodynamisme.

L'agitation de l'eau sous l'action des vagues, des courants et des marées est un facteur important qui régit la répartition de certaines algues. Son action se fait essentiellement ressentir dans les hauts niveaux. Les vagues et la houle déploient des forces d'arrachement considérables ; ainsi, sur une même côte, les milieux de mode battu (caps) présentent une végétation de hauts niveaux très différente de celle que l'on rencontre dans les milieux de mode calme (baies).

Dans les atolls du Pacifique le front du récif au vent est exposé presque en permanence à des vagues extrêmement puissantes. Seules des algues rouges incrustées de calcaire peuvent s'y développer, formant un bourrelet concrétionné appelé crête algale.

Dans les mers à marées l'alternance des périodes d'émer- sion et d'immersion détermine un étagement très précis des algues qui forment des ceintures, parfois très étroites.

## 4. 4 - La Qualité de l'eau.

La salinité, le pH et la concentration en substances nutri- tives (nitrates, phosphates) sont les principaux facteurs qui influent sur le développement des Algues.

### a) Salinité :

La grande majorité des algues vit dans des eaux dont la salinité est comprise entre 30 et 40 ‰. Cependant un nombre restreint d'espèces font exception à cette règle :

– les espèces qui se développent près de l'embouchure des rivières ou dans les mers faiblement salées comme la Baltique.

– celles qui parviennent à se développer dans les cu- vettes situées dans l'étage supralittoral où elles subissent une alternance de périodes sursalées (évaporation) ou dessalées (pluie).

### b) pH :

Dans les conditions normales le pH de l'eau de mer est à peu près constant (milieu tamponné). Cependant, dans cer- tains milieux confinés, dont les cuvettes à Chlorophycées de l'étage supralittoral constituent un cas extrême, le pH peut atteindre 9,4 pendant les heures de forte insolation. (Davy de Virville et Feldmann, 1933). Cette forte alcalinisation du milieu est liée à la disparition du CO<sub>2</sub> consommé par une photosynthèse particulièrement intense.

### c) Les substances dissoutes :

Comme tous les végétaux chlorophylliens, les algues as- similent des sels minéraux dissous parmi lesquels les phos- phates et les nitrates jouent un rôle prépondérant.

L'assimilation se fait par toute la surface du thalle.

Elles diffèrent en cela des phanérogames chez lesquelles cette fonction est limitée aux racines. De ce fait la nature chimique du substrat sur lequel l'algue se fixe n'a aucune influence sur son développement : le substrat n'est qu'un simple support. On peut cependant constater que certaines algues affectionnent les roches cristallines. Dans ce cas il semble que ce soit seulement l'état de surface du support qui intervient au moment de la fixation de la spore ou de l'œuf.

Les roches dures, rugueuses et anfractueuses sont parti- culièrement propices à une fixation solide des algues.

## 4. 5 - L'Étagement.

Dans toutes les mers du globe, les végétaux marins forment des unités de peuplement bien distinctes qui se succèdent de haut en bas. Cette distribution verticale est essentiellement régie par deux facteurs qui sont la lumière et l'humectation.

On a pu ainsi distinguer quatre étages superposés pré- sentant chacun des caractéristiques écologiques propres et une flore particulière.

### a) L'étage supralittoral :

Il est situé au-dessus du plus haut niveau de la mer et comprend la partie du rivage toujours émergée, mais plus ou moins mouillée par les vagues et les embruns. La flore (es- sentiuellement des algues bleues-Cyanophycées) comme la faune, y est très pauvre.

### b) L'étage médiolittoral :

Ses limites supérieure et inférieure correspondent à celles des fluctuations moyennes du niveau de la mer. C'est donc un étage caractérisé par l'alternance de périodes d'émer- sion et d'immersion.

Dans les mers à marée la surface occupée par cet étage est importante et la flore y est souvent exubérante (exem- ple : Manche et Atlantique, ceintures à *Pelvetia canaliculata*, *Ascophyllum nodosum*, *Fucus vesiculosus*, à *Fucus serratus*, etc...).

Dans les mers où la marée est de faible amplitude, cet étage est très étroit (exemple : Méditerranée, où l'on ne ren- contre qu'un petit nombre d'espèces : trottoir à *Lithophyl- lum tortuosum*, ceinture à *Rissoella verruculosa*).

### c) L'étage infralittoral :

Il est toujours immergé ; cependant sa partie supérieure peut émerger exceptionnellement au moment des plus fortes marées. Sa limite inférieure est variable d'une région à l'autre car elle dépend de la transparence de l'eau. Dans les zones turbides cette limite ne descend pas au-dessous de - 10 mètres tandis que dans les eaux très claires des régions tropicales elle peut atteindre la profondeur de - 80 mètres.

La composition de la flore infralittorale est souvent complexe si bien qu'il n'est pas toujours facile d'en définir exactement les limites. Par commodité, on considère habituellement comme élément de référence les populations de certains végétaux de grandes tailles.

Ainsi la limite inférieure des grandes étendues de Posidonies en Méditerranée, de *Thalassia* et *Halophila* dans les mers tropicales, de Laminaires dans les eaux froides, permettent de repérer celle de l'étage infralittoral.

Toutes les phanérogames marines et la grande majorité des algues vivent dans cet étage où la lumière est relativement intense.

### d) L'étage circalittoral :

Cet étage est caractérisé par un éclairage très atténué qui ne permet plus le développement des phanérogames. On y rencontre une flore particulière, uniquement constituée d'algues qui exigent (algues sciaphiles) ou tolèrent de faibles intensités lumineuses.

Dans les mers les plus limpides sa limite inférieure atteint parfois la profondeur de - 200 mètres. Au-delà, commence un univers de ténèbres et de froid, dépourvu de végétation : le système aphytal.

## 5. - LES VÉGÉTAUX MARINS DANS L'AQUARIUM.

### 5. 1 - L'Aquarium.

Nos expériences ont montré que les conditions habituelles de température, pH et agitation qui sont classiquement recommandées pour les aquariums marins, conviennent à de nombreuses espèces.

Leur maintien en aquarium est essentiellement un problème de choix d'espèces, de lumière et peut-être aussi de filtration.

#### 5. 1. 1 - La Lumière :

##### a) Composition spectrale.

Les algues semblent très tolérantes vis-à-vis de la composition spectrale de la lumière ; cependant, comme pour les coraux (Jaubert, 1976), mais de façon un peu moins nette, les meilleurs résultats ont été obtenus avec la lumière du jour.

##### b) Intensité.

Comme nous avons déjà eu l'occasion de le voir dans les chapitres précédents, les exigences des végétaux marins concernant l'intensité de la lumière, varient beaucoup d'une espèce à l'autre. Un éclairage insuffisant ou au contraire trop intense peut avoir des conséquences fâcheuses.

Lorsqu'on s'efforce d'acclimater une nouvelle espèce, il est très important d'acquiescer des renseignements précis sur son biotope naturel de façon à lui choisir dans l'aquarium un emplacement convenablement éclairé. L'idéal serait de pouvoir disposer d'instruments de mesure et de données chiffrées sur l'éclairage que reçoivent les différentes espèces dans leur milieu naturel. C'est malheureusement très rarement le cas et on est obligé de procéder empiriquement.

Il existe heureusement des végétaux très tolérants parmi lesquels on trouve une bonne partie des espèces qui s'accommodent particulièrement bien de la vie en aquarium (Genres *Caulerpa*, *Halimeda*, *Udotea*, *Codium*, *Dasycladus*, etc...).

Dans le cadre de nos expériences nous avons utilisé deux types de bacs : des bacs moyennement éclairés (1) (0,4 à 0,6 w/m<sup>2</sup>) et des bacs fortement éclairés (0,6 à 1 w/m<sup>2</sup>).

Les bacs du premier type sont des bacs réfrigérés contenant des peuplements méditerranéens à base d'invertébrés sciaphiles (Eponges, Corail rouge, Gorgones, Ascidies, etc...).

Les bacs du deuxième type contiennent une faune tropicale à base de Madrépores vivants.

La coexistence d'espèces ayant des exigences très différentes vis-à-vis de la lumière se pose fréquemment, surtout dans les aquariums tempérés ou froids. Elle nécessite la création de plages différemment éclairées.

L'étude théorique de l'éclairage d'un objet placé dans un aquarium éclairé par un ou plusieurs tubes fluorescents est un problème complexe en raison des diverses réflexions et réfractions que subissent les rayons lumineux (Terver, 1975), et nous ne l'aborderons pas ici. Nous retiendrons simplement que la majeure partie de la lumière qui traverse la surface de l'eau reste emprisonnée à l'intérieur de l'aquarium comme dans une «fontaine lumineuse», et les organismes placés sur le fond reçoivent à la fois les rayons directs provenant de la surface et le rayonnement réfléchi par les glaces verticales. A cela s'ajoute la diffusion de la lumière par les molécules d'eau et les fines particules en suspension, si bien que l'ombre portée par les écrans que l'on peut interposer entre la source lumineuse et la surface de l'eau est sensiblement atténuée.

Pour créer des plages d'éclairage plus nettement tranchées, on peut utiliser des spots directionnels, mais la méthode qui donne les meilleurs résultats est celle qui consiste à utiliser la lumière solaire.

L'aquarium est placé contre un mur, sous une fenêtre où il peut recevoir les rayons solaires directs pendant des périodes de 3 à 5 heures par jour .

Adossée au mur, la face arrière de l'aquarium ne reçoit qu'une lumière diffuse et demeure dans une semi-pénombre. La position et la largeur de son ombre portée varient avec la hauteur du soleil et donc en fonction de l'heure et des saisons. Il en résulte des plages différenciant les unes des autres par la valeur de leur bilan radiatif journalier. Celles qui sont les plus éclairées étant les plus éloignées du mur, on a intérêt à utiliser un aquarium dont la largeur est aussi grande que possible. Un aquarium ainsi disposé étant généralement peu élevé au-dessus du sol, il est utile de construire pour cet usage, un bac dont la glace avant est inclinée, ce qui améliore considérablement le confort visuel.

##### c) Durée et rythme.

Qu'il s'agisse d'animaux ou de végétaux, la grandeur lumineuse la plus importante est le produit intensité-durée (irradiation ou bilan lumineux journalier).

L'aspect durée a donc au moins autant d'importance que celui de l'intensité.

En lumière artificielle, nous avons obtenu de bons résultats avec des durées d'éclairage de 7 heures par jour pour les bacs méditerranéens et de 12 heures par jour pour les bacs tropicaux.

Il est également très important de respecter la régularité du rythme d'éclairage (allumage et extinction à heure fixe).

#### 5. 1. 2 - La Température :

On peut considérer qu'il existe deux grandes catégories d'aquariums. Les aquariums pour faunes froides et tempérées dans lesquels la température est maintenue entre + 13 et + 17 °C et les aquariums tropicaux où elle est de + 24 à + 28 °C.

Le peuplement végétal doit bien entendu être choisi en fonction du type de bac que l'on possède.

(1) Les puissances que nous donnons sont les puissances électriques des tubes fluorescents et non des valeurs d'éclairage dans l'aquarium.

Vis-à-vis de ces fourchettes de température, les végétaux marins se divisent en trois grands groupes :

- ceux qui sont strictement inféodés aux eaux froides et qui ne peuvent être mis que dans des bacs du premier type.
- ceux qui sont strictement inféodés aux eaux chaudes et qui ne conviennent qu'aux bacs du deuxième type.
- les espèces tolérantes telles que *Caulerpa prolifera*, *Udotea petiolata*, *Halimeda tuna*, *Dasycladus vermicularis*, qui conviennent aux deux types de bacs.

### 5. 1. 3 - Le pH et Oxygène dissous :

Lorsqu'ils sont très nombreux dans un milieu confiné tel qu'un aquarium en circuit fermé les végétaux marins sont responsables de variations cycliques journalières importantes de la concentration en oxygène et en gaz carbonique, et par suite du pH. Mais il s'agit là d'un cas extrême. Les phénomènes qui interviennent sont schématiquement les suivants : pendant les heures les plus éclairées, l'oxygène massivement produit par la photosynthèse se dissout dans le milieu. Sa concentration croît rapidement et dépasse la saturation ; on voit alors apparaître de nombreuses bulles qui tapissent la végétation et qui se détachent périodiquement pour venir crever à la surface. Simultanément le CO<sub>2</sub> est mobilisé et sa concentration devient très faible, ce qui entraîne la dissociation des bicarbonates et leur transformation en carbonates, d'où une alcalinisation progressive. Il est intéressant de signaler que dans le cas d'une production massive d'oxygène, les bulles d'air émises par les diffuseurs et le brassage de l'eau tendent à s'opposer à la sursaturation en éliminant l'excès d'oxygène dissous.

Pendant la nuit, des phénomènes inverses interviennent. On assiste à une chute de la concentration de l'oxygène dissous qui est consommé par la respiration et à une accumulation du gaz carbonique. Les carbonates sont retransformés en bicarbonates et le milieu s'acidifie.

Il est à noter que dans certains cas extrêmes (densité excessive de végétaux) le jeu de ces phénomènes peut provoquer au début de la nuit, de brusques chutes de la concentration en oxygène dissous qui seraient à l'origine d'embolies gazeuses au niveau des branchies des Poissons.

### 5. 1. 4 - Filtration :

La filtration de nos bacs a toujours été faite à l'aide de filtres sous sable à fort débit (Jaubert, 1976), qui nous ont donné d'excellents résultats avec un assez grand nombre d'espèces. Nous ignorons quel pourrait être le comportement de ces mêmes espèces vis-à-vis d'autres systèmes de filtration car nous manquons totalement d'expérience à ce sujet.

### 5. 1. 5 - Substances dissoutes :

Les algues absorbent de nombreux sels minéraux dissous (phosphates, nitrates, etc...) et elles contribuent en cela à épurer l'eau de l'aquarium.

Cette propriété est exploitée dans les filtres à algues dont l'emploi est préconisé par de nombreux auteurs.

Nous avons remarqué que l'introduction de Poissons dans des aquariums où des Caulerpes étaient en culture, accélérât très nettement leur croissance.

Cependant, pour de nombreuses algues, les excès de nitrates et les produits provenant de la dégradation de matières organiques, tels que les phénols et les «substances jaunes» auraient des effets inhibiteurs.

La majorité des ions métalliques sont toxiques pour les algues. Le Cu<sup>++</sup> se montre particulièrement nocif. Des concentrations très faibles de l'ordre de 200 à 400 µg/litre suffisent à bloquer la croissance de *Caulerpa sertularioides* et si ces concentrations persistent ou augmentent, elles deviennent rapidement mortelles. Le traitement des Poissons avec des produits à base de cuivre ou de zinc est donc à proscrire.

Le fer semble également actif. Certaines observations encore trop peu nombreuses et insuffisamment étayées au plan expérimental paraissent montrer que la présence d'un objet rouillé dans l'aquarium inhibe presque totalement le développement des algues unicellulaires sans pour autant affecter les algues macroscopiques.

Si comme nous venons de le voir, les algues absorbent de nombreuses substances dissoutes dans l'eau, elles ont également la propriété d'en excréter un certain nombre, en particulier des vitamines dont la présence semble avoir un effet bénéfique sur tous les habitants de l'aquarium. Dans un aquarium tropical très riche en algues et en coraux, recevant directement pendant plusieurs heures par jour les rayons du soleil, nous avons pu observer que les couleurs des Poissons conservaient leur éclat naturel et que les maladies étaient inconnues ou guérissaient spontanément.

Momzikoff (1977) a mis en évidence l'excrétion de ptérides et surtout de riboflavines chez les Madréporaires tropicaux. Il est possible que cette excrétion soit le fait de leurs algues symbiotiques.

### 5. 1. 6 - Compatibilités et incompatibilités :

#### a) Algues entre elles.

Les algues font généralement bon ménage entre elles. Celles qui ont une croissance très rapide (*Caulerpa*) peuvent avoir tendance à envahir l'aquarium, mais il est alors facile de les élaguer. Cependant quelques algues filamenteuses fortement nitrophiles telles que certaines espèces de *Derbesia* et de *Cladophora* sont un danger potentiel. Dans le milieu eutrophique que représente un aquarium, leur croissance ne connaît aucun frein et elles se développent de façon explosive étouffant inexorablement les autres algues et les invertébrés sessiles.

#### b) Algues, Poissons et Invertébrés vagiles.

Les algues constituent la nourriture de base de nombreuses espèces : Vers, Crustacés, Oursins, Mollusques et Poissons. Dans les mers tropicales, les Poissons herbivores sont particulièrement abondants : famille des Acanthuridés, des Siganidés et beaucoup de Scaridés (Poissons Perroquets).

D'autres espèces au régime alimentaire moins spécialisé montrent néanmoins un goût marqué pour les algues. C'est le cas de la plupart des Pomacentridés et de nombreux Pomacentridés.

Exception faite des Pomacentridés, tous ces Poissons consomment de telles quantités d'algues que celles-ci ne peuvent se développer ou disparaissent rapidement dans les bacs où elles existaient avant leur introduction.

### 5. 2 - Le Choix des espèces.

Le nombre d'espèces que l'on rencontre communément en Méditerranée et dans les mers tropicales étant extrêmement élevé, il n'était pas possible d'expérimenter au hasard. Pour augmenter nos chances de succès, nous avons procédé à un premier travail de sélection afin de limiter le champ de nos expériences aux espèces qui nous semblaient avoir les meilleures chances de s'adapter aux conditions de vie qui règnent dans un aquarium en circuit fermé.

Nous avons fait ce choix en fonction de critères écologiques, éliminant d'emblée les espèces trop spécialisées et celles dont les exigences nous semblaient incompatibles avec la vie en aquarium :

- les espèces supralittorales et médiolittorales qui exigent un cycle d'immersion et d'émersion difficilement reproductible en aquarium.
- les espèces trop photophiles qui ne se développent qu'à faible profondeur et en plein soleil.
- les espèces annuelles qui ont une durée de vie trop brève.
- les espèces qui ne vivent que dans les milieux de mode battu.

## 5. 3 - Résultats expérimentaux.

### 5. 3. 1 - Les Phanérogames :

Nos premiers essais ont été réalisés avec les trois principales espèces méditerranéennes de phanérogames : *Posidonia oceanica* (photo n° 1), *Cymodocea nodosa* (photo n° 2) et *Zostera noltii*. Ces essais furent peu convaincants car nous n'avons pu obtenir de survies supérieures à quatre mois. Les Posidonies ont un développement très lent en mer (progression latérale ou horizontale environ un mètre tous les dix ans), tandis que les Cymodocées et les Zostères peuvent progresser latéralement par les rhizomes de plus de 60 cm par an. Il paraît donc intéressant de poursuivre les essais avec les deux dernières espèces.

Nous avons également utilisé avec de meilleurs résultats des espèces appartenant aux genres tropicaux *Halophila* et *Thalassodendron* (photo n° 3). Ces végétaux se développent dans le sable de l'aquarium localement enrichi avec de la terre végétale. Nous avons obtenu ainsi un développement de feuilles et de racines.

**Thorhaug** (1974) a réussi à cultiver à partir de graines, une phanérogame commune sur les côtes de Floride : *Thalassia testudinum* (dans un aquarium en circuit fermé, avec filtre sous sable et arrivée de l'eau sous le sable).



Photo n° 1 : Aspect typique de l'étage infralittoral en Méditerranée : l'herbier de *Posidonia oceanica* à - 2 mètres. Photo A. Meinesz.



Photo n° 2 : La Phanérogame méditerranéenne : *Cymodocea nodosa* en fleur : pied mâle à gauche, pied femelle à droite. Photo A. Meinesz.



Photo n° 3 : Phanérogame de l'île Maurice (Océan Indien) : *Thalassodendron ciliatum* en aquarium. Photo J. Jaubert.

### 5. 3. 2 - Les Algues :

Ce sont indiscutablement les algues vertes (Chlorophycées) qui se développent le mieux en aquarium et parmi elles il faut citer principalement les espèces de l'ordre des Caulerpales.

#### a) Ordre des Caulerpales (Chlorophycées).

##### — Le genre *Caulerpa* (famille des Caulerpacées).

Ce genre est représenté par plus de cinquante espèces (monographie ancienne de Weber van Bosse, 1898). Il est présent dans toutes les mers tropicales et subtropicales. La morphologie des Caulerpes est extrêmement variée. Les thalles souvent très décoratifs, sont constitués essentiellement d'un stolon rampant d'où partent des axes dressés foliacés chlorophylliens et des rhizoïdes servant à la fixation sur le substrat qui peut être vaseux ou sableux, (photo n° 4). Dans de bonnes conditions le taux de croissance est généralement très rapide. Il a été estimé pour *C. prolifera* par Chen et Jacobs (1966) à 4,4 mm par jour pour tous les organes à la température de 25 °C.

Un simple fragment peut redonner rapidement un thalle entier. Ce fort potentiel de multiplication végétative ajouté à un taux de croissance élevé permet à ces algues de coloniser rapidement des surfaces étendues. La reproduction sexuée existe également et peut s'observer en aquarium ; elle s'effectue en deux ou trois jours. Le thalle se recouvre de papilles ; la couleur verte des parties chlorophylliennes se réticule de petites veines jaunes. Tout le contenu du thalle (qui est siphonné) se transforme en gamètes qui sont expulsés tôt le matin.

Vidé de son contenu, le thalle devient blanc et se désagrège petit à petit. Heureusement, la reproduction sexuée est peu fréquente et n'intéresse qu'un faible pourcentage de la végétation.

Nous avons testé avec succès les espèces suivantes :

- *Caulerpa prolifera* : on la rencontre dans les zones subtropicales de l'Atlantique et en Méditerranée où elle est très commune au sud du 42° parallèle. Sur les côtes de Provence et du Roussillon, elle semble atteindre sa limite nord de répartition géographique, ce qui explique peut-être qu'elle n'y soit présente que dans une dizaine de stations récemment décrites. (Meinesz, 1973).

*C. prolifera* se développe très bien en aquarium. Elle est tolérante pour la température ( $14\text{ }^{\circ}\text{C} < T^{\circ} < 32\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) et pour la lumière, mais elle ne pousse très vite que lorsque l'éclairage est intense et la température élevée. La hauteur maximale des frondes foliacées peut dépasser 10 cm.



Photo n° 4 : *Caulerpa prolifera* (Méditerranée) en aquarium. Photo J. Jaubert.

- *Caulerpa sertularioides* : fréquente dans les mers tropicales, cette espèce est caractérisée par des axes dressés en forme de plumes. Son taux de croissance est très élevé : il a été étudié par Mishra et Kefford (1969) et évalué à 0,4, 0,81 et 0,54 centimètres par jour pour respectivement les rhizomes, les rhizoïdes et les frondes foliacées. ( $T^{\circ} = 26\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 1\text{ }^{\circ}\text{C}$  ; cycle de lumière 12 h : 12 h). L'espèce se développe bien dans les bacs chauffés ( $23\text{ }^{\circ}\text{C} < T^{\circ} < 30\text{ }^{\circ}\text{C}$ ). La hauteur maximale des axes dressés dépasse rarement 15 cm (photo n° 5).



Photo n° 5 : *Caulerpa sertularioides* provenant des Bahamas (Océan Atlantique) en aquarium. Photo J. Jaubert.

- *Caulerpa racemosa* caractérisée par des axes dressés portant des utricules, *Caulerpa scalpelliformis* aux axes dressés foliacés échancrés (photo n° 6) sont des espèces tropicales qui ont également été testées. Cependant leur taux de croissance nous a semblé beaucoup moins élevé que celui des 2 espèces précédentes.

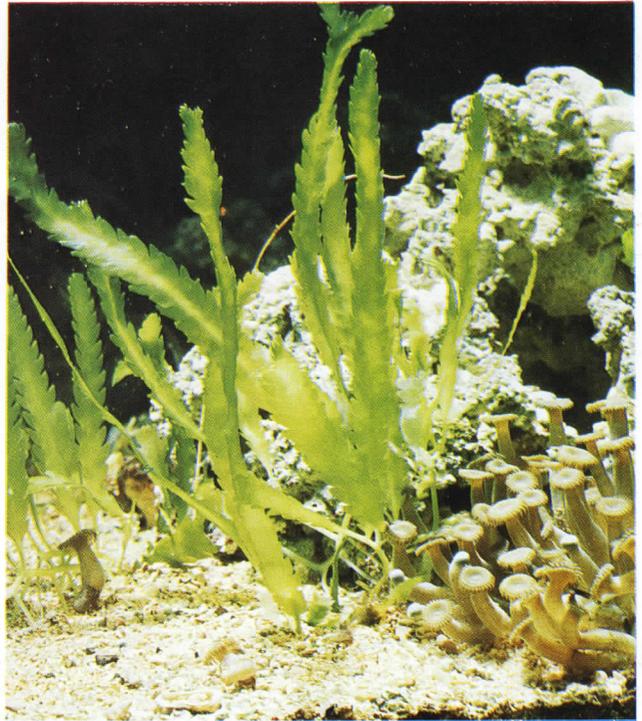


Photo n° 6 : *Caulerpa scalpelliformis* provenant de l'île Maurice (Océan Indien). Photo J. Jaubert.

#### — Le genre *Halimeda* (famille des Udotécées).

Ce genre est représenté par une vingtaine d'espèces tropicales ou subtropicales (monographie récente de Hillis, 1959). La forme des différentes espèces est relativement voisine : le thalle est composé d'une succession d'articles discoïdes articulés qui rappelle la forme des Cactées du genre *Opuntia* (photo n° 8). Les *Halimeda* se développent soit sur substrat rocheux, soit dans le sable.

Leur reproduction sexuée peut s'observer en aquarium. Elle est spectaculaire : en quelques jours tous les articles du thalle présentent une frise de 1 à 2 mm composée de minuscules vésicules dans lesquelles s'est concentrée la plus grande partie du cytoplasme (photo n° 12). Les articles deviennent blancs et les frises vert clair (thalles mâles) ou vert brun (thalles femelles). Tôt le matin toutes les vésicules de la frise se vidant de leur contenu composé essentiellement de minuscules gamètes (8  $\mu$ ) portant deux flagelles chacun. Les gamètes s'unissent pour former un nouveau thalle.

Après la reproduction, les thalles vidés de leur contenu se désagrègent lentement. Seul un faible pourcentage de la végétation d'*Halimeda* se reproduit la même année.

Nous avons cultivé avec succès les espèces suivantes :

- *Halimeda tuna* : très commune en Méditerranée, elle affectionne les substrats rocheux peu éclairés (photo n° 7). Elle est tolérante vis-à-vis de la température et de la lumière et se rencontre entre - 10 cm et plus de - 100 mètres de profondeur. *H. tuna* se développe aussi bien en aquarium réfrigéré que tempéré ( $13\text{ }^{\circ}\text{C} < T^{\circ} < 25\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) ; cependant plus la température est élevée plus son développement est rapide (apparition de deux ou trois articles nouveaux sur un axe en un mois à  $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ ).

- Les espèces tropicales *Halimeda opuntia* (photo n° 9) et *Halimeda macrolobata* (photo n° 8) ont également été cultivées avec succès. *H. opuntia* a présenté dans nos bacs la particularité d'émettre des rhizoïdes au niveau des articles. Chaque article a ainsi une grande potentialité de donner un thalle entier, ce qui nous a permis de multiplier rapidement cette algue par bouturage.

- Hillis-Colinvaux, Wilbur et Watabe (1965) ont observé en aquarium un développement très rapide de l'espèce tropicale *Halimeda discoidea* : en un mois ils ont obtenu des axes de 12 articles. (Température =  $25\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0,5$  ; cycle de lumière 14 : 10).

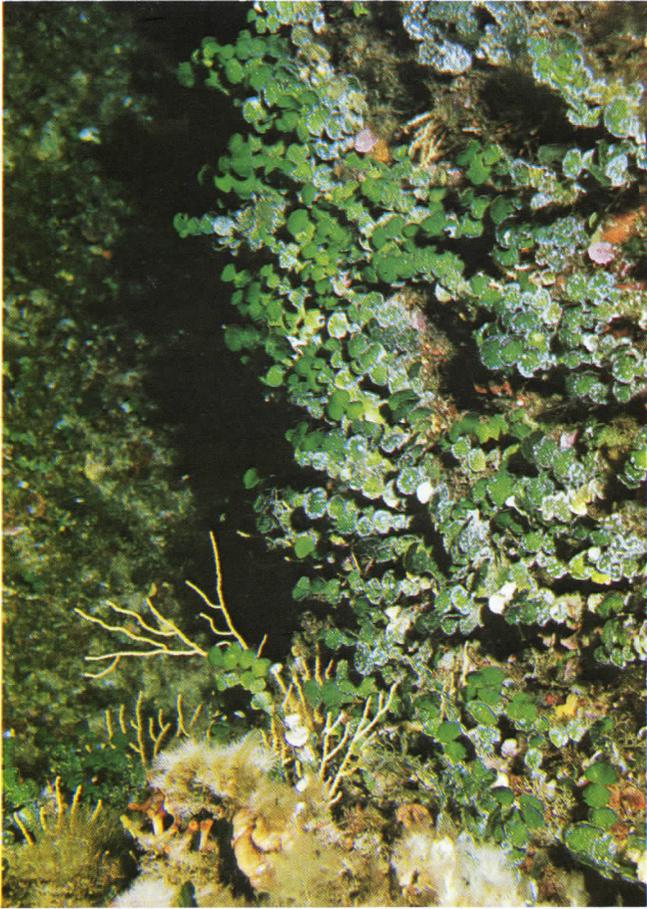


Photo n° 7 : Paroi rocheuse recouverte de l'algue *Halimeda tuna* (Corse – 25 mètres). Photo A. Meinez.

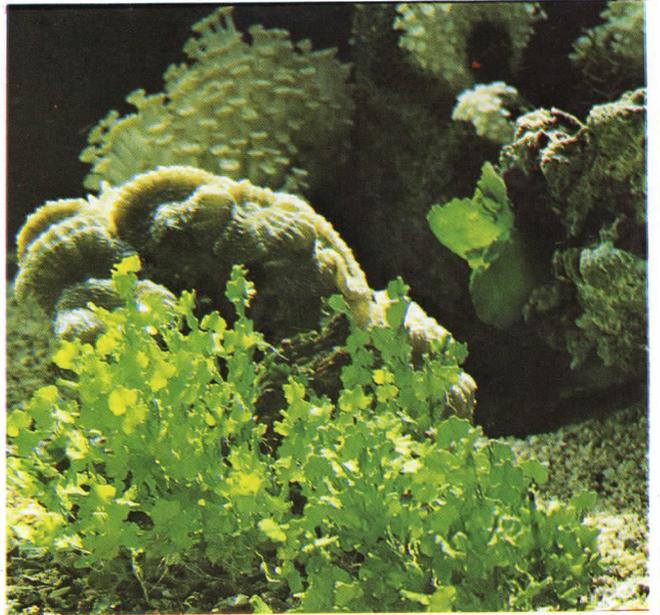


Photo n° 9 : *Halimeda opuntia* provenant de la Mer rouge en aquarium. Photo J. Jaubert.



Photo n° 10 : *Halimeda tuna* et l'ascidie *Halocynthia papillosa* en aquarium. Photo J. Jaubert.

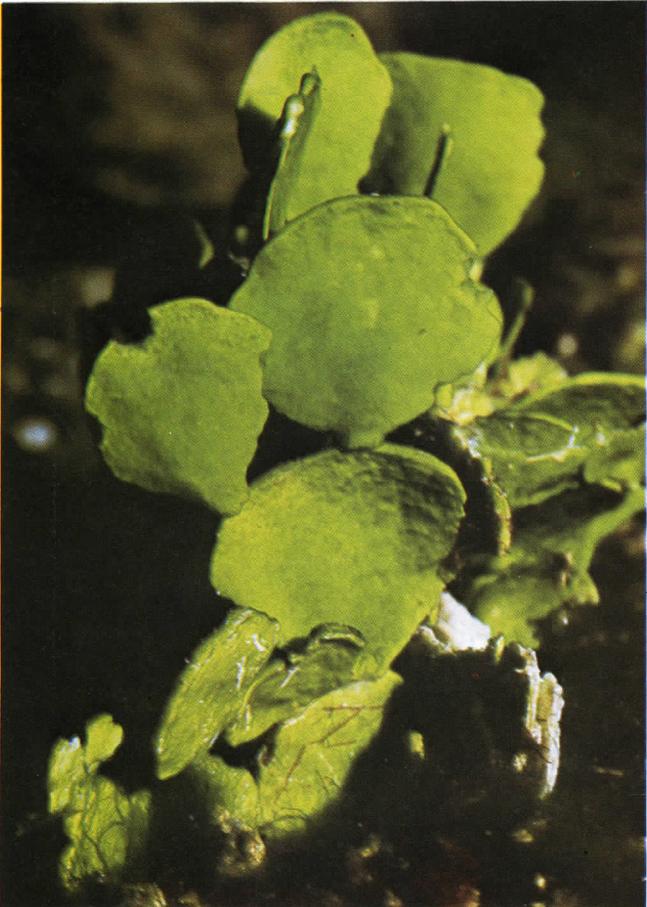


Photo n° 8 : *Halimeda macrolobata* provenant de la Mer rouge en aquarium. Photo J. Jaubert.



Photo n° 11 : *Halimeda tuna* dans un aquarium méditerranéen avec la Girelle : *Coris julis*. Photo J. Jaubert.



Photo n° 12 : *Halimeda tuna* en reproduction. Photo D. Mille.

— Les genres *Udotea* et *Penicillus*  
(famille des Udotéacées).

Sont communs dans les mers tropicales et subtropicales. Les Udotées et les *Penicillus* progressent sous le sable par des rhizoïdes stolonifères à partir desquels se développent des axes dressés chlorophylliens qui ont la forme d'une lame pédicellée (*Udotea*) ou d'un pinceau de filaments portés par un pied (*Penicillus*). Dans ces deux genres, la reproduction sexuée est plus rare que chez les Caulerpes ou les *Halimeda* ; elle est également beaucoup moins spectaculaire puisqu'aucune transformation morphologique du thalle ne peut être remarquée la veille de l'émission des gamètes.

Deux espèces de ces genres peuvent se rencontrer en Méditerranée.

- *Udotea petiolata* qui est très commune. On la rencontre entre - 1 m et - 120 m. Très tolérante vis-à-vis de la lumière, on peut la trouver en position photophile ou sciaphile. Dans ce dernier cas, elle est souvent associée à *Halimeda tuna*. Cette espèce se développe bien en aquarium sur le sable ou les roches.

- *Penicillus capitatus* forma *mediterranea* : cette espèce est très rare sur les côtes continentales françaises, où on ne connaît actuellement que deux petites stations (Meinesz, 1973). Elle ne se développe que sur le sable, dans un aquarium chauffé ( $T^{\circ} > 20^{\circ}\text{C}$ ).

Hillis Colinvaux, Wilbur et Watable (1965) ont cultivé avec succès l'espèce tropicale *Udotea flabellum* et un *Penicillus capitatus* des Caraïbes.

b) Ordre des Codiales (Chlorophycées).

— Le genre *Codium* (famille des Codiacées).

Ces algues sont également très communes dans toutes les mers (surtout tempérées). La morphologie des *Codium* varie beaucoup selon les espèces. On peut distinguer : des thalles sphériques, en forme de coussinets ou en forme de branches ramifiées souvent dichotomiquement. Leur reproduction est très discrète et passe inaperçue sans examen au microscope. Elle n'entraîne pas la mort du thalle comme c'est le cas chez les Caulerpales. Ces espèces persistent bien dans l'aquarium mais leur croissance y est très lente.

Si on récolte des thalles isolés de *Codium* pour les déposer sur le fond de l'aquarium, on remarque vite qu'ils ont tendance à flotter. Ainsi il est conseillé soit de prélever l'algue avec un morceau de substrat, soit de la fixer sur une roche ou tout autre décor de l'aquarium.

Les espèces suivantes communes sur les côtes françaises de l'Atlantique, de la Manche et de la Méditerranée ont été utilisées avec succès :

- *Codium bursa* : thalle en forme de sphère plus ou moins aplatie qui peut atteindre plus de 30 cm de diamètre.

- *Codium fragile*, *C. vermilara*, *C. decorticatum* : thalles en forme de branches ramifiées et parenchymateuses pouvant atteindre plus de 30 cm de hauteur. Ces espèces ne peuvent être différenciées avec certitude qu'après un examen au microscope (photo n° 14).

c) Ordre des Dasyclades (Chlorophycées).

— *Dasycladus vermicularis*.

En France cette algue est commune sur les côtes de la Provence et de la Corse. Elle se développe en position photophile dans les stations les plus chaudes du littoral. Le thalle a la forme d'un cylindre pédicellé, constitué d'un axe verticillé. Sa taille maximale est de 5 cm. Les *Dasycladus* se trouvent le plus souvent les uns à côté des autres et forment un revêtement continu sur les substrats rocheux (photo n° 13).

Pour l'aquarium on prélèvera de petits blocs de roche ou des galets recouverts d'un gazon de *Dasycladus*. L'algue persiste très bien dans des bacs bien éclairés tempérés ou tropicaux, mais ne présente pas de développement appréciable.

Dans cet ordre, on trouve une des algues les plus communes de la Méditerranée : l'*Acetabularia mediterranea*. Malheureusement sa forme si décorative ressemblant à un petit champignon délicat n'est qu'un stade éphémère de sa reproduction.



Photo n° 13 : Ensemble de deux algues méditerranéennes : *Caulerpa prolifera* et *Dasycladus vermicularis*. Photo J. Jaubert.

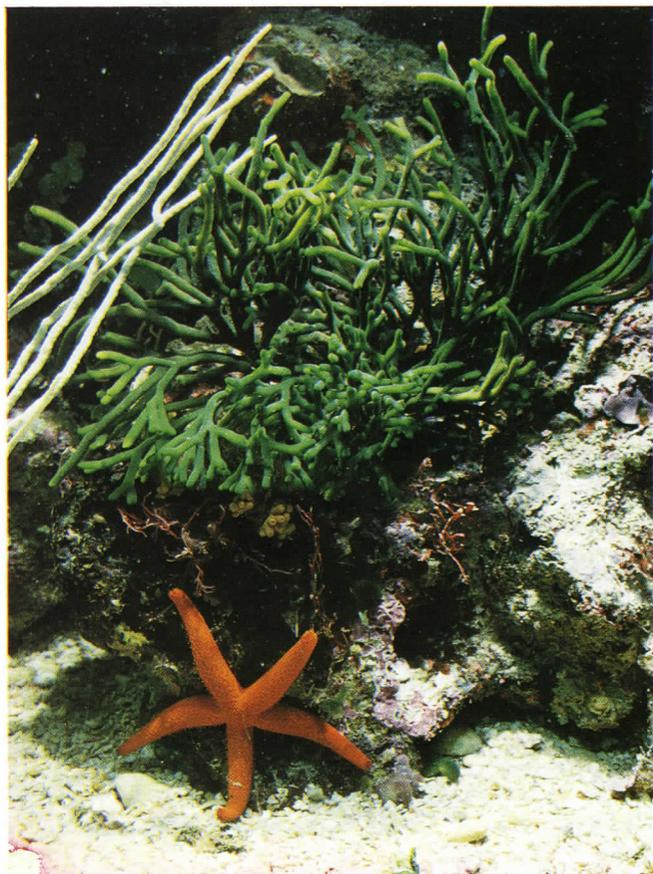


Photo n° 14 : *Codium* ramifié (*C. vermilara*) de Méditerranée en aquarium. Photo J. Jaubert.

#### d) Ordre des Ulvales (Chlorophycées).

##### — Genres *Ulva* et *Enteromorpha*.

Les Ulves et les Entéromorphes sont représentées par de nombreuses espèces communes sur toutes les côtes de France. Elles sont fréquentes dans l'étage médiolittoral et dans la zone superficielle de l'étage infralittoral. Ces algues qui affectionnent les eaux dessalées ainsi que les voisinages de rejets d'eaux usées sont considérées comme nitrophiles. Les Ulves sont en forme de lames, tandis que les Entéromorphes sont en forme de tubes parfois ramifiés.

Ces algues annuelles ne se maintiennent pas longtemps en aquarium. Cependant, lorsque cela est possible, il est

utile d'en récolter car elles sont broutées par de nombreux herbivores invertébrés vagiles et poissons, pour qui elles constituent une excellente nourriture.

#### e) Ordre des Tetrasporales (Chlorophycées).

##### — *Palmophyllum crassum*.

Commune sur les côtes françaises de la Méditerranée, cette algue encroûtante d'un vert intense est très sciaphile. Elle doit être récoltée avec son support. Dans l'aquarium réfrigéré elle trouvera sa place au voisinage du corail rouge ou des gorgones.

#### f) Classe des Rhodophycées.

Quelques espèces comme *Sphaerococcus coronopifolius*, *Phyllophora nervosa*, certains *Peyssonelia*, ainsi que quelques Lithotamniées telles que *Pseudolithophyllum expansum* résistent bien dans l'aquarium réfrigéré.

## 6. - CONCLUSION.

Les résultats que nous avons obtenus montrent que l'aquarium marin se prête, souvent sans grandes difficultés, à la culture d'un assez grand nombre de végétaux.

Comme il s'agit essentiellement d'algues constituant la nourriture de base de nombreux herbivores, leur culture pose parfois des problèmes d'incompatibilité entre espèces.

Ces problèmes sont peu gênants dans le cas des aquariums de mers froides ou tempérées car les herbivores y sont relativement peu répandus. Par contre, ils le sont beaucoup plus dans les aquariums tropicaux où il est indispensable de soustraire les algues à la voracité de nombreux Poissons et Invertébrés.

En dépit de ces quelques contraintes, nous pensons qu'il est souhaitable que la culture des végétaux se répande largement dans les aquariums marins.

Ils représentent en effet un chaînon important de l'écosystème ; ils améliorent les qualités physicochimiques de l'eau et facilitent le maintien de l'équilibre biologique.

Leur présence semble exercer un effet tonique sur les êtres vivants, en améliorant leur état de santé et en stimulant leur potentiel d'autodéfense contre les maladies.

Ils ont en outre l'avantage d'être esthétiques et d'apporter plus de naturel au décor des aquariums.

La liste des espèces cultivables que nous avons données est certainement loin d'être complète et le champ des expérimentations reste largement ouvert.

## BIBLIOGRAPHIE

Chen (J.C.W.) et Jacobs (W.P.), 1966. - Quantitative study of development of the giant coenocyte, *Caulerpa prolifera*. *Amer. J. Bot.*, 53 (5) : 413-423.

Davy de Virville (A.) et Feldmann (J.), 1933. - Sur les relations entre les conditions physiques et la flore des flaques littorales de la côte des Albères. *C.R. Ac. Sci., Paris*, 197 : 870-871.

Feldmann (J.), 1937. - Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée : la côte des Albères. *Rev. algologique*, 10, 339 p., 20 pl.

Feldmann (J.), 1966. - Les types biologiques des Cryptogames non vasculaires. Les types biologiques d'algues marines benthiques. *Bul. Soc. bot. Fr.*, Mémoires : 45-60.

Gayral (P.), 1966. - Les algues des côtes françaises (Manche et Atlantique). Editions Doyn, 632 p., 197 pl.

Hartog (C. den), 1970. - The sea grasses of the world. *North Holland Publ. comp., Amsterdam-London*, 275 p., 31 pl.

Hillis Colinvaux (L.W.), 1959. - A revision of the genus *Halimeda* (order Siphonales). *Inst. Mar. Sci.*, 6 : 321-403.

Hillis Colinvaux (L.W.), Wilbur (K.M.) et Watabe (N.), 1965. - Tropical marine alga : growth in Laboratory culture. *J. of Phycology*, 1 (2) : 69-78.

Jaubert (J.), 1972. - Etude et mesure d'un facteur écologique : l'éclairement. Réalisation d'un appareil enregistreur. *Téthys*, 3 : 205-246.

Jaubert (J.), 1976. - Quelques aspects de la biologie et de l'écologie des Scléractiniaires hermatypiques tropicaux. Application à leur conservation en aquarium. *Rev. fr. Aquariol.* 1 : 9-18.

Meinesz (A.), 1972. - La répartition de *Caulerpa prolifera* (Forskål) Lamouroux sur les côtes continentales françaises de la Méditerranée. *Téthys*, 4 (4) : 843-858.

Meinesz (A.), 1973. - Les Caulerpales des côtes françaises de la Méditerranée. Biologie et écologie. *Thèse 3<sup>e</sup> cycle. Université de Paris VI*, 95 p., 18 pl.

Mishra (A.K.) et Kefford (N.P.), 1969. - Developmental studies on the coenocytic alga : *Caulerpa sertularioides*. *J. of phycol.* 5 : 103-109.

Momzikoff (A.), 1977. - Substances fluorescentes (ptérides et flavines) des eaux de mer et des planctons marins. Essai d'interprétation écologique. *Thèse Université Paris VI*, 333 p.

Terver (D.), 1975. - Contribution à la biologie et aux techniques des élevages en aquarium. *Thèse. Université de Nancy I. C.N.R.S. n° A.O. 11330*, 345 p.

Thorhaug (A.), 1974. - Transplantation of the seagrass *Thalassia testudinum* König. *Aquaculture*, 4 : 177-183.

Weber van Bosse (A.), 1898. - Monographie des Caulerpes. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*. 15 : 243-401, pls : 20-34.