

UN EXEMPLE DE VARIATION CLINALE : *Salpa fusiformis* EN MEDITERRANEE

par

Jean GODEAUX (1)

Les Thaliacés sont des animaux marins holoplanctoniques appartenant au superphylum des Chordés, que l'on rencontre entre 60 °S et 60 °N, au moins une partie de l'année. Si ces animaux ne sont pas d'une grande valeur alimentaire, on leur prête néanmoins une certaine importance.

En leur qualité d'animaux filtrants (« filter-feeders »), ils agglomèrent par leurs sécrétions muqueuses des particules et microorganismes en suspension qu'ils digèrent incomplètement et mettent à la disposition des animaux mangeurs de détritus (« detritus feeders ») des boulettes fécales constituées d'éléments microscopiques qui autrement leur resteraient inaccessibles. Une interdépendance de ce type pourrait expliquer l'association *Doliolum nationalis* — *Penilia avirostris* observée dans le golfe de Suez (Godeaux, 1974). Plus particulièrement, en pâtureant sur les bactéries, certains Thaliacés, les Salpes se comportent comme des épurateurs grâce à leur pouvoir de filtration élevé (Paoletti, 1970).

La distribution mondiale des Thaliacés et notamment des Salpes est bien connue, sinon comprise. Quelques espèces sont propres aux régions intertropicales des 3 océans et constituent des populations indépendantes, séparées depuis longtemps. L'analyse des captures aux deux extrémités du Canal de Suez a prouvé par exemple, l'absence d'échanges entre les populations de Salpes de la Méditerranée orientale et celles de la mer Rouge (Godeaux, 1973, 1974).

Dans l'Atlantique nord-oriental, les courants de la transgression estivale liée aux hautes pressions régnant au-dessus de la région des Açores entraînent, en débordant les Iles Britanniques par l'Ouest, les populations jusqu'aux côtes norvégiennes (Brattström, 1972), et l'Islande, par 65 °N et au-delà (Fraser, 1957).

Durant la transgression qui s'étend sur plusieurs mois, les animaux se reproduisent et connaissent plusieurs générations successives jusqu'à l'automne qui voit l'arrêt du phénomène et l'anéantissement des populations immigrées. Les planctontes, notamment *Salpa fusiformis*, *Thalia democratica*, *Doliolletta gegenbauri*, *Doliolum denticulatum*, etc., jouent le rôle d'indicateurs hydrologiques.

(1) Université de Liège, Biologie marine.

La Méditerranée, mer très allongée (4 000 km) et pratiquement fermée, est divisée en deux bassins, occidental et oriental, qui se distinguent non seulement par les populations animales qui y ont été observées, mais par les conditions hydrologiques (températures et salinités, importance des apports d'eau douce) qui y prévalent. Le secteur oriental, dans le périmètre délimité par la Turquie, le Moyen-Orient et l'Égypte, renferme des eaux plus chaudes et plus salées que le secteur occidental, à l'ouest de la ligne Italie-Tunisie. Toutefois des espèces ubiquistes sont communes aux deux secteurs, par exemple, les Salpes *Thalia democratica* et *Salpa fusiformis*. D'autres espèces quoique eurythermes et à large distribution ont été identifiées dans un secteur, mais font défaut à l'autre (*Pyrosoma atlanticum*, *Salpa maxima*) ou y sont rares (*Thalia orientalis*, *Cyclosalpa pinnata*, *Ihlea asymmetrica* et *Pegea confoederata*) (Godeaux, 1973, 1974). La cause de ces différences reste encore inconnue. Elle est probablement de nature écologique.

L'analyse d'échantillons en provenance de diverses régions de la Méditerranée a permis de relever des différences significatives au niveau d'une des deux espèces communes (*Salpa fusiformis*), différences qu'il n'a pas été possible de retrouver chez l'autre (*Thalia democratica*), bien qu'une variabilité nette y ait été notée. *Salpa fusiformis* et *Thalia democratica* sont des espèces bien définies, à habitus caractéristique, nettement distinctes des quelques espèces affines.

Comme tous les Thaliacés, *Salpa fusiformis* est métagénétique : l'oozoïde est stérile et bourgeonnant, le blastozoïde est sexué, mais ne bourgeonne pas. L'oozoïde, pour des raisons mal connues (mortalité élevée des embryons ?) est relativement rare, alors que le blastozoïde se récolte souvent en abondance. L'étude a été effectuée, de ce fait, sur des lots de blastozoïdes (ou forme agrégée) de *Salpa fusiformis* (fig. 1) récoltés en Méditerranée occidentale (Villefranche s/Mer-Naples) et en Méditerranée levantine (au-delà de 30 °E). La musculature du tronc est constituée de 6 muscles à disposition caractéristique et distribués en 2 groupes. Les fibres composant les différents muscles ont été comptées de chaque côté. La comparaison des valeurs a confirmé l'asymétrie qui affecte irrégulièrement le nombre des fibres musculaires et la jonction des éléments droits et gauches sur la ligne médio-dorsale.

L'asymétrie résulte d'un découpage inégal et irrégulier des blastèmes musculaires qui apparaissent le long des flancs au cours du développement. Chaque blastème se découpe secondairement en 6 bandes, de façon indépendante avant que s'opèrent la différenciation des myoblastes et la coaptation des muscles symétriques. Pour simplifier la présentation et éviter l'usage de fractions, la totalité des fibres musculaires du tronc de chaque animal a été prise en considération, plutôt que la moyenne par côté.

Une constatation immédiate est que les individus de la Méditerranée orientale ont de façon constante un nombre de fibres moins élevé que leurs congénères occidentaux : les histogrammes accolés (fig. 2) montrent une zone de chevauche-

Fig. 1. — *Salpa fusiformis*.
End : endostyle —
T.D.

ment à hauteur
lations sont sépa
dent aux classes
(46,5 % des ind

L'histogramme
animaux du sect
généité relative
coefficients de v

Le phénomène
Un échantillon
1904) fournit un
num entre 80
provenance des
Mer (mars 192
(58,5 %) avec
cet histogramme
plus récents.

Deux questions
sont les causes ?

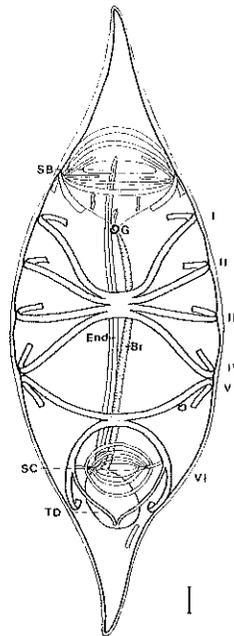


Fig. 1. — *Salpa fusiformis* Cuvier, forme agrégée en vue dorsale. Br.: branchie — End: endostyle — G.: ganglion nerveux — S.B.: siphon buccal — S.C.: siphon cloacal — T.D.: tube digestif — I à VI: muscles du tronc. Echelle: 1 mm.

ment fermée, est
nt non seulement
ar les conditions
d'eau douce) qui
r la Turquie, le
us salées que le
des espèces ubi-
es *Thalia demo-*
rmes et à large
à l'autre (*Pyro-*
talis, *Cyclosalpa*
1973, 1974). La
ement de nature

la Méditerranée
les deux espèces
ble de retrouver
y ait été notée.
finies, à habitus

e: l'oozoïde est
ourgeonne pas.
embryons?) est
ndance. L'étude
me agrégée) de
franche s/Mer-
lature du tronc
és en 2 groupes.
de chaque côté.
régulièrement le
et gauches sur

astèmes muscu-
ement. Chaque
pendante avant
muscles symé-
ions, la totalité
a considération,

ranée orientale
eurs congénères
de chevauche-

ment à hauteur de la classe 85-90 fibres. Les moyennes établies sur les 2 populations sont séparées: 73 et 105 respectivement. Les maxima des courbes répondent aux classes 70-75 fibres (38 % des individus) du côté oriental et 95-105 (46,5 % des individus) du côté occidental.

L'histogramme des animaux orientaux est serré au contraire de celui des animaux du secteur occidental plus étalé, dont l'allure reflète une moindre homogénéité relative des populations de ce secteur que confirment les valeurs des coefficients de variation ω (fig. 2).

Le phénomène est ancien, comme le prouve l'analyse de vieilles collections. Un échantillon de Naples (récolté par Ch. Julin, date indéterminée, sans doute 1904) fournit un histogramme étalé de 80 à 110 fibres ($M=90$), avec un maximum entre 80 et 90 (60 %), comparable à celui d'un échantillon récent en provenance des côtes tunisiennes ($M=88$). Une collection de Villefranche-sur-Mer (mars 1925) offre un maximum décalé vers la droite entre 105 et 115 (58,5 %) avec des valeurs extrêmes de 100 et de 126 fibres ($M=112$), quoique cet histogramme se fonde complètement dans celui obtenu avec des spécimens plus récents.

Deux questions se posent: comment s'établissent les différences et quelles en sont les causes?

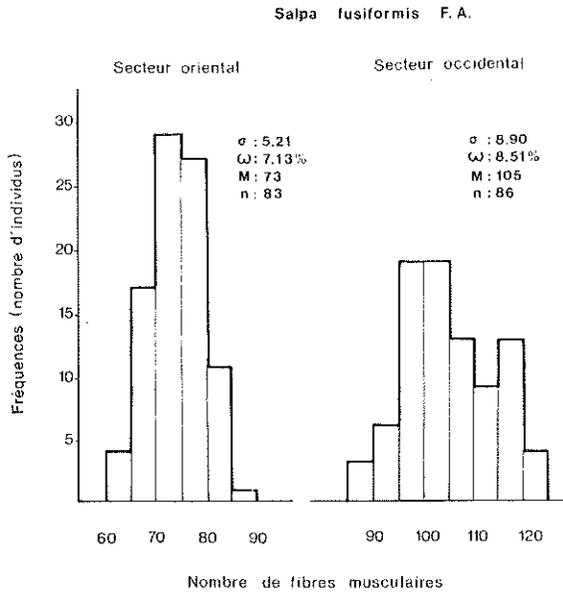


Fig. 2. — Distribution binomiale des individus de *Salpa fusiformis* en fonction du nombre total de leurs fibres musculaires

σ : écart-type
 ω : coefficient de variation absolue
 M : moyenne arithmétique
 n : nombre d'individus examinés.

Les différences peuvent s'interpréter par l'évolution des blastèmes. Les muscles homologues, quel que soit le nombre de fibres qui les composent, ont sensiblement la même largeur ; en fait varie surtout la largeur propre de la fibre. Le nombre plus ou moins élevé de fibres répond au plus ou moins grand nombre de divisions intervenues au sein du blastème, à la suite des informations reçues. La cause initiale devrait être cherchée dans le milieu extérieur qui a influencé, peut-être de manière durable, le phénotype.

Le phénomène observé en Méditerranée se manifeste dans l'Atlantique en fonction de la latitude (variation latitudinale, van Soest, 1972). Les individus agrégés de *Salpa fusiformis* de la zone intertropicale ont un nombre de fibres (valeurs pour un côté) plus faible (< 35) que celui des spécimens des hautes latitudes (> 60), soit des différences qui évoquent celles relevées entre les 2 secteurs de la Méditerranée. Aux latitudes moyennes, on trouve les valeurs intermédiaires (comme dans nos échantillons de Naples et de Tunisie).

La variation clinale est un phénomène intéressant d'autres animaux ; chez de nombreux Téléostéens, par exemple, la moyenne vertébrale, fixée chez l'embryon, est fonction inverse de la température et fonction directe de la salinité et s'abaisse du nord vers le sud. Par accélération du développement embryon-

naire, l'élévation des températures des poissons. Un prototype de *Salpa fusiformis* (F.A.) pourrait probablement être esquissé. Le second fait est que dans le secteur occidental, maintenant que l'évaporation est plus probable que la précipitation, rendre le milieu plus salin, conditions particulières que l'on relève en

Fig. 3. — Distribution du nombre de fibres musculaires (Forskål) du secteur

Fréquence / nombre d'individus

naire, l'élévation de la température freine la multiplication des somites chez les poissons. Un processus semblable se manifeste au niveau des myoblastes de *Salpa fusiformis* (F.A.). L'étude de collections provenant des zones intermédiaires montrerait probablement le glissement progressif d'un histogramme vers l'autre (mouvement esquissé par les spécimens de Naples et de Tunisie).

Le second facteur susceptible d'intervenir est la salinité nettement plus élevée dans le secteur levantin, situé en zone aride, cette salinité continuera de croître maintenant que l'apport massif des eaux du Nil a cessé depuis une décennie et que l'évaporation est compensée par une arrivée d'eaux salées. Cependant, il est peu probable que la salinité intervienne dans le cas de *Salpa fusiformis*, sinon pour rendre le milieu moins favorable, car en latitude, ce facteur ne joue pas. Les conditions particulières propres à la Méditerranée permettent d'observer en longitude ce que l'on relève en latitude dans les grands océans.

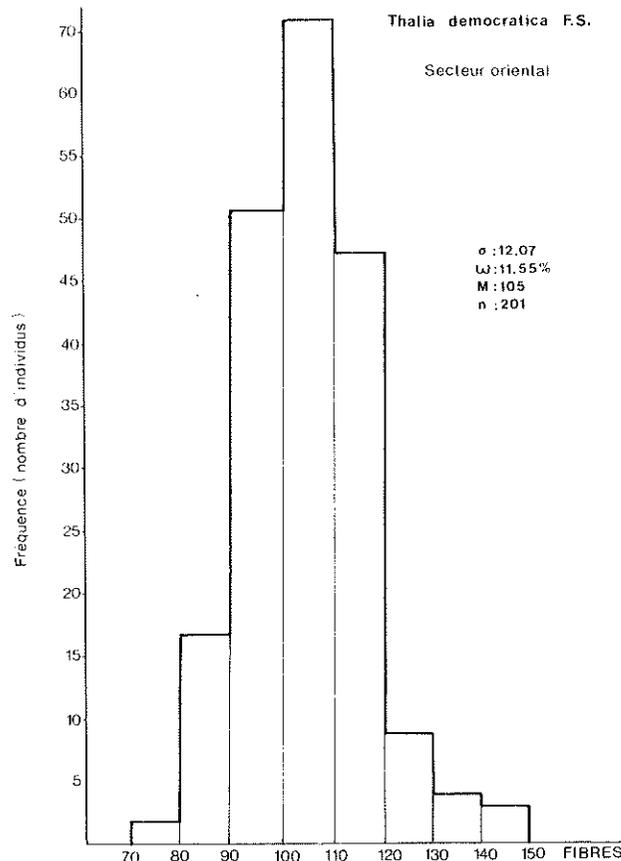


Fig. 3. — Distribution binomiale des individus (forme solitaire) de *Thalia democratica* (Forskål) du secteur oriental en fonction du nombre total de leurs fibres musculaires.

L'analyse parallèle d'échantillons de *Thalia democratica* aboutit à des résultats différents. La forme solitaire ou oozoïde a été considérée, tandis que la forme agrégée, trop peu variable, a pu être négligée. Le tronc de l'oozoïde de *Thalia democratica* possède cinq muscles plus un muscle intermédiaire antérieur ; ces six muscles dérivent de la même ébauche myoblastique.

Pour cette espèce, aucune variation significative n'a été relevée et les deux histogrammes sont parfaitement superposés. La seule différence est que l'histogramme des formes orientales paraît plus élevé et légèrement moins étalé (fig. 3 et 4). Toutefois, les moyennes arithmétiques sont les mêmes : 105 pour les captures (201 individus) en Méditerranée levantine (à l'est de 30 °E) et 104 pour les prises de Villefranche-sur-Mer (78 individus). Cependant, l'examen de récoltes plus anciennes faites à Villefranche-sur-Mer indique que les populations locales sont variables : pour un échantillon datant de mars 1953, la moyenne calculée

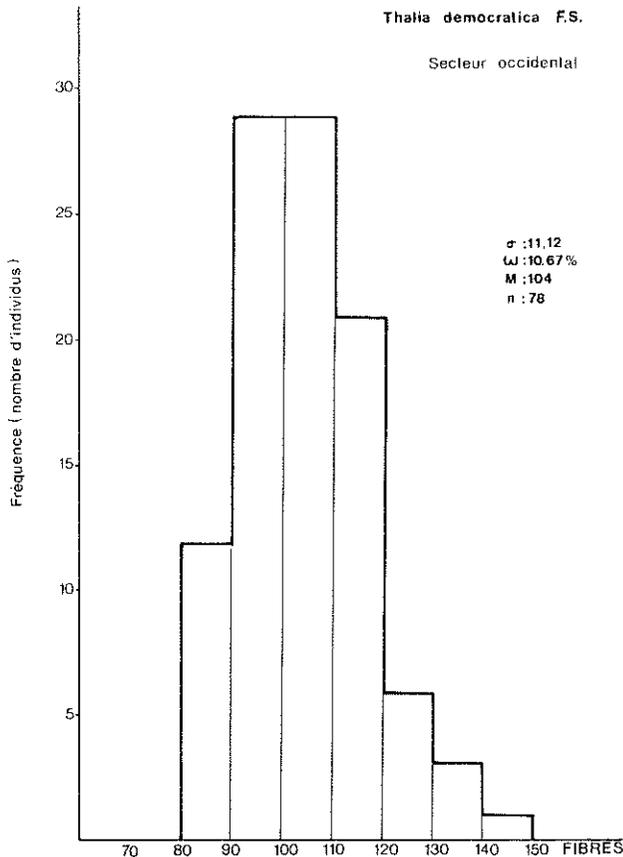


Fig. 4. — Distribution binomiale des individus de *Thalia democratica* (Forskål) du secteur occidental en fonction du nombre total de leurs fibres musculaires.

sur 25 individus. L'écart n'est pas en rapport en effet avec la température de la mer et en 1962 les valeurs des sous-é

En Méditerranée, la relation clinale entre le sexe et la température plus élevée de *Thalia democratica* qu'indicateur hyd

- BRATTSTRÖM, H.: *Thalia democratica* in the shore waters, *Scand. J. Mar. Biol.*, 1957, 14.
- FRASER, J. H.: *Thalia democratica* in the Mediterranean, *Mar. Biol.*, 1957, 14.
- GODEAUX, J.: *Thalia democratica* in the Mediterranean, *Mar. Biol.*, 1957, 14.
- GODEAUX, J.: *Thalia democratica* in the Red Sea, *Mar. Biol.*, 1957, 14.
- GODEAUX, J.: *Thalia democratica* in the Red Sea, *Mar. Biol.*, 1957, 14.
- PAOLETTI, A.: *Thalia democratica* in the Red Sea, *Mar. Biol.*, 1957, 14.
- SOEST, R. W. M.: *Thalia democratica* in the Red Sea, *Mar. Biol.*, 1957, 14.

sur 25 individus s'établit à 136 (valeurs extrêmes 110 et 182). La cause de cet écart n'est pas connue. Les valeurs portées sur les graphiques (fig. 3 et 4) se rapportent en effet à des individus capturés en 1968 et 1969 à Villefranche-sur-Mer et en 1962, 1968, 1969, 1970, 1971 et 1974 dans le secteur oriental, les valeurs des sous-échantillons sont semblables à celles des ensembles.

*
**

En Méditerranée, la forme agrégée de *Salpa fusiformis* montre une variation clinale entre le secteur occidental et le secteur oriental, variation clinale liée à la température plus qu'à la salinité. L'autre espèce commune aux deux secteurs, *Thalia democratica* ne montre pas cette variation, de ce fait, son intérêt en tant qu'indicateur hydrologique est négligeable.

BIBLIOGRAPHIE

- BRATTSTRÖM, H.: On *Salpa fusiformis* Cuvier (Thaliacea) in Norwegian coastal and off-shore waters, *Sarsia*, 1972, 48, pp. 71-90.
- FRASER, J. H.: Plankton Investigations from Aberdeen in 1957 (Icelandic waters), *Ann. Biol.*, 1957, 14, pp. 29-30.
- GODEAUX, J.: A contribution to the knowledge of the thaliacean faunas of the Eastern Mediterranean and the Red Sea, *Jsr. J. Zool.*, 1973, 22, pp. 39-51.
- GODEAUX, J.: Thaliacés récoltés au large des côtes égyptiennes de la Méditerranée et de la mer Rouge, *Beaufortia*, 1974, 22, pp. 83-103.
- GODEAUX, J.: Les Thaliacés et les milieux hypersalins de la Méditerranée orientale et de la mer Rouge septentrionale, *Rapp. et P.V. Réunions Commission internat. Explor. scientif. Mer Méditerranée* (Monaco, 1974), 1975, 23 (3), pp. 113-115.
- PAOLETTI, A.: Facteurs biologiques d'auto-épuration des eaux de mer: points clairs et points obscurs d'une question discutée, *Rev. internat. Océanogr. méd.*, 1970, 18-19, pp. 33-39.
- SOEST, R. W. M., van: Latitudinal variation in Atlantic *Salpa fusiformis* Cuvier, 1804 (Tunicata, Thaliacea), *Beaufortia*, 1972, 20, pp. 59-68.