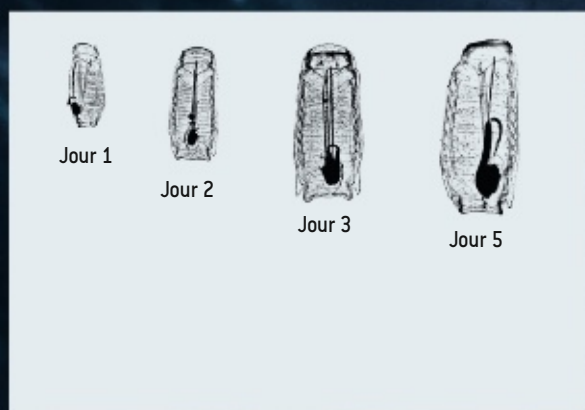
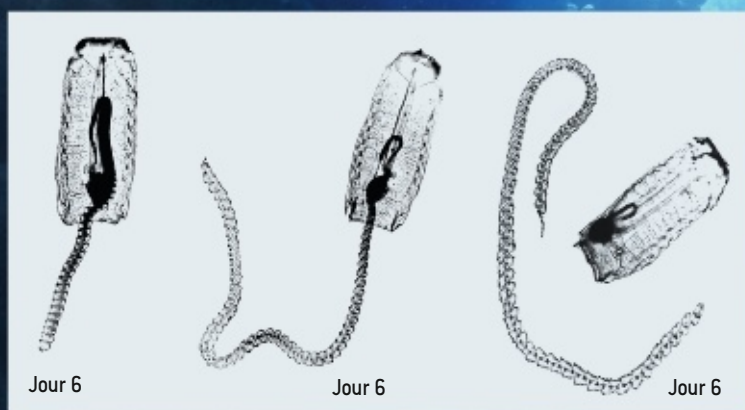


LE CYCLE DE REPRODUCTION DE *SALPA FUSIFORMIS*



A. LE STADE ASEXUÉ DES SALPES. Chaque individu (oozoïde, issu d'un œuf par un stade larvaire, voir l'étape D) mène une vie solitaire, nage, se nourrit par filtration de l'eau et croît. Son organe reproducteur (le stolon) grandit et se segmente en bourgeons accolés.



B. LA LIBÉRATION DE LA GÉNÉRATION SUIVANTE. À une taille suffisante, l'extrémité du stolon de l'oozoïde est émise à l'extérieur via le siphon cloacal. Les bourgeons se gonflent d'eau, révélant de petits individus de salpes attachés les uns aux autres. Les jeunes individus, vrais jumeaux produits par bourgeonnement (blastozoïdes), sont libérés par tronçons successifs d'une centaine tous les deux jours, et au moins cinq ou six fois. Chaque individu se développe au sein de la chaîne.

chez les doliolés (doliolidés) au stade larvaire, qui la perdent au cours de leur développement. Les chordés portent tous, de surcroît, un système nerveux dorsal, constitué, chez les salpes, d'un ganglion nerveux associé à un œil pigmenté.

Un filet à plancton pour se nourrir

Les salpes, comme les autres thaliacés et contrairement aux ascidies, fixées au fond des océans (ou sur des algues elles-mêmes fixées au sol), sont pélagiques : elles vivent en haute mer, à des profondeurs pouvant aller jusqu'à 800 mètres. En surface, elles se nourrissent du phytoplancton.

Au printemps, lors des grands développements du vivant dans les couches superficielles de la mer (jusqu'à 100 mètres de profondeur) liés à l'élévation de la température et à l'augmentation de l'ensoleillement, on observe de grandes poussées de phytoplancton. Ces organismes unicellulaires microscopiques riches en pigments chlorophylliens se multiplient à grande vitesse par photosynthèse, car la lumière pénètre le milieu. Cette croissance est limitée aux eaux de surface, la lumière diminuant avec la profondeur. Au-dessous de 150 mètres, le noir absolu règne dans tous les océans.

Sortes de petits tonneaux présentant un orifice à chaque extrémité, les salpes se nourrissent en aspirant l'eau de mer et tout ce

qu'elle contient (tant que la taille est compatible), soit surtout du phytoplancton en surface. L'eau de mer entre par un orifice (siphon buccal) et ressort, filtrée, par l'autre (siphon cloacal) : les salpes retiennent dans la masse d'eau en filtrant celle-ci à l'aide de leurs sécrétions muqueuses (voir l'encadré page 38). Elles ont en effet inventé... un filet à plancton semblable à celui utilisé chaque jour à la Station zoologique de Villefranche-sur-Mer pour prélever des échantillons de plancton en haute mer.

Les fils de soie ou de nylon sont remplacés par de minces fils de mucus durci organisés en un maillage rectangulaire qui forme un cône flexible entre la « bouche » (siphon buccal) de la salpe et son tube digestif, le nucléus (voir la figure 3a). Lorsque l'eau pénètre dans le pharynx de l'animal (la partie antérieure de la cavité du tonneau), le filet muqueux se gonfle (et il se dégonfle lorsque l'eau filtrée est expulsée). Les particules retenues dans le filet muqueux sont avalées – avec lui – dans l'œsophage, puis l'estomac. Les pelotes fécales, des palets rectangulaires de quelques millimètres de côté, sont le produit de la digestion partielle de ce mélange. Larguées par le nucléus, elles sont rejetées à l'extérieur via le siphon cloacal, tout comme l'eau pure filtrée par l'animal.

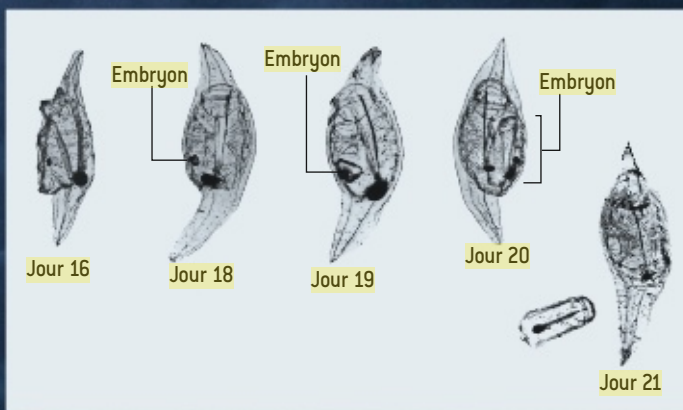
Les salpes de surface sont donc surtout phytophages. De quoi, en revanche, se nourrissent celles observées plus en profondeur,

là où le phytoplancton ne peut plus se développer faute de lumière ? Si la formation du filet muqueux était connue dans ses grandes lignes depuis la fin du XIX^e siècle, l'énigme n'a été résolue qu'en 1991, lorsque nous avons réussi, à la Station zoologique de Villefranche-sur-Mer, à prélever et fixer un échantillon du filet de l'espèce *Pegea confoederata* malgré la fragilité du matériau, et analysé sa structure au microscope électronique à balayage (voir la figure 3b). La petite dimension de la maille rectangulaire était de 0,57 micromètre (un demi-millième de millimètre), pour un individu mesurant plus de dix centimètres ! En d'autres termes, l'animal, parmi les plus grandes formes du macroplancton, est capable de filtrer l'eau de mer jusqu'à en retenir les bactéries qu'elle contient, longues d'environ un micromètre.

Les bactéries constitueraient même une importante source de nourriture pour les salpes. C'est la conclusion à laquelle sont arrivés, en 2010, Kelly Sutherland, de l'Institut océanographique Woods Hole, dans le Massachusetts aux États-Unis, et ses collègues en nourrissant des salpes *Pegea confoederata* avec des billes en polystyrène de 0,5 à 3 micromètres et en mesurant par vidéomicroscopie la vitesse d'impact de ces billes sur le filet muqueux : non seulement les petites billes, même de taille inférieure à la maille du filet muqueux, étaient piégées dans le filtre, mais elles l'atteignaient plus vite que les grandes. Les bactéries étant



C. LE STADE SEXUÉ DES SALPES. Les blastozoïdes sont hermaphrodites séquentiels : d'abord femelles, puis mâles. Les chaînes fragiles se segmentent en groupes d'individus sexués au stade femelle. Chacun possède un ovaire aussitôt fécondé par les produits mâles présents dans l'eau. À la fin de sa croissance, un seul œuf se développe en un embryon attaché à sa mère par un placenta qui le nourrit.



D. L'EMBRYON GRANDIT et occupe de plus en plus de place dans la cavité maternelle. Peu à peu, encore attaché, il montre des mouvements de nage et filtre l'eau pour se nourrir. Quand il atteint une taille suffisante, il est libéré et sort de la cavité de sa mère (toujours attachée à sa chaîne). Il commence alors sa vie solitaire d'oozoïde (voir l'étape A). Sa mère devient alors mâle et termine sa vie en émettant dans l'eau des spermatozoïdes qui féconderont les jeunes chaînes.

abondantes partout dans l'océan et vite digérées du fait de leur petite taille, elles constitueraient donc une part non négligeable de l'alimentation des salpes.

Les bactéries sont ainsi sans doute la source de nourriture qui permet à des salpes de vivre en profondeur (entre 600 et 800 mètres). De telles populations ont été décrites vers 1985-1990, lors de plongées profondes avec le submersible français CYANA10, au cours des missions *MigraGel* (Migrations des Gélatineux) en Méditerranée, au large de Nice-Villefranche: on y a repéré des individus en parfaite forme qui se reproduisaient et vivaient dans le noir absolu, dans des eaux pourtant sans phytoplancton, mais riches en bactéries, comme toute région de l'océan.

En 2006, Laurence Madin, de l'Institut océanographique Woods Hole, et ses collègues ont mis en évidence un autre mécanisme qui expliquerait la vie de certaines salpes en profondeur: au large de la côte Est des États-Unis, l'espèce *Salpa aspera* nage verticalement sur de longues distances, vivant en profondeur le jour (entre 600 et 800 mètres) et remontant en surface la nuit pour se nourrir de phytoplancton.

En surface, les salpes sont loin d'être les seuls consommateurs de phytoplancton. Leur multiplication rapide leur offre toutefois un sérieux avantage sur leurs compétiteurs. Le cycle de développement des salpes est caractérisé par l'alternance de deux générations d'individus anatomique-

Photogrammes

Les représentations ci-dessus ne sont pas des macrophotographies classiques, celles-ci étant impossibles tant les salpes sont fragiles: les manipulations et la chaleur de l'éclairage les détruiraient. Il s'agit de photogrammes, obtenus sans intervention d'appareil photographique ni d'une optique quelconque. On a profité de la transparence des individus pour en obtenir des images en chambre noire à éclairage inactinique (labo photo classique) sur un plan-film photographique à grain très fin, disposé sous un aquarium de faible profondeur où nagent librement et en toute quiétude les animaux, qui restent parallèles au fond. On déclenche un éclair de flash électronique issu d'un diaphragme (un trou de 2,5 millimètres de diamètre dans un carton noir) situé à deux mètres au-dessus de l'aquarium. Ainsi, l'ombre des individus est enregistrée sur le plan-film en une image parfaitement nette qui montre tous les organes de l'individu transparent.

On observe ici le développement, jour après jour, du même individu solitaire maintenu en élevage en chambre fraîche (15°C), puis d'une portion de chaîne dont un individu restera en observation quotidienne pendant toute la gestation de l'embryon, jusqu'à sa libération au 21^e jour de l'élevage. Les tirages (positifs) des photogrammes sont tous à la même échelle. Cette technique a été utilisée pour d'autres organismes transparents, telles des petites méduses ou des larves, ou pour conserver des images d'échantillons de plancton total vivant.

ment différents. Les uns, nommés oozoïdes, sont solitaires, asexués, et issus d'un œuf fécondé qui s'est développé dans les autres. Ces derniers, nommés blastozoïdes, vivent en chaînes nées d'un bourgeonnement des individus solitaires (voir l'encadré ci-dessus).

600 petits en 20 jours

L'oozoïde présente un organe reproducteur caractéristique, une sorte de cordon nommé stolon et composé de tous les types de tissus cellulaires présents dans l'individu. En se segmentant, il fournira les individus agrégés en chaînes de la génération suivante: les blastozoïdes. Chez *Salpa fusiformis*, ici choisie comme organisme modèle pour sa transparence, le blastozoïde a une anatomie proche de celle de l'oozoïde. On y retrouve les mêmes organes, mais l'individu n'est pas symétrique. Les siphons sont reportés vers la face dorsale et la tunique présente des prolongements coniques à l'avant et à l'arrière de l'individu, caractéristiques de l'espèce (d'où le terme *fusiformis*). Les muscles sont différents en nombre et en disposition de ceux de l'oozoïde. Il n'y a pas de stolon, mais, sur la paroi latérale postéro-dorsale, un ovaire est visible. Après fécondation, l'œuf unique se divisera sur place dans son enveloppe folliculaire. Celle-ci formera un placenta par lequel l'embryon restera attaché à sa mère jusqu'à sa libération après son développement.