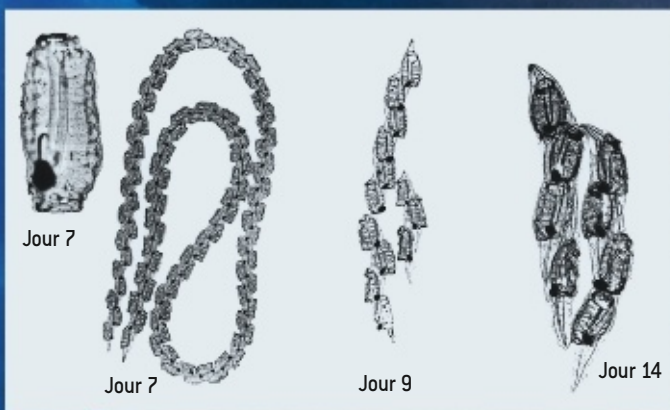
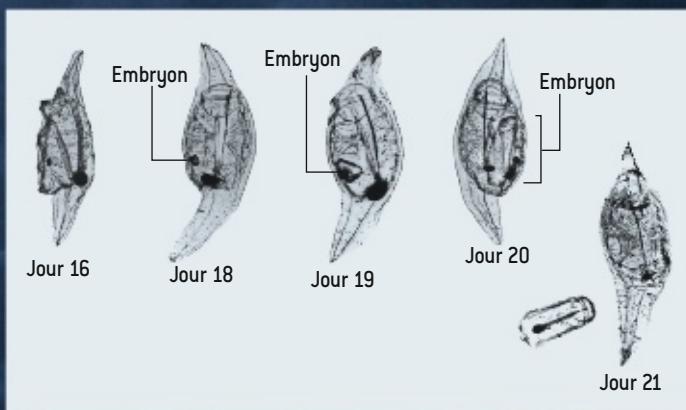




C. LE STADE SEXUÉ DES SALPES. Les blastozoïdes sont hermaphrodites séquentiels : d'abord femelles, puis mâles. Les chaînes fragiles se segmentent en groupes d'individus sexués au stade femelle. Chacun possède un ovaire aussitôt fécondé par les produits mâles présents dans l'eau. À la fin de sa croissance,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

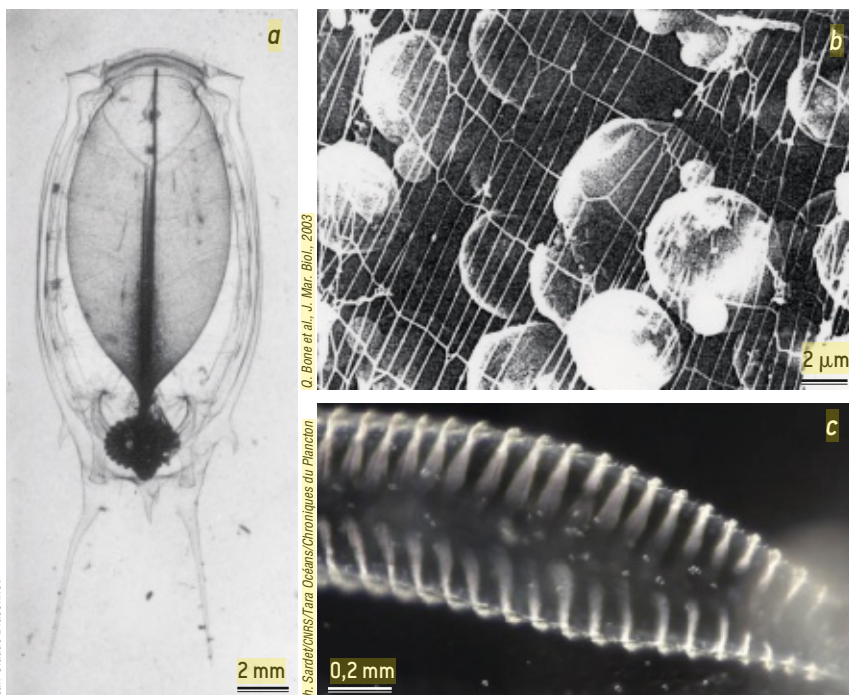
Les représentations ci-dessus ne sont pas des macrophotographies classiques, celles-ci étant impossibles tant les salpes sont fragiles: les manipulations et la chaleur de l'éclairage les détruiraient. Il s'agit de photogrammes, obtenus sans intervention d'appareil photographique ni d'une optique quelconque. 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

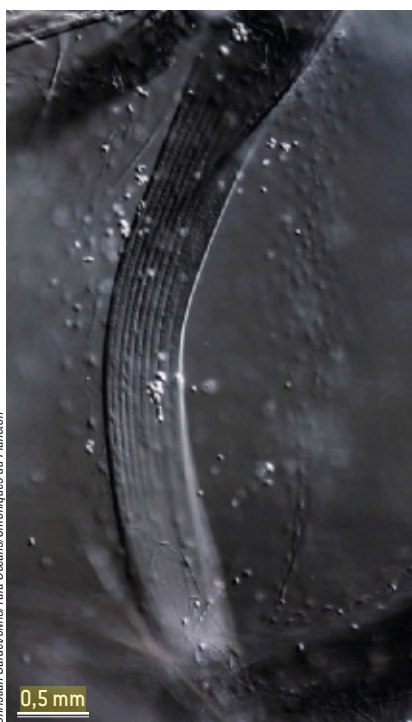
L'oozoïde présente un organe reproducteur caractéristique, une sorte de cordon nommé stolon et composé de tous les types de tissus cellulaires présents dans l'individu. En se segmentant, il fournira les individus agrégés en chaînes de la génération suivante: les blastozoïdes. Chez *Salpa fusiformis*, 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.



Q. Bone et al., J. Mar. Biol., 2003

Ch. Sardet/CNRS/Tara Océans/Chroniques du Plankton

3. UN FILET MUQUEUX CONIQUE (a, ici en extension maximale dans la forme oozoïde de l'espèce *Thalia democratica* vue de face) permet aux salpes de filtrer l'eau de mer qu'elles absorbent. Le filet est constitué de mailles rectangulaires assez étroites pour piéger les bactéries (b, ici observé en microscopie électronique à balayage chez la salpe *Pegea confoederata*). Les salpes sont les plus rapides filtreurs de tout le zooplancton marin. Les cils qui strient la branchie de la salpe créent un courant qui facilite la filtration (c, *Pegea confoederata*).



4. LES SALPES SE MEUVENT en se contractant périodiquement grâce à des bandelettes de muscles striés transversales constituées de fibres, ici observées au microscope chez l'espèce *Pegea confoederata*. Le nombre de muscles et leur disposition déterminent la classification des salpidés.

Le cycle de développement des salpes est rapide : en 20 jours, un individu oozoïde a engendré plusieurs centaines de jeunes oozoïdes. Dans des conditions favorables, c'est-à-dire lorsque la nourriture abonde, la multiplication par chaînes de centaines d'individus tous les deux ou trois jours par un seul animal libre aboutit à l'invasion explosive de la masse d'eau au point qu'on observe des proliférations sur des centaines de kilomètres carrés : des bassins marins entiers sont occupés en quelques jours. Cela ne dure jamais longtemps, car la nourriture s'épuise. L'explosion de population cesse, laissant place à une population faible qui cohabite alors avec d'autres espèces planctoniques, ses éventuels compétiteurs dans la même niche écologique. Les différentes espèces de salpes (peu nombreuses, une quinzaine tout au plus) sont présentes dans toutes les mers du globe. *Salpa fusiformis* produit de grandes populations envahissantes aussi bien en Méditerranée au printemps qu'en mer du Nord et autour des îles Britanniques, ou en océan Antarctique.

L'importance des salpes en masse de matière vivante dans nos eaux, l'efficacité de leur action de filtration de l'eau témoignent de l'ampleur de leur rôle dans l'écosystème pélagique, de haute mer. En filtrant

l'eau de mer en permanence, elles assurent la digestion partielle et l'agglomération de matière végétale et animale en grosses particules denses et compactes, les pelotes fécales. Rejetées dans le milieu, ces pelotes plongent vite vers le fond des mers, où elles servent de nourriture aux espèces vivant plus en profondeur, y compris celles qui sont inféodées au fond lui-même. Cela semble être l'une des explications de la présence animale dans les ténébreux fonds sous-marins, là où, privé de lumière, le plancton nourricier ne peut se développer.

Des pelotes fécales pour stocker le carbone

Il y a une vingtaine d'années à la sortie de la rade de Villefranche-sur-Mer, François Fernex, un géologue spécialiste des couches superficielles du fond marin, a ainsi montré que les pelotes fécales des salpes augmentaient la teneur en substances azotées des premiers centimètres du sédiment déposé sur les fonds marins vers 80 mètres de profondeur. En analysant des prélèvements effectués entre 1987 et 1990, F. Fernex s'est aperçu que le sédiment de 1987 présentait une faible teneur en produits azotés, tandis qu'ils étaient abondants dans celui de 1990. Or le printemps 1987 a été marqué par un développement de populations de petits crustacés (copépodes) se nourrissant du plancton végétal. Ces petits crustacés produisent des pelotes fécales microscopiques, légères, qui ne plongent pas et sont recyclées avant d'atteindre le fond. En revanche, en 1990, la population de copépodes ne s'est pas développée, car les salpes, particulièrement nombreuses, ont consommé tout le plancton végétal, pourtant abondant au printemps. Leurs pelotes fécales, riches en azote, ont rapidement atteint le fond, augmentant cette année-là la quantité d'azote dans les sédiments.

Des études plus récentes ont permis de préciser le rôle des salpes dans le cycle du carbone. L'océan joue un rôle majeur dans ce cycle en absorbant le dioxyde de carbone de l'atmosphère. À sa surface, le phytoplancton utilise ce carbone pour se développer, avant d'être consommé par le zooplancton et autres animaux. Puis le carbone est rejeté dans l'océan sous forme de matière fécale, ou lorsque l'animal meurt. En général, le carbone se dissout dans l'océan, où soit il est réutilisé par les plantes, soit il s'échappe dans l'air sous forme de dioxyde de carbone. En tom-