

STRUCTURE DEMOGRAPHIQUE D'UNE POPULATION DE SALPES EN MER LIGURE

Nival P., Braconnot J. C., Oberdorff T.

Station Zoologique, B. P. 28, 06230, Villefranche-sur-mer, France

ABSTRACT: On a transect from onshore to 28 milles offshore in the Ligurian sea, the spatial distribution of the salp *Salpa fusiformis* is not random. In April, the proportion of oozoid stage is high close to the coast. In offshore waters, young blastozoids are dominant. The observed distribution of the different stages may be explained if development of salps in coastal waters is not in phase with development in offshore waters. The second salp species which was present in the samples, *Thalia democratica*, was restricted to coastal waters.

Introduction

Au printemps, les Salpes constituent une grande partie du macroplancton gélatineux en mer Ligure. Leur taux de filtration élevé et leur reproduction végétative rapide les rendent vraisemblablement responsables du déclin du phytoplancton à cette époque de l'année. Par leur nutrition, ces animaux engendrent un flux important de matière organique particulaire vers les couches d'eaux profondes (Nival *et al.*, 1985; Morris *et al.*, 1988).

Peu de données existent sur leur distribution dans la mer Ligure si l'on excepte les estimations d'abondance obtenues par Braconnot *et al.* (1965) et Braconnot (1973).

Les travaux récents sur la structure des masses d'eau en mer Ligure ont permis de mettre en évidence une zone très productive au printemps, à la limite de l'eau côtière et de l'eau centrale. A cet endroit, un front marqué par un fort gradient de la salinité, de la concentration du phytoplancton et des sels nutritifs, constitue un lieu favorable au développement des herbivores zooplanctoniques.

Boucher *et al.* (1987) ont montré qu'à cette époque certaines espèces pouvaient occuper l'ensemble de la mer Ligure, tandis que d'autres sont inféodées à la zone côtière. D'autres sont particulièrement abondantes dans la zone frontale, ce qui a été confirmé pour *Calanus helgolandicus* par Boucher (1984). On peut donc s'attendre aussi à une variation, de la côte au large, de l'abondance des Salpes, qui, par ailleurs, montre habituellement une variation considérable d'

un échantillon à l'autre par suite de leur aggrégation en essaims, conséquence de leur cycle biologique. Nous avons donc cherché à déterminer l'abondance moyenne à partir de plusieurs prélèvements à chaque station d'une radiale.

Méthodes

Au moment du maximum d'abondance de Salpes dans la rade de Villefranche, qui se situe en Avril (Braconnot, 1963), nous avons exploré une ligne de 7 stations distantes de 2 ou 3 milles (entre 3 et 18 milles) sur la radiale Cap-Ferrat-Cap-Corse, le 15 Avril 1983, quelques jours après la prospection de 6 stations distantes de 5 milles (entre 3 et 28 milles) sur la même radiale.

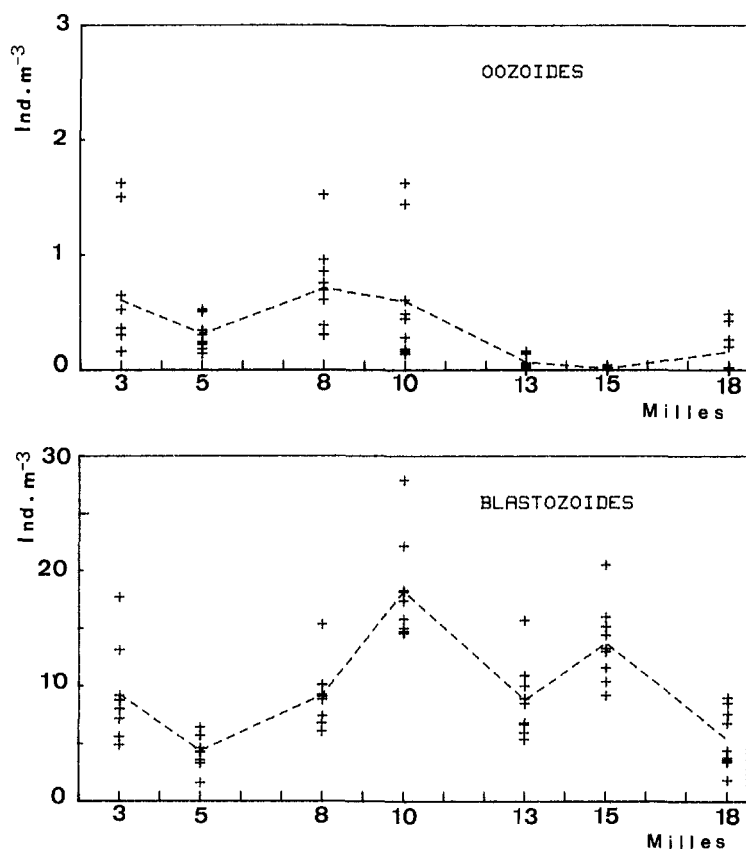
A chaque station nous avons fait trois pêches successives à l'aide d'un filet triple. L'armature de cet appareil permet de tirer simultanément 3 filets (50 cm de diamètre, maille de 580 µm) verticalement entre 200 et 0 m. On dispose ainsi de 9 échantillons par station, permettant de déterminer les sources de variabilité de l'abondance des Salpes. Pour chaque échantillon les Salpes sont réparties d'après la distance entre le siphon antérieur et le siphon postérieur, en 4 classes de taille pour les blastozoïdes: (0-0.5; 0.5-1; 1-1.5; 1.5-2 cm) et 5 pour les oozoïdes: (0.5-1.5; 1.5-2; 2-2.5; 2.5-3; 3-4 cm). Pour les oozoïdes: stolon non segmenté, stolon segmenté, sans stolon sans ovaire, ovaire développé, embryon développé.

Résultats

A cette époque, on rencontre deux espèces dans

Tableau 1. Pourcentage d'oozoïdes dans le total des individus, abondance moyenne des blastozoïdes sur la radiale entre 3 et 18 milles (-: trop peu d'individus pour le calcul)

Distance de la côte (milles)	3	5	8	10	13	15	18
<i>Salpa fusiformis</i>							
Pourcentage d'oozoïdes	11,5	6,9	6,6	2,6	0,8	0,1	0,8
Blastozoïdes (ind. m ⁻³)	9,21	4,36	9,87	18,18	8,73	13,69	5,38
Oozoïdes (ind. m ⁻³)	0,77	0,31	0,71	0,46	0,067	0,012	0,16
<i>Thalia democratica</i>							
Pourcentage d'oozoïdes	9,5	8,6	—	10,7	—	8,23	—
Blastozoïdes (ind. m ⁻³)	9,85	0,93	0	0,53	0,002	0,17	0
Oozoïdes (ind. m ⁻³)	1,03	0,08	0,004	0,006	0,004	0,01	0

**Figure 1.** Abondance moyenne, sur la couche 0-200m, des deux stades du cycle biologique de *Salpa fusiformis* le long d'une radiale au large de Villefranche sur mer. Chaque croix correspond à un échantillon (trait de filet vertical).

les échantillons: *Salpa fusiformis*, la plus abondante, et *Thalia democratica* qui est surtout présente à proximité de la côte. Nous considérerons d'abord *Salpa fusiformis*.

Les oozoïdes représentent de 0,8 à 11% de la population échantillonnée (Tableau 1). La figure 1 montre la distribution des abondances de ces deux stades le long de la ligne de stations. On peut constater, à chaque station, une dispersion élevée qui ne masque cependant pas totalement la tendance. L'abondance des blastozoïdes paraît plus grande vers 10 milles et diminue vers la côte et vers le large. Les oozoïdes sont à cette époque peu représentés entre 13 et 18 milles, mais plus abondants entre 3 et 10 milles.

Le coefficient de variation de l'abondance des blastozoïdes par station (9 pêches) se situe entre 24 et 48%, celui des oozoïdes entre 43 et 140%. Il existe une relation linéaire entre le logarithme de la moyenne des trois échantillons d'un trait de filet, ou des

9 d'une station, et celui de leur variance (Fig. 2). La pente des droites de régression des moindres rectangles entre log (variance) et log (moyenne), ainsi que les limites de leur intervalle de variation ($P=0,05$) sont les suivants:

Blastozoïdes: 2,266(1,520-3,377) (3 échantillons) $\neq 1$
 : 1,462(0,833-2,564) (9 ") NS 1
 Oozoïdes : 2,577(1,944-3,417) (3 ") $\neq 1$
 : 1,712(1,295-2,262) (9 ") $\neq 1$

Aucune n'est significativement différente de 2, mais trois d'entre elles sont significativement différentes de 1 (test de conformité, $P=0,05$). On peut constater qu'à l'échelle spatiale des 9 prélèvements par station, l'hétérogénéité des Salpes est assez semblable à celle des autres espèces planctoniques (Frontier, 1973).

Une transformation logarithmique des abondances peut assurer leur normalisation et homogénéiser leur variance. Les trois échantillons obtenus pour chaque trait de filet fournissent la variation spatiale à petite échelle, par rapport à laquelle on considère la varia-

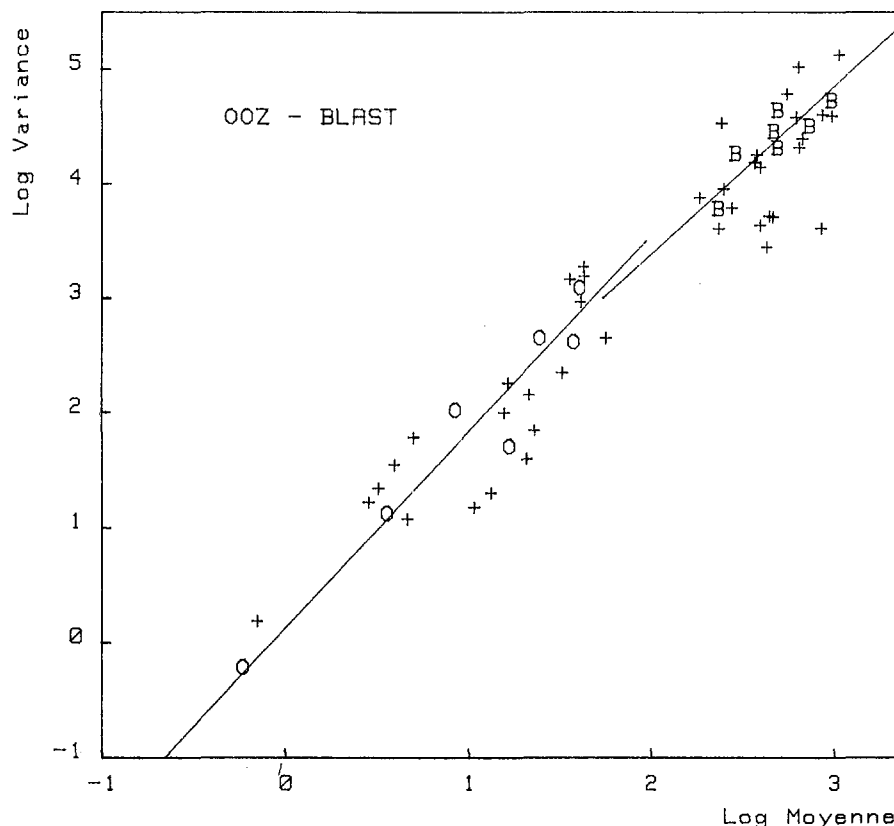


Figure 2. Diagramme destiné à apprécier la dispersion des Salpes à partir des 3 échantillons récoltés simultanément au cours d'un trait vertical (+) et à partir des 9 échantillons correspondant aux trois traits verticaux effectués à chaque station (B: blastozoïdes; O: oozoïdes). Les pentes des droites de régression ne sont pas significativement différentes de 2.

Tableau 2. Analyse de variance des moyennes des trois filets par pêche (3 pêches par station) après transformation $\log e(x)$ pour les blastozoïdes et $\log e(x+1)$ pour les oozoïdes

Oozoïdes				Blastozoïdes			
Source de variation	d.l.	Carré moyen	F	Source de variation	d.l.	Carré moyen	F
Stations	6	12,864	21,81**	Stations	6	2,419	18,92**
Pêches	14	0,589	0,87NS	Pêches	14	0,132	1,04NS
Résiduelle	42	0,674		Résiduelle	42	0,127	

tion à plus grande échelle (distance de dérive du navire pendant les trois pêches à la même station) et à celle de la radiale.

Le tableau 2 donne le résultat d'une analyse de variance hiérarchisée sur les moyennes des filets par pêche. La variance due aux différentes pêches par station n'étant pas supérieure à celle des filets par pêche, un seul trait de trois filets à chaque station aurait été suffisant pour estimer la variabilité à petite échelle. Par contre, les différences entre les stations sont significatives aussi bien pour les blastozoïdes que pour les oozoïdes. Les variations spatiales observées ne sont pas dues seulement au tirage aléatoire effectué par les prélèvements dans une distribution uniforme sur toute la zone. Il existe donc une structure spatiale significative le long de cette radiale. Un test de comparaison de moyennes (SNK; Sokal et Rohlf, 1969) montre que les différences entre les moyennes de deux stations successives sont significatives (excep-

té entre les stations à 5 et 8 milles pour les blastozoïdes).

Structure de la population

La figure 3 montre la répartition de l'ensemble des individus récoltés et examinés, entre les classes de taille et les stades de reproduction. Elle met en évidence l'évolution simultanée de la taille et des organes de reproduction, aussi bien pour les oozoïdes que pour les blastozoïdes (Braconnot *et al.*, 1988). Les grands blastozoïdes des classes de taille 3 et 4 sans embryon (stade de reproduction 1), qui représentent 7,3% des individus récoltés, correspondent aux mâles.

La structure démographique du stade blastozoïde (Fig. 4) change progressivement du large à la côte. La fréquence des grands blastozoïdes (classe 3 et 4) augmente dans les eaux côtières, par contre celle du stade 1 passe progressivement de 88% à 18 milles, à 33% à 3 milles. La fréquence des stades de reprodu-

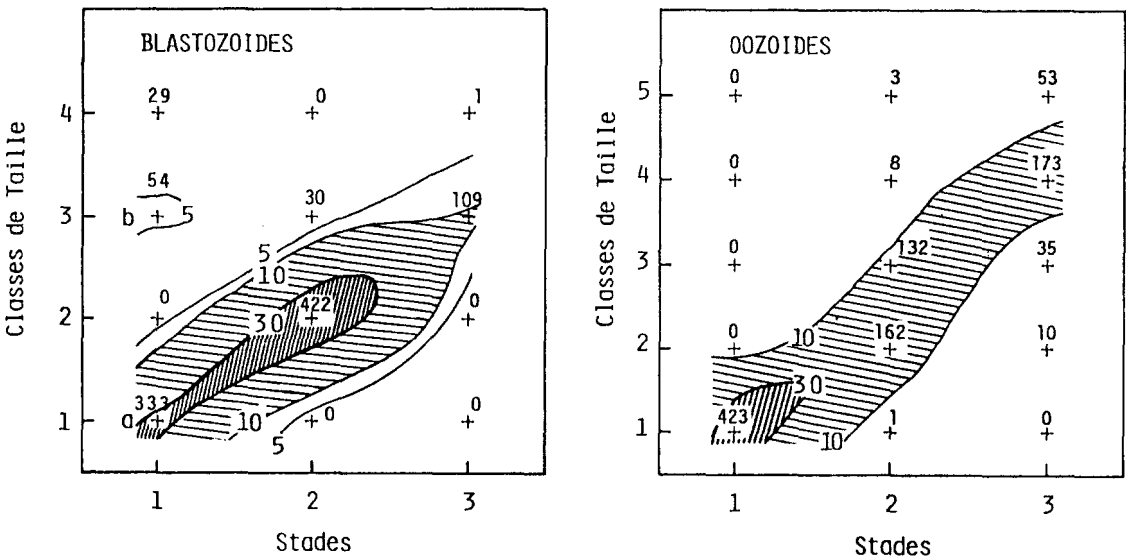


Figure 3. Fréquence des stades et des tailles (isolignes en %). Au-dessus de chaque croix est indiqué le nombre d'individus observés correspondant à cette partie de l'espace taille-stade de développement.

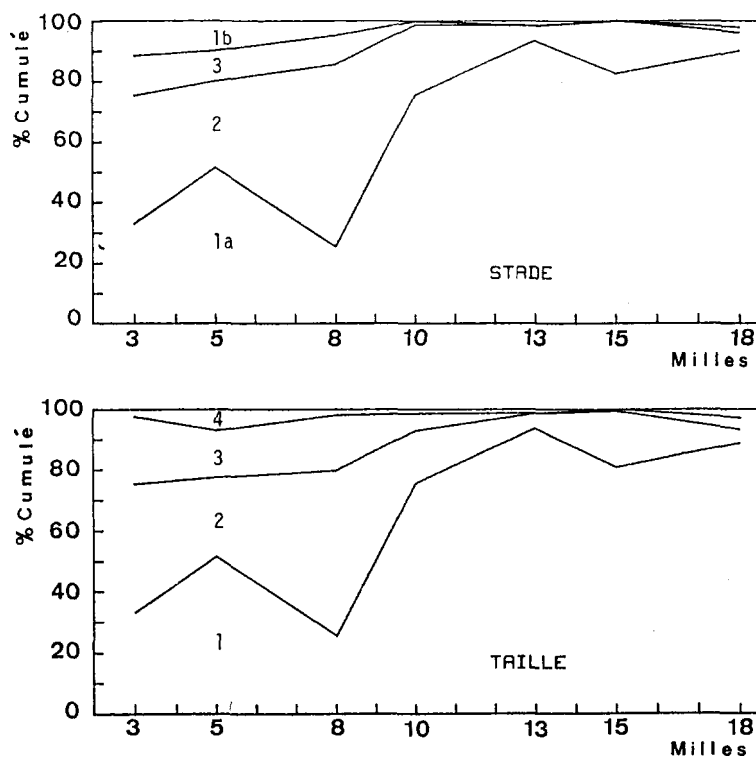


Figure 4. Evolution spatiale des stades de développement et des âges des blastozoïdes le long de la radiale.

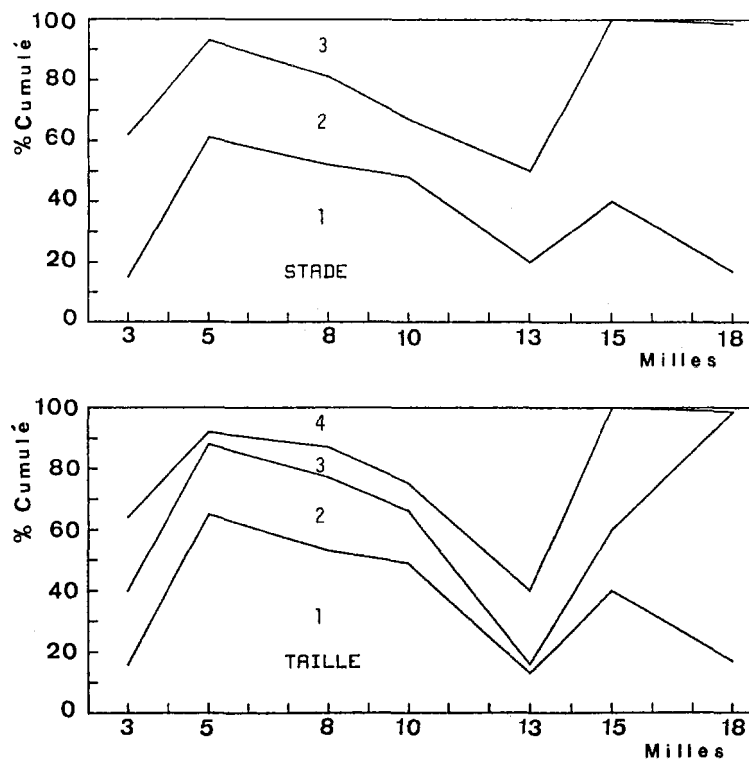


Figure 5. Evolution spatiale des stades de développement et des âges des oozoïdes le long de la radiale.

ction montre une évolution régulière analogue du large à la côte, et au contraire les vieux blastozoïdes ayant libéré leur embryon (stade 1 b) ne sont importants qu'entre 3 et 8 milles.

La figure 5 suggère une évolution inverse pour les oozoïdes, au moins entre 5 et 13 milles, où la proportion des petites tailles diminue. On constate cependant que les grands oozoïdes sont fréquents à 3 milles (35% des 340 individus récoltés appartiennent aux classes 4 et 5) et à 13 milles (60% des 30 oozoïdes capturés appartiennent aux classes 4 et 5). La distribution des stades de reproduction suit celle des tailles. C'est à 5 milles que la proportion des oozoïdes à stolon non segmenté (stade 1) est la plus grande. Au contraire la proportion d'individus à stolon segmenté (stade 2) est très élevée à 18 milles. Cela indique une forte production de chaînes de blastozoïdes et explique le fort pourcentage de blastozoïdes de petite taille dans cette zone.

Ces constatations suggèrent que les populations du large (10-18 milles) sont en début de cycle (petits blastozoïdes, faible proportion d'oozoïdes) alors que celles

de la côte (3-10 milles) sont en fin de cycle: importante proportion de blastozoïdes de grande taille, à ovaires développés ou devenus mâles, proportion relativement élevée de jeunes oozoïdes (0,77%; tableau 2).

Thalia democratica ne constitue qu'une faible fraction des Salpes récoltées à cette époque. C'est en effet une espèce plus tardive que *Salpa fusiformis* (voir Braconnot, 1963). Cette espèce n'est abondante qu'à 3 milles (Fig. 6). Plus au large, elle est cependant représentée par quelques individus. On peut constater (Tableau 1) que la proportion d'oozoïdes est partout plus élevée que celle des *Salpa fusiformis*, ce qui correspondrait à une population au début d'une période de multiplication végétative. Cette espèce, qui existe dans différentes mers, ne semble pas toujours inféodée aux eaux côtières. Les observations de Berner (1967) dans le Pacifique, au large de la Californie, montrent que *Thalia democratica* est plus abondante au large qu'à la côte.

Discussion

L'échantillonnage répété avec le même type de filet

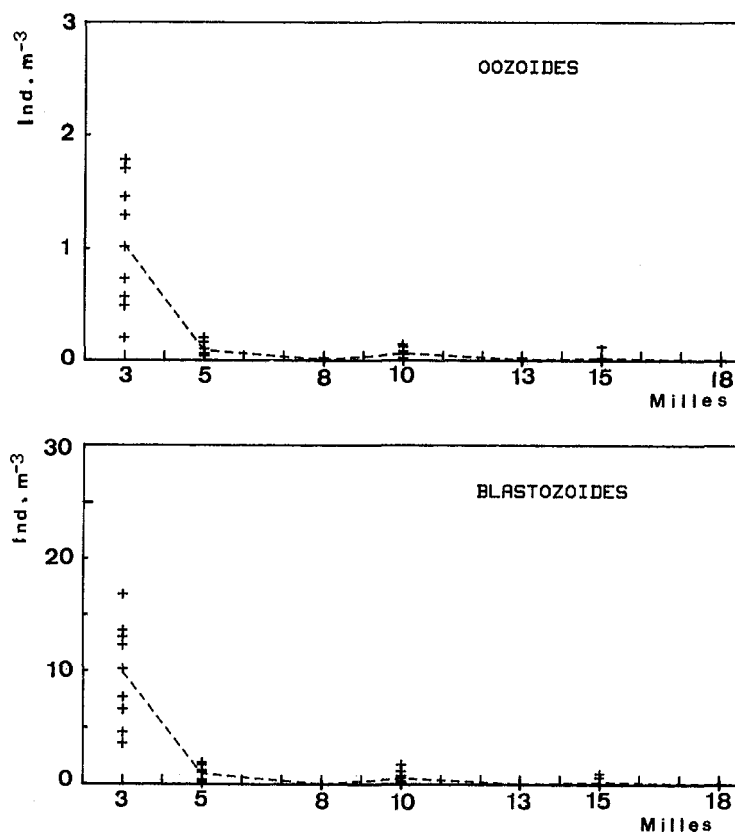


Figure 6. Variation de l'abondance des deux stades de *Thalia democratica* le long de la radiale en avril 1983.

à chaque station permet de mettre en évidence des variations spatiales de l'abondance de ces organismes généralement agrégés en essaims. L'absence de composante de la variance des abondances due différents traits de filet, suggère que ces essaims ont une taille supérieure à la dérive du bateau en station. La précision de la localisation du bateau ne permet pas de donner une valeur à cette dérive, qui pourtant est probablement inférieure à 500m dans cette expérience.

Il est vraisemblable que le mode de reproduction des Salpes est responsable de la variabilité que l'on rencontre et surtout de l'augmentation de la variance des abondances avec la moyenne. Cependant la pente de la relation log (variance)-log (moyenne) n'étant pas supérieure à 2, on peut penser que la distribution des Salpes a les mêmes caractéristiques d'agrégation que celles des autres espèces zoo planctoniques. Une explication possible est que l'échantillonnage à chaque station n'a pas permis d'accéder à l'échelle spatiale des essaims dont la taille serait à cette époque supérieure à 500m. Par ailleurs, les différences significatives entre les stations suggèrent que les essaims ont une taille inférieure à 2milles. On peut penser aussi que les processus physiques imposent les caractéristiques de la distribution de la plupart des espèces planctoniques, et en particulier de celle des Salpes à l'échelle de notre échantillonnage. Cela serait à mettre en relation avec la distribution de l'énergie cinétique des masses d'eau dans les tourbillons de différentes tailles, et expliquerait la quasi-généralité de la distribution log-normale des abondances du zooplancton (Frontier, 1973).

Les nuages de points correspondant aux blastozoïdes et aux oozoïdes dans la figure 2 ont la même pente, voisine de 2. Pour des organismes aussi peu abondants que oozoïde, on peut s'attendre à voir plutôt une distribution au hasard (pente 1). Cependant si les blastozoïdes qui sont produits en abondance par les oozoïdes (au moins 1 chaîne d'une centaine de blastozoïdes, tous les 2 jours, par oozoïde; Braconnot *et al.*, 1988) ont une distribution agrégée, les oozoïdes, bien que peu nombreux (un individu produit par blastozoïde), garderont quelque temps le motif de répartition agrégée des chaînes de blastozoïdes qui les ont produits. En l'absence de comportement social, la mortalité, diminuant l'effectif, et la dispersion physique, entraîneront progressivement une homogénéisation spatiale des blastozoïdes au fur et à mesure qu'ils grandissent et que les chaînes se fragmentent. Le maintien d'une certaine agrégation dépen-

dra de l'équilibre entre la dispersion et la croissance. Si cette dernière domine, le motif spatial initial sera renforcé, les essaims se maintiendront comme cela a été démontré pour le phytoplancton (Wroblewski *et al.*, 1975).

La distribution spatiale des stades de développement et des classes de taille sur la radiale permet de suggérer deux hypothèses pour l'expliquer:

1. La région située à 18milles se comporte à cette époque comme une source de jeunes blastozoïdes qui seraient ensuite entraînés vers la côte par la composante du courant ligure perpendiculaire au rivage. La durée de développement de ce stade étant voisine de 6 jours (Braconnot *et al.*, 1988), on peut estimer à $4,6\text{cm.s}^{-1}$ cette composante du courant, nécessaire pour que les vieux blastozoïdes atteignent la côte où ils libèrent les oozoïdes, à $4,64\text{cm.s}^{-1}$ si le transport se fait de 18 à 5milles. Il faut alors invoquer une population stable dans l'eau du large ou une migration ontogénique en profondeur des individus ayant atteint les eaux côtières, permettant un retour vers le large, dans les cellules de convection associées au front.

2. Si le transport perpendiculaire à la côte ne joue qu'un rôle mineur dans la distribution des stades, on doit faire l'hypothèse que les cycles de développement des Salpes au large et à la côte ne sont pas synchrones. La répartition des oozoïdes suggère au moins 3 régions différentes: zone côtière de 3 à 10 milles (oozoïdes relativement jeunes, blastozoïdes âgés), zone du large de 13 à 18milles (oozoïdes peu âgés et blastozoïdes jeunes). Cette dernière zone correspond à une transition pour la distribution de fréquence des stades et des tailles de blastozoïdes et pour les abondances d'oozoïdes qui décroissent vers le large.

Des mesures de la température, de la salinité et des sels nutritifs faites quelques jours avant cet échantillonnage montrent que le front séparant l'eau côtière de l'eau centrale se situe au voisinage de 13milles. C'est un argument supplémentaire pour envisager l'existence de deux populations séparées par un domaine de transition. Wiebe *et al.* (1969) ont montré que *Salpa aspera* peut migrer verticalement sur des distances considérables, mais aucune information ne permet de penser qu'en Méditerranée l'espèce voisine *Salpa fusiformis* fait de même.

Des mesures en continu de température, de chlorophylle et de sels nutritifs dans la région étudiée révèlent des structures spatiales complexes (Belluau et Coste, 1979) et ont suggéré l'existence de cellules

de circulation dans un plan perpendiculaire au courant principal, et donc à la côte (Prieur, 1981; Boucher *et al.*, 1987). Ce n'est que par un échantillonnage des salpes plus serré dans l'espace que l'on pourra départager les deux hypothèses précédentes.

Remerciements

Nous remercions l'équipage du KOROTNEFF grâce auquel nous avons pu réaliser ces prélèvements, M. D. Pizay et S. Nival pour leur aide efficace dans l'amélioration des graphiques et du texte. Le dépouillement des échantillons a été réalisé au cours du stage de l'INTM (INTECMER, Cherbourg) de T. Oberdorff.

Références

- Belluau M., Coste B., 1981. Mise en évidence des variations à petite échelle des concentrations en sels nutritifs et en chlorophylle par des mesures en mer Ligure au large de Nice. *Thalassia Jugoslavica*, 17 : 109-116.
- Berner L. D., 1967. Distribution atlas of Thaliacea in the California current region. *CALCOFI Atlas*, 8 : 1-318.
- Boucher J., 1984. Localisation of zooplankton in the Ligurian marine front: role of ontogenic migration. *Deep-Sea Res.*, 31(5) : 469-484.
- Boucher J., Ibanez F., Prieur L., 1987. Daily and seasonal variation in the spatial distribution of zooplankton populations in relation to the physical structure in the Ligurian Sea Front. *J. Mar. Res.*, 45 : 133-173.
- Braconnot J. C., 1963. Etude du cycle annuel des Salpes et Doliolés en rade de Villefranche-sur-mer. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 28(1) : 21-36.
- Braconnot J. C., 1973. Pêches planctoniques. Campagnes du "JOB-HA-ZELIAN" en mer Ligure. Thaliacés. *Univ. Paris VI, Station Zoologique, Villefranche sur Mer*, 8 : 1-10.
- Braconnot J. C., Carré C., Goy J., Sentz-Braconnot E., 1964. Campagnes planctoniques en mer de Ligurie (1963-1964). Données hydrologiques et volumétriques. *Cah. océanogr.*, 17 : 185-206.
- Braconnot J. C., Choe S. M., Nival P., 1988. La croissance et le développement de *Salpa fusiformis* Cuvier (Tunicata, Thaliacea). *Ann. Inst. océanogr.*, Paris, 64(2) : 101-114.
- Choe S. M., 1985. Contribution à l'étude biologique et écologique des tuniciers pélagiques salpides (thaliacés), en mer Ligure (Méditerranée). *Thèse de spécialité, Univ. Paris VI*:1-57.
- Frontier S., 1973. Etude statistique de la dispersion du zooplancton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 12 : 229-262.
- Morris R. J., Bone Q., Head R., Braconnot J. C., Nival P., 1988. Role of salps in the flux of organic matter to the bottom of the ligurian sea. *Mar. Biol.*, 97 : 237-241.
- Nival P., Braconnot J. C., Anderson V., Oberdorff T., Choe S. M., Laval P., 1985. Estimation de l'impact des Salpes sur le phytoplancton en mer Ligure. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 29(9) : 283-286.
- Prieur, L., 1981. Hétérogénéité spatio-temporelle dans le bassin liguroprovençal. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 27(6) : 177-179.
- Sokal R. R., Rohlf F. J., 1969. Biometry. Freeman, San Francisco: 1-776.
- Wiebe P. H., Madin L. P., Haury L. R., G. R. Harbison G. R., Philbin L. M., 1979. Diel vertical migration by *Salpa aspera* and its potential for largescale particulate organic matter transport to the deep-sea. *Mar. Biol.*, 53 : 249-255.
- Wroblewski J. S., O'Brien J. J., Platt T., 1975. On the physical and biological scales of phytoplankton patchiness in the Ocean. *Mem. Soc. Roy. Sci. Liège*, (Ser. 6) 7 : 43-57.

This article was presented by professor K. -T. Kim.
It was accepted for printing on 1 March 1990.