



HAL
open science

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE BIOLOGIQUE ET ÉCOLOGIQUE DES TUNICIERS PÉLAGIQUES SALPIDES ET DOLIOLIDES II. _ ÉCOLOGIE DES DOLIOLIDES, BIOLOGIE DES DEUX GROUPES

Jean-Claude Braconnot

► **To cite this version:**

Jean-Claude Braconnot. CONTRIBUTION A L'ÉTUDE BIOLOGIQUE ET ÉCOLOGIQUE DES TUNICIERS PÉLAGIQUES SALPIDES ET DOLIOLIDES II. _ ÉCOLOGIE DES DOLIOLIDES, BIOLOGIE DES DEUX GROUPES. Vie et Milieu , 1971, pp.437-467. hal-02966703

HAL Id: hal-02966703

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02966703v1>

Submitted on 14 Oct 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
BIOLOGIQUE ET ÉCOLOGIQUE
DES TUNICIERS PÉLAGIQUES
SALPIDES ET DOLIOLIDES
II. — ÉCOLOGIE DES DOLIOLIDES,
BIOLOGIE DES DEUX GROUPES ⁽¹⁾

par Jean-Claude BRACONNOT
Station Zoologique, 06230 Villefranche-sur-Mer

SOMMAIRE

L'étude écologique des Tuniciers pélagiques Doliolides à Villefranche-sur-Mer de 1963 à 1965 montre pour *Doliolum nationalis* un comportement analogue à celui des Salpides. Pour *Doliolina mülleri* et *Dolioletta gegenbauri* c'est la première fois que le développement normal du cycle est mis en évidence par la distribution au cours de l'année. Le problème de la filtration de l'eau de mer par les Salpides et les Doliolides est enfin abordé pour montrer l'importance de ces groupes dans le « broutage » du phytoplancton.

I. — LES DOLIOLIDES

Dans notre travail de 1960 (BRACONNOT, 1963) nous n'avions pas abordé de façon détaillée les problèmes de répartition des Doliolides. La seule espèce abondante était *Doliolum nationalis*, nous en avons montré le cycle annuel en faisant remarquer que

(1) Une première partie étudiant l'hydrologie de la région de Villefranche et l'écologie des Salpides a paru dans une précédente livraison de *Vie et Milieu*, 22 (2 B), 1971.

cela ne concernait que le stade phorozoïde. Maintenant nous avons expliqué (BRACONNOT, 1967) l'anomalie de l'absence totale des autres stades et nous pouvons mieux étudier ce cycle annuel car nous savons qu'il constitue bien un tout et ne fait pas partie d'un ensemble plus vaste faisant intervenir d'autres stades qui nous échapperaient à Villefranche. Nous ajoutons à cela l'étude détaillée des espèces *Doliolina mülleri* et *Dolioletta gegenbauri* qui présentent un cycle normal avec l'alternance des stades dans toute leur complexité. C'est la première fois que cette étude est faite car les seules mentions qui existent sur les Doliolides dans la bibliographie ne vont pas au-delà de la simple citation du stade présent; il n'est jamais question de tenter de relier les stades les uns aux autres. La majorité des auteurs ne cite pas le stade auquel se rapportent les individus pêchés ce qui nuit à l'intérêt des résultats car nous allons voir l'importance de la composition de la population dans l'analyse des résultats.

CHAPITRE I. — *DOLIOLUM NATIONALIS*

Il ne s'agit ici que du stade phorozoïde se développant grâce au cycle court de production des phorozoïdes par bourgeonnement sur le pédoncule des phorozoïdes eux-mêmes. Nous avons observé le cycle de l'espèce à Villefranche en 1960; nous avons ensuite réalisé des pêches en 1963, 1964 et 1965 avec un filet qui semble beaucoup mieux adapté à la récolte des Doliolides car les nombres d'individus pêchés sont nettement supérieurs durant ces dernières années. Nous avons rassemblé les résultats dans la figure 1; les courbes donnent la moyenne des résultats acquis pour les quatre profondeurs prospectées car les variations de population y sont très semblables sauf peut-être en mai-juin-juillet 1964 et mai 1965 où la presque totalité des phorozoïdes provient de 0 et 10 mètres. Nous observons chaque année un maximum en septembre-octobre-novembre, beaucoup plus accentué en fin 1964 où cette forte population persiste pendant les mois de décembre et même janvier et février 1965 avec des moyennes dépassant 500 individus par pêche de 15 minutes. Le minimum, ou disparition de l'espèce dans nos eaux, est de courte durée et toujours situé vers avril-mai c'est-à-dire pendant la poussée printanière d'autres espèces planctoniques. En été la population est généralement faible (1). Nous avons reporté

(1) Nos pêches verticales au point A en 1963-1964-1965 donnent les mêmes résultats que pour le trajet XX', nous ne les détaillons donc pas. Les pêches verticales du point B en 1966-1967 montrent un maximum en septembre-octobre-novembre-décembre 1966 et un autre plus accentué en septembre 1967. Absence totale de l'espèce en mars-avril 1966 et février-mars-avril 1967.

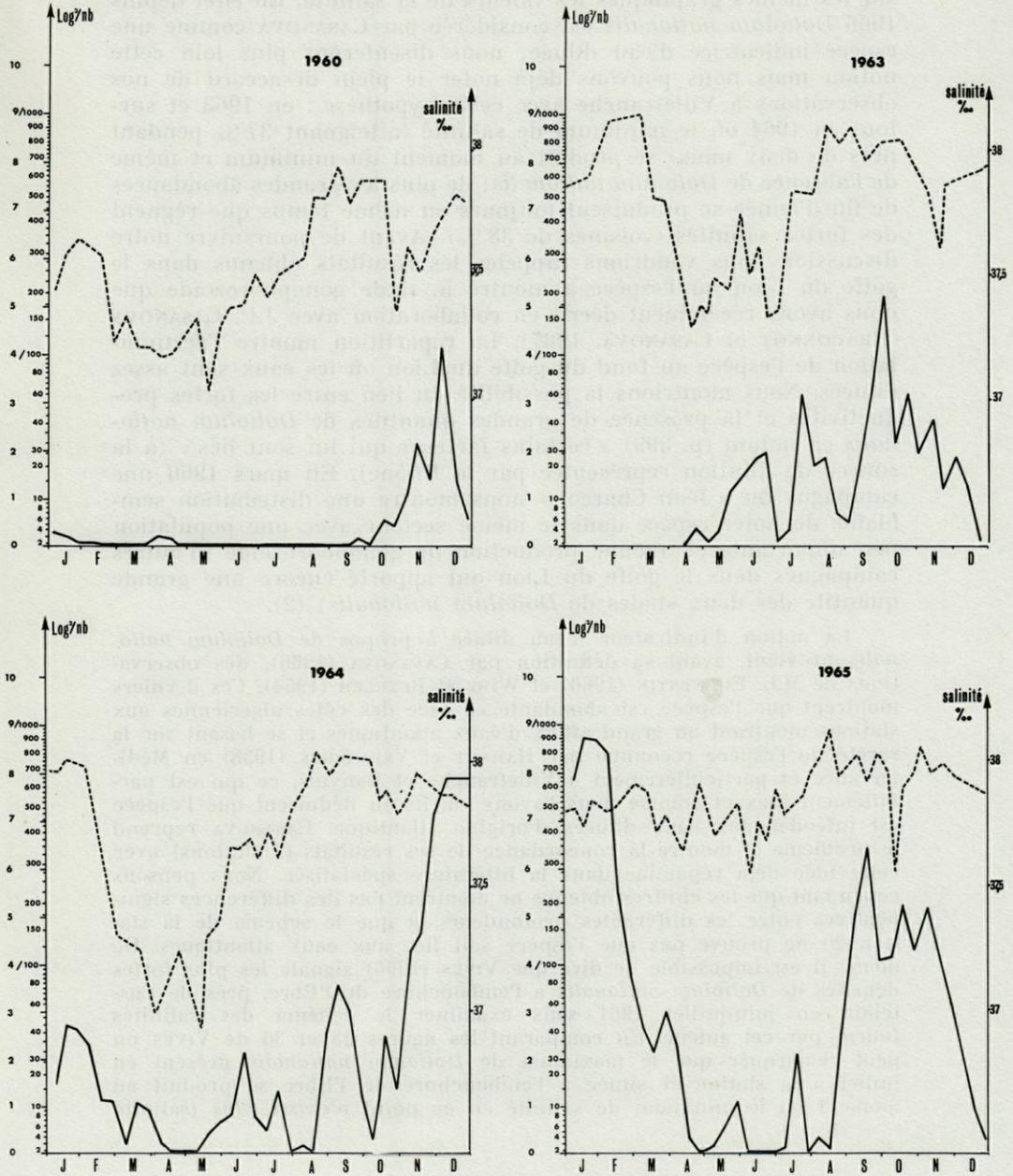


FIG. 1. — Distribution de *Doliolum nationalis* en 1960, 1963, 1964 et 1965 et salinités de surface; ——— Nombre de phorozoides, - - - - Salinité.

sur les mêmes graphiques les valeurs de la salinité. En effet depuis 1966 *Doliolum nationalis* est considérée par CASANOVA comme une espèce indicatrice d'eau diluée; nous discuterons plus loin cette notion mais nous pouvons déjà noter le plein désaccord de nos observations à Villefranche avec cette hypothèse : en 1963 et surtout en 1964 où le minimum de salinité (atteignant 37 ‰ pendant près de deux mois) se produit au moment du minimum et même de l'absence de *Doliolum nationalis*; de plus les grandes abondances de fin d'année se produisent toujours en même temps que règnent des fortes salinités (voisines de 38 ‰). Avant de poursuivre notre discussion nous voudrions rappeler les résultats obtenus dans le golfe du Lion où l'espèce a montré le stade gonophorozoïde que nous avons récemment décrit en collaboration avec J.P. CASANOVA (BRACONNOT et CASANOVA, 1967). La répartition montre l'accumulation de l'espèce au fond du golfe du Lion où les eaux sont assez diluées. Nous montrons la possibilité du lien entre les fortes productivités et la présence de grandes quantités de *Doliolum nationalis* en notant (p. 399) « certains facteurs qui lui sont liés » (à la source de dilution représentée par le Rhône). En mars 1966 une campagne du « Jean Charcot » nous montre une distribution semblable de notre espèce dans le même secteur avec une population peu importante et aucune production de gonophorozoïde (d'autres campagnes dans le golfe du Lion ont apporté encore une grande quantité des deux stades de *Doliolum nationalis*) (2).

La notion d'indicateur d'eau diluée à propos de *Doliolum nationalis* provient, avant sa définition par CASANOVA (1966), des observations de M.L. FURNESTIN (1960) et WIRZ et BEYELER (1954). Ces derniers montrent que l'espèce est abondante en face des côtes algériennes aux stations montrant un grand afflux d'eaux atlantiques et se basant sur la rareté de l'espèce reconnue par HARANT et VERNIÈRES (1938) en Méditerranée et particulièrement à Villefranche et Banyuls, ce qui est parfaitement inexact comme nous l'avons vu, ils en déduisent que l'espèce est inféodée aux eaux diluées d'origine atlantique. CASANOVA reprend le problème et montre la concordance de ses résultats (5 stations) avec cette idée déjà répandue dans la littérature spécialisée. Nous pensons cependant que les chiffres obtenus ne montrent pas des différences significatives entre les différentes profondeurs et que le schéma de la station 20 ne prouve pas que l'espèce soit liée aux eaux atlantiques. De même il est impossible de dire que VIVES (1966) signale les plus fortes densités de *Doliolum nationalis* à l'embouchure de l'Ebre, près de Castellon en juin-juillet 1961 sans examiner le schéma des salinités fourni par cet auteur. En comparant les figures 28 et 30 de VIVES on peut remarquer que le maximum de *Doliolum nationalis* présent en juillet à la station H située à l'embouchure de l'Ebre se produit au moment où le minimum de salinité en ce point *n'existe plus* (salinité

(2) d'après J.P. CASANOVA (communication personnelle).

du 16-VII). Les maximums de l'espèce observés aux autres points E, D et B en mai-juin et juillet se produisent dans des eaux de salinité assez élevée ($> 37,5$). Les résultats de VIVES ne peuvent donc en aucun cas être favorables à l'hypothèse de CASANOVA.

Il nous semble donc douteux que la faible salinité soit favorable au développement de *Doliolum nationalis* et nos populations très importantes observées à Villefranche s'opposent à la notion d'indicateur d'eau diluée introduite pour cette espèce.

Les exemplaires récoltés par l'« Amalthée » au sud de la Sardaigne ne montrent pas non plus de prédilection pour les eaux les moins salées, bien que des différences de salinité soient mises en évidence entre les différentes stations (36,9 à 38 ‰).

Nous devons essayer de délimiter avec plus de précision l'extension des populations qui nous intéressent. L'espèce *Doliolum nationalis*, toujours considérée comme épiplanctonique se trouve effectivement en majorité près de la surface. Les résultats des pêches verticales effectuées au filet fermant sont les suivants :

Point	Nombre de stations	% de l'effectif total pêché aux immersions			
		50 - 0 m	150 - 50 m	300 - 150 m	600-300 m
A	38 en 1964				
	25 en 1965	60 à 87 %	8 à 35 %	3 à 4 %	1,5 %
B	50 en 1966 et 1967	10 - 0 m	25 - 10 m	50 - 25 m	75 - 50 m
		34,2 %	32,4 %	25,9 %	7,4 %

Ces résultats concordent avec la distribution verticale observée par TREGOUBOFF (1965) au large de Villefranche-sur-Mer.

Toutes les pêches utilisées précédemment ont été effectuées le jour; nous avons eu à notre disposition une série de stations effectuées pendant trois jours au point B en continu, nuit et jour. Les résultats sont rassemblés dans la figure 2. On constate ainsi que l'espèce est bien rassemblée dans les 25 premiers mètres et qu'il n'y a aucune différence entre les pêches effectuées le jour, la nuit, à l'aurore ou au crépuscule. L'aspect de la distribution est strictement le même, bien qu'il y ait quelques variations d'une pêche à l'autre (moyennes figurées en 13 dans la figure 2).

En ce qui concerne l'extension de *Doliolum nationalis* vers le large, TREGOUBOFF (1965) fait remarquer que l'« écologie des Doliolides qui sont comme tous les Thaliacés, des planctontes de haute mer, ne peut être considérée comme valable quand on se fonde, pour la formuler, exclusivement sur l'étude du plancton récolté dans les eaux littorales » (p. 3). Nous avons cherché à savoir si la présence de *Doliolum nationalis*, si importante dans les eaux litto-

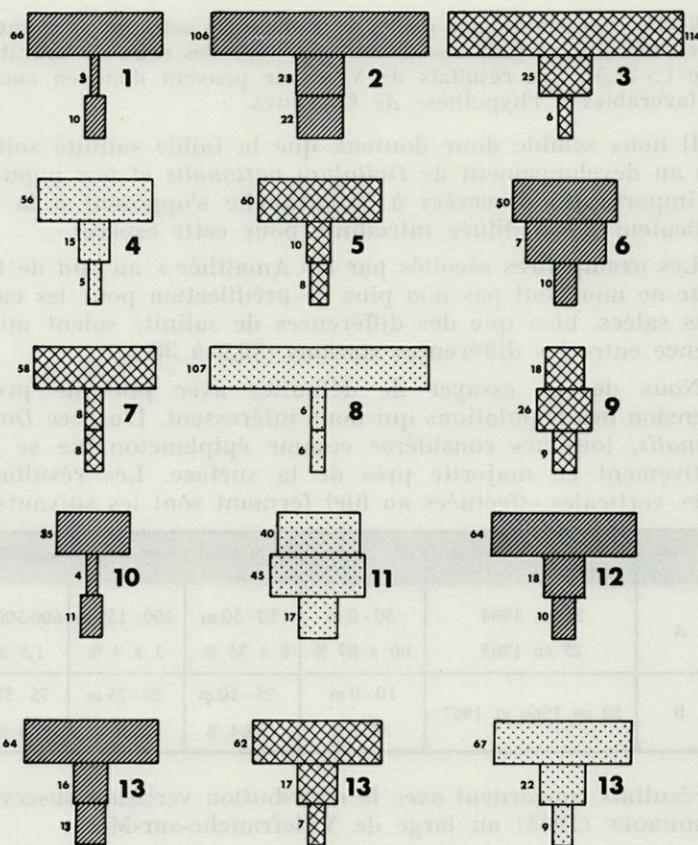


FIG. 2. — Pêches comparées au point B pendant 3 jours avec le filet SH vertical fermant (1 m \varnothing ; 300 μ de vide de maille) : *Doliolum nationalis*.

1 = le 5.7.67 à 23 h 23 5 = le 6.7.67 à 21 h 22 9 = le 7.7.67 à 19 h 25
 2 = le 6.7.67 à 3 h 17 6 = le 6.7.67 à 22 h 20 10 = le 8.7.67 à 1 h 10
 3 = le 6.7.67 à 4 h 35 7 = le 7.7.67 à 7 h 45 11 = le 8.7.67 à 10 h 40
 4 = le 6.7.67 à 14 h 40 8 = le 7.7.67 à 16 h 25 12 = moyenne générale
 des pêches

13 = moyennes des pêches 1, 2, 6, 10 (nuit ); 3, 5, 7, 9 (crépuscule ou aurore ); 4, 8, 11 (jour ).

rales, était effective au large car la notion de « planctonte de haute mer » nous paraît insuffisamment précise pour une espèce dont des populations d'une densité extraordinaire ont été maintes fois remarquées tout près des côtes (par exemple dans le golfe du Lion où les fonds ne dépassent pas 100 m au niveau des concentrations maximales de l'espèce, non loin des côtes).

D'après quelques ensembles de stations comparables entre les points du large J et G et le point côtier A dont les résultats sont

rassemblés dans le tableau suivant, il semble que s'il y a une présence simultanée aux points A et G, celle-là ne se produit pas forcément en J où l'espèce peut même être absente (ensemble noté II) ou rare (ensemble III).

Nous n'avons pas disposé d'un nombre suffisant de stations du large comparables à des stations plus côtières pour nous permettre d'être tout à fait affirmatif au sujet de la densité de *Doliolum nationalis*. Les résultats préliminaires que nous venons d'examiner n'indiquent pas que l'espèce soit préférante pour la haute mer, ils tendent à appuyer la thèse inverse.

Date et point	I				II			III			IV		V		VI	
	31/5	1/6	2/6	5/6	23/6	27/6	28/6	4/7	5/7	6/7	27/11	28/11	8/1	9/1	6/2	7/2
Profondeur	A	G	JA	A	J	G	A	J	G	A	A	G	G	A	G	A
0 m	0	0	0	0	0	?	11	1	1	4	84	316	60	28	8	9
25 m	4	1	11	1	0	111	317	7	38	914	?	322	25	41	8	3
50 m	16	1	0	3	0	23	27	0	14	84	479	312	18	23	6	6
100 m	0	0	1	0	0	1	2	0	7	47	4	43	4	3	1	6
200 m	0	0	3	0	0	5	11	0	13	17	0	12	0	1	4	10
400 m	0	1	1	0	0	7	0	0	4	45	10	4	1	?	2	1

Nous reprendrons dans le dernier chapitre certains résultats en les comparant à ceux des autres espèces que nous allons étudier maintenant.

CHAPITRE II. — *DOLIOLINA MULLERI*

Cette espèce, présentant les différents stades du cycle normal, doit être étudiée en tenant compte de la composition de la population en ces différents stades. Nous devons remarquer que les tailles des différentes sortes d'individus sont du même ordre, ce qui nous permet de penser qu'un filet comme le nôtre ne favorise pas l'un ou l'autre des stades au détriment des autres. La cohérence des résultats montre d'ailleurs qu'il doit effectivement en être ainsi.

Nous avons rassemblé sur les mêmes graphiques (fig. 3) les résultats portant sur les phorozoïdes et gonozoïdes d'une part, les larves et jeunes ozoïdes d'autre part et enfin sur les nourrices (1). Chaque courbe correspond à la moyenne des résultats obtenus dans les pêches effectuées sur le trajet XX' à 0 m, 10 m, 30 m et 50 m

(1) Probablement dans ces nourrices, appartenant en majorité à *Doliolina mülleri*, des jeunes nourrices de *Dolioletta* ont-elles été comptées. Les nombres en seraient donc légèrement augmentés par rapport à la population réelle.

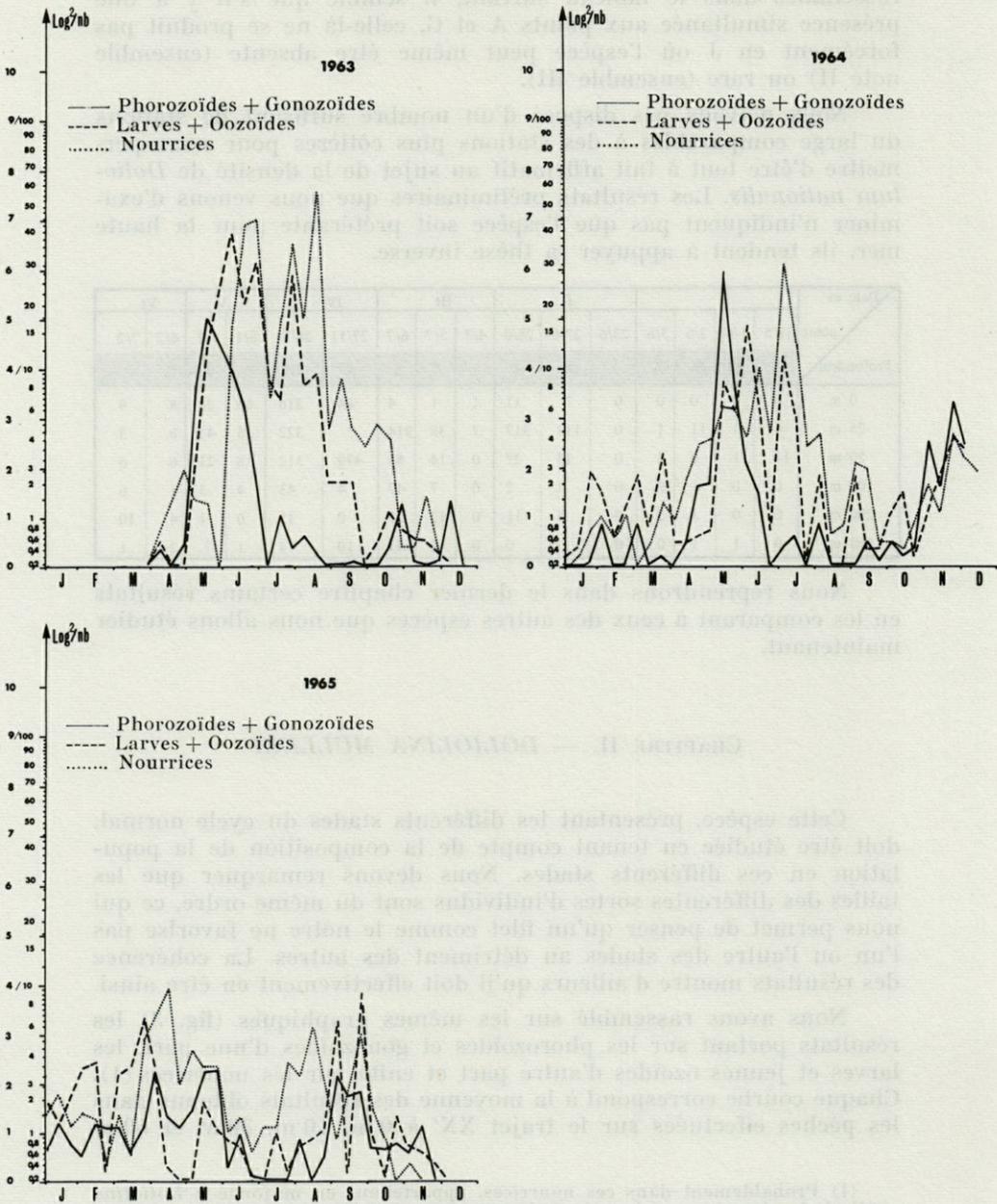


FIG. 3. — Distribution de *Doliolina mülleri* en 1963, 1964 et 1965.

les variations à ces profondeurs étant tout à fait semblables, saut peut-être en mi-juin 1964 où les profondeurs privilégiées semblent être 30 m et 50 m.

Les années 1963 et 1964 que nous allons voir en détail maintenant peuvent être considérées comme « normales » à Villefranche car elles possèdent une hydrologie classiquement observée depuis longtemps en ce qui concerne les couches superficielles. Le maximum de population de *Doliolina mülleri* s'étend des mois d'avril-mai aux mois d'août-septembre, mais les maximums des différents stades ne sont pas simultanés. Ces stades étant successifs dans le cycle, nous pouvons penser que nous assistons pendant la période de maximum de l'espèce au déroulement normal du cycle. La forte population débute avec une production importante de phorozoïdes et de gonozoïdes au printemps, à partir de nourrices qui existent en nombre assez faible pendant l'hiver. Le maximum de ces blastozoïdes se situe exactement en mai, puis la diminution est rapide et en juillet on n'observe plus du tout ces stades. On assiste alors à un remplacement par les larves et les jeunes oozoïdes dont le maximum suit celui des blastozoïdes en se situant au début de juin et en se maintenant à ce haut niveau pendant plusieurs mois. Certains de ces oozoïdes se transforment en nourrices alors que la production de larves et de jeunes oozoïdes se ralentit (juillet-août) et nous avons le maximum de nourrices vers la fin juin, juillet et août en 1963 et en juillet 1964. En automne la population globale devient moins importante et une légère poussée reprend en octobre-novembre avec une légère augmentation des phorozoïdes et gonozoïdes suivis par les oozoïdes et les nourrices, mais de façon moins nette car les nombres faibles donnent des résultats moins significatifs. Ces observations permettent d'avoir une idée du temps nécessaire pour que s'accomplisse le cycle. Les premiers gonozoïdes produits en abondance en fin avril donnent au courant de mai des larves qui deviennent en quelques jours des jeunes oozoïdes; ceux-ci sont en grand nombre à la fin de mai où certains se transforment déjà en nourrices, la majorité étant sous cette forme en juillet. Le cycle n'est pas long mais il ne semble pas continu car le stolon des nourrices ne doit pas bourgeonner immédiatement. C'est par la production des phorozoïdes que reprendra le cycle après une période d'arrêt assez longue. On ne peut pas envisager, d'après les résultats de pêches, plus de deux cycles par an et un seul de réelle importance écologique. Le problème se pose alors de la nature des individus qui assurent le maintien de l'espèce quand le cycle n'est pas dans sa phase active. La nourrice ayant perdu tous ses viscères, ne se nourrit pas; il faut admettre que celle-ci bourgeonne des gastrozoïdes pour pouvoir persister. Ceci ne peut être observé car les nourrices pêchées ont perdu leur

appendice mais nos observations du développement de gastrozoïdes dans cette espèce (BRACONNOT, 1970) en l'absence des autres stades rend cette hypothèse vraisemblable.

Les populations observées en 1963 et 1964 se situent au moment où les températures sont les plus élevées et le début du cycle se produit à la fin du minimum de salinité. Les fortes salinités accompagnent les faibles populations. On constate immédiatement le parallélisme entre les années 1963 et 1964. L'année 1965 est totalement différente par sa population nettement plus faible et par le désordre relatif des maximums et minimums. En 1965 nous avons des perturbations dans le cycle thermique des eaux et surtout dans le cycle des salinités; il n'y a pas de minimum de salinité au printemps cette année là. Nous constatons qu'il n'y a pas non plus de schéma cohérent pour la distribution de *Doliolina mülleri* pour cette même année : la population reste faible (toujours inférieure à 10 individus par pêche), le cycle ne semble pas s'interrompre comme les autres années, les deux poussées peu importantes existent en mars-avril et en août-septembre. Cette année, anormale par son hydrologie, l'est également pour notre espèce, les perturbations se répercutent sur cette espèce qui semble réagir plus intensément que *Doliolum nationalis* en face des variations du milieu.

Nous devons aussi examiner quelle est l'extension des populations de *Doliolina mülleri*. En profondeur cette espèce est présente et les résultats des pêches verticales au filet fermant sont les suivants :

Point	Nombre de stations	% de l'effectif total pêché aux immersions			
		50 - 0 m	150 - 50 m	300 - 150 m	600 - 300 m
A	38 en 1964				
	20 en 1965	60 à 82 %	16 à 38 %	2 à 4 %	0,5 à 1 %
B	50 en 1966 et 1967	10 - 0 m	25 - 10 m	50 - 25 m	75 - 50 m
		4,2 %	12,8 %	40,4 %	42,5 %

Ces chiffres concernent les blastozoïdes, les larves et les jeunes oozoïdes, les nourrices ont les proportions suivantes : 14,8 - 28,9 - 32,4 - 23,9 % de la surface au fond. Cette espèce se maintient dans des eaux de subsurface aux environs de 50 m. En reprenant l'expérience de pêches continues pendant trois jours déjà analysée à propos de *Doliolum nationalis* nous voyons, avec la même représentation graphique (fig. 4) une distribution qui montre un maximum pour la couche intermédiaire. Là aussi il n'y a aucune migration verticale et les moyennes sont les mêmes pour le jour, la nuit et les périodes intermédiaires.

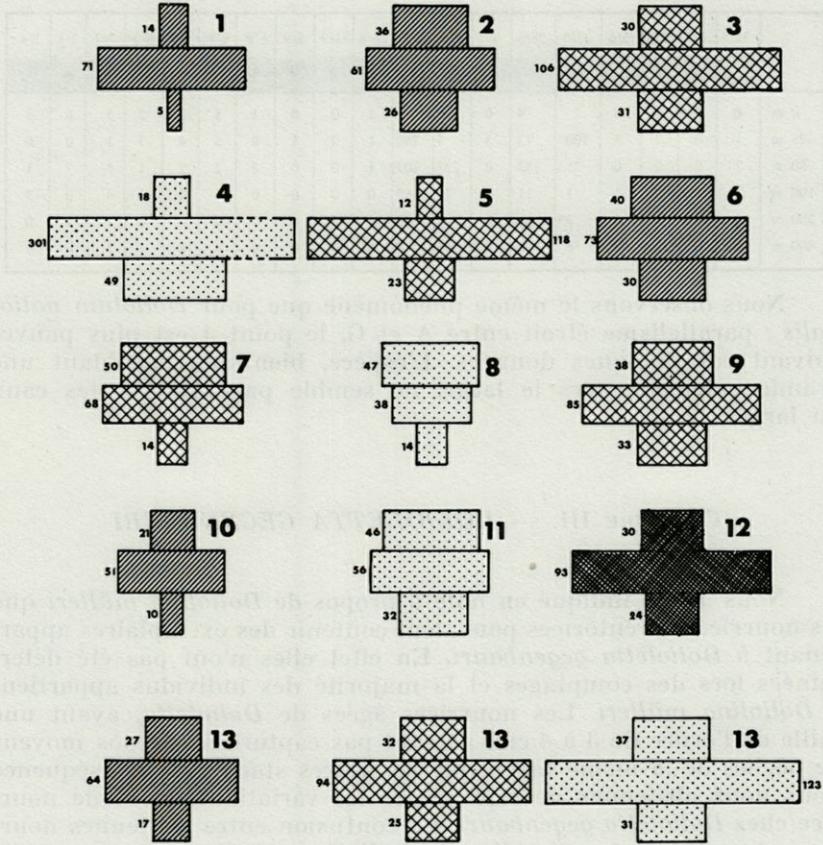


FIG. 4. — Pêches comparées au point B pendant 3 jours avec le filet fermant SH vertical (1 m \varnothing ; 300 μ de vide de maille) : *Doliolina mülleri*.

- 1 = le 5.7.67 à 23 h 23 5 = le 6.7.67 à 21 h 22 9 = le 7.7.67 à 19 h 25
 2 = le 6.7.67 à 3 h 17 6 = le 6.7.67 à 22 h 20 10 = le 8.7.67 à 1 h 10
 3 = le 6.7.67 à 4 h 35 7 = le 7.7.67 à 7 h 45 11 = le 8.7.67 à 10 h 40
 4 = le 6.7.67 à 14 h 40 8 = le 7.7.67 à 16 h 25 12 = moyenne générale
 des pêches

13 = moyennes des pêches 1, 2, 6, 10 (nuit ); 3, 5, 7, 9 (crépuscule ou aurore ); 4, 8, 11 (jour ).

Nous pouvons examiner les résultats de quelques comparaisons entre les points A, G et J :

	31/5	1/6	2/6	5/6	27/6	28/6	4/7	5/7	6/7	26/8	1/9	5/9	6/9	8/1	9/1	6/2	7/2	3/4	5/4
	A	G	J	A	G	A	J	G	A	A	J	G	A	G	A	G	A	A	G
0 m	0	0	0	0	?	4	0	0	1	1	0	0	1	5	2	2	5	6	1
25 m	1	0	7	3	100	72	3	5	280	1	0	1	0	5	4	5	1	0	0
50 m	7	0	0	0	25	383	0	237	202	1	0	0	3	2	2	1	5	7	1
100 m	2	1	0	1	1	11	0	20	60	0	0	0	0	1	0	1	4	0	3
200 m	0	1	1	0	3	19	0	6	50	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
400 m	1	0	0	0	8	2	0	3	10	0	0	0	0	0	x	1	1	0	1

Nous observons le même phénomène que pour *Doliolum natio-nalis* : parallélisme étroit entre A et G, le point J est plus pauvre suivant ces quelques données. L'espèce, bien que possédant une grande extension vers le large, ne semble pas préférer les eaux du large.

CHAPITRE III. — *DOLIOLETTA GEGENBAURI*

Nous avons indiqué en note à propos de *Doliolina mülleri* que les nourrices inventoriées pouvaient contenir des exemplaires appartenant à *Dolioletta gegenbauri*. En effet elles n'ont pas été déterminées lors des comptages et la majorité des individus appartient à *Doliolina mülleri*. Les nourrices âgées de *Dolioletta*, ayant une taille de l'ordre de 3 à 4 cm, ne sont pas capturées par nos moyens de pêches de la même façon que les autres stades. En conséquence nous nous abstenons de représenter les variations du stade nourrice chez *Dolioletta gegenbauri*. La confusion entre les jeunes nourrices de cette espèce et celles de *Doliolina* est d'autant plus facile que les maximums des différents stades des deux espèces se superposent exactement. Les phorozoides et gonozoides de *Dolioletta gegenbauri* montrent un maximum en mai 1963 et en fin mai 1964. Les larves et les jeunes oozoïdes ayant leur maximum peu après (fig. 5) cette espèce se comporte exactement de la même façon que *Doliolina mülleri* à Villefranche. Là aussi l'année 1965 est exceptionnelle car la distribution est irrégulière et montre une certaine incohérence. Les nourrices âgées, de grande taille se récoltent généralement en janvier, février, mars et avril chaque année. Elles précèdent le développement des stades phorozoides et gonozoides. Nous pouvons donc envisager que cette espèce effectue un seul cycle par an et que la jeune nourrice est le stade de transition entre deux cycles, la période de croissance de la nourrice jusqu'à la

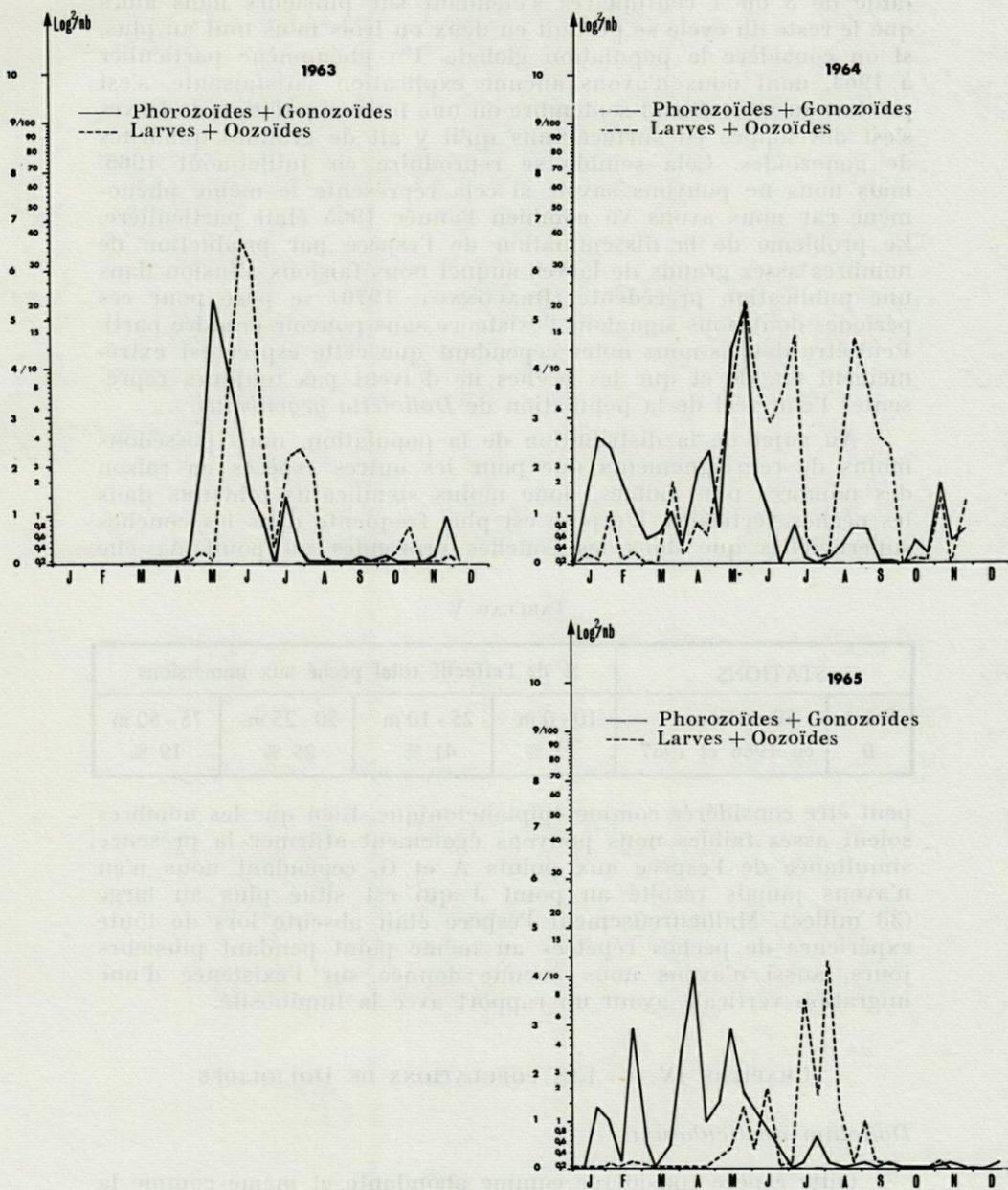


FIG. 5. — Distribution de *Doliioletta gegenbauri* en 1963, 1964 et 1965.

taille de 3 ou 4 centimètres s'étendant sur plusieurs mois alors que le reste du cycle se produit en deux ou trois mois tout au plus, si on considère la population globale. Un phénomène particulier à 1964, dont nous n'avons aucune explication satisfaisante, s'est produit au mois d'août-septembre où une forte population de larves s'est développée en surface sans qu'il y ait de grandes quantités de gonozoïdes. Cela semble se reproduire en juillet-août 1965, mais nous ne pouvons savoir si cela représente le même phénomène car nous avons vu combien l'année 1965 était particulière. Le problème de la dissémination de l'espèce par production de nombres assez grands de larves auquel nous faisons allusion dans une publication précédente (BRACONNOT, 1970) se pose pour ces périodes dont nous signalons l'existence sans pouvoir prendre parti. Peut-être devons-nous noter cependant que cette espèce est extrêmement fragile et que les pêches ne doivent pas toujours représenter l'état réel de la population de *Dolioletta gegenbauri*.

Au sujet de la distribution de la population, nous possédons moins de renseignements que pour les autres espèces en raison des nombres plus faibles, donc moins significatifs, obtenus dans les pêches verticales. L'espèce est plus fréquente dans les couches superficielles que dans les couches profondes au point A; elle

TABLEAU V

STATIONS		% de l'effectif total pêché aux immersions			
Point	50 stations	10 - 0 m	25 - 10 m	50 - 25 m	75 - 50 m
B	en 1966 et 1967	15 %	41 %	25 %	19 %

peut être considérée comme épiplanctonique. Bien que les nombres soient assez faibles nous pouvons également affirmer la présence simultanée de l'espèce aux points A et G, cependant nous n'en n'avons jamais récolté au point J qui est situé plus au large (33 milles). Malheureusement l'espèce était absente lors de toute expérience de pêches répétées au même point pendant plusieurs jours, aussi n'avons nous aucune donnée sur l'existence d'une migration verticale ayant un rapport avec la luminosité.

CHAPITRE IV. — LES POPULATIONS DE DOLIOLIDES

Doliolum denticulatum

Cette espèce considérée comme abondante et même comme la plus abondante à Villefranche (TREGOUBOFF, cité par GODEAUX,

1957, p. 162) nous est apparue en nombre insuffisant pour permettre le travail accompli sur les autres espèces. Les nourrices, formant un manchon musculaire continu (holomyoniques) sont très rares; nous n'en avons vu qu'une douzaine d'exemplaires (TREGOUBOFF, 1965, p. 11. ne l'avait jamais vue à Villefranche avant 1959). Les autres stades nous ont permis la constitution du tableau suivant :

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
1960												
1961				PAS D'OBSERVATIONS								
1963	PAS D'OBSERV.											
1964												
1965												
1966												

Présence en assez grand nombre
 Présence par 1 ou quelques individus

La période favorable à la présence de l'espèce est longue et s'étend pendant tout le printemps. Nous ne l'avons jamais rencontrée en fin septembre et début octobre. Les maximums sont en mars (1965), avril (1960 et 1965) et mai (1963 et 1965), c'est-à-dire au moment de la remontée de la température et du minimum de salinité.

TOKIOKA (1960) résume les résultats des recherches sur *Doliolum denticulatum* en comparant la distribution de cette espèce à celle de *Doliolum nationalis* (p. 420). Il montre que ces deux espèces sont bien écologiquement distinctes. BERNER (1960) et BERNER et REID (1961) étudient le cas de *Doliolum denticulatum* en comparant cette espèce à *Dolioletta gegenbauri* dans les eaux californiennes. Nous allons étudier ces résultats un peu plus en détail car ils posent un problème d'interprétation assez délicat. BERNER (1960) montre que *Doliolum denticulatum* est présente dans les eaux chaudes subtropicales pendant que *Dolioletta gegenbauri* est caractéristique des eaux froides du courant californien (intéressant les eaux sub-arctiques). Les schémas fournis sont très convaincants mais la discussion reproduite à la fin de l'article montre que l'auteur ne peut pas affirmer la présence d'une population qui se reproduit (il dit également qu'on ne sait rien de la rapidité de développement de l'espèce). L'auteur parle d'individus « produits par

l'œuf » (sans doute s'agit-il des oozoïdes) et d'individus, sexués, produisant les œufs (gonozoïdes). Ces derniers seraient absents de l'aire étudiée. Nous avons vu dans notre première partie qu'avant notre élevage des larves, celle de cette espèce était mal déterminée, à fortiori l'oozoïde était mal déterminé également. Il est donc impossible de savoir exactement à quelle espèce fait allusion BERNER dans son travail si le stade gonozoïde, seul déterminable avec certitude en 1960 (avec le phorozoïde, dont nous ne parlons pas ici car son existence n'est même pas signalée par BERNER) est absente de l'aire étudiée. La difficulté est d'autant plus grande que l'ambiguïté de détermination des stades larvaires et oozoïdes provenait précisément d'une confusion entre les deux espèces citées par BERNER. Les larves et oozoïdes déterminés comme *Doliolum denticulatum* dans la bibliographie doivent être attribués maintenant à *Dolioletta gegenbauri*. S'il en est ainsi dans le travail de BERNER (rien ne nous permet d'en décider) nous avons une distribution différente pour deux stades de la même espèce *Dolioletta gegenbauri*, ce qui compliquerait singulièrement le problème écologique.

Les rapports entre les différentes espèces.

Nous venons de voir que certains auteurs étudient les espèces en les comparant les unes aux autres; nous pouvons nous demander s'il n'y a pas des rapports entre les espèces que nous avons vues séparément. *Doliolina mülleri* et *Dolioletta gegenbauri* ont des distributions semblables au cours de l'année, elles ont toutes deux leur maximum d'avril-mai à juillet. *Doliolum nationalis* n'a pas la même distribution, cependant il existe des périodes où cette espèce est présente en même temps que *Doliolina mülleri* (expérience de juillet 1967, dont nous avons vu les détails, les deux espèces se superposant, l'une (*Doliolina*) étant plus fréquente entre 25 et 50 m, l'autre (*Doliolum*) restant en surface). Les résultats des pêches verticales du point A nous permettent une analyse du phénomène : en mai et juin 1963 *Doliolum nationalis* est peu abondante, elle le devient en juillet, août, septembre et octobre, mais uniquement dans la couche 0-50 m, elle est totalement absente de la couche 50 - 100 m (fig. 6). *Doliolina mülleri* est présente entre 0 et 50 m en abondance en mai-juin-juillet, un nombre plus faible se trouve entre 50 et 100 m. En juillet-août-septembre cette espèce est encore présente, cependant nous constatons que la plus grande partie des individus est pêchée entre 50 et 100 m où *Doliolum nationalis* est absente et que seule une faible partie de la population côtoie *Doliolum nationalis* dans les eaux superficielles. L'abondance de *Doliolum nationalis* se produit en surface en même temps que l'abondance de *Doliolina mülleri* se déplace des couches supérieures vers les couches sous-jacentes. La même chose est décelable quoique de façon moins nette car les périodes d'abondance des deux espèces se chevauchent moins, en 1964 (points A₄₅ et A₄₆) et

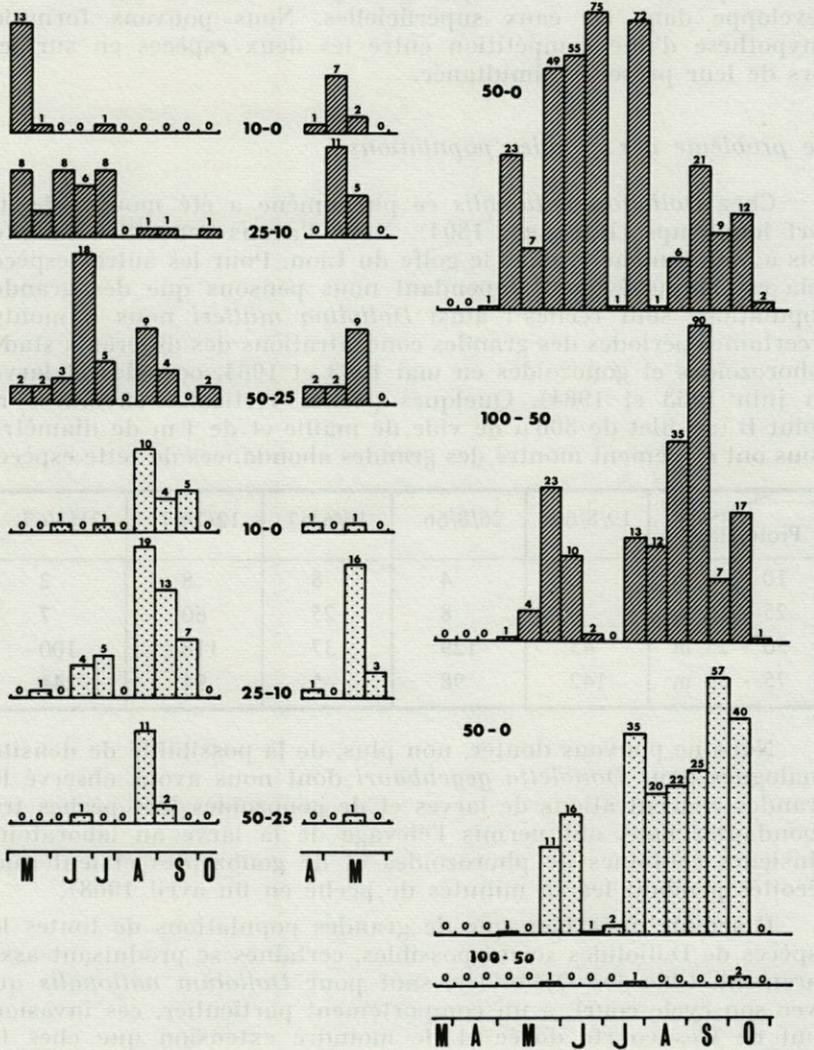


Fig. 6. — Pêches verticales au point A aux périodes de présence simultanée de *Doliolina mülleri* (en haut) et de *Doliolum nationalis* (en bas) pendant les années 1963 (à droite ordonnée en log² du nombre) et 1964 et 1965 (à gauche, ordonnée en valeur naturelle).

1965 (points A₆₂ et A₆₃). Il semble donc que l'espèce *Doliolina mülleri* plonge légèrement quand l'espèce *Doliolum nationalis* se développe dans les eaux superficielles. Nous pouvons formuler l'hypothèse d'une compétition entre les deux espèces en surface, lors de leur présence simultanée.

Le problème des grandes populations.

Chez *Doliolum nationalis* ce phénomène a été montré depuis fort longtemps (BORGERT, 1894). Nous l'avons rencontré maintes fois à Villefranche et dans le golfe du Lion. Pour les autres espèces cela est moins évident, cependant nous pensons que des grandes populations sont réelles : ainsi *Doliolina mülleri* nous a montré à certaines périodes des grandes concentrations des différents stades (phorozoïdes et gonozoïdes en mai 1963 et 1964, oozoïdes et larves en juin 1963 et 1964). Quelques pêches verticales effectuées au point B (au filet de 300 μ de vide de maille et de 1 m de diamètre) nous ont également montré des grandes abondances de cette espèce :

Date Profondeur	19/8/66	26/8/66	16/6/67	12/7/67	21/7/67
10 - 0 m	0	4	8	8	2
25 - 10 m	0	8	25	60	7
50 - 25 m	45	129	37	118	100
75 - 50 m	142	98	5	94	244

Nous ne pouvons douter, non plus, de la possibilité de densités analogues pour *Dolioletta gegenbauri* dont nous avons observé les grandes concentrations de larves et de gonozoïdes (ces pêches très abondantes nous ont permis l'élevage de la larve au laboratoire, plusieurs centaines de phorozoïdes et de gonozoïdes étaient ainsi récoltés pendant les 15 minutes de pêche en fin avril 1968).

Il semble donc bien que de grandes populations de toutes les espèces de Doliolides soient possibles, certaines se produisant assez rarement. Chez les Doliolides, sauf pour *Doliolum nationalis* qui, avec son cycle court, a un comportement particulier, ces invasions sont de très courte durée et de moindre extension que chez les Salpides.

Bibliographie de l'écologie des Doliolides.

Ce groupe a souvent fait l'objet d'études écologiques dans des travaux concernant également les autres Thaliacés; aussi très peu

d'auteurs citent-ils le détail des stades observés dans les pêches pélagiques. Il n'est pas possible de faire la synthèse des résultats sans répéter à nouveau ce qui est maintes fois rappelé par les auteurs. Nous avons vu que des résultats qui paraissent définitivement acquis ont pu être remis en question (*Doliolum nationalis* comme indicateur d'eaux diluées par exemple). La plus grande prudence s'impose donc tant que nous n'aurons pas de données suffisamment larges et là encore les travaux de valeur seront ceux dont les résultats pourront être repris avec des moyens plus efficaces dans des perspectives plus larges. Les auteurs principaux sont pour la Méditerranée : KROHN (1852), ULJANIN (1882), BORGERT (1894, 1896), LO BIANCO (1903), NAVARRO et MASSUTI (1940), WIRZ et BEYELER (1954), M.L. FURNESTIN (1960), TREGUBOFF (1965), CASANOVA (1966). L'Atlantique nord fait l'objet des travaux de RUSSELL et HASTINGS (1933), FRASER (1949), BARNES (1961), SOUTHWARD (1962), HUNT (1968). Les espèces *Doliolum nationalis* et *Doliolina mülleri* sont classées dans le plancton « lusitanien », l'espèce *Dolioletta gegenbauri* faisant partie des espèces nord-atlantiques. Ailleurs dans le monde il faut citer les noms de NEUMANN (1906 et 1913) GARSTANG (1933), THOMPSON (1948), SEWELL (1953), GODEAUX (1960), BERNER (1960 et 1961), TOKIOKA (1960).

II. — PROBLÈMES BIOLOGIQUES ET DÉVELOPPEMENTS DES RECHERCHES SUR LES DEUX GROUPES : SALPIDES ET DOLIOLIDES

Notre étude des Salpides et des Doliolides à Villefranche serait incomplète si nous n'abordions pas certains problèmes importants bien que nous n'ayons pas tous les éléments pour les résoudre. En effet nous pensons que le fait de bien poser un problème est déjà un pas vers sa résolution. Telle sera la principale préoccupation des prochains chapitres.

CHAPITRE I. — ÉTUDE DE LA NUTRITION ET DE LA FILTRATION

Nous avons indiqué précédemment que certaines abondances de Salpes ou de Doliolides pourraient se produire dans des secteurs riches en algues phytoplanctoniques celles-ci constituant la majorité de la nourriture de nos groupes zoologiques. FENAUX (1968) a rassemblé les données actuelles au sujet du mécanisme alimen-

taire chez les Tuniciers et notre objet n'est pas la description de ces mécanismes; seules quelques caractéristiques de la filtration de l'eau de mer nous ont paru intéressantes car elles donnent l'occasion de développements ultérieurs des recherches.

Il est assez facile d'observer le mécanisme de filtration de l'eau par les Salpes et les Doliolles; il suffit de mettre en contact des individus vivants avec une suspension de culture d'algue *Dunaliella*, *Monochrysis* ou autre qui ont l'avantage, par rapport à l'encre de chine souvent utilisée dans ces expériences, de ne pas trop obscurcir le champ d'observation et surtout de représenter une nourriture possible pour nos individus. On peut rapidement constater à l'aide de telles expériences élémentaires des réponses bien différentes suivant les cas: certains individus ne réagissent absolument pas, d'autres déclenchent le processus de filtration après un certain temps d'attente, d'autres encore se mettent immédiatement à filtrer l'eau très activement. Nous voudrions à titre d'exemple, donner le détail d'une de ces expériences montrant un cas extrême chez *Doliolum nationalis* avec une suspension d'algues très concentrée.

Le 17/10/67 nous avons placé un phorozoïde de *Doliolum nationalis* dans une suspension d'algues *Dunaliella marina* (à 14 h 58). Le mucus forme aussitôt le filtre dans le pharynx de l'individu, le cordon muqueux pénètre dans l'œsophage puis se rassemble en boulette dans l'estomac après rotation à l'intérieur de celui-ci. A 15 h 02 la première boulette quitte l'estomac et pénètre dans le tube digestif, une autre est en formation dans l'estomac. La première est éjectée du tube digestif à 15 h 09, une troisième de 15 h 10 à 15 h 13. A 15 h 10 la filtration s'arrête brusquement, le cordon muqueux se rompt à l'entrée de l'œsophage, une nouvelle filtration débute à 15 h 13, la 4^e pelote fécale a effectué son passage dans le tube digestif de 15 h 14 à 15 h 17, la 5^e de 15 h 19 à 15 h 23, la 6^e de 15 h 23 à 15 h 25, nouvel arrêt, etc... L'expérience a continué ainsi jusqu'à 17 h avec alternance de filtration intense et de repos de courte durée. Le transfert au travers du tube digestif dure de 2 à 3 minutes.

Cette expérience, réalisée avec un individu vivant de *Doliolum nationalis* n'a pas une valeur absolue, elle n'indique pas que les Doliolides se livrent à cette filtration intense de façon régulière dans la mer, elle montre un cas extrême de forte concentration en algues phytoplanktoniques qui provoque une réaction possible de l'individu devant certaines conditions que nous lui avons imposées.

Cette expérience correspond à un phénomène d'agglomération d'algues vivantes (on le voit en dilacérant quelques « pelotes fécales » qui n'ont subi aucune attaque dans le tube digestif pendant un transfert très court) par le phorozoïde dans du mucus; cela peut être également réalisé par les Salpes. On peut imaginer que cette filtration intense pourrait se produire dans la mer et aurait alors des conséquences sur la définition du rôle des Tha-

liacés. Ce phénomène, donnant aux cellules phytoplanctoniques vivantes agglomérées dans le mucus une densité plus grande que celle des cellules isolées, permettrait une plongée de matière nutritive vers les eaux plus profondes où les algues sont normalement absentes et où la vie est abondante; ce processus favoriserait l'apport de nourriture aux couches qui en sont dépourvues et donnerait ainsi un rôle important aux Thaliacés.

A leur sujet nous devons noter que les seules observations relatées par les auteurs concernent la compétition entre nos espèces et les autres espèces planctoniques qui filtrent les particules phytoplanctoniques ou autres. Ainsi Foxton (1961, p. 3) montre dans l'Atlantique, la compétition entre *Salpa fusiformis* et les Euphausiacés du « Krill » qui nourrissent les Cétacés. Une vue quelque peu anthropocentrique peut même faire envisager un caractère « d'espèce nuisible » attaché aux Salpes qui par ailleurs ne font pas partie du régime alimentaire des poissons et représentent donc une consommation de phytoplancton n'aboutissant pas à des formes économiquement intéressantes pour l'homme.

Nous pensons donc que les Salpes et les Doliolles, qui sont en réelle compétition avec les espèces épiplanctoniques phytophages, participent au transfert énergétique entre les eaux de surface et les eaux sous-jacentes et ont ainsi un rôle de première importance dans l'économie des mers du fait des grandes quantités de matières nutritives mises en jeu dans le processus de filtration et d'agglomération des particules.

Avant de noter quels développements pourront prendre les recherches dans cette direction nous devons donner d'autres indications qui serviront à préciser les axes de recherche.

Nous avons analysé précédemment un ensemble de pêches effectuées à Villefranche nuit et jour pendant trois jours (du 5 au 8 juillet 1967) : les espèces *Doliolum nationalis* et *Doliolina mülleri* y sont abondantes, mais le nombre d'individus des deux espèces présentant un tube digestif plein (2 à 4 futures « pelotes fécales ») paraît beaucoup plus grand chez les individus pêchés la nuit que chez les individus pêchés le jour. La plupart de ces derniers présentent un tube digestif et un estomac complètement vides. Il y a donc un problème de nutrition liée à l'alternance nuit-jour avec préférence pour la nuit. Une expérience de pêche ne suffit pas pour tirer des conclusions définitives, mais elle permettra d'amorcer des recherches dans cette direction.

Après avoir observé les facultés étonnantes de filtration de l'eau de mer par les Salpes et Doliolles, nous avons voulu effectuer des mesures préliminaires pour évaluer ces possibilités. Un certain nombre d'expériences ont eu lieu dans ce but, cependant les premiers résultats se sont parfois montrés décevants les méthodes n'étant pas assez fidèles.

Nous avons voulu mesurer par comparaison avec un témoin, la diminution de la concentration d'une suspension d'algues phytoplanktoniques après introduction en son sein de quelques individus de *Thalia democratica* ou *Salpa fusiformis*. La mesure est effectuée par comptage, au microscope inversé, du nombre d'algues contenues dans des petits volumes prélevés dans le récipient aquarium toutes les 5 minutes puis toutes les 15 minutes. Nous avons obtenu une grande majorité de résultats incohérents (dus à un témoin non stable, à des mauvaises fixations des échantillons, etc.), cependant nous citons ces expériences car deux d'entre elles ont donné des résultats cohérents qu'il nous paraît difficile d'attribuer au hasard. Il semblerait, d'après ces deux expériences que la concentration pourrait diminuer de 1/3 pendant les 30 premières minutes, un plateau s'établissant alors que les tubes digestifs des individus sont pleins (ce qui est visible à l'œil nu car le nucleus prend alors une couleur vert-foncé). Nous avons complètement abandonné ces méthodes trop longues et surtout trop peu sûres.

Le même genre d'expérience a été tenté en effectuant les comptages directement dans l'eau d'élevage avec un compteur de particules Coulter. Une expérience préliminaire a été réalisée avec B. HIREL, avec une concentration d'algues moyenne de l'ordre de 50 000/ml. Des blastozoïdes de *Salpa fusiformis* sont introduits dans la suspension d'algues et des comptages sont effectués avec la sonde de 100 μ du compteur « Coulter » sur 0,5 ml de solution. Avec une concentration moyenne (8 ml de culture dense (4 millions de cellules par ml) dans 700 ml d'eau de mer filtrée) l'expérience a donné des comptages de l'ordre de 12 000 pour les petites particules et a fourni des résultats intéressants pour l'avenir de la méthode appliquée aux Salpes. Les résultats, en nombre moyen en fonction de la taille des particules et en volume des algues comptées (1) montrent d'abord que la filtration intéresse les particules de toutes tailles, les individus n'effectuent donc aucun choix dans la gamme de tailles offertes (diamètres de sphères équivalentes de 5,76 μ à 13,58 μ). Ils montrent ensuite que la filtration s'effectue rapidement et qu'elle fait diminuer sensiblement la concentration de la suspension d'algues. En 1 h 20, durée de l'expérience, la diminution de la concentration atteint 42 %. Au départ on a 100 %, il reste 58 % des algues (en volume) 1 h 20 après le début de l'expérience, la concentration met donc près de deux heures pour diminuer de moitié. Ce résultat, qu'il ne faut pas considérer dans l'absolu, ne permet pas une étude quantitative du phénomène de filtration, mais permet d'affirmer que nous possédons maintenant une méthode dont la mise en œuvre ne nécessite plus que quelques expériences préliminaires pour éliminer quelques imprécisions qui se présentent encore; effet de la concen-

(1) Nous ne donnons pas le détail de ces courbes car leur interprétation demanderait des développements qui dépassent le cadre du présent travail.

tration sur la mise en marche de la filtration par les individus, effet du champ électrique sur ce même phénomène, effet de l'agitation, etc... Tout cela sera l'objet de travaux ultérieurs.

Le but à atteindre est, dans une première étape, la délimitation des capacités de filtration des individus en fonction des conditions de milieu; il s'agit de savoir quel est l'« effet » des Thaliacés dans un milieu donné au point de vue de la consommation de matière nutritive phytoplantonique. Après ces évaluations de la filtration effectuée par les Salpes et les Doliolles, pourront commencer des études portant sur la nutrition; il sera alors intéressant de savoir quelle partie de la matière filtrée est utilisée par les animaux pour leurs besoins propres. L'étude des échanges respiratoires deviendra indispensable et de très nombreux problèmes pourront se dégager au cours de ces recherches.

CHAPITRE II. — PERSPECTIVES EN ÉCOLOGIE ET EN BIOLOGIE DES SALPIDES ET DES DOLIOLIDES

Dans notre domaine, contrairement à celui des Sciences « exactes », la seule façon de vérifier une approche de la vérité par un ensemble d'hypothèses est le double critère de *Cohérence* et de *Fécondité* de ces hypothèses. D'une part il s'agit de savoir si l'ensemble est cohérent, s'il n'est pas en contradiction avec ce qui est déjà admis et ce qui est observé, c'est l'objet des développements de nos chapitres précédents; d'autre part cet ensemble ne doit pas aboutir à une « impasse », c'est ce que nous avons essayé de montrer dans les conclusions partielles et c'est ce que nous voudrions exposer rapidement dans ce dernier chapitre qui se veut plus « prospectif » que les autres en énumérant les questions importantes qui surgissent à partir des recherches amorcées dans le présent travail.

Nous avons vu l'évolution de populations de Salpes et de Doliolles dans nos eaux, nous avons essayé de donner une idée de l'extension de ces populations mais nous ne savons rien du détail de la répartition des individus. Nous ne savons pas dans quelle mesure cette répartition est hétérogène; l'étude précise de quadrillage de points de prélèvements de maille plus ou moins grande permettrait une approche du problème. De même les Salpes et Doliolles forment-ils des essaims? Quelle serait alors leur taille? leur nature? L'étude de l'échantillonnage serait alors nécessaire. Quelle est la structure d'une grande population au niveau de ses limites dans l'espace? Quels individus permettront la naissance d'autres grandes populations plus tard ou ailleurs? Telles sont

les questions qui se posent encore au sujet de la forme des populations.

Après l'aspect descriptif des populations vient l'aspect « déterministe » : quelles sont les causes d'un développement important de Salpes ou de Doliolides ? Dans quelles mesures les facteurs du milieu interviennent-ils ? quels sont les facteurs limitants ? Quelles sont les conditions nécessaires à la poursuite des cycles de développement ? Quelles sont celles qui provoquent un arrêt de ces cycles ? Ces questions seront abordées au moyen du développement des élevages contrôlés en laboratoire ainsi que du développement de moyens de prélèvements en mer dans des conditions plus strictes de définition du milieu.

L'aspect « économique » intervient ensuite : le rôle des Tuniciers pélagiques dans le milieu marin, dans l'« économie des mers » devra faire l'objet de recherches précises ; quels sont les rapports entre ces groupes zoologiques et d'autres populations planctoniques ? Rapports d'exclusion, de compétition, ou de symbiose ? Ce genre de question ne peut être abordé que grâce à un travail avec des spécialistes d'autres groupes.

Enfin quelques études plus spécifiques doivent concerner le comportement des individus eux-mêmes. Les liens des individus dans une chaîne de blastozoïdes par exemple (coordination des mouvements de nage, transmission d'information d'un individu à l'autre, nature des contacts entre individus..., etc...).

CONCLUSION GÉNÉRALE (1)

Cette étude écologique des Salpides et des Doliolides à Villefranche nous a montré les caractères des différentes espèces ; pour chacune nous avons obtenu, sur plusieurs années d'observations, un schéma cohérent de la distribution. Nous avons noté les périodes d'abondance et d'absence, mais ce qui nous semble plus important encore, nous avons pu montrer qu'une période d'abondance est en même temps une période de *reproduction* de l'espèce avec accomplissement du cycle tel que nous l'avons décrit à la fin de notre première partie (schémas de conclusion). Ces résultats nous amènent à une première remarque générale :

Pour dépouiller des résultats de façon valable en vue de leur utilisation dans une étude portant sur l'écologie des Salpides et

(1) Cette conclusion concerne également la 1^{re} partie publiée dans une précédente livraison de *Vie et Milieu*, 22 (2B), 1971.

surtout sur les Doliolides, il est indispensable de noter les stades présents dans les échantillons.

Nous avons vu en effet que le caractère « présence ou absence » d'une espèce est moins important que celui de « présence ou absence d'une population en reproduction » (*Salpa fusiformis* et tous les Doliolides par exemple). Nous avons vu également comment une publication de résultats fort intéressants peut poser des problèmes délicats d'interprétation dès que l'on fait intervenir l'étude des stades récoltés (BERNER, 1960).

Dans ce travail nous avons mis en évidence les cycles de développement des espèces par l'observation des maximums des types d'individus successifs. C'est la première fois qu'est montrée cette succession de maximums, c'est la première fois que nous possédons une possibilité d'évaluation de la durée du cycle. Nous pouvons faire une deuxième remarque qui a trait à nos groupes zoologiques :

*Dans les eaux de Villefranche, les Salpes ont leur période d'abondance au moment du développement d'une population de blastozoïdes jeunes bourgeonnés de façon intense par des oozoïdes et par la production immédiate de nouvelles générations provenant des oozoïdes nés des blastozoïdes nombreux. Les Doliolides montrent au cours de leur période d'abondance, le développement d'un seul cycle avec succession des différents stades. Un deuxième cycle peut parfois être mis en évidence dans l'année mais il est alors d'importance moindre. L'espèce *Doliolum nationalis*, par son cycle court, montre des possibilités semblables à celles des Salpes c'est-à-dire une succession d'un grand nombre de générations successives de phorozoïdes bourgeonnés les uns par les autres pendant toute la période d'abondance.*

Nos résultats, basés uniquement sur des moyennes d'effectif calculées sur un grand nombre de pêches au même point dans les mêmes conditions montrent, malgré les importantes variations d'une pêche à l'autre, une remarquable cohérence. L'homogénéité des résultats prouve donc que, pour toutes les espèces considérées, nous avons pu observer l'évolution d'une seule population en fonction du temps, et cela malgré le fait évident que les pêches successives montrent des variations incompatibles avec l'idée d'une population stable. L'explication qui s'impose est que nous effectuons des prélèvements, très variables, à des instants donnés, dans une population de très grande extension, population qui doit être envisagée à l'échelle de la mer Ligure. Cette population évolue et de nombreux prélèvements au même point, même si les masses d'eau y varient constamment, permettent d'avoir une vue d'ensemble sur l'évolution de la population dont l'extension dépasse de beaucoup

le cadre restreint de la simple station de pêche. Nous pouvons formuler la troisième remarque générale :

Une station, dans notre région de Villefranche, même si elle est située près de la côte (1), permet d'avoir une vision plus générale sur une population de grande extension dans le bassin méditerranéen de mer Ligure, à condition de multiplier le nombre de prélèvements à cette station.

Il faudra d'ailleurs préciser encore les limites de ces populations car nous avons vu que si les points de la rade et ceux situés en A ou en G montrent des situations semblables, il n'en est probablement pas de même du point J et des points centraux de la mer Ligure que nous connaissons encore fort mal.

Il nous a été possible de généraliser à toutes les espèces de Salpides et de Doliolides la notion de grande population lors de conditions particulièrement favorables. Le déterminisme de ces invasions nous échappe encore mais leur étude sera facilitée dans notre région par nos observations qui permettront de limiter à certaines époques privilégiées l'effort de pêche et d'analyse du milieu.

Notre travail souligne encore une fois l'importance des deux groupes dans le zooplancton. TREGOUBOFF (1965), les qualifiait de « Planctontes de haute mer », cette notion nous paraît trop imprécise, en effet si elle a le sens de « plancton océanique », elle ne peut rendre compte des phénomènes de grands développements observés par des faibles fonds et près de la côte dans le golfe du Lion, pour ne citer que cet exemple. Il s'agit ici d'espèces capables de montrer des populations de grande extension, à l'échelle des bassins marins, se développant aussi bien dans le domaine océanique que néritique. Aucun terme ne permet de caractériser de tels planctontes si ce n'est celui d'« adiaphorique » (2) préconisé par SMAYDA (1958) pour le phytoplancton (cité par PÉRÈS et DEVÈZE, 1963). Il ne nous semble pas nécessaire d'adopter ce terme dont le sens n'est pas assez évident et nous nous contentons d'énoncer la remarque générale suivante :

Les Salpides comme les Doliolides sont des groupes zoologiques pélagiques qui possèdent la faculté de montrer des populations très denses et très étendues en même temps, grâce à leur grand pouvoir de dissémination dû à la rapidité de développement dans des conditions très favorables.

(1) Contrairement à ce que souligne TRÉGOUBOFF (1965, p. 3) qui écrit : « ... l'écologie des Doliolides, qui sont comme tous les Thaliacés des planctontes de haute mer, ne peut être considérée comme valable quand on se fonde, pour la formuler, exclusivement sur l'étude du plancton récolté dans les eaux littorales ».

(2) Du grec *adiaphora* : choses indifférentes.

Enfin nous avons effectué une première approche du problème de la filtration de l'eau de mer par les Salpides et Doliolides. Nous avons constaté que des individus isolés possédaient un pouvoir de filtration considérable. La consommation de phytoplancton pendant une invasion de Salpes ou de Doliolides doit donc être d'une importance extrême dans l'économie des mers. Nous posons quelques jalons permettant le départ de toutes sortes de recherches sur les Salpides et les Doliolides. Nous pouvons terminer ce travail par une dernière remarque générale qui pourra servir de nouveau point de départ pour les recherches nécessaires au sujet de ces planctontes :

Les Salpides comme les Doliolides ont une très grande capacité de filtration de l'eau de mer dans laquelle ils vivent, ils retiennent des quantités considérables de particules phytoplanctoniques ou inertes. On peut considérer que ces groupes zoologiques ont un rôle de premier plan dans le « broutage » effectué dans les couches superficielles des mers; ils ne consomment pas la totalité de la matière nutritive filtrée et ont certainement un rôle dans le transfert de cette matière vers d'autres utilisateurs que les formes épiplanctoniques avec lesquelles ils sont en compétition. Les Salpides et les Doliolides sont donc des groupes de première importance dans l'étude du milieu marin, ils ne peuvent laisser indifférents les océanographes.

RÉSUMÉ

L'étude écologique des Doliolides abordée ici montre que *Doliolum nationalis*, grâce au cycle court de développement qu'elle observe, se comporte comme les Salpides : la période d'abondance correspond à une succession d'un grand nombre de générations de phorozoïdes bourgeonnés les uns par les autres tant que les conditions sont favorables. Les espèces *Doliolina mülleri* et *Dolioletta gegenbauri* qui observent le cycle normal avec alternance de générations, montrent un seul cycle ou tout au plus deux dans l'année : on peut en effet observer la succession des maximums de phorozoïdes, de larves et oozoïdes et enfin de nourrices pendant la période d'abondance.

Les Doliolides, comme les Salpides, possèdent la faculté de montrer des populations très denses et très étendues.

Nous montrons enfin que les Salpides et les Doliolides ont une très grande capacité de filtration de l'eau de mer; ils retiennent des quantités considérables de particules phytoplanctoniques et

inertes. On peut considérer que ces groupes ont un rôle de premier plan dans le « broutage » effectué dans les couches superficielles des mers. Des questions nouvelles sont enfin posées pour permettre des développements ultérieurs de recherches sur ces groupes zoologiques.

SUMMARY

The ecological study of the doliolids approached here, shows that *Doliolum nationalis*, because of the short cycle of development it follows, behaves like the salpids : the prolific period corresponds to a succession of a great number of phorozoidal generations budded by one another as long as conditions are favourable. The species, *Doliolina mülleri* and *Dolioletta gegenbauri*, which follow the normal cycle with alternating generations, show only one cycle, or at most two, a year : in fact the succession of maximums of phorozoids and gonozoids, larvae and oozoids, and lastly old nurses, can be observed during the prolific period.

Doliolids, like salpids possess the faculty of presenting a very dense and extensive population.

Finally we point out that salpids and doliolids have a great capacity to filter water; they retain considerable quantities of phytoplanktonic and inert particles. It could be considered that these groups play a very important part in the grazing carried out in the superficial layers of the sea. Lastly, new questions are asked in order to permit further development in the research of these zoological groups.

ZUSAMMENFASSUNG

Die ökologische Untersuchung der Dolioliden zeigte, dass sich *Doliolum nationalis* dank seines kurzen Entwicklungszyklus wie die Salpen verhält : die Proliferationsphase entspricht einer Folge zahlreicher aneinandergelagerter Phorozoidengenerationen, die unter günstigen Bedingungen auseinander hervorgehen. *Doliolina mülleri* und *Dolioletta gegenbauri*, die einem normalen Zyklus mit Generationswechsel folgen, zeigen einen einzigen oder höchstens zwei Zyklen pro Jahr : effektiv kann eine Folge der Maxima von Phorozoiden und Gonozoiden, Larven und Oozoiden und schliesslich Jungtieren während der Proliferationsperiode beobachtet werden.

Dolioliden wie Salpiden können sehr dichte und weit verbreitete Bestände zeigen.

Salpiden und Dolioliden verfügen über ein sehr grosses Filtriervermögen : beträchtliche Mengen von Phytoplankton und Schwebepartikeln werden zurückgehalten. Es darf angenommen werden, dass diese Gruppen eine wichtige Rolle im « grazing » der Oberflächenschichten spielen. Neu gestellte Fragen sollen die weitere Entwicklung der Erforschung dieser zoologischen Gruppen ermöglichen.

BIBLIOGRAPHIE

- BARNES, B.I., 1961. Continuous plankton records. IV - Thaliacea. *Bull. mar. Ecol.*, 5 (42) : 102-105.
- BERNER, L.D., 1960. Unusual features in the distribution of pelagic tunicates in 1957 and 1958. *Rep. Calif. coop. ocean. Fish. Invest.*, 7 : 133-135.
- BERNER, L.D. and J.L. REID, 1961. On the response to changing temperature of the temperature-limited plankter *Doliolum denticulatum*. *Limnol. Oceanogr.*, 6 (2) : 205-215.
- BORGERT, A., 1894. Die Thaliacea der Plankton Expedition. C. Vertheilung der Doliolen. *Ergbn. Atlant Ozean Humbolt-Stift. Plankton-exped.*, 2, Eac, 68 p.
- BORGERT, A., 1896. Die Doliolum Ausbeute des "Vettor Pisani". *Zool. Jb. Anat.*, 9 : 714-719.
- BRACONNOT, J.C., 1963. Etude du cycle annuel des Salpes et Doliolies en rade de Villefranche-sur-Mer. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 28 (1) : 21-36.
- BRACONNOT, J.C., 1967. Sur la possibilité d'un cycle court de développement chez le Tunicier pélagique *Doliolum nationalis* Borg. *C.R. hebdom. séanc. Acad. Sci., Paris*, 264 : 1434-1437.
- BRACONNOT, J.C., 1970. Contribution à l'étude des stades successifs dans le cycle des Tuniciers pélagiques Doliolides. I. Les stades larvaire, oozoïde, nourrice et gastrozoïde. *Arch. Zool. exp. Gén.*, 111 (4) : 629-644.
- BRACONNOT, J.C., 1971. Contribution à l'étude des stades successifs dans le cycle des Tuniciers pélagiques Doliolides. II. Les stades phorozoïde et gonozoïde. *Arch. Zool. exp. Gén.*, 112 (1) : 5-32.
- BRACONNOT, J.C. et J.P. CASANOVA, 1967. Sur le Tunicier pélagique *Doliolum nationalis* Borg. en Méditerranée occidentale. *Rev. Trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit.*, 31 (4) : 393-402.
- CASANOVA, J.P., 1966. Pêches planctoniques superficielles et profondes en Méditerranée occidentale. VII. Thaliacés. *Rev. Trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit.*, 30 (4) : 385-390.

- FENAUX, R., 1968. Le mécanisme alimentaire chez les Tuniciers. *Annls biol. Copenh.*, 7 (7 et 8) : 345-368.
- FOXTON, P., 1961. *Salpa fusiformis*, Cuv. and related species. "Discovery" *Rep.*, 32 : 1-32.
- FRASER, J.H., 1949. The distribution of Thaliacea (Salps and Doliolids) in scottish waters (1920-1939). *Scient. Invest. Bd. Scotl.*, 1: 1-44.
- FURNESTIN, M.L., 1960. Zooplancton du golfe du Lion et de la côte orientale de Corse. *Rev. Trav. Inst. (scient. techn.) Pêch. marit.*, 24 : 153-252.
- GARSTANG, W., 1933. Report on the Tunicata, Part 1 : Doliolida. *Rep. Brit. antarct. Exp. Terra nova*, 4 (6) : 195-251.
- GODEAUX, J., 1960. Tuniciers pélagiques du golfe d'Eylath. *Bull. Sea Fish. Res. Stn Israël*, 29 : 9-15.
- GODEAUX, J., 1967. Une Salpe peu connue : *Thalia longicauda* Q. et G. *Annls Soc. r. zool. Belg.*, 97 (2) : 91-102.
- HARANT, H. et P. VERNIÈRES, 1938. Tuniciers. Faune Fr., 33 (2), 58 pp.
- HUNT, H.G., 1966. *Salpa fusiformis* in continuous plankton records during 1964. *Annls biol. Copenh.*, 21 : 60-61.
- KROHN, A., 1852. Ueber die Gattung Doliolum und ihre arten. *Arch. Naturgesch.*, 18 : 52-65.
- LO BIANCO, S., 1903. Le pesche abissali eseguita da F.A. Krupp col yacht Puritan nelle adiacenze di Capri ed in altre località del Mediterraneo. *Mitt. Zool. Stn Neapel*, 16 : 109-280.
- NAVARRO, F. de P., y M. MASSUTI, 1940. Composicion y ciclo annual del plancton superficial de la Bahia de Palma de Mallorca. *Notas Resum. Inst. esp. Oceanogr.*, 97 (2) : 1-67.
- NEUMANN, G., 1906. Doliolum. *Wiss. Ergebn. dt. Tiefsee-Exped. "Valdivia"*, 12 (2) : 95-243.
- NEUMANN, G., 1909. Mitteilung über eine neue Pyrosomen und Doliolum Art der deutschen Südpolar Expedition. *Zool. Anz.*, 33 (24/25) : 709-797.
- PÉRÈS, J.M. et L. DEVEZE, 1963. Océanographie biologique et Biologie marine. II. La vie pélagique. P.U.F., Paris, 511 pp.
- RUSSEL, F.S. and A.B. HASTINGS, 1933. On the occurrence of pelagic Tunicates (Thaliacea) in the waters of the english Channel off Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 18 : 635-640.
- SEWELL, R.B., 1953. The pelagic Tunicata. *Scient. Rep. John Murray Exped.*, 10 (1) : 1-90.
- SOUTHWARD, A.J., 1962. The distribution of some plankton animals in the english Channel and approaches. II. Survey with the Gulf III high-speed-sampler. 1958-60. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 42 : 275-375.
- THOMPSON, H., 1948. Pelagic tunicates of Australia. Commonwealth Council for scientific and industrial research, Australia, 196 p.
- TOKIOKA, T., 1960. Droplets from the plankton net. XIX- A glimpse upon Chaetognaths and pelagic tunicates collected in the lagoon water near Noumea, New Caledonia. *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, 8 : 51-53.

- TREGOUBOFF, G., 1965. La distribution verticale des Doliolides au large de Villefranche-sur-Mer. *Bull. Inst. océanogr., Monaco*, **64** (1333), 47 p.
- ULJANIN, B., 1884. Die Arten der Gattung Doliolum im Golfe von Neapel. *Fauna Flora Golf. Neapel*, **10** : 1-140.
- VIVES, F., 1966. Zooplancton nerítico de las aguas de Castellon (Mediterraneo occidental). *Investigación pesq.*, **30** : 49-166.
- WIRZ, K. et M. BEYELER, 1954. Recherches sur le zooplancton de surface dans l'ouest de la Méditerranée occidentale en juin et juillet 1952. *Vie Milieu, suppl.* **3** : 96-114.

Reçu le 24 avril 1971.