

**Spéciation chez les Chaetognathes du genre *Spadella* dans quelques grottes sous-marines de la Méditerranée Nord-Occidentale**

Jean-Paul CASANOVA

Laboratoire de Biologie Animale (Plancton), Université de Provence, 3 Place Victor Hugo, 13331 Marseille Cedex 3 (France)

Le premier Chaetognathe cavernicole, *Spadella ledoyerii*, a été décrit dans la grotte sous-marine obscure des Trémies, près de Cassis (Casanova, 1986). J'avais alors émis l'hypothèse qu'aux trois paramètres essentiels caractérisant ce biotope sélectif bien particulier, obscurité, calme hydrodynamique et rareté des proies, semblaient correspondre trois adaptations de l'espèce, à savoir, respectivement : grand développement de la tache pigmentée des yeux, réduction des nageoires latérales et régime plus ou moins nécrophage. Cette découverte m'a incitée à poursuivre les recherches dans les grottes et, grâce à la collaboration de deux collègues<sup>1</sup>, j'ai pu obtenir des spécimens de la région marseillaise et du Parc régional naturel de Corse.

**1.- Inventaire spécifique**

On trouvera, dans le tableau 1, l'inventaire des espèces récoltées dans les grottes prospectées.

a) *Spadella ledoyerii*. Les trois exemplaires capturés dans la grotte du Grand Conglou correspondent à la diagnose de l'espèce, notamment la réduction des nageoires latérales. On note cependant deux différences avec ceux de la grotte des Trémies. L'une concerne les nageoires latérales, qui débutent un peu en avant du septum transversal, l'autre les dimensions beaucoup plus faibles de la tache pigmentée des yeux : à taille comparable (4,7 et 4,8 mm), celle-ci est deux fois plus grande chez les spécimens de la grotte des Trémies (fig. 1a,b).

b) *Spadella sp. 1*. Il s'agit de cinq spécimens qui ressemblent à *S. cephaloptera*, espèce nérétique commune en Méditerranée, mais qui en diffèrent par quelques caractères morphologiques (couronne ciliaire, vésicules séminales) et physiologique (mode de reproduction).

La couronne ciliaire, réniforme, débordant largement les parois du cou sur la cloacette (fig. 1c) ; elle est ovale ou circulaire et plus petite chez les spécimens de *S. cephaloptera* décrits par les auteurs (Ghirardelli, 1968) et chez ceux provenant de récoltes que j'avais effectuées dans l'étang de Diana (Corse orientale) en été 1966 (fig. 1d).

Les vésicules séminales, petites, sont situées très près de l'extrémité du segment caudal, à une distance comprise entre le quart et le cinquième postérieur, alors qu'elles en sont plus éloignées chez *S. cephaloptera* (entre le tiers et le quart postérieur).

Si la position des vésicules séminales est un caractère relativement stable, on sait que la forme et la taille de la couronne ciliaire varient chez certaines espèces (Ghirardelli, 1968). Pour s'appuyer sur ces critères morphologiques, il faudra, d'une part, observer un plus grand nombre d'échantillons et, d'autre part, les comparer à des spécimens de *S. cephaloptera* du golfe de Marseille.

Le mode de reproduction particulier de cette forme, en revanche, plaiderait en faveur d'un isolement reproductif. En effet, la fécondation croisée est la règle chez les Spadelles et j'ai même mis en évidence des relations entre la morphologie du corps et la parade sexuelle chez une nouvelle espèce de *Paraspadella* des côtes du Japon, en cours de description. Or, chez trois de ces spécimens cavernicoles, l'autofécondation est évidente : sur une photographie de l'un d'eux (fig. 1e), on voit bien les spermatogones, réunis en amas réguliers, circuler dorsalement depuis les vésicules séminales jusqu'aux orifices génitaux femelles, le long de la base des nageoires latérales, entre celles-ci et la cloacette.

c) *Spadella sp. 2*. Là aussi le nombre de spécimens étudiés est faible : quatre, qui proviennent de la grotte de la Faïelle sur la côte occidentale de la Corse près de Galéria. Tous de très petite taille (2,4 à 2,8 mm), bien que mûrs, ils se caractérisent, semble-t-il, par l'absence de nageoires latérales, qui pourrait ne pas résulter de leur détérioration, comme l'atteste l'excellent état de la nageoire caudale dans tous les cas. Mais il faudra s'en assurer par d'autres récoltes avant de décider de leur statut taxonomique.

grottes (profondeur-longueur)	Cassis (15-70m)	Golfe de Marseille (Grand Conglou 25-50m)	Corse (Riou Moyade 23-30m)	Corse (La Faïelle 8-50m)
<i>Spadella ledoyerii</i>	9	3		
<i>Spadella sp. 1</i>		1	4	
<i>Spadella sp. 2</i>				4

Tabl.1.- Inventaire des *Spadella* récoltées à l'aide de pièges dans quatre grottes sous-marines de Méditerranée.



Fig.1.- Tache pigmentée de l'œil de *Spadella ledoyerii* de la grotte des Trémies (a) et du Grand Conglou (b). Couronne ciliaire de *Spadella sp. 1* (c) et *S. cephaloptera* de l'étang de Diana (d). Autofécondation chez *Spadella sp. 1* (e) : observer les amas de spermatogones (Sp) circulant des vésicules séminales (VS) vers les orifices génitaux femelles (OG).

**2.- Discussion**

Bien que la découverte des Chaetognathes cavernicoles soit récente et les observations encore fragmentaires, comme on vient de le voir, on peut néanmoins déjà tirer quelques enseignements sur la spéciation de ces organismes dans les grottes sous-marines de Méditerranée.

En l'état actuel des connaissances, seule *Spadella ledoyerii* peut être tenue pour une bonne espèce. Les grottes où elle vit, des Trémies notamment, n'étant immergées que depuis le dernier stade glaciaire, cela signifie vraisemblablement que son isolement spécifique serait récent, à moins qu'elle n'ait déjà existé dans des grottes restées immergées durant ce stade. Il semble, en effet, que l'on ne puisse pas la tenir pour une espèce profonde vivant aussi dans le milieu cavernicole comme cela a été montré chez quelques groupes zoologiques tels que les Spongaires (Pouliquen, 1969), les Scléractiniaires (Zibrowius, 1971) ou les Bryozoaires (Harmelin, 1976), car aucun Chaetognathe benthico-planctonique abyssal, ni aucune des Spadelles trouvées jusqu'à 1500 m de profondeur ne montrent de réduction des nageoires latérales. Les dimensions de la cellule pigmentée de l'œil, en revanche, sont vraisemblablement une adaptation à la luminosité ambiante de chaque grotte; des mesures de celle-ci devraient le confirmer.

La modification du mode de reproduction (remplacement de la fécondation croisée par l'autofécondation) est, semble-t-il, une étape préalable dans le processus de spéciation; l'obscurité régnant dans les grottes, qui rendrait impossible la parade sexuelle décrite chez les Spadelles, peut l'expliquer. Les expériences prévues de croisement entre *S. cephaloptera* et *Spadella sp. 1* permettront de dire si cette dernière a franchi le stade de l'identité spécifique.

**Références**

- Casanova (J.-P.), 1986.- Rapp. Comm. int. Mer Médit., 30 (2), P-III 5 : 196.  
Ghirardelli (E.), 1968.- Adv. mar. Biol., 6 : 271-375.  
Harmelin (J.G.), 1976.- Mém. Inst. océanogr., Monaco, 10 : 1-326.  
Pouliquen (L.), 1969.- C.R. Acad. Sci., Paris (sér.D), 268 : 1324-1326.  
Zibrowius (H.), 1971.- Rapp. Comm. int. mer Médit., 20 (3) : 243-245.

1) Je remercie les Drs. M. Verlaque (Laboratoire d'Ecologie du Benthos et de Biologie végétale marine, Marseille-Luminy) et H. Zibrowius (Station marine d'Endoume) de m'avoir confié ce matériel.

**The Stagnone Sound (W Sicily) : a case history in the adaptation of Zoobenthos to a marine segregated environment**

Renato CHEMELLO\* and Silvano RIGGIO\*

\*Istituto di Scienze della Terra dell'Università di Catania (Italia)

\*\*Istituto di Zoologia dell'Università di Palermo, Via Archirafi, 18, 90123 Palermo (Italia)

Reproductive isolation of the genotypes selected in a peculiar environmental system is a prerequisite for the evolution of new taxa, which in the terrestrial biota is attained through the onset of spatial and/or ecological barriers. The constancy of the leading abiotic parameters and the physical continuum of the marine environment are on the other hand a severe restraint towards the isolation of selected gene pools, due to the high dispersal power of planktonic larvae. According to MAYR (1969), "...the genetic component of the phenotypic variation with changing water conditions seems smaller in the marine animals...The very free gene flow will result in a highly panmictic condition. All this counteracts local genetic differentiation and favors developmental flexibility..." A theoretical model of a marine biotope favourable to genetic isolation is provided by a segregated coastal lagoon widely communicating with the open sea and affected by an intense water renewal which results in salinities and temperatures by no means lower than in the open sea; in such a case the larvae inflowing with the currents should be selected against factors as the water temperature and local salinity related solely to the hydrodynamicism and the nature of the substrata thereby giving rise to different types which could in their turn migrate back into the sea. Shallow seabeds encircled by islands and stretching around arid or semi-arid continental regions fit the model: a case is provided by the bottoms off the Gulf of Gabes, Tunisia; a second case is the shallow sound of the Stagnone di Marsala. This "marine lagoon" communicates with the open sea through its northernmost and southernmost mouths; inside the lagoon at least three minor basins can be identified from the hydrodynamic point of view, distinguished by depths varying from 0.10m to 2.0m and spatially separated by three flat calcareous islets (RIGGIO et al., 1983).

The marine zoobenthos is characterized by the frequent occurrence of phenotypes which can be referred to as: a) partly or wholly reversible adaptations to the dominant thermal and hydrodynamic conditions; b) irreversible processes of genotypic selection and ecological segregation.

Numerous examples of both phenomena are observed in typically marine groups. Reversible adaptations to the hydrodynamicism, of a non-genetic nature, are observed in the following taxa: the benthopelagic populations of the Demospongia *Geodia cydonium*, characterized by sterellars sensibly smaller than open sea populations (CORRIERO, 1982-83); the colonies of the Hydroid *Agaophenia harpago* attaining a gigantic size; *Plumularia obliqua*, (Hydroidea) showing a peculiar intrathecal morphology; *Cladocora caespitosa* living as an epibiont with corallites far longer than normal; the epiphytic Bryozoa *Aetea sica* budding well developed sacculi (RIGGIO S. e R. CHEMELLO, 1986). Within the genetically established cases can be listed all the endemisms so far described in widely plastic taxa. Three new species of Doridacea have been so far identified among the Opistobranchia. They are *Chromodoris* sp. (GARCIA-GOMEZ et al., in press), *Discodoris* sp. and *Doriopsisilla* sp. The Gastropod *Calliostoma laugieri spongicarum*, whose distribution is restricted to the coast of the Gulf of Gabes and the Stagnone di Marsala as well (CHEMELLO and RIGGIO, a; b, in press) is also frequent; even the fish fauna includes an endemism, a small sized Gobiid, *Pomatoschistus tortonesei*, which is not reported elsewhere. No data are available for other taxonomic groups, which are still under study.

The high frequency of microevolutionary phenomena in the zoobenthos and the convergence observed in most characters makes their occurrence by chance rather unlikely; moreover the "endemisms" are by no means consistent with the evolutionary patterns typical of brackish coastal lagoons in central and northern Mediterranean. Their unique morphological characteristics stress the influence exerted on the benthic fauna of by a marine semiclosed system inside the lagoon, restricted to its central basin and including the two islets. The high summer temperatures and salinities and the skimming-oscillating water flow should select genotypes particularly well adapted to ecological factors typical of a sea situated much more South. Similar conditions dominate in the Gulf of Gabes and both biotopes might be a source of rapid biogeographic differentiation.

**References**

CHEMELLO R. and S. RIGGIO, in press. A up to date list of the Mollusca recorded in the Stagnone di Marsala (W. Sicily), X Int Malacological Congress of Unitas Malacologica, Tubingen, 27, 08-05-09, 1989.

CHEMELLO R. and S. RIGGIO, in press. The role of the Mollusca in the Stagnone di Marsala (W. Sicily) as a model of an ecological approach to a southern marine lagoon. *Ibidem*, 1989.

CORRIERO, G., 1982-83. Note sul popolamento di Poriferi dello Stagnone di Marsala (Sicilia). *Nova Thalassia*, 6, suppl.: 213-223.

GARCIA-GOMEZ J.C., R. CATTANEO-VIETTI and R. CHEMELLO, in press. On a new and a little known Chromodoride (Mollusca: Nudibranchia) from the Mediterranean Sea. *Actas VII congr. Nac. de Malacología*, Sevilla: 1-19.

RIGGIO S., S. CALVO, G. di PISA, G. GENCHI, A. LUGARO and S. RAGONESE, 1983. The Stagnone lagoon (W. Sicily): an ecological approach to the management of its natural resources. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 28, 6:143-146.

RIGGIO S. e R. CHEMELLO, 1986. Lo Stagnone di Marsala (Sicilia occidentale): area confinata o laboratorio per l'evoluzione di taxa bentonici? *Nova Thalassia*, 8, suppl. 3: 683-684.