

***Botrylloides diegensis* Ritter & Forsyth, 1917**

Noms vernaculaires : Botrylle de San Diego (FR), ascidia de San Diego (FR), California tunicate (UK), chain sea squirt (USA), San Diego sea squirt (UK).

AphiaID : 252278

CD_NOM : 837382

Classification : Phylum : **Chordata** > Classe : **Ascidiacea** > Ordre : **Stolidobranchia** > Famille : **Styelidae** > Espèce : *Botrylloides diegensis*.

Synonymes : *Botrylloides diegense* Ritter & Forsyth, 1917, *Botryllus diegense* (Ritter & Forsyth, 1917).

Risque de confusion avec : *Botrylloides violaceus* (Oka, 1927), *Botrylloides leachi* (Savigny, 1816), *Botrylloides perspicuum* Herdman, 1886.

Remarques : L'analyse de plusieurs échantillons prélevés en Bretagne et en Angleterre montre qu'un grand nombre de morphes intermédiaires entre *B. diegensis* et *B. violaceus* existent. Des analyses moléculaires ont montré que certaines colonies sans contraste de couleur (comme *B. violaceus*) étaient en fait des colonies de *B. diegensis* (1). Ces études moléculaires ont mis en évidence un nouveau clade en Angleterre qui pourrait être une nouvelle espèce (cryptique), morphologiquement similaire à *B. violaceus* mais divergent génétiquement d'environ 10% sur le marqueur COI (et également distinguées par le marqueur nucléaire 18S) (1). Bock et al. (2011) (2) avaient déjà mis en évidence un clade divergent (différent de celui identifié en Manche) dans les populations de *B. violaceus* introduites en Amérique du Nord. Enfin, une espèce cryptogénique (décrite en Europe et probablement native de cette région) appelée *B. leachi* est également très proche morphologiquement de *B. diegensis* et *B. violaceus* (1). Il apparaît donc essentiel que des analyses moléculaires soient effectuées pour distinguer *B. diegensis* de *B. violaceus* voire même des clades divergents.

DESCRIPTION ET IDENTIFICATION

Botrylloides diegensis est un tunicier colonial encroûtant qui forme des colonies mesurant quelques centimètres de diamètre. Chez les espèces du genre *Botrylloides*, chaque colonie est composée de nombreux individus appelés zoïdes, disposés en groupe (i.e. système) dans une matrice gélatineuse composée de tunicine, un polysaccharide similaire à la cellulose (3). Ces groupes de zoïdes peuvent prendre la forme d'ovales allongés ou sinueux, parfois ramifiés, à double rangées ou formant une chaîne (en série). Un groupe peut être constitué de douzaines de zoïdes, ovales ou en forme de larme d'environ 1 à 2 mm de long lorsqu'ils sont observés du dessus. *Botrylloides diegensis* peut revêtir deux morphotypes distincts composés de deux couleurs avec un anneau plus clair de couleur blanc, jaune, orange, ou verdâtre, brillant ou pâle localisé autour de l'orifice oral des zoïdes contrastant avec la couleur plus sombre des zoïdes (Figure 1) (4). Cependant, *B. diegensis* peut aussi être d'une seule couleur (généralement chez les spécimens orange), ce qui ne permet pas de le distinguer de *B. violaceus*. Les zoïdes d'un même groupe partagent le même orifice exhalant, et un système vasculaire commun. Les réseaux de vaisseaux sanguins transparents parcourant la matrice présentent des terminaisons en forme de petites gouttes de même couleur que les zoïdes dans la matrice entre les groupes de zoïdes et au



Figure 1 : Colonies de *Botrylloides diegensis* montrant les deux morphotypes composés de deux couleurs avec un anneau plus clair autour de l'orifice oral des zoïdes et contrastant avec la couleur plus foncée de la matrice.

Source : Bishop *et al.* 2015 (4)

niveau des contours de la colonie. L'orifice oral est situé à l'apex de chaque zoïde et est muni de petites tentacules au niveau interne de l'orifice. L'eau rentre dans la cavité du zoïde par cette ouverture. La cavité est percée de stigmates organisés en 10 à 12 rangées horizontales complètes, contrairement à *B. violaceus* chez qui la deuxième rangée (en partant du haut) est incomplète. Les larves, incubées dans un zoïde adulte, sont relativement petites (environ 0,5 mm de long sans tenir compte de la queue), et sont munies de 8 bourgeons ressemblant à des doigts, appelés ampoules, localisées à l'extrémité de la tête (Figures 2A et 2B). A l'inverse, les larves de *B. violaceus*, munies de 24 à 34 ampoules, sont roses et plus grosses que celles de *B. diegensis*.

En plongée, si on ne voit pas de grosses larves roses (à rechercher à la loupe, sous l'eau) à proximité de la colonie, ce qui orienterait vers *B. violaceus*, et s'il n'y a pas d'anneau clair autour des orifices exhalant (Figure 1) (4), ce qui orienterait vers *B. diegensis*, les *Botrylloides* de couleur vive (orange, jaune rouge etc.) ne peuvent pas être distingués au niveau spécifique. Des observations microscopiques couplées à l'utilisation des techniques moléculaires (génétique) sont nécessaires pour distinguer *B. diegensis* de *B. violaceus*. *Botrylloides perspicuum*, récemment introduit à San Diego et Mission Bay, a une matrice plus ferme et plus épaisse, avec des arrêtes qui séparent les groupes de zoïdes. Cette espèce présente des rangées de 18 stigmates, et les larves ont 8 ampoules.

BIOLOGIE ECOLOGIE

Reproduction – Cycle de vie :

Chez les ascidies coloniales, la reproduction est à la fois sexuée et asexuée. Comme toutes les espèces du genre *Botrylloides*, *B. diegensis* est hermaphrodite. Les gonades mâles et femelles sont séparées et se développent de chaque côté de l'animal avec un ovaire de chaque côté localisé postérieurement aux testicules (5). L'ovulation a lieu dans la cavité atriale et l'ovule se loge ensuite dans une poche incubatrice qui dépasse du zoïde dans la matrice (6). La mère zoïde se désintègre environ 5 jours après l'ovulation, laissant ainsi seulement la ou les poche(s) incubatrice(s) (7). La fécondation interne a lieu dans la poche incubatrice, ainsi que le début du développement larvaire (7). Les œufs sans vitellus (i.e. alécithes) (3), sont incubés dans une poche incubatrice le long de l'abdomen du zoïde maternel, alors

que chez l'espèce *B. violaceus* ils se détachent souvent du zoïde maternel qui se résorbe, et sont incubés dans la matrice (4).

Les œufs donnent naissance à des larves ressemblant à un têtard avec 8 ampoules, localisées à l'extrémité de la tête (8) (Figure 2A et 2B). Les larves passent quelques heures dans la colonne d'eau avant d'utiliser leurs ampoules allongées pour se fixer la tête en bas sur une surface dure (Figure 2C et 2D). La larve fixée se métamorphose ensuite en oozoïde (Figure 2E). Après quelques jours, l'oozoïde bourgeonne en blastozoïdes par reproduction asexuée (i.e. blastogénèse) pour former la colonie (9) (Figure 2F, 2G). L'oozoïde dégénère quelques jours après la production de blastozoïdes (Figure 2H). Le nombre de zoïdes peut doubler tous les deux ou trois jours ; la colonie peut ainsi atteindre 1000 à 2000 zoïdes en un mois (10) (11). La croissance de la colonie est également assurée par la fusion avec des clones issus

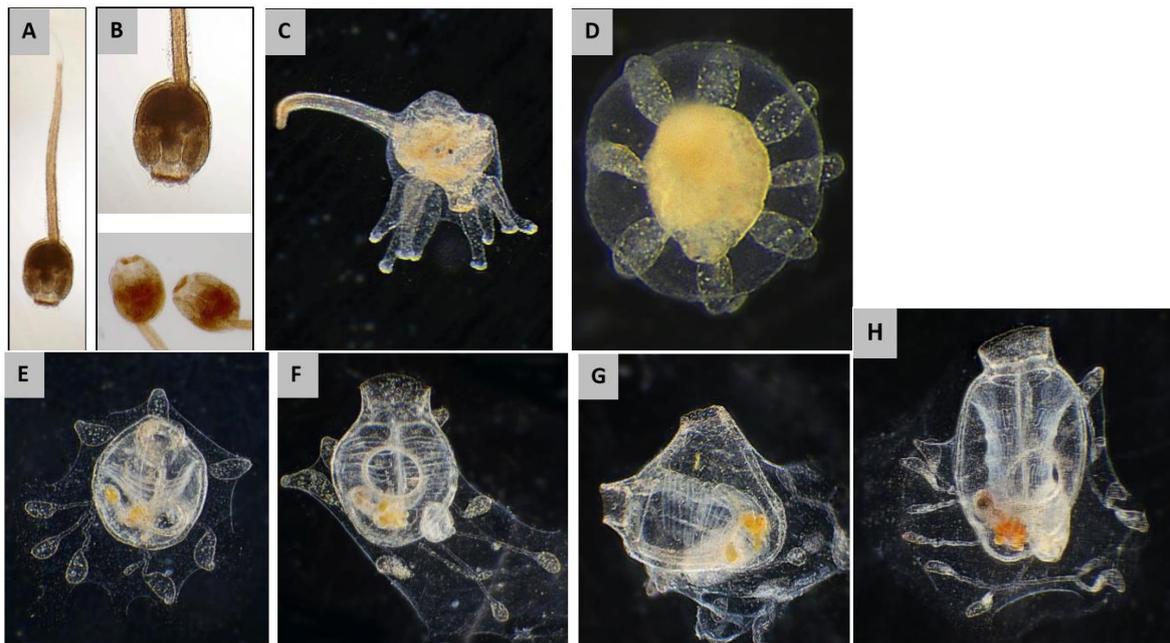


Figure 2 : *Botrylloides diegensis* : (A) larve d'environ 0,5 mm de long (sans la queue), (B) partie antérieure d'une larve montrant l'organe adhésif et la couronne de 8 ampoules, (C) larve avec les ampoules vasculaires étendues probablement due à un retard de métamorphose, (D) phase initiale de fixation, (E) oozoïde s'alimentant 2 jours après sa fixation et mesurant 1,1 mm de long sans les ampoules vasculaires, (F) oozoïde plus âgé avec un bourgeon se développant sur le côté droit, (G) vue latérale (côté gauche) d'un oozoïde au même stade que celui présenté en (F), (H) zoïde fille (premier blastozoïde de la colonie naissante) issue du bourgeonnement de l'oozoïde, qui s'est ensuite résorbé.

Bishop *et al.* 2017 (8)

de la colonie par blastogénèse, mais aussi avec des bougeons apparentés issus de la reproduction sexuée, voire même par des zoïdes non apparentés.

Groupe trophique : producteur primaire / brouteur / suspensivore / déposivore / détritivore / prédateur

Ecosystème : estuaire / côte / large

Compartment : • benthique / pélagique (phase larvaire)
• épifaune / endofaune / fixée / sessile / vagile

Zone : subtidale / intertidale

Substrat : • meuble / dur
• naturel / artificiel

• vase / sable / graviers / débris coquillers / rocheux / biogénique / infrastructures.

Ecologie, profondeur(s), salinité(s), température(s) :

Botrylloides diegensis est un animal filtreur qui se nourrit de particules en suspension principalement de phytoplancton et de bactéries (12). Chaque zoïde pompe l'eau et filtre les particules avant d'exhaler l'eau filtrée par un orifice commun (i.e. orifice atrial ou exhalant) aux autres zoïdes de la colonie. A mesure que l'eau passe par les stigmates du zoïde, les particules alimentaires et l'oxygène sont captées et absorbées dans la cavité branchiale (i.e. pharynx) (13). Les matières fécales sont déversées dans la cavité atriale avant de rejoindre le milieu extérieur (13). La description des systèmes circulatoire et nerveux est détaillée dans Mukai et al. (1978) (14).

Les colonies de *B. diegensis* se fixent sur tout type de substrat, naturel (rochers ou êtres vivants) ou d'origine anthropique, dans les eaux marines au niveau des côtes, en zone subtidale peu profonde généralement entre 2 à 6 m de profondeur (15).

Botrylloides diegensis a été retrouvé dans des eaux où la température variait de 14 à 20°C (15). Cependant des données sur la gamme de températures supportées par *B. diegensis* manquent.

INTRODUCTION

Distribution globale :

Distribution native : probablement Pacifique.

Distribution dans son aire d'introduction : Etats-Unis, Royaume Uni, Irlande, France.

Distribution européenne : Royaume Uni, Irlande, France.

Distribution en France métropolitaine :

	Manche – Mer du Nord	Mers Celtiques	Golfe de Gascogne Nord	Golfe de Gascogne Sud	Méditerranée Occidentale
Date de première observation	2004	1999	1999	2007	?
Date de premier signalement	2015	2015	2015		?
Lieu	Le Havre (12)	Saint Malo à Camaret (16; 17)	Concarneau (12; 16)	Probable (17)	Probable (12)
Distribution actuelle					

Voie d'introduction (probable / certain) :

- Trafic maritime
- Mariculture
- Pêche
- Canaux de navigation
- Inconnu

Vecteur (probable / certain) :

- Eau et/ou sédiment de ballast
- Salissures de coques
- Aquaculture, ostréiculture
- Appâts
- Canal de Suez
- Inconnu

Introduction et propagation :

Le botrylle de San Diego, décrit en 1917 sur un ponton du port de San Diego en Californie (USA), est considéré comme une espèce introduite qui serait originaire soit de la région ouest et sud du Pacifique comme *B. violaceus* soit de la région nord du Pacifique (16). L'histoire de la propagation de *B. diegensis* est difficile à définir car cette espèce a traditionnellement été confondue avec d'autres espèces du genre *Botrylloides*, et particulièrement *B. violaceus* (13). Même les experts taxonomistes des ascidies reconnaissent qu'ils n'arrivaient pas à distinguer *B. violaceus* de *B. diegensis* jusqu'aux années 2000, comme par exemple lors d'une campagne de surveillance en 1998 dans le sud de la Californie (18).

Botrylloides diegensis serait présente dans la baie de Fundy et dans le golfe du Maine au nord-est des Etats Unis et sud-est du Canada (19; 20). Cette espèce est aussi présente au nord de l'océan Pacifique (20) et au nord-est de l'océan Atlantique, notamment sur les côtes anglaises de la Manche, en Irlande, et sur les côtes bretonnes françaises (12; 16; 21). Elle aurait également été retrouvée dans le golfe de Gascogne (17) et sur les côtes méditerranéennes française (12).

IMPACTS**Impact(s) mis en évidence en France métropolitaine :****Impact(s) mis en évidence ailleurs :**

Comme *B. violaceus*, *B. diegensis* entre potentiellement en compétition pour l'espace avec d'autres espèces se fixant sur des substrats durs (e.g. algues et autres organismes « fouling »). De plus, il est généralement admis que les ascidies coloniales impactent négativement les activités industrielles maritimes. Cependant, les impacts écologique et économique potentiels de *B. diegensis* n'ont pas été étudiés.

AUTRES INFORMATIONS :**STATUT DE L'ESPECE**

	Manche – Mer du Nord	Mers Celtiques	Golfe de Gascogne Nord	Golfe de Gascogne Sud	Méditerranée Occidentale
Observée	X	X	X	X	X
Etablie	X	X	X	X	X
Envahissante					

Impactante (impact avéré ou fortement pressenti)					
Cryptogénique					

Rédaction : Anne Lizé (UMS 2006 Patrimoine naturel (AFB/CNRS/MNHN)) – mai 2019

Contributions : Sandrine Derrien (MNHN – station marine de Concarneau) – décembre 2019

-
- (1) **Bouchemousse S. 2015.** *Dynamique éco-évolutive de deux ascidies congénériques et interfertiles, l'une indigène et l'autre introduite, dans leur zone de sympatrie.* Thèse de doctorat de l'Université Pierre et Marie Curie, p. 268.
 - (2) **Bock D.G., Zhan A., Lejeusne C., Maclsaac H.J., Cristescu M.E. 2011.** Looking at both sides of the invasion: patterns of colonization in the violet tunicate *Botrylloides violaceus*. *Molecular Ecology* 20: 503-516.
 - (3) **Hirose E., Saito Y., Watanabe H. 1991.** Tunic cell morphology and classification in Botryllid ascidians. *Zoological Science* 5: 951-958.
 - (4) **Bishop J.D.D., Wood C.A., Yunnie A.L.E., Griffiths C.A. 2015a.** Unheralded arrivals: non-native sessile invertebrates in marinas on the English coast. *Aquatic Invasions* 10: 249–264.
 - (5) **Millar R.H. 1966.** Ascidiaceae. Scandinavian University Books. Oslo, Norway. p. 123.
 - (6) **Mukai H. 1977.** Comparative studies on the structure of reproductive organs of four botryllid ascidians. *Journal of Morphology* 152: 363-379.
 - (7) **Mukai H., Saito Y., Watanabe H. 1987.** Viviparous development in Botrylloides (Compound Ascidians). *Journal of Morphology* 193: 263-276.
 - (8) **Bishop J.D.D., Yunnie A.L.E., Baxter E.J., Wood C.A. 2017.** Guide to the early post-settlement stages of fouling marine invertebrates in Britain (Version 2). *Occasional Publications. Marine Biological Association of the United Kingdom* 29: p. 50.
 - (9) **Cohen A.N. 2011.** *The Exotics Guide: Non-native Marine Species of the North American Pacific Coast.* Center for Research on Aquatic Bioinvasions, Richmond, CA, and San Francisco Estuary Institute, Oakland, CA. Revised September 2011. <http://www.exoticguide.org>
 - (10) **Berrill N.J. 1941.** The development of the bud in Botryllus. *The Biological Bulletin* 80: 169-184.
 - (11) **Plough H.H. 1978.** Sea squirts of the Atlantic Continental Shelf from Maine to Texas. Johns Hopkins University Press, Maryland. p. 118.
 - (12) **Gouletquer P. 2016.** *Guide des organismes exotiques marins.* Belin. p. 303.
 - (13) **Carver C.E., Mallet A.L., Vercaemer B. 2006.** Biological Synopsis of the colonial tunicates, *Botryllus schlosseri* and *Botrylloides violaceus*. Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences 2747: v + p. 42.
 - (14) **Mukai H., Sugimoto K., Taneda Y. 1978.** Comparative studies on the circulatory system of the compound ascidians, *Botryllus*, *Botrylloides* and *Symplegma*. *Journal of Morphology* 157: 49-77.
 - (15) **Cohen, A., D. Calder, J. Carton, J. Chapman, L. Harris, T. Kitayama, C. Lambert, G. Lambert, C. Piotrowski, M. Shouse and L. Solorzano 2005.** Rapid Assessment Shore Survey for Exotic Species in San Francisco Bay - May 2004. Final Report for the California State Coastal Conservancy, Association of Bay Area Governments/San Francisco Bay-Delta Science Consortium, National Geographic Society and Rose Foundation. San Francisco Estuary Institute, Oakland, CA.

- (16) **Bishop J.D.D., Wood C.A., Lévêque L., Yunnice A.L.E., Viard F. 2015b.** Repeated rapid assessment surveys reveal contrasting trends in occupancy of marinas by non-indigenous species on opposite sides of the western English Channel. *Marine Pollution Bulletin* 95: 699-706.
- (17) **Curd A. 2019.** *Botrylloides diegensis*. In: AquaNIS. Editorial Board, 2015. Information system on Aquatic Non-Indigenous and Cryptogenic Species. World Wide Web electronic publication. www.corpi.ku.lt/databases/aquanis. <http://www.corpi.ku.lt/databases/index.php/aquanis/>. Version 2.36+.
- (18) **Lambert C.C., Lambert G. 2003.** Persistence and differential distribution of nonindigenous ascidians in harbors of the Southern California Bight. *Marine Ecology Progress Series* 259: 145-161.
- (19) **Trott T.J. 2004.** Cobscook Bay inventory: a historical checklist of marine invertebrates spanning 162 years. *Northeastern Naturalist* 11: 261-324.
- (20) **Shenkar N., Gittenberger A., Lambert G., Rius M., Moreira da Rocha R., Swalla B.J., Turon X. 2019.** Ascidiacea World Database. *Botrylloides diegensis* Ritter & Forsyth, 1917. Accessed through: World Register of Marine Species at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=252278>
- (21) **Minchin D., Cook E., Clark P. 2013.** Alien species in British brackish and marine waters. *Aquatic Invasions*. 8(1): 3-19.
- Van Name WG (1945)** The North and South American Ascidians. *Bulletin of American Natural History*, 84, 1–463.
- Breton Gérard 2014** Wanted ! *Botrylloides leachi*, *Botrylloides violaceus* et *Botrylloides diegensis*. Association Port vivant