

Micronecton et macroplancton en Mer Ligure (Méditerranée) : migrations nycthémerales et distributions verticales

Migration verticale nycthémerale
Micronekton
Macroplankton

Diel vertical migration
Micronekton
Macroplankton

Jacques SARDOU et Valérie ANDERSEN *

Observatoire Océanologique, Station Zoologique, URA 716, BP 28, 06230
Villefranche-sur-Mer, France.

* pour toute correspondance

Reçu le 31/03/93, révisé le 3/06/93, accepté le 7/06/93.

RÉSUMÉ

Cette étude décrit les distributions verticales et les migrations nycthémerales de quelques espèces du micronecton et du macroplancton dans la colonne d'eau 0-965 m à une station d'échantillonnage en Mer Ligure (Méditerranée nord-occidentale). Les pêches ont été réalisées avec un système de filets fermants multiples qui permet donc une description détaillée des distributions verticales de dix-huit espèces : cinq euphausiacés, un mysidacé, un décapode, trois poissons, trois siphonophores, une hydroméduse, un pyrosome et trois mollusques ptéropodes. Seuls l'euphausiacé *Stylocheiron longicorne* et les poissons *Cyclothone braueri* et *C. pygmaea* ne montrent pas de comportement migratoire. Les autres espèces effectuent des migrations de plus ou moins grande amplitude : 155 m en moyenne pour le mysidacé *Eucopia unguiculata* et jusqu'à 630 m pour le décapode *Gennadas elegans*. Cette migration concerne, soit toute la population - c'est par exemple le cas de l'euphausiacé *Thysanopoda aequalis*, du siphonophore *Abylopsis tetragona* et du ptéropode *Cymbulia peroni* -, soit seulement une partie, comme chez *Eucopia unguiculata* et l'euphausiacé *Nematoscelis megalops*. Les euphausiacés les plus abondants, *N. megalops* et *Meganctiphanes norvegica* présentent le jour des distributions verticales bimodales, le pic le plus superficiel étant composé de petits individus. Les résultats des pêches horizontales réalisées à environ 250 m de profondeur au moment du lever et du coucher du soleil montrent que : 1) les individus commencent leur descente avant le lever du soleil et leur migration ascendante avant le coucher du soleil ; 2) les cycles migratoires apparaissent symétriques par rapport au milieu du jour ; 3) la chronologie des migrations est liée à la profondeur des niveaux bathymétriques occupés le jour par les espèces.

Oceanologica Acta, 1993. 16, 4, 381-392.

ABSTRACT

Micronekton and macroplankton in the Ligurian Sea (Mediterranean Sea): diel migrations and vertical distributions

Vertical distributions and diel migration of some species of micronekton and macroplankton are given in the 0-965 m water column on a fixed station in the Ligurian Sea (Northwestern Mediterranean Sea). The hauls performed with a multiple opening/closing net system permit detailed description of the vertical distributions of eighteen species: five euphausiids, one mysid, one decapod, three

fishes, three siphonophores, one hydromedusa, one pyrosomid and three pteropods. Only the euphausiid *Stylocheiron longicorne* and the fishes *Cyclothone braueri* and *C. pygmaea* show no migratory behaviour. The other species perform migrations of more or less large amplitude: 155 m as a mean for the mysid *Eucopia unguiculata* until 630 m for the decapod *Gennadas elegans*. All the individuals of the population undergo a diel migration in the cases, for example, of the euphausiid *Thysanopoda aequalis*, the siphonophore *Abylopsis tetragona* and the pteropod *Cymbulia peroni*; or only part of the population migrates, as observed for *Eucopia unguiculata* and the euphausiid *Nematoscelis megalops*. The most abundant euphausiid species, *N. megalops* and *Meganyctiphanes norvegica*, present bimodal vertical distributions during the day, with the shallower peak composed of small individuals exclusively. Results of horizontal hauls at a given depth of about 250 m around sunrise and sunset show that: 1) the individuals begin their descent before sunrise and their upward migration before sunset; 2) the migratory cycles show a diurnal symmetry relative to noon; 3) the timing of the migrations is related to the daytime depths of the species.

Oceanologica Acta, 1993. 16, 4, 381-392.

INTRODUCTION

Ce travail décrit les distributions verticales et les migrations de quelques espèces de micronecton et macroplancton capturées à une station de la Mer Ligure (Méditerranée nord-occidentale) dans la colonne d'eau 0-965 m avec un système de filets fermants multiples. Les espèces décrites dans cette étude appartiennent à différents groupes : euphausiacés, mysidacés, décapodes, poissons, siphonophores, hydroméduses, pyrosomes et ptéropodes. Nombre de ces espèces ont déjà été décrites comme des espèces migratrices, mais la quantité d'information disponible varie selon l'espèce considérée. Ainsi, la migration des euphausiacés a fait l'objet de nombreux travaux (Mauchline, 1980 ; Roe *et al.*, 1984 ; Hargreaves et James, 1989, pour ne citer que quelques exemples), alors que les données sur les pyrosomes et les ptéropodes sont relativement rares.

En Méditerranée, les travaux antérieurs, tels que ceux de Casanova (1970), Franqueville (1971) et Rampal (1975), s'appuient essentiellement sur des échantillonnages réalisés avec des filets non fermants ou sur de grands intervalles de profondeur. Les études les plus précises sur les distributions verticales à petite échelle sont celles de Laval *et al.* (1989), qui ont effectué des plongées en soucoupe et d'Andersen et Sardou (1992) et Andersen *et al.* (1992). Notre travail complète ces deux dernières études, en donnant, en particulier, des informations nouvelles sur le comportement de certaines espèces, l'euphausiacé *Meganyctiphanes norvegica* et trois espèces de ptéropodes.

Ce type d'étude peut également apporter des éléments sur l'influence de la migration verticale nyctémérale sur le flux vertical de matière organique particulaire et d'azote inorganique (Angel, 1989 ; Longhurst et Harrison, 1989). L'influence sur le flux de matière organique serait d'autant plus grande que l'organisme effectuerait une migration importante avec une vitesse de déplacement rapide ; aussi avons-nous basé notre étude sur le micronecton et le macroplancton. Enfin, de telles données sont nécessaires à la calibration et à la validation de modèles

mathématiques de migration verticale (par exemple, Andersen et Nival, 1991).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette étude est basée sur les résultats de plusieurs séries de pêches obliques et horizontales réalisées du 7 au 10 avril 1991 en Mer Ligure (Méditerranée nord-occidentale) à une station fixe (43°24'N, 7°52'E ; fond à 2580 m) à 28 milles de Villefranche-sur-Mer. La région située entre Villefranche et la station choisie est caractérisée par la présence d'un front hydrodynamique qui sépare une zone côtière, où le courant Est-Ouest est relativement fort (0,5 m s⁻¹) d'une zone centrale moins dynamique (Béthoux *et al.*, 1988). Nous avons donc choisi cette station d'échantillonnage dans la zone centrale, où les mouvements d'advection sont négligeables.

Nous avons utilisé le filet à nappes Bioness (Sameoto *et al.*, 1980), système composé de dix filets fermants (ouverture de 1 m², maille de 500 µm et vitesse de trait de 2,1 m s⁻¹ en moyenne). Pendant les traits obliques, réalisés au milieu du jour et au milieu de la nuit, le filet échantillonnait neuf niveaux différents dans la colonne d'eau : 965-850, 850-700, 700-550, 550-450, 450-350, 350-250, 250-150, 150-75, et 75-0 m. Le volume filtré variait de 187 à 1456 m³ selon le niveau bathymétrique concerné, la longueur totale du trait était de 7 à 11,5 km. Pendant les pêches horizontales, le Bioness était tiré à une profondeur constante d'environ 250 m sur un cercle de 1 mille de rayon centré sur la station fixe. Les filets étaient fermés à des intervalles de 15, 20 ou 25 minutes, donnant des volumes filtrés de 1210 à 2210 m³ par filet. Ces traits horizontaux étaient réalisés lors du déplacement des organismes migrateurs, c'est-à-dire au moment du lever et du coucher du soleil. Nous avons choisi 250 m comme profondeur moyenne de ces pêches, car à cette profondeur les organismes sont peu abondants de jour comme de nuit et on voit donc mieux leur passage à travers cette limite lors de leur

Tableau 1

Caractéristiques des pêches avec le Bioness. J, N : traits obliques de jour et de nuit respectivement, dans la colonne d'eau 0-965 m ; L, C : traits horizontaux au moment du lever et du coucher du soleil respectivement, à environ 250 m de profondeur. Lever et coucher du soleil : 5 h 05, 18 h 02 le 7 avril, 4 h 59 et 18 h 06 le 10 avril. Le temps est donné en heure TU.

Sampling data for Bioness. J, N: oblique tows by day and night, respectively, in the 0-965 m water column; L, C: horizontal tows around sunrise and sunset, respectively, at about 250 m depth. Sunrise and sunset, respectively, at 05.05 and 18.02 h on 7 April, at 04.59 and 18.06 h on 10 April. Time is given in h GMT.

Pêche	Date (avril 1991)	Heure (TU)	Pêche	Date (avril 1991)	Heure (TU)
J1	7	14 h 41-15 h 42	C1	7	16 h 55-19 h 55
J2	10	8 h 56-10 h 14	C2	9	15 h 13-17 h 28
J3	10	11 h 50-12 h 44	C3	10	16 h 24-19 h 24
N1	7	22 h 35-23 h 50	L1	10	3 h 30-7 h 01
N2	9	23 h 17-0 h 38			

migration. Le tableau 1 résume les caractéristiques des pêches ; le temps est donné en heure TU. Après les pêches, les échantillons étaient conservés dans du formol à 5 % neutralisé avec du borax.

Après détermination et comptage, les concentrations des organismes sont rapportées au nombre d'individus par 1000 m³ pour chaque tranche d'eau échantillonnée. A partir des trois traits obliques de jour et des deux traits obliques de nuit nous avons calculé les distributions verticales moyennes diurnes et nocturnes pour chaque espèce. Afin d'estimer la localisation verticale des espèces, nous avons calculé, pour chacune d'elles, les profondeurs moyennes pondérées (PMP) de jour et de nuit selon la formule :

$$PMP = \frac{\sum (n_i \times z_i)}{\sum n_i}$$

où z_i est la profondeur de l'échantillon i (milieu de la couche échantillonnée) et n_i le nombre d'individus par 1000 m³ à cette profondeur. Nous avons également calculé le nombre total d'individus par mètre carré pour toute la colonne d'eau 0-965 m (NT). D'une manière générale, PMP et NT ont été calculés pour chaque espèce pour les pêches J2, J3 et N1. Les pêches J1 et N2 étant incomplètes (absence de résultats

pour la couche 550-700 m pour J1 et 75-150 m pour N2), PMP et NT n'ont été calculés à partir de ces pêches que lorsque les niveaux bathymétriques occupés par les organismes étaient éloignés de la couche manquante. Les trois pêches horizontales du coucher du soleil n'ont pas été réalisées exactement au même moment afin de couvrir une période plus large ; nous avons donc combiné leurs résultats pour suivre l'évolution de la concentration des organismes par tranche de 20 mn entre 15 h 13 et 19 h 53. En ce qui concerne l'échantillonnage lors du lever du soleil, les conditions météorologiques n'ont permis la réalisation que d'une seule pêche centrée sur le lever du soleil.

RÉSULTATS

Distributions verticales diurnes et nocturnes

Nous ne décrivons ici que les espèces capturées régulièrement, et en nombre suffisamment important pour permettre une description de leur répartition verticale et de leur migration, quand elle existe. Le tableau 2 donne pour ces espèces le nombre total d'individus par mètre carré dans la colonne d'eau 0-965 m pour les pêches de jour et de nuit.

Euphausiacés

Les cinq espèces d'euphausiacés les plus importantes sont, par ordre d'abondance décroissante : *Nematoscelis megalops*, *Meganyctiphanes norvegica*, *Euphausia krohni*, *Thysanopoda aequalis* et *Stylocheiron longicorne*. Parmi ces cinq espèces, seule *S. longicorne* ne présente pas de migration verticale nyctémérale : de jour comme de nuit elle est concentrée dans la couche 75-250 m (fig. 1), avec une profondeur moyenne pondérée (PMP) de 125 à 160 m selon les pêches (tab. 3). *Euphausia krohni* et *Thysanopoda aequalis* sont abondantes de jour dans les couches 250-550 m et 350-550 m respectivement (cf. fig. 1) et sont concentrées la nuit dans la couche 0-75 m, accomplissant donc une large migration d'une amplitude moyenne de 325 et 425 m respectivement.

Le comportement des populations de *Nematoscelis megalops* et *Meganyctiphanes norvegica* apparaît plus complexe : les distributions verticales diurnes de ces deux espèces présentent deux pics (fig. 2). Le nombre d'individus capturés est suffisamment important pour nous permettre de diviser ces populations en deux classes de taille : 1) les petits indi-

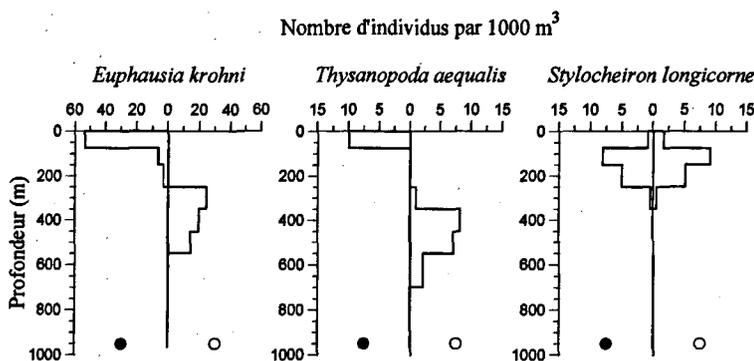


Figure 1

Distributions verticales moyennes des euphausiacés *E. krohni*, *T. aequalis* et *S. longicorne* de jour (O) et de nuit (●).

Average vertical distributions of the euphausiid species *E. krohni*, *T. aequalis* and *S. longicorne* at midday (O) and midnight (●).

Tableau 2

Nombre d'individus par mètre carré pour la colonne d'eau 0-965 m pour les pêches de jour et de nuit et pour les espèces les plus abondantes de micronecton et macroplancton. ?, absence d'échantillon pour la couche 75-150 m.

Number of individuals per square metre (from 965 m to the surface), recorded in day and night samples for the most abundant species of micronekton and macroplankton. ?, absence of the 75-150 m sample.

	J 1	J 2	J 3	N 1	N 2
<i>Euphausia krohni</i> (Brandt, 1851)	4,9	6,3	6,3	7,2	
<i>Thysanopoda aequalis</i> Hansen, 1905		2,1	2,2	1,5	
<i>Stylocheiron longicorne</i> G.O. Sars, 1883	1,8	1,4	0,9	1,5	
<i>Nematoscelis megalops</i> G.O. Sars, 1883					
TOTAL		18,5	16,0	11,9	
Petits (≤ 11 mm)		9,7	11,5	4,4	
Grands (> 11 mm)		8,8	4,5	7,5	
<i>Meganyctiphanes norvegica</i> (M. Sars, 1857)					
TOTAL		10,6	9,2	20,8	
Petits (≤ 7 mm)		6,2	3,9	0,9	
Grands (> 7 mm)		4,4	5,3	19,9	
<i>Eucopia unguiculata</i> Willemoes-Suhm, 1875		5,8	12,6	5,8	3,0
<i>Gennadas elegans</i> (S.I. Smith, 1882)		1,4	1,4	0,4	
<i>Cyclothone braueri</i> Jespersen and Tåning, 1926		34,8	45,3	48,1	55,5
<i>Cyclothone pygmaea</i> Jespersen and Tåning, 1926		70,6	62,3	53,8	51,8
<i>Argyropelecus hemigymnus</i> Cocco, 1829	0,5	0,5	0,8	0,9	
<i>Chelophyes appendiculata</i> (Eschscholtz, 1829)		26,7	54,6	7,8	
<i>Lensia conoidea</i> Keferstein & Ehlers, 1861	2,1	4,6	4,2	1,1	
<i>Abylopsis tetragona</i> (Otto, 1823)	1,5	0,6	2,0	1,3	
<i>Solmissus albescens</i> (Gegenbaur, 1856)	0,9	0,3	0,5	1,1	
<i>Pyrosoma atlanticum</i> Peron, 1804		12,5	7,8	6,6	
<i>Cymbulia peroni</i> De Blainville, 1818		1,0	0,4	0,8	
<i>Cavolinia inflexa</i> (Lesueur, 1813)	1,2	5,3	4,5	0	0,3 ?
<i>Clio pyramidata</i> (Linne, 1767)		0,6	0,4	0	0,4 ?

Figure 2

Distributions verticales moyennes de différentes classes de tailles de deux euphausiacés de jour (○) et de nuit (●). En haut, *N. megalops*: population totale, petits (≤ 11 mm) et grands individus (> 11 mm). En bas, *M. norvegica*: population totale, petits (≤ 7 mm) et grands individus (> 7 mm); noter la différence d'échelle entre le jour et la nuit pour la population totale et les grands individus.

Average vertical distributions of different size classes of two euphausiid species at midday (○) and midnight (●). Above, *N. megalops*: whole population, small (≤ 11 mm) and large (> 11 mm) individuals. Below, *M. norvegica*: whole population, small (≤ 7 mm) and large (> 7 mm) individuals; note that day and night scales are different for the whole population and the large individuals.

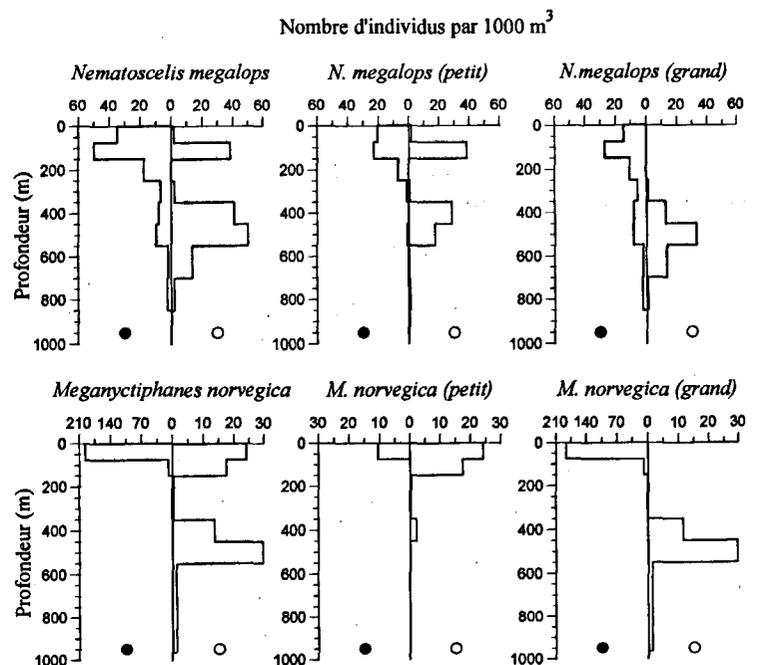


Tableau 3

Profondeurs moyennes pondérées (PMP) de jour et de nuit et amplitude moyenne de migration (dz). Les valeurs sont données à 5 m près. *, calculé à partir de la PMP diurne la plus profonde et la PMP nocturne la plus superficielle ; (1), distribution diurne ou nocturne bimodale ; ?, absence d'échantillon pour la couche 75-150 m.

Average weighted mean depths (WMD) at day and night, and mean amplitude of the migration (dz). Values are given as numbers to the nearest 5. *, calculated from the deeper day WMD and the shallower night WMD; (1), bimodal day or night distribution; ?, absence of the 75-150 m sample.

	J 1	J 2	J 3	N 1	N 2	dz
<i>Euphausia krohni</i>	340	420	380	55		325
<i>Thysanopoda aequalis</i>		480	450	40		425
<i>Stylocheiron longicorne</i>	130	160	125	160		-
<i>Nematoscelis megalops</i> (1)						
Petits 0-250 m		115	115	95		355*
Petits 250-965 m		450	445	-		
Grands 0-250 m	-	-	-	115		405*
Grands 250-965 m		535	505	-		
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>						
Petits		90	80	40		45
Grands		530	525	45		485
<i>Eucopia unguiculata</i>		845	810	675		155
<i>Gennadas elegans</i> (1)						
0-350 m	-	-	-	95		630
350-965 m		760	690	500		225
<i>Cyclothone braueri</i>		430	470	415	420	-
<i>Cyclothone pygmaea</i>		640	630	610	600	-
<i>Argyropelecus hemigymnus</i>	400	355	360	150		220
<i>Chelophyes appendiculata</i>		295	390	50		290
<i>Lensia conoidea</i>	280	265	345	90		205
<i>Abylopsis tetragona</i>	325	400	390	50		320
<i>Solmissus albescens</i>	500	500	500	40		460
<i>Pyrosoma atlanticum</i>		500	450	65		410
<i>Cymbulia peroni</i>		625	625	40		585
<i>Cavolinia inflexa</i>	300	325	390	-	40 ?	300 ?
<i>Clio pyramidata</i>		520	625	-	40 ?	535 ?

vidus de longueur totale ≤ 11 mm pour *N. megalops* et ≤ 7 mm pour *M. norvegica* ; 2) les grands individus de taille supérieure. Nous avons choisi ces limites de taille car elles permettent d'isoler, le jour, une population profonde de grands individus. La bimodalité de la distribution diurne de *Nematoscelis megalops* est due aux petits individus qui composent entièrement le pic le plus superficiel. Cette population de jeunes organismes présentant également un pic plus profond, nous avons calculé les PMP pour deux tranches d'eau, 0-250 m et 250-965 m (cf. tab. 3). De nuit, les petits *Nematoscelis* sont concentrés dans la couche 0-150 m ; ceux provenant du pic diurne le plus profond réalisent donc une migration d'une amplitude moyenne de 355 m. Par contre, les grands *Nematoscelis* s'étendent sur une large colonne d'eau la nuit, de 0 à 850 m, avec un léger maximum entre 75 et 150 m ; donc seule une partie de cette classe de taille migre, avec une amplitude moyenne de 405 m. Le comportement des deux classes de taille de *Meganyctiphanes norvegica* est plus net que celui de la population de *Nematoscelis megalops* : 1) de jour, les

jeunes individus sont tous localisés dans le maximum superficiel et ne peuvent migrer que sur une distance de 45 m en moyenne ; 2) les grands individus, qui constituent la quasi-totalité du pic profond diurne, montrent une migration compacte d'une amplitude moyenne de 485 m.

Les nombres totaux de *M. norvegica* capturés dans la colonne d'eau 0-965 m (NT) sont nettement différents selon le jour ou la nuit (cf. tab. 2). NT de nuit est environ deux fois plus grand que NT de jour pour la population totale, quatre fois plus pour les grands individus. Par contre les captures des plus petits seraient plus abondantes le jour que la nuit. Trois raisons peuvent être invoquées : 1) l'évitement du filet de jour par les grands individus ; 2) la répartition de cette espèce en essaims ; 3) la présence de *M. norvegica* au-dessous de la plus grande profondeur échantillonnée (965 m) pendant le jour ; cette dernière hypothèse est peu vraisemblable, puisque la concentration de *M. norvegica* au-dessous de 550 m est faible, et que cela impliquerait une migration d'au moins 900 m d'amplitude.

Mysidacés et décapodes pénéides

Eucopia unguiculata est pratiquement la seule espèce de mysidacés capturée dans nos pêches ; la principale espèce de décapodes est le pénéidé *Gennadas elegans*. Ces deux espèces vivent de jour à de plus grandes profondeurs que les euphausiacés décrits précédemment, 550-965 m (ou plus) pour *E. unguiculata* et 550-850 m pour *G. elegans* (fig. 3), et leurs populations ne migrent pas de façon compacte. Seule une partie de la population d'*E. unguiculata* effectue une migration, et de faible amplitude (155 m) si on se base sur les PMP (cf. tab. 3). En ce qui concerne *G. elegans*, certains individus atteignent les couches de surface, réalisant une migration d'une amplitude moyenne de 630 m, alors que d'autres ne se déplacent que sur 225 m. Les petits nombres d'individus capturés ne permettent pas une description plus fine en classes de taille pour ces espèces.

Poissons

Cyclothone braueri et *C. pygmaea* (Gonostomatidae) dominent largement, en nombre total d'individus, les espèces échantillonnées dans cette étude (cf. tab. 2). Ces deux espèces ne montrent pas de comportement migratoire (fig. 4), mais elles occupent des niveaux différents dans la colonne d'eau : 1) présence exclusive de *C. braueri* entre 350 et 450 m ; 2) *C. braueri* et *C. pygmaea* en concentrations similaires dans l'intervalle 450-550 m ; 3) présence presque exclusive de *C. pygmaea* en large concentration entre 550 et 700 m. La troisième espèce de poisson, *Argyropelecus hemigymnus* (Sternoptychidae), a été capturée en nombre très faible. De jour, elle est localisée entre 250 et 550 m de profondeur ; de nuit, une partie de la population migre sur une distance de 220 m environ.

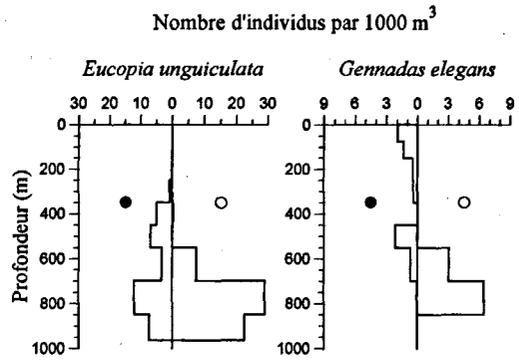


Figure 3

Distributions verticales moyennes de l'espèce dominante de mysidacés (*E. unguiculata*) et de l'espèce dominante de décapodes (*G. elegans*) de jour (○) et de nuit (●).

Average vertical distributions of the dominant mysid species (*E. unguiculata*) and the dominant decapod species (*G. elegans*) at midday (○) and midnight (●).

Siphonophores, hydroméduses, pyrosomes, ptéropodes

Chelophyes appendiculata domine largement en nombre les deux autres espèces principales de siphonophores, *Lensia conoidea* et *Abylopsis tetragona* (cf. tab. 2). Les *Chelophyes* sont trois à sept fois plus abondants de jour que de nuit (pêche N1). Ces trois espèces de siphonophores (fig. 5) effectuent des migrations d'amplitude plus restreinte que les grands migrateurs décrits précédemment, 205 m pour *L. conoidea*, 290 m pour *C. appendiculata* et 320 m pour *A. tetragona*. *A. tetragona* occupe des couches bathymétriques étroites, 250-450 m de jour et 0-150 m de nuit, alors que quelques *C. appendiculata* et *L. conoidea* sont pêchés pratiquement tout le long de la colonne d'eau, en dehors de leur couche d'abondance maximale.

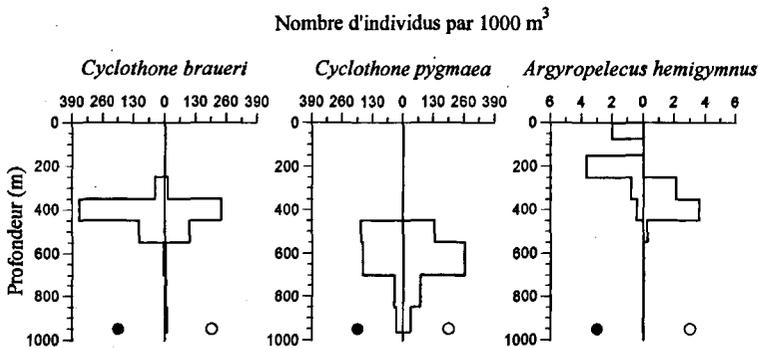


Figure 4

Distributions verticales moyennes des trois espèces dominantes de poissons (*C. braueri*, *C. pygmaea* et *A. hemigymnus*) de jour (○) et de nuit (●).

Average vertical distributions of the three dominant fish species (*C. braueri*, *C. pygmaea* and *A. hemigymnus*) at midday (○) and midnight (●).

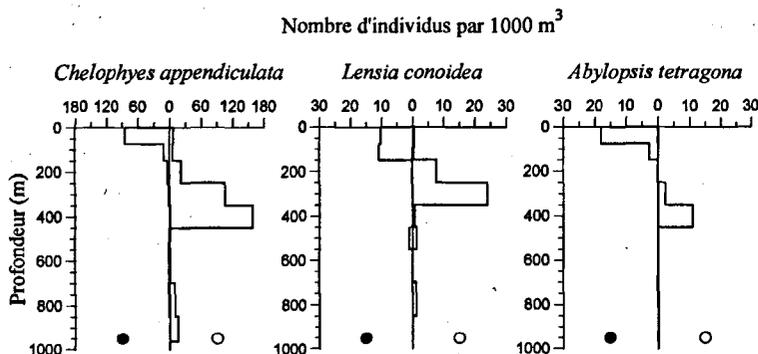


Figure 5

Distributions verticales moyennes des trois principales espèces de siphonophores (*C. appendiculata*, *L. conoidea* and *A. tetragona*) de jour (○) et de nuit (●).

Average vertical distributions of the three dominant siphonophore species (*C. appendiculata*, *L. conoidea* and *A. tetragona*) at midday (○) and midnight (●).

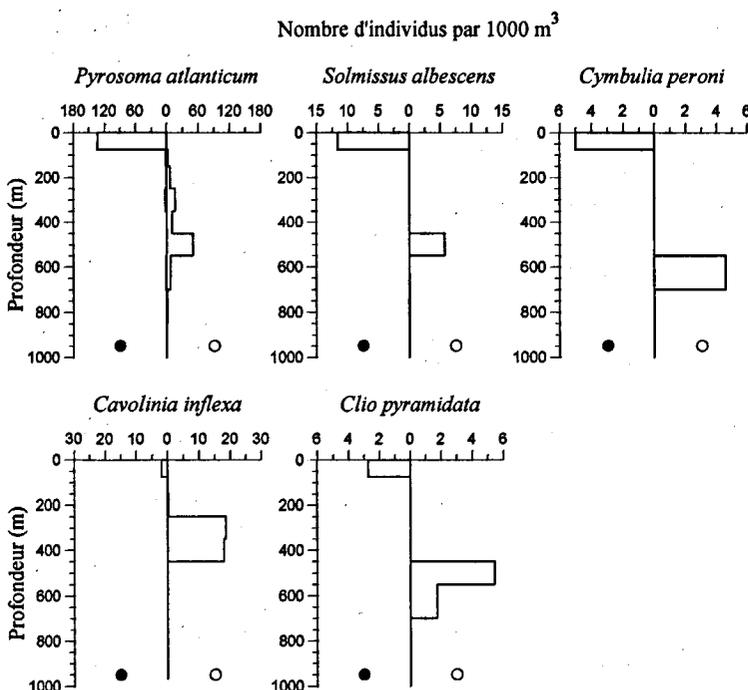


Figure 6

Distributions verticales moyennes de cinq espèces abondantes de macroplankton gélatineux (le pyrosome *P. atlanticum*, l'hydroméduse *S. albescens* et les ptéropodes *C. peroni*, *C. inflexa* et *C. pyramidata*) de jour (○) et de nuit (●).

Average vertical distributions of five species of gelatinous macroplankton (the pyrosomid *P. atlanticum*, the hydromedusae *S. albescens*, and the pteropods *C. peroni*, *C. inflexa* and *C. pyramidata*) at midday (○) and midnight (●).

Cinq autres espèces de macroplankton sont également abondantes dans les échantillons : le pyrosome *Pyrosoma atlanticum*, l'hydroméduse *Solmissus albescens* et trois ptéropodes, *Cymbulia peroni*, *Cavolinia inflexa* et *Clio pyramidata*. L'absence de *C. inflexa* et de *C. pyramidata* lors de la pêche N1 (cf. tab. 2) est sans doute due à la répartition en essaim de ces espèces. Le nombre total de *C. pyramidata* capturé lors de N2 (pêche incomplète avec absence d'échantillon pour la couche 75-150 m) étant du même ordre de grandeur que les NT de jour, on peut supposer que, la nuit, *C. pyramidata* est concentré dans l'intervalle 0-75 m. On admet la même répartition nocturne pour *C. inflexa*. Ces cinq espèces montrent des migrations (fig. 6) avec des amplitudes parmi les plus grandes observées dans cette étude pour quatre d'entre elles, *Cymbulia peroni* (585 m), *Clio pyramidata* (535 m), *Solmissus albescens* (460 m) et *Pyrosoma atlanticum* (410 m). Elles illustrent bien deux comportements migratoires : 1) migration de l'ensemble de la population comme une unité compacte, migration synchrone et cohésive. C'est le cas de *S. albescens* et *C. peroni*, qui occupent des tranches d'eau étroites de jour, 450-550 m et 550-700 m respectivement, et sont la nuit exclusivement trouvées dans la couche 0-75 m ; 2) migration non cohésive, telle celle de *P. atlanticum*, présent de jour sur une large colonne d'eau. Cette population est composée de colonies de taille variant entre 3 et 51 mm, qui occupent des niveaux bathymétriques différents.

organismes à travers la profondeur d'échantillonnage apparaît nettement lors de leurs migrations descendantes et ascendantes, et ces cycles de migration montrent une certaine symétrie par rapport au milieu du jour. Pendant sa descente, *Euphausia krohni* est abondante au moment du lever du soleil ou juste après ; pendant sa montée, sa concentration est plus grande environ une heure avant le coucher du soleil, et diminue juste après. Rappelons que

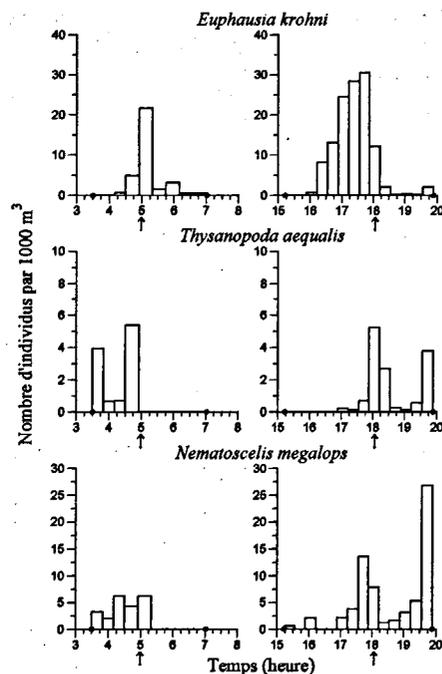


Figure 7

Variations temporelles de l'abondance d'*E. krohni*, *T. aequalis* et *N. megalops* à environ 250 m de profondeur (pêches horizontales) au moment du lever (à gauche) et du coucher du soleil (à droite). ↑, lever ou coucher du soleil ; ●, limites de la période d'échantillonnage.

Time variation of *E. krohni*, *T. aequalis* and *N. megalops* abundance (horizontal hauls at about 250 m) around sunrise (left) and sunset (right). ↑, sunrise or sunset ; ●, limit of the sampling period.

Chronologie de la migration

Nous ne donnons les résultats détaillés des pêches horizontales que pour sept des quatorze espèces migratrices, ces résultats illustrant les caractéristiques des différents types de migration observés. La figure 7 montre l'évolution temporelle de l'abondance d'*Euphausia krohni*, *Thysanopoda aequalis* et *Nematoscelis megalops* à 250 m de profondeur autour du lever et du coucher du soleil. Le passage de ces

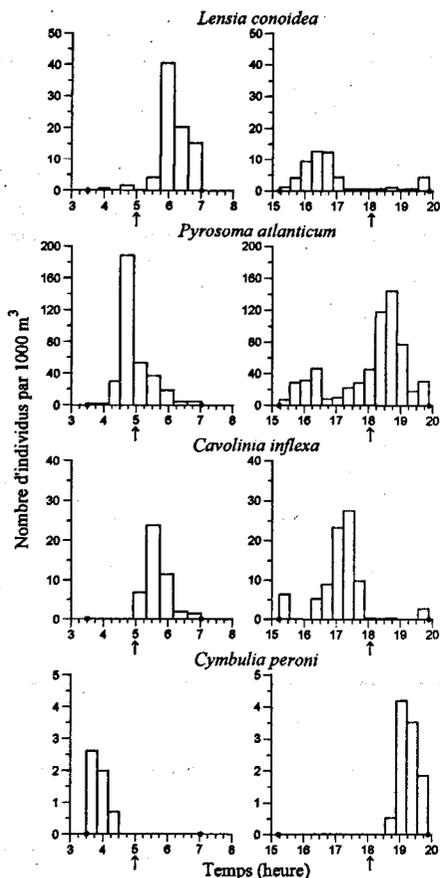


Figure 8

Variations temporelles de l'abondance de *L. conoidea*, *P. atlanticum*, *C. inflexa* et *C. peroni* à environ 250 m de profondeur (pêches horizontales) au moment du lever (à gauche) et du coucher du soleil (à droite). ↑, lever ou coucher du soleil ; ●, limites de la période d'échantillonnage.

Time variation of *L. conoidea*, *P. atlanticum*, *C. inflexa* and *C. peroni* abundance (horizontal hauls at about 250 m) around sunrise (left) and sunset (right). ↑, sunrise or sunset; ●, limit of the sampling period.

ces histogrammes sont basés sur les résultats de trois pêches horizontales (7, 9 et 10 avril) pour le coucher du soleil et d'une seule pêche horizontale pour le lever du soleil. Ceci pourrait expliquer la présence d'*E. krohni* sur une période relativement longue lors du coucher du soleil, les populations des 7 et 9 avril étant composées en moyenne d'individus de plus grande taille que la population du 10 avril. La présence d'*E. krohni* en petit nombre pendant une grande partie de la période d'échantillonnage est à relier à sa distribution verticale : quelques individus sont capturés de nuit dans la couche 150-250 m et 250 m est la limite bathymétrique supérieure de cette espèce le jour (cf. fig. 1). L'évolution de l'abondance de *Thysanopoda aequalis* suggère que sa population est composée d'organismes de différentes tailles qui traverseraient l'immersion des 250 m à différents moments selon leur taille. Cependant, cet exemple montre une symétrie du cycle de migration particulièrement nette.

Comme nous l'avons déjà vu sur les distributions verticales (cf. fig. 2), la population de *Nematoscelis megalops* présente un comportement plus complexe. La plupart des individus traversent la limite des 250 m dans un intervalle d'environ une heure plus ou moins décalé par rapport au lever et au coucher du soleil. Le pic observé à la fin de la période d'échantillonnage (après le coucher du soleil) correspond à des individus de grande taille dont le passage lors de la migration descendante n'aurait pas été observé avec les résultats de la pêche L1, qui ne couvre pas une période aussi longue que C1, C2 et C3.

Les quatre autres exemples que nous donnons concernent le macroplancton gélatineux, et illustrent bien la symétrie du cycle migratoire par rapport au milieu du jour (fig. 8). Le siphonophore *Lensia conoidea* apparaît à 250 m, environ 45 mn après le lever du soleil, lors de sa descente vers les couches profondes, et disparaît de cette limite environ une heure avant le coucher du soleil lors de sa migration ascendante. La migration non cohésive de *Pyrosoma atlanticum*

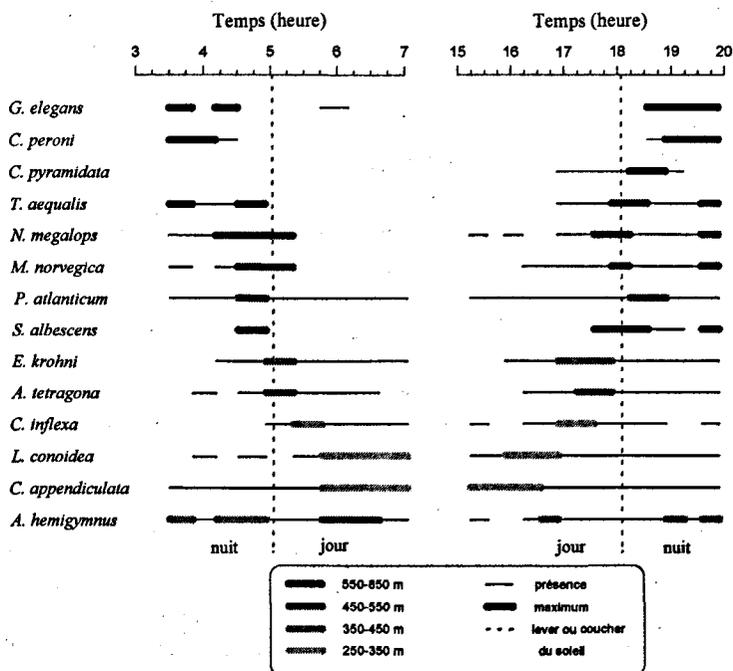


Figure 9

Représentation schématique des variations temporelles de l'abondance des quatorze espèces migratrices à environ 250 m de profondeur (pêches horizontales) au moment du lever (à gauche) et du coucher du soleil (à droite). L'intensité du grisé varie selon les profondeurs diurnes des espèces.

Schematic representation of the time variations of the abundance of the fourteen migrant species (horizontal hauls at about 250 m) around sunrise (left) and sunset (right). Shadings correspond to daytime depths of the species.

ticum, dont la population comprend des colonies de tailles très différentes, est très nette. En effet, cette espèce est capturée tout au long des deux périodes d'échantillonnage ; cependant, les pics principaux apparaissent symétriquement juste avant le lever et juste après le coucher du soleil. Le cycle migratoire de *Cavolinia inflexa* et *Cymbulia peroni* apparaît également symétrique. *C. peroni* illustre très bien une migration synchrone et cohésive dans le sens donné par Pearre (1979). Sa capture à 250 m est limitée à une période de 1 h-1 h 20 mn. Localisée de jour dans les couches profondes (550-700 m), le soir elle apparaît à 250 m plus tard que les espèces décrites précédemment, et retranscend cette limite bien avant le lever du soleil.

La figure 9 schématise les heures de passage des organismes à 250 m lors de leur descente et de leur montée pour chacune des quatorze espèces migratrices observées dans cette étude. Nous avons différencié quatre groupes selon leurs niveaux bathymétriques diurnes : 1) 550-850 m ; 2) 450-550 m ; 3) 350-450 m ; 4) 250-350 m. Ces espèces étant abondantes la nuit dans la couche 0-75 m, ou dans la couche 0-150 m pour *Nematoscelis megalops*, *Gennadas elegans* et *Lensia conoidea*, cette distinction en quatre groupes reflète l'amplitude de la migration. Remarquons tout d'abord que ces groupes ne sont pas homogènes en ce qui concerne le type de macroplancton ou necton : dans le groupe 1 on trouve le décapode *G. elegans* et des ptéropodes, dans les groupes 2 et 3 des euphausiacés et diverses espèces de plancton gélatineux, dans le groupe 4 un ptéropode et deux siphonophores. Le cas du poisson *Argyropelecus hemigymnus* est mis à part, car on ne peut précisément déterminer le moment où certains individus migrent à travers la limite des 250 m, cette profondeur correspondant à la limite bathymétrique supérieure de jour et inférieure de nuit du maximum d'abondance de cette espèce.

Gennada elegans et *Cymbulia peroni*, espèces du groupe le plus profond, traversent la limite d'échantillonnage des 250 m nettement avant le lever du soleil (au moins 1/2 h avant) lors de leur descente, et nettement après le coucher du soleil (au moins 1/2 h après) lors de leur migration ascendante. L'absence de capture de *Clio pyramidata* pendant la pêche couvrant le lever du soleil confirmerait la répartition en essaims de cette espèce, déjà suggérée par les résultats des pêches obliques. Les espèces du groupe 2 sont abondantes à 250 m, en moyenne, dans un intervalle d'une heure encadrant plus ou moins le lever ou le coucher du soleil. *Euphausia krohni* et *Abylopsis tetragona* (groupe 3) sont abondantes après le lever et avant le coucher du soleil. Enfin, les espèces migratrices qui occupent de jour les couches les moins profondes apparaissent nettement après les autres lors de leur descente et nettement avant lors de leur montée. En résumé, il existe une nette corrélation entre les niveaux bathymétriques diurnes des espèces et la chronologie de leur migration. Plus les espèces sont profondes de jour (et donc plus l'amplitude de leur migration est grande), plus elles traversent l'immersion d'échantillonnage des 250 m tôt avant le lever du soleil et tard après le coucher du soleil. Enfin, d'une manière générale, le cycle migratoire de ces espèces (le cas d'*Argyropelecus hemigymnus* excepté) apparaît symétrique par rapport au milieu du jour.

DISCUSSION

Distributions verticales et migrations

Ce travail complète les études d'Andersen et Sardou (1992) et Andersen *et al.* (1992), réalisées à la même station d'échantillonnage en mai 1990. On retrouve dans notre étude les mêmes espèces principales du macroplancton et du micronecton avec, en plus, la présence de *Meganyciophanes norvegica* et des ptéropodes. En mai 1990, *M. norvegica* apparaissait irrégulièrement dans les pêches ou était en nombre insuffisant pour que sa distribution verticale puisse être décrite, ce qui est fort différent de la situation que nous avons rencontrée. Quant aux ptéropodes, Andersen *et al.* (1992) ne donnent aucun renseignement à leur sujet.

Le tableau 4 regroupe les amplitudes de migration des espèces observées en mai 1990 et avril 1991. Bien que l'épaisseur des couches échantillonnées (75 à 150 m) ne donnent pas une grande précision dans la détermination des profondeurs moyennes pondérées des espèces, on constate que les résultats d'avril 1991 confirment dans l'ensemble les observations de mai 1990. Les espèces se répartissent dans les trois groupes suivants : 1) espèces non migrantes telles que *Stylocheiron longicorne*, *Cyclothone braueri* et *C. pygmaea* ; 2) espèces à intense migration verticale telles que *Gennadas elegans*, *Pyrosoma atlanticum*, *Abylopsis tetragona* et *Solmissus albescens* ; 3) espèces à migration plus restreinte comme *Argyropelecus hemigymnus* et *Eucopia unguiculata*.

Les observations de la présente étude s'accordent remarquablement bien avec celles d'Andersen et Sardou (1992)

Tableau 4

Comparaison des résultats de l'échantillonnage d'avril 1991 (notre étude) et de mai 1990 (Andersen et Sardou, 1992 ; Andersen *et al.*, 1992) : existence ou amplitude (dz) de la migration. 1, mai 1990 ; 2, avril 1991 ; p, partie de la population ; (1), distribution nocturne bimodale.

Comparison of sampling results of April 1991 (present study) and May 1990 (Andersen and Sardou, 1992; Andersen *et al.*, 1992): existence or amplitude (dz) of the migration. 1, May 1990; 2, April 1991; p, part of the population; (1) bimodal night distribution.

	dz 1 (m)	dz 2 (m)
<i>Euphausia krohni</i>	380	325
<i>Thysanopoda aequalis</i>	≥ 360	425
<i>Stylocheiron longicorne</i>	non/faible	non
<i>Nematoscelis megalops</i>		
Petits	345 (p)	355 (p)
Grands	390 (p)	405 (p)
<i>Eucopia unguiculata</i>	55 (p)	155 (p)
<i>Gennadas elegans</i> (1)	235 et 585	225 et 630
<i>Cyclothone braueri</i>	non	non
<i>Cyclothone pygmaea</i>	non	non
<i>Argyropelecus hemigymnus</i>	150	220
<i>Chelophyes appendiculata</i>	≥ 170	290
<i>Lensia conoidea</i>	200 (p) 50 (p) inverse	205
<i>Abylopsis tetragona</i>	370	320
<i>Solmissus albescens</i>	410	460
<i>Pyrosoma atlanticum</i>	515	410

en ce qui concerne *Nematoscelis megalops*. On observe dans les deux cas : 1) une distribution diurne bimodale, avec le pic le plus superficiel uniquement composé de petits individus ; 2) des amplitudes de migration identiques, tant pour les petits individus que les grands ; 3) une migration d'une partie seulement de la population. On retrouve également des amplitudes de migration très similaires pour le décapode *Gennadas elegans*. Bien qu'en avril 1991, une partie de la population d'*Eucopeia unguiculata* apparaisse migrer sur une plus grande distance qu'en mai 1990, 155 m contre 55, cette espèce reste cependant un faible migrateur. L'amplitude de migration plus élevée calculée dans cette étude pour *Chelophyes appendiculata* résulte de sa distribution étalée sur une épaisse couche d'eau. Pour *Pyrosoma atlanticum*, la différence est probablement due à la taille des colonies (3 à 51 mm en avril 1991 contre 8 à 88 mm en mai 1990), les colonies les plus petites se déplaçant sur de plus faibles colonnes d'eau que les grandes. Enfin, dans cette étude, nous n'observons pas de migration inverse pour *Lensia conoidea*, mais une migration normale de même amplitude que celle rapportée pour mai 1990.

Meganyctiphanes norvegica est l'une des espèces d'euphausiacés les plus abondantes en Méditerranée (Franqueville, 1971), en particulier au nord du 42^{ème} parallèle (Casanova, 1970). Franqueville (1971) rapporte une densité moyenne de population de 20 ind 1000 m⁻³ pour les niveaux bathymétriques préférentiels et l'époque de l'année la plus favorable. Dans notre étude, nous avons trouvé pour le jour une valeur comparable de 30 ind 1000 m⁻³ entre 450 et 550 m de profondeur (cf. fig. 2) ; par contre, la nuit, *M. norvegica* atteint une concentration de 197 ind 1000 m⁻³ dans les 75 premiers mètres. Cette grande différence entre les captures de jour et de nuit a déjà été rapportée dans la littérature : par exemple, Roe *et al.* (1984) attribuent la rareté des captures de jour de cette espèce à l'évitement du filet de jour ou à la distribution en essaims. En effet, *M. norvegica* est bien connu pour son comportement grégaire (Franqueville, 1970 ; 1971 ; Mauchline, 1980) et pour son occupation massive des couches de surface la nuit (Casanova, 1970 ; Hargreaves et James, 1989). Cochrane *et al.* (1991) constatent également un évitement marqué du Bioness par cette espèce, le jour

Tableau 5

Niveaux bathymétriques préférentiels diurnes et nocturnes, et amplitude de la migration verticale de *Meganyctiphanes norvegica*, *Cymbulia peroni*, *Cavolinia inflexa* et *Clio pyramidata*.

Preferential daytime depths and night-time depths, and range of the diel vertical migration of Meganyctiphanes norvegica, Cymbulia peroni, Cavolinia inflexa and Clio pyramidata.

Profondeur de jour (m)	Profondeur de nuit (m)	Migration, amplitude (m)	Région	Référence
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>				
0-150 (petits)	0-75	45 (p)	Méditerranée NO	nos résultats
350-550 (grands)	0-75	485		
450-900 ^a	0-100 ^a	615 ^b	Méditerranée O	Franqueville (1971)
≥ 500	0-200 ^a	≥ 400 ^b	Méditerranée NO	Casanova (1970)
310-400	52-100	279 ^b	Atlantique 40°N	Hargreaves et James (1989)
300-400	50-100	275 ^b	53°N	
500-600	9-25	533 ^b	60°N	
100-400	0-100	200	varié	Mauchline (1980)
≥ 350	surface	300-400 (p)	Golfe du Maine	Greene <i>et al.</i> (1988)
200-250 ^c	0-30	210 ^b	Golfe du Maine	Widder <i>et al.</i> (1992)
100-150	0-50	100 ^b	Golfe du St-Laurent	Sameoto (1980)
<i>Cymbulia peroni</i>				
550-700	0-75	585	Méditerranée NO	nos résultats
400-600	0-250	375 ^b	Méditerranée O	Franqueville (1971)
600-1500	couches superficielles	oui ^d intense	Méditerranée	Rampal (1975)
<i>Cavolinia inflexa</i>				
250-450	0 -≥ 75	≤ 300	Méditerranée NO	nos résultats
600-1000	couches superficielles	oui ^d dans les deux sens	Méditerranée	Rampal (1975)
150 ^c	0	≥ 150 (p)	Méditerranée NO	Palma (1985)
<i>Clio pyramidata</i>				
450-700	0 -≥ 75	≤ 535	Méditerranée NO	nos résultats
400 -≥ 600	0-250	≥ 375 ^b	Méditerranée O	Franqueville (1970)
≥ 500	0-200	≥ 400 ^b	Méditerranée O	Franqueville (1971)
600-1500	couches superficielles	oui ^d dans les deux sens	Méditerranée O	Rampal (1975)
150 ^c	0	≥ 150 (p)	Méditerranée NO	Palma (1985)
350-950 ^e	50-550 ^e	330	Méditerranée NO Bermudes	van der Spoel (1973)

^a estimé d'après figures ; ^b estimé à partir du milieu des niveaux bathymétriques de jour et de nuit ; ^c profondeur maximale de l'échantillonnage ; ^d adultes en période de repos sexuel ; ^e limites des distributions verticales.

en particulier. La différence de capture entre le jour et la nuit que nous avons observée résulterait donc de l'évitement du filet ou de l'hétérogénéité spatiale de la distribution de cette espèce, et non de sa présence de jour au-dessous de la plus grande profondeur échantillonnée (965 m). Angel *et al.* (1982) rapportent d'ailleurs une absence de migration au-dessous de 1000 m.

Meganyctiphanes norvegica montre dans toutes les zones océaniques une migration verticale nyctémérale (tab. 5). La nuit, cette espèce est concentrée dans la couche superficielle, entre 0 et 100 m. Le jour, elle occupe des niveaux bathymétriques plus ou moins profonds selon la région. Dans notre étude, les grands individus montrent un maximum d'abondance entre 350 et 550 m de profondeur le jour et une amplitude moyenne de migration de 485 m. Ces résultats sont dans la gamme de ceux rapportés par Casanova (1970), Franqueville (1971) et Hargreaves et James (1989) pour des zones profondes : 300 à 900 m comme niveaux bathymétriques préférentiels et migration d'une amplitude de 275 à 615 m. *M. norvegica* apparaît donc dans ces zones comme un grand migrateur. Ceci s'accorde avec les observations faites en submersible sur sa nage très active (Franqueville, 1971), les mesures de sa vitesse de migration au laboratoire, en moyenne 90 à 130 m h⁻¹ sur des distances de 100 à 130 m (Hardy et Bainbridge, 1954), et l'estimation par acoustique d'une vitesse de migration ascendante de 144 m h⁻¹ (Cochrane *et al.*, 1991). Comme déjà observé par Mauchline et Fisher (1969), les grands individus vivent de jour à des profondeurs plus grandes que les petits.

Le tableau 5 regroupe également les données publiées sur les niveaux bathymétriques préférentiels diurnes et nocturnes et l'amplitude de la migration verticale des trois mollusques ptéropodes, *Cymbulia peroni*, *Cavolinia inflexa* et *Clio pyramidata*. Pour les autres espèces observées ici, Andersen et Sardou (1992) et Andersen *et al.* (1992) ont déjà fait une large comparaison avec les données de la littérature. Les distributions verticales des mollusques ptéropodes en Méditerranée sont beaucoup moins documentées, bien que les trois espèces que nous ayons récoltées y soient les plus abondantes (Franqueville, 1971 ; Rampal, 1975). La distribution en essais de *Cavolinia inflexa* (Rampal, 1967 ; Laval *et al.*, 1989) et de *Clio pyramidata* (Franqueville, 1970 ; 1971) diminue leur probabilité de capture, et expliquerait l'absence de *C. inflexa* dans notre pêche de nuit N1 et de *C. pyramidata* dans les pêches N1 et L1.

Les quelques travaux existant sur les répartitions diurnes et nocturnes de *Cymbulia peroni*, de *Cavolinia inflexa* et *Clio pyramidata* rapportent tous un comportement migratoire pour ces trois espèces (*cf.* tab. 5). Selon Rampal (1975), ces espèces vivent à des niveaux bathymétriques moins profonds en période de ponte et on en capture alors de jour dans les 100 à 200 premiers mètres ; les résultats de Rampal que nous donnons au tableau 5 concernent les adultes en période de repos sexuel. De nuit ces trois espèces occupent les couches superficielles, de 0 à 250 m. Nos résultats sur *C. peroni* et *C. pyramidata* sont proches de ceux de Franqueville (1970 ; 1971) pour la Méditerranée et de van der Spoel (1973) pour l'Atlantique,

et ces deux espèces montrent de grandes migrations, d'amplitude moyenne de 375 à 585 m pour *C. peroni*, et de 330 à 535 m pour *C. pyramidata*. La migration de *C. pyramidata* a également été observée en Atlantique par Casanova (1980). Palma (1985) rapporte aussi un comportement migratoire des trois espèces de ptéropodes considérées ici, mais son échantillonnage, en face de Villefranche-sur-Mer, étant fait sur des fonds de 200 m au maximum, l'amplitude de la migration est réduite. Les résultats de Rampal (1975) diffèrent des résultats des autres auteurs et des nôtres sur deux points essentiellement : 1) des niveaux diurnes préférentiels des trois espèces nettement plus profonds, pour la limite inférieure en particulier (1500 m pour *Clio pyramidata* et *Cymbulia peroni*, 1000 m pour *Cavolinia inflexa*), alors que, par exemple, nous n'avons capturé aucune de ces espèces au-delà de l'intervalle 550-700 m (*cf.* fig. 6) ; 2) une migration dans les deux sens pour *C. inflexa* et *C. pyramidata*, la dispersion maximale à partir des niveaux profonds diurnes se faisant généralement en direction de la surface, mais une partie de la population n'abandonnant pas les niveaux profonds. Cependant, les études antérieures à notre travail concernant la migration verticale des ptéropodes ont été réalisées il y a une vingtaine d'années avec des filets non-fermants (de type Isaac Kidd Midwater Trawl en général), qui donnent une description moins fine des répartitions verticales que les systèmes de filets fermants multiples tels que le Bioness. De plus, dans certains cas, les couches explorées étaient plus épaisses (jusqu'à plusieurs centaines de mètres) que dans notre étude (75 à 150 m). Notre description des profils verticaux des ptéropodes est donc beaucoup plus précise que celles de Franqueville (1971), van der Spoel (1973) et Rampal (1975).

Chronologie de la migration

Les résultats de nos pêches horizontales à 250 m ont montré que : 1) de manière générale, les espèces décrites ici commencent leur descente avant le lever du soleil et leur montée avant le coucher du soleil ; 2) le cycle migratoire apparaît relativement symétrique par rapport au milieu du jour ; 3) la chronologie de la migration de chaque espèce est reliée à son niveau bathymétrique diurne ou à l'amplitude de sa migration. Andersen et Sardou (1992) et Andersen *et al.* (1992) rapportent les mêmes conclusions pour les quatorze espèces migratrices communes à leur étude (mai 1990) et à la notre (avril 1991). Par exemple, pour les deux périodes, *Gennadas elegans* traverse la profondeur d'échantillonnage (en moyenne 230 m en mai 1990 et 250 m en avril 1991) bien avant le lever du soleil lors de sa descente, et bien après le coucher du soleil lors de sa migration ascendante, alors qu'*Euphausia krohni*, qui vit moins profondément, traverse cette limite au moment du lever et du coucher du soleil. La différence de durée de photopériode entre les deux périodes d'échantillonnage n'étant pas très importante, environ 40 mn au niveau du lever du soleil et 30 mn au moment de son coucher, et la durée de pêche d'un filet étant de 15 à 25 mn, nous ne ferons pas une comparaison plus approfondie sur la chronologie de la migration de ces espèces.

En ce qui concerne l'euphausiacé *Meganyctiphanes norvegica*, non décrit par Andersen et Sardou (1992), Mauchline et Fisher (1969) rapportent que son mouvement vers les couches profondes dans le Firth of Clyde commence avant le lever du soleil, comme observé ici, et que le temps passé la nuit dans les eaux de surface est plus court en été qu'en hiver, ce qui relierait la chronologie de la migration avec la durée de la nuit. Les informations disponibles dans la littérature sur la chronologie de la migration des ptéropodes sont encore plus rares que celles sur leurs distributions verticales. Rampal (1975) note qu'en automne et hiver les individus de *Cavolinia inflexa* redescendent plus tard qu'en été. Van der Spoel (1973) a regroupé les résultats de pêches réalisées à différents moments de l'année au large des Bermudes pour représenter la variation de profondeur de *Clio pyramidata* sur une période de 24 heures. Bien que ce regroupement soit un peu arbitraire, il suggère que *C. pyramidata* commencerait sa descente avant le lever du soleil et

sa montée avant le coucher. De plus amples informations sont donc indispensables pour apprécier l'influence du cycle jour-nuit sur le cycle migratoire.

Remerciements

Cette étude a bénéficié d'un financement du Centre National de la Recherche Scientifique (département Sciences de l'Univers) dans le cadre du programme JGOFS-France, et d'un financement de la Communauté Économique Européenne dans le cadre du programme EROS 2000. Nous remercions P. Nival pour sa lecture critique de ce manuscrit, M. Picheral et M. Scotto pour leur aide technique, T. Bausant et B. Gasser pour leur coopération pendant la campagne à la mer et M. Etienne pour son aide dans le traitement des données. Nous tenons également à remercier l'équipage du N.O. *Pr. Georges Petit*, grâce auquel nous avons pu réaliser ces pêches répétitives.

REFERENCES

- Andersen V. et P. Nival (1991). A model of the diel vertical migration of zooplankton based on euphausiids. *J. mar. Res.*, **49**, 153-175.
- Andersen V. et J. Sardou (1992). The diel migrations and vertical distributions of zooplankton and micronekton in the Northwestern Mediterranean Sea. 1: Euphausiids, mysids, decapods and fishes. *J. Plankt. Res.*, **14**, 1129-1554.
- Andersen V., J. Sardou et P. Nival (1992). The diel migrations and vertical distributions of zooplankton and micronekton in the Northwestern Mediterranean Sea. 2: Siphonophores, hydromedusae and pyrosomids. *J. Plankt. Res.*, **14**, 1155-1169.
- Angel M.V. (1989). Vertical profiles of pelagic communities in the vicinity of the Azores front and their implications to deep-ocean ecology. *Prog. Oceanogr.*, **22**, 1-46.
- Angel M.V., P. Hargreaves, P. Kirkpatrick et P. Domanski (1982). Low variability in planktonic and micronektonic populations at 1,000 m depth in the vicinity of 42°N, 17°W; evidence against diel migratory behavior in the majority of species. *Biol. Oceanogr.*, **1**, 287-319.
- Béthoux J.-P., L. Prieur et J.H. Bong (1988). Le courant ligure au large de Nice. in: Océanographie pélagique méditerranéenne, H.J. Minas et P. Nival, éditeurs, *Oceanologica Acta, Special issue n° 9*, 59-67.
- Casanova B. (1970). Répartition bathymétrique des euphausiacés dans le bassin occidental de la Méditerranée. *Revue Trav. Inst. Pêches marit.*, **34**, 205-219.
- Casanova J.-P. (1980). Campagnes du *Meteor* dans l'Atlantique N-E. Siphonophores, Méduses et Thécosomes. Distribution verticale et comparaisons faunistiques avec la Méditerranée. *Meteor Forschungsber.*, **32**, 15-32.
- Cochrane N.A., D. Sameoto, A.W. Herman et J. Neilson (1991). Multiple-frequency acoustic backscattering and zooplankton aggregations in the inner Scotian shelf basins. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, **48**, 340-355.
- Franqueville C. (1970). Étude comparative de macroplankton en Méditerranée nord-occidentale par plongées en soucoupe SP 350, et pêches au chalut pélagique. *Mar. Biol.*, **5**, 172-179.
- Franqueville C. (1971). Macroplankton profond (invertébrés) de la Méditerranée nord-occidentale. *Téthys*, **3**, 11-56.
- Greene C.H., P.H. Wiebe, J. Burczynski et M.J. Youngbluth (1988). Acoustical detection of high-density demersal krill layers in the submarine canyons off Georges Bank. *Science*, **241**, 359-361.
- Hardy A.C. et R. Bainbridge (1954). Experimental observations on the vertical migrations of plankton animals. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **33**, 409-448.
- Hargreaves P.M. et P.T. James (1989). Geographic and vertical distribution of euphausiid species in the warm waters of the North Atlantic. *J. mar. biol. Ass. India*, **31**, 150-163.
- Laval P., J.-C. Braconnot, C. Carré, J. Goy, P. Morand et C.E. Mills (1989). Small-scale distribution of macroplankton and micronekton in the Ligurian Sea (Mediterranean Sea) as observed from the manned submersible *Cyana*. *J. Plankt. Res.*, **11**, 665-685.
- Longhurst A.R. et W.G. Harrison (1989). The biological pump: Profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. *Prog. Oceanogr.*, **22**, 47-123.
- Mauchline J. (1980). The biology of Mysids and Euphausiids. *Adv. mar. Biol.*, **18**, 1-681.
- Mauchline J. et L.R. Fisher (1969). The biology of Euphausiids. *Adv. mar. Biol.*, **7**, 1-454.
- Palma S.G. (1985). Migración nictemeral del macroplankton gelatinoso de la bahía de Villefranche-sur-Mer, Mediterráneo Noroccidental. *Investigación pesq., Barcelona*, **49**, 261-274.
- Pearre S. Jr. (1979). Problems of detection and interpretation of vertical migration. *J. Plankt. Res.*, **1**, 29-44.
- Rampal J. (1967). Répartition quantitative et bathymétrique des ptéropodes thécosomes récoltés en Méditerranée occidentale au nord du 40ème parallèle. Remarques morphologiques sur certaines espèces. *Revue Trav. Inst. Pêches marit.*, **31**, 403-416.
- Rampal J. (1975). Les Thécosomes (Mollusques pélagiques). Systématique et évolution. Écologie et biogéographie méditerranéennes. *Thèse de Doctorat ès Sciences, Université Aix-Marseille I, France*.
- Roe H.J.S., P.T. James et M.H. Thurston (1984). The diel migrations and distributions within a mesopelagic community in the North East Atlantic. 6: Medusae, ctenophores, amphipods and euphausiids. *Prog. Oceanogr.*, **13**, 425-460.
- Sameoto D.D. (1980). Relationships between stomach contents and vertical migration in *Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoëssa raschii* and *T. inermis* (Crustacea Euphausiacea). *J. Plankt. Res.*, **2**, 129-143.
- Sameoto D.D., L.O. Jaroszynski et W.B. Fraser (1980). Bioness, a new design in multiple net zooplankton samplers. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **37**, 722-724.
- van der Spoel S. (1973). Growth, reproduction and vertical migration in *Clio pyramidata* Linné, 1767 forma *lanceolata* (Lesueur, 1813) with notes on some other Cavoliniidae (Mollusca, Pteropoda). *Beaufortia*, **281**, 117-134.
- Widder E.A., C.H. Greene et M.J. Youngbluth (1992). Bioluminescence of sound-scattering layers in the Gulf of Maine. *J. Plankt. Res.*, **14**, 1607-1624.