

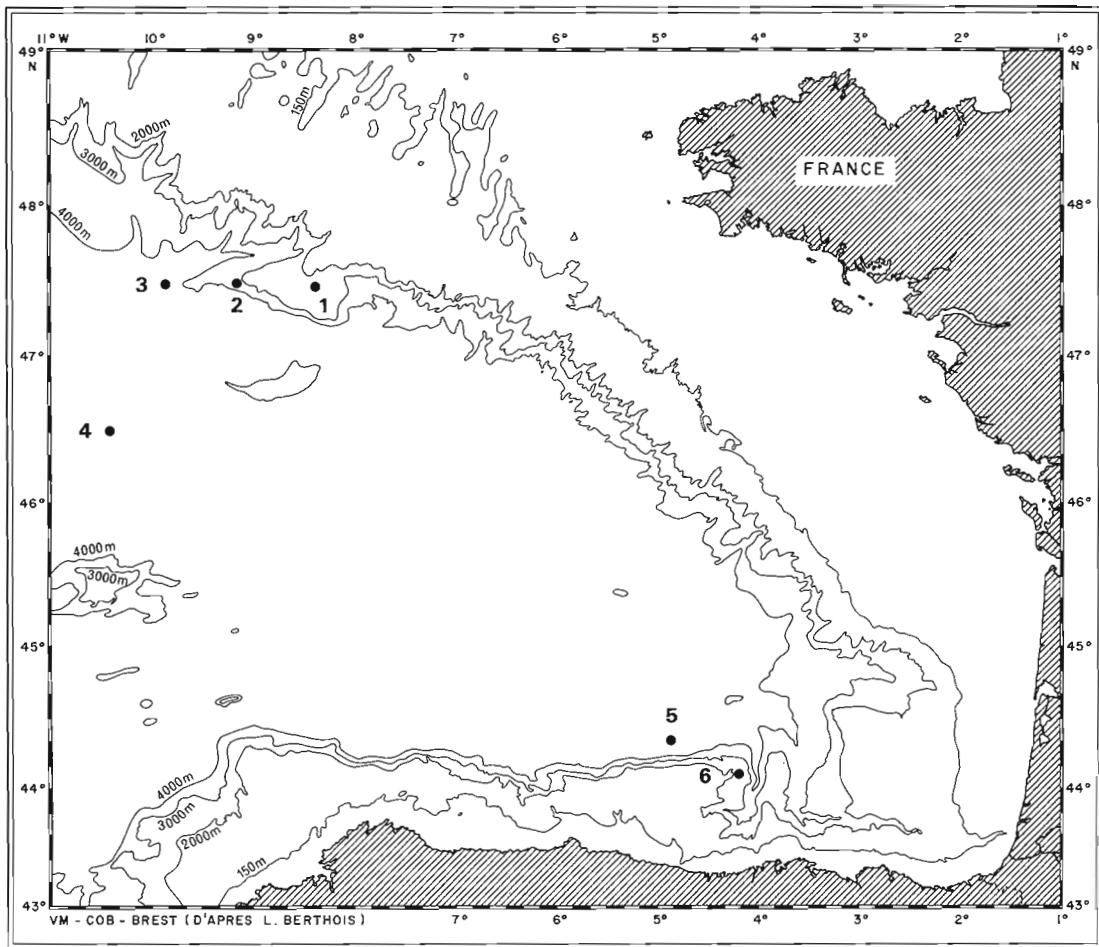
Découvrez les publications récentes de l'Ifremer dans le [catalogue en ligne](#) du service des éditions.
Découvrez également un ensemble de documents accessibles gratuitement dans [Archimer](#)

Peuplements profonds du Golfe de Gascogne

PRÉPARÉ PAR
Lucien LAUBIER et Claude MONNIOT



Ifremer



Localisation des stations du programme Biogas.

Le programme BIOGAS

Biologie du golfe de Gascogne

Ce volume contient les résultats recueillis sur les peuplements benthiques profonds du golfe de Gascogne pendant les campagnes du programme BIOGAS effectuées au cours de deux périodes successives : 1972-1974 et 1977-1981.

Les caractéristiques hydrologiques, courantologiques, morphologiques et sédimentologiques, indispensables à l'étude écologique des peuplements, sont présentées dans la première partie consacrée à l'étude du milieu, avec des informations sur la production pélagique et le flux organique particulière.

Dans une deuxième partie, les catégories dimensionnelles de la faune benthique sont étudiées sous l'angle de l'abondance et de la biomasse : méiofaune, macrofaune, mégafaune.

La dynamique des peuplements profonds est abordée dans la troisième partie de l'ouvrage, au niveau des bactéries libres et présentes dans les tractus digestifs des animaux limivores, et de l'ensemble méiofaune-macrofaune à partir d'expériences de recolonisation de sédiments défaunés. L'étude de l'échelon des organismes carnivores vagiles est aussi abordée sous l'angle quantitatif.

Dans une quatrième partie sont réunies, par des spécialistes, les conclusions générales sur la répartition et la biogéographie de chaque groupe zoologique, dans le N.-E. Atlantique. Ces trente-trois articles témoignent de l'importance de cet aspect des recherches dans le domaine profond.

En annexe, sont fournies la liste de l'ensemble des prélèvements effectués au cours des diverses campagnes du programme, la description des techniques de prélèvements et d'analyse chimique de la matière organique, la liste des groupes zoologiques ; la bibliographie des publications consacrées aux résultats du programme BIOGAS termine l'ouvrage.

Préface	9
1. Le programme Biogas	13

I. ÉTUDE DU MILIEU

2. Le domaine pélagique	25
3. Hydrologie et circulation profonde	43
4. Morphologie, sédimentologie	71
5. Flux organique particulaire	101

II. DESCRIPTION DES PEUPEMENTS

6. Macro- et méiobenthos	121
7. Epifaune mégabenthique	143
8. Bioturbation	157

III. DYNAMIQUE DES PEUPEMENTS

9. Activité bactérienne	177
10. Bactériologie	183
11. Recolonisation	193
12. Nutrition	209
13. Epibenthos carnivore	233

IV. GROUPES ZOOLOGIQUES

14. FORAMINIFÈRES	255	19. NÉMATODES	
15. KOMOKIACÉS		DESMOSCOLECIDÉS	325
XÉNOPHYOPHORÉS	263	20. NÉMATODES	
16. HYDRAIRES	267	CHOMADORIDÉS	331
17. GORGONAIRES		21. POLYCHÈTES	
PENNATULAIRES		GLYCÉRIDÉS	351
ANTIPATHAIRES	299	22. POLYCHÈTES	
18. SCLÉRACTINIAIRES	311	ACROCIRRIDÉS	355

23. OLIGOCHÈTES	365	34. MYSIDACÉS	425
24. POGONOPHORES	369	35. CUMACÉS	429
25. ECHIURIENS	375	36. TANAÏDACÉS	
26. PRIAPULIENS	379	APSEUDOÏDÉS	435
27. BRYOZOAIRES	385	37. TANAÏDACÉS	
28. MOLLUSQUES		DIKONOPHORES	441
APLACOPHORES	391	38. ANTHURIDÉS	449
29. MOLLUSQUES		39. ISOPODES	
POLYPLACOPHORES	397	ASELLOTES	465
30. CÉPHALOPODES	401	40. DÉCAPODES	469
31. OSTRACODES		41. CRINOÏDES	479
MYODOCOPINES	409	42. OPHIURES	491
32. OSTRACODES		43. ECHINIDES	509
CLADOCOPINES		44. TUNICIERS	535
PLATYCOPINES		45. MACROURIDÉS	541
PODOCOPINES	413	46. MÉDUSES	545
33. COPÉPODES		47. THÉCOSOMES	549
HARPACTICOIDES	419	48. EUPHAUSIACÉS	551

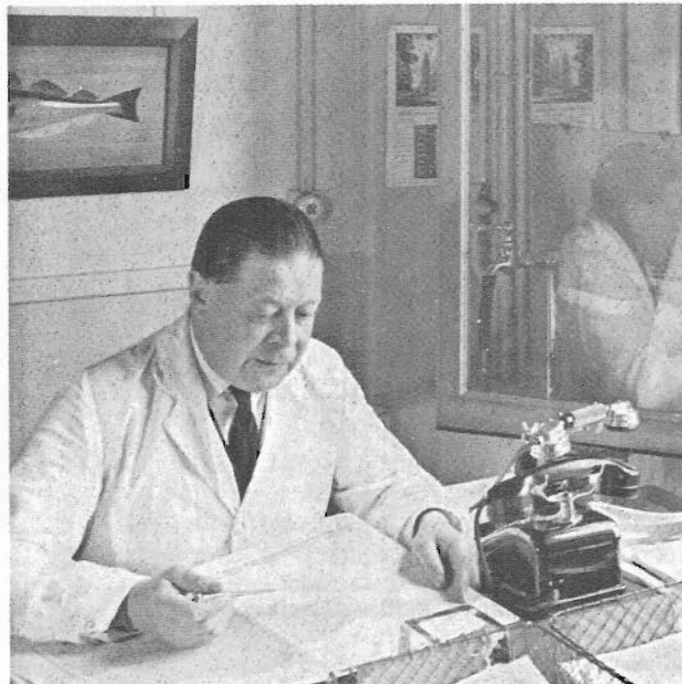
V. ANNEXES

1. Campagnes moyens à la mer et personnel embarqué	559
2. Tableau récapitulatif des prélèvements	561
3. Techniques de prélèvement	571
4. Technique d'analyse de la matière organique	603

VI. BIBLIOGRAPHIE

PARTICIPANTS AU PROGRAMME BIOGAS

[N] le signe [] entourant un chiffre renvoie au numéro du chapitre correspondant dans cet ouvrage.



Edouard LE DANOIS
1887-1968

Ichthyologiste français, né à Brest. Il se spécialise dans l'étude de la systématique des poissons et de la faunistique. Il soutient, en 1913, une thèse sur les « Poissons de la Manche occidentale ». Il participe de 1912 à 1914, à des croisières océanographiques à bord du « Pourquoi-Pas ? ». Il entre, en 1918, à l'« Office Scientifique et Technique des Pêches Maritimes », dont il devient directeur en 1926. Il sera secrétaire général du Conseil international pour l'exploration de la mer (CIEM) et de la « Commission internationale pour l'exploration scientifique de la mer Méditerranée (CIESM).

Il publie, en 1948 « LES PROFONDEURS DE LA MER »

Trente ans de recherches sur la faune sous-marine au large des côtes de France.

Il meurt à Saint-Germain-en-Laye, le 11 juin 1968.

PRÉFACE

Le golfe de Gascogne représente une profonde poche d'eau qui, de l'Irlande à l'Espagne, entaille largement la façade atlantique de l'Europe, pénétrant comme un coin dans le continent. C'est tout naturellement là que les savants du 19^e siècle sont partis à la recherche des abysses et de leurs mystères. Les Britanniques, les premiers, mirent le cap à l'Ouest et au Sud avec le « LIGHTNING », bateau-feu déclassé et prêté par l'Amirauté aux biologistes et dont l'état laissait beaucoup à désirer. Ensuite, ils armèrent le « PORCUPINE ». Les résultats furent tellement enthousiasmants que le Royaume-Uni organisa la première et la plus ambitieuse expédition océanographique, celle du « CHALLENGER ». Une part importante du programme de cette expédition était consacrée l'exploration des grands fonds de tous les océans.

C'est pourtant dans le golfe de Gascogne, le 22 juillet 1969, au cours de la deuxième campagne du « PORCUPINE », que GWYN JEFFREYS tenta le premier dragage à plus de 4 000 m (2 435 brasses), par 47°38'N. et 12°08'W. Après sept heures et demie de dragage, il trouva des exemplaires de tous les grands groupes d'invertébrés. Le retentissement de cette découverte dans le milieu scientifique de l'époque fut immense. Le golfe de Gascogne connaissait son heure de gloire, hélas sans lendemain ! Car à partir de ce moment, la curiosité des chercheurs entraîna plus loin les expéditions océanographiques : dès 1870, le « PORCUPINE » alla en Méditerranée, le « CHALLENGER » traversa directement le golfe de Gascogne et fit sa première observation au large du cap Finisterre, et son premier prélèvement profond dans l'Atlantique tropical.

La France n'était pas en reste, avec le « TRAVAILLEUR » et le « TALISMAN », qui participèrent activement à la découverte de la vie en profondeur. Conduits par les plus éminents zoologistes français de l'époque : MILNE EDWARDS, PERRIER, MARION, FISHER, VAILLANT, ils firent route eux aussi vers le Sud, le long des côtes d'Espagne, du Portugal, du Maroc et vers les îles des Açores et des Canaries. Le PRINCE ALBERT est également passé au large du golfe de Gascogne sans s'y arrêter. La mauvaise réputation de cette région influençait peut-être les biologistes qui cédaient à l'attrait des mers lointaines et des océans inexplorés. Une dernière tentative d'exploration du golfe de Gascogne fut faite, en août-septembre 1895, par le « CAUDAN ». Les résultats décevants, publiés dans un périodique peu diffusé : les « *Annales de l'Université de Lyon* », passèrent totalement inaperçus.

En démontrant que tous les groupes zoologiques majeurs étaient présents sur la plaine abyssale du golfe de Gascogne, JEFFREYS ouvrit un âge d'or pour l'océanographie biologique et surtout pour la zoologie. L'exploration des « abysses ténébreuses » mit en lumière une grande variété d'êtres inconnus aux formes et aux couleurs parfois surprenantes, mais pas les animaux cuirassés contre la pression ou les monstres préhistoriques que beaucoup attendaient. En tout cas, aucune forme de vie radicalement inconnue ne fut révélée. La déception fut à la mesure des espoirs un peu fous provoqués par les premières découvertes.

Il ne faudrait pas croire que nos connaissances sur le golfe de Gascogne datent toutes du 19^e siècle. Un travail patient et minutieux a été effectué par Edouard LE DANOIS dans la première moitié du 20^e siècle. Certes il ne s'agissait pas de grandes campagnes océanographiques mais d'une série ininterrompue de sondages, de dragages et de chalutages effectués par les navires de l'Office scientifique et technique des pêches maritimes. Ce travail tenait compte de toutes les croches sur le corail jaune signalés par les pêcheurs et de tous les invertébrés récoltés par leurs chaluts, leurs palanques, etc. Le livre de E. LE DANOIS « *Les profondeurs de la mer. Trente ans de recherches sur la faune sous-marine au large des côtes de France,* » publié en 1948, était plus orienté vers la description des communautés profondes que des animaux eux-mêmes. Dans ce sens, il avait un aspect résolument plus moderne que l'ensemble des travaux de son époque et même des vingt années suivantes. Malheureusement, cet ouvrage a été publié par un éditeur non spécialisé dans les ouvrages scientifiques ; sa diffusion est restée très limitée et son impact sur la communauté scientifique internationale a été quasiment nul. Redécouvert trente ans plus tard, il fut considéré comme l'une des contributions majeures à la connaissance de la biologie profonde. MENZIES, GEORGE et ROWE, en 1973, lui rendent hommage : « *Had it not been printed in limited quantity and in paperback, it could perhaps rank with the works of Ekman, Murray and Hjort, and Agassiz* » !

LE DANOIS avait surtout axé son ouvrage sur les grands animaux, en particulier les Mollusques, négligeant la petite faune qui vit dans le sédiment. La révolution apportée par la drague épibenthique et la découverte du rôle fondamental de la petite faune endogée, a rendu cet ouvrage caduc.

La nécessité de reprendre l'étude du golfe de Gascogne avec de nouveaux moyens s'est très vite fait sentir. Dès les premières campagnes du programme BIOGAS la volonté des chercheurs d'envisager l'écosystème profond dans son intégralité, a conduit à utiliser simultanément sur les mêmes stations cinq engins différents et complémentaires. La microflore, la méiofaune et une partie de la petite macrofaune endogée sont prélevées au carottier, la macrofaune à la drague épibenthique, la mégafaune au chalut, les carnivores nécrophages sont capturés à la nasse et la mégafaune épigée, les terriers et les traces sont évalués grâce à des relevés photographiques. Il s'agissait d'une nouvelle conception de l'étude des communautés profondes. Les autres équipes, européennes, américaines et soviétiques qui utilisaient une moins grande panoplie d'engins complémentaires se sont spécialisées dans l'étude d'une catégorie de taille.

Un effort tout particulier a été consacré au tri des prélèvements et à la constitution d'un réseau international de spécialistes pour identifier les animaux. La politique consistant à récolter en même temps tous les composants de la faune s'est révélée payante. Elle offre à ces spécialistes des collections complètes qui leur donnent la possibilité, souvent pour la première fois, plutôt que de réaliser un simple travail d'identification, de considérer un groupe zoologique dans son ensemble en milieu profond.

Ainsi 1 096 espèces ont été identifiées dans les six stations du programme Biogas. Des espèces nouvelles ont été décrites dans la quasi-totalité des phylums. Dans certains cas le nombre des espèces nouvelles a même largement dépassé celui des espèces déjà connues. C'est grâce à cette solide base zoologique que les travaux d'écologie, d'évaluation de la biomasse, etc. sont maintenant possibles.

Ce volume ne représente qu'une étape dans les recherches biologiques dans le golfe de Gascogne. Celles-ci se poursuivent maintenant sous d'autres formes avec d'autres moyens : submersibles habités, expérimentation *in situ*, développement des appareils automatiques, etc. Le travail d'exploitation des douze campagnes BIOGAS n'est pas terminé, loin de là, mais il est temps de mettre à la disposition de la communauté scientifique internationale ce volume concernant le golfe de Gascogne.

L'écosystème profond est beaucoup plus complexe et varié que l'on ne l'imaginait généralement. Il est certain que les connaissances acquises sur le golfe de Gascogne ne sont pas toutes transposables aux autres régions de l'Océan mondial, même si un certain nombre de mécanismes mis en évidence ont sans doute une portée générale. Mais nous avons voulu que le golfe de Gascogne, à l'origine des recherches sur la biologie profonde, longtemps oublié dans l'étude des grands fonds, redevienne l'une des zones les mieux connues et les plus intensément prospectées. Dans cet esprit il est naturel de rendre hommage à Edouard LE DANOIS. Nous lui dédions ce volume.

Lucien LAUBIER
Claude MONNIOT

1.

LE PROGRAMME BIOGAS

L. LAUBIER (*)

Mener à bien l'exploitation d'ensemble d'une masse importante de données acquises au cours d'une série de campagnes saisonnières constitue toujours en océanologie un but difficile à atteindre. Il n'est pas excessif de dire qu'il s'agit d'une véritable gageure, dans le cas d'une recherche biologique et écologique dans l'océan profond : les délais nécessaires pour le tri et l'identification des échantillons biologiques sont rendus très longs par l'abondance des organismes de très petite taille et la connaissance zoologique encore très imparfaite de la faune profonde.

Le programme BIOGAS (BIOlogie GAScogne), a comporté deux périodes distinctes : la première phase (campagnes BIOGAS 1 à 6 et POLYGAS) s'étend d'août 1972, à novembre 1974. La seconde phase, campagnes BIOGAS 7 à 11 s'étend de juillet 1978 à octobre 1981. Huit ans après la fin de la première période, il était possible d'envisager l'élaboration d'un ouvrage de synthèse, à la suite d'une réunion de travail organisée au Centre océanologique de Bretagne au début du mois d'octobre 1982. Les divers articles à caractère écologique qui constituent l'ossature du présent ouvrage, ont été rédigés par différents chercheurs français qui ont activement contribué à la réalisation du programme, en participant aux campagnes saisonnières successives : ainsi, l'effort collectif entrepris par un groupe de scientifiques d'appartenance variée se matérialise également dans l'exploitation des résultats.

Les réflexions qui ont conduit à proposer le programme BIOGAS prennent naissance dans la grande mutation qui a entraîné, au cours de la seconde partie de la décennie 1960, les chercheurs français vers l'océanographie de haute mer, avec la mise en service, en décembre 1965, du N.O. « JEAN CHARCOT ». A cette époque, les biologistes marins se consacraient à l'étude des écosystèmes du plateau continental, exception faite des plongées profondes des deux bathyscaphes, le « FNRS III » à partir de 1954, puis l'« ARCHIMÈDE » lancé en 1961. Au cours des campagnes successives de plongée dans l'Atlantique, la Méditerranée et le Pacifique nord-ouest, des observations géographiquement dispersées et limitées du point de vue zoologique, avaient été faites par quelques grands précurseurs. L'absence, ou lorsqu'ils existaient, le fonctionnement déficient des moyens de prélèvement, constituaient une contrainte particulièrement sévère : l'identification précise des organismes observés n'était possible qu'à partir des photographies, complétées par les notes de plongée des observateurs scientifiques. Dans le même temps, quelques spécialistes avaient accès à certaines collections d'animaux abyssaux recueillies par des laboratoires ou des institutions étrangères, principalement américaines.

(*) IFREMER, 66 avenue d'Iéna, 75116 Paris France.

L'ÉLABORATION DU PROGRAMME

Le N.O. « JEAN CHARCOT » avait été conçu avec l'ambition de permettre à notre pays de retrouver sa place parmi les grandes nations océanographiques. Après le lancement du navire, il fallait encore créer les équipements de prélèvements adaptés au travail en grande profondeur à partir d'un grand navire, et acquérir les méthodes modernes de mise en œuvre de ces équipements à l'aide des techniques acoustiques. Au début de l'hiver 1968, nous avons eu l'occasion de participer à une brève campagne du « JEAN CHARCOT » en Iroise, destinée à tester les capacités des engins de prélèvement classiques dont nous disposions alors en France dans le domaine profond : au-delà de quelques centaines de mètres de profondeur, les résultats furent très décevants, démontrant à l'évidence qu'il n'était pas réaliste, dans de telles conditions, d'envisager des campagnes scientifiques dans le domaine du profond. Plutôt que de réinventer, à quel prix et sous quels délais, les engins et les techniques les plus modernes, nous avons considéré, à la suite de cette courte expérience, qu'il fallait au contraire tirer bénéfice de l'acquis étranger le plus performant pour l'adapter rapidement à notre navire. A l'époque, c'est le programme dirigé par Howard SANDERS à Woods Hole Oceanographic Institution sur la grande radiale Gay Head - Bermudes qui est considéré comme la recherche la plus moderne en écologie benthique profonde, aussi bien dans ses objectifs scientifiques que dans ses méthodes de travail à la mer. Au cours d'une mission d'une dizaine de jours en février 1969, à bord du « CHAIN », j'ai appris à manier la drague épibenthique dont la redoutable efficacité vis-à-vis de la faune de petits invertébrés benthiques était en passe de renouveler totalement nos connaissances sur la diversité écologique dans le domaine abyssal. Les Américains l'utilisaient avec un poids de quatre-vingt kilos, un pinger, et le remorquage se faisait par une série de brefs en-avant. Par rapport à la célèbre benne soviétique OKEAN utilisée de manière intensive dans le Pacifique nord-ouest, cet engin représentait un immense progrès, et je me souviens avoir vu, dans le laboratoire de Howard SANDERS, le dessin humoristique de Zina FILATOVA représentant une benne OKEAN dont les mâchoires se refermaient sur un fond désespérément désert, tandis que des holothuries élasipodes, des *Munidopsis* et d'autres invertébrés abyssaux dansaient une ronde joyeuse autour de l'engin. La découverte du pinger utilisé pour déterminer la profondeur de la drague au cours de sa descente fut également une révélation. L'instrument était confié à un électronicien, seul habilité à le manipuler, le fixer sur le câble de dragage et en vérifier l'alimentation électrique. Nous avons eu fréquemment l'occasion d'évoquer avec une certaine nostalgie ce respect pour un matériel somme toute robuste, lorsqu'un de nos pingers, guidé par la rude poigne des boscos bretons, s'engageait sur le grand davier arrière du « JEAN CHARCOT »... La stratégie d'échantillonnage des Américains reposait sur l'emploi d'un engin unique, la drague épibenthique : ce choix éliminait d'emblée les organismes mobiles de grande taille (une proportion importante de ce qu'il est convenu d'appeler la mégafaune), ainsi que la méiofaune dont l'existence en mer profonde était reconnue à cette époque, sans qu'il fut possible d'en préciser l'abondance. Il nous a paru, au contraire, préférable de fonder les futurs programmes nationaux sur une panoplie d'engins diversifiés, adaptés aux différentes catégories dimensionnelles de la faune benthique profonde.

De retour en France à l'issue de cette initiation à l'étude du domaine profond, il fallut préparer, avec l'aide des premiers chercheurs qui s'installaient dans les laboratoires préfabriqués du Centre océanologique de Bretagne (COB), la campagne NORATLANTE qui devait, au cours de l'été 1969, conduire le « JEAN CHARCOT » dans l'Atlantique nord et en mer du Labrador. Une drague épibenthique acquise aux États-Unis servit de modèle à un atelier brestois, qui construisit également, dans la tradition de Louis AGASSIZ et du Prince ALBERT I^{er} de Monaco, reprise par VOSS à bord du « PILSBRY », des chaluts symétriques à monture métallique (chaluts Blake). Le carottier à grande surface mis au point par l'Allemand REINECK vint compléter la gamme des engins de prélèvement biologique, aussi bien pour l'échantillonnage de la méiofaune et les mesures physico-chimiques sur le sédiment que pour des évaluations quantitatives (biomasse, densité, abondance, etc.). Entreprise hasardeuse à bord d'un navire équipé d'un treuil de grand fond à câble unique, l'utilisation de chaluts à panneaux de deux modèles était prévue, avec montage sur patte d'oie. Une méthode originale de conduite des opérations de trait, fondée sur les études théoriques de KULLENBERG réalisées durant l'expédition suédoise de l'« ALBATROSS » en mer profonde quelques années après la seconde guerre mondiale, faisant appel à des poids de 250 à 500 kilos et aux mesures de distances fournies par les pingers, permit d'enregistrer un pourcentage de réussite des prélèvements remarquable. Enfin, l'emploi systématique à chaque station d'une troïka équipée d'un ensemble photographique apporta l'indispensable information visuelle sur l'aspect du fond et les grands organismes.

LES OBJECTIFS DU PROGRAMME

On peut légitimement, et on ne manque pas de le faire, s'interroger sur les raisons qui ont conduit le CNEXO à engager des recherches dans le domaine de l'écologie abyssale, créant ainsi une occasion pour la France de jouer à nouveau un rôle significatif parmi les principales nations océanographiques. Avec le recul des années, je crois reconnaître trois justifications distinctes à ce choix.

Une première justification est d'ordre strictement scientifique. Il est banal, mais parfaitement fondé, de dire de l'écosystème abyssal, le plus étendu de notre planète, qu'il est aussi le moins bien connu. Au-delà de cette trivialité, l'écosystème profond présente des particularités remarquables, par exemple le fait qu'il est totalement dépendant de la production photosynthétique de surface. On a longtemps admis que le transfert vertical d'énergie trophique vers les profondeurs faisait intervenir une série de peuplements pélagiques animés de migrations verticales d'amplitude croissante avec la profondeur. Cette théorie, défendue par un brillant planctonologiste soviétique, VINOGRADOV, et qui n'avait pu d'ailleurs recevoir de preuves objectives, a été récemment remise en cause par la découverte de l'importance du flux de particules nutritives produites dans la zone photique : les pelotes fécales des organismes herbivores, en particulier les

crustacés copépodes, représentent 90 % de l'apport total. Certes, il s'agit encore de résultats peu nombreux, dispersés géographiquement, et les mesures du flux énergétique parvenant aux peuplements benthiques profonds demeurent à confirmer. Néanmoins, l'élucidation de la source trophique de l'écosystème profond constitue un acquis fort important de ces dernières années. On sait également faire la part dans la quantité de matière organique présente à l'interface eau-sédiment entre la matière organique utilisable et la matière organique non utilisable : un tel résultat affine singulièrement la coupure arbitraire qu'avaient proposé les Russes entre des zones oligotrophes (teneur en carbone organique inférieure ou égale à 0,25 %) et des zones eutrophes (teneur en carbone organique supérieure ou égale à 0,25 %). Ces découvertes prennent une signification plus large lorsqu'on confronte ces résultats avec une autre découverte récente, celle des peuplements animaux et bactériens associés à l'hydrothermalisme actif à l'axe des dorsales océaniques à taux d'expansion rapide, communautés au moins pour leur partie la plus originale indépendantes de l'énergie solaire et de la photosynthèse. On perçoit mieux encore l'importance qui s'attache à une quantification des apports particuliers de matière organique utilisable sur les grands fonds. On est également en droit de se demander dans quelle mesure une autre famille de très grosses particules — les cadavres des grands animaux pélagiques, poissons, reptiles et mammifères — ne constitue pas, pour les étonnants charognards des profondeurs que sont certains amphipodes de grande taille, une source d'énergie suffisante pour qu'ils demeurent fonctionnellement très peu, voire non dépendants, des autres constituants de l'écosystème benthique profond au sein duquel ils sont structurellement situés. L'interface eau-sédiment apparaîtrait de ce point de vue comme la couche de l'océan dans laquelle ces très grosses particules ont la plus forte probabilité de présence. On pourrait choisir d'autres exemples dans les progrès récents des connaissances pour illustrer ce propos, tels que le métabolisme, voire la production et la croissance des animaux de profondeur. Le problème du flux énergétique, du point de vue écologique, est sans doute plus convaincant car sa résolution comporte des enseignements de portée plus générale.

Une *deuxième justification découle*, d'une manière peut-être plus conjoncturelle, *des moyens disponibles, humains, navals et sous-marins*. Au plan des hommes, chercheurs, ingénieurs et techniciens, notre pays dispose de la tradition, de la compétence en zoologie comme en écologie, de la disponibilité pour pouvoir mener à bien, au même titre que bien d'autres grands programmes, des recherches en écologie abyssale. Il ne serait pas raisonnable, compte tenu des effectifs existants, de se poser la question en termes de choix. Au plan des moyens navals et sous-marins, notre pays s'est doté depuis une quinzaine d'années d'une flotte océanologique hauturière, et d'un premier sous-marin léger venu à point nommé prendre le relais des bathyscaphes plus lourds et moins manœuvrants ; demain, un nouveau sous-marin léger plus performant ouvrira l'accès aux profondeurs abyssales. Il y a là une convergence indéniable, qui doit être mise à profit par une communauté scientifique dynamique.

Une *troisième motivation*, dont l'importance est fréquemment sous-estimée pour des raisons d'information insuffisante, *est liée aux activités humaines actuelles ou à venir* qui s'exercent dans le domaine profond. Force

est de constater que les grandes profondeurs ont, depuis longtemps, été utilisées par un certain nombre de nations industrialisées comme une véritable décharge apte à recevoir les produits les plus dangereux. Après la première guerre mondiale, des stocks d'explosifs de gaz de combat ont ainsi été déversés au centre du golfe de Gascogne, dans une vaste plaine abyssale. Depuis le début de l'ère nucléaire, une autre zone située au nord-ouest du Portugal sert de dépôt pour les conteneurs de déchets radio-actifs à courte période. La France a très tôt renoncé à cette solution, qui reste utilisée par de nombreux pays européens. Les États-Unis se préoccupent également de ce problème. Depuis quelques années, plusieurs pays industrialisés dont la France poursuivent en commun des études visant à évaluer la faisabilité de l'enfouissement de déchets radio-actifs à haute toxicité et à vie longue dans le sous-sol marin. Plus récemment, les perspectives minières offertes par les champs de nodules polymétalliques et les négociations internationales difficiles sur le droit de la mer ont conduit plusieurs pays à prendre des lois nationales dans lesquelles apparaît la notion d'études d'impact. Parallèlement au développement de ces usages du milieu, l'écosystème profond apparaît au fur et à mesure du progrès des connaissances comme un système éminemment fragile, qui demande un temps excessivement long pour retrouver son état initial après une perturbation. C'est ainsi que le Fonds Mondial pour la Nature (World Wildlife Funds) vient de classer l'écosystème profond parmi les systèmes à protéger. Au-delà de ce souci peut-être trop exclusivement protectionniste, il importe de connaître le devenir des substances toxiques qui pourraient s'y trouver libérées à la suite d'une rupture de la paroi des conteneurs : aux mécanismes physiques d'entraînement (courants horizontaux) peuvent s'ajouter des transports à travers une chaîne alimentaire ascendante faisant intervenir des organismes carnivores à grande amplitude de migration verticale comme les céphalopodes. Il est de ce point de vue important pour notre pays de disposer d'une capacité d'expertise qui ne peut être valablement fondée que sur un programme de recherche dynamique.

Sans que cela puisse être considéré comme un motif déterminant, il n'est pas niable que l'océan profond et son exploration connaissent actuellement un regain général d'intérêt dans le monde, au niveau des spécialistes comme dans le public. Personnellement, au cours de plongées trop peu nombreuses à bord de la soucoupe SP 300 du Commandant COUSTEAU, du bathyscaphe « ARCHIMÈDE » et, plus récemment, du submersible « CYANA », nous avons pu éprouver l'attrait de l'exploration des profondeurs, et il est vrai que cette expérience n'est pas étrangère au développement d'un programme de recherche en écologie abyssale au COB...

LA RÉALISATION DU PROGRAMME

— LA PHASE PRÉLIMINAIRE

De 1969 à 1972, les recherches entreprises au COB s'orienteront vers des campagnes d'exploration à large maille dans l'Atlantique nord, la Méditerranée, l'Atlantique sud-est, permettant de roder progressivement

un ensemble de techniques et d'engins et d'acquérir une certaine crédibilité auprès de la communauté scientifique internationale. En même temps, ces campagnes sont l'occasion de réunir un groupe de chercheurs français appartenant au Muséum national d'Histoire naturelle et à divers laboratoires de biologie marine, universitaires et du CNRS.

Au sein de la jeune équipe de recherche constituée au COB, ces campagnes, encore très descriptives, sont vite ressenties comme une phase de transition, et au cours de l'année 1971, le parti est pris : aux recherches à caractère exploratoire sera substitué, au moins durant quelques années, un programme à caractère saisonnier d'étude écologique d'une série de stations choisies à des profondeurs bathyales et abyssales, entre 1 000 et près de 5 000 mètres. Le choix du golfe de Gascogne s'est imposé à la fois pour des motifs logistiques — la proximité de Brest — et pour des raisons scientifiques. Ce programme BIOGAS était fondé sur quatre interrogations majeures :

- Y a-t-il une périodicité saisonnière ou annuelle dans le déroulement des phénomènes biologiques et physiologiques en mer profonde, ou plus précisément à partir de quelle profondeur les signaux extérieurs qui rythment la vie sur le plateau continental cessent-ils d'être perçus ?
- Quelle peut être, vis-à-vis des communautés benthiques profondes, l'influence des apports organiques d'origine continentale qui s'ajoutent au flux de particules produites dans les couches éclairées ?
- En termes écologiques (densité, biomasse, diversité, répartition, etc...), comment s'effectuent les transitions entre les différents peuplements et en particulier entre l'étage bathyal et l'étage abyssal, question qui faisait à cette époque l'objet de controverses entre chercheurs russes et américains ?
- Enfin, que représente la variabilité temporelle par rapport aux variabilités spatiales intrastations et interstations ?

En août 1972, une première campagne à bord d'un chalutier école, « LA PERLE », peu adapté au travail en grande profondeur, permit cependant de reconnaître les trois premières stations de la zone nord de BIOGAS, entre 1 000 mètres et 3 000 mètres. Ces essais montrèrent aussi l'impossibilité de maintenir la station la moins profonde : les fonds y sont très accidentés et les opérations de trait trop aléatoires. C'est donc entre 2 000 et 4 700 mètres que furent établies les six stations du programme BIOGAS, quatre stations au nord, dans la région de Mériadzek, sous influence océanique prépondérante et deux stations au sud du Golfe, à 2 000 et 4 400 mètres, sous influence terrigène importante.

Au cours des six campagnes suivantes, l'une des principales innovations sera l'emploi de nasses profondes mouillées pour des périodes de 12 à 36 heures. Inspirées par les nasses de section triangulaire utilisées à bord des navires du Prince de Monaco, les premières nasses donnèrent des résultats inattendus, qui conduisirent à la conception d'un système combinant la nasse et l'observation photographique séquentielle, que l'adjonction d'un largueur à télécommande acoustique permit de rendre autonome. L'une des conclusions les plus remarquables des premiers mouillages fut la mise en évidence du comportement agressif des amphipodes lysianassidés : en quelques heures, ces carnassiers voraces parvinrent à attaquer, mettre à

mort et consommer en partie un grand poisson macrouridé d'une soixantaine de centimètres de longueur, limité, il est vrai, dans ses réactions de fuite par le volume de 8 m³ environ de la nasse dans laquelle il avait pénétré... On a peine à imaginer le combat entre ce grand poisson et la meute agile des innombrables amphipodes attirés vers la nasse par un infaillible instinct, alors qu'ils ne sont jamais capturés dans les dragues ou les chaluts. Des observations analogues, quelques mesures de consommation d'oxygène, ont montré que ces petits carnivores, capables de stocker d'importantes quantités de lipides de réserve dans leurs tissus, passent brusquement d'un état de semi-léthargie à un état d'activité lorsqu'ils perçoivent un stimulus biochimique, manifestant alors un chimiotropisme qui leur permet de parvenir rapidement à la source du signal. La nasse équipée de la photographie séquentielle a permis d'aborder certains aspects du comportement des animaux attirés par les effluves de l'appât ; c'est ainsi qu'une holothurie élasipode a été photographiée en train de nager à un mètre au-dessus du fond devant l'orifice de la nasse. Cette observation venait confirmer la présence d'un spécimen de la même espèce dans une des premières nasses immergées durant BIOGAS. Un stimulus indéterminé (éclair du flash, odeur de l'appât, vibrations de la nasse ?) induit chez cette espèce une intense activité, et il n'est pas interdit d'envisager une réponse orientée par rapport à la source du signal perçu.

Au fur et à mesure du déroulement des campagnes saisonnières, chacune amenant son contingent de bidons et de bocaux emplis d'animaux et des refus de tamis, il devient rapidement évident que le tri complet de ce matériel ne pourrait être mené à bien avec les seules bonnes volontés des deux ou trois chercheurs du COB aidés par des stagiaires occasionnels. Ce constat joint au souci de mieux valoriser les résultats de l'ensemble des campagnes d'océanographie biologique conduisit à créer, en liaison avec le Muséum national d'Histoire naturelle, un petit centre de tri installé au COB et œuvrant pour le compte d'une large communauté de spécialistes français et étrangers. Issu d'un besoin spécifique, ce Centre national de Tri d'Océanographie biologique (CENTOB) a aujourd'hui fait la preuve incontestable de son utilité pour les recherches en écologie marine.

LA PREMIÈRE SÉRIE DE CAMPAGNES

Ainsi, entre le mois d'août 1972 et le mois de novembre 1974, sept campagnes saisonnières ont été effectuées sur les six stations BIOGAS et deux cent vingt opérations de prélèvement ou d'observation réalisées. L'exploitation scientifique de cet ensemble de données a déjà fait l'objet d'une centaine de publications consacrées à l'analyse zoologique des communautés échantillonnées. Quelques synthèses par groupe zoologique ou écologique ont été élaborées, donnant lieu, à plusieurs thèses de doctorat d'État ou de spécialité et la plus grande partie du matériel recueilli a aujourd'hui été étudiée et identifiée par les spécialistes.

Dès cette époque, le programme BIOGAS a eu en Europe un retentissement certain. A l'initiative de nos collègues anglais, les résultats préliminaires étaient présentés au cours d'une réunion de la Challenger Society à Londres en 1974. Quelques mois plus tard, une rencontre entre les différents spécialistes européens avait lieu à Hambourg : l'idée d'une station

permanente sur laquelle pourraient intervenir l'ensemble des équipes européennes, choisie parmi les stations nord du programme BIOGAS, était adoptée. En même temps, s'édifiaient des collaborations bilatérales sur des projets particuliers : la participation de quelques chercheurs suédois réunis par Erik DAHL à l'une des campagnes BIOGAS aboutit deux ans plus tard à la réalisation d'une campagne d'un mois en mer de Norvège au cours de l'été 1975, première campagne moderne dans cette région depuis l'expédition norvégienne conduite par le célèbre carcinologiste Georg Ossian SÆRS pour ce qui concerne le programme biologique en 1876-78 à bord du « VØRINGEN ». En 1976, une nouvelle campagne réunissait à bord du « JEAN CHARCOT » les équipes britanniques de Wormley et d'Oban au groupe français. Le programme BIOGAS a ainsi contribué à développer la crédibilité de notre pays dans ce domaine de recherche au niveau international. Au niveau national, il serait injuste d'oublier qu'à travers la série de campagnes BIOGAS, l'intérêt d'une collaboration plus marquée s'est progressivement imposé, aboutissant quelques années plus tard à la création, en janvier 1977, d'une Recherche Coopérative sur Programme par les sections concernées du comité national du Centre National de la Recherche Scientifique.

LA SECONDE PHASE DU PROGRAMME

La pause de plus de trois ans qui sépare les deux périodes d'activité du programme BIOGAS a été principalement marquée par une série de développements technologiques réalisés par l'équipe de recherche du COB, et dont la mise en œuvre opérationnelle sur les stations de la radiale nord du programme BIOGAS (stations comprises entre 2 000 et 4 700 m de profondeur) va conférer à la seconde phase du programme BIOGAS une orientation écologique et dynamique nouvelle. Cinq campagnes (BIOGAS VII à BIOGAS XI), réalisées de juillet 1978 à octobre 1981, apporteront des données d'ordre principalement quantitatif, renouvelant très sensiblement les premiers résultats. Les nouvelles réalisations technologiques portent sur le prélèvement quantitatif et sur l'expérimentation de longue durée. Dans le domaine du prélèvement, l'abandon du carottier Reineck au profit du carottier utilisé par la Scripps Institution of Oceanography dans le Pacifique central, le carottier bêche USNEL, se traduit par des gains de densité de 1,5 à 4. Outre sa section plus importante (0,25 m² contre 0,06 m²), le carottier USNEL est muni de soupapes à sa partie supérieure, qui demeurent ouvertes durant toute la descente, et diminuent sensiblement l'effet de chasse à l'arrivée sur le fond.

Une seconde amélioration concerne l'observation, la capture et l'évaluation des organismes carnivores, poissons, amphipodes lysianassidés et décapodes (ces derniers ne dépassant guère 2 000 m). L'utilisation de nasses plus petites, dont la remontée est commandée par la dissolution d'un barreau de magnésium, a permis de multiplier les opérations compte tenu du coût beaucoup plus faible du système. En même temps, l'emploi d'appareils photographiques mouillés à proximité du fond et fonctionnant en prises en vue séquentielles, couplés avec les données d'un courantomètre, a permis d'aborder la quantification de la densité et de la biomasse de l'échelon carnivore charognard. Malgré l'arbitraire de certaines hypothèses

de base sur les conditions de détection des effluves de l'appât par les animaux et leur comportement de quête, les résultats obtenus sont cohérents avec les données de flux d'énergie parvenant au niveau du fond. Reste évidemment l'hypothèse des apports fournis par les carcasses de grands poissons morts en surface : jusqu'à présent, leur importance, que l'on pourrait déduire des données de la pêche commerciale avec une assez bonne vraisemblance, n'a pas été prise en compte.

Enfin, toujours dans le domaine des prélèvements, la seconde phase du programme BIOGAS a été l'occasion pour l'équipe du COB de développer une technologie originale de pièges à particules, autrement dit en bon français les célèbres « trappes à sédiment ». Ces engins, mouillés pendant des périodes variant d'une semaine à 45 jours, ont permis de quantifier les apports organiques parvenant au fond durant certaines saisons, et d'évaluer la part des molécules néobiogéniques habituellement considérées comme inutilisables telles qu'elles par les métazoaires, mais dont on soupçonne que les bactéries présentes dans les tractus digestifs de nombreuses formes limivores peuvent favoriser l'utilisation.

Dans le domaine de l'expérimentation, un système destiné à exposer pendant des durées variables différents types de substrats a été développé au COB à partir de 1977. Ce Module Autonome de Colonisation (MAC) a pour but d'identifier et de dénombrer les diverses espèces qui vont s'installer et se développer sur ces surfaces vierges. Pratiquées par petite profondeur depuis quelques décennies ces expériences ont retenu l'intérêt des écologistes spécialisés dans l'étude du profond à la suite de l'accident célèbre survenu à l'« ALVIN » en 1968, accident à la suite duquel le submersible américain est resté immergé à près de 2 000 m de profondeur pendant une dizaine de mois, entraînant avec lui les trois rations de déjeuner du pilote et des observateurs qui se disposaient à plonger. Cette expérience parfaitement involontaire, on s'en doute, a conduit à des immersions volontaires cette fois de sédiments préalablement défaunés par le même « ALVIN ». Au COB, selon l'expérience acquise avec les nasses autonomes de grande profondeur, un module autonome a été développé. Les résultats obtenus au cours de trois mouillages successifs montrent, sans pouvoir toujours l'expliquer, l'importance de la variabilité à l'échelle métrique, et permettent d'évaluer la réponse de l'écosystème profond aux perturbations dont il est l'objet.

Ainsi, la zone BIOGAS a acquis progressivement la fonction de chantier sous-marin pour les biologistes français et européens. Il n'est donc pas étonnant que ce soit justement dans cette zone que se poursuit, depuis 1981, un programme nouveau d'expérimentations, de prélèvements et d'observations à partir du submersible français « CYANA », le programme BIOCYAN

Le présent volume a été conçu comme un ouvrage collectif. Il comprend en premier lieu une série de trois chapitres : le milieu, les peuplements et leur évolution, correspondant aux trois thèmes retenus, accompagnés ou non de notes plus brèves présentant certains résultats originaux encore non publiés. En second lieu, il regroupe un ensemble d'éléments d'information sur le programme : listes faunistiques par station et par prélèvement, techniques de prélèvements, listes des travaux déjà publiés et relatifs au programme BIOGAS, etc. Des raisons matérielles ont empêché la publication d'un nombre important de photographies du fond :

le choix qui a été fait permet cependant de caractériser les principaux biotopes explorés.

La publication de cet ouvrage constitue une date importante pour le groupe de chercheurs et de techniciens français qui, depuis dix ans, ont uni leurs efforts et leurs talents pour mener à bien le programme BIOGAS, à la mer comme au laboratoire et conduire à son terme une synthèse des résultats obtenus. Certes, les réponses aux questions posées à l'origine du programme n'ont pas toutes été apportées. Mais tarder davantage à publier une telle synthèse en eût vraisemblablement compromis l'achèvement. Tel quel, cet ouvrage doit contribuer à faire connaître le renouveau des recherches françaises dans le domaine de l'écologie abyssale.

I. ÉTUDE DU MILIEU

2 - CARACTÉRISTIQUES PHYSIQUES ET BIOLOGIQUES DU
DOMAINE PÉLAGIQUE

J. BOUCHER

3 - HYDROLOGIE ET CIRCULATION PROFONDE

A. VANGRIESHEIM

4 - ENVIRONNEMENT MORPHOLOGIQUE ET SÉDIMENTOLOGIQUE

G. A. AUFFRET

5 - LE FLUX ORGANIQUE PARTICULAIRE ET SES TRANSFORMATIONS A L'INTERFACE EAU-SÉDIMENT

*A. KHRIPOUNOFF, P. CRASSOUS,
D. DESBRUYÈRES, J. R. LE COZ*

2.

CARACTÉRISTIQUES PHYSIQUES ET BIOLOGIQUES

J. BOUCHER (*)

RÉSUMÉ. — Les principales caractéristiques hydrologiques et biologiques des eaux du golfe de Gascogne sont résumées. Les eaux entre 100 et 800 m appartiennent à l'Eau Centrale Nord Atlantique ; entre 800 et 1 500 m, l'Eau Méditerranéenne s'étend vers le N depuis Gibraltar ; de 1 500 à 3 000 m, l'Eau Profonde Atlantique Nord-Est a pour origine le flux de la mer de Norvège. Au-delà de 4 000 m, l'Eau Antarctique apparaît et peut représenter jusqu'à 20 %. L'eau superficielle se place sur le diagramme T-S de l'ECNA. On peut y distinguer trois régions distinctes, Nord, Centre et Sud. La circulation générale dans le Golfe est distincte du courant général nord-atlantique, et les courants sont très lents. Des tourbillons de moyenne échelle (50 à 100 km de diamètre) affectent toute la tranche d'eau. Les peuplements pélagiques comprennent quelque 300 espèces, provenant de provinces biogéographiques différentes. Les groupes zoologiques sont brièvement présentés. La biomasse phytoplanctonique est importante à proximité des talus continentaux N. et S., avec des valeurs moyennes de 24 mg.m^{-2} de chlorophylle en automne, 9,7 en juillet et un maximum de $52,8 \text{ mg.m}^{-2}$ au printemps. La production primaire printanière a été estimée à $0,87 \text{ g C.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$. Les biomasses zooplanctoniques (poids sec) varient de $0,5$ à 1 g.m^{-2} pour la partie océanique contre 3 à 5 g.m^{-2} sur le talus continental, avec des maxima dans les zones frontales en septembre de 10 g.m^{-2} . La comparaison des valeurs de production primaire et de biomasse zooplanctonique montre un excédent de production primaire de 0,5 % de la production. C'est donc surtout par l'intermédiaire des fèces du plancton que l'écosystème abyssal est alimenté.

ABSTRACT. — *The main hydrological and biological characteristics of the water masses of the Bay of Biscay are summarized. The waters between 100 and 800 m depth belong to the North Atlantic Central Water ; from 800 to 1 500 m, Mediterranean water extends northward from Gibraltar ; from 1 500 to 3 000 m, the North East Atlantic Deep water originates from the Norwegian Sea. Below 4 000 m, Antarctic water appears and can contribute up to 20 %. The superficial water takes place on the NACW T-S diagram. Three different regions can be recognized : North, Center and South. General circulation in the Bay is disconnected from the main North Atlantic current, and the velocities are very low. Mesoscale eddies (50 to 100 km in diameter) occur within the whole water column. The pelagic communities comprise some 300 species, coming from different biogeographic provinces. The phytoplankton biomass is important near the continental edges north and south with average chlorophyll values of 24 mg.m^{-2} in autumn, 9.7 in July and 52.8 mg.m^{-2} in spring. The spring primary production has been evaluated to $0.87 \text{ g C.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$. Zooplankton biomasses (dry weight) vary from 0.5 to 1 g.m^{-2} in the oceanic area to 3 to 5 g.m^{-2} on the continental shelf, with maximums up to 10 g.m^{-2} in September in frontal areas. Comparison between primary production and zooplankton biomass data indicate an excess of primary production of 0.5 %. Therefore, the abyssal ecosystem should be mainly fueled through plankton feces.*

(*) IFREMER, Centre de Brest, BP 337, 29273 Brest Cedex France
Contribution IFREMER 10.

DOMAINE PÉLAGIQUE

Golfe de Gascogne, masses d'eau, circulation, tourbillon, phytoplancton, zooplancton, production.

Biscay bay, water mass circulation, eddy, phytoplankton, zooplankton, production.

INTRODUCTION

Géographiquement le golfe de Gascogne se présente comme une entité bien individualisée. Il se rattache de manière générale à l'Atlantique N.-E. Toutefois sa position et la morphologie de ses côtes vis-à-vis de la circulation générale l'en mettent quelque peu à l'écart. Le Golfe est surtout un point de convergence d'influences néritiques et océaniques multiples. La diversité des conditions physiques et écologiques que l'on y rencontre localement dans le domaine pélagique, conduit à le différencier en sous-systèmes ayant leurs caractéristiques et leurs dynamiques propres. Au plan physique, les régions se différencient par des structures hydrologiques déterminées, par le relief des fonds, par les interactions air-mer et la marée. Au plan faunistique, c'est une zone de mélange de la faune tempérée classique avec des groupes d'affinité boréale, subtropicale et tropicale.

Traiter des caractéristiques du domaine pélagique dans ce volume consacré au benthos abyssal se justifie par le souci d'établir une description des conditions de l'environnement aussi exhaustive que possible. Les interactions entre ces deux domaines pélagique et benthique existent, bien que leur connaissance soit encore balbutiante. Elles sont au moins de deux ordres. Une part des organismes benthiques bathyaux et abyssaux ont une phase planctonique de développement, certaines véligères de Gastéropodes par exemple (BOUCHET, 1976 ; BOUCHET et WAREN, 1979 ; BOUCHET et FONTÈS, 1981). Ceci introduit de nouveaux facteurs explicatifs de la nature des peuplements abyssaux et de leur répartition. Enfin et surtout, le milieu abyssal dépend, pour l'apport d'énergie, des flux de matière organique qui sédimentent à partir des couches supérieures pour lesquelles le plancton est le principal producteur. On s'attachera à faire le point des connaissances sur le domaine pélagique, à inventorier son hétérogénéité et ses fluctuations spatiales et temporelles, afin de faciliter l'étude de ces interactions.

1. CARACTÉRISTIQUES HYDROLOGIQUES

1.1. ORIGINE DES EAUX DU GOLFE DE GASCOGNE

D'un point de vue hydrologique, les eaux du golfe de Gascogne se rattachent à l'Atlantique N. Pour la tranche superficielle de 100 à 800 m environ, l'Eau Centrale Nord Atlantique (ECNA) a des caractéristiques physiques bien individualisées (HELLAND-HANSEN et NANSEN, 1926 ; ISELIN, 1936 ; SVERDRUP *et al.*, 1942) qui se traduisent par un diagramme T-S linéaire de T = 8° C et S = 35,10‰ à T = 19° et S = 36,70‰. Cette eau prend naissance dans la région des Sargasses-Bermudes. Mélange et devenir

de cette eau au cours du transport dans l'Atlantique N. posent encore des problèmes (WORTHINGTON, 1976). Suivant ISELIN (1936) puis SVERDRUP *et al.*, (1942), la coïncidence des variations de température et salinité suivant la verticale et suivant une coupe N. S. dans l'Atlantique N. traduirait l'altération progressive de ces eaux et des plongées suivant les isopycnes.

Au niveau intermédiaire de 800 à 1 500 m, l'eau méditerranéenne qui sort de Gibraltar marque son influence de façon très nette. De 1 500 à 3 000 m, l'Eau Profonde Atlantique N.-E. (EPANE) est formée principalement du flux de la mer de Norvège qui pénètre vers le S. par le détroit du Danemark et le seuil Islande-Ecosse, ainsi que de l'eau de mer du Labrador qui pénètre dans le bassin E. à travers la dorsale médio-atlantique (fig. 1). L'eau de fond au-delà de 4 000 m comporte une composante d'eau antarctique, jusqu'à 20 %.

1.2. CARACTÉRISTIQUE DES EAUX DU GOLFE DE GASCOGNE

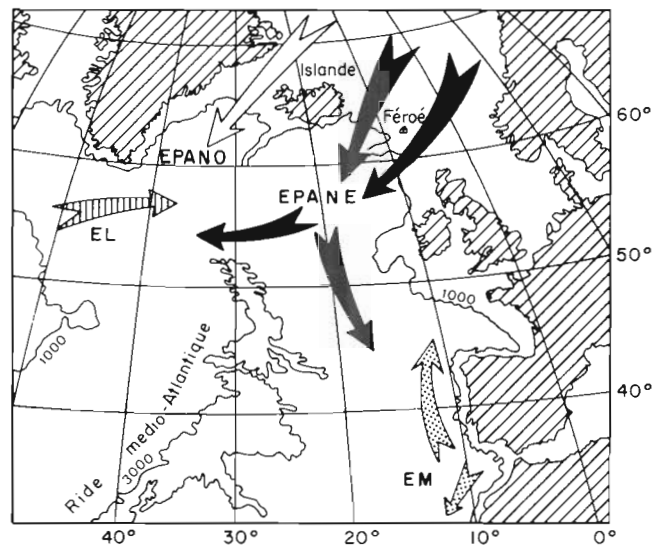
Aux niveaux intermédiaire et profond, l'influence de l'eau méditerranéenne et de l'eau du Labrador se traduit par des anomalies notables sur les diagrammes T-S.

Le flux d'eau méditerranéenne et les perturbations associées ont fait l'objet de nombreuses études (MADELAIN, 1967 et 1972 ; COSTE, 1969). Son influence s'atténue du S. vers le N. Deux maximums de salinité observés à des profondeurs différentes dans le Golfe sont dus à différentes conditions de mélanges avec l'ECNA à la sortie de Gibraltar (HOWE *et al.*, 1974 ; ZENK, 1975a et b). Dans le Golfe, ce mélange se situe à un niveau moyen de 600 à 800 m, son influence se fait sentir jusqu'à 1 500 m. La circulation générale de cette veine d'eau méditerranéenne porte au N., bien qu'une circulation anticyclonique à l'W. et cyclonique au S.E. soit observée (LE FLOCH, 1969).

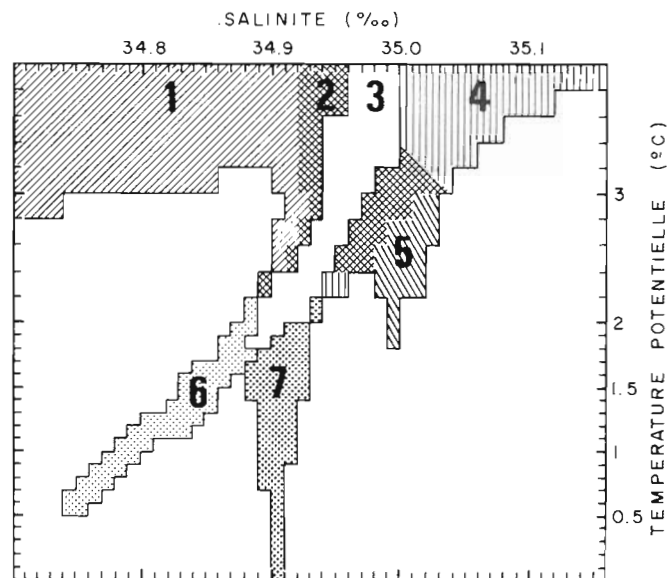
L'eau du Labrador présente également deux couches dans le Golfe, l'une vers 600 m assez diluée, l'autre plus importante à 1 500 m.

L'eau superficielle du golfe se place sur le diagramme T-S de l'ECNA. C'est une masse d'eau assez homogène par rapport au reste de l'océan ($T = 10,50$ à $12,00$ °C et $S = 35,45$ à $35,75$ ‰). Cette eau présente une variation géographique marquée dans le Golfe. On doit ainsi distinguer (BARY, 1963) une eau centrale sud (ECS) dans la partie sud du Golfe à température ($11,50$ à $12,00$ °C) et salinité ($35,65$ à $35,75$ ‰) plus fortes que l'eau centrale N. (ECN) ($T = 10,50$ à $11,00$ °C ; $S = 35,45$ à $35,65$ ‰). TREGUER *et al.*, (1979) séparent également ces deux régions par les concentrations en sels nutritifs plus élevées pour l'ECN (nitrates 9 à 10 $\mu\text{atg.l}^{-1}$; phosphates $0,55$ à $0,65$ $\mu\text{atg.l}^{-1}$ et silicates 4 à 5 $\mu\text{atg.l}^{-1}$). Le centre du Golfe est occupé par une masse d'eau dite du Golfe (G) limitée à l'E. par le talus continental. Caractéristiques physiques et chimiques suggèrent que cette eau de transition entre l'ECN et l'ECS résulte principalement de leur mélange suivant les processus de « capsizing » et « cascading » (COOPER, 1949 ; COOPER, 1952) à proximité du talus ainsi que des mélanges verticaux actifs. Les structures dynamiques correspondantes sont décrites au paragraphe suivant. Rappelons ici que, pour les régions néritiques, les caractéristiques de la mer Celtique (COOPER, 1967a et b) et des plateaux continentaux bretons et vendéens (VINCENT et KURC, 1969 ; VINCENT, 1973) sont bien établies.

DOMAINE PÉLAGIQUE



EPANE : EAU PROFONDE ATLANTIQUE NORD - EST
 EPANO : EAU PROFONDE ATLANTIQUE NORD - OUEST
 EL : EAU DU LABRADOR
 EM : EAU MEDITERRANEENNE



1 : EAU MER DU LABRADOR
 2 : EAU LABRADOR ET ATLANTIQUE SUD
 3 : EAU PROFONDE ATLANTIQUE NORD
 4 : EAU MEDITERRANEENNE
 5 : FLUX ISLANDE - ECOSSE
 6 : EAU DE FOND ANTARCTIQUE
 7 : FLUX DU DETROIT DU DANEMARK

Fig. 1. — Schéma de l'origine géographique des principales masses d'eau (A) et leurs caractéristiques physiques d'après WORTHINGTON (1976) pour l'Atlantique nord-est (B).

1.3. STRUCTURES DYNAMIQUES A L'ÉCHELLE DU GOLFE

Les structures dynamiques du Golfe, principalement liées au talus continental sont révélées par leur signature thermique sur les images satellites prises dans l'infrarouge. Les périodes d'apparition et d'activité sont saisonnières, aussi pour une date donnée des structures moins actives sont plus difficilement décelables. Une image du mois d'août 1981 (TIROS N, fig. 2) permet de résumer la plupart de ces différentes structures.

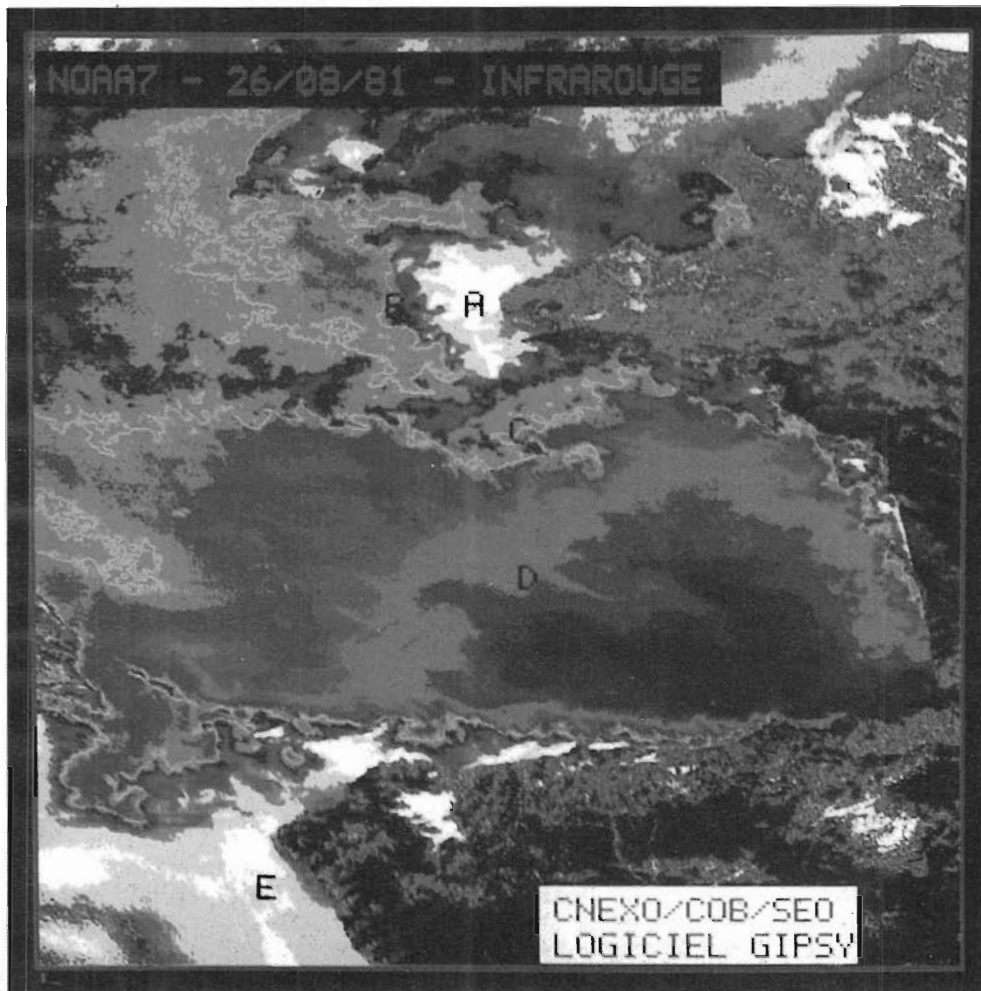


Fig. 2. — Image satellite infra-rouge des structures thermiques dans le golfe de Gascogne et le Proche-Atlantique. Les températures froides (blanc-bleu) et chaudes (rouge et au-delà) permettent de dissocier la zone des fronts d'Iroise (A et B), la région du plateau continental (C), les eaux chaudes du Golfe (D), la résurgence de Galice (E). Satellite TIROS N du 26.08.81.

DOMAINE PÉLAGIQUE

Il faut distinguer : une tache d'eau froide, couleurs très claires, à l'W. de la Bretagne (A) séparée des eaux plus chaudes voisines par des zones frontales d'Iroise (B) et d'Ouessant, la résurgence du talus continental breton (C), les eaux chaudes du Golfe (D), l'upwelling côtier de Galice (E.)

Les fronts de l'Iroise font actuellement l'objet d'une étude détaillée par les laboratoires anglais de l'IMER (Plymouth) et par le Laboratoire d'Océanographie Physique de l'UBO. La formation de la zone frontale sur le plateau continental de cette mer à marée dépend de processus unidimensionnels tels que les échanges à l'interface air-mer et le frottement des courants de marée sur le fond (MARIETTE et LE CANN, 1983). La résurgence du talus continental breton (zone C, limite des couleurs bleue à vert) est un phénomène périodique, donc difficilement décelable au cours de campagnes océanographiques classiques, mais souligné par ses conséquences biologiques (LE CORRE et TREGUER, 1976 ; LE FEVRE, 1980). MAZÉ (1980) interprète son apparition comme résultant d'ondes internes engendrées par l'onde de marée.

A la limite sud du Golfe, l'upwelling de Galice est un phénomène classique non analysé plus avant ici, dont les travaux de MANRIQUEZ *et al.*, (1976), FRAGA (1976), FRANCO *et al.*, (1978) établissent les caractéristiques physiques.

1.4. CIRCULATION ET TOURBILLON

La circulation générale dans le golfe de Gascogne est déconnectée du courant général nord-atlantique. Elle ne présente pas de modèle caractéristique et les vitesses moyennes seraient très faibles de l'ordre de cm.s^{-1} . Ces traits généraux sont confortés par une compilation des données hydrologiques recueillies ces trente dernières années pour l'Atlantique N.-E. (MAILLARD, 1983). L'absence de gradients de densité notables pour le Golfe, correspond à des courants potentiels de très faible vitesse. Ces résultats, ainsi que les calculs géostrophiques de SAUNDERS (1982), indiquent l'existence pour les 850 premiers mètres, d'un flux d'W. se divisant vers 45°N. au niveau de la dorsale médio-atlantique en deux branches portant l'une au N. et l'autre au S., qui évitent ainsi le Golfe. Plus profondément jusqu'à 1 200 m le courant très lent, inférieur à $0,5 \text{ cm.s}^{-1}$ dérive au N. tandis que de 1 200 à 3 500 m il s'écoule au S. Une analyse plus détaillée de la circulation profonde et des travaux dans la région du plateau de Mériadzek est réalisée par VANGRIESHEIM [3]. Dans la tranche très superficielle, à cause de ces courants très faibles, la circulation dépend essentiellement des courants induits par le vent.

Enfin, on observe, dans le Golfe et le Proche-Atlantique, des tourbillons cycloniques et anticycloniques signalés à plusieurs reprises pour différentes régions de la plaine abyssale (HOWE et TAIT, 1967 ; BRUNDAGE et DAHME, 1969 ; ROSSOV, 1972). L'expérience de bouées dérivantes, conduite de 1976 à 1977 (MADELAIN et KERUT, 1978), met en évidence cette activité tourbillonnaire à moyenne échelle entre 45 et 47°N, 13 et 17°W. Des images infrarouges du satellite TIROS N AVHRR révèlent de nombreux tourbillons similaires pour l'ensemble du Golfe (DICKSON et HUGHES, 1981). Ces structures dynamiques ont un diamètre de 50 à 100 km et affectent toute la tranche d'eau de la surface à 4 000 m de fond. Leur

origine n'est pas éclaircie mais des travaux récents (le groupe « Tourbillon », 1983) établissent leurs natures et caractéristiques. Remarquons que ces tourbillons ne modifient pas les caractéristiques des masses d'eaux définies précédemment bien qu'ils influent sur leur distribution et aient probablement un rôle également dans les mélanges.

De manière globale, les structures décrites ont une influence certaine sur les processus biologiques de production. Influence directe par isolement et concentration des peuplements planctoniques (tourbillons, convergences), indirecte par la modification des structures verticales (dômes ; upwelling) dont les conséquences sont un enrichissement de la couche superficielle en nutriments et l'activation de la production. Ces caractéristiques font l'objet du paragraphe 2.2 (infra).

2. CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES DU DOMAINE PÉLAGIQUE

2.1. GÉNÉRALITÉS FAUNISTIQUES - COMPOSITION

Les premiers travaux sur le golfe de Gascogne résultent des campagnes océanographiques « historiques » du Prince ALBERT de MONACO (1885-1915) du H.M.S. « RESEARCH » (1900), du THOR (1905-1910), du « DANA II » (1928-1930). Ces observations, bien que ponctuelles, établissent déjà un inventaire faunistique qui met en relief la richesse et la diversité de la faune pélagique. A partir de 1950, les recherches ont été menées par groupe zoologique de manière plus quantitative. Elles définissent l'abondance des individus, leurs variations saisonnières et associent comparaisons biogéographiques et détermination des préférendums de conditions d'environnement particulièrement hydrologique. Une analyse bibliographique très complète (180 références) des connaissances acquises jusqu'en 1975 sur la faune du Golfe a été réalisée par THIRIOT (1976). Ce travail identifie environ 300 espèces et résume les résultats écologiques acquis pour chacune d'entre elles. Cet auteur conclut ainsi que le golfe de Gascogne n'apparaît pas comme une entité, mais plutôt comme une zone de transition et de mélange de faunes d'origines diverses. Limite de l'extension des eaux chaudes de la région méditerranéo-atlantique et des eaux boréales, des espèces d'origine tropicale et subtropicale ainsi que des espèces boréales se surajoutent, dans le Golfe, à la faune tempérée.

L'analyse des principaux groupes zoologiques caractéristiques par leur abondance et leurs préférendums écologiques, illustre ces conclusions. Les siphonophores, très abondants en hiver et au printemps dans la partie océanique et méridionale du Golfe s'étendent à la côte avec la pénétration des eaux chaudes en été. Les espèces dominantes sont *Chelophyes appendiculata*, *Muggiaea kochi* et *M. atlantica*, *Lensia conoidea* et *Eudoxoides spiralis* (BIGELOW et SEARS, 1937 ; PATRITI, 1965a et b, 1966 ; BEAUDOIN, 1971).

Les méduses, représentées par une vingtaine d'espèces, sont néritiques et printanières. Elles appartiennent aux faunes arctiques et tropicales qui se mélangent dans le Golfe (KRAMP, 1959). Une analyse plus détaillée de ce groupe à partir des spécimens récoltés au cours des campagnes BIOGAS

DOMAINE PÉLAGIQUE

figure dans ce volume (J. GOY) [46]. Ptéropodes et hétéropodes sont pour la plupart des formes d'eaux chaudes qui atteignent dans le Golfe la limite septentrionale de leur extension géographique (TESCH, 1946, 1949 et 1950).

Parmi les différents groupes planctoniques du Golfe, une grande attention a été accordée aux chétognathes en raison de la valeur d'indicateurs de masse d'eaux qui leur est attribuée. Ainsi *Sagitta setosa* est associé aux eaux continentales peu salées, *S. serratodentata* et *S. tasmanica* sont caractéristiques des eaux atlantiques plus chaudes et plus salées tandis que *S. elegans* est associé aux eaux de mélange (BAINBRIDGE, 1963 ; REYSSAC, 1963 ; BEAUDOIN, 1971).

Les Thaliacés sont particulièrement abondants dans le Golfe. Pour les Salpes les espèces dominantes, *Thalia democratica* et *Salpa fusiformis* présentent de grandes fluctuations ; pour les Doliolles, *Dolioletta gegenbauri* domine dans la partie nord du Golfe au printemps et *Doliolum nationalis* dans le reste du Golfe. Les déplacements saisonniers de ces groupes sont liés aux flux atlantiques.

L'inventaire faunistique des Copépodes, établi depuis très longtemps, repose sur les travaux de FARRAN (1926), SARS (1925) et ROSE (1933). Pour ce groupe également deux espèces voisines *Calanus helgolandicus* et *C. finmarchicus* d'origine distincte méridionale pour la première, septentrionale pour la seconde, coexistent dans le Golfe. Ce groupe des Copépodes présente, de manière plus ample que les autres, une superposition de fluctuations d'abondances liées aux cycles saisonniers et aux variations spatiales. LAKKIS (1967) distingue trois régions géographiques caractéristiques, le S.-W. de la Manche, la mer Celtique et la région du cap Finistère. Le talus continental français apparaît comme une zone frontière entre les espèces océaniques et néritiques. Pour cette région étudiée au sens large, le cycle annuel est marqué par une période d'extrême abondance (mai-juin) suivie d'une deuxième poussée automnale en octobre. Ces périodes d'abondance sont liées aux développements des espèces néritiques, tandis que les espèces cosmopolites apparaissent plus tardivement en juillet (BEAUDOIN, 1975). Les espèces dominantes sont *Calanus helgolandicus*, *Paracalanus parvus*, *Candacia armata*, *Centropages typicus*, *Temora longicornis*, *Euchaeta hebes*, *Metridia lucens*, *Pleuromamma robusta*, *Acartia clausi* et *Oithona plumifera*.

Les Euphausiacés sont représentées par 14 espèces (RUUD, 1936 ; CASANOVA, 1971). Le mélange des formes d'origine diverse est également pour ce groupe une caractéristique de la région. Les principales espèces sont *Meganycitiphanes norvegica*, *Nyctiphanes couchii*, *Euphausia krohnii* et *Nematoscelis megalops*.

Enfin, une place particulière doit être accordée à l'ichthyoplancton du Golfe qui fournit une part très importante des ressources vivantes exploitées par la France. A partir des travaux de l'ISTPM, l'abondance des œufs et larves dans le Golfe, leur période d'apparition, les distributions spatiales sont décrites de manière précise. Une première année d'étude, en 1964, conduit au recensement de 32 espèces de Téléostéens, dont les frayères sont localisées pour la majorité au plateau continental français (ARBAULT et BOUTIN, 1968). Le suivi des variations saisonnières et le développement de ces recherches permet de préciser les zones de frayères, les périodes de pontes et les nourrisseries (ARBAULT et LACROIX, 1971). A partir de ces travaux, l'étude suivie des zones tests choisies à l'entrée de la Manche, sur le

plateau continental breton, Vendée et Arcachon (ARBAULT et LACROIX, 1973) est conduite pour la prédiction des fluctuations de stocks de poissons (recrutement, estimation des stocks de reproducteurs), l'analyse de la distribution des frayères et les relations avec le milieu (ARBAULT et LACROIX, 1977a et b).

Cette analyse des principaux traits de la faune pélagique du golfe de Gascogne n'est pas exhaustive. Elle est volontairement limitée aux grandes caractéristiques biogéographiques, ainsi qu'aux groupes dominants par leur abondance et leur rôle dans l'écosystème. Cependant elle permet de montrer d'ores et déjà l'importance des fluctuations spatiales des peuplements liées à l'hydrologie, ainsi que l'existence d'importantes variations saisonnières. Dans ce domaine, un programme d'enregistrements continus de zooplancton dans l'Atlantique N.-E., est mené par les laboratoires anglais de Plymouth (IMER). Une masse considérable de données et de résultats a été ainsi amassée depuis cinquante ans, à partir desquels des atlas zoologiques et des synthèses par groupes sont publiés annuellement (GLOVER et BARNES, 1959, 1960 et 1961 ; GLOVER *et al.*, 1962, 1963 et 1964 ; GLOVER et ROBINSON, 1965, 1966, 1967, 1968, 1969, 1970, 1972 ; ROBINSON, 1973, 1974). Ces résultats précisent les notions de communautés zooplanctoniques, délimitent les frontières géographiques et les répartitions spatiales. Ils permettent de mieux comprendre la nature des fluctuations à long terme des peuplements et établissent l'influence des facteurs climatiques et hydrologiques sur les variations interannuelles d'abondance, indépendamment de la densité (COLEBROOK, 1978).

2.2. ASPECTS QUANTITATIFS, BIOMASSE ET PRODUCTION PLANCTONIQUE

— *Phytoplancton*

La répartition des biomasses phytoplanctoniques montre une structure cohérente, influencée par les structures hydrologiques. Elle fait apparaître de manière évidente (TRAVERS, 1969 ; GRALL, 1976) que les zones riches en phytoplancton, susceptibles d'une production primaire élevée, sont localisées à proximité de la rupture de pente des plateaux continentaux. Une coupe réalisée en début de printemps (avril-mai) de la pointe de Penmarch au cap Finistère durant la campagne PHYGAS 32 (TREGUER *et al.*, 1979) caractérise bien l'existence de deux zones riches, la première à proximité du talus continental breton avec des valeurs superficielles de $3,0 \text{ mg.m}^{-3}$ de chlorophylle *a* et des maximums plus profonds de $4,0 \text{ mg.m}^{-3}$ à 50 m, la seconde au voisinage des côtes de Galice ($2,0 \text{ mg.m}^{-3}$). Ces biomasses phytoplanctoniques fluctuent avec la saison. Suivant TREGUER *et al.* (1979) et GRALL (1976), la moyenne automnale est de 24 mg.m^{-2} (de 11,9 à 47,97) pour la couche superficielle 0-50 m ; en juillet, phase oligotrophe, les valeurs sont plus faibles, $9,73 \text{ mg.m}^{-2}$ en moyenne. La période printanière montre un maximum marqué de $52,80 \text{ mg.m}^{-2}$ (de 11 à 150 mg) qui correspond à la phase de poussée planctonique. Ces valeurs sont plus faibles dans la zone sud du golfe de Gascogne (respectivement 19,2 automne, 9,7 été et 41,9 mg.m^{-2} au printemps).

Pour la production primaire du golfe de Gascogne peu de mesures sont disponibles. A partir de mesures de sels nutritifs et de calculs d'utilisation, TREGUER *et al.* (1979) estiment la production primaire printanière à 56 g

DOMAINE PÉLAGIQUE

C.m⁻². Ceci correspond, compte tenu de la durée assez longue (2 mois) de la phase d'utilisation des sels nutritifs à une productivité moyenne de 0,4 à 1,9 g C.m⁻².Jour⁻¹. Ces estimations concordent avec les mesures de GRALL (1976) de 0,87 g C.m⁻².Jour⁻¹. La floraison automnale en octobre présente des valeurs de productivité voisines de celles du printemps. Mais elles correspondent à des essaims de surface et la production décroît avec la profondeur pour atteindre des taux très faibles à 10 m. Les productions intégrées sont alors de l'ordre de 0,5 g C.m⁻².Jour⁻¹.

— Zooplancton

La répartition spatiale des biomasses zooplanctoniques traduit les mêmes caractéristiques mises en évidence pour le phytoplancton. Bien qu'il n'y ait pas de coïncidence spatio-temporelle stricte entre les maximums de phyto- et de zooplancton, celui-ci présente les mêmes périodes d'abondances au cours du cycle saisonnier et les zones riches sont « inféodées » également aux structures hydrologiques particulières de convergence et de divergence : zones frontales d'Ouessant, talus continental breton et upwelling des côtes de Galice. En avril-mai, pour l'ensemble de la partie océanique du Golfe, les biomasses (poids sec) s'échelonnent entre 0,5 et 1 g.m⁻². Sur le talus continental, par contre, des valeurs de 3,70 à 4,70 g.m⁻² sont mesurées pour la couche 0-200 m (LE FEVRE, 1976, campagne PHYGAS 32) ; les valeurs sont plus faibles au S. de l'Irlande et aux abords de l'Espagne (2 à 4 g.m⁻²). En octobre ces biomasses généralement plus faibles présentent la même variation spatiale (2,3 à 2,7 g.m⁻² sur le talus breton).

Au N.-W. du Golfe, dans la région d'Ouessant, les maximums planctoniques sont associés à la zone frontale d'Iroise. Cette structure hydrologique s'installe en été. Des biomasses zooplanctoniques de 2,0 à 4,0 g.m⁻² sont mesurées en juillet 1979. Les valeurs sont plus fortes en septembre, respectivement pour les années 1979 et 1981 de 2 à 6,0 g.m⁻² et de 1 à 10 g.m⁻² (GRALL *et al.*, 1980 ; LE TAREAU *et al.*, 1983).

Les valeurs de biomasse commentées ici, particulièrement pour la partie océanique du Golfe englobant le talus continental, résultent de mesures nocturnes. En effet, pour l'ensemble du Golfe, une migration nycthémerale active des grandes formes vivant entre 200 et 500 m (Euphausiacés, *Pleuromamma* spp.) entraîne la nuit une augmentation de la biomasse de la tranche 200-0 qui peut représenter jusqu'à 50 % d'enrichissement.

La répartition spatiale des biomasses zooplanctoniques dans le Golfe est schématisée sur une carte (fig. 3) à partir des séries les plus complètes, de mesures citées. Une telle carte réunit des mesures provenant de différentes saisons et au cours d'une même campagne un intervalle de 2 à 3 semaines sépare les observations. Aussi on ne peut lui accorder qu'une valeur d'illustration. Elle fait ressortir l'opposition entre le plateau continental français à forte biomasse et les régions océaniques et le centre du Golfe qui sont plus pauvres.

Très peu de mesures établies sur de longues séries temporelles sont disponibles ; il est ainsi difficile de chiffrer les parts respectives dues aux variabilités saisonnières et interannuelles. On dispose essentiellement de quatre années de mesures du biovolume pour des observations trimestrielles d'une centaine de stations réparties sur le plateau continental français au sens large de la Cornouaille à l'Espagne (ARBAULT et LACROIX-BOUTIN,

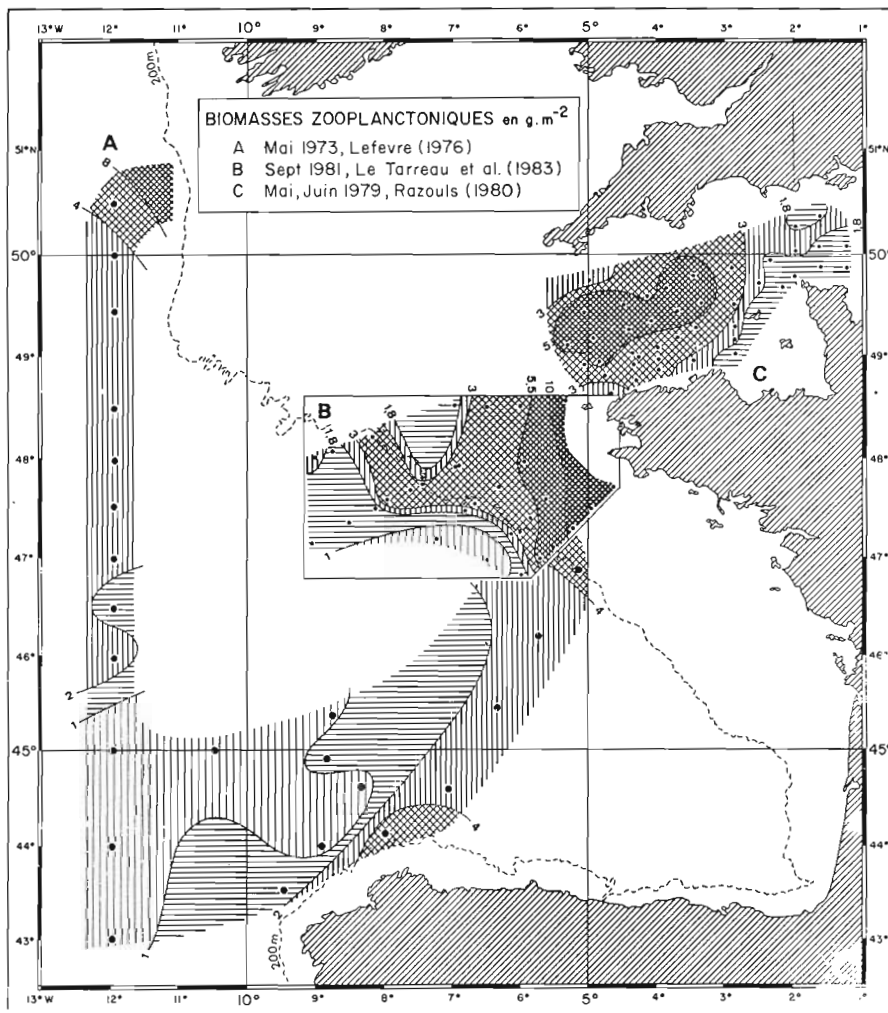


Fig. 3. — Carte de distribution des biomasses zooplanctoniques (poids sec en $g \cdot m^{-2}$) dans le golfe de Gascogne d'après les mesures de LE FEVRE (1976) et LE TARREAU et al. (1983).

1973). Pour être comparées aux valeurs précédentes, elles sont transformées en poids sec (tabl. 1) en utilisant l'équivalent de CUSHING *et al.*, (1958) (il existe un ordre de grandeur de différence entre les différents termes d'équivalence disponibles dans la littérature). La période hivernale est la plus pauvre ($43,20 \text{ mg} \cdot 10 \text{ m}^{-3}$ à $184 \text{ mg} \cdot 10 \text{ m}^{-3}$) tandis que le printemps et l'été montrent un enrichissement d'un facteur 6 ($220,8 \text{ mg} \cdot 10 \text{ m}^{-3}$ à $1393,6 \text{ mg} \cdot 10 \text{ m}^{-3}$). Ces chiffres indiquent également pour l'automne l'existence d'un second maximum plus faible que les valeurs printanières. La variation interannuelle est d'amplitude plus restreinte, d'un facteur 2 à 3.

DOMAINE PÉLAGIQUE

Tableau 1

Variations saisonnières et interannuelles de la moyenne saisonnière de biomasse de zooplancton (poids sec en mg./10 m⁻³, valeurs moyennes pour le plateau continental français) d'après ARBAULT et LACROIX-BOUTIN (1973).

	Hiver	Printemps	Eté	Automne
1964	75,20	432,0	361,6	214,4
1965	76,80	220,8	1 393,6	892,8
1966	43,20	337,60		
1967	184,0	144,0	110,4	54,4

A titre d'indication une comparaison avec d'autres systèmes productifs de l'Atlantique N.-E. est réalisée. On compare pour chacun de ces systèmes les valeurs moyennes observées au cours de la saison de développement du zooplancton (tabl. 2). Les biomasses mesurées dans le golfe de Gascogne sont du même ordre de grandeur que celles relevées dans l'upwelling du Portugal et des côtes N.-W. d'Afrique, seuls les maximums absolus observés sont un peu plus faibles. Une telle comparaison devrait en toute rigueur prendre en compte des valeurs moyennes intégrant l'ensemble de la zone

Tableau 2

Comparaisons des biomasses planctoniques observées pour différents écosystèmes à haute production, de l'Atlantique nord-est.

		Période de mesure	Biomasse phytoplancton poids sec mg/m ³	Biomasse zooplancton poids sec mg/m ³
Manche	Large côte	mai	2-5 20 à 50 (5)	3 à 10 30 à 60 (7)
Golfe de Gascogne	Fronts Iroise	juillet septembre	0,5 à 2,0 15 à 25 (6)	20 (6)
	Talus Continental	avril-mai	3-4 (4)	20 à 40 (8)
Upwelling portugais		septembre	1 (9)	30,86 (3)
Upwelling marocain		janvier-mars	4 à 5 (1)	60 (2)

- (1) JACQUES *et al.*, 1976.
 (2) BOUCHER et THIRIOT, 1973.
 (3) RAZOULS, 1983.
 (4) TREGUER *et al.*, 1979.
 (5) MOAL, 1980.

- (6) GRALL *et al.*, 1980.
 (7) RAZOULS, 1980.
 (8) LEFEVRE, 1976.
 (9) COSTE, 1983.

d'extension de chacun de ces systèmes et les variations interannuelles, mais là encore la répétition des mesures suivant de longues séries temporelles fait défaut.

— *Utilisation et devenir de la production planctonique*

Le Golfe se présente ainsi comme une région à biomasse et production planctonique élevées. Celles-ci supportent des stocks importants de producteurs tertiaires comme en témoigne la richesse des ressources vivantes exploitées. En 1971 par exemple, 83 000 tonnes de poissons, crustacés et coquillages ont été pêchés dans le Golfe et le Proche-Atlantique, dont plus de la moitié sont des espèces pélagiques (statistiques de pêche de l'ISTPM). Une première question est d'estimer si le réseau trophique pélagique tourne sur lui-même et quel est l'excédent de production relargué pour les domaines plus profonds.

A partir des caractéristiques de biomasses et de productions énumérées précédemment, on peut estimer de manière très globale le taux d'utilisation des ressources pour les premiers niveaux de la chaîne alimentaire. En utilisant une ration journalière moyenne de 100 % du poids des individus (poids sec, GAUDY, 1974, poids de carbone, PAFFENHÖFFER, 1971) sur le plateau continental breton au printemps pour des biomasses moyennes de 3 g.m^{-2} , ce sont $1,8 \text{ g de C.m}^{-2}$ qui sont consommés quotidiennement par le zooplancton. Cette valeur correspond exactement à la production primaire de $1,9 \text{ g. C. m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ estimée par TREGUER *et al.* (1979). Sur la base de ces estimations il apparaît que l'excédent de production, qui pourrait sédimenter, serait très faible ce qui correspond aux valeurs mesurées de flux de carbone sur le fond, représentant 0,5 % de la production primaire de surface (KHRIPOUNOFF *et al.* [5]).

Une seconde source de matière organique peut être due aux fèces, les crustacés planctoniques n'assimilant que de 40 à 60 % de la nourriture ingérée. Dans ce sens on ne dispose pas de connaissances assez précises sur le rôle des coprophages et leurs taux d'utilisation de ces fèces dans la tranche superficielle, pour estimer les quantités d'excrétas utilisés et la part qui sédimente. Cependant, il faut noter que les taux cités sont des estimations très globales et qu'ils peuvent présenter de grandes variations (de 40 à 400 % pour la ration) suivant le stade de développement, la saison et la richesse en nourriture disponible du milieu. Quelques éléments qualitatifs permettent en outre de prévoir que cette contribution peut être un peu plus forte que les estimations précédemment fournies qui doivent être considérées comme minimales. Notamment il existe des multiplications rapides d'organismes, pour lesquels on ne connaît pas ou peu de prédateurs dans le domaine pélagique. C'est le cas des eaux rouges à *Gyrodinium aureolens* (PINGREE *et al.*, 1975) qui atteignent des biomasses de $100 \mu\text{g}$ de chlorophylle *a* par litre, des développements de *Noctiluca scintillans* (LEFEVRE et GRALL, 1970) et, de manière générale pour le golfe de Gascogne, des blooms de Thaliacés. Pour ces derniers organismes qui sont des microfiltreurs, les fèces produites sont de grandes dimensions ($0,5 \mu\text{m}$ à 1 cm) et sédimenteront rapidement ce qui permet de supposer qu'elles sont peu utilisées par le zooplancton. Dans les périodes de développement des Thaliacés, la filtration est si rapide que les particules ingérées sont uniquement brisées et que la matière organique n'est pratiquement pas digérée. On estime que des Thaliacés de 5 à 10 cm comme *Salpa fusiformis* avec une abondance maximale de $50 \text{ individus m}^{-3}$ filtreront 160 l.h^{-1}

DOMAINE PÉLAGIQUE

(NIVAL, 1980), ce qui correspond à environ 8 % par jour de relargage de la production primaire dans la couche photique.

Ainsi, à partir des connaissances sur le plancton, des mesures de flux sédimenté à 200 m, aux diverses saisons et aux localisations correspondant à des foyers productifs de zooplancton, permettraient d'une part de mieux connaître le fonctionnement de ce système et d'autre part de préciser les taux d'apport énergétique pour les couches sous-jacentes.

- ARBAULT, S. et BOUTIN, N. - 1968 - Ichthyoplancton, œufs et larves de poissons Téléostéens dans le golfe de Gascogne en 1964. *Rev. Trav. ISTPM*, 32 (4) : 413-476.
- ARBAULT, S. et LACROIX, N. - 1971 - Aires de pontes de la sardine, du sprat et de l'anchois dans le golfe de Gascogne et sur le plateau celtique. Résultats de six années d'études. *Rev. Trav. ISTPM*, 35 (1) : 35-36.
- ARBAULT, S. et LACROIX, N. - 1973 - Ichthyoplancton des zones tests dans le golfe de Gascogne en 1971. *Ann. Biol. Copenh.*, 28 : 68-69.
- ARBAULT, S. et LACROIX-BOUTIN, N. - 1973 - Quatre ans de mesures volumétriques de plancton total dans le golfe de Gascogne. *Rev. Trav. ISTPM*, 34 (1) : 59-68.
- ARBAULT, S. et LACROIX, N. - 1977a - Oeufs et larves de Clupéidés et Engraulidés dans le golfe de Gascogne (1969-1973) - Distribution des frayères - Relations entre les facteurs du milieu et la distribution. *Rev. Trav. ISTPM*, 4 (3) : 227-254.
- ARBAULT, S. et LACROIX, N. - 1977b - Variations de l'abondance des œufs et larves de maquereau dans le golfe de Gascogne (1964-1973). *Rev. Trav. ISTPM*, 4 (3) : 255-269.
- BAINBRIDGE, V. - 1963 - Continuous plankton recorder : contribution towards a plankton atlas of the North Atlantic and the North Sea - VIII Chaetognatha. *Bull. Mar. Ecol.*, 6 : 40-51.
- BARY, B. MCK. - 1963 - Temperature salinity and plankton in the North Atlantic and coastal waters of Britain, 1957. The characteristics and distribution of surface waters. *J. Fish. Res. Board Can.*, 20 : 789-826.
- BEAUDOIN, J. - 1971 - Données écologiques sur quelques groupes planctoniques indicateurs dans le golfe de Gascogne. *Rev. Trav. ISTPM*, 35 (4) : 375-414.
- BEAUDOIN, J. - 1975 - Copépodes du plateau continental du golfe de Gascogne en 1971 et 1972. *Rev. Trav. ISTPM*, 39 (2) : 121-170.
- BIGELOW, H. B. et SEARS, M. - 1937 - Siphonophorae. *Rep. Dan. Oceanogr. Exped. 1908-1910, Medit. adj. Seas*, II : 1-44.
- BOUCHER, J. et THIRIOT, A. - 1973 - VII - Biomasse zooplanctonique. In : Résultats de la campagne CINECA-CHARCOT I (22 janvier-15 février 1971). Publ. CNEXO, *Rés. camp. mer*, 6 : 125-134.
- BOUCHET, P. - 1976 - Mise en évidence d'une migration de larves véligères entre l'étage abyssal et la surface. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 283 (D) : 821-824.
- BOUCHET, P. et WARREN, A. - 1979 - Planktotrophic larval development in deep water gastropods. *Sarsia*, 64 (1-2) : 37-40.
- BOUCHET, P. et FONTES, J. C. - 1981 - Migrations verticales des larves de gastéropodes abyssaux : arguments nouveaux dus à l'analyse isotopique de la coquille larvaire et post-larvaire. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 292 (III) : 1005-1008.
- BRUNDAGE, W. et DAHME, A. - 1969 - Temperature and salinity tabulations and profiles with charts from the Northern regions. MILOC 65, Technical report 143, SACLANTCEN, La Spezia Italy (document non publié).

- CASANOVA, J. P. - 1971 - Considérations sur les peuplements d'Euphausiacés de l'Atlantique eurafricain (de la Bretagne au Rio de Oro). *Cons. Int. Explor. Mer*, Comité plancton, 9 : 1-7.
- COLEBROOK, J. M. - 1978 - Continuous plankton records: zooplankton and environment, North-East Atlantic and North Sea, 1948-1975. *Oceanol. Acta*, 1 (1) : 9-23.
- COOPER, L. H. N. - 1952 - The physical and chemical oceanography of the waters bathing the continental slope of the Celtic Sea. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 30 : 465-526.
- COOPER, L. H. N. - 1967a - The physical oceanography of the Celtic Sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 5 : 99-110.
- COOPER, L. H. N. - 1967b - Some theorems and procedures in the shallow water oceanography applied to the Celtic Sea. *J. Mar. Biol. U.K.*, 39 : 155-171.
- COOPER, L. H. N. - 1949 - Cascading over the continental slope of water from the Celtic Sea. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 28 : 719-750.
- COSTE, B. - 1969 - Échanges de sels nutritifs dissous entre la mer Méditerranée et l'océan Atlantique. *Cah. Océanogr.*, 21 : 943-963.
- COSTE, B. - 1983 - Résultats préliminaires de la campagne RCA I. *Publ. CNEXO, Résult. Camp. mer*, 25.
- CUSHING, D. H., HUMPHREY, G. F., BANSE, K. et LAEVATSU, T. - 1958 - Report of the Committee on terms and equivalents. *Comm. Perm. Int. Explor. Mer, Rapp. P.V.*, 144 : 15-16.
- DICKSON, R. R. et HUGHES, D. G. - 1981 - Satellite evidence of mesoscale activity over the Biscay Abyssal Plain. *Oceanol. Acta*, 4 (1) : 43-46.
- FARRAN, G. P. - 1926 - Biscayan plankton collected during a cruise of H.M.S. Research, 1900. XIV - The copepoda. *Limn. Journ. Zool.*, 36 : 219-310.
- FRAGA, F. - 1976 - Hidrográfica de la region de afloriamento de la costa de Galicia. II - Datos basicos de la campana « Galicia II » (agosto-septiembre 1975). *Result. Exp. Cient. del buque Cornide de Saavedra*, 6 : 151-164.
- FRANCO, J. M., FRAGA, F., FERNANDEZ, J. M., REIRIZ et MOURINO, C. - 1978 - Region de afloriamento de la Costa de Galicia. Datos hidrograficos basicos de la campana « Galicia III » y contaminantes organoclorados. *Result. Exp. Cient. del buque Cornide de Saavedra*, 7 : 33-58.
- GAUDY, R. - 1974 - Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. *Mar. Biol.*, 25 : 125-141.
- GLOVER, R. S. et BARNES, B. I. - 1959 - The plankton around the British Isles in 1957. *Ann. Biol. Copenh.*, 14 : 67-69.
- GLOVER, R. S. et BARNES, B. I. - 1960 - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles in 1958. *Ibid.*, 15 : 58-61.
- GLOVER, R. S. et BARNES, B. I. - 1961 - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles in 1959. *Ibid.*, 16 : 75-79.
- GLOVER, R. S., COLEBROOK, J. M. et ROBINSON, G. A. - 1962 - The continuous plankton recorder survey ; plankton around the British Isles during 1960 : *Ibid.*, 17 : 85-89.
- GLOVER, R. S., COLEBROOK, J. M. et ROBINSON, G. A. - 1963 - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles during 1961. *Ibid.*, 18 : 58-59.
- GLOVER, R. S., COLEBROOK, J. M. et ROBINSON, G. A. - 1964 - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles during 1962. *Ibid.*, 19 : 65-69.
- GLOVER, R. S. et ROBINSON, G. A. - 1965 - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles during 1964. *Ibid.*, 20 : 93-97.
- GLOVER, R. S. et ROBINSON, G. A. - 1966 - The continuous recorder survey : plankton around the British Isles during 1964. *Ibid.*, 21 : 56-60.
- GLOVER, R. S. et ROBINSON, G. A. - 1967 - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles during 1965. *Ibid.*, 22 : 66-71.
- GLOVER, R. S. et ROBINSON, G. A. - 1968a - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles during 1966. *Ibid.*, 23 : 86-90.

DOMAINE PÉLAGIQUE

- GLOVER, R. S. et ROBINSON, G. A. - 1968b - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles during 1967. *Ibid.*, 24 : 81-86.
- GLOVER, R. S. et ROBINSON, G. A. - 1969 - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles during 1968. *Ibid.*, 25 : 87-91.
- GLOVER, R. S. et ROBINSON, G. A. - 1970 - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles during 1969. *Ibid.*, 26 : 107-111.
- GLOVER, R. S. et ROBINSON, G. A. - 1972 - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles during 1970. *Ibid.*, 27 : 67-71.
- GRALL, J. R. - 1976 - Production primaire du golfe de Gascogne. In : Caractéristiques chimiques et planctoniques du golfe de Gascogne et du Proche Atlantique. Publ. CNEXO. *Result. Camp. mer*, 9 : 43-56.
- GRALL, J. R., LE CORRE, P., LE FEVRE, J., MARTY, Y. et TOURNIER, B. - 1980 - Caractéristiques estivales de la couche d'eau superficielle dans la zone de fronts thermiques Ouest-Bretagne. *Oceanis*, 6 (2) : 235-249.
- HELLAND-HANSEN, B. et NANSEN, F. - 1926 - The Eastern North Atlantic. *Geof. Publik.*, 4 (2) : 1-75.
- HOWE, M. R. et TAIT, R. I. - 1967 - A subsurface cold core eddy. *Deep-Sea Res.*, 33 : 383-404.
- HOWE, M. R., ABDULLAH, M. I. et DETAE, S. - 1974 - An interpretation of the double T-S maxima in the Mediterranean outflow using chemical tracers. *J. Mar. Res.*, 32 : 377-385.
- ISELIN, C., O'D. - 1936 - A study of the circulation of the Western North Atlantic. *Papers Phys. Oceanogr. and Meteor.*, 4 (4) : 1-101.
- JACQUES, G., PANOUSE, M. et GOSTAN, J. - 1976 - Répartition de la chlorophylle a et de la fluorescence ; coupes et prospections. Publ. CNEXO. *Result. Camp. Mer*, 10 : 1-10.
- KRAMP, P. L. - 1959 - The hydromedusae of the Atlantic Ocean and adjacent waters. *Dana Rep.*, 46 : 1-283.
- LAKKIS, S. - 1967 - Distribution et fluctuations quantitatives des copépodes et du phytoplancton dans la Manche et le golfe de Gascogne de 1958 à 1965. Thèse 3^e cycle, Paris, 154 p.
- LE CORRE, P. et TRÉGUER, P. - 1976 - Caractéristiques chimiques et planctoniques du golfe de Gascogne et du Proche Atlantique. Campagne POLYGAS A (20/10 au 14/11/1972). Campagne PHYGAS 32 (24/04 au 8/05/1973). Publ. CNEXO, *Résult. Camp. Mer*, 9, 306 p.
- LE FEVRE, J. - 1976 - Mesoplancton. Publ. CNEXO. *Result. Camp. Mer*, 9 : 139-179.
- LE FEVRE, J. - 1980 - Structures thermiques et distribution d'organismes planctoniques : exemples à partir de résultats obtenus dans le secteur Ouest-Bretagne et le Proche Atlantique. *Journées Thermocline Rec. Exp.*, EPSHOM/E/OC, 403 : 1-19.
- LE FEVRE, J. et GRALL, J. R. - 1970 - On the relationships of *Noctiluca* swarming off the western coast of Brittany with hydrological features and plankton characteristics of the environment. *Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 4 (3) : 287-306.
- LE FLOCH, J. - 1969 - Sur la circulation de l'eau méditerranéenne dans le golfe de Gascogne et ses variations à courte période. *Cah. Océanogr.*, 21 : 653-661.
- LE GROUPE TOURBILLON - 1983 - The Tourbillon experiment : a study of a mesoscale eddy in the Eastern North Atlantic. *Deep-Sea Res.* (sous presse).
- LE TARREAU, J. Y., MAZE, R., LE FEVRE, J., BILLARD, L. et CAMUS, Y. - 1983 - ENVAT 81 campagne de recherche multidisciplinaire en Atlantique. Aspects météorologiques, chimiques, biologiques, hydrologiques et thermodynamiques. *Met. Mar.*, 118 : 6-25.
- MADELAIN, F. - 1967 - Étude hydrologique au large de la péninsule ibérique. *Cah. Océanogr.*, 19 : 125-136.
- MADELAIN, F. - 1972 - Données sur la circulation d'eaux d'origine méditerranéenne au niveau du Cap Finistère. Publ. CNEXO. *Rap. Sc. Techn.*, 11 : 1-18.
- MADELAIN, F. et KERUT, E. G. - 1978 - Evidence of mesoscale eddies in the Northeast Atlantic from a drifting buoy experiment. *Oceanol. Acta*, 1 : 159-168.
- MAILLARD, C. - 1983 - Atlas de l'Atlantique Nord-Est : hydrologie (sous presse).

- MANRIQUEZ, M., FRAGA, F. et MASSOL, R. - 1976 - Datos hidrograficos de las costas N.W. de España. Campana « Galicia I ». *Result. Exp. Cient. del buque Oceanogr. Cornide de Saavedra*, 5 : 1-18.
- MARIETTE, V. et LECANN, B. - 1983 - Simulation of the formation of Ushant thermal front. *Cont. Shelf Res.* (sous presse).
- MAZE, R. - 1980 - Formation d'ondes internes stationnaires sur le talus continental. Application au golfe de Gascogne. *Ann. Hydrogr.*, 754 : 45-58.
- MAZE, R. - 1983 - Mouvements internes induits dans un golfe par le passage d'une dépression et par la marée. Application au golfe de Gascogne. Thèse d'Etat Sciences, Université de Bretagne occidentale, 320 p.
- MOAL, J. - 1980 - Caractéristiques de la matière particulaire en suspension. *Publ. CNEXO, Résult. Camp. Mer*, 21 : 41-70.
- NIVAL P. - 1980 - Les relations phytoplancton-zooplancton. *Publ. CNEXO. Act. Coll.*, 10 : 125-152.
- PAFFENHOFFER, G. A. - 1971 - Grazing and ingestion rates of nauplii, copepodids and adults of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus*. *Mar. Biol.*, 11 : 286-298.
- PATRITI, G. - 1965a - Contribution à l'étude des Siphonophores dans le golfe de Gascogne. Note préliminaire 1. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 37 (53) : 151-160.
- PATRITI, G. - 1965b - Contribution à l'étude des Siphonophores dans le golfe de Gascogne. Note préliminaire 2. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 38 (54) : 15-31.
- PATRITI, G. - 1966 - Contribution à l'étude des Siphonophores dans le golfe de Gascogne. Note préliminaire 3. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 41 (57) : 109-116.
- PINGREE, R. D. - 1973 - A component of Labrador sea water in the Bay of Biscay. *Limnol. Oceanogr.*, 711-718.
- PINGREE, R. D., PUGH, P. R., HOLLIGAN, P. M. et FORSTER, G. R. - 1975 - Summer phytoplankton blooms and red tides along tidal fronts in the approaches to the English Channel. *Nature*, 258 (5537) : 672-677.
- RAZOULS, C. - 1980 - Caractéristiques pondérales du mésozooplancton. *Publ. CNEXO. Res. Camp. Mer*, 21 : 79-90.
- RAZOULS, C. et RAZOULS, S. - 1983 - Données préliminaires sur la répartition des biomasses du mésozooplancton. *Publ. CNEXO, Résult Camp. Mer*, 25 : 106-111.
- REYSSAC, J. - 1963 - Chaetognathes du plateau continental européen (de la baie ibéro-marocaine à la Mer Celtique). *Rev. Trav. Inst. Pêches Mar.*, 27 (3) : 246-299.
- ROBINSON, G. A. - 1973 - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles during 1971. *Ann. biol., Copenh.*, 28 : 59-64.
- ROBINSON, G. A. - 1974 - The continuous plankton recorder survey : plankton around the British Isles during 1972. *Ibid.*, 29 : 44-49.
- ROSE, M. - 1933 - Copépodes pélagiques. *Faune de France*, éd. Le Chevallier, Paris, p. 374.
- ROSSOV, V. V. - 1972 - Hydrographical investigations in the Central North Atlantic in 1970. *Annales Biologiques*, 27 : 16-17.
- RUUD, J. T. - 1936 - Euphausiacea. *Rep. Dan. Oceanogr. Exped. 1908-1910 Med. adj. Seas*, II (D) : 1-86.
- SARS, G. O. - 1925 - Copépodes particulièrement bathypélagiques provenant des campagnes scientifiques du Prince Albert I^{er} de Monaco. *Rés. Camp. Scient. Monaco*, 69 : 1-408.
- SAUNDERS, P. M. - 1982 - Circulation in the Eastern North Atlantic. *J. Mar. Res.*, 40 : 641-657.
- SVERDRUP, H. U., JOHNSON, M. H. et FLEMING, R. H. - 1942 - The oceans. *Prentice Hall Inc.*, New-York, 1 060 p.
- TCHERNIA, P. - 1969 - Cours d'océanographie régionale, Océan Atlantique. *Service central hydro. Mar.*, Paris.
- TESCH, J. J. - 1946 - The Thecosomatous Pteropods. I - The Atlantic. *Dana Rep.*, 18 : 1-27.
- TESCH, J. J. - 1949 - Heteropoda. *Dana Rep.*, 34 : 1-53.
- TESCH, J. J. - 1950 - The Gymnosomata II. *Dana Rep.*, 36 : 1-55.

DOMAINE PÉLAGIQUE

- THIRIOT, A. - 1976 - Zooplancton et micronecton du golfe de Gascogne. Bibliographie commentée. *Publ. CNEXO, Résult. Camp. Mer*, 9 : 63-126.
- TRIVERS, M. - 1969 - Le microplancton du golfe de Gascogne au mois de juillet 1963. 3^e partie : étude quantitative. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 45 : 56-69.
- TREGUER, P., LE CORRÉ, P. et GRALL, J. R. - 1979 - The seasonal variations of nutrients in the upper waters of the Bay of Biscay region and their relation to phytoplankton growth. *Deep-Sea Res.*, 26 (10A) : 1121-1152.
- VINCENT, A. - 1973 - Les variations de la situation thermique dans le golfe de Gascogne en 1969 et 1970. *Rev. Trav. ISTPM*, 37 : 5-18.
- VINCENT, A. et KURC, G. - 1969 - Hydrologie. variations saisonnières de la situation thermique du golfe de Gascogne en 1967. *Rev. Trav. ISTPM*, 33 : 79-98.
- WORTHINGTON, L. V. - 1976 - On the North Atlantic circulation. *The Johns Hopkins University Press*, Baltimore-London, 109 p.
- ZENK, W. - 1975a - On the mediterranean outflow west of Gibraltar. *Meteor. Forsch. Ergeb.*, A (16) : 23-34.
- ZENK, W. - 1975b - On the origin of the intermediate double maximal in T-S profiles from the North Atlantic. *Meteor. Forsch. Ergeb.*, A (16) : 35-43.

3.

HYDROLOGIE ET CIRCULATION PROFONDE

A. VANGRIESHEM (*)

RÉSUMÉ. — L'hydrologie du golfe de Gascogne et la circulation profonde moyenne qui en est déduite sont rappelées en décrivant les différentes masses d'eau et leur circulation d'après les calculs de courant géostrophique. Par ailleurs, une compilation des mesures directes du courant obtenues près du fond dans la région des stations BIOGAS, est présentée. Les résultats sont présentés de façon systématique tant pour les valeurs instantanées du courant que pour les valeurs moyennes. Il en ressort une nette tendance du courant moyen à porter vers le Nord avec une composante vers l'Ouest dans la majorité des cas. Ces caractéristiques moyennes se superposent à un fort courant de marée semi-diurne qui est prédominant.

ABSTRACT. — *Hydrology of the bay of Biscay and its inferred deep mean circulation are resumed by describing the different water masses and their circulation determined using the geostrophic method. Besides, a compilation of direct bottom current measurements obtained in the surroundings of BIOGAS stations, are presented. Results are listed systematically for instantaneous values and for mean values. They show an evident northward component of the mean current with a westward component in most of the cases. These mean characteristics are superimposed with a strong semi-diurnal tidal current which is predominant.*

masse d'eau, courant géostrophique, mesures, courant profond, golfe de Gascogne.
water mass, geostrophic current, measurement, deep current biscay bay.

1. RAPPEL SUR LES MASSES D'EAUX PROFONDES ET LEUR CIRCULATION DANS L'OCÉAN ATLANTIQUE

Il existe, dans certaines régions de l'océan Atlantique, des zones où se forment des eaux profondes au contact de l'atmosphère, dans certaines conditions climatiques, et qui plongent jusqu'à trouver leur équilibre hydrostatique et se répandent ensuite dans tout l'océan. Ceci conduit à une superposition de masses d'eau dont les caractéristiques hydrologiques, plus ou moins atténuées en fonction de la distance à la source, permettent de déterminer l'origine. Les principales masses d'eaux profondes sont :

— *L'eau méditerranéenne*

Elle est formée en Méditerranée et se déverse dans l'Atlantique au niveau du détroit de Gibraltar. Elle est relativement chaude, salée et pauvre en oxygène.

(*) IFREMER, Centre de Brest, BP 337 - 29273 Brest Cedex - France
Contribution IFREMER 11.

HYDROLOGIE

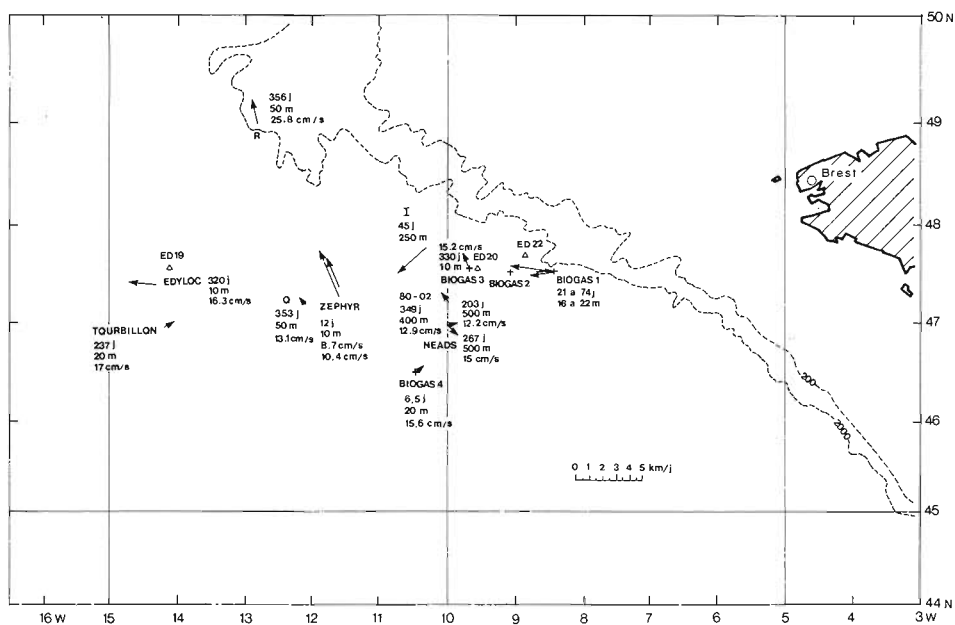


Fig. 1. — Carte des points de mesure de courant. Les flèches résument les courants moyens mesurés aux différents sites étudiés. Pour chaque point de mesure, on a indiqué la durée des mesures, la hauteur au-dessus du fond et la vitesse maximale enregistrée.

+ : emplacement des stations BIOGAS 1 à 4,
 Δ : emplacement des stations bathysonde EDYLOC 19, 20, 22.

Sur le seuil de Gibraltar, ses caractéristiques sont :

$T = 12,66$ à $12,70$ °C ; $S = 38,40$ ‰ ; $O_2 = 4,4$ ml/l ; $\sigma_\theta = 29,11$.

Au niveau du cap St-Vincent, elles sont :

$T = 11,6$; $S = 36,4$ ‰ ; $\lambda\sigma =$ de $27,6$ à $27,8$.

Son immersion moyenne est de 1 000 m.

Son influence se fait sentir sur de grandes distances ; on la reconnaît par ses caractéristiques bien marquées dans l'Atlantique N.E. jusqu'à la latitude de l'Écosse et au S. jusque environ 20 °N. On peut aussi l'identifier à l'W. de la dorsale médio-atlantique jusque dans la mer des Sargasses.

— *L'eau de la mer du Labrador*

Formée par plongée d'eaux denses dans cette mer, elle a une faible salinité qui se traduit par un minimum de salinité sur la verticale. Par contre, sa teneur en oxygène dissous est élevée (6 à 7 ml/l en mer du Labrador) ce qui fait apparaître un maximum d'oxygène sur la verticale.

Ses caractéristiques sont :

T : de 3 à $3,5$ °C ; S : de $34,88$ à $34,94$ ‰ ; σ_θ : environ $27,78$.

Son immersion moyenne est 1 700-1 800 m.

Son influence est plus limitée que celle de l'eau méditerranéenne. On la suit jusque 40 °N environ mais ses caractéristiques s'atténuent au cours de sa progression vers le S. et l'E.

— *L'eau de la mer de Norvège*

Elle est formée par des processus analogues dans la mer de Norvège et se déverse dans l'Atlantique au niveau du seuil Islande-Féroé. Sa présence est marquée par un maximum profond de salinité dépassant $34,98$ ‰ pour des températures inférieures à 3 °C. Ce maximum, bien qu'atténué, se retrouve dans tout l'Atlantique et même dans les océans voisins (entraîné par le courant circumpolaire atlantique), ce qui montre l'importance de cette masse d'eau.

— *L'eau de fond antarctique*

Elle se forme par refroidissement, puis plongée d'eau de surface, en mer de Weddell, puis elle va tapisser le fond de l'océan Atlantique mais aussi des autres océans. À sa formation, ses caractéristiques sont $-0,4$ °C et $34,66$ ‰. Sa progression vers le N.E. est plus aisée à l'W. de la dorsale médio-atlantique qu'à l'E. où elle est entravée par la dorsale de Walvis. Son influence se fait sentir jusqu'aux latitudes N. (40 °N à l'W., vers 35 °N à l'E.). Ses caractéristiques s'atténuent au cours de sa progression mais on la reconnaît à la température la plus basse et à sa salinité plus faible que l'eau sus-jacente.

En un point quelconque de l'Atlantique, on doit donc s'attendre à reconnaître sur la verticale, la succession de ces masses d'eau. Les caractéristiques (les proportions) des unes et des autres seront plus ou moins marquées (importantes) selon qu'on sera plus ou moins près de leur source.

2. CONDITIONS HYDROLOGIQUES PROFONDES AUTOUR DE LA ZONE BIOGAS

Pour décrire la situation hydrologique dans cette région (fig. 1), on peut considérer un diagramme Δ/S . tracé à partir de mesures effectuées

HYDROLOGIE

après de la station BIOGAS 3 au cours de la campagne EDYLOC 82 (station 20). La profondeur à la station est de 4 125 m (fig. 2).

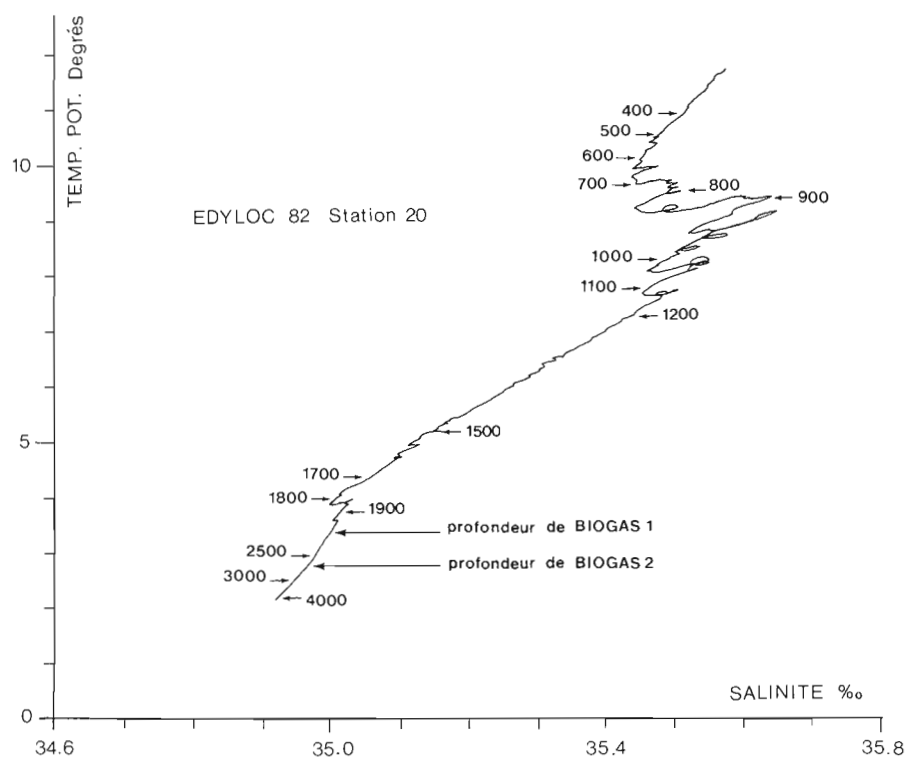


Fig. 2. — Diagramme Température potentielle - Salinité pour la station 20 de la campagne EDYLOC (47°35'N-9°39'W.).

Sur ce diagramme (fig. 2), on reconnaît :

- jusqu'à environ 700 m : les eaux centrales,
- entre 800 et 1 200 m : l'influence de l'eau méditerranéenne, marquée par une forte augmentation de salinité et une légère augmentation de température (voir également les profils de température et salinité, fig. 3)
- de 1 200 à 1 800 m : le mélange, entre l'eau méditerranéenne et la masse d'eau sus-jacente qui se traduit par une droite sur le diagramme ;
- vers 1 800 m : le minimum de salinité qui traduit l'influence de l'eau de la mer du Labrador ;
- de 1 830 à 2 000 m : un maximum de salinité, associé à une légère augmentation de température, qui marque l'influence de l'eau de la mer de Norvège ;
- au-delà de 2 000 m : un mélange continu avec l'eau de fond d'origine antarctique.

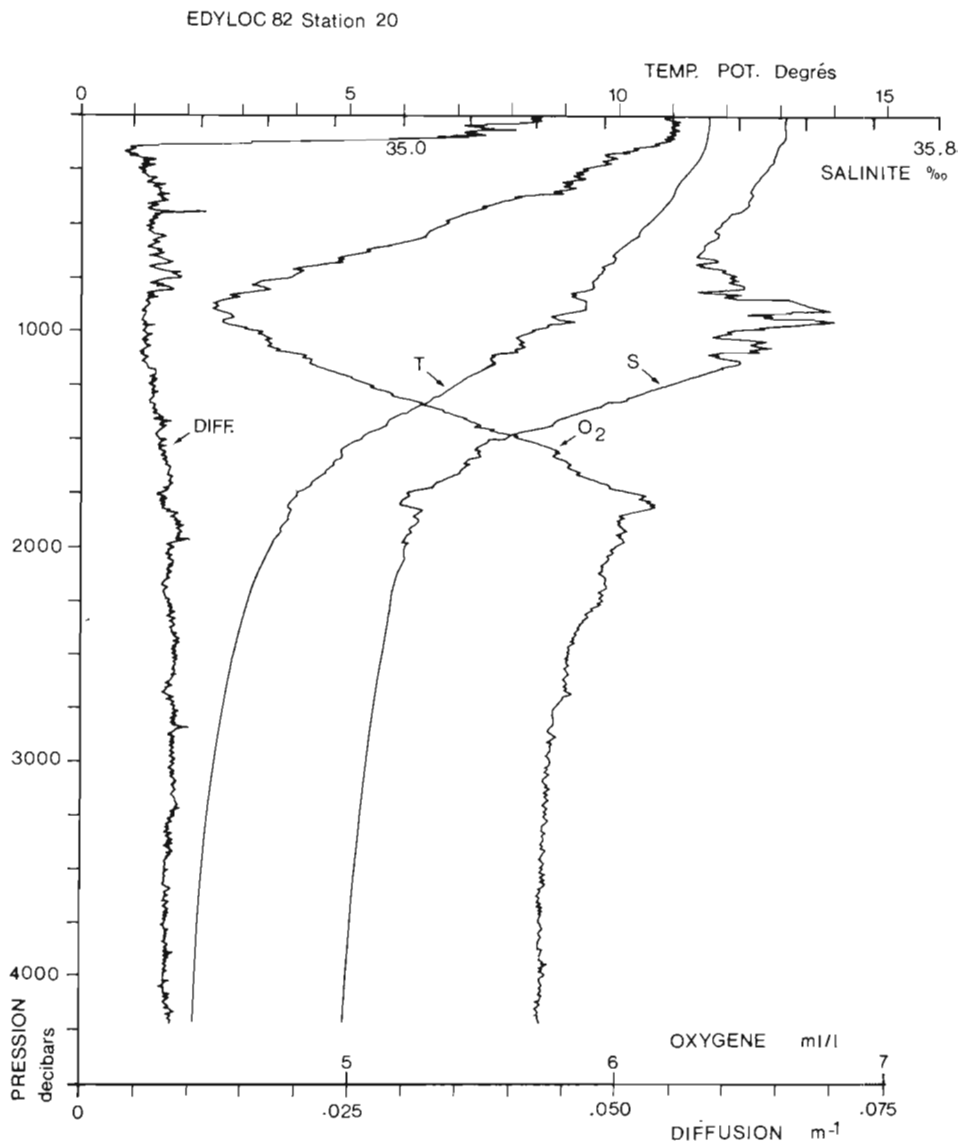


Fig. 3. — Profils de température (en degrés C), de salinité (en ‰), d'oxygène dissous (en ml/l) et du coefficient de diffusion (en m^{-1}) en fonction de la pression pour la station 20 d'EDYLOC 82 ($47^{\circ}35'N$.- $9^{\circ}39'W$.).

Sur le profil vertical de la teneur en oxygène dissous à la même station (fig. 3), on note que :

- la teneur en O₂ est minimale au niveau de l'eau méditerranéenne : 4,49 ml/l à 900 m ;

HYDROLOGIE

— elle est maximale au niveau de l'eau de la mer du Labrador : 6,14 ml/l à 1 800 m ;

— elle décroît progressivement ensuite pour atteindre 5,7 ml/l à 4 215 m (à 10 m de fond).

La faible distance entre cette station hydrologique et la station BIOGAS 3 permet de considérer que ces caractéristiques sont celles qu'on rencontre à BIOGAS 3.

Pour la station BIOGAS 4, où la profondeur est de 4 700 m, on peut estimer que les caractéristiques au fond sont peu différentes de celles qu'on a mesurées dans la zone EDYLOC (vers 47 °N., 15 °W.).

Pour les stations BIOGAS 1 et 2, nous n'avons pas de profils hydrologiques obtenus précisément sur ces points, mais les valeurs près du fond peuvent être estimées à partir du profil enregistré au point BIOGAS 3. Les valeurs au fond, mesurées ou estimées sur les quatre stations BIOGAS, sont résumées dans le tableau ci-dessous :

Station	Profondeur	θ au fond en °C	S au fond en ‰	O ₂ au fond en ml/l	Source de ces valeurs
BIOGAS 1	2 120 m	3,28	34,99	5,96	Station 20 de la campagne EDYLOC 82 47°35'N. - 9°39'W.
BIOGAS 2	2 700 m	2,67	34,96	5,77	
BIOGAS 3	4 100 m	2,13	34,92	5,69	
BIOGAS 4	4 700 m	2,12	34,89	5,87	Station 19 EDYLOC 82 47°35'N. - 14°09'W.

Des considérations précédentes il résulte que l'eau qui tapisse le fond à ces quatre stations est, respectivement, un mélange d'eau profonde et d'eau de fond d'origine antarctique pour les stations BIOGAS 4, BIOGAS 3 et BIOGAS 2 avec des proportions décroissantes d'eau de fond antarctique et croissantes d'eau de la mer de Norvège de BIOGAS 4 vers BIOGAS 2, et une eau profonde contenant essentiellement de l'eau de la mer de Norvège à BIOGAS 1 (voir fig. 2).

Des mesures hydrologiques effectuées dans le canyon Shamrock au N. de la plateforme de Mériadzek ont fait apparaître l'existence d'une importante couche mélangée au voisinage du fond, associée à une importante remise en suspension de particules sur la même épaisseur. En effet, si l'on considère la figure 4 (elle représente les profils dilatés de salinité, de température et de diffusion de la lumière entre 2 500 et 3 500 m pour la station 22 d'EDYLOC 82, 47°43'N ; 8°45'W) on voit qu'il existe une couche homogène en température et salinité d'environ 350 m d'épaisseur, couche dans laquelle la diffusion est notablement plus importante que dans le reste de la colonne d'eau. À la station 21, qui se trouve dans ce même canyon un peu en aval de la précédente, on retrouve le même phénomène mais il est moins marqué et l'épaisseur de la couche concernée est moindre, environ 200 m. Par contre, la station 20, proche de la station BIOGAS 3, ne rend pas compte d'un phénomène aussi net, si ce n'est une couche homogène à peine sensible sur la température. Il est cependant permis de penser que ce phénomène est transitoire et d'ampleur variable et qu'il peut, selon les cas, atteindre ou non la station BIOGAS 3.

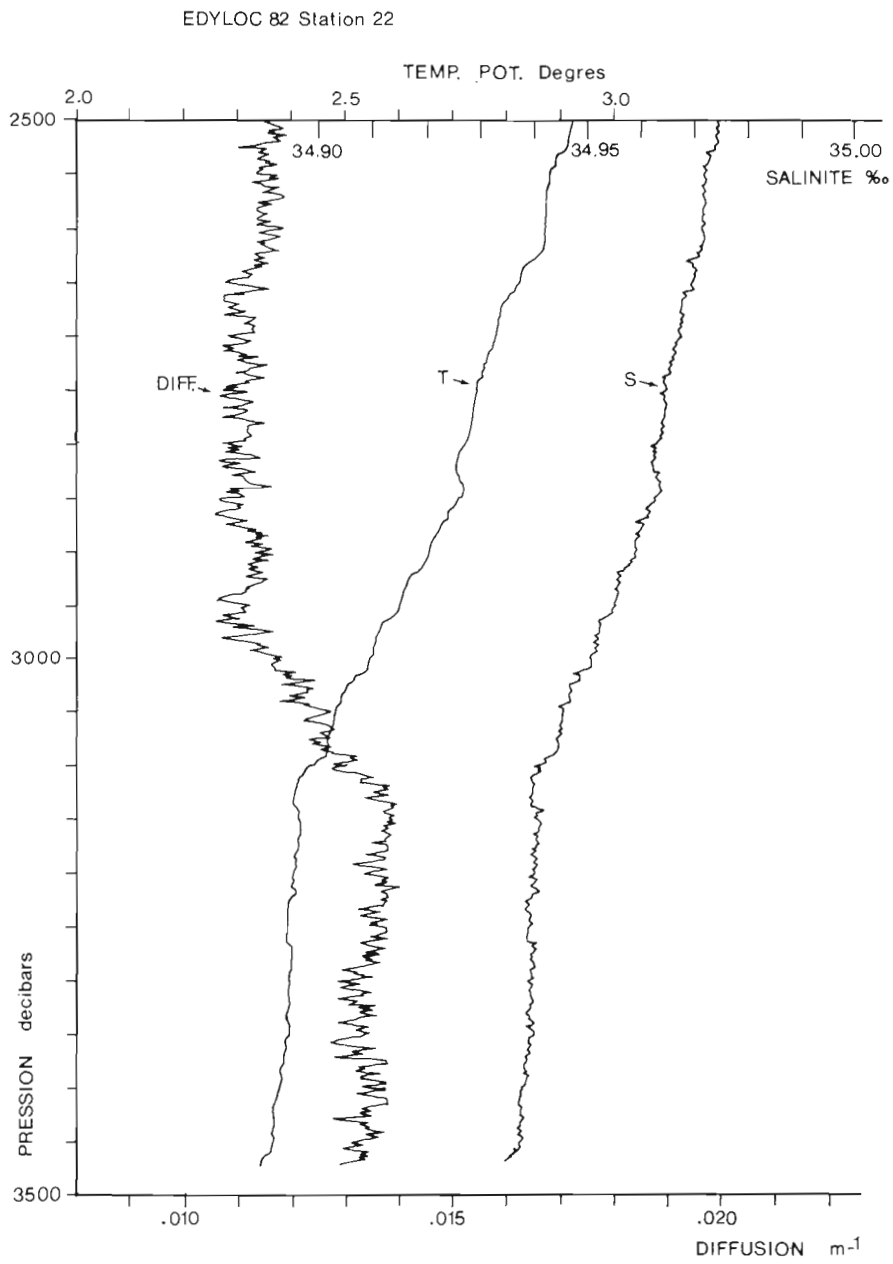


Fig. 4. — Profils dilatés de température potentielle, salinité, diffusion entre 2 500 m et 3 500 m pour la station 22 d'EDYLOC 82 ($47^{\circ}43'N$ - $8^{\circ}45'W$).

HYDROLOGIE

3. LA CIRCULATION PROFONDE AUTOUR DE LA ZONE BIOGAS

La circulation peut être décrite, soit par des considérations hydrologiques sur les masses d'eau ou par un calcul de courant à partir du champ de densité, soit à partir de mesures directes de courant, qu'elles soient obtenues au point fixe à l'aide de courantomètres ou déduites du suivi de flotteurs dérivants.

3.1. CIRCULATION DES MASSES D'EAU ET COURANT GÉOSTROPHIQUE

La provenance des masses d'eau (présentes) de la région a été précisée ci-dessus. On peut dire que la progression de l'eau méditerranéenne et de l'eau de fond d'origine antarctique s'effectue vers le N. alors que celle de l'eau de la mer du Labrador et celle de l'eau de la mer de Norvège s'effectue vers le S. Mais ceci est très schématique et ce ne sont que des directions moyennes à long terme sans indication sur la vitesse.

Pour une approche plus précise, on peut considérer le courant géostrophique calculé à partir des données hydrologiques. Ce calcul applique une méthode qui donne le courant moyen résultant de la pente des isobares. Le défaut de cette méthode est qu'elle donne un courant relatif par rapport à une immersion qu'on choisit comme référence. On s'efforce donc de choisir au mieux la surface de référence de mouvement nul, mais la moindre erreur sur ce choix entraîne une erreur absolue sur le profil de courant ainsi calculé. Malgré tout, cette méthode a longtemps été la seule utilisée pour calculer les courants. Elle donne une bonne estimation de la circulation à long terme.

Un travail de synthèse a été effectué dans cette région par C. MAILLARD (sous presse), à partir de toutes les données hydrologiques du BNDO y compris les données des campagnes PHYGAS. Le courant géostrophique a été calculé à différents niveaux à partir des moyennes obtenues sur toutes ces campagnes. Les résultats pour les couches d'eau qui nous intéressent sont présentés sur les figures 5 et 6.

La figure 5a, où est représenté le courant à 1 200 m dans l'eau méditerranéenne, indique une progression vers l'W. et le N.

À 1 800 m (fig. 5b), dans l'eau de la mer du Labrador, on observe une arrivée par le N.W. puis une direction vers le S. et le S.W. À 3 000 m (fig. 6a), dans l'eau de la mer de Norvège, on note une direction S. puis S.W.

La figure 6b, qui représente le courant géostrophique à 4 000 m, est bien moins significative puisqu'établie sur un petit nombre de données.

Un travail analogue a été effectué par P. M. SAUNDERS (1982) qui donne des résultats similaires. Ces résultats, pour cohérents qu'ils soient, ne donnent pas moins qu'une image très moyenne de la circulation générale. Seules des mesures hydrologiques très concentrées dans le temps ou, mieux, des mesures directes de courant peuvent permettre de connaître les fluctuations de cette circulation moyenne. Nous présentons donc des résultats de mesures directes de courant dont la diversité montre qu'il faut être prudent pour interpréter des données de courant isolées ou courtes, puisque les mesures de longue durée révèlent des fluctuations à moyen terme importantes.

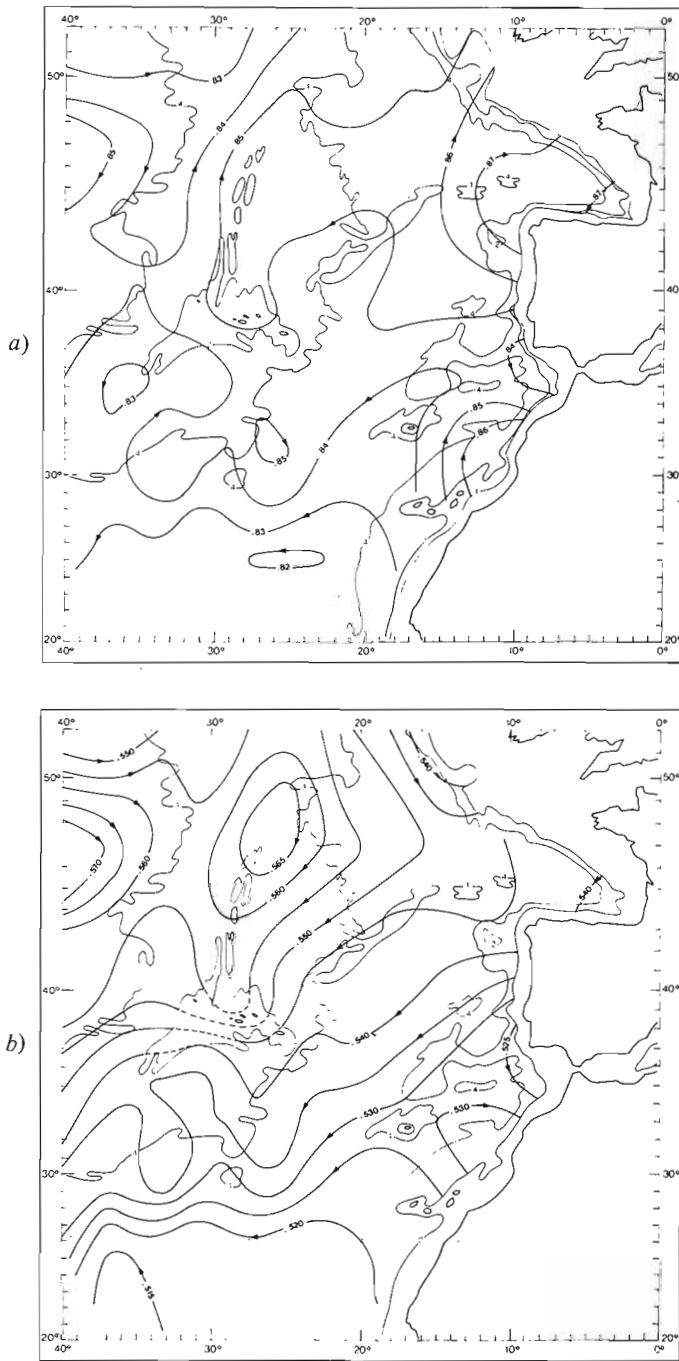


Fig. 5. — Lignes de courant géostrophique. Les hauteurs dynamiques sont indiquées en mètres-dynamiques :
 a) à 1 200 d bars (niveau de référence : 3 000 d bar)
 b) à 1 800 d bars (niveau de référence : 3 000 d bar)
 (d'après C. MAILLARD, sous presse)

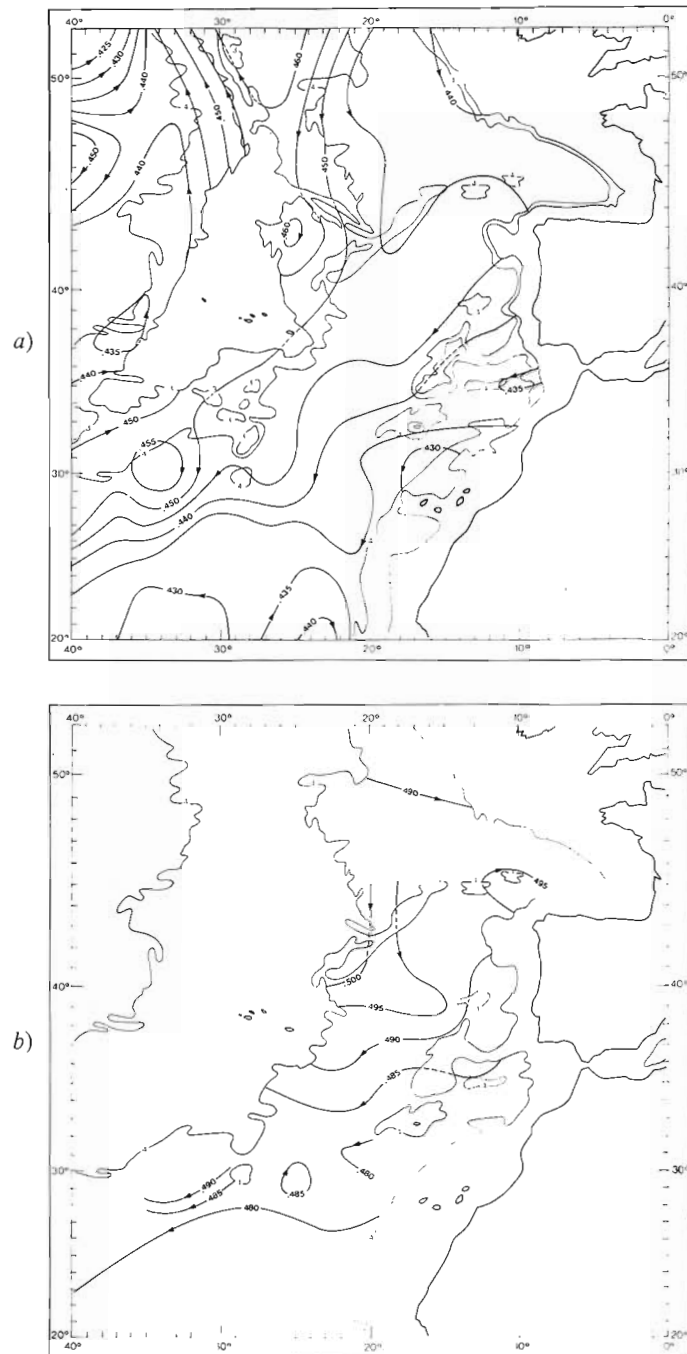


Fig. 6. — Lignes de courant géostrophique. Les hauteurs dynamiques sont indiquées en mètres-dynamiques :
 a) à 3 000 d bars (référence : 4 000 d bar)
 b) à 4 000 d bars (référence : 5 000 d bar)
 (d'après C. MAILLARD, sous presse)

3.2. MESURES DIRECTES DE COURANT

Peu de mesures directes profondes ou près du fond ont été effectuées dans le voisinage immédiat des stations BIOGAS. Avant de décrire les résultats de ces quelques mesures, nous citerons brièvement les résultats essentiels de données profondes collectées dans le bassin du golfe de Gascogne à l'occasion de diverses campagnes. Bien qu'effectuées dans des objectifs autres que le contexte des campagnes BIOGAS, ces diverses mesures contribuent à décrire la circulation dans la plaine abyssale et à rendre compte de sa complexité. Ces conditions dynamiques peuvent être considérées comme représentatives de la situation au site BIOGAS 4 qui est le plus abyssal des sites. Par contre, il serait hasardeux de les extrapoler aux sites BIOGAS 1, 2, 3 pour lesquels la présence du talus doit être déterminante.

Nous examinerons ensuite les résultats de mesures plus spécifiques effectuées aux sites BIOGAS 3 et 4 d'une part et sur le plateau de Mériadzek (BIOGAS 1). A ce jour, aucune mesure spécifique n'a été faite au voisinage immédiat de la station BIOGAS 2.

Les données rassemblées ici à partir de la littérature et des archives des campagnes du COB ; durées de mesures allant de quelques heures à l'année, cadences d'échantillonnage différentes, distances variables au-dessus du fond, etc. Il importe donc que le lecteur pondère l'importance attachée aux résultats en se référant bien à tous ces paramètres. Pour l'océanographe physicien, l'expérience montre en effet combien les extrapolations sont hasardeuses en ce qui concerne les mesures de courant. Les développements techniques qui permettent maintenant des mesures d'un an ou plus ont fourni l'occasion de remettre en cause des interprétations erronées faites par le passé à partir de mesures trop ponctuelles. Les fluctuations saisonnières sont très importantes. Nous commençons seulement à les mettre en évidence. Nous ne savons pas encore les décrire complètement, encore moins les prédire.

— Mesures non spécifiques à BIOGAS

La carte de la figure 1 comporte les positions des mesures citées ici. La liste n'en est peut-être pas exhaustive, mais nous avons choisi de retenir celles qui étaient voisines de la zone BIOGAS, suffisamment proches du fond et pour lesquelles nous avons pu obtenir assez de résultats.

La liste ci-dessous détaille les différentes sources de données (époque, position, profondeur, durée des mesures, etc.), les résultats essentiels (vitesse maximale, vitesse moyenne, déplacement fictif moyen obtenu à partir de l'hodographe intégré... et autres informations lorsqu'elles sont disponibles) et renvoie aux figures. Pour ce qui est des figures, nous avons choisi de présenter les « nuages de points » (« scatterplots ») qui représentent les distributions des extrémités des vecteurs vitesses autour de l'origine, et les « hodographes intégrés » (« Progressive vector diagrams ») qui sont les tracés de tous les vecteurs courants instantanés mis bout à bout. Cette dernière représentation permet d'imaginer quelle serait la trajectoire fictive d'une particule soumise à ce courant mesuré à condition que le champ de courant soit homogène dans l'espace, ce qui n'est pas le cas en réalité, surtout sur des grandes distances. Cette figuration est d'autant plus « fictive » que les mesures sont de longue durée puisque la « trajectoire » atteint alors les 100 km ou plus et, qu'à cette distance du point de mesure, la

HYDROLOGIE

« particule » a peu de chance de rencontrer le même courant qu'au point de mesure. Si l'on admet ces réserves, on peut avoir une bonne idée des fluctuations du courant moyen à partir de cette représentation.

a) Les mesures du « DISCOVERY » en 1967 :

octobre-novembre 1967.
zone voisine de 46°N, 8°W.
fonds de 4 800 m.

● Résultats

4 jours de mesures de courant :

vitesse maximale atteinte ; 18 cm/s,
déplacement fictif moyen à 1,4 cm/s (1,2 km/jour) vers le 305°,
importantes fluctuations semi-diurnes.

1^{er} lâcher d'un flotteur dérivant à 2 860 m pendant 6 jours :

déplacement moyen à 7,2 cm/s (6,2 km/jour) vers le 082° pendant les 4 premiers jours,

déplacement moyen à 1,9 cm/s (1,6 km/jour) vers le 037° les 2 jours suivants.

2^e lâcher d'un flotteur à même profondeur :

déplacement moyen à 0,7 cm/s (0,6 km/jour) vers le 135°,
puis à 2 cm/s (1,7 km/jour) vers le 165°.

Source : GOULD, 1969 et GOULD, 1971.

Certains résultats de ces lâchers de flotteurs ajoutés à d'autres sont repris par SWALLOW (1969) et schématisés par la figure 7 (d'après sa figure 1).

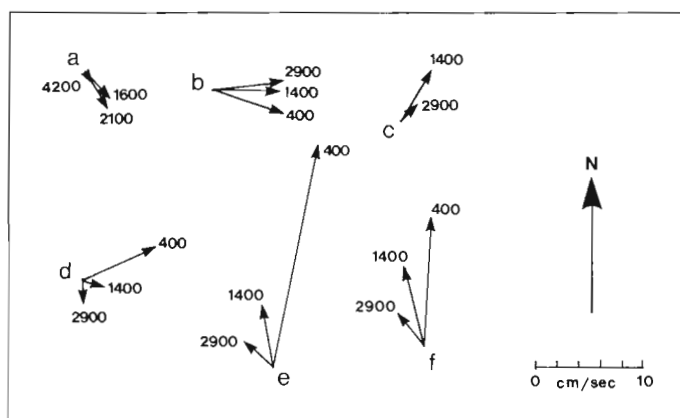


Fig. 7. — Courants moyens déduits de la dérive de flotteurs lâchés à plusieurs niveaux en différents points de l'océan Atlantique N.E. Les chiffres correspondent à la profondeur du flotteur en mètres.

Positions	Dates
a : 41°4'N. - 14°4'W.	23-28.05.58
b : 45°8'N. - 8°3'W.	26-27.10.67
c : 45°9'N. - 8°2'W.	27-30.10.67
d : 45°8'N. - 8°3'W.	8-11.11.67
e : 46°1'N. - 8°1'W.	25-27.11.67
f : 46°0'N. - 8°4'W.	12-16.12.67

(d'après J. C. SWALLOW, 1969, p. 74, fig. 1).

b) *Les données de la campagne ZEPHYR du COB sur le « Jean Charcot » :*

avril-mai 1976.

vers 47°20'N, 11°37'W.

fonds de 4 670 m.

2 mouillages portant chacun un courantomètre Aanderaa à 2 690 m et un autre à 4 660 m (10 m du fond).

cadence d'échantillonnage : 5 minutes.

● Résultats

Mouillage M3 : 47°22'05 N : 11°37'03 W.

4 660 m.

durée : 12 jours,

vitesse maximale atteinte : 8,7 cm/s,

vitesse moyenne : 4,2 cm/s,

déplacement fictif moyen : 2,2 km/jour vers le 335°,

nuage de points et hodographe intégré (fig. 8).

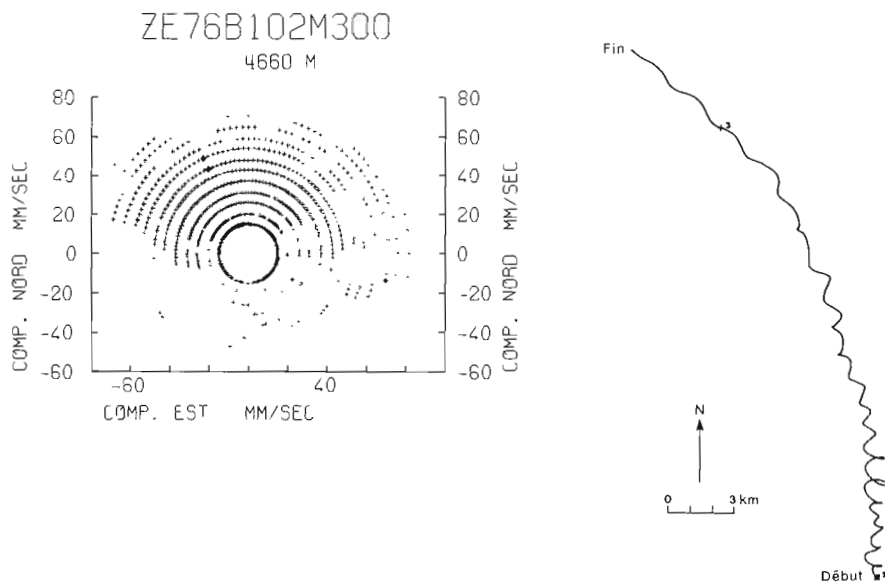


Fig. 8. — Nuage de points (gauche) et hodographe intégré (droite) pour les mesures de courant de la campagne ZEPHYR 76 (mouillage M3).

Mouillage M4 : 47°19'12 N. ; 11°37'12 W.

4 660 m.

durée : 12 jours,

vitesse maximale atteinte : 10,4 cm/s,

vitesse moyenne : 5,6 cm/s,

déplacement fictif moyen : 3,7 km/jour vers le 338°,

déplacement fictif journalier maximum : 5,2 km/jour,

nuage de points et hodographe intégré : (fig. 9).

HYDROLOGIE

Source : F. MADELAIN et E. G. KERUT, 1978 et données extraites du BNDO.

c) Les données de la campagne *TOURBILLON 79-80* du COB :

septembre 79 à avril 80.

zone voisine de 47°W - 15°N .

fonds de 4 785 m.

mouillage 10 comportant 5 courantomètres Aanderaa de 500 m du fond à 20 m du fond par $46^{\circ}58'60\text{N}$ - $14^{\circ}14'90\text{W}$.

cadence d'échantillonnage : 1 heure.

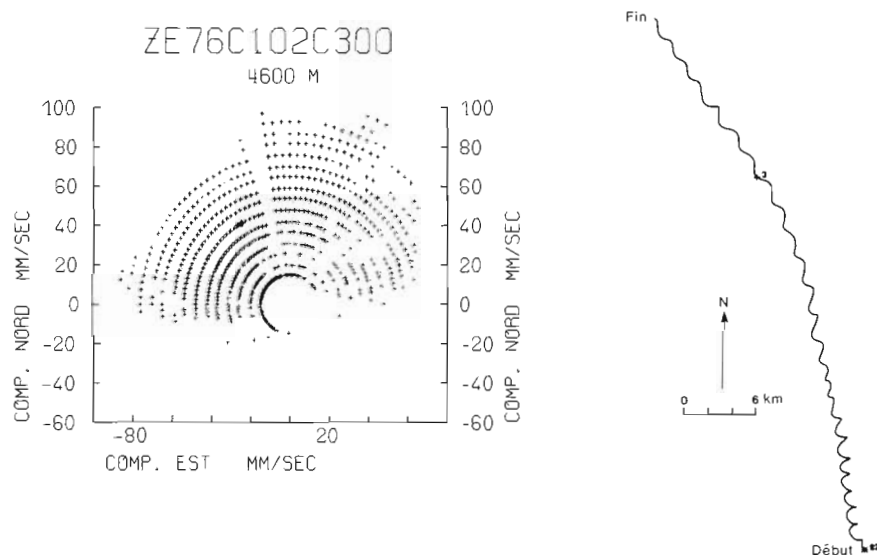


Fig. 9. — Nuage de points (gauche) et hodographe intégré (droite) pour les mesures de courant de la campagne *ZEPHYR 76* (mouillage M4).

● Résultats

à 20 m du fond :

237 jours de mesures,

vitesse maximale atteinte : 17 cm/s,

vitesse moyenne : 5,3 cm/s,

déplacement fictif moyen : 0,62 km/jour au 062° (147 km en 237 jours),

grand axe des ellipses de marée semi-diurne orienté au 095° ,

nuage de points et hodographe (fig. 10).

Source : A. VANGRIESHEIM (données non publiées).

d) Les données de la campagne *EDYLOC 81-82* du COB :

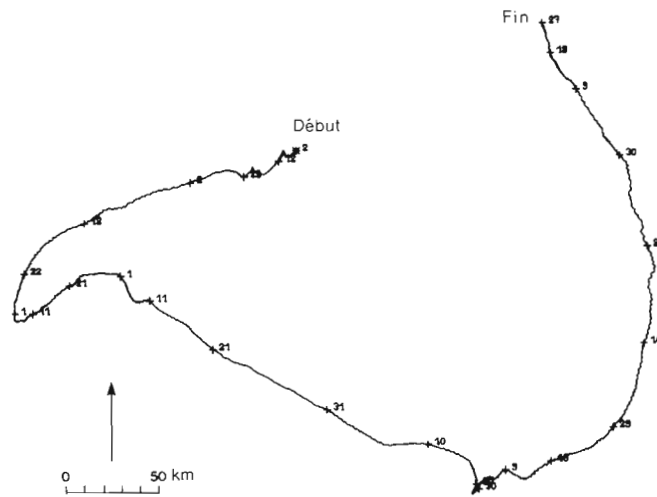
mai 1981-avril 1982.

même zone que *TOURBILLON* : vers 47°N - 15°W .

fonds de 4 785 m.

réseau de 6 mouillages profonds portant chacun 2 courantomètres Aanderaa.

cadence d'échantillonnage : 1 heure.



T079-4261-1C
4765 M

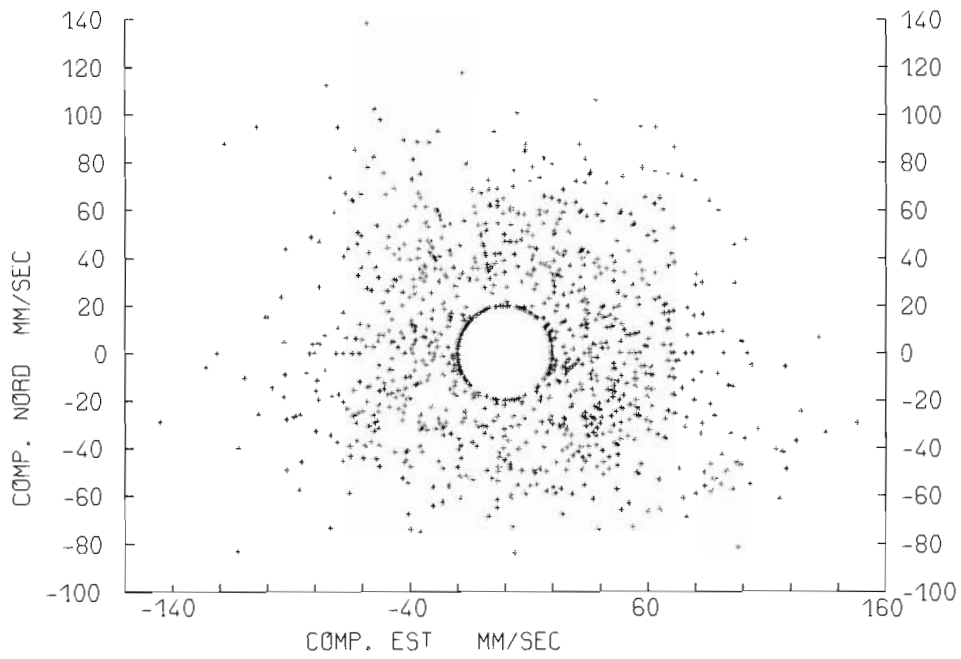


Fig. 10. — *Hodographe intégré (haut) et nuage de points (bas) pour les mesures de courant du mouillage 10 de la campagne TOURBILLON 79.*

HYDROLOGIE

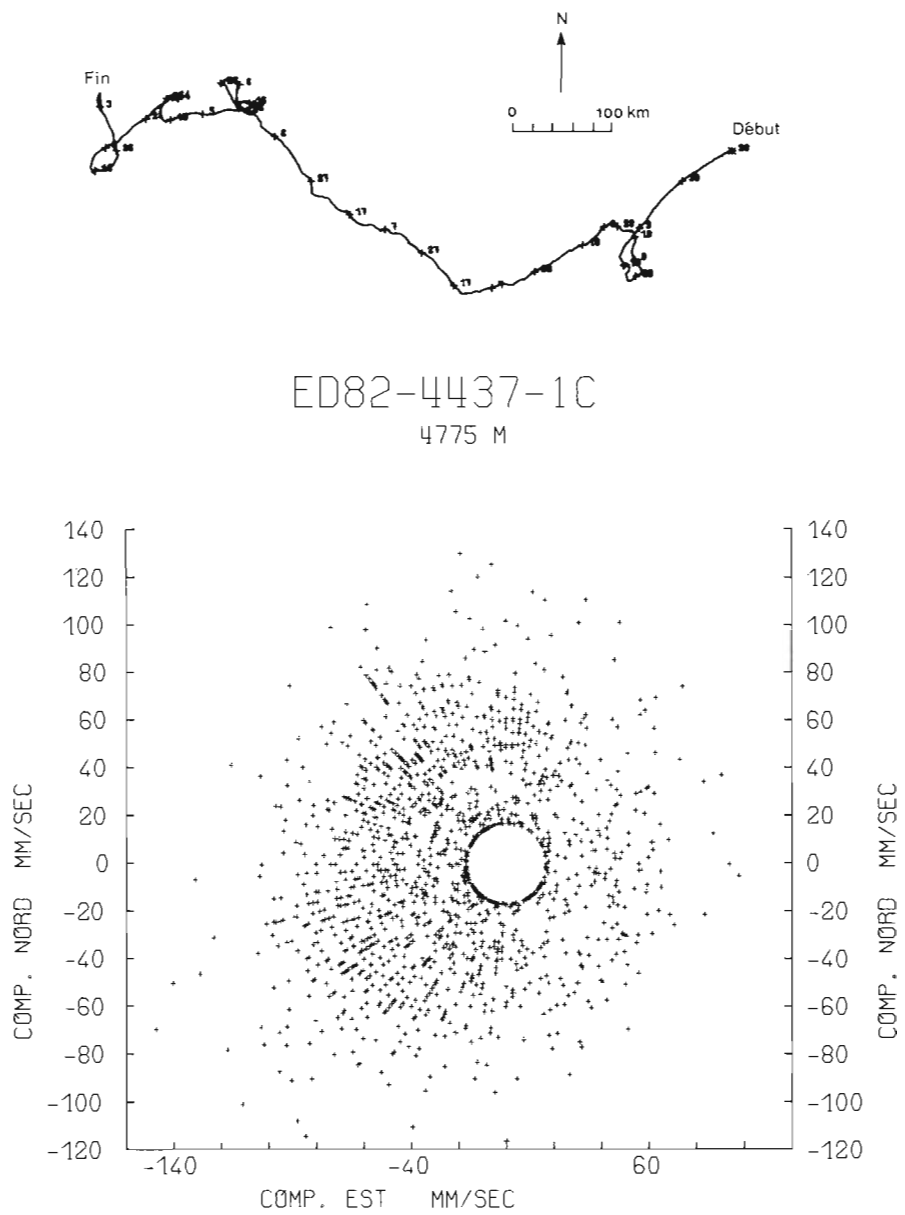
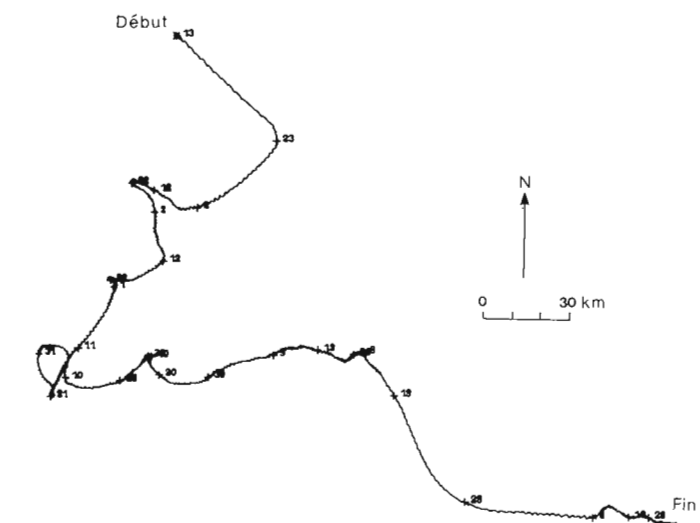


Fig. 11. — Hodographe intégré (haut) et nuage de points (bas) pour les mesures du mouillage 1 de la campagne EDYLOC 81-82.

- Résultats
 - à 10 m du fond, mouillage 1 (47°25'07N.-14°25'00W.):
 - 320 jours de mesures,
 - vitesse maximale atteinte ; 16,3 cm/s,
 - vitesse moyenne : 5,4 cm/s,
 - déplacement fictif moyen : 1,97 km/jour portant au 275° (631 km en 320 jours),
 - grand axe des ellipses de marée semi-diurne orienté au 040°,
 - nuage de points et hodographe intégré (fig. 11).
 - Source : A. VANGRIESHEIM (données non publiées).
 - e) *Les mesures de NEADS 7 :*
 - NEADS 7 est un des points de mouillage du réseau « North East Atlantic Dynamic Studies », situé par 47°N., 10°W.
 - mai 1977 à mai 1979, réparti en 3 périodes.
 - fonds de 4 500 m.
 - courantomètre le plus profond à 4 000 m (Aanderaa).
 - cadence d'échantillonnage : 1 heure.
- Résultats en 1977 :
 - 267 jours de mesures,
 - vitesse maximale atteinte : 15 cm/s,
 - vitesse moyenne : 4,2 cm/s,
 - déplacement fictif moyen : 0,90 km/jour vers le 133° (241 km en 267 jours),
 - nuage de points et hodographe intégré (fig. 12),
 - grand axe des ellipses de marée semi-diurne orienté au 131°.
- Résultats en 1978 :
 - 259 jours de mesures,
 - vitesse maximale atteinte : 14 cm/s,
 - vitesse moyenne : 2,5 cm/s,
 - déplacement fictif moyen : 0,18 km/jour au 194° (47 km en 259 jours),
 - longues périodes de courant nul (réalité ou défaillance technique ?).
- Résultats en 1979 :
 - 203 jours de mesures,
 - vitesse maximale atteinte : 12,2 cm/s,
 - vitesse moyenne : 3,4 cm/s,
 - déplacement fictif moyen : 0,38 km/jour vers le 083° (78 km en 203 jours),
 - grand axe des ellipses de marée semi-diurne orienté au 003°,
 - nuage de points et hodographe intégré (fig. 13.)
 - Source : A. KARTAVTSEFF, A. BILLANT, 1979 et 1980. C MAILLARD, comm. pers. et données extraites du BNDO.
 - f) *Les mesures de l'IOS (*) au point I :*
 - mesures effectuées par 47°47'N., 10°18'W. pour étudier les courants de marée près du talus continental.
 - 2 avril au 17 mai 1978.
 - fonds de 3 920 m.
 - courantomètre le plus profond à 250 m du fond :

(*) Institute of Oceanographic Sciences, Bidston Observatory, Birkenhead, Merseyside L43 7RA, G.B.

HYDROLOGIE



NA77A1C5C60M
3975 M

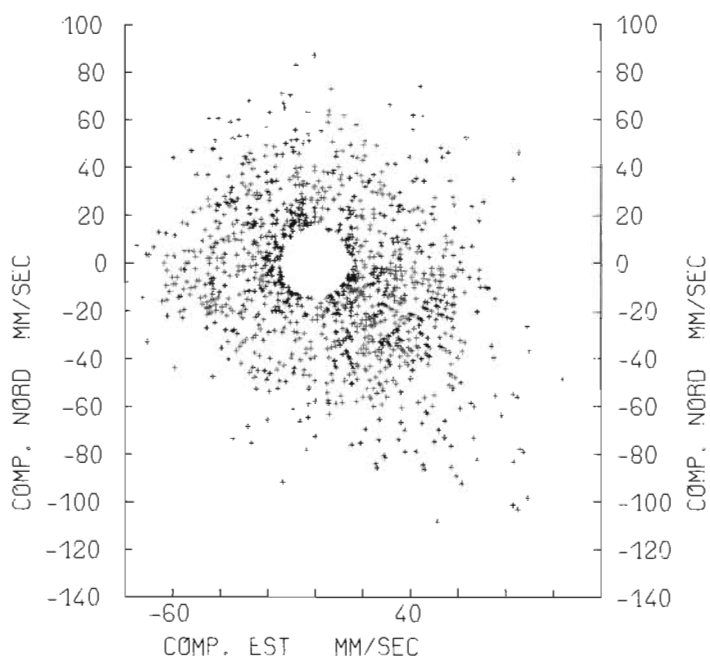
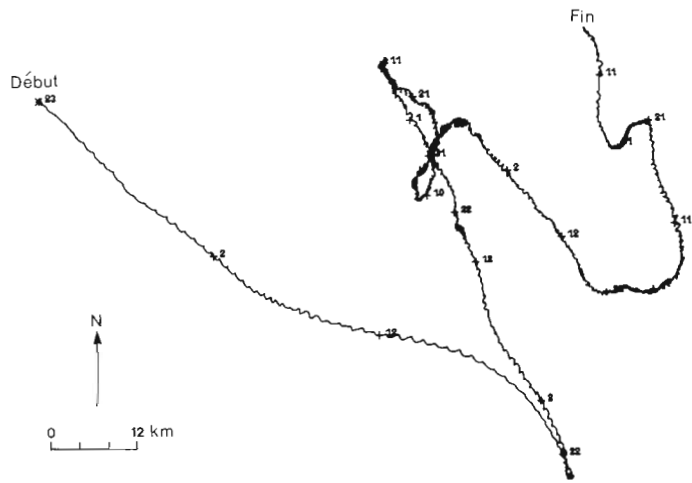


Fig. 12. — Hodographe intégré (haut) et nuage de points (bas) pour les mesures de courant au point NEADS 7 (1^{ère} partie).



NA79A105B1HR
3990 M

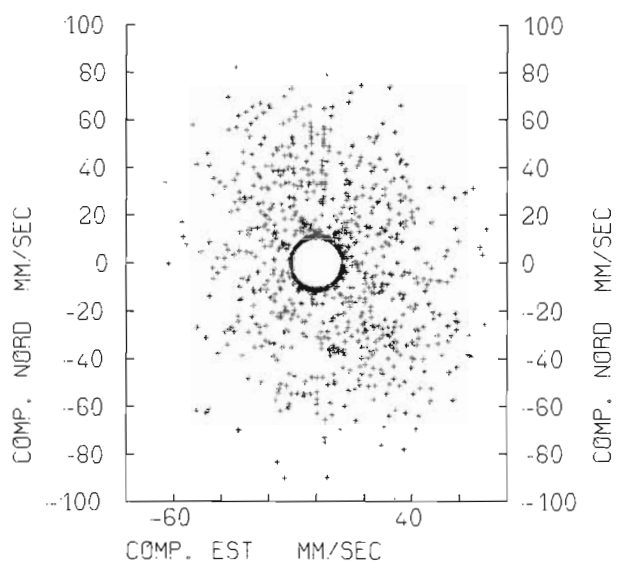


Fig. 13. — Hodographe intégré (haut) et nuage de points (bas) pour les mesures de courant au point NEADS 7 (3^e partie).

HYDROLOGIE

● Résultats

déplacement fictif moyen : 2,9 km/jour vers le 228° ceci est perpendiculaire au talus mais parallèle à la topographie locale, orientation des ellipses de marée semi-diurne (M2) : N.E./S.W. avec une amplitude de l'ordre de 3 cm/s.

Source : I. D. JAMES (1982).

g) Les mesures du MAFF(**) au point R :

sur le talus de la mer Celtique.

par 48°59'0 N.-12°53'0 W.

mesures à 50 m du fond sur fonds de 2 099 m.

du 8 juin 1979 au 30 mai 1980 (356 jours).

cadence de mesure : 1 heure.

● Résultats :

vitesse maximale atteinte : 25,8 cm/s,

vitesse moyenne : 8,2 cm/s,

déplacement fictif moyen : 1,83 km/j vers le 355° (650 km en 356 jours),
nuage de point et hodographe intégré (fig. 14.)

Source : R. R. DICKSON, comm. pers.

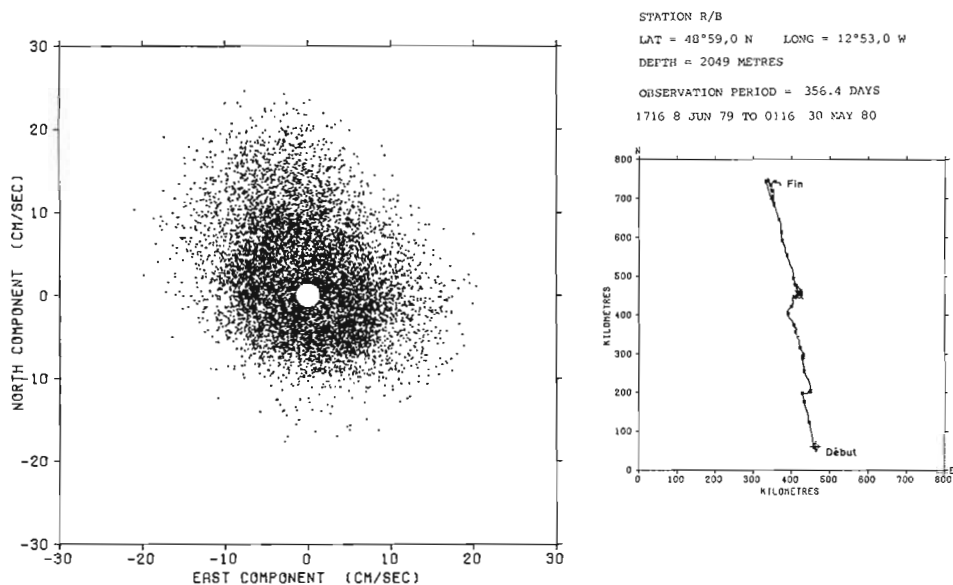


Fig. 14. — Nuage de points (gauche) et hodographe intégré (droite) pour les mesures du MAFF au point R. (R. R. DICKSON, comm. pers.)

(**) Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Fisheries Laboratory, Lowestoft - Suffolk NR33 0HT, G.B.

h) *Les mesures du MAAF au point Q :*
 par 47°14'0 N., 12°13'0 W.
 mesures à 50 m du fond par 4 750 m.
 du 26 juin 1979 au 12 juin 1980 (352 jours).
 cadence de mesure : 1 heure.

- Résultats :
 vitesse maximale : 13,1 cm/s,
 vitesse moyenne : 4,0 cm/s,
 déplacement fictif moyen : 0,44 km/j vers le 320° (155 km en 353 jours),
 nuage de points et hodographe intégré (fig. 15.)
Source : R. R. DICKSON (comm. pers.).

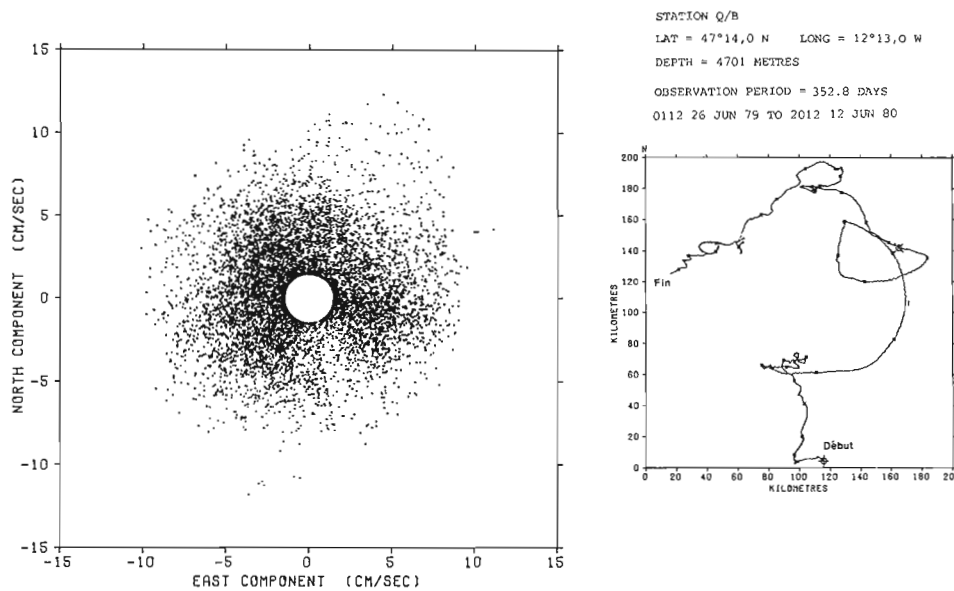


Fig. 15. — Nuage de points (gauche) et hodographe intégré (droite) pour les mesures du MAAF au point Q. (R. R. DICKSON, comm. pers.)

i) *Les mesures du MAAF au point 80-02 :*
 par 47°15'5 N.-9°58'2 W.
 mesures à 400 m du fond par fonds de 4 395 m.
 du 24 juin 1980 au 9 juin 1981 (349 jours).
 cadence de mesure : 1 heure.

- Résultats :
 vitesse maximale : 12,9 cm/s,
 vitesse moyenne : 4,1 cm/s,
 déplacement fictif moyen : 0,46 km/j vers le 321° (160 km en 349 jours),
 nuage de points et hodographe intégré (fig. 16.)
Source : R. R. DICKSON, communication personnelle.

HYDROLOGIE

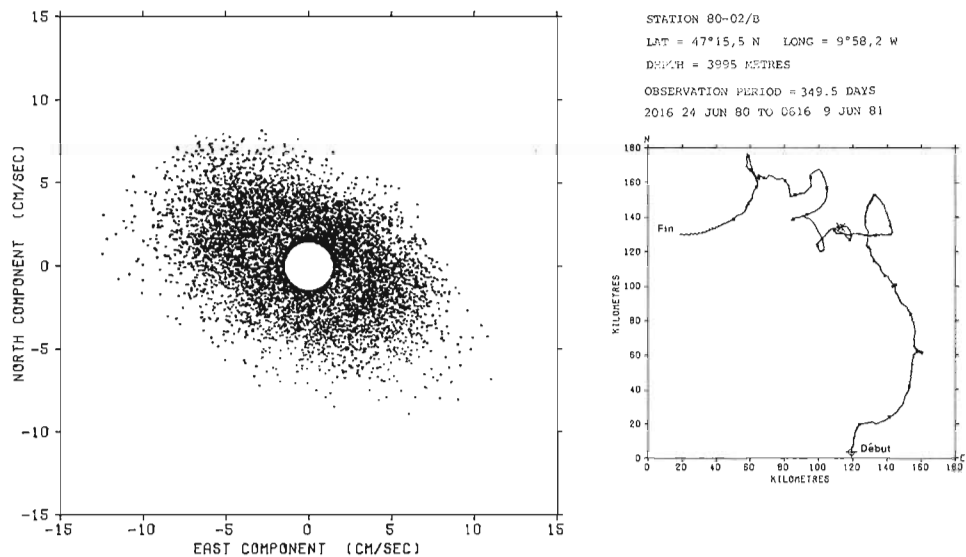


Fig. 16. — Nuage de points (gauche) et hodographe intégré (droite) pour les mesures du MAFF au point 80-02. (R. R. DICKSON, comm. pers.).

— Mesures obtenues sur des sites BIOGAS

a) Les mesures de l'IOS sur le plateau de Mériadzek.

Ces mesures peuvent être représentatives du site BIOGAS 1 obtenues vers 47°32'N., 8°21'W. à 8°28'W.

4 séries successives en 1971.

fonds d'environ 2 000 m.

cadence d'acquisition : 5 minutes.

- Résultats du 5 au 26 février 1971 :
21 jours de mesures,
22 m du fond,
déplacement fictif moyen : 3,38 km/jour vers le 277° (71 km en 21 jours),
hodographe intégré (fig. 17a),
ellipses de marée orientées S.W.-N.E. puis S. S.W.-N.N.E.
- Résultats du 4 au 28 avril 1971 :
24 jours de mesures,
16 m du fond,
déplacement fictif moyen : 1,75 km/jour vers le 265° (42 km en 24 jours),
hodographe intégré : (fig. 17b).
- Résultats du 18 juin au 7 août 1971 :
51 jours de mesures,
21 m du fond,
déplacement fictif moyen : 0,92 km/jour vers le 285° (47 km en 51 jours),
hodographe intégré : (fig. 17c).

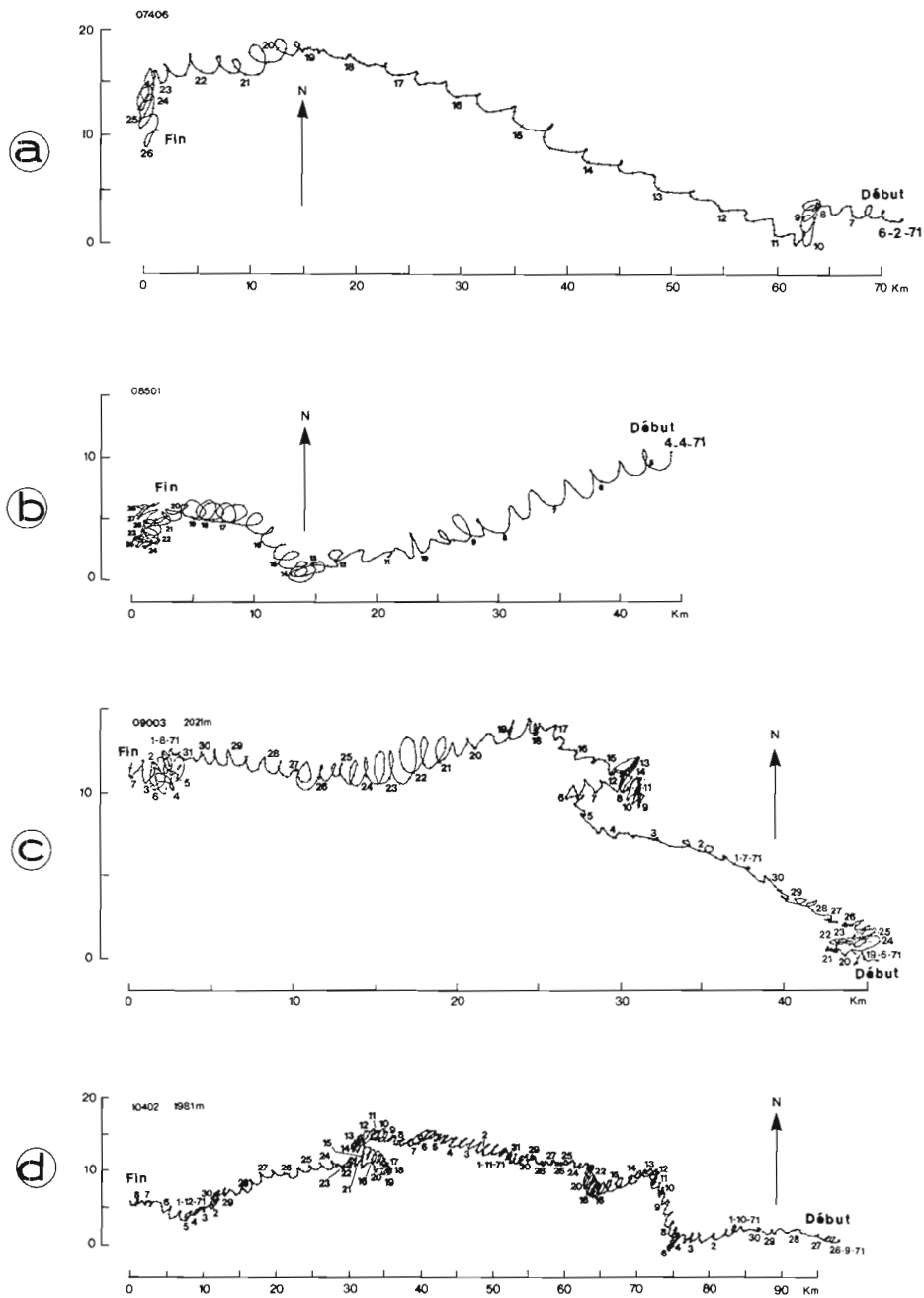


Fig. 17 a) b) c) d). — Hodographes intégrés de quatre séries de mesures effectuées sur le plateau de Mériadzek par l'Institut for Oceanographic Sciences (Grande-Bretagne). (J. GOULD, comm. pers.).

HYDROLOGIE

- Résultats du 25 septembre au 8 décembre 1971 :
 - 74 jours de mesures,
 - 22 m du fond,
 - déplacement fictif moyen : 1,32 km/jour vers le 273° (98 km en 74 jours),
 - hodographe intégré : (fig. 17d),
 - nuage de point tracé à partir des courants moyennés sur trois jours pour les quatre séries (fig. 18).
- Source : W. J. GOULD, W. D. Mc KEE, 1973 et W. J. GOULD, (comm. pers.).

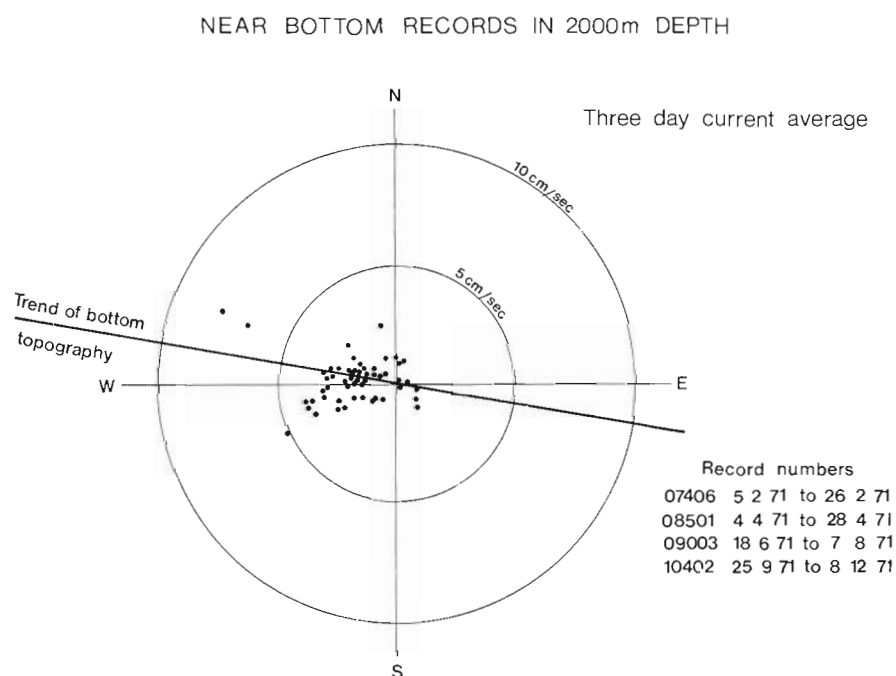


Fig. 18. — Nuage de points tracé à partir de mesures de courant obtenues sur le plateau de Mériadzek par l'I.O.S. (J. GOULD, comm. pers.).

- b) Les mesures de la campagne GEOGAS sur le plateau de Mériadzek :
 vers 47°40'N., 8°30'W.
 en 1972.
 fonds de 2 000 m.
 mesures de quelques heures.
 1 m du fond.
 vitesse maximale atteinte : 20 cm/s portant en moyenne vers le N.
 Source : G. A. AUFFRET, L. PASTOURET, R. KERBRAT (1975).

c) *Les mesures du COB sur le site BIOGAS 3 :*

du 8 octobre 81 au 4 septembre 82 : 330 jours 1/2.

Courantomètre Aanderaa installé lors de BIOGAS XI sur un mouillage de module autonome de colonisation.

à 10 m du fond.

par 47°35'17 N. ; 09°39'34 W.

cadence d'échantillonnage : 1 heure.

● Résultats :

vitesse maximale atteinte : 15,2 cm/s,

vitesse moyenne : 5,5 cm/s,

déplacement fictif moyen : 1,2 km/jour vers le 341° (402 km en 330 jours 1/2),

nuage de points de hodographe (fig. 19),

orientation des ellipses de marée semi-diurne : 102°.

Source : D. DESBRUYÈRES, A. VANGRIESHEIM (données non publiées.)

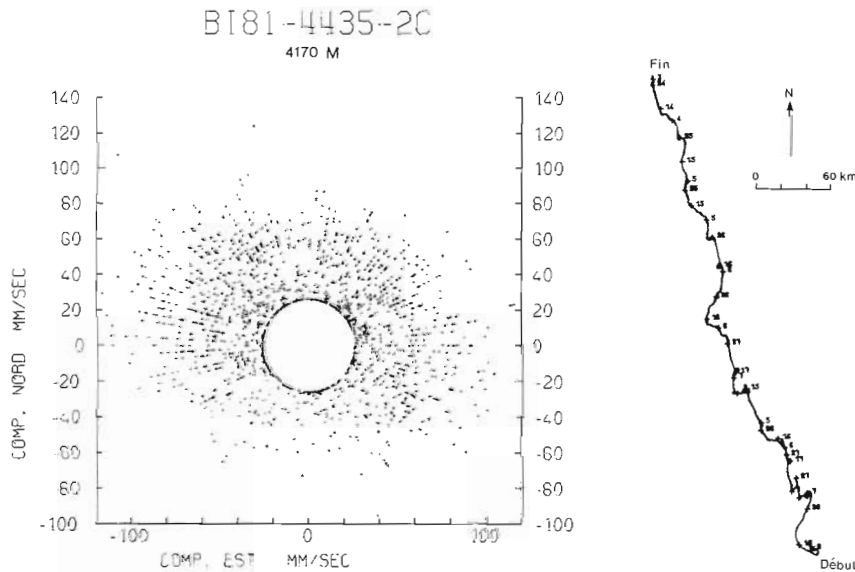


Fig. 19. — Hodographe intégré (droite) et nuage de points (gauche) pour les mesures de courant de la campagne BIOGAS XI (série au site BIOGAS 3).

d) *Les mesures du COB sur le site BIOGAS 4 :*

du 28 septembre 81 au 5 octobre 81 : 6 jours 1/2.

au cours de la campagne BIOGAS XI.

courantomètre Aanderaa installé sur un mouillage caméra.

20 m du fond par 46°32'75 N. ; 10°21'80 W.

cadence d'échantillonnage : 5 minutes.

HYDROLOGIE

- Résultats :
 - vitesse maximale atteinte : 15,6 cm/s,
 - vitesse moyenne : 4,6 cm/s,
 - déplacement fictif moyen : 0,8 km/jour vers le 052° (5 km en 6 jours 1/2),
 - nuage de points et hodographe (fig. 20).
- Source : D. DESBRUYÈRES, A. VANGRIESHEIM (données non publiées).

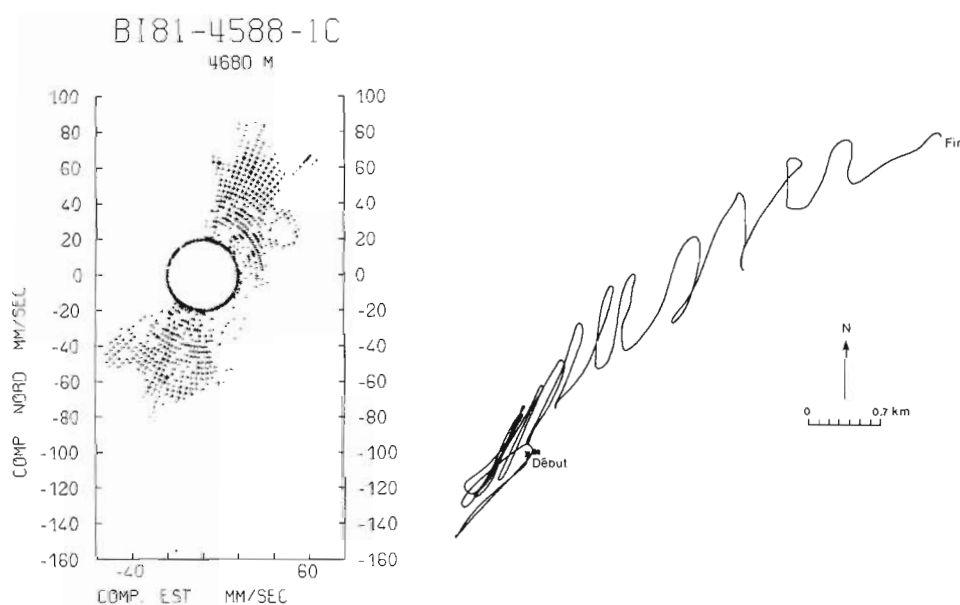


Fig. 20. — Hodographe intégré (droite) et nuage de points (gauche) pour les mesures de courant de la campagne BIOGAS XI (série du site BIOGAS 4).

De l'énumération de ces résultats, il ressort que la diversité est grande, tant dans les vitesses que dans les directions. On constate que les vitesses maximales mesurées s'échelonnent entre 8,7 cm/s et 17 cm/s, tandis que les vitesses moyennes varient de 3,4 cm/s à 5,6 cm/s (les mesures de NEADS 78 où des vitesses anormalement basses ont été rencontrées et celles du mouillage R du MAFF où elles sont exceptionnellement élevées, sont exclues). Le tableau ci-dessous rassemble ces valeurs ainsi que les valeurs moyennes de la composante N. et de la composante E. (c'est-à-dire le déplacement fictif moyen projeté sur ces deux directions).

Si l'on considère, sur ce tableau, les mesures effectuées sur la plaine abyssale, on constate l'existence d'une composante vers le N. dans tous les cas, sauf pendant les deux premières parties des mesures de NEADS 7. Les mesures effectuées sur la terrasse Mériadzek ne contredisent pas non plus cette constatation puisque la composante méridionale y est très faible et porte

HYDROLOGIE

	NEADS 7 77	NEADS 7 78	NEADS 7 79	TOURBILLON Mouill. 10	EDYLOC Mouill. 1	ZEPHYR M3	ZEPHYR M4	BIOGAS 4	BIOGAS 3
Vitesse maximum cm/s	15	14	12,2	17	16,3	8,7	10,4	15,6	15,2
Vitesse moyenne cm/s	4,2	2,5	3,4	5,3	5,4	4,2	5,6	4,6	5,5
Composante Est moyenne cm/s	0,76	- 0,05	0,44	0,63	- 2,26	- 1,21	- 1,58	0,68	- 0,46
Composante Nord moyenne cm/s	- 0,72	- 0,21	0,06	0,34	0,21	2,65	4,01	0,54	1,33

	IOS 1 ^{re} série	IOS 2 ^e série	IOS 3 ^e série	IOS 4 ^e série	MAFF Mouill. R.	MAFF Mouill. Q	MAFF Mouill. 80-02
Vitesse maximum cm/s					25,8	13,1	12,9
Vitesse moyenne cm/s					8,2	4,0	4,1
Composante Est moyenne cm/s	- 3,86	- 1,98	- 1,02	- 1,51	- 0,29	- 0,33	- 0,33
Composante Nord moyenne cm/s	0,4	- 0,36	0,27	0,7	2,18	0,40	0,42

vers le N. pendant trois des quatre séries de mesures. On est tenté d'en conclure que cette composante vers le N. traduit la progression vers le N. de l'eau de fond d'origine antarctique. Des résultats plus nombreux portant sur de longues observations seraient nécessaires pour l'affirmer à coup sûr. Dans l'immédiat, on peut quand même retenir cette tendance vers le N. comme un fait certain qui demande à être confirmé. Par ailleurs, la composante E.W. semble montrer une prédominance à porter vers l'W. avec parfois des valeurs assez élevées comme à EDYLOC, à ZEPHYR, et sur le plateau de Mériadzek. Ceci suggère alors une circulation dans le golfe de Gascogne qui viendrait du S. en longeant le talus continental ce qui expliquerait la composante W. observée ici puisque le talus est, dans cette région, orienté S.E.-N.W. Cette polarisation de la direction par la présence du talus est confirmée par certains hodographes intégrés tels que ceux de BIOGAS 3, (fig. 19) et ceux du plateau de Mériadzek (fig. 17 et fig. 18) mais aussi ceux de NEADS 7 où l'on observe en 1979 (fig. 13) des renverses successives de directions parallèles au talus.

Ces dernières considérations sont toutes basées sur des valeurs moyennes et des tendances générales à long terme. Il est clair qu'elles peuvent renseigner sur des phénomènes d'échelle de temps comparable. Pour ce qui est de phénomènes intervenant à l'échelle de l'heure ou de la journée (remise en suspension, capture de carnivores à partir d'appât...), il convient de s'intéresser plutôt aux mesures instantanées qui n'ont pu être présentées ici, ce qui serait trop fastidieux, elles restent cependant disponibles si besoin est. Dans ce cas, il est nécessaire de confronter les événements en questions avec des mesures de courant simultanées ; la variabilité est, en effet, trop importante pour se contenter de mesures antérieures.

HYDROLOGIE

- AUFFRET, G. A., PASTOURET, L., KERBRAT, R. - 1975 - Dynamique sédimentaire au bas de la marge continentale armoricaine : exemple de la ride Aegis. *IX^e congrès de sédimentologie*, Nice.
- GOULD, W. J. - 1969 - Moored current meter records. Discovery cruise, 20 oct. - Dec. 1967. *N.I.O. Internal Report*, n° A42, november 1969.
- GOULD, W. J. - 1971 - Observations of an event in some measurements in the Bay of Biscay. *Deep-Sea Res.*, Vol. 18, pp. 35-49.
- GOULD, W. J., Mc KEE, W. D. - 1973 - Vertical structure of semi-diurnal currents in the Bay of Biscay. *Nature*, vol. 244, n° 5411, pp. 88-91, July 1973.
- JAMES, I. D. - 1982 - Tidal currents at two deep-sea moorings near the shelf edge. *Deep-Sea Res.*, vol. 29, n° 9A, pp. 1099-1111.
- KARTAVTSEFF, A., BILLANT, A. - 1979-1980 - Expérience « N.E.A.D.S. » North East Atlantic Dynamic Studies. *Publ. CNEXO, Résult. Camp. Mer*, n° 18, 1979, 1980, vol. 1 et vol. 2.
- MADLAIN, F., KERUT, E. G. - 1978 - Evidence of mesoscale eddies in the Northeast Atlantic from a drifting buoy experiment. *Oceanol. Acta*, vol. 1, n° 2, pp. 159-168.
- MAILLARD, C. Atlas de l'Atlantique Nord-Est : hydrologie sous presse.
- SAUNDERS, P. M. - 1982 - Circulation in the Eastern North Atlantic. *J. mar. Res.*, vol. 40, supplement, pp. 641-657.
- SWALLOW, J. C. - 1969 - Some features of deep currents observed by neutrally buoyant floats. *Oceanology*, vol. 9, n° 1, pp. 72-76.

4.

ENVIRONNEMENT MORPHOLOGIQUE ET SÉDIMENTOLOGIQUE

G. A. AUFFRET (*)

RÉSUMÉ. — Les études sédimentologiques réalisées dans les zones profondes du golfe de Gascogne concernant les sédiments superficiels demeurent relativement rares. La morphologie générale de la marge continentale du Golfe est aujourd'hui bien connue. Les caractéristiques granulométriques et minéralogiques, les teneurs en C et N organiques, le taux de sédimentation déduit des assemblages de foraminifères, sont présentés pour les quatre stations BIOGAS situées sur la marge nord du Golfe, entre 2 000 et 4 700 mètres de profondeur. Les stations 1 et 2 ont une teneur en carbonates élevée (45 à 60 %). A la station 2 où la fraction grossière peut être importante, des ripple-marks ont été observés. La station 3 est située dans une région à la topographie plus complexe, au débouché du canyon de Shamrock. La station 4, à 4 700 mètres, est caractérisée par une grande variabilité des caractères minéralogiques, et la présence de foraminifères benthiques déplacés depuis des zones de faible profondeur. Cette zone est certainement alimentée latéralement par du matériel sédimentaire provenant des fonds bathyaux et néritiques. Un bilan des apports sédimentaires d'origine terrigène durant l'holocène supérieur fournit des valeurs en accord avec l'estimation des apports fluviaux (10^7 tonnes de sédiments terrigènes par an).

ABSTRACT. — *Sedimentological studies performed in the deep areas of the Bay of Biscay and concerning the surficial of sediment are still relatively scarce. The general morphology of the continental margin of the bay is presently well known. The mineralogic and granulometric characteristics, the organic C and N contents, the sedimentation rate deduced from Foraminifera assemblages are given for the four BIOGAS stations between 2 000 and 4 700 meters depth. Stations 1 and 2 show a high content of carbonates (45 to 60 %) with an important coarse fraction as well as : ripple marks occurring at station 2. Station 3 is located in a more complex region, at the mouth of Shamrock canyon. Station 4, at 4 700 meters, is characterized by a strong variability of lithologic parameters, and the occurrence of benthic Foraminifera from bathyal and neritic zone. A balance of the sediment input of terrigenous origin during the upper holocene shows values in agreement with the estimation of rivers input (10^7 tons of terrigenous sediments per year).*

golfe de Gascogne, sédiments, foraminifères, bathymétrie, processus sédimentaire, holocène supérieur.

Biscay bay, sediments, foraminifera, bathymetry, sedimentary process, Holocene.

(*) IFREMER, Centre de Brest, BP 337 - 29273 Brest Cedex, Contribution IFREMER, 12.

MORPHOLOGIE-SÉDIMENTOLOGIE

I. INTRODUCTION

Les études sédimentologiques consacrées aux zones bathyales (200 à 2 000 m) et abyssales du golfe de Gascogne sont relativement peu nombreuses, elles concernent essentiellement les dix premiers mètres de la colonne sédimentaire, dont les variations lithologiques reflètent les fluctuations climatiques glaciaires-interglaciaires du Quaternaire (CARALP *et al.*, 1968 ; CARALP, 1970-1971 ; CARALP et PUJOS, 1970 ; VIGNEAUX *et al.*, 1970 ; PUJOL *et al.*, 1973 ; PUJOL et TURON, 1974). Les études régionales, concernant le canyon Gascogne I (GONTHIER, 1972 ; GONTHIER et KLINGEBIEL, 1973) et la région de Mériadzek-Trevelyan (GROUSSET, 1977), ont souligné la complexité de la distribution des faciès sédimentaires dans l'espace et dans le temps. Enfin, des synthèses sédimentologiques (VIGNEAUX, 1974 ; CARALP et VIGNEAUX, 1976) et géomorphologiques (VANNEY, 1977) ont également résumé les connaissances acquises sur les marges du golfe de Gascogne.

Malgré l'importance de ces travaux, les observations concernant la nature et la distribution des sédiments superficiels restent donc encore très fragmentaires. Dans ce contexte, les échantillons de l'interface, prélevés au carottier USNEL lors des campagnes BIOGAS, présentaient un intérêt considérable pour l'étude des gradients entre la pente (station 1 et 2) et le glaciais (station 3 et 4), et de la variabilité locale. Les travaux réalisés sur ce matériel ont fait l'objet de plusieurs publications (AUFFRET *et al.*, 1975, 1976 ; AUFFRET et PASTOURET, 1977 ; AUFFRET, 1979 ; AUFFRET *et al.*, 1981 ; AUFFRET et SICHLER, 1982 ; MAUVIEL, 1982 ; MAUVIEL *et al.*, 1982 ; AUFFRET, 1983).

Dans ce chapitre, nous situons les zones BIOGAS dans le contexte morphologique et sédimentaire de la marge nord du golfe de Gascogne, puis nous exposons les résultats portant sur le cadre morphologique et la lithologie des sédiments superficiels (minéralogie et granulométrie) de chacune des zones.

Nous avons représenté sur la figure 1, sous forme d'un diagramme triangulaire, la nomenclature adoptée, celle-ci fait intervenir le pourcentage des organismes calcaires et leur nature (foraminifères, nanfossiles...).

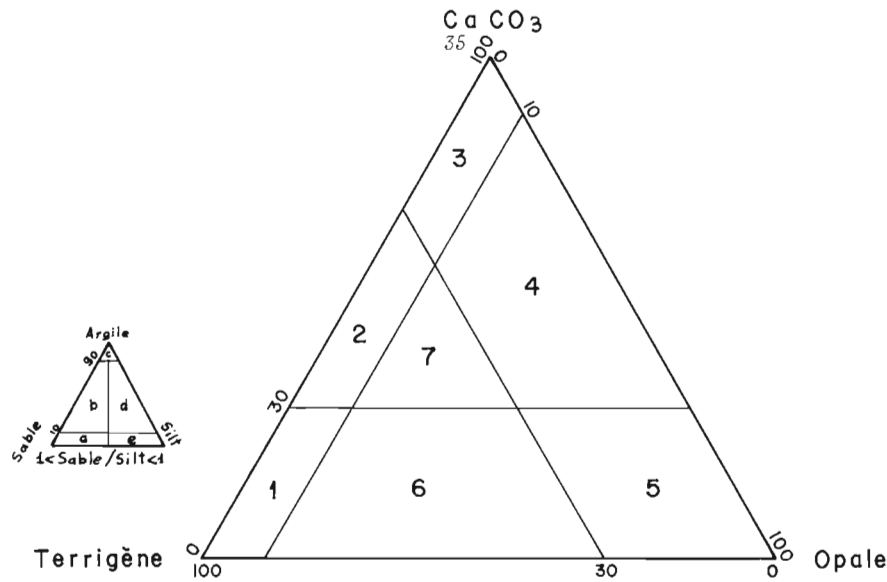
Elle est établie à partir d'une méthode résumée dans le tableau 1. La distribution des fréquences massiques des différentes classes granulométriques d'un sédiment est une fonction de nombreux facteurs, parmi lesquels on peut citer : la nature des matériaux constitutifs, leur état de fragmentation ou d'usure, et le triage hydrodynamique au cours du transport (SWIFT et LUDWIG, 1976).

Les caractéristiques des distributions granulométriques sont exprimées à partir de divers paramètres, médiane (Md), premier (Q_1) et troisième quartiles (Q_3). Ces paramètres dérivés graphiquement sont les dimensions telles qu'une fraction égale respectivement à 50 %, 25 %, 75 % du poids du sédiment, soit plus grossière.

Déterminées graphiquement, ces valeurs permettent le calcul des indices de classement (So) et d'asymétrie ($as\tau$). Nous avons choisi les indices de TRASK pour leur simplicité :

$$So = \frac{Q_1}{Q_3} \quad \text{et} \quad as\tau = \frac{Q_1 - Q_3}{Md^2}$$

MORPHOLOGIE-SÉDIMENTOLOGIE



1. Vase (mud). 1a. Vase sableuse (*sandy mud*). 1b. Vase argilo-sableuse.
1c. Vase argileuse (*clayey mud*). 1d. Vase argilo-silteuse.
1e. Vase silteuse (*silty mud*).
2. Boue marneuse (*marly ooze*). 10 à 25 % de foraminifères : boue marneuse à nannofossiles et foraminifères,
25 à 50 % de foraminifères : boue marneuse à foraminifères et nannofossiles,
> 50 % de foraminifères : boue marneuse à foraminifères.
3. Boue (ooze).
4. Boue silico-calcaire (*siliceous calcareous ooze*).
5. Boue siliceuse (*siliceous ooze*). Boue à diatomées, boue à radiolaires.
6. Vase siliceuse (*siliceous mud*). Vase à diatomées, vase à radiolaires.
7. Boue marno-siliceuse (*siliceous marly ooze*).

Fig. 1. — Classification des types sédimentaires.

Plus la valeur de S_o est faible, meilleur est le classement du sédiment ; pour une valeur de l'asymétrie égale à 1, la fraction grossière et la fraction fine du sédiment sont triées de façon équivalente (la courbe de distribution est symétrique). Les valeurs de l'indice d'asymétrie supérieures à 1 indiquent un meilleur classement de la fraction fine et sont interprétées comme la conséquence de processus de décantation ; tandis que les valeurs de l'indice inférieures à 1 indiquent un meilleur classement de la fraction grossière et sont interprétées comme la conséquence de processus de « vannage ». En fait, l'absence de matériel dans les plus petites dimensions, peut correspondre, soit à l'absence de dépôt ou à une érosion ultérieure de la fraction la plus fine (concevable uniquement dans des sédiments non cohésifs), soit à l'absence de particules de petites tailles dans le stock sédimentaire concerné. Les taux de sédimentation exprimés en millimètres

MORPHOLOGIE-SÉDIMENTOLOGIE

Tableau 1
Méthode d'étude des sédiments.

Composants	Méthode d'évaluation	
Foraminifères	Evaluation sur frottis	
Nannofossiles	Teneur en CaCO ₃ mesurée au calcimètre Bernard	Evaluation sur frottis contrôlée par le pourcentage des particules inférieures à 10 µm de la fraction calcaire
Carbonates indéterminés		Evaluation sur frottis contrôlés par la différence entre la teneur totale en CaCO ₃ et la somme des teneurs en nannofossiles et foraminifères
Quartz	Dosage semi-quantitatif par diffraction X (méthode de l'étalon interne de F Na)	
Matériel < 10 µm de nature non calcaire (argile + divers)	Analyse texturale (compteur Coulter) sur l'échantillon décalcifié	
Organisme siliceux	Evaluation sur frottis contrôlée par la différence entre 100 % et la somme des constituants ci-dessus + dosage par diffraction X après transformation en cristoballite	

de sédiment déposé par milliers d'années ont été estimés à partir de l'examen des microfaunes de foraminifères planctoniques réalisé sur une carotte par zone (C. PUJOL, comm. pers.).

L'ensemble des résultats analytiques est présenté sous forme de tableaux et discuté dans le but d'évaluer la variabilité intra et interzones.

II. LA MARGE NORD DU GOLFE DE GASCOGNE

A. CADRE MORPHOLOGIQUE

Les grands traits de la morphologie de la marge continentale du golfe de Gascogne sont désormais bien connus. Les sondages effectués au cours de nombreuses missions du « THÉODORE-TISSIER », de la « THALASSA », du « JEAN-CHARCOT », du « NOROIT » et du « SUROIT », ont donné lieu à la publication de séries de cartes (BERTHOIS et BRENOT, 1957, 1958, 1960, 1961, 1962, 1964 ; BERTHOIS, 1974, 1976). Des levés au « sea-beam » récents (PASTOURET *et al.*, 1982), préliminaires aux campagnes de plongées CYMOR, ont montré la complexité de la morphologie des canyons.

Nous avons établi la carte générale du Golfe et des approches de la Manche au 1/1 000 000^e, à partir des données les plus récentes obtenues sur

la marge N., lors de la phase préparatoire des forages IPODET des campagnes de dragages du Centre océanologique de Bretagne (fig. 2). Cette carte met en évidence un certain nombre de secteurs bien individualisés.

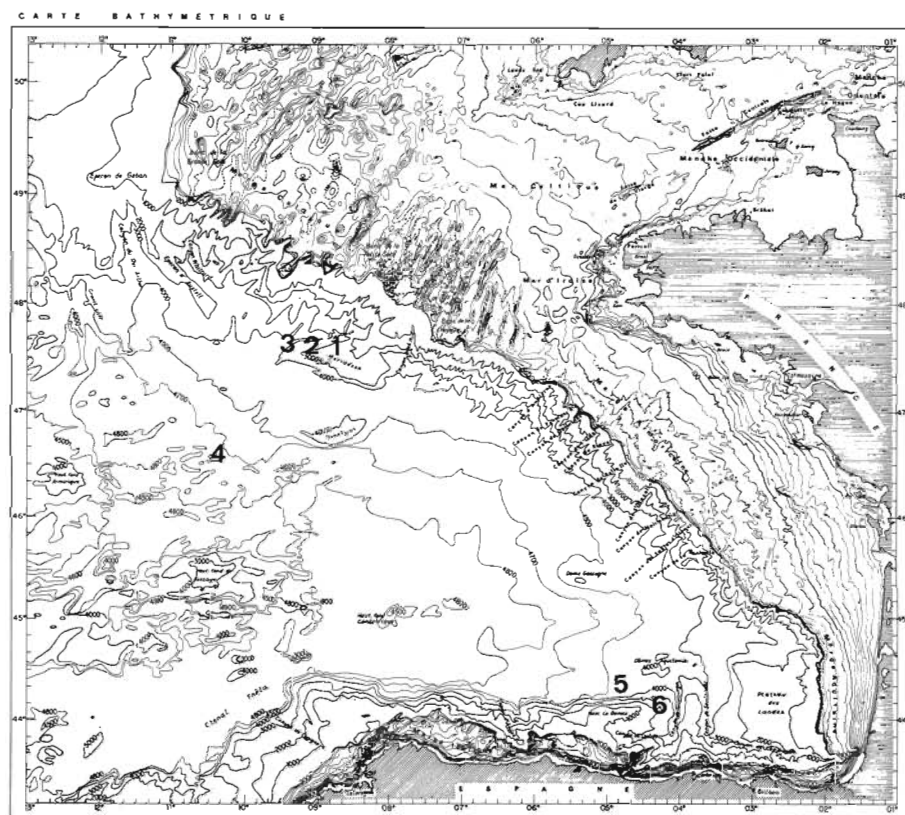


Fig. 2. — Bathymétrie du golfe de Gascogne, situation des zones BIOGAS 1 à 6.

De l'escarpement de Pendragon au canyon d'Audierne, il s'agit de la marge Celtique, caractérisée par une pente continentale large où s'individualisent des éperons et des hauts fonds, tels les éperons de Goban et d'Austell, le glacis de Mériadzek et le haut-fond Trevelyan. Les canyons sous-marins sont relativement rares mais importants. La marge Armoricaïne est située entre le canyon d'Audierne et le canyon de Cap-Ferret ; elle est caractérisée par une pente continentale étroite, ravinée par de nombreux canyons de moyenne importance. Le bassin profond est limité à l'W. par une zone de hauts-fonds orientée N.W./S.E. : haut-fond d'Armorique au N., haut-fond de Gascogne au S.

Le profil bathymétrique de la figure 3 illustre le cadre morphologique des environnements sédimentaires étudiés dans la partie N. du Golfe. La marge continentale dans cette région est très différente du modèle

MORPHOLOGIE-SÉDIMENTOLOGIE

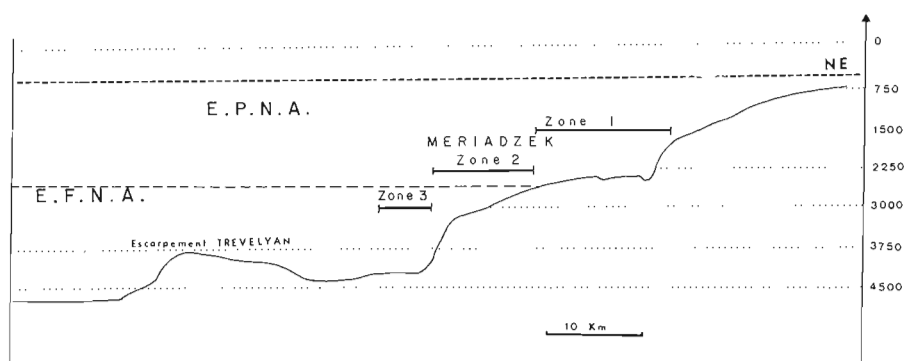


Fig. 3. — Profil bathymétrique dans le secteur du glaciaire de Mériadzek.

Atlantique décrit par HEEZEN *et al.*, (1959) pour l'W. de l'océan Atlantique. Au lieu d'une pente continentale caractérisée par un gradient moyen de 250 m/km, auquel succède un glaciaire continental en pente douce, nous observons une succession de paliers caractérisés par des pentes de 30 à 80 m/km, interrompues par trois abrupts (à 1 500 m, 3 000 m, et 3 750 m respectivement), dont les gradients moyens sont compris entre 200 et 500 m/km. Le bas de la pente continentale, au débouché des canyons, est caractérisé par la présence de rides sédimentaires dont les fonds présentent des pentes de 150 m/km, supérieures aux valeurs observées sur les glaciaires continentaux et inférieures aux valeurs « normales » de la pente continentale. La situation des stations 1, 2 et 3 est représentée sur cette figure. Nous avons, par ailleurs, dressé une carte du glaciaire de Mériadzek, incluant les levés bathymétriques multifaisceaux, réalisés lors de la campagne BIOGAS-XI (fig. 4), et le levé bathymétrique du canyon Shamrock (PASTOURET *et al.*, 1982).

B. CADRE SÉDIMENTOLOGIQUE

Les conditions océaniques actuelles ont été instaurées il y a environ 7 500 ans, au début de l'Holocène supérieur, époque à laquelle, après une remontée rapide de l'ordre de 100 m commencée vers 17 000 BP, le niveau de la mer atteint une cote inférieure de quelques mètres seulement, au niveau actuel. Dans les dépôts abyssaux de la marge continentale, l'Holocène supérieur est représenté par une épaisseur de sédiment de l'ordre de 30 cm. Cette tranche de sédiment représente donc un enregistrement du régime sédimentaire du golfe de Gascogne sous des conditions sensiblement identiques aux conditions actuelles.

Nous avons dressé une carte des sédiments superficiels de la marge nord du golfe de Gascogne (fig. 5) à partir des données de surface provenant de carottages Kullenberg effectués au cours des campagnes GESTLANTE I (1966), GESTLANTE II (1967), INATLANTE II (1968), GESTLANTE III (1969); GESTLANTE IV (1972), GEOGAS (1972), MARGAS I (1975), GÉOMANCHE I (1975), GÉOMANCHE II (1976) et des campagnes

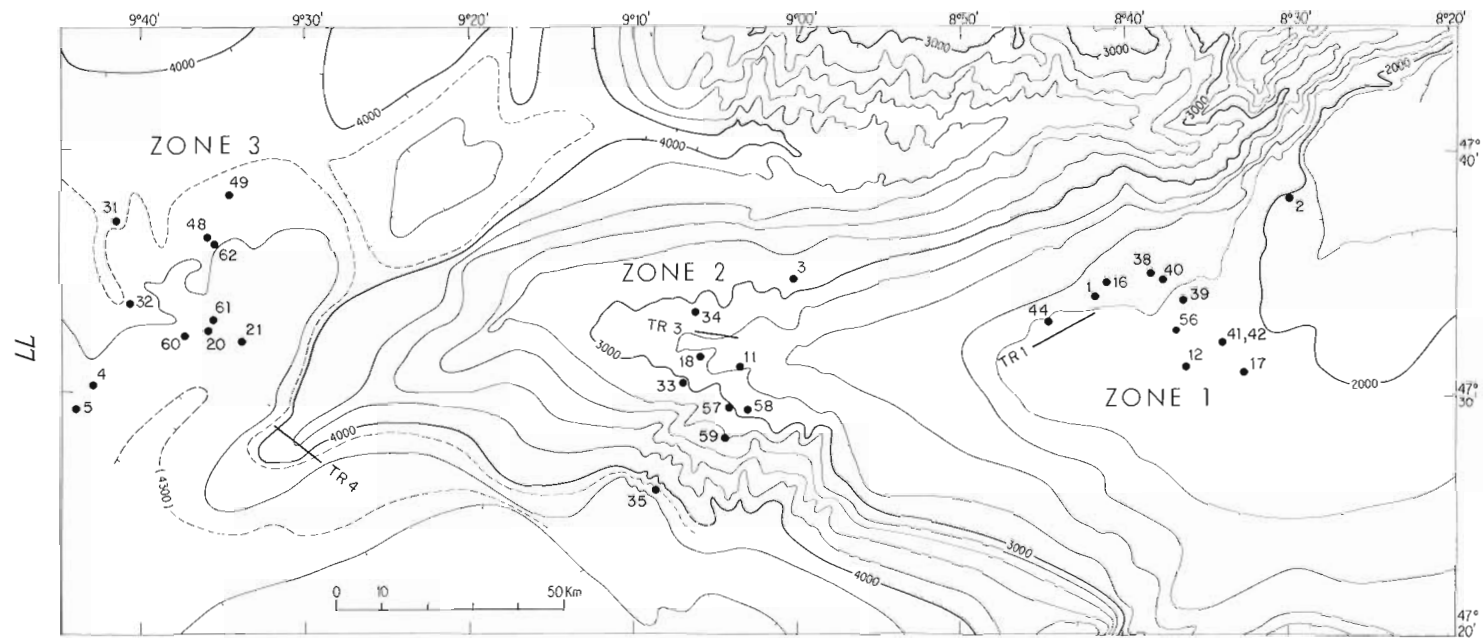


Fig. 4. — Bathymétrie du glacier de Mériadzek.














MORPHOLOGIE-SÉDIMENTOLOGIE

BIOGAS qui se sont déroulées entre 1972 et 1981. La répartition des sédiments sur la plateforme a été compilée à partir des travaux de VANNEY (1969), HINSBERGER (1970), BARUSSEAU (1973), PINOT (1974), BOUYASSE *et al.*, (1979) et LARSONNEUR *et al.* (1980-1982). Entre 200 et 2 000 m, elle est relativement mal connue, du fait de la densité relativement faible des prélèvements et de l'importante variabilité du milieu. Ainsi la transition entre la plate-forme et le haut de pente, décrite localement par PINOT (1972, 1974), VANNEY (1969) et antérieurement par LE DANOIS (1948) montre des faciès aussi variés que des pouliers (levées de galets) ou des formations coralliennes.

Au S.W. de la Petite Sole, on observe (fig. 5) le passage des sables silico-calcaires du plateau aux boues marneuses puis aux vases de la pente. Entre la Chapelle et le canyon d'Audierne, les sables calcaires passent à des boues marneuses, tandis que de ce dernier au canyon des Sables-d'Olonne, les sables silico-calcaires de la plateforme passent presque sans transition aux vases du talus.

Dans la zone abyssale, la carte de répartition des sédiments fait apparaître des traits remarquables : une zone de boues marneuses présente sur le glacis de Mériadzek et le haut-fond Trevelyan, une zone de vases correspondant au canyon Black Mud, une zone de boue marneuse prolongeant jusqu'au centre du bassin la zone des hautes teneurs en carbonate présente entre la Chapelle et le canyon d'Audierne, enfin, une zone de vase s'étendant apparemment sur tout le S.E. du Golfe, à l'exception du dôme Gascogne (CARALP, 1971).

Fig. 5. — Distribution des sédiments superficiels.

	 $fr > 63 \mu > 5 \%$	
$CaCO_3 < 30 \%$	$30 \% < CaCO_3 < 70 \%$	$CaCO_3 > 70 \%$
 Cailloutis	 Cailloutis silico-calcaires ou calcaro-siliceux	 Coquinites
 Gravieres	 Gravieres silico-calcaires ou calcaro-siliceux	 Gravieres bioclastiques
 Sables	 Sables silico-calcaires ou calcaro-siliceux	 Sables bioclastiques
 Vases	 Boues marneuses	 Boues calcaires.
1	BIOGAS 1, 21 j — 16 m du fond 64 j — 21 m du fond	D/Eoc/COB
2	Neads, 203 j — 500 m du fond, max : 12.2 cm/s 267 j — 500 m du fond, max : 15 cm/s	D/Eoc/COB D/Eoc/COB
3	Point 80-02, 349 j — 400 m du fond, max : 12.9 cm/s	D/Eoc/COB
4	Point 1, 45 j — 250 m du fond (Neads)	
5	BIOGAS 4, 330 j — 10 m du fond, max : 15.2 cm/s 6.5 j — 20 m du fond, max : 15.6 cm/s	D/Eoc/COB
6,	7 Zephyr, 12 j — 10 du fond, max : 8.7 cm/s et 10.4 cm/s	D/Eoc/COB
8	Point 2, 353 j — 50 m du fond, max : 13.1 cm/s (Neads)	
9	Edyloc 22, Station néphélogéométrie	D/Eoc/COB
10	Edyloc 20, Station bathysonde, néphélogéométrie	D/Eoc/COB

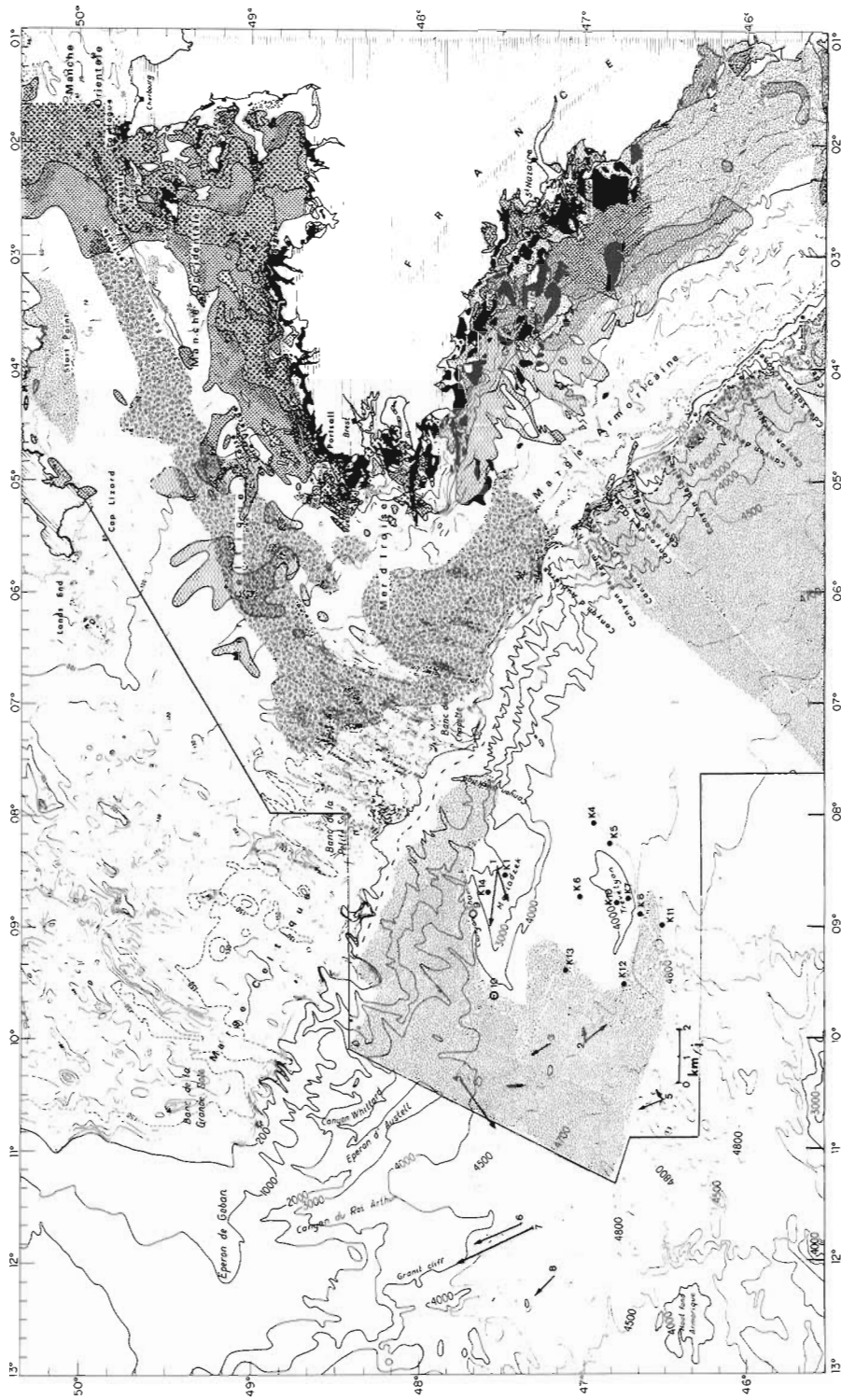


Tableau 2
Lithologie des sédiments de la zone I.

ECHANTILLONS PARAMETRES	ZONE 1												K R 17				
	KRG 02	11	12	16	17	3A	39	40	41	42	44	56	0-0,5	5-5,5	10-12,5	20-22,5	
PROFONDEUR	1900	2270	2110	2200	2085	2235	2125	2136	2091	2111		2155					
LATITUDE	47°38,1	47°34	47°31,1	47°34,5	47°31	47°34,8	47°33,8	47°34,4	47°32,1	47°32		47°33	47°32,5				
LONGITUDE	8°29,5	8°41,5	8°36,2	8°41	8°32,8	8°38,3	8°36,4	8°37,6	8°34	8°34		8°44,5	8°36,8				
% SABLE	26	34	15	38	17	21	14	18	16	15	21	15	15	10	11	10	
MEDIANE	32	22	20	32	16	19	16	32	47	10	29	9	10	12	8	11	
So	2,96		2,92		2,91	3,40	3,22	3,13	2,45	3	2,56	2,81	2,67	2,48	2,68	2,65	
SX	1,4		0,62		0,99	1,28	1,08	0,31	0,27	1,44	0,59	1,29	1,14	0,81	0,99	0,79	
MEDIANE SILT	34	22	23	24	24	25	31	43	59	22	32	20	22	23	19	23	
CaCO3	51	59	57	57	58	56	55	53	56	56	58	57	56	55	53	52	
QUARTZ	8	8	11	15	9	11	10	9	11	10	10	10					
MICA			tr			1	1		tr	1	1	tr					
MINERAUX LOURDS					tr		tr		1								
VERRE VOLCANIQUE														tr			
PYRITE	1		tr		tr					tr				tr	tr	tr	
GLAUCONIE	tr								tr						2	2	
FORAMINIFERE pl.	15	10	10	10	10	12	10	11	10	10	30	13	3	3	5	3	
FORAMINIFERE be.	1				tr			tr							tr		
NANNOFOSSILE	32	46	42	45	42	42	43	35	44	44	25	38	52	49	45	46	
CARBONATE ind.	3	3	5	2	5	2	2	7	2	2	3	6	tr	tr	tr	tr	
DIATOMEES	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr			tr	tr		
SPICULES	tr		tr	tr	tr			tr	tr	tr	tr						
RADICIAIRES			tr				tr	tr	tr			tr		tr		1	
SILICOFLAGELLES				tr		tr	tr	tr									
CARBONE ORGANIQUE		0,37	0,69	0,50	0,69	0,47	0,52	0,55	1,08	0,54	0,47	0,44					
AZOTE ORGANIQUE		0,038	0,064	0,058	0,088	0,058	0,038	0,065	0,059	0,061	0,055	0,054					
C/N		9,7	10,8	8,6	7,8	8,1	8,8	8,46	18,3	8,85	8,54	8,1					
TOTAL TERRIGENE	48	41	43	43	42	44	45	47	44	44	42	43	44	45	45	45	

MORPHOLOGIE-SÉDIMENTOLOGIE

III. ZONES BIOGAS

A. ZONE 1

Cette zone est située entre 2 000 et 2 200 m sur le versant N.W. du glacier de Mériadzek à l'enracinement de la ride Aegis. La troïka 2, à l'E. de la zone, a montré deux types de fond (MAUVIEL, 1979) ; dans la première partie du trait des monticules et une abondante faune d'*Acanella* puis, la profondeur augmentant, une densité plus importante de terriers et une faune d'holothuries et d'oursins.

Du point de vue lithologique (tabl. 2), le substrat est constitué de boues à nanfossiles et foraminifères. Il est à noter qu'elles sont relativement riches en éléments siliceux, diatomées, spicules et occasionnellement en radiolaires et silicoflagellés. Néanmoins, il ne semble pas que le pourcentage des éléments biogènes d'origine siliceuse puisse dépasser 1%. La teneur moyenne en carbone organique est de 0,6% (LAUBIER et SIBUET, 1977). Le rapport C/N est compris entre 7,8 et 10,8 pour une moyenne de 9,52.

La fraction grossière (21% en moyenne) consiste pour l'essentiel en foraminifères planctoniques. Les assemblages observés (déterminations L. PASTOURET) sont caractéristiques des biozones tempérées. Les foraminifères benthiques sont présents ; ils sont généralement caractéristiques de la zone mésobathyale (CARALP, 1971). Cependant, quelques individus de *Sigmoilina schlumbergeri* et *Bolivina albatros* ont été vraisemblablement déplacées depuis la zone épibathyale comprise entre 250 et 1 700 m. La fraction détritique (quartz et micas) est le plus souvent inférieure à 3%.

La figure 17 met en évidence le fait que ce groupe de sédiment constitue (avec la zone 2) le pôle le plus carbonaté de l'ensemble des zones étudiées dans le domaine abyssal du golfe de Gascogne. L'étude détaillée de la carotte KR 17 (fig. 6) a montré que le sédiment est relativement homogène. Il s'agit d'une boue marneuse à nanfossiles de couleur brunâtre à grise (10 Y 6/3 à 5 Y 7/1) dont la teneur en CaCO₃ varie entre 56 et 52%. La lithologie des différents niveaux de cette carotte est très semblable à celle des sédiments superficiels de l'ensemble de la zone.

Le taux de sédimentation estimé d'après les assemblages de foraminifères est de l'ordre de 26 mm/1 000 ans pour l'Holocène supérieur. MAUVIEL (1982) a estimé à partir du dosage de Pb 210 que l'épaisseur de la couche mélangée était de 6 cm. Le coefficient de mélange lié à la bioturbation atteint quant à lui $0,58 \times 10^{-8}$ cm²/s.

Les faciès microgranulométriques (fig. 7) sont dispersés ; certains d'entre eux (KR 40, KR 41, KR 44) suggèrent des processus de vannage, tandis que d'autres pourraient correspondre à des processus de décantation (KR 42, KR 38). L'ensemble des échantillons de la carotte KR 17 se situe légèrement dans le domaine de vannage. Le bon groupement des points suggère une stabilité des processus dynamiques au cours de l'Holocène supérieur.

B. ZONE 2

Cette zone occupe sensiblement la partie médiane de la ride Aegis entre 3 000 et 3 200 m. Le profil bathymétrique réalisé sur le parcours du

MORPHOLOGIE-SÉDIMENTOLOGIE

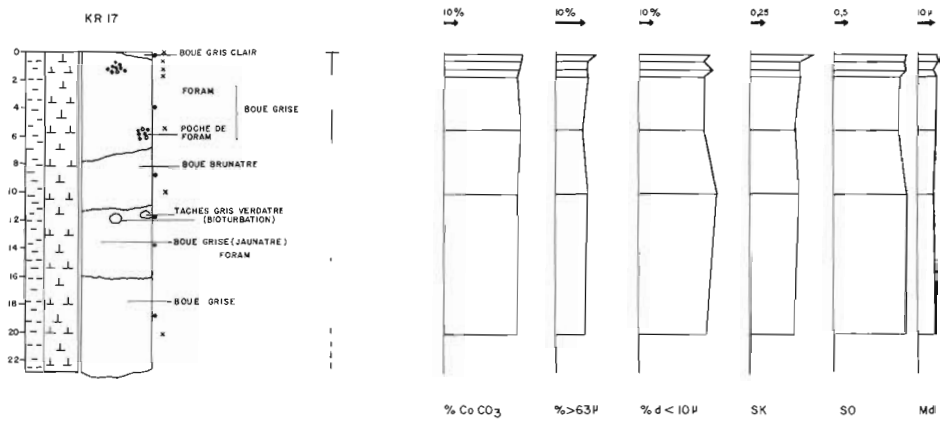


Fig. 6. — Lithologie de la carotte KR 17.

La barre noire verticale représente l'épaisseur des sédiments d'âge « Récent » ou Holocène supérieur (C. Pujol, comm. pers.).

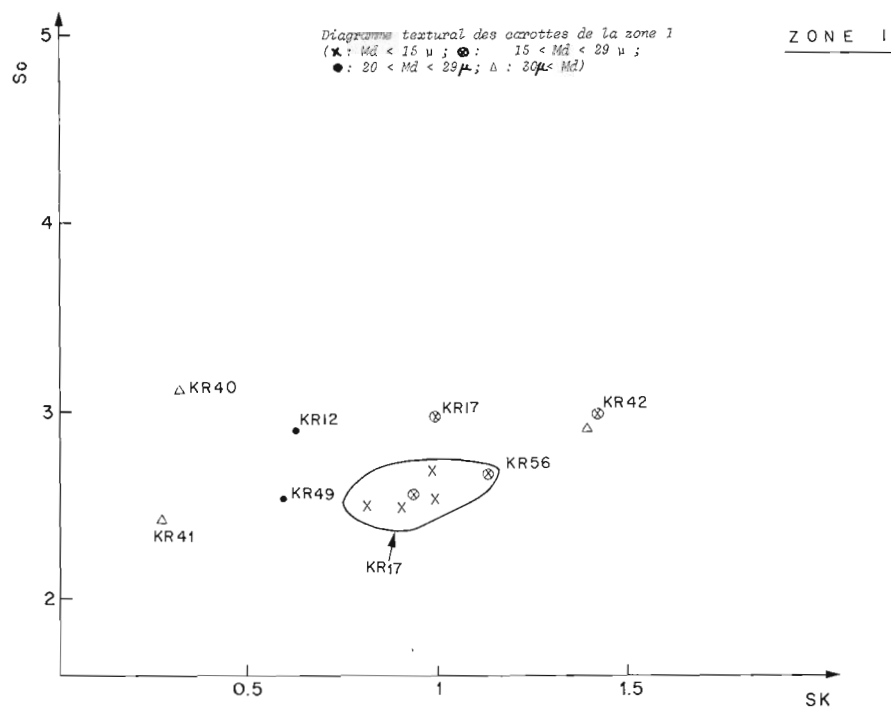


Fig. 7. — Paramètres texturaux des sédiments de la zone 1.

trait de troïka TR 03 montre la présence de ruptures de pente dont l'amplitude atteint une trentaine de mètres.

Les photographies sous-marines de la troïka TR 03, réalisées entre 2 700 et 2 800 m de profondeur, montrent des rides de courants dont la longueur d'onde est de l'ordre de 20 à 30 cm et l'amplitude 5 cm environ. Un bourrelet à la crête de ces rides indique qu'au moment des prises de vues le courant portait vers le S.W. A noter également la présence à l'affleurement de blocs et cailloutis erratiques dont la présence témoigne de phénomènes d'érosion ou de non-dépôt depuis la fin du Würm III (18 000 BP).

La nature lithologique du substrat est extrêmement variée (tabl. 3). Il s'agit le plus souvent de boue marneuse à foraminifères et nannofossiles, mais la texture ainsi que les pourcentages en minéraux détritiques, foraminifères, nannofossiles et éléments siliceux est très variable. Les teneurs en carbonates restent néanmoins élevées (45 à 62 %). Il s'agit de foraminifères (15 à 40 %) et de nannofossiles (1 à 50 %). Les débris siliceux sont notables : diatomées, spicules siliceux, radiolaires, silicoflagellés, mais leur total ne paraît pas atteindre 1 %, sauf par plus de 4 000 m de profondeur au S.E. de la ride (KR 35). Les teneurs en carbone organique sont variables : 0,174 à 0,49 % pour une moyenne de 0,38 % (la plus faible de l'ensemble des zones). Le rapport C/N est compris entre 7,4 et 11,8, la moyenne est de 9,6.

La fraction grossière varie de 35 à 91 % et la teneur en composants détritiques de cette fraction varie de 3 à 50 %. Les assemblages de foraminifères examinés sont identiques le plus souvent à ceux caractéristiques des masses d'eau superficielles du golfe de Gascogne à l'exclusion de l'échantillon KR 03 où quelques éléments de *Globigerina pachyderma* senestre sont observables. L'abondance des débris quartzeux dans cet échantillon indique peut-être l'affleurement d'un niveau pléistocène. On a observé localement (KR 11) la présence de verre volcanique bulleux de couleur noire. Les foraminifères benthiques observés apparaissent pour la plupart déplacés depuis les zones mésobathyales (*Planulina wuellerstorfi*, *Hyperamina* div. sp., *Trochammina* div. sp., *Reophax* div. sp.), épibathyales (*Sigmoilina schlumbergeri*, *Bolivina* div. sp.) et circalittorales (*Cibicides lobatulus*, *Cibicides refulgens*).

La carotte KR 11 (fig. 8) est constituée de boue marneuse à foraminifères et nannofossiles de couleur brunâtre. La teneur en CaCO₃ et en fraction grossière (foraminifères) diminue notablement à partir de 20 cm. Il en résulte que le sommet de la carotte est identique à l'ensemble des prélèvements de l'interface eau-sédiment, tandis que sa base occupe la même position que le prélèvement KR 03 qui pourrait, d'après la remarque ci-dessus, représenter un affleurement pléistocène.

Le taux de sédimentation évalué à partir des assemblages de foraminifères est compris entre 0 et 24 mm/1 000 ans. Les faciès granulométriques (fig. 9) indiquent la prédominance des actions de vannage dont résulte un coefficient de classement bon à très bon pour les échantillons KR 57, KR 34, et KR 33. La majorité des échantillons de la carotte KR 11 témoigne également de processus de vannage, bien que leur classement soit moins bon que l'ensemble des échantillons de surface, en surface on note cependant la prédominance des processus de décantation. MAUVIEL (1982) à partir des mesures de Pb 210 a évalué entre 6 et 10 cm l'épaisseur de la

Tableau 3

Lithologie des sédiments de la zone 2.

ECHANTILLONS PARAMETRES	ZONE 2									K R 11			
	3	11	18	33	34	35	57	58	59	5-5,5	10-10,5	20-20,5	25-25,5
PROFONDEUR	3039	2726	2756	2963	2835	4140	3025	2765	2853				
LATITUDE	47°34,6	47°31,2	47°31,9	47°30,4		47°26	47°28,3	47°20,3	47°29,6				
LONGITUDE	9°04	9°04,2	9°06,4	9°06,9		9°08,7	9°04,4	9°02,9	9°03,9				
% SABLE	91	49	47	50	68	8	35	72	32	41	20	7	9
MEDIANE		60	57	64	90	40	50			40	23	19	18
So		5,11	3,38	1,79	1,64	2,45	1,28			3,27	2,81	2,24	2,42
SK		0,56	0,51	0,62	0,90	0,98	0,69			1,31	0,60	0,67	0,69
MEDIANE SILT	23	19	29	45	55	50	42	24		23	26	25	25
CaCO3	45	58	62	60	56	51	60	55	57	63	60	43	44
QUARTZ	21	6	22	13	13	10	11	13	11				
MICA			1		3	1					tr		
MINERAUX LOURDS	1		tr	tr	tr		tr	tr		tr	1	tr	
VERRE VOLCANIQUE													
PYRITE	tr				tr						tr	1	1
GLAUCONIE	1		tr				tr	tr		2	2	2	3
FORAMINIFERE pl.	44	30	30	20	15	3	30	47		20	10	10	8
FORAMINIFERE be.			tr								tr	tr	tr
MANNOFOSSILE	1	23	27	36	36	48	28	5		41	25	23	26
CARBONATE ind.		5	5	4	5		2	3		2	25	10	10
DIATOMÉES		tr	tr	tr	tr		tr	tr		tr	tr		
SPICULES		tr	tr			tr	tr			tr	tr	tr	tr
RADIO-LAIRES	tr			tr	tr			tr					
SILICOFLAGELLES		tr	tr		tr								
CARBONE ORGANIQUE	0,174	0,57	0,49	0,33		0,57	0,39	0,24	0,46				
AZOTE ORGANIQUE	0,022	0,048	0,054	0,038	0,038	0,077	0,041	0,029	0,051				
C/N	7,9	11,8	9,07	8,68	7,89	7,4	9,5	8,3	9				
TOTAL TERRIGENE	54	42	38	40	44	49	40	45	43	35	38	54	52

MORPHOLOGIE-SÉDIMENTOLOGIE

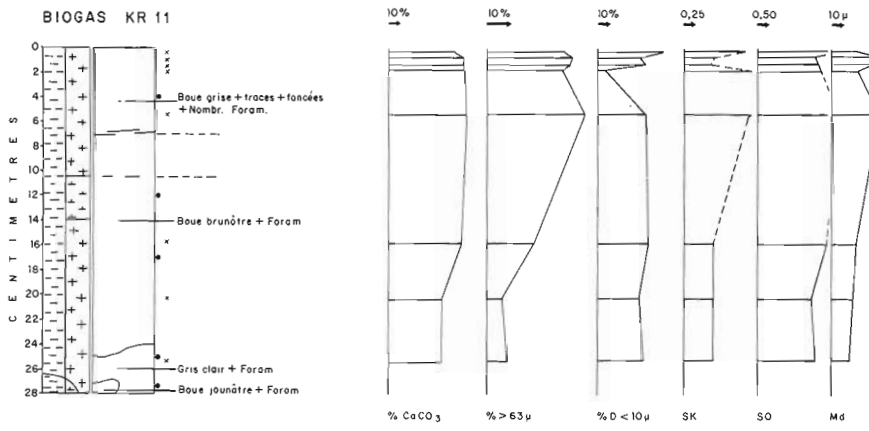


Fig. 8. — Lithologie de la carotte KR 11.

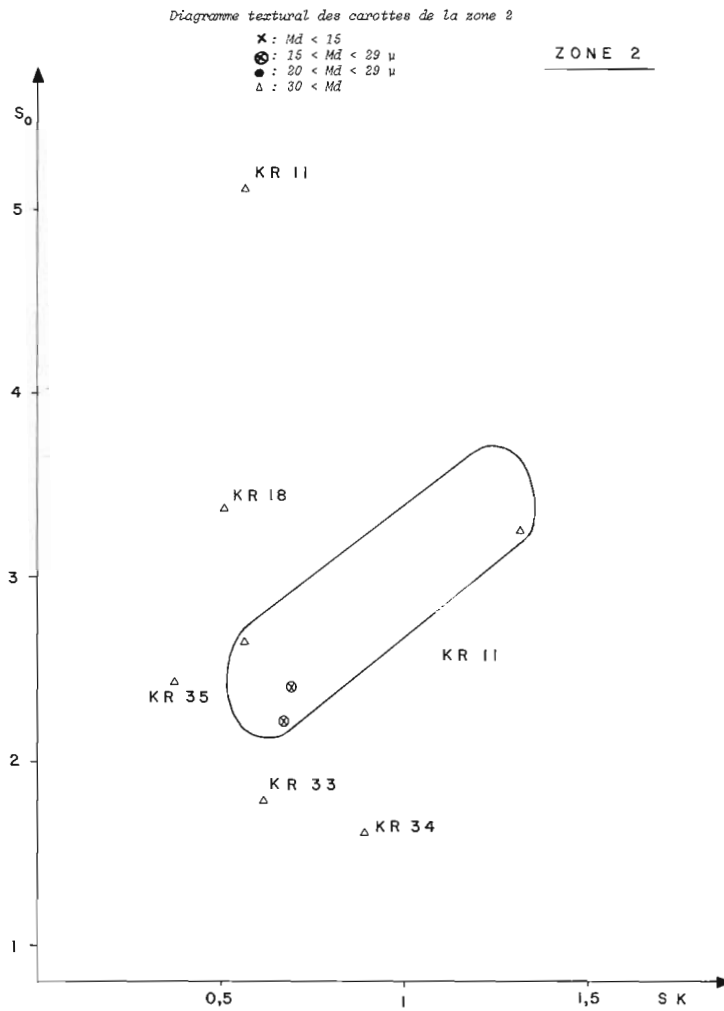


Fig. 9. — Paramètres texturaux des sédiments de la zone 2.

MORPHOLOGIE-SÉDIMENTOLOGIE

couche mélangée et entre $0,53$ et $0,60 \times 10^{-8} \text{ cm}^2/\text{s}$ la valeur du coefficient de mélange. On ne peut cependant préciser le rôle respectif des actions dynamiques et du remaniement biologique dans ce mélange.

C. ZONE 3

La zone 3 est située à l'extrémité occidentale de la ride Aegis au débouché du canyon Shamrock entre 4 000 et 4 300 m de profondeur. La topographie de la zone (fig. 4) est complexe. On note l'existence possible d'un seuil au débouché du canyon Shamrock.

Le levé du « sea beam » réalisé au cours de la campagne BIOGAS, XI, (fig. 10) illustre remarquablement cette complexité, la zone levée en détail est située à l'W. du chenal principal qui la traverse dans son angle S.E. La topographie est caractérisée par l'imbrication de zones hautes dont les crêtes dessinent des arcs de cercle à concavité orientée vers l'E.-N.E. et de chenaux. Cette topographie n'est pas sans évoquer un système morphologique de méandres avec les levées sédimentaires associées.

Le trait de troika TR 04 (fig. 4) est situé au S.W. de la zone à la terminaison O. de la ride Aegis. Les traces organiques sont nombreuses (piste d'holothuries, terriers concentriques, Brisingidés ?), les traces de courant sont peu nettes. Les linéations, quand elles sont présentes sont orientées W.E., c'est-à-dire dans une direction approximativement parallèle aux contours bathymétriques.

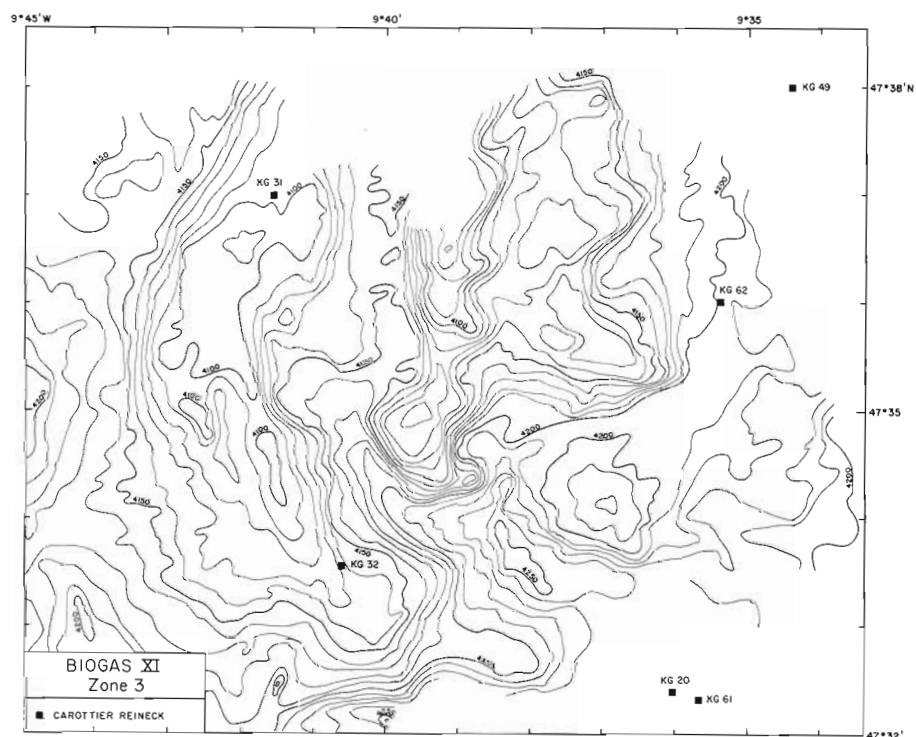


Fig. 10. — Levé bathymétrique « sea-beam » d'une partie de la zone.

La nature lithologique des sédiments (tabl. 4) est relativement variée. Il s'agit le plus souvent de boue marneuse à nannofossiles et foraminifères. Les organismes siliceux, en particulier les diatomées, sont relativement abondants mais ne paraissent pas susceptibles d'atteindre 1 %. Les teneurs en carbonate de calcium restent relativement élevées (43 à 50 %) pour une moyenne de 46 %. Il s'agit essentiellement de foraminifères qui constituent 6 à 25 % du sédiment et de nannofossiles (30 à 40 % du sédiment total). La fraction terrigène est constituée de quartz (10 à 20 %), de micas, de minéraux lourds (amphibole) et d'argile (20 à 40 % d'après l'examen des frottis). Les teneurs en carbone organique sont relativement élevées (0,42 à 0,50 % — moyenne 0,45 %). Les rapports C/N sont compris entre 8,8 et 11,89 pour une moyenne de 9,69.

La fraction grossière (> 63 μm) est comprise entre 14 et 23 % (moyenne 18 %). Elle comprend une proportion importante d'éléments terrigènes : quartz anguleux, émoussés luisants ou ronds mats, souvent recouverts d'une patine limonitique. La glauconie est présente mais en faible quantité. Les foraminifères benthiques sont parfois très rares, les formes agglutinantes, quoique présentes, sont généralement moins bien représentées : *Reophax* div. sp., *Trochamina* div. sp., *Planulina wuellerstorfi* sont déplacées depuis les zones mésobathyales ou épibathyales (*Bolivina* div. sp.). La fraction organogène des sables comprend aussi une proportion importante de foraminifères planctoniques. Les assemblages observés sont typiques de la microfaune actuelle. Les traces de dissolution sont absentes. Il convient donc de souligner le caractère mixte très accusé de ces sédiments où les influences terrigènes et pélagiques s'équilibrent. Malgré la profondeur importante, il semble que l'on soit encore au-dessus de la lysocline des foraminifères qui pourrait se trouver aux environs de 4 200 m, si l'on en juge par leur raréfaction dans les échantillons KR 04 et KR 05.

La succession lithologique de la carotte KR 20 (fig. 11) se présente de la façon suivante :

- en surface, de 0 à 4 cm : boue marneuse à foraminifères et nannofossiles,
 - de 4 à 12 cm : boue marneuse à nannofossiles et foraminifères,
 - de 12 à 16 cm : boue marneuse à nannofossiles,
 - de 16 à 22 cm : boue marneuse à nannofossiles de couleur jaunâtre.
- Vers 18 cm, on observe deux poches d'un sable quartzueux et glauconieux,
- de 22 cm à la base : il s'agit d'une boue marneuse à nannofossile de couleur gris clair.

Le taux de sédimentation de cette carotte pour l'Holocène supérieur est de 26 mm/1 000 ans.

Les propriétés texturales des sédiments de surface (fig. 12) indiquent la prédominance des processus de décantation. L'influence de processus de vannage est néanmoins présente dans les échantillons KR 05, KR 31, KR 32 et KR 62 : pour KR 31 et 32, ces processus de vannage paraissent en liaison avec une situation topographique surélevée (levées sédimentaires). L'ensemble des échantillons de la carotte KR 20 indique la prédominance des processus de vannage. La situation de ce carottage dans l'axe du thalweg est évidemment favorable à une telle influence.

Tableau 4
Lithologie des sédiments de la zone 3.

ECHANTILLONS PARAMETRES	ZONE 3											K R 20		
	4	5	20	21	31	32	48	49	60	61	62	0-0,5	5-5,5	20-20,5
PROFONDEUR	4180	4225	4256	4250	4097	4130	4300	4220	4220	4225	4180			
LATITUDE	47°30,5	47°29,3	47°32,4	47°31,5	47°37	43°33,6	47°36,2	47°38	47°32,3	47°32,8	47°36			
LONGITUDE	9°43	9°44,3	9°36	9°34,6	9°41,6	9°40,6	9°35,8	9°34,5	9°37,2	9°35,5	9°35,4			
% SABLE	23	12	22	22	30	20		29		16	14	18	22	8
MEDIANE	16	19	13	14	45	16		19		10	16	24	19	19
So	3,11	2,71	3,26	3,36	2,99	3,26		3,45		3	2,72	2,57	2,90	2,34
SK	1,27	0,78	1,54	1,27	0,26	1,00		1,42		1,48	0,84	0,66	0,76	0,68
MEDIANE SILT	21	29	20	22	39	24		21		21	24	28		25
CaCO3	50	50	44	43	42	45		48		49	43	44	44	42
QUARTZ	15	9	14	20	22	18		18		12	15			
MICA	1									1	2			1
MINERAUX LOURDS	1			1						tr	1	1	tr	tr
VERRE VOLCANIQUE														
PYRITE												1	1	1
GLAUCONIE	1	tr	tr					1			1	1	3	5
FORAMINIFERE pl.	6	5	25	10	10	15		10		12	6	15	10	3
FORAMINIFERE be.		tr	tr							tr				
NANNOFOSSILE	39	40	27	31	30	28		33		34	33	15	17	34
CARBONATE ind.	5	5	2	2	2	2		5		3	4	tr	tr	tr
DIATOMEES	tr	tr	tr	tr	tr	tr		tr		tr	tr	tr	tr	tr
SPICULES	tr	tr	tr	tr	tr	tr						tr	tr	tr
RADIOLAIRES	tr			tr	tr			tr		tr	tr			
SILICOFLAGELLES	tr			tr		tr				tr				
CARBONE ORGANIQUE	0,418	0,45	0,5	0,44	0,46	0,41		0,44		0,44	0,45			
AZOTE ORGANIQUE	0,046	0,048	0,057	0,05	0,039	0,046		0,045		0,041	0,044			
C/N	9,13	9,37	8,77	8,8	11,79	8,9		9,56		10,7	10,2			
TOTAL TERRIGENE	49	50	54	57	58	55		51		51	56	54	52	52

MORPHOLOGIE-SEDIMENTOLOGIE

MORPHOLOGIE-SÉDIMENTOLOGIE

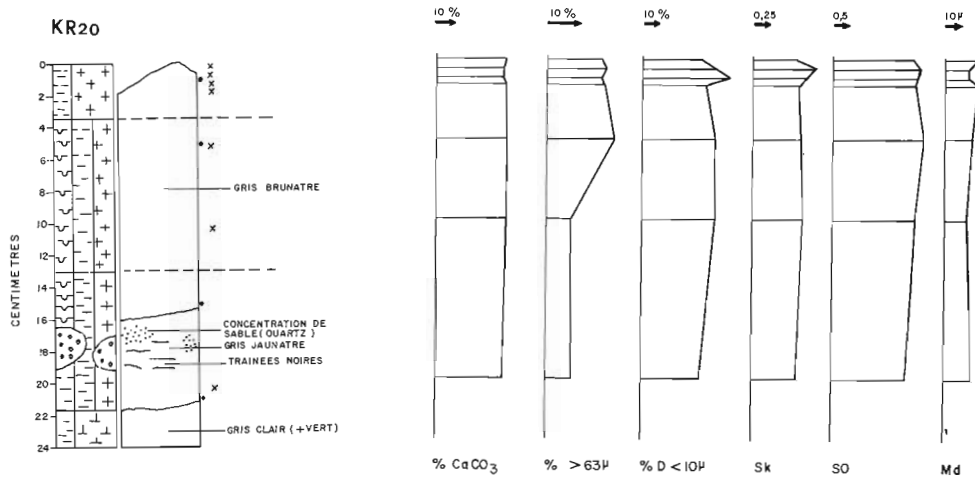


Fig. 11. — Lithologie de la carotte KR 20.

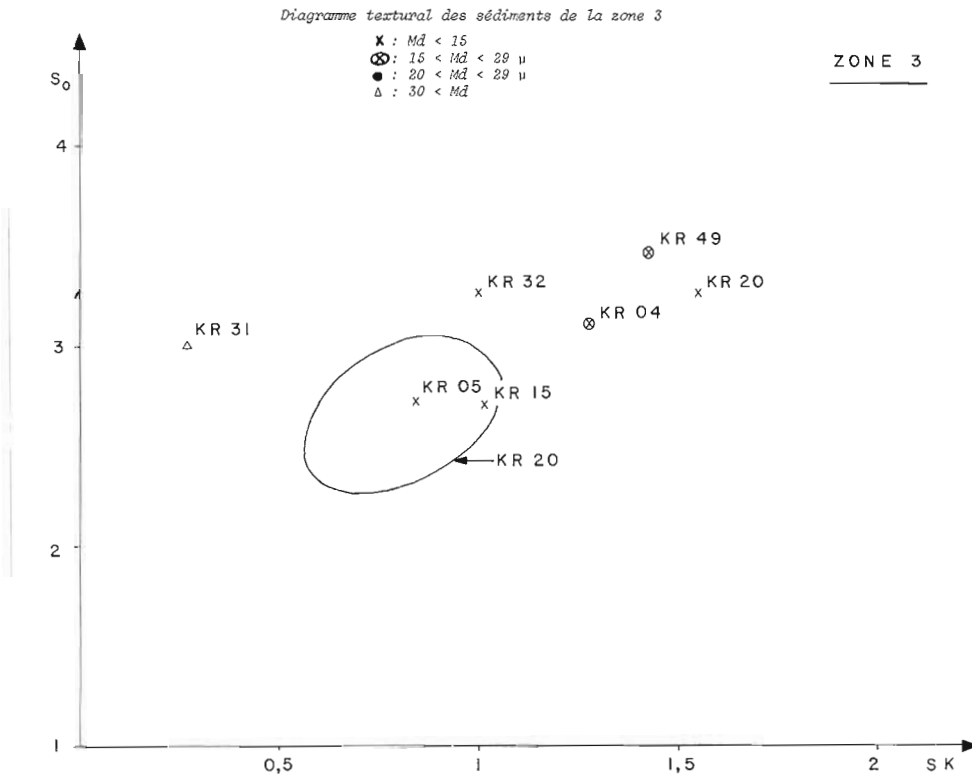


Fig. 12. — Paramètres texturaux des sédiments de la zone 3.

MORPHOLOGIE-SÉDIMENTOLOGIE

D. ZONE 4

Cette zone est située dans le centre du Golfe par des profondeurs comprises entre 4 700 et 4 730 m. Elle a fait l'objet d'un levé bathymétrique au cours de la campagne BIOGAS. La dénivelée moyenne maximum est de l'ordre de 5 m par kilomètre. Elle est supérieure à celle « classiquement » rencontrée dans les plaines abyssales : 1 m par kilomètre (fig. 13).

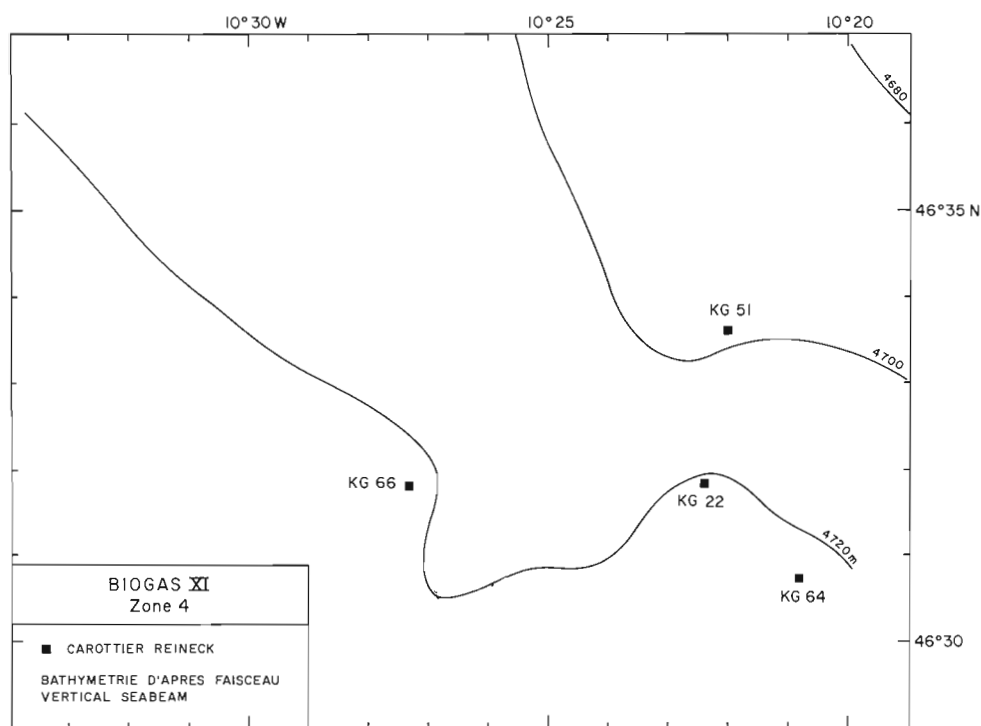


Fig. 13. — Bathymétrie de la zone 4.

La nature lithologique des sédiments superficiels est variée (tabl. 5). Il s'agit de boue marneuse à nanfossiles dont la teneur en carbonate de calcium est comprise entre 36 et 40 %. Un échantillon prélevé à 4 787 m présente néanmoins un pourcentage de 54 % en CO_3Ca et comprend une quantité relativement importante de débris de foraminifères dont les autres échantillons sont dépourvus. Les teneurs en carbone organique sont très dispersées : 0,21 à 1,71 %. Les rapports C/N sont compris entre 8,3 et 12,2 (généralement supérieurs à 10). Le sédiment prélevé en KR 22 est caractérisé par une fraction grossière abondante (25 %) essentiellement composée de quartz (dont des grains émoussés luisants). On note également la présence de *Cibicides lobatulus* et *Cibicides refulgens* dans l'association des foraminifères benthiques. Il apparaît donc clairement que cette zone de

MORPHOLOGIE-SÉDIMENTOLOGIE

 Tableau 5
 Lithologie des sédiments de la zone 4.

ECHANTILLONS PARAMETRES	ZONE 4					K R 51			
	22	51	63	64	66	1-1,5	1,5-2	10-10,5	20-20,5
PROFONDEUR	4705	4550	4680	4700	4700				
LATITUDE	46°31,8	46°33,5	46°28,7	46°30,8	46°31,7				
LONGITUDE	10°22,5	10°22	10°19,9	10°20,8	10°27,4				
% SABLE	29	8	19	63	-	3	1	48	82
MEDIANE	36	16	14		10	14	11	58	
S ₀	2,68	2,93	2,99		2,39	2,35	2,31	1,35	
SK	0,48	0,78	1,05		1,00	0,73	0,81	0,79	
MEDIANE SILT	34	31	23		23	21	22	42	27
CaCO ₃	37	36	54	34	40	37	38	42	22
QUARTZ	23	17	12	29	9				
MICA	1								
MINERAUX LOURDS	1						tr	tr	
VERRE VOLCANIQUE									
PYRITE	1	1	1		1	1			
GLAUCONIE	1		tr						3
FORAMINIFERE pl.	2		10		3	2	5	5	10
FORAMINIFERE be.	tr						tr	tr	1
NANNOFOSSILE	28	30	37		27	35	8	5	9
CARBONATE ind.	7	6	7		10		25	32	2
DIATOMÉES		tr	tr		tr	tr	tr		
SPICULES			tr		tr	tr	tr		
RADIOLAIRES									
SILICOFLAGELLES	tr								
CARBONE ORGANIQUE	0,29	1,71	0,31	0,21	0,48				
AZOTE ORGANIQUE	0,023	0,14	0,028	0,02	0,058				
C/N	11,3	12,2	11	10,5	8,3				
TOTAL TERRIGENE	61	63	45	66	59	60	62	58	75

bassin est alimentée en sédiment provenant des zones bathyales et littorales. L'absence de traces de dissolution sur les foraminifères planctoniques pourrait être liée à une saturation locale du milieu en CO_3Ca et à des apports massifs selon un processus observé dès 1891 par MURRAY et RENARD. Il est, par ailleurs, également intéressant de souligner le faible pourcentage des débris organiques siliceux.

La carotte KR 51 (fig. 14) est constituée de trois types de sédiments. De 0 à 4 cm, il s'agit d'une boue marneuse à foraminifères et nannofossiles de couleur jaunâtre à grise, dont la teneur en CaCO_3 est comprise entre 36 et 40 %, de 4 à 12 cm, il s'agit d'un sable marneux et glauconieux à foraminifères dont la teneur en sable est comprise entre 50 et 80 %. Vers 8 cm, on observe une enclave de boue marneuse et glauconieuse à foraminifères et nannofossiles. De 12 à 24 cm, on trouve un sable calcaire à foraminifères. Enfin, un niveau de boue, épais de 5 mm environ, de même

MORPHOLOGIE-SÉDIMENTOLOGIE

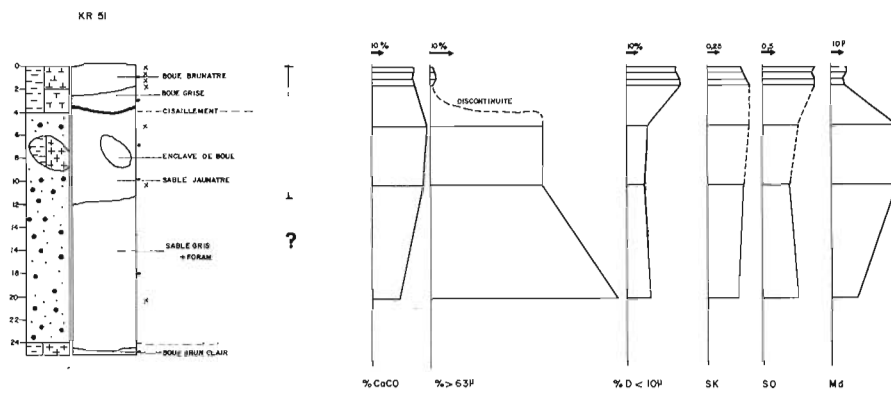


Fig. 14. — Lithologie de la carotte KR 51.

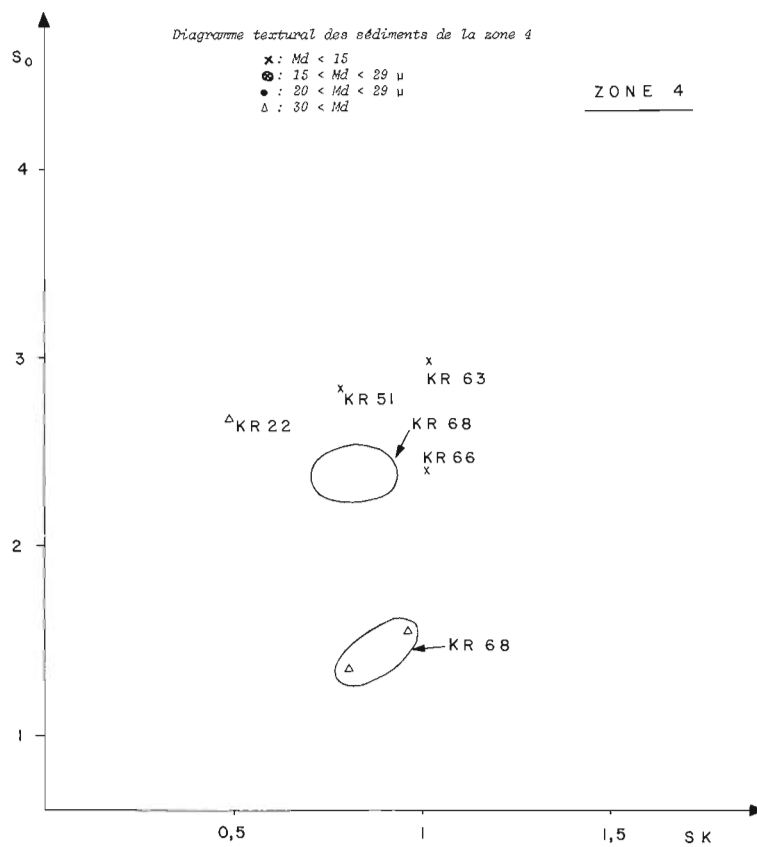


Fig. 15. — Paramètres texturaux des sédiments de la zone 4.

lithologie que le galet (?) présent à 8 cm, se trouve à la base de la carotte. La partie supérieure de la carotte (0 à 12 cm) serait, d'après C. PUJOL, d'âge récent et résulterait du remaniement d'un matériel d'origine littorale.

Les indices texturaux (fig. 15) indiquent dans deux cas (KR 22 et KR 21) l'intervention de processus de vannage confirmés par les valeurs élevées de la médiane des silts de ces deux échantillons (34 et 31 μm respectivement). Les échantillons de sub-surface de la carotte KR 51 ont des médianes de silt nettement inférieures (21 et 22 μm) tandis qu'elles atteignent 42 et 27 μm dans le niveau grossier sous-jacent probablement mis en place par un processus gravitaire (écoulement en masse, courants de turbidité ?).

Il apparaît donc que cette zone abyssale du golfe de Gascogne est loin de présenter les caractères d'homogénéité et de calme qu'on attribue généralement aux grandes profondeurs. On notera particulièrement l'importance des dénivelés, les fortes teneurs en carbonate de calcium et les indices de vannage qui paraissent en relation avec ces apports massifs (courants de turbidité) et/ou des actions hydrodynamiques.

IV. DISCUSSION

Nous nous proposons dans cette discussion d'apporter une réponse aux questions que nous nous posions au départ. Mais, tout d'abord, il convient de rappeler les résultats des travaux de GROUSSET (1977) et les conclusions de son étude qui portait sur une radiale de carottages Küllenberg entre la pente et le bassin (fig. 5).

GROUSSET conclut à une prépondérance des faciès pélagiques pour l'Holocène supérieur. La figure 16 B, d'après ses résultats, suggère que les

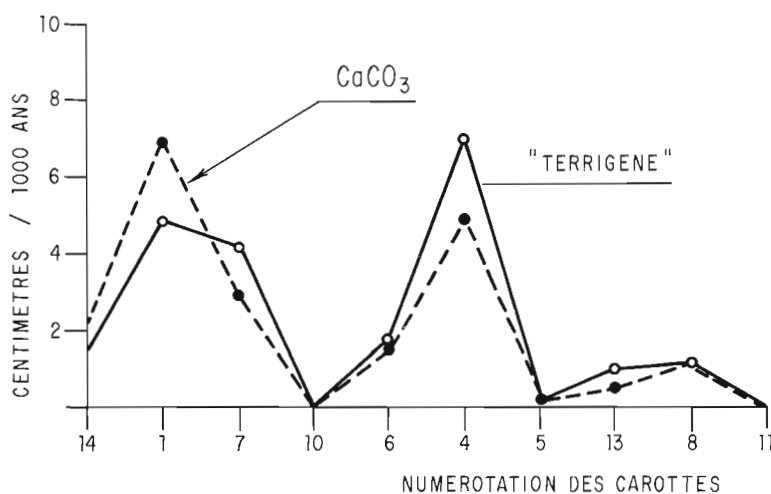


Fig. 16. — Taux de sédimentation du matériel terrigène en fonction de la bathymétrie d'après GROUSSET (voir fig. 5 pour la localisation).

MORPHOLOGIE-SÉDIMENTOLOGIE

taux des apports terrigènes et carbonatés sont très variables, mais, fait très important, qu'ils sont relativement bien corrélés ; la teneur en carbonate, en effet, est généralement de l'ordre de 50 %, elle ne dépasse cette valeur que sur le glacier de Mériadzek (zone 1, zone 2, carottes 1 et 14). La corrélation entre les apports de ces deux phases, c'est-à-dire leur augmentation ou leur diminution simultanée suggère que les processus responsables des apports de ces composants sont étroitement liés, s'ils ne sont pas tout simplement communs. Un tel mécanisme commun pourrait être le dépôt à partir de couches néphéloïdes de faibles densités selon le modèle de Mc CAVE (1972). Le taux de sédimentation particulièrement élevé de la carotte KS 14 est en bon accord avec l'hypothèse d'apports importants en provenance de la pente continentale supérieure (banc de la Chapelle) et susceptible de parvenir jusqu'à la zone 4.

Après avoir rappelé ces résultats, d'autant plus importants qu'il s'agit des seules données connues sur l'évolution des taux de sédimentation depuis la pente jusqu'au bassin, nous résumerons les résultats de nos propres observations, avant de proposer une vision d'ensemble de la distribution des sédiments Holocène supérieur de la pente au bassin profond.

Tout d'abord concernant les faciès observés on note une évolution lithologique en fonction de la bathymétrie. Les sédiments des zones 1 et 2 sont semblables pour ce qui est de la teneur moyenne en CaCO_3 . Ils diffèrent néanmoins de façon nette par leur pourcentage en foraminifères planctoniques nettement plus élevé dans la zone 2 (le quartz présente la même tendance). Ces différences doivent être attribuées à un effet de vannage lié à une circulation océanique profonde particulièrement active dans ce secteur (AUFFRET *et al.*, 1975). La zone 3 est caractérisée par une diminution des teneurs en carbonates de calcium et une augmentation des teneurs en quartz (16 %). Il faut également souligner la relative abondance des organismes siliceux dans les zones 2 et 3 (diatomées, radiolaires, silicoflagellés, spicules). Les sédiments de la zone 4 montrent une décroissance relativement peu importante du CaCO_3 par rapport à la station 3. La teneur en quartz reste élevée (16 %). La teneur en foraminifères planctoniques décroît assez nettement par rapport à la zone 3 (11 à 5 %). Les foraminifères planctoniques des zones 1, 2, 3 et 4 ne montrent pas de trace de dissolution. Les seules traces de dissolution ont été observées sur des foraminifères d'un échantillon prélevé au S. de la zone 2 par 4 160 m de profondeur.

Tableau 6

Moyenne des paramètres dans les zones 1 à 6 du PROGRAMME BIOGES.

	1	2	3	4
Profondeur (m)	2 000-2 200	3 000-3 200	4 000-4 300	4 600-4 800
CaCO_3 %	51-58	45-62	42-50	36-54
C org. %	0,4-0,7	0,2-0,6	0,4-0,5	0,2-0,5
C/N	7,8-10,8	7,4-11,8	8,8-11,9	8,3-12,2
Taux $\text{mm}/10^3$ ans	26	0-20	26	?
Courant maximum cm/S ..	25	?	?	15
Sables %	10-38	8-91	12-30	8-63
Md (μm)	9-32	40- > 63	20-39	10- > 63

MORPHOLOGIE-SÉDIMENTOLOGIE

Les teneurs élevées en carbonate observées dans la zone 4 nous suggèrent que cette station est située au-dessus de la profondeur de compensation des carbonates, mais sous la lysocline des foraminifères, en accord avec les observations de GROUSSET.

Nous avons tenté de caractériser les quatre zones étudiées à partir de deux paramètres, teneur en carbonate de calcium et teneur en carbone organique (LAUBIER et SIBUET, 1977 ; KHRIPOUNOFF, 1979). Le tableau 6 et la figure 17 illustrent la variabilité de ces deux paramètres, et le recouvrement des sédiments des zones 4, 2 et 1. Les teneurs en carbone organique des sédiments de la zone 2 paraissent « anormalement » basses par rapport à celles des zones 1 et 3, il peut s'agir des conséquences d'un hydrodynamisme élevé susceptible d'entraver le dépôt des particules fines.

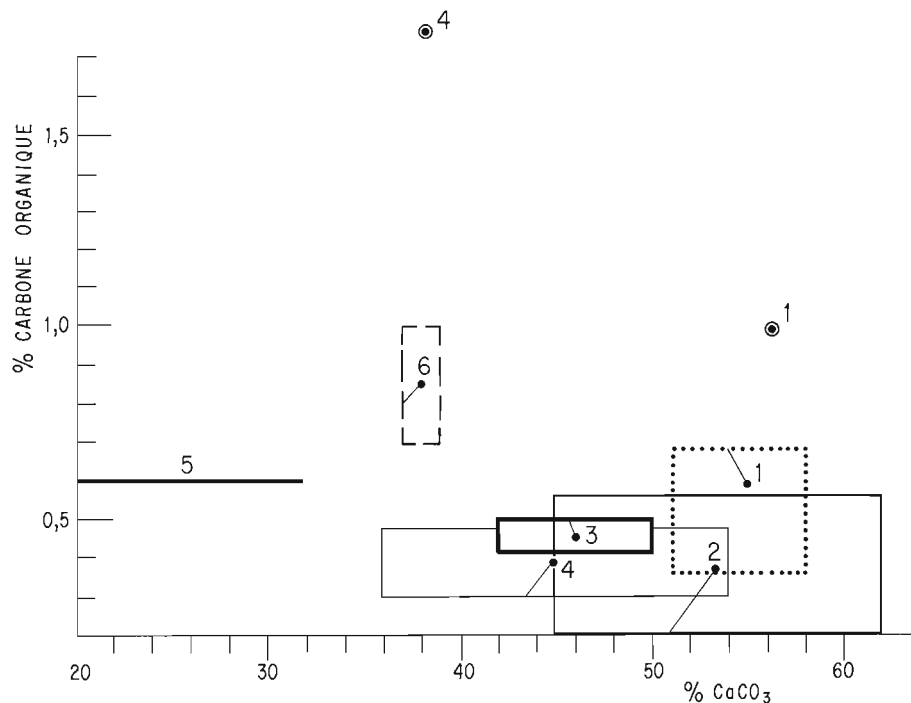


Fig. 17. — Situation des sédiments des zones 1 à 4 sur un diagramme - carbonate de calcium - carbone organique.

En règle générale, il semble néanmoins que l'on assiste de la zone 1 à la zone 4 à une décroissance des teneurs en carbonate accompagnée d'une décroissance des teneurs en carbone organique.

Le degré de variabilité de chacune des stations vis-à-vis des deux paramètres concernés peut être estimé à partir de l'aire des rectangles tracés à partir des valeurs extrêmes des deux paramètres. Dans l'ordre de variabilité croissante on trouve les zones 3, 1, 4 et 2.

MORPHOLOGIE-SÉDIMENTOLOGIE

Le rapport carbone-azote (C/N) augmente faiblement de la zone 1 (9,5) à la zone 4 (10,6), ces valeurs sont relativement basses pour le domaine abyssal. KHRIPOUNOFF (1979) note même une valeur moyenne de 7 pour cinq échantillons de la zone 1. La valeur de ce rapport (DEBYSER, 1961 ; HOLM-HANSEN, 1971) dépend de plusieurs facteurs :

— activité microbienne qui libère plus rapidement les composés azotés sous forme d'ammoniaque ;

— nature de la matière organique : les végétaux terrestres ont des rapports C/N plus élevés (supérieurs à 10).

Les valeurs supérieures observées dans la zone 4 résultent donc, ou d'une réduction de l'activité microbienne, ou d'une proportion plus importante de débris végétaux d'origine terrestre dans la fraction organique.

Les apports en matière organique d'origine marine sont, quant à eux, déterminés par la production primaire des eaux de surface. Les travaux de TRÉGUER *et al.*, (1979) ont montré la complexité des paramètres impliqués (tourbillons, upwellings...), les eaux superficielles du Golfe pouvant dans certains cas être plus riches en sels nutritifs que les eaux de la plateforme.

Une revue des résultats stratigraphiques résultant principalement de travaux de l'IGBA suggère que le taux de sédimentation pour l'Holocène supérieur serait de l'ordre de 40 mm/1 000 ans, ceci équivaut à une épaisseur moyenne de 30 cm pour les dépôts de Holocène supérieur en régime héli-pélagique.

Une évaluation de la superficie du Golfe, limitée à l'isobathe de 500 m, a fourni une valeur de 18×10^{10} m². Si cette surface était uniformément recouverte d'une épaisseur de 30 cm de sédiments et pour une densité humide de 2, le tonnage représenté serait de l'ordre de 10^{11} tonnes, équivalant à $1,5 \times 10^7$ tonnes d'apports annuels. En adoptant une teneur moyenne de 35 % de carbonate de calcium, la masse des sédiments terrigènes déposée annuellement sur les fonds du Golfe serait donc d'environ 10^7 tonnes. Ce chiffre est supérieur à l'estimation des apports fluviaux annuels ($6,4 \times 10^6$ tonnes), mais l'ordre de grandeur est équivalent.

Compte tenu des réserves qu'impose le caractère approximatif de ces évaluations, il semble donc qu'il existe à l'échelle de l'Holocène supérieur un équilibre entre l'importance des apports fluviaux et la quantité de sédiment terrigène accumulée dans le golfe de Gascogne. Dans cette hypothèse, le plateau continental serait court-circuité, mais il est plus vraisemblable d'admettre qu'il est le siège d'accumulations locales et temporaires. D'autre part, des apports venant du S., du N. ou de l'W. à la faveur de la circulation océanique profonde ne sont pas à exclure, bien que l'on ne puisse encore prétendre évaluer leur importance. Le tonnage annuel du carbonate de calcium déposé sur la pente et dans le bassin profond est de l'ordre de 3×10^6 t (le tiers des apports terrigènes).

Des observations satellites ont permis de mettre en évidence, à l'aplomb de la pente dans la zone de Mériadzek, des « blooms » de coccolithes, consistant essentiellement en *Emiliana huxleyi*. D'après HOLIGAN *et al.* (1983) ces blooms représenteraient une production de 10^6 tonnes de carbonates en l'espace de quelques semaines, du même ordre de grandeur que la masse des sédiments biogènes accumulés annuellement.

MORPHOLOGIE-SÉDIMENTOLOGIE

La répartition des sédiments telle qu'elle nous apparaît suggère donc l'existence de transferts sédimentaires importants entre la plateforme externe, la pente continentale et le domaine abyssal. Ces transferts sédimentaires concerneraient essentiellement les lutites mises en suspension à la faveur de renforcements épisodiques des actions hydrodynamiques et évacuées vers la pente et les canyons sous la triple influence des courants tidaux, de la circulation résiduelle et de la gravité. Ce processus paraît particulièrement actif entre La Chapelle et le canyon d'Audierne. Au niveau de la Petite Sole, les faciès vaseux « transgressifs » de la pente continentale supérieure selon l'expression de LE DANOIS suggèrent que le sens des transferts pourrait être inversé, le même phénomène se traduit sur le plateau armoricain externe par la présence de boues à foraminifères.

En définitive, l'image qui ressort des observations réalisées est celle d'une variabilité beaucoup plus importante que celle que l'on pouvait a priori supposer. Ceci est particulièrement vrai pour le bassin profond qui, dans la zone N. du Golfe, est loin de présenter les traits d'une « plaine abyssale » et semble directement influencé par les apports en provenance de la plateforme externe. Il nous appartient désormais de préciser la variabilité spatiale de la distribution des sédiments et d'étudier les modalités des processus sédimentaires impliqués au moyen de stations d'observations permettant des enregistrements longues durées de divers paramètres au niveau de l'interface benthique : vitesse du courant, teneur en suspension, érosions mécanique et biologique.

Nous remercions vivement les officiers et marins des navires océanographiques et nos collègues biologistes qui nous ont permis l'étude des échantillons prélevés lors des campagnes BIOGAS. Nous remercions également nos collègues du Centre océanologique de Bretagne : L. PASTOURET, R. KERBRAT, S. MARQUES, et les stagiaires de l'Université de Bretagne occidentale qui ont participé à l'étude des échantillons : D. CARRÉ pour la prise en charge de l'illustration et M. LE MENN et M. L. QUENTEL pour la dactylographie.

AUFFRET, G. A. - 1983 - Dynamique sédimentaire de la marge continentale celtique. Thèse Doctorat État - Univ. Bordeaux I, 335 p.

AUFFRET, G. A., PASTOURET, L., KERBRAT, R. - 1975 - Dynamique sédimentaire au bas de la Marge continentale armoricaine, exemple de la Ride Aegis. *IX^e Congrès International de Sédimentologie*, Nice, thème 8, 1-7.

AUFFRET, G. A., BERTHOIS, L., ALLEN, G. P. et DOUVILLE, J. L. - 1976 - Intérêt de la connaissance des processus sédimentaires sur la façade atlantique du plateau continental français pour le contrôle des rejets industriels. *Soc. Hydrotechn. Fr.*, XIV^e Journées de l'Hydraulique, II, 9, 10 p.

AUFFRET, G. A. et PASTOURET, L. - 1977 - Sur les modalités de la sédimentation profonde actuelle dans le golfe de Gascogne. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7), XIX, n° 2, 243-248.

AUFFRET, G. A. - 1979 - Essai de caractérisation de quelques régimes sédimentaires ayant prévalu sur la marge N. du golfe de Gascogne depuis le début du Cénozoïque. *Bull. Soc. géol. Fr.* XXI, n° 5, 575-584.

AUFFRET, G. A., SICHLER, B., COLENO, B. - 1981 - Deep-sea sediments texture and magnetic fabric, indicators of bottom current regime. *Oceanol. Acta*, V. 4, n° 4, 475-488.

AUFFRET, G. A., SICHLER, B. - 1982 - Holocene sedimentary regime in two sites of the Northeastern Atlantic slope. *Actes Coll. Intern. C.N.R.S.*, Bordeaux, *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine*, Bordeaux, n° 31, 181-193.

MORPHOLOGIE-SÉDIMENTOLOGIE

- BERTHOIS, L., BRENOT, R. - 1957 - Note préliminaire sur la topographie du talus du plateau continental dans le golfe de Gascogne. *Rev. Trav. I.S.T.P.M.*, XXI, 3, 435-437.
- BERTHOIS, L., BRENOT, R. - 1958 - La morphologie sous-marine du talus du plateau continental entre le S. de l'Irlande et le cap Ortegal (Espagne). *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, V, 25, n° 2, 111-114.
- BERTHOIS, L., BRENOT, R. - 1960 - La morphologie sous-marine du talus du plateau continental entre le S. de l'Irlande et le cap Ortegal (Espagne). *Journal du Conseil International pour l'Exploitation de la Mer*, XXV, n° 2, 111-114.
- BERTHOIS, L., BRENOT, R. - 1961 - Carte bathymétrique en 12 feuilles au 1/300 000, du talus du plateau continental entre l'Irlande et l'Espagne. *Pub. I.S.T.P.M.*
- BERTHOIS, L., BRENOT, R. - 1962 - Bathymétrie du secteur atlantique du banc Porcupine (W. de l'Irlande) au cap Finistère (Espagne). Morphologie et géologie sous-marine. *Rev. Trav. I.S.T.P.M.*, 26, n° 2, 219-272.
- BERTHOIS, L., BRENOT, R. - 1964 - Bathymétrie du talus du plateau continental à l'W. de la Péninsule Ibérique du cap Finistère au cap Saint-Vincent. *Procès verbal de la 32^e Réunion de la Commission Internationale pour l'Exploitation de la Mer*.
- BERTHOIS, L. - 1974 - Carte bathymétrique du golfe de Gascogne à l'échelle de 1/500 000 à 46° de latitude N., en 6 feuilles. *Publication du CNEOX*.
- BERTHOIS, L. - 1976 - Carte bathymétrique provisoire au 1/250 000 de l'entrée de la Manche. *Publication du CNEOX et de l'IFP*
- BOUYASSE, P., LE LANN, F., SCOLARI, G. - 1979 - Les sédiments superficiels des approches occidentales de la Manche. *Marine Geology*, 29, 107-135.
- CARALP, M., KLINGEBIEL, A., LAMY, A., LATOUCHE, C., MOYES, J., VIGNEAUX, M. - 1968 - Étude micropaléontologique, sédimentologique et géochimique de quelques carottes de sédiments récents du golfe de Gascogne. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine*, 5, 3-73.
- CARALP, M. - 1970 - Essai de stratigraphie du Pléistocène marin terminal d'après les paléoclimats observés dans les carottes du golfe de Gascogne. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 71, XII, 1, 114-119.
- CARALP, M., PUJOS, M. - 1970 - Les Foraminifères benthiques et planctoniques d'une carotte atlantique (golfe de Gascogne): variations climatiques du milieu marin au cours du Quaternaire récent. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7, XII, 1, 114-119.
- CARALP, M. - 1971 - Les Foraminifères planctoniques du Pléistocène terminal dans le golfe de Gascogne, interprétation biostratigraphique et paléoclimatique. *Thèse Doc. État Sc. Nat.*, Univ. Bordeaux I, n° 333 et *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine*, n° 11-1, 187 p.
- CARALP, M., VIGNEAUX, M. - 1976 - Données actuelles sur la sédimentation récente dans le golfe de Gascogne. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine*, 19: 87-147.
- DEBYSER, J. - 1961 - Contribution à l'étude géochimique des vases marines. Paris, Technip. (I.F.P.), 249 p.
- GONTHIER, E. - 1972 - Faciès et processus sédimentaires dans un canyon sous-marin du golfe de Gascogne: le canyon Gascogne I. *Thèse 3^e cycle*, Bordeaux I, n° 983, 130 p.
- GONTHIER, E., KLINGEBIEL, A. - 1973 - Faciès et processus sédimentaires dans le canyon sous-marin Gascogne I. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine*, n° 13, 163-262.
- GROUSSET, F. - 1977 - Étude géologique du Quaternaire terminal de la zone Mériadzek-Trevelyan (golfe de Gascogne). *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine*, Bordeaux, n° 22, 75-122, 36 fig.
- HEEZEN, B. C., THARP, M., EWING, M. - 1959 - The floors of the oceans. I: the N. Atlantic. *Geol. Soc. America*, special paper, 65, 122 p.
- HINSBERGER, F. - 1970 - L'Iroise et les abords d'Ouessant et de Sein. Étude de morphologie et de sédimentologie sous-marines. *Thèse Doc. État, Lettres*, Paris, Caen, 310 p.
- HOLM-HANSEN, O. - 1971 - Determination of microbial biomass in the deep-ocean profiles. In: *Fertility of the Sea*. Ed. J. D. Costlow, Gordon and Breach, 197-207.
- KHRIPOUNOFF, A. S. - 1979 - Relations trophiques dans l'écosystème benthique

- abyssal atlantique : description et bilan énergétique. *Thèse 3^e cycle*, Univ. Paris VI, 132 p.
- LARSONNEUR, C., VASLET, D., AUFFRET, J. P. - 1980 - Les sédiments superficiels de la Manche. Notice explicative de la carte au 1/500 000. Ed. B.R.G.M.
- LAUBIER, L., SIBUET, M. - 1977- Campagnes Biogas. *Publ. CNEOX Résult. camp. mer*, n° 11, 57 p.
- LE DANOIS, E. - 1948 - Les profondeurs de la mer - trente ans de recherches sur la faune sous-marine au large des côtes de France. Payot, Paris, 303 p.
- MAUVIEL, A. - 1979 - Observations sur les figures sédimentaires liées à l'activité organique en milieu profond. *D.E.A.*, Univ. Bretagne Occidentale, 72 p., non publié.
- MAUVIEL, A. - 1982 - La bioturbation actuelle dans le milieu abyssal de l'océan Atlantique N. *Thèse 3^e cycle*, Univ. Bretagne occidentale, Brest, 103 p.
- MAUVIEL, A., NGUYEN, H. V., CHESSELET, R., SIBUET, M., YOKOYAMA, Y., AUFFRET, G. A. - 1982 - Étude des variations des taux de bioturbations par la spectrométrie gamma non destructive (GeHP), dans trois zones sédimentaires de l'Atlantique N, à 2 000 m et à plus de 4 000 m de profondeur. *Actes Coll. Int. C.N.R.S.*, Bordeaux. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine*, n° 31, 257-274.
- Mc CAVE, I. N. - 1972 - Transport and escape of fine grained sediment from shelf areas. In: Shelf sediment transport. Eds. D. J. P. Swift, D. B. Duane et O. H. Pilkey, Dowden-Hutchinson and Ross, Inc., Stroudsburg, Pennsylvania, 225-248.
- MURRAY, J., RENARD, A. F. - 1891 - Report on deep-sea deposits based on the specimen collected during the voyage of « H.M.S. Challenger ». London, Longmans. Ed. New York, Johnson Reprint Co, 1965.
- PASTOURET, L., BEUZART, P., MONTI, S. - 1982 - Présentation de cartes bathymétriques de la marge continentale armoricaine et golfe de Gascogne. *Bull. Soc. géol. Fr.*, XXIV, n° 2, 407-411.
- PINOT, J. P. - 1972 - Canyons et vallées du précontinent breton : hypothèse sur le mécanisme et l'âge de leur formation. *C.R. somm. Soc. géol. Fr.*, 3, 149-150.
- PINOT, J. P. - 1974 - Le précontinent breton entre Penmarc'h, Belle-Ile et l'escarpement continental. Étude géomorphologique. Lannion Inpram, 256 p.
- PUJOL, C., DUPRAT, J., GONTHIER, E., MOYES, J., PUJOS-LAMY, A. - 1973 - Résultats préliminaires de l'étude effectuée par l'Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine sur les carottes prélevées dans le golfe de Gascogne lors de la mission Gestlante IV (1^{re} partie 6-14 mars 1972). *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine*, n° 13, 147-162.
- PUJOL, C., TURON, J. L. - 1974 - Paléoclimatologie et stratigraphie du Quaternaire terminal du golfe de Gascogne déduites de l'analyse des Foraminifères planctoniques et des ensembles sporopolliniques des sédiments marins. *Boreas*, Oslo, 3, 99-104.
- SWIFT, D. J. P., LUDWICK, J. C. - 1976 - Substrate response to hydraulic process : grain size frequency distributions and bed forms. In : Marine sediment transport and environmental management. J. Wiley and Sons, New York, 159-199.
- VANNEY J. R. - 1969 - Le précontinent du centre du golfe de Gascogne : recherches géomorphologiques. École Pratique des Hautes Études. Lab. Géomorph. Dinard, mémoire 16, 365 p.
- VANNEY, J. R. - 1977 - Géomorphologie de la marge continentale sud-armoricaine. SEDES (Paris), 473 p.
- VIGNEAUX, M., CARALP, M., DUMON, J. C., KLINGEBIEL, A., LATOUCHE, C., MOYES, O., PRUD'HOMME, R. - 1970 - Bilan des travaux de géologie marine effectués en 1969 dans le golfe de Gascogne par l'Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine. n° Sp., 107 p., 19 pl., 32 cartes.
- VIGNEAUX, M. - 1974 - The geology and sedimentation history of the Bay of Biscay. In : The ocean basins and margins, vol. 2. The North Atlantic A. E. M. Nairn and F. G. Stehli, New York, London, Ed. Plenum Press, 273-314.

5.

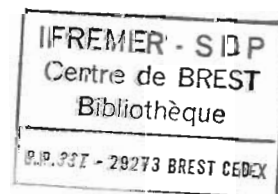
LE FLUX ORGANIQUE PARTICULAIRE ET SES TRANSFORMATIONS À L'INTERFACE EAU-SÉDIMENT

A. KHRIPOUNOFF, P. CRASSOUS,
D. DESBRUYÈRES et J. R. LE COZ (*)

RÉSUMÉ. — Cinq pièges à particules ont été déployés durant une semaine à 45 jours en période automnale sur 3 stations du programme BIOGAS dans le golfe de Gascogne. Dans le même temps, un échantillonnage intensif du sédiment superficiel a été réalisé à l'aide d'un carottier USNEL. Nos résultats montrent que le flux de carbone organique est de 2,92 mg/m²/jour à la station 1 (2 100 m), 4,28 mg/m²/j à la station 3 (4 200 m) et 2,31 mg/m²/j à la station 4 (4 800 m). La concentration en carbone organique des particules est en moyenne de 4,2 % du matériel récolté par les pièges. Celle des sédiments superficiels est plus faible en moyenne d'un facteur 10. Près de 90 % de la matière organique arrivant sur le fond est donc oxydée à l'interface eau-sédiment par les organismes ce qui correspond à une consommation d'oxygène égale à 6 ml/O₂/m²/jour. La composition biochimique des particules est caractérisée par la prédominance des composés néobiogéniques dans la matière organique totale (50 %). On trouve ensuite, par ordre décroissant les protéines (26 %), les glucides (17 %), les lipides (7 %). Les préférences nutritionnelles des animaux qui s'alimentent sur ces particules se portent d'abord sur les lipides puis sur les protéines et les glucides les plus facilement mis en solution. Enfin, l'étude du taux de minéralisation de la matière organique du flux particulaire indique que les molécules néobiogéniques participent pour moitié au bilan énergétique global de l'écosystème benthique abyssal.

ABSTRACT. — Five particle traps have been deployed during one week to 45 days during Fall on three stations of the BIOGAS program in the bay of Biscay. During the same time, intensive sampling of superficial sediment has been performed using a USNEL spade corer. The results show that the organic carbon flux is 2.92 mg.m⁻².d⁻¹ at station 1 (2 100 m), 4.28 mg.m⁻².d⁻¹ at station 3 (4 200 m) and 2.31 mg.m⁻².d⁻¹ at station 4 (4 800 m). Organic carbon concentration of the particles averages 4.2 % of the total matter collected in the traps. The organic carbon concentration of the superficial sediment as an average is lower by one order of magnitude. Nearly 90 % of the organic matter reaching the bottom is thus oxidized at the water sediment boundary, which corresponds to an oxygen consumption of 6 ml.O₂.m⁻².d⁻¹. The biochemical composition of the particles is characterized by the dominance of neobiogenic compounds in the total organic matter (50 %). In decreasing order come the proteins (26 %), the glucids (17 %), the lipids (7 %). The nutritional choices of the animals feeding on these particles first rely on lipids, then the easily dissolved proteins and glucids. At the end, the study of the mineralisation rate of the organic matter of the particle flux indicates that the neobiogenic molecules participate for a half to the global energetic balance of the abyssal benthic ecosystem.

(*) IFREMER, Centre de Brest, BP 337, 29273 Brest Cedex - France
Contribution IFREMER 13.



FLUX PARTICULAIRE

flux organique particulaire, écosystème profond, interface eau-sédiment, golfe de Gascogne.
organic particulate flux, Biscay bay, deep sea ecosystem, water-sediment interface.

INTRODUCTION

La nutrition étant la base de tout processus vital, la question des sources d'énergie disponible au fond des océans et leur utilisation fut posée dès la découverte d'une faune hétérotrophe dans les abysses. Dès 1888, AGASSIZ émit l'hypothèse selon laquelle la matière organique produite en surface est transportée passivement sous l'effet de la gravité de son lieu de synthèse vers les profondeurs océaniques. A cette sédimentation marine s'ajoute le transport éolien de matériel d'origine terrestre incluant tous les polluants produits par l'activité humaine. A l'interface eau-sédiment, les particules organiques subissent une minéralisation intense mais incomplète sous l'action des organismes benthiques : une partie de la matière va s'accumuler en se liant plus ou moins fortement au matériel minéral.

L'utilisation récente d'échantillonneurs, tels que les bouteilles de grand volume, les pompes *in situ* (BISHOP *et al.*, 1977) et des pièges à particules de forme variée (HONJO, 1978 ; HINGA *et al.*, 1979, ROWE et GARDNER, 1979), a permis de quantifier les apports verticaux dans plusieurs zones de l'océan mondial. En général, le rôle du flux particulaire vertical comme source de nourriture n'a été étudié que sous forme globale en terme de carbone organique (ROWE et GARDNER, 1979 ; HINGA *et al.*, 1979) ou bien en considérant des molécules indicatrices d'événement ou d'origine (CRISP *et al.*, 1979 ; LEE et CRONIN, 1982 ; DE BAAR *et al.*, 1983). Dans tous ces cas, le sédiment n'a pas été pris en considération.

Le but de ce travail est d'étudier, à partir des données d'analyses élémentaires et biochimiques du flux vertical et du sédiment superficiel, les modifications qualitatives et quantitatives que subissent les particules organiques sous l'action des organismes benthiques abyssaux. Pour réaliser cette étude, quatre stations de la radiale N. du programme BIOGAS ont été prospectées depuis 1980 : échantillonnage intensif du sédiment à l'aide d'un carottier USNEL (HESSLER et JUMARS, 1974 ; KHRIPOUNOFF *et al.*, 1980) et mesures du flux particulaire en utilisant des pièges à particules conçus et réalisés au Centre océanologique de Bretagne.

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.1. LIEU ET MÉTHODES DE PRÉLÈVEMENT

Les pièges à particules décrits par GUENNEGAN (annexe 3) ont été mouillés à 200 m au-dessus du fond sur les stations 1, 3 et 4 du programme BIOGAS. Afin d'étudier les variations spatiales des apports verticaux sur la station 1, trois pièges ont été déposés, durant un mois, distants les uns des

autres de moins de 200 m. Après récupération des pièges, les particules sont conservées à bord au réfrigérateur après empoisonnement au NaN_3 .

Les prélèvements de sédiment superficiel ont été effectués à l'aide du carottier USNEL dans les stations 1 (19 prélèvements), 2 (19 prélèvements) et 3 (12 prélèvements). Le carottier sitôt à bord, un sous-échantillon de sédiment superficiel est prélevé sous forme d'une microcarotte de 3 cm de diamètre qui est ensuite congelée à -30°C .

1.2. ANALYSE AU LABORATOIRE

Les particules recueillies par les pièges sont fractionnées sur un tamis de $63\ \mu\text{m}$ de vide de maille. Chaque fraction est ensuite rincée rapidement à l'eau distillée puis lyophilisée et enfin pesée. Le sédiment est manipulé selon la même procédure après décongélation.

Les analyses biochimiques utilisées pour chaque fraction de sédiment et particules sont schématisées à la figure 1. Les détails de chaque technique utilisée sont décrits par LE COZ (annexe 4).

En résumé, le carbone total et l'azote sont dosés directement à l'aide de l'auto-analyseur automatique C.H.N. Hewlett Packard 185 B. La concentration en carbone organique est mesurée par l'auto-analyseur LECO après décarbonatation à l'acide d'un poids connu de sédiment. Les lipides sont dosés par méthode gravimétrique après extraction par un solvant organique dans une cuve à ultrasons et purification. Les glucides sont dosés par la méthode de DUBOIS *et al.*, (1956) adaptée au sédiment par LIU *et al.*, (1973). Les protéines mises en solution sont dosées par une méthode dérivée de celle de LOWRY *et al.*, (1951). Enfin les protéines insolubles sont quantifiées sous forme d'acides aminés par la méthode à la fluorescamine (STEIN *et al.*, 1973).

2. RÉSULTATS

2.1. COMPOSITION ÉLÉMENTAIRE DU FLUX PARTICULAIRE

Le flux de matière sèche mesuré par les différents pièges à particules dans le golfe de Gascogne en période automnale varie entre $51,88\ \text{mg/m}^2/\text{jour}$ à la station 1 à 2 100 m de profondeur, $130,51\ \text{mg/m}^2/\text{jour}$ à la station 3 à 4 200 m et $60,45\ \text{mg/m}^2/\text{jour}$ à la station 4 à 4 800 m. Ni la profondeur d'immersion ni l'éloignement des côtes ne semblent intervenir sur la quantité du matériel arrivant sur le fond. L'étude des taux de carbonates et de la granulométrie des prélèvements permet d'observer l'origine différente des apports entre la station 1 et la station 3. A la station 1, le flux de CaCO_3 d'origine pélagique est de $29,67\ \text{mg/m}^2/\text{jour}$ soit plus de 57 % du flux total (tabl. 1). La granulométrie est caractérisée par une répartition presque égale entre la fraction $> 63\ \mu\text{m}$ et la fraction fine. Dans la station intermédiaire, le flux de CaCO_3 ne représente plus que 47 % du total et la part des particules fines augmente très nettement. Il existe

FLUX PARTICULAIRE

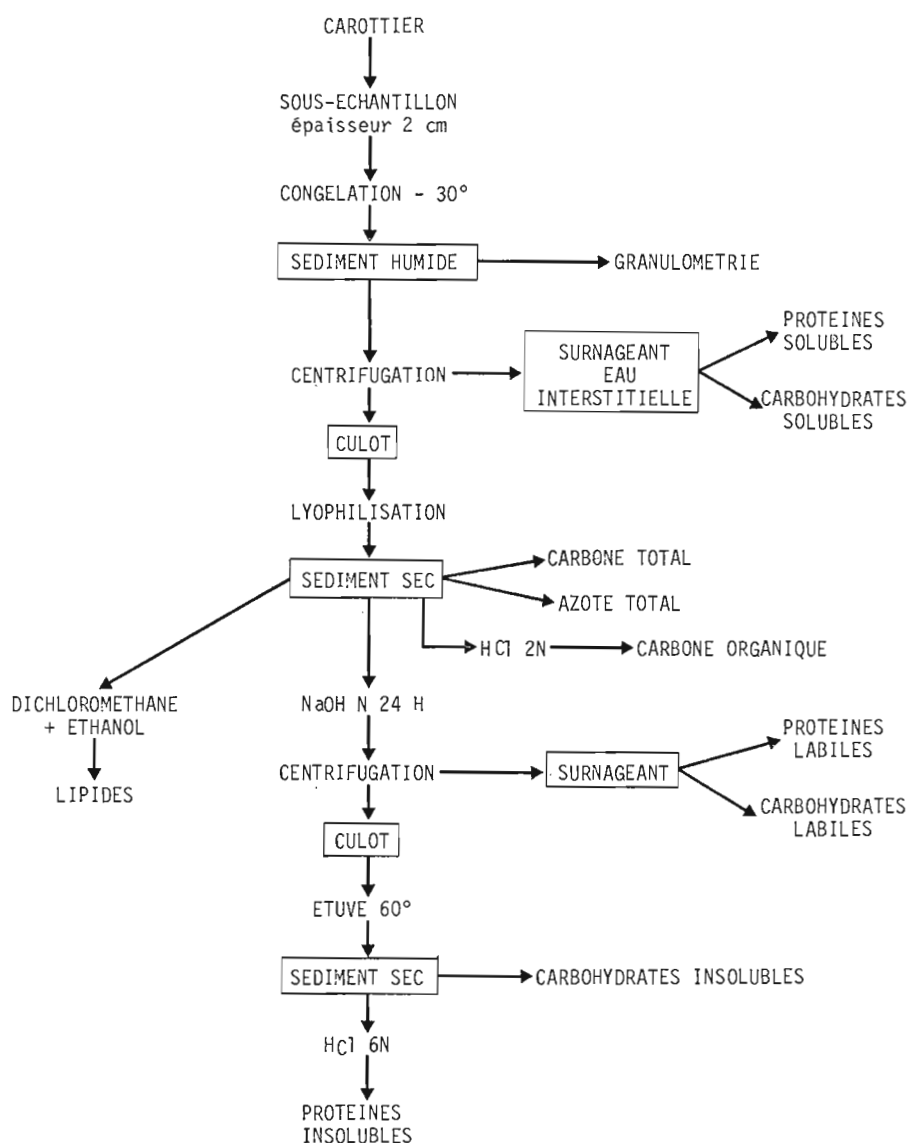


Fig. 1. — Séquence d'extraction et d'analyse des différents constituants de la matière organique des sédiments et des particules.

dans cette station 3, une dilution du matériel provenant directement de la surface, riche en CaCO_3 , par des composés minéraux plus fins de type argileux d'origine plus continentale (tabl. 1).

Le flux en carbone organique est faible dans le golfe de Gascogne (2,31 à 4,28 mg carbone organique/m²/jour), ce qui représente moins de 5 % de l'ensemble du matériel arrivant sur le fond. Le maximum se situe sur la station intermédiaire, et le minimum sur la station la plus océanique. Si en terme de flux total la station 4 est légèrement plus riche que la station 1, par contre cet ordre s'inverse en terme de flux de carbone organique. Ce phénomène est tout simplement dû à une plus forte concentration en matière organique des particules de la station la moins profonde (tabl. 2). On peut penser que le temps de sédimentation étant plus court à la station 1 comparé à celui des autres stations deux fois plus profondes, la matière organique liée à cette sédimentation doit subir moins d'altération sous l'action chimique et bactérienne dans la colonne d'eau.

L'hétérogénéité des apports sur une zone restreinte a pu être étudiée en déposant près du fond trois pièges distants de quelques centaines de mètres les uns des autres. Les résultats obtenus (tabl. 1) montrent que les variations de flux par rapport à la moyenne est faible, environ 10 %, aussi bien en terme de flux total que de flux de carbone organique. A la vue de ce premier résultat sur la microdistribution des apports, on peut envisager l'utilisation des mesures obtenues avec un piège unique mouillé sur une période ne dépassant pas un mois.

Trois mesures *in situ* de production primaire échelonnées sur une période de un mois ont été réalisées au-dessus de la terrasse de Mériadzek. La production photosynthétique est égale à 480 mg C/m²/jour durant la période septembre-octobre. Le flux organique arrivant sur le fond par 2 100 m de profondeur ne représente donc plus que 0,6 % de la production de surface.

2.2. COMPOSITION BIOCHIMIQUE DES PARTICULES

La matière organique des particules comme celle des sédiments est composée de deux grands groupes de molécules :

- 1) le groupe des molécules biogéniques qui compose la matière vivante : glucides, protéines et lipides,
- 2) le groupe des molécules néobiogéniques ou « humus » qui est le résultat de la transformation ou de la condensation des molécules biogéniques sous l'action chimique et bactérienne.

Ce dernier groupe est par définition un mélange complexe de composés de poids moléculaires variables qui ont pour seul caractère commun de ne pas réagir positivement aux méthodes d'analyse des sucres, protéines et lipides. L'estimation quantitative de cet humus ne peut être réalisée que par différence entre le carbone organique total et les carbones lipidiques, glucidiques et protéiques ou entre la matière organique totale et les lipides, glucides et protéines.

La composition biochimique des particules recueillies à 200 m au-dessus du fond aux stations 1, 3 et 4 est donnée dans le tableau 2. Ces résultats montrent que les molécules transformées, absentes de la matière vivante, représentent la moitié de la masse organique arrivant sur le fond, soit une concentration qui varie de 28 mg/g à 17 mg/g de particules sèches. Les protéines (25 % du total organique) sont le deuxième type de molécules par ordre d'importance. La fraction hydrolysable soluble dans la soude est

FLUX PARTICULAIRE

Tableau 1
Résultats des mesures de flux aux stations 1, 3 et 4 du programme BIOGAS.

	STATION 1						Ecart-type	STATION 3		STATION 4	
	P ₁ 4 jours	P ₂ 45 jours		P ₃ 45 jours		Moyenne		P ₄ 45 jours		P ₀ 6 jours	
	Total	> 63 µm	< 63 µm	> 63 µm	< 63 µm			> 63 µm	< 63 µm	> 63 µm	< 63 µm
Flux total mg/m ² /j	47,38	21,64	37,56	21,36	27,69	51,88	6,40	40,03	90,48	32,04	28,41
Flux carbone organique mg/m ² /j	2,72	1,36	1,85	1,33	1,51	2,92	0,26	1,49	2,79	2,31	
Flux carbone minéral mg/m ² /j	3,33	2,03	2,11	1,81	1,40	3,56	0,51	2,71	4,74	2,84	
Flux carbonate mg/m ² /j	27,75	16,92	17,58	15,08	11,67	29,67	4,22	22,58	39,50	23,67	
Flux azote total mg/m ² /j	0,42	0,31	0,29	0,24	0,39	0,55	0,11	0,21	0,38	0,27	

Tableau 2
Composition biochimique des particules recueillies aux stations 1, 3 et 4 du programme BIOGAS.

	STATION 1					Ecart-type	STATION 3		STATION 4	
	P ₁ total	P ₂ > 63 µm < 63 µm		P ₃ > 63 µm < 63 µm			Moyenne	P ₄ > 63 µm < 63 µm		P ₀ total
Carbone organique mg/g	57,40	63,03	49,22	62,49	54,57	56,56	2,03	37,35	30,86	34,96
		54,25		58,03				32,85		
Protéines dans NaOH mg/g	19,27	21,63	15,68	21,79	16,15	18,57	0,71	13,22	7,24	10,13
		17,85		18,60				9,08		
Protéines totales mg/g	25,79	33,85	25,19	30,31	25,72	27,28	1,33	20,45	11,16	19,02
		28,34		27,71				14,01		
Glucides dans NaOH mg/g	3,78	6,22	4,57	6,83	3,95	4,72	0,81	3,71	2,20	1,69
		5,17		5,20				2,66		
Glucides totaux mg/g	15,31	18,58	16,60	18,48	17,11	16,78	1,29	13,99	10,71	18,05
		17,32		17,71				11,71		
Lipides totaux mg/g	7,82	8,53	7,09	11,39	9,03	8,49	1,35	5,14	3,44	5,82
		7,61		10,65				3,96		
Autres composés organiques mg C/g	31,08	30,49	23,21	29,67	26,57	28,29	2,62	16,47	17,62	16,76
		25,87		27,92				17,28		
Azote total	8,84	14,52	7,82	11,43	13,98	10,66	2,04	5,34	4,19	5,42
		10,27		12,87				4,54		
Carbone minéral	70,40	93,93	56,10	84,96	50,60	68,62	2,67	67,82	52,45	42,70
		69,90		65,55				57,17		

la partie théoriquement la plus labile. Elle compose 65 % des protéines totales aux stations 1 et 3 et encore 53 % à la station 4. La disponibilité de la fraction protéique semble plus faible sur les particules recueillies à plus grande profondeur. Les protéines des particules correspondent en moyenne à la moitié de l'azote total, l'autre moitié étant constituée d'ammoniaque fixée et de molécules non protéiques (STEVENSON et TILO, 1966).

La quantité de glucides en équivalent glucose varie de 17 mg/g à 11,7 mg/g de particules sèches, soit 20 % de carbone organique total. Les sucres solubles dans la soude représentent, dans les stations 1 et 3, 25 % des sucres totaux alors qu'ils n'en constituent plus que 9 % dans la station la plus océanique. Enfin, les lipides, en moyenne 6 % du carbone organique total, sont le groupe de molécules le moins abondant dans les particules (DE BAAR *et al.*, 1983). D'une façon générale, le tableau 2 montre que quel que soit le lieu de prélèvement, la fraction grossière > 63 μm , où sont incluses les pelotes fécales, est toujours plus riche en composés organiques que la fraction fine.

2.3. COMPOSITION ÉLÉMENTAIRE DES SÉDIMENTS

La matière organique contenue dans le sédiment est composée non seulement de matière organique soluble ou particulaire inerte, mais aussi d'organismes vivants. La présence de ces derniers peut constituer un biais dans l'estimation de la teneur en composés nutritifs dans le sédiment. La comparaison entre la concentration en matière organique d'un sédiment entier et celle de sa fraction fine inférieure à 63 μm montre (tabl. 3) qu'il n'existe pas de différence significative pour des composés comme le carbone organique, les protéines, les glucides solubles dans la soude ou les glucides totaux. Seule la concentration en azote total et en carbone minéral est modifiée par le tamisage, et donc par l'élimination de la fraction grossière composée essentiellement de tests calcaires. Les résultats obtenus sur l'ensemble du sédiment sont peu modifiés par la présence d'organismes benthiques. Il est bien entendu que les bactéries n'ont pu être éliminées par le tamisage ; cependant, d'après DEMING (comm. pers.), la biomasse bactérienne est négligeable par rapport à celle des métazoaires dans le sédiment abyssal.

Dans le golfe de Gascogne, la teneur en carbone organique du sédiment superficiel (2 cm supérieurs) est de $3,82 \pm 0,38$ mg/g de poids sec à la station 1 par 2 100 m, $3,33 \pm 0,25$ mg/g à la station 2 par 2 900 m, et enfin $4,02 \pm 0,34$ mg/g à la station 3 par 4 200 m (tabl. 4). Il n'existe pas de différence significative entre la station 1 et 3. Par contre, la station 2 semble plus pauvre en composés organiques. Si on considère le sédiment en termes de volume *in situ*, les variations des concentrations entre les stations sont différentes. On obtient $46,62$ g C/m² sur 2 cm d'épaisseur (station 1), $46,88$ g C/m² (station 2) et $54,02$ g C/m² (station 3). Dans cette unité, la station 3 est plus riche que les deux autres. Cette différence de classement par rapport à une analyse exprimée en poids de sédiment sec est liée à la teneur en eau des différents sédiments. L'eau a pour effet de diluer plus ou moins fortement les éléments dosés (tabl. 4). L'azote total varie de $0,67 \pm 0,07$ mg/g à la station 1, 0,53 à 0,05 mg/g à la station 2 et $0,57 \pm 0,08$ mg/g à la station 3. Un enrichissement en composés azotés est

FLUX PARTICULAIRE

Tableau 3

Analyses de la matière organique d'un sédiment tamisé et non tamisé.

	SEDIMENT TOTAL (MOYENNE SUR 12 ECHANTILLONS)	SEDIMENT TAMISE SUR 63 µm RESULTAT RAMENE A 100 % DU SEDIMENT TOTAL	TEST ANOVA P > 0,05
Protéines solubles dans NaOH mg/g	0,60 ± 0,05	0,59 ± 0,05	Pas de différence
Glucides solubles dans NaOH mg/g	0,22 ± 0,03	0,22 ± 0,02	Pas de différence
Glucides totaux mg/g	2,57 ± 0,10	2,46 ± 0,13	Pas de différence
Carbone organique mg/g	5,1 ± 0,3	4,7 ± 0,4	Pas de différence
Azote total mg/g	0,76 ± 0,06	0,69 ± 0,04	Différence significative
Carbone minéral mg/g	69,9 ± 2,00	53,3 ± 1,3	Différence significative

Tableau 4

Composition élémentaire des sédiments de la station 1, 2 et 3 du programme BIOGAS.

	STATION 1 (19 carottes)	STATION 2 (19 carottes)	STATION 3 (12 carottes)	TEST DE VARIANCE P > 0,05	
% d'eau	55,4	51,5	52,9	St ₁ ≠ St ₂ ≠ St ₃	
Carbone organique	mg/g	3,82 ± 0,38	3,33 ± 0,25	4,02 ± 0,34	St ₁ = St ₃ ≠ St ₂
	g/m ² /2 cm	46,52 ± 4,07	46,88 ± 2,90	54,02 ± 5,16	St ₁ = St ₂ ≠ St ₃
Azote total	mg/g	0,67 ± 0,07	0,53 ± 0,05	0,57 ± 0,08	St ₁ ≠ St ₂ = St ₃
	g/m ² /2 cm	8,15 ± 0,61	7,36 ± 0,37	7,72 ± 1,09	
C/N	5,7	6,5	7,05		
Carbone minéral	mg/g	72,8 ± 1,41	77,7 ± 2,3	62,3 ± 1,57	St ₁ ≠ St ₂ ≠ St ₃
	g/m ² /2 cm	890 ± 74	1 084 ± 60	838 ± 32	
% de fraction grossière > 63 µm	16	55	21		

nettement marqué sur la terrasse de Mériadzek. De ce fait, il existe un gradient du rapport C organique/N total positivement relié à la profondeur. La concentration en carbone minéral est maximale dans la station 2 qui possède aussi la granulométrie la plus grossière.

En profondeur dans le sédiment, la concentration en carbone organique décroît régulièrement dans tous les sédiments, jusqu'à 12 cm de profondeur à la station 2 et 15 cm aux stations 1 et 3 (fig. 2). Puis à plus grande profondeur, elle se stabilise à une valeur égale à environ 35 % du carbone organique de la surface. Supposons maintenant que le flux de matériel non organique est constant dans le temps et en profondeur dans le sédiment. Cette hypothèse n'est pas sans fondement car, par exemple, il n'existe pas de grande différence en carbone minéral entre les particules et le sédiment sous-jacent dans les stations. Dans ce cas, à tout niveau, le flux de matière minérale est égal au flux total diminué du flux de matière organique mesuré par les pièges soit 46,05 mg de matière inorganique/m²/jour à la station 1 et 121,95 mg/m²/jour à la station 3. Connaissant le pourcentage en carbone organique dans les sédiments à différentes profondeurs par rapport au flux minéral stable, il est possible de calculer en première approche le flux de carbone organique à différentes profondeurs dans les sédiments : c'est le produit du flux minéral par la teneur en carbone organique dans le sédiment exprimé en pourcentage. A la station 1, on obtient un flux de 0,176 mg C/m²/jour en surface à la station 1 et 0,115 mg C/m²/jour à 15 cm de profondeur et un flux de 0,483 mg C/m²/jour en surface et 0,305 mg C/m²/jour à 15 cm de profondeur à la station 3.

2.4. COMPOSITION BIOCHIMIQUE DES SÉDIMENTS DU GOLFE DE GASCOGNE (tabl. 5)

L'estimation du contenu énergétique de chacun des éléments organiques a été calculée à partir des données obtenues sur 19 prélèvements en connaissant leur valeur calorifique moyenne : 5 650 cal/g pour les protéines, 4 100 cal/g pour les glucides, 9 450 cal/g pour les lipides et 11 000 cal/g pour le carbone organique (BRODY, 1945 ; SALONEN *et al.*, 1976). Pour faciliter les comparaisons entre les sédiments des différentes stations toutes les mesures sont rapportées en « volume *in situ* » afin de prendre en considération la dilution par l'eau interstitielle. Les résultats sont exprimés en calories/m² pour les 2 cm superficiels de sédiment.

L'énergie totale contenue dans le sédiment, calculée à partir de la teneur en carbone organique, varie entre 512 kcal/m² et 594 kcal/m² selon les stations. La richesse organique des trois stations a été comparée au moyen d'une analyse de variance (ANOVA) qui ne révèle pas de différence significative entre les stations 1 et 3 ; en revanche, ces deux stations diffèrent de la station 2.

La fraction organique biogénique la plus facilement hydrolysable, et donc théoriquement la plus facilement assimilable par les organismes, est en moyenne de 71 kcal/m². Le même traitement statistique que précédemment démontre que pour cette fraction de matériel organique, les trois stations peuvent être considérées comme aussi riches les unes que les autres. Les différentes molécules bio- et néobiogéniques peuvent présenter des concen-

FLUX PARTICULAIRE

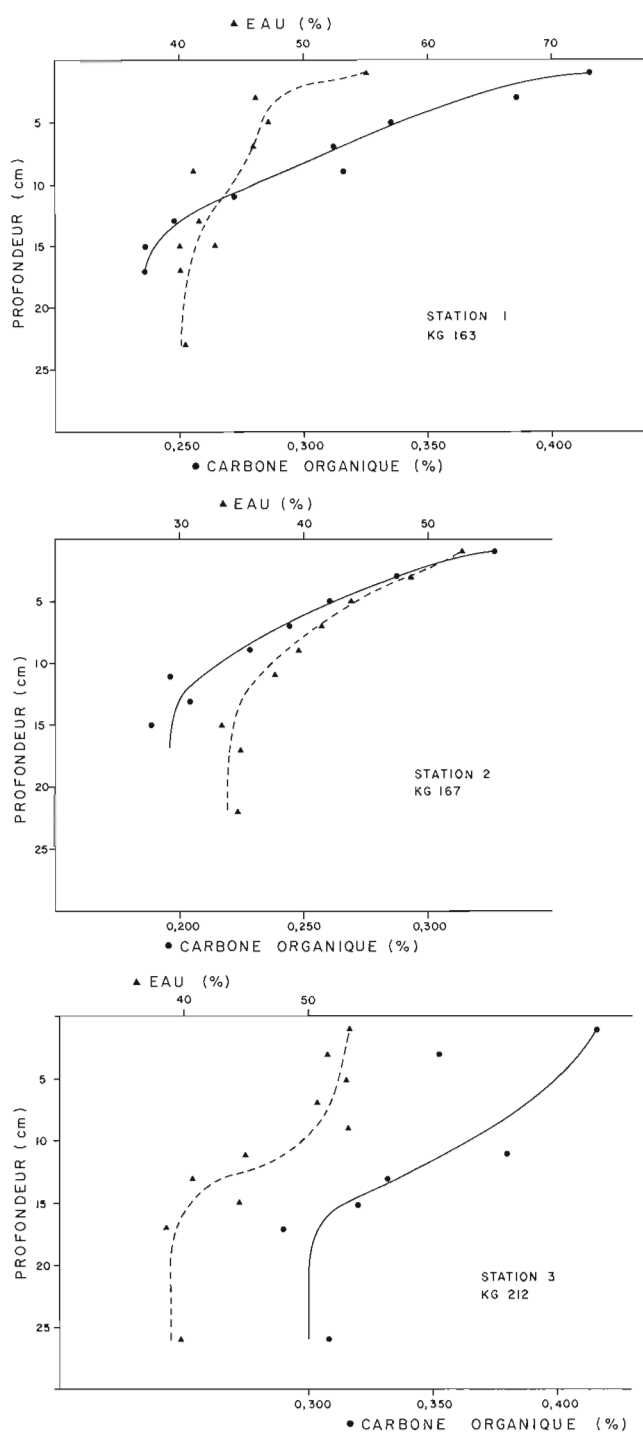


Fig. 2. — Concentration en carbone organique et en eau des sédiments à différentes profondeurs aux stations 1, 2, et 3.

Tableau 5

Composition biochimique du sédiment des stations 1, 2 et 3 en terme de poids et en terme d'énergie. Les analyses sont effectuées sur les deux centimètres superficiels du sédiment.

		STATION 1 (19 CAROTTES)	STATION 2 (19 CAROTTES)	STATION 3 (12 CAROTTES)	TEST ANOVA P > 0,05
Carbone organique	mg/g Kcal/m ² /3 cm	3,82 ± 0,38 512 ± 45	3,33 ± 0,25 515,7 ± 32	4,02 ± 0,34 594 ± 57	St ₁ = St ₃ ≠ St ₂ St ₁ = St ₂ ≠ St ₃
Protéines NaOH	mg/g Kcal/m ² /2 cm	0,65 ± 0,07 44,52 ± 3,56	0,40 ± 0,06 31,64 ± 3,22	0,58 ± 0,10 43,73 ± 7,85	St ₁ = St ₃ ≠ St ₂ St ₁ = St ₃ ≠ St ₂
Protéines totales	mg/g Kcal/m ² /2 cm	1,85 ± 0,20 129,67 ± 12,43	1,07 ± 0,15 85,14 ± 8,76	1,40 ± 0,30 105,94 ± 21,24	St ₁ ≠ St ₂ ≠ St ₃ St ₁ ≠ St ₂ ≠ St ₃
Glucides NaOH	mg/g Kcal/m ² /2 cm	0,26 ± 0,04 13,16 ± 1,27	0,18 ± 0,03 10,29 ± 1,39	0,20 ± 0,01 10,78 ± 0,82	St ₁ ≠ St ₂ = St ₃ St ₁ ≠ St ₂ = St ₃
Glucides totaux	mg/g Kcal/m ² /2 cm	2,44 ± 0,21 121,93 ± 7,34	1,75 ± 0,26 100,08 ± 11,93	2,54 ± 0,20 140,05 ± 9,67	St ₁ = St ₃ ≠ St ₂ St ₁ ≠ St ₂ ≠ St ₃
Lipides dans l'alcool	mg/g Kcal/m ² /2 cm	0,109± 0,01 10,02 ± 1,04	0,182± 0,02 24,00 ± 3,02	0,136± 0,04 16,44 ± 3,68	St ₁ ≠ St ₂ ≠ St ₃ St ₁ ≠ St ₂ ≠ St ₃
Lipides totaux	mg/g Kcal/m ² /2 cm	0,219± 0,04 25,23 ± 3,97	0,284± 0,03 37,52 ± 4,25	0,217± 0,04 27,40 ± 4,44	St ₁ = St ₃ ≠ St ₂ St ₁ = St ₃ ≠ St ₂
Molécules transformées	mg/g Kcal/m ² /2 cm	3,09 ± 0,73 209,05 ± 49,39	3,66 ± 0,35 276,88 ± 26,48	4,02 ± 0,83 291,85 ± 60,26	St ₁ = St ₂ ≠ St ₃ St ₁ ≠ St ₂ = St ₃
Energie biogénique assimilable	Kcal/m ² /2 cm	71,28 ± 5,59	69,95 ± 5,07	73,35 ± 10,69	St ₁ = St ₂ = St ₃
Energie biogénique totale	Kcal/m ² /2 cm	274,2 ± 28,1	223,9 ± 17,1	273,6 ± 27,8	St ₁ = St ₃ ≠ St ₂

FLUX PARTICULAIRE

trations variables d'une station à l'autre. Les résultats du test ANOVA, donnés au tableau 5, mettent en évidence ces variations.

La fraction dite réfractaire (énergie totale diminuée de l'énergie labile) est supérieure à la station la plus profonde ce qui démontre l'importance du temps de sédimentation dans les modifications biochimiques des sédiments.

L'ensemble des constituants de la matière vivante (glucides, lipides et protéines) compose 45 à 60 % du carbone organique total des sédiments, le restant étant du matériel transformé par l'activité bactérienne et chimique.

DISCUSSION

Dans l'écosystème benthique abyssal, les apports d'énergie sont composés de débris, produits par le phytoplancton et le zooplancton de surface, qui sédimentent passivement vers le fond des océans. Depuis quelques années, de nombreuses études ont porté sur la quantification du flux particulaire en utilisant des pièges à particules (WIEBE *et al.*, 1976 ; HONJO, 1978 et 1980 ; KNAUER *et al.*, 1979 ; ROWE et GARDNER, 1979). Dans cette littérature abondante, les mesures obtenues par les pièges coniques sont comparables aux nôtres. Celles effectuées à l'aide de pièges cylindriques restent par contre supérieures d'un facteur 2 à 6. GARDNER (1980) considère que les pièges cylindriques sont plus efficaces. Cependant, leur diamètre réduit augmente l'effet concentrateur des turbulences induites par les courants mêmes faibles (BLOMQUIST et KOFOED, 1981). Actuellement, on peut affirmer qu'il n'existe pas de système de mesure du flux particulaire vertical reflétant exactement la réalité malgré les nombreuses études théoriques déjà entreprises par GARDNER (1980). Les résultats de ce travail restent donc indicatifs. Cependant la comparaison entre les trois stations est réaliste puisque les pièges utilisés sont identiques. Mêmes imparfaites, les données de flux particulaire ont permis à SUESS (1980) et à TSEYTLIN (1981) de proposer des modèles prédictifs permettant d'estimer les apports en carbone organique en milieu abyssal en fonction de la production primaire de surface et la profondeur. Il apparaît, d'après les résultats présentés dans ce travail, que le golfe de Gascogne ne suit pas ces modèles. D'abord le rapport entre le flux particulaire à 2 000 m et la production primaire (0,6 %) obtenu à la station 1 est nettement inférieur à la théorie (1 à 5 %). Ensuite, la station 3 reçoit plus de matière que la station 1 pourtant moins profonde : la raison de cette particularité du golfe de Gascogne provient d'un régime des courants très variable d'une station à l'autre. Ainsi, à la station 1, les mesures de courants effectuées par GOULD et MAC KEE (1973) et AUFFRET *et al.*, (1975) ainsi que l'étude de la texture des sédiments (AUFFRET comm. pers.) indiquent un environnement d'énergie faible. Les flux mesurés seront donc composés en grande majorité de particules d'origine pélagique. A l'opposé, près de la station 3, située au débouché du canyon de Shamrock, il se développe pendant certaines périodes une couche néphéloïde épaisse de plus de 300 m (VANGRIESHEIM comm. pers.). Le matériel recueilli dans ce cas à 200 m au-dessus du fond est constitué d'un mélange de particules du flux vertical et de particules canalisées dans le canyon.

D'après les travaux de Mc CAVE (1975), SMAYDA (1970), SCHRADER

(1971), FOWLER et SMALL (1972), HONJO (1976), ISEKI (1981), MADIN (1982), les pelotes fécales seraient le vecteur majeur de la matière organique vers les abysses. Or, les mesures effectuées par HONJO (1980), ROWE et GARDNER (1979), nous montrent que cette théorie n'est pas démontrée dans tous les cas car les particules fines représentent plus de la moitié des apports totaux sur le fond. En fait, ces particules fines peuvent être le résultat de la dégradation des pelotes fécales dans la colonne d'eau durant la sédimentation sous l'action mécanique ou enzymatique (coprophagie ou dégradation bactérienne). Ainsi, la composition biochimique très comparable des particules de différentes tailles est un argument supplémentaire à cette dernière hypothèse.

En arrivant sur le fond, les particules subissent une minéralisation plus ou moins complète. L'analyse du rendement de cette oxydation (rapport de la concentration en carbone organique dans le sédiment et dans les particules) dans les stations 1 et 3 montre que 85 à 90 % de la matière organique disparaît sous la forme de CO_2 à l'interface eau-sédiment sous l'action biologique et chimique. Les 10 % restants sont piégés dans les dépôts permanents. A la vue de ces chiffres, on peut souligner la grande efficacité de l'écosystème benthique abyssal où les pertes en énergie sont minimisées, bien que la matière organique du milieu soit considérée comme difficilement hydrolysable (SANDERS et HESSLER, 1969). Une étude similaire réalisée par HONJO (1978) et ROWE et GARDNER (1979) dans l'Atlantique N.W. montre que la minéralisation est plus faible avec un rendement de l'ordre de 75 %. Il faut remarquer que la concentration en carbone organique des sédiments dans ces deux cas est particulièrement élevée pour le milieu profond (0,75 à 1,2 %).

Bien que le nombre de mesures dans cette étude soit nettement insuffisant pour généraliser, on peut cependant remarquer, dès à présent, la relation qui existe entre la richesse du sédiment en carbone organique et l'intensité du flux vertical. A la station 1, le sédiment contient 46,52 g de C/m² sur une épaisseur de 2 cm et reçoit en moyenne 2,92 mg C/m²/jour tandis qu'à la station 3 pourtant plus profonde, le sédiment possède 54,02 g C/m² et un flux de 4,28 mg C/m²/jour. Ceci est en accord avec les résultats de MULLER et SUESS (1979), qui ont démontré que le taux en carbone organique des sédiments profonds était directement lié au taux de sédimentation.

En reprenant l'hypothèse du flux minéral constant dans le temps, on peut calculer la quantité de carbone organique brûlée dans la zone de bioturbation. Cette consommation à la station 1 est de 2,805 mg C/m²/jour ce qui correspond à 30,85 cal/m²/jour et une utilisation de 6,14 ml O₂/m²/jour pour un quotient respiratoire de 0,85 (SMITH, 1978). Le même calcul sur la station 3 correspond à un chiffre de 3,97 mg C/m²/jour, soit 43,67 cal/m²/jour, soit 8,7 ml O₂/m²/jour. Les organismes vivants dans le sédiment de la station 3 brûleraient donc 1,4 fois plus d'énergie que ceux de la station 1. Cependant, la densité animale (méiofaune + macrofaune) est semblable, la station 1 étant même légèrement plus peuplée (DINET *et al.* [6]). Il est vraisemblable que cette différence soit due aux imprécisions des mesures des apports plutôt qu'à une variation des besoins nutritionnels par animal entre les 2 stations. SMITH (1978) soulève le même problème quand il ne trouve aucune relation entre la respiration d'un sédiment et sa biomasse ! Cet auteur estime à 5,75 ml O₂/m²/jour soit 2,63 mg C/m²/jour la

FLUX PARTICULAIRE

valeur moyenne de consommation d'oxygène des sédiments par 3 000 m de profondeur, chiffre compatible avec nos données sur le carbone organique minéralisé. Au stade actuel de nos connaissances, il est très difficile de définir l'importance réciproque de chacun des groupes zoologiques dans la consommation des molécules organiques arrivant sur le sédiment. Pour SMITH et WHITE (1982), les communautés animales vivant dans ces sédiments, mégafaune exclue, n'en consommeraient que 23 %. Dans notre travail, ce chiffre atteint 60 à 90 %. L'imprécision de la mesure de respiration nous empêche d'aller plus loin dans ce raisonnement.

Il existe de grandes modifications des particules quand elles se mélangent au sédiment. Par exemple, à la station 1, la fraction supérieure à 63 μm de sédiment représente 15 % de l'ensemble et se compose presque exclusivement de tests phytoplanctoniques et de débris terrigènes pauvres en matière organique. Inversement, cette fraction grossière compose la moitié du flux total et organique. Les pelotes fécales sont donc émietées d'une façon presque complète sur le sédiment par les différents organismes qui s'en nourrissent.

L'étude du coefficient d'utilisation des différents groupes de molécules composant les particules organiques (rapport entre la concentration dans les particules et dans le sédiment) permet d'étudier les préférences nutritionnelles du benthos abyssal pris dans son ensemble (fig. 3). Les lipides, avec un coefficient d'utilisation toujours très supérieur aux autres groupes de molécules organiques sont proportionnellement les composés les mieux assimilés par les organismes hétérotrophes. Les protéines et les glucides facilement mis en solution ont aussi un coefficient supérieur à celui du carbone organique, ainsi que des molécules transformées. SIBUET *et al.* (1982) observent les mêmes préférences nutritionnelles chez les holothuries limivores abyssales. D'une façon générale, tous les groupes zoologiques qui s'alimentent sur la matière organique des sédiments semblent sélectionner et assimiler les molécules les plus énergétiques (les lipides) ou les plus facilement hydrolysables (protéines et sucres solubles). Inversement, les composés les plus résistants à l'oxydation sont proportionnellement moins recherchés et ont donc tendance à s'accumuler dans les sédiments, bien qu'ils contribuent pour une part appréciable à l'alimentation des animaux. Ainsi, dans le bilan énergétique effectué sur les sédiments des stations 1 et 3, on remarque que 49 % des sources nutritives proviennent des molécules transformées, 26,6 % des protéines, 14 % des lipides et 10,4 % des sucres (fig. 4). La moitié de l'énergie consommée à l'interface eau-sédiment a pour origine des composés organiques qui n'existent pas dans le matériel vivant. Existe-t-il chez les métazoaires un équipement enzymatique suffisamment large pour fractionner ces molécules transformées dont les structures biochimiques sont excessivement diversifiées ? Et dans ce cas, comment l'activité de ces enzymes peut-elle être maximale lorsque les travaux de LADD et BUTLER (1969) et KEMP et MUDROCHOVA (1973) montrent qu'une partie des molécules transformées, comme les acides humiques, inhibe toute action enzymatique et peut même copécipiter les petites molécules ? Cette contradiction entre nos résultats, indiquant l'importance des composés néobiogéniques comme source d'énergie, et les données bibliographiques présentant ces mêmes composés comme indigestes, peut s'expliquer si on prend en compte l'intermédiaire digestif que sont les bactéries. Ainsi DEMING et COLWELL (1982) et RALIJAONA (1983)

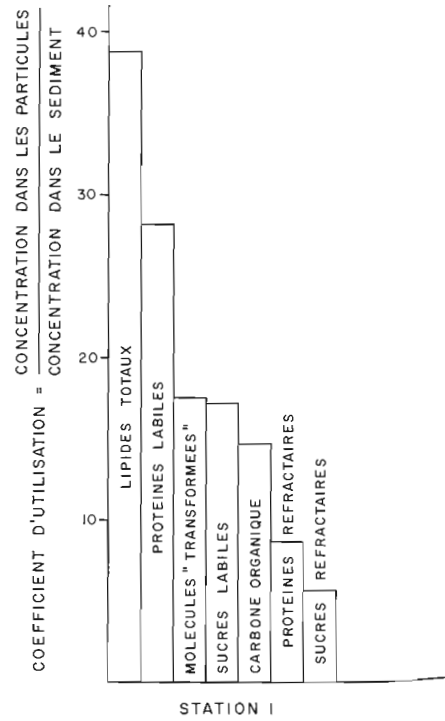


Fig. 3. — Utilisation de la matière organique par les organismes benthiques de la station 1.

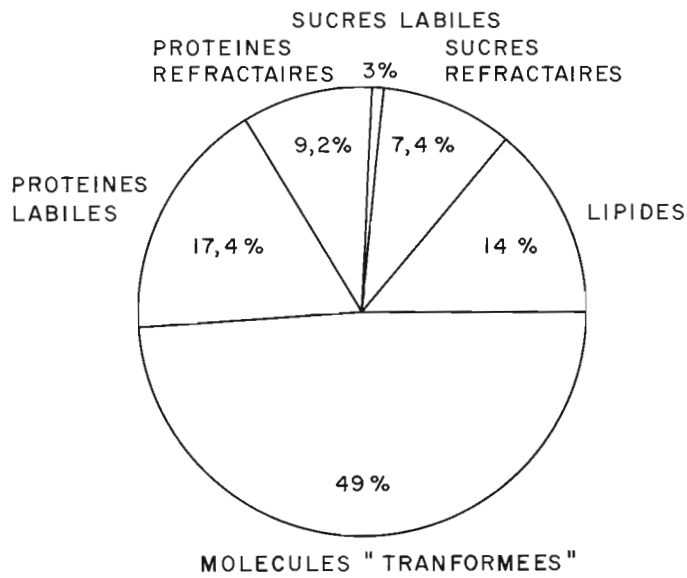


Fig. 4. — Pourcentage de chacun des groupes organiques dans le bilan énergétique à l'interface eau-sédiment.

FLUX PARTICULAIRE

observent que dans les tubes digestifs d'animaux limivores abyssaux comme les holothuries, il existe un environnement spécifique permettant le développement d'une microflore très diversifiée, avec des taxons spécifiques, situés dans des zones digestives bien déterminées, pouvant être comparée à un véritable système enzymatique.

CONCLUSION

Ce travail nous a permis d'examiner la distribution et la nature des particules composant le flux vertical des apports organiques dans le golfe de Gascogne et de comparer ces particules aux sédiments sous-jacents. Plusieurs points sont à retenir de ces résultats :

— L'intensité du flux particulaire dans le golfe de Gascogne ne varie pas d'une station à l'autre en fonction de la profondeur mais dépend beaucoup plus d'apports horizontaux canalisés par les canyons actifs de cette région.

— 85 à 90 % du carbone organique des particules est minéralisé à l'interface eau-sédiment sous l'action principale des organismes benthiques.

— La moitié du carbone organique consommé à la surface des sédiments provient de molécules néobiogéniques.

— Les lipides sont les molécules biogéniques des particules qui sont utilisés préférentiellement par les organismes, puis les protéines et enfin les glucides.

- AGASSIZ, A. - 1888 - Three cruises of the BLAKE. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 14, 1.
- AUFFRET, G. A., PASTOURET, L., KERBRAT, R. - 1975 - Dynamique sédimentaire au bas de la marge continentale armoricaine : exemple de la Ride Aegis. *IX^e Congrès International de Sédimentologie*, Nice, 5 p.
- BISHOP, J. K. B., EDMOND, J. M., KETTEN, D. R., BACON, M. P. et SILKER, W. - 1977 - The chemistry, biology and vertical flux of particulate matter from the upper 400 m of the equatorial Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res.*, 24 : 511-548.
- BLOMQUIST, S. et KOFOED, C. - 1981 - Sediment trapping. A subaquatic *in situ* experiment. *Limnol. Oceanogr.*, 26 : 585-590.
- BRODY, S. - 1945 - Bioenergetics and growth. New York Hafner Publications, New York, 1 023 p.
- CRISP, P. T., BRENNER, S., VENKATESAN, M. J., RUTH, E. et KAPLAN, I. R. - 1979 - Organic chemical characterization of sediment trap particulates from San Nicolas, Santa Barbara, Santa Monica and San Pedro Basins, California. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 43 : 1791-1801.
- DE BAAR, H. J. W., FARRINGTON, J. W. et WAKEHAM, S. G. - 1983 - Vertical flux of fatty acids in the North Atlantic Ocean. *J. Mar. Biol.*, 41 : 19-41.
- DEMING, J. W. et COLWELL R. R. - 1982 - Barophilic bacteria associated with digestive tracts of abyssal holothurians. *Appl. Environ. Microbiol.*, 44 : 1222-1230.
- DUBOIS, M., GILLES, K. A., HAMILTON, J. K., REBERS, P. A., SMITH F. - 1956 - Colorimetric method for determination of sugars. *Anal. chem.*, 28 : 350-356.
- FOWLER, S. N. et SMALL, L. F. - 1972 - Sinking rates of euphausiid fecal pellets. *Limnol. Oceanogr.*, 17 : 293-296.
- GARDNER, W. D. - 1980 - Field assessment of sediment traps. *J. Mar. Res.*, pp. 41-52.

- GOULD, W. J., MAC KEE, W. D. - 1973 - Vertical structure of semi-diurnal tidal in the Bay of Biscay. *Nature*, London, 244 : 88-91.
- HESSLER, R. R. et JUMARS, P. A. - 1974 - Abyssal community analysis from replicate box cores in the central North Pacific. *Deep-Sea Res.*, 21 : 185-209.
- HINGA, K. R., J., Mc SIEBURTH, N. et ROSS HEATH, G. - 1979 - The supply and use of organic material at the deep sea floor. *J. Mar. Res.*, 37 : 557-579.
- HONJO, S. - 1976 - Coccoliths : production, transportation and sedimentation. *Mar. Micropaleontology*, 1 : 65-79.
- HONJO, S. - 1978 - Sedimentation of materials in the Sargasso sea at a 5 367 m deep station. *J. Mar. Res.*, 36 : 469-492.
- HONJO, S. - 1980 - Material fluxes and modes of sedimentation in the mesopelagic and bathypelagic zones. *J. Mar. Res.*, 38 : 53-97.
- ISEKI, K. - 1981 - Particulate organic matter transport to the deep-sea by salp fecal pellets. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 5 : 55-60.
- KEMP, A. L. et MUDROCHOVA, A. - 1973 - The distribution and nature of amino acids and other nitrogen containing compounds in Lake Ontario surface sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 37 : 2191-2206.
- KHRIPOUNOFF, A., DESBRUYERES, D., CHARDY, P. - 1980 - Les peuplements benthiques de la faille Vema : données quantitatives et bilan d'énergie en milieu abyssal. *Oceanol. Acta*, 3 (2), pp. 187-198.
- KNAUER, G. A. MARTIN, J. H. - 1981 - Primary production and carbon nitrogen fluxes in the upper 1 500 m of the North East Pacific. *Limnol. Oceanogr.*, 26 : 181-186.
- LADD, J. N. et BUTLER, J. H. A. - 1969 - Inhibition and stimulation of proteolytic enzyme activities by soil humic acids. *Aust. J. Soil Res.*, 7 : 253-261.
- LEE, C. et CRONIN, C. - 1982 - The vertical flux of particulate organic nitrogen in the sea : decomposition of amino-acids in the Peru upwelling area and the Equatorial Atlantic. *J. Mar. Res.*, 40 : 227-251.
- LIU, D., WONG, P. T. S. et DUTKA, B. J. - 1973 - Determination of carbohydrate in lake sediment by a modified phenol-sulfuric acid method. *in : Water Research*, Pergamon Press, 7 : 741-746.
- LOWRY, O. H., ROSEBROUGH, N. J., FAIR, A. L., RANDAL, R. J. - 1951 - Proteins measurements with the folin-phenol reagent. *J. Biol. Chem.*, 193 : 265-275.
- MAC CAVE, I. N. - 1975 - Vertical flux of particles in the ocean. *Deep-Sea Res.*, 22 : 491-502.
- MADIN, L. P. - 1982 - Production, composition and sedimentation of salp fecal pellets in oceanic waters. *Mar. Biol.*, 67 : 39-45.
- MULLER, P. J. et SUESS, E. - 1979 - Productivity, sedimentation rate, and sedimentary organic matter in the oceans. 1- Organic carbon preservation. *Deep-Sea Res.*, 26 : 1347-1362.
- RALIJAONA, J. C. - 1983 - Comparaison des communautés bactériennes des sédiments libres environnants et des sédiments en transit dans le tractus digestif d'échinodermes benthiques abyssaux. *Thèse de 3^e Cycle d'océanographie*, Université d'Aix-Marseille II.
- ROWE, G. T. et GARDNER, N. D. - 1979 - Sedimentation rates in the slope water of the Northwest Atlantic Ocean measured directly with sediment traps. *J. Mar. Res.*, 37 : 581-600.
- SALONEN, K., SARVALA, J., HAKALA, I., VILJANEN, M. L. - 1976 - The relation of energy and organic carbon in aquatic invertebrates. *Limnol. Oceanogr.*, 21 : 724-730.
- SANDERS, H. L. et HESSLER, R. R. - 1969 - Ecology of the deep sea benthos. *Science*, 163 : 1419-1424.
- SCHRADER, T. J. - 1971 - Fecal pellets : role in sedimentation of pelagic diatoms. *Science*, 174 : 55-57.
- SIBUET, M., KHRIPOUNOFF, A., DEMING, J., COLWELL, R., DINET, A. - 1982 - Modification of the gut contents in the digestive tract of abyssal holothurians.

FLUX PARTICULAIRE

- International Echinoderms Conference, Tampa-Bay, J. M. Lawrence Ed., (A. A. Balkema, Rotterdam).
- SMAYDA, T. J. - 1970 - The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 8 : 353-414.
- SMITH, K. L., Jr. - 1978 - Benthic community respiration in the N. W. Atlantic Ocean *in situ* measurements from 40 to 5 200 m. *Mar. Biol.*, 47 : 337-347.
- SMITH, K. L., Jr. et WHITE, G. A. - 1982 - Ecological energetic studies in the deep-sea benthic boundary layer : *in situ* respiration studies : in the environment of the deep-sea. W. G. Ernst et J. G. Morin, editors. Rubey volume 2, New Jersey 07632.
- STEIN, S., BOHLEN, P., STONE, J., DAIRMAN, W. et UNDER FRIEND, S. - 1973 - Amino-acid analysis with fluorescamine at the picomole level. *Arch. Bioch. Biophys.*, 155 : 202-212.
- STEVENSON, F. J. et TILO, C. N. - 1966 - Nitrogenous constituents of deep-sea. *Proc. Third int. Meeting Org. Geochim*, London, England, pp. 237-263.
- SVESSE, E. - 1980 - Particulate organic carbon flux in the oceans surface productivity and oxygen utilisation. *Nature*, 288 : 260-263.
- TSEYTLIN, V. B. - 1981 - Consumption of sinking detritus by pelagic animals. *Oceanology*, 21 : 629-632.
- WIEBE, P., BOYD, S. H. et WINGET, C. - 1976 - Particulate matter sinking to the deep sea floor at 2 000 m in the tongue of the ocean, Bahamas, with a description of a new sedimentation trap. *J. Mar. Res.*, 34 : 341-354.

II. DESCRIPTION DES PEUPEMENTS

- 6 - ABONDANCE DES PEUPEMENTS MACRO- ET MÉIOBENTHIQUES : RÉPARTITION ET STRATÉGIE D'ÉCHANTILLONNAGE

A. DINET, D. DESBRUYÈRES, A. KHRIPOUNOFF

- 7 - ABONDANCE ET RÉPARTITION DE L'ÉPIFAUNE MÉGABENTHIQUE

M. SEGONZAC, M. SIBUET

- 8 - RÉPARTITION DES TRACES ANIMALES ET IMPORTANCE DE LA BIOTURBATION

A. MAUVIEL, M. SIBUET

6.

ABONDANCE DES PEUPELEMENTS MACRO- ET MÉIO-BENTHIQUES : RÉPARTITION ET STRATÉGIE D'ÉCHANTILLONNAGE

A. DINET (*), D. DESBRUYÈRES (**), A. KHRIPOUNOFF (**)

RÉSUMÉ. — Les peuplements macro- et méiobenthiques de l'étage abyssal du golfe de Gascogne ont été quantitativement étudiés au cours d'une douzaine de missions effectuées pendant les années 1972-1982. Cette étude analyse l'abondance des peuplements en termes de densité et de biomasse tout en insistant sur les problèmes d'échantillonnage liés à ces estimations. La comparaison des données obtenues au moyen de trois préleveurs différents révèle une efficacité significativement supérieure du carottier USNEL. Des trois stations de la zone la plus régulièrement prospectée (2 100-4 100 m), celle située à 2 900 m possède les peuplements les plus denses mais non les plus riches en termes de biomasse, cette situation étant mise en relation avec des caractéristiques hydrodynamiques et sédimentaires originales pour la zone. Des fluctuations temporelles de l'abondance des peuplements n'ont pu être mises en évidence ; celles-ci sont probablement masquées par l'hétérogénéité spatiale des peuplements qui, pour les trois ensembles faunistiques considérés (méiobenthos, macrobenthos *lato sensu* et *stricto sensu*), s'ajuste correctement à des lois binomiales négatives. La répartition de la plupart des taxons macro- et méiofauniques suit ce même type de distribution de façon satisfaisante. Les paramètres de l'agrégation des individus étant connus, les éléments nécessaires à l'élaboration d'une stratégie d'échantillonnage sont donnés sous la forme d'abaques reliant le nombre de prélèvements unitaires à la précision des estimations de densités.

ABSTRACT. — *The macro- and meiobenthic populations from the deep Bay of Biscay have been quantitatively studied during twelve cruises between 1972 and 1982. The present study deals with the abundance of populations in terms of density and biomass and focusses on the problems which are related to these estimates. A comparison of data obtained with different samplers shows a significant better efficiency of the USNEL box-corer. From the three stations situated in the most regularly prospected area, the 2 900 m site shows the highest densities but not the highest biomasses, such a situation being explained by original hydrodynamic and sedimentary features. Transient variations in population abundance have not been pointed out since their amplitude does not probably exceed the range of spatial heterogeneity of populations. For the three faunal entities considered (i.e., meiobenthos, macrobenthos lato sensu and stricto sensu), the distribution of individuals fits a negative binomial model. Most of the macro- and meiofaunal taxa are also distributed according to this model. As parameters concerning patchiness are known, elements for a sampling strategy are proposed in the form of diagrams giving the precision of density estimates as a function of the sample size.*

(*) Laboratoire de biologie des Invertébrés marins. Faculté des Sciences de Luminy, 13288 Marseille Cedex 09, France. Adresse actuelle : CREMA L'Houmeau, Case 5, 17137, Nieul-sur-Mer, France.

(**) IFREMER Centre de Brest, BP 337, 29273 Brest Cedex, France, Contribution IFREMER, 14.

BENTHOS

macro-méiobenthos, abyssal, Atlantique N.E., quantitatif, microrépartition, stratégie d'échantillonnage.

macro-meiobenthos, deep-sea, N.E. Atlantic, quantitative data, microdistribution, sampling strategy.

INTRODUCTION

Après avoir démontré l'existence d'organismes benthiques jusqu'aux plus grandes profondeurs, les prospections biologiques abyssales tentent, depuis les deux dernières décennies, d'en préciser l'abondance. Un grand nombre de travaux a ainsi apporté une somme de données considérable qui permet aujourd'hui d'énoncer certains grands traits de la répartition quantitative du benthos profond. Par compilation et analyse de ces données, ZENKEVITCH *et al.*, 1971, BELYAEV *et al.*, 1973, THIEL, 1975, WOLFF, 1977, REX, 1981, SOKOLOVA, 1981, ont, entre autres auteurs, mis en évidence l'étroite analogie reliant la richesse des fonds à la productivité des écosystèmes pélagiques sus-jacents. Affinée par l'établissement de modèles prédictifs (ROWE, 1971, THIEL, 1979) cette loi, non contredite à l'échelle de l'océan mondial, s'est cependant trouvée infirmée dans des aires géographiques de moyenne importance telle, par exemple, que la mer de Norvège (DAHL *et al.*, 1977, DINET, 1979). Ces discordances par rapport aux modèles généraux traduisent en fait la complexité d'écosystèmes qui, compte tenu de la stabilité et de l'uniformité apparente du milieu abyssal, pourraient être supposés simples et homogènes. C'est de la prise de conscience de cette complexité que sont nés différents programmes d'exploration intensive visant à étudier la variabilité spatio-temporelle de l'environnement profond et de ses peuplements : tel était l'objectif des campagnes Biogas. A travers l'ensemble des données recueillies au cours d'une douzaine de mission (annexes 1 et 2), la présente étude a pour but de définir la répartition quantitative des peuplements benthiques de la zone Biogas tout en précisant ses fluctuations dans l'espace et le temps. Elle tente également de proposer une stratégie d'échantillonnage du benthos profond en conclusion d'une analyse statistique des résultats.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Une description du milieu étudié étant donnée par ailleurs dans cet ouvrage, il conviendra de se reporter aux articles de AUFFRET [4] et de KHRIPOUNOFF *et al.* [5] pour en obtenir les caractéristiques détaillées. Rappelons simplement que les sites prospectés sont répartis selon deux radiales situées, d'une part, au N. du golfe de Gascogne, d'autre part, au S. du Golfe dans l'aire du banc Le Danois (carte p. 4). Les profondeurs moyennes des stations N. (1 à 4) sont respectivement de 2 100 m, 2 900, 4 100 et 4 700 m, celles des stations S. (5 à 6) sont de 4 400 et 1 920 m.

Tout au long des campagnes Biogas, l'étude quantitative du benthos a été conduite au moyen de trois préleveurs différents :

- une drague épibenthique de type HESSLER et SANDERS, 1967 manœuvrée selon la technique de LAUBIER *et al.*, 1971 ;
- un carottier REINECK 1958 d'une section rectangulaire de 600 cm² ;
- un carottier USNEL (HESSLER et JUMARS, 1974) ayant une surface de prélèvement de 0,25 m².

Il paraît inutile de revenir sur les principes de fonctionnement et d'utilisation de ces engins, déjà discutés par certains auteurs (CHARDY, 1975 - LAUBIER et SIBUET, 1977) et rappelés en annexe 3 (GUENNEGAN). Il est en revanche nécessaire de préciser les techniques de sous-échantillonnage, tri et extraction des organismes qui ont d'importantes implications dans l'interprétation et la comparaison des résultats quantitatifs.

Les échantillons de *macrofaune* ont été obtenus par tamisage sur 1 mm, 500 µm et 250 µm de la totalité du sédiment des dragages et de la couche superficielle fluide des carottages (épaisseur d'environ 10 cm). Après fixation dans de l'eau de mer formolée à 10 %, les refus de tamis ont été repris au laboratoire, colorés par la floxine et triés sous une loupe binoculaire.

Les échantillons de *méiofaune* proviennent uniquement des carottiers. Ils correspondent à des sous-échantillons prélevés, dans chaque carottage, au moyen de tubes de plastique de 10 cm² ou de 5,31 cm² de section. Seuls les 5 cm superficiels des micro-carottes ont été conservés, dans certains cas par tranches de 1 cm d'épaisseur en vue d'une étude de la répartition verticale des organismes, puis fixés *in toto* au formol neutre à 4 %. Au laboratoire, les échantillons ont été colorés pendant 24 heures au rose Bengale puis rincés à l'eau douce sur un tamis de 40 µm pour éliminer la fraction fine du sédiment. Les refus de tamis ont ensuite été traités par 4 à 5 lévignations successives permettant de récupérer la quasi-totalité de la méiofaune sur une maille de 40 µm. Les organismes ont été dénombrés et prélevés sous une loupe binoculaire.

Quelques déterminations de la biomasse ont été réalisées de la façon suivante : pour la macrofaune, des lots d'individus étuvés pendant 24 heures à 60 °C ont été pesés sur électrobalance. Un poids sec individuel moyen a ainsi été établi pour la plupart des taxons. Des pesées complémentaires de matériel formolé non séché ont permis d'en évaluer le poids frais. La pesée directe des organismes de la méiofaune étant très peu fiable (LUNDKVIST, 1978), une estimation volumétrique du poids frais des taxons dominants a été faite selon la méthode d'ANDRASSY (1956) adaptée aux nématodes marins (WIESER, 1960) et, pour les copépodes, par une méthode dérivée de la précédente supposant le volume du corps assimilable à deux cylindres (DINET, 1980). À des fins de comparaison avec la biomasse macrobenthique, le poids sec des méiobenthos a été jugé égal au quart de leur poids frais (WIESER, 1960).

COMPARAISON DES MÉTHODES DE RÉCOLTE DU MACRO- ET DU MÉIOBENTHOS : DÉFINITIONS

Si la littérature scientifique abonde en travaux relatifs à l'estimation quantitative des peuplements benthiques, une analyse des méthodes utili-

BENTHOS

sées par les différents auteurs montre que les termes de « macrofaune » et « méiofaune » recouvrent, selon les cas, des ensembles faunistiques bien différents. L'absence de standardisation des méthodes d'extraction des organismes rend les notions de macrobenthos et de méiobenthos peu précises. Une simple différence dans la maille des tamis utilisés implique une différence dans la définition des contingents macro- et méiofauniques. Afin qu'aucune ambiguïté ne subsiste sur la terminologie employée dans ce travail, nous avons résumé dans la figure 1 les procédures de tri adoptées.

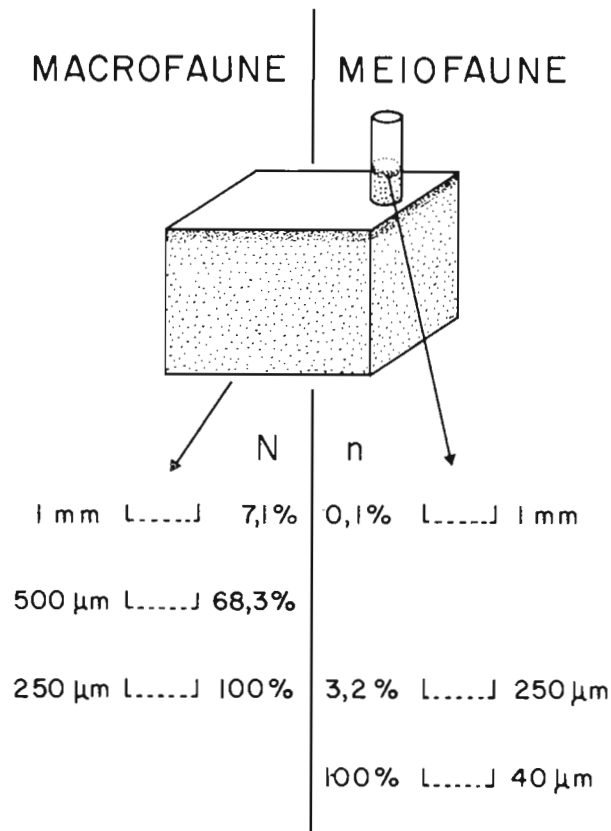


Fig. 1. — Représentation schématique des procédures de tamisage adoptées pour l'extraction de la macrofaune et de la méiofaune. Pourcentage du nombre total d'organismes retenus sur chaque tamis.

On y voit que la macrofaune, à laquelle une limite dimensionnelle inférieure de 250 µm est attribuée, ne possède pas de limite supérieure. La méiofaune est, quant à elle, définie comme étant l'ensemble des métazoaires passant au travers du tamis de 1 mm et retenus sur la maille de 40 µm (VITIELLO et DINET, 1979). L'objection évidente est que, la limite de taille

inférieure de la macrofaune ne correspond pas à la limite supérieure de la méiofaune, il y a donc chevauchement dimensionnel des deux ensembles. Dans le but d'évaluer l'importance de ce chevauchement, les échantillons de méiofaune ont été passés sur un tamis de 250 μm : seulement 3,2 % des organismes n'ont pu franchir cette limite. Remarquant par ailleurs que 68,3 % de la macrofaune est recueillie sur 500 μm , il est possible d'en conclure que les spectres de taille respectifs des deux contingents fauniques se répartissent distinctement de part et d'autre d'une limite que l'on peut situer aux alentours de 250 μm . Il semble donc bien exister, en accord avec les analyses de NALEPA et ROBERTSON, (1981) et de SCHWINGHAMMER, (1981), un seuil dimensionnel objectif (non lié à un biais méthodologique) séparant macrofaune et méiofaune. Ce point étant généralement négligé, nombre de discussions entretiennent une confusion sur la signification concrète de ces deux termes. Afin de clarifier les comparaisons qui seront établies dans cette étude, nous proposons de désigner par :

- méiofaune, les métazoaires passant au travers du tamis de 1 mm et retenus par une maille de 40 μm ;
- macrofaune, *stricto sensu* (s.s.), les métazoaires retenus sur le tamis de 250 μm à l'exclusion des nématodes, copépodes et ostracodes souvent qualifiés de « taxons méiobenthiques » (HESSLER et JUMARS, 1974 - GAGE, 1977 - DESBRUYÈRES *et al.*, 1980) ;
- macrofaune, *lato sensu* (s.l.), l'ensemble des métazoaires retenus sur un tamis de 250 μm , sans exclusive.

COMPARAISON DE L'EFFICACITÉ DES ÉCHANTILLONNEURS

En raison de l'emploi successif d'une drague et de deux carottiers différents, le protocole d'étude du programme Biogas n'est pas uniforme. Il est de ce fait légitime de s'interroger sur la valeur relative des données obtenues en début et en fin de programme (1972-1982). Analysant les résultats acquis entre 1972 et 1974, CHARDY (1975) puis LAUBIER et SIBUET (1979) avaient montré que l'utilisation de la drague épibenthique de SANDERS et HESSLER à des fins d'étude quantitative introduisait un biais d'échantillonnage considérable. Tout en soulignant les insuffisances de la drague (GAGE, 1975), certains concluaient cependant que les bennes et le carottier Reineck (BEUKEMA, 1974) ou, plus généralement, les carottiers assuraient une bonne fiabilité des données quantitatives correspondantes (FLANNAGAN, 1970, SMITH et HOWARD, 1972, HOLOPAINEN et SARVALA, 1975, DYBERN *et al.*, 1976, SARVALA et RANTA, 1977). Les résultats des missions Biogas obtenus, d'une part, au moyen du Reineck et d'autre part, au moyen de l'USNEL révèlent cependant une importante différence de rendement entre ces deux préleveurs. Le tableau 1 montre ainsi qu'en termes de densités de la macrofaune *s.l.*, les données « USNEL » sont 1,5 à 4 fois plus élevées que les données Reineck, ces différences étant dans tous les cas statistiquement significatives (test t ; $p < 0,002$). L'origine de l'infériorité apparente du Reineck doit être l'effet de « chasse » qu'il provoque au moment de son arrivée sur le fond, cet effet pouvant lui-même être lié à l'absence de soupapes au sommet de la boîte à prélèvement ou encore à une approche du substrat trop rapide. Les données référables à des carottages Reineck sous-estiment donc les densités réelles du benthos

BENTHOS

puisque cet appareil occasionne vraisemblablement une perte des organismes les plus légers (petite macrofaune et méiofaune).

Tableau 1

Densités de la macrofaune, lato sensu, récoltée au moyen de trois échantillonneurs différents. DS = drague épibenthique ; KR = carottier Reineck ; KG = carottier USNEL. Toutes les densités sont exprimées en individus/m².

Stations Biogas	1	2	3
Profondeurs (m)	2 100	2 900	4 100
\bar{x} densités (DS) (1)	3,60	2,84	1,86
\bar{x} densités (KR) (1)	1 750	2 008	919
\bar{x} densités (KG)	2 783	4 635	3 612
rendement KG/KR	1,59	2,31	3,93
différence sur \bar{x}	d.l. 18	20	16
test t de Student	p < 0,002	0,001	0,001

(1) D'après LAUBIER et SIBUET, 1979.

RÉSULTATS

Une partie des résultats quantitatifs a déjà fait l'objet d'analyses concernant les compartiments méiobenthique (DINET et VIVIER, 1977, DINET, 1980) et macrobenthique (LAUBIER et SIBUET, 1979, KHRIPOUNOFF *et al.*, 1980, DESBRUYÈRES *et al.*, 1980). Ces travaux ne donnant pas toujours les données brutes sur les densités ou les biomasses, il conviendra de se reporter aux annexes de cet ouvrage pour en obtenir le détail. On pourra par ailleurs se référer à LAUBIER et SIBUET (1977) pour ce qui concerne les résultats des dragages et carottages Reineck effectués pendant la période 1972-1974.

DENSITÉS

Des données complémentaires sur la macrofaune ont été recueillies au cours des missions Biogas VII à IX au moyen d'un carottier USNEL ; celles relatives à la méiofaune proviennent essentiellement de la campagne INCAL où seul le Reineck était utilisé. Le changement de stratégie de prospection après Biogas VI (i.e., carottages intensifs dans une aire restreinte) n'a pas permis d'étudier les six stations initialement retenues dans ce programme. L'effort de prélèvement a été concentré sur les stations 1, 2 et 3 de la radiale nord qui sont, de ce fait, les seules pour lesquelles l'échantillonnage peut être jugé représentatif (13 à 17 carottages par station).

Les densités moyennes des trois ensembles faunistiques précédemment définis sont indiquées dans le tableau 2. La richesse des trois stations a été comparée par une analyse de variance des données transformées ($\log \times$). Ces ANOVA ne révèlent pas de différence significative dans l'abondance des peuplements macrobenthiques s.s. des trois sites ($p = 0,638$), le facteur « stations » ne contribuant qu'à 51 % de la variance totale des mesures. Les peuplements méio- et macrobenthiques s.l. diffèrent en revanche significativement (respectivement, $p = 0,984$ et $0,999$) dans leurs densités, la comparaison des stations deux à deux au moyen du test t montrant en outre que ces différences sont toujours sensibles ($p < 0,05$) sauf en ce qui concerne la méiofaune des stations 2 et 3 ($p = 0,242$). En résumé, si l'on observe bien une certaine raréfaction du méiobenthos et du macrobenthos s.s. en fonction de la profondeur, il n'en va pas de même pour la macrofaune s.l. qui est très abondante à 2 900 m et au contraire assez pauvre à 2 100 m.

Tableau 2

Abondance moyenne des différents ensembles faunistiques. Asymétrie (paramètre k de la distribution binomiale négative) des distributions de données observées. L'estimation de \hat{k} a été faite selon les critères d'efficacité prescrits par ANSCOMBE (1950), soit par la méthode des moments (1) soit par celle des données transformées en inverse du sinus hyperbolique (2) (voir, ELLIOTT, 1971).

Les densités de la macrofaune s.l. et s.s. sont exprimées en individus/0,25 m², celles concernant la méiofaune s.s. en individus/10 cm².

Station	Ensemble faunistique	\bar{x}	σ	n	\hat{k} et mode d'estimation
1	macrofaune s.l.	695,69	171,77	16	16,7 (1)
	macrofaune s.s.	266,00	79,39	16	11,0 (2)
	méiofaune s.s.	551,89	369,06	19	5,1 (2)
2	macrofaune s.l.	1 158,82	306,99	17	14,4 (1)
	macrofaune s.s.	257,29	68,63	17	14,8 (1)
	méiofaune s.s.	388,29	169,19	17	6,3 (2)
3	macrofaune s.l.	903,00	415,00	13	6,2 (2)
	macrofaune s.s.	225,62	48,72	13	23,6 (1)
	méiofaune s.s.	338,29	87,85	15	15,5 (1)

BIOMASSES

Les poids individuels moyens des principaux taxons de la macrofaune et de la méiofaune ont été rassemblés dans le tableau 3. Ces données appellent quelques réserves en raison, d'une part, de l'extrême variabilité de la taille des spécimens et, d'autre part, des difficultés rencontrées dans l'obtention de lots d'individus en bon état. Ceux-ci étant généralement fragmentés par les procédures de fixation et de tri (autotomie des polychètes ou des bras d'ophiures, etc.), la sélection des animaux intacts entraîne un biais d'échantillonnage qui hypothèque ces résultats. Ceux-ci permettent néan-

BENTHOS

Tableau 3

Poids individuels moyens des principaux taxons exprimés en μg (poids sec).

Taxons	Macrofaune		Méiofaune (3)
	(1)	(2)	
Polychètes	295-377	127	
Sipunculiens	68	156	
Aplacophores		81	
Gastéropodes		736	
Bivalves	191-1 340	1 214	
Cumacés	25	843	
Tanaïdacs	388-575	115	
Isopodes	63	30	
Amphipodes	275	275	
Holothurides		177	
Astérides		170	
Ophiurides	962-5 551	318	
Echinides		306	
Nématodes	5,2-11		0,072
Copépodes	4,8-14		1,636
Ostracodes	4,3		

(1) D'après KHRIPOUNOFF *et al.*, 1980.

(2) D'après DESBRUYÈRES *et al.*, 1980.

(3) D'après DINET 1980.

moins d'effectuer une estimation grossière des biomasses du macrobenthos *s.l.* et du méiobenthos. En négligeant les groupes mineurs (taxons de petite taille constituant ensemble moins de 3 % du peuplement global) et en tenant compte de l'abondance relative de chaque groupe aux différentes stations, la macrofaune *s.l.* représente un poids sec de 0,18 (station 3) à 0,29 g/m² (station 1). La biomasse de la méiofaune varie quant à elle entre 0,025 (station 4) et 0,066 g/m². L'ensemble des métazoaires benthiques aurait donc dans l'aire étudiée une biomasse minimale de 0,227 g/m², le maximum, enregistré à la station 1 atteignant le poids sec de 0,354 g/m².

Les rapports pondéraux macrofaune/méiofaune, compris entre 4,3 et 5,3, ne varient pas significativement en fonction de la profondeur. Ils attestent de la prépondérance du macrobenthos en dépit d'une large dominance numérique du méiobenthos qui peut être quantifiée par un facteur d'ordre 10³. Considérant les trois premières stations de la radiale N., l'abondance des peuplements de macrofaune *s.l.* diffère sensiblement suivant son expression. Ainsi, la station 2 qui en termes de densités est nettement la plus riche n'a que des peuplements d'une biomasse équivalente, voire inférieure, à celle de la station 1. Cette observation est en accord avec les analyses chimiques effectuées sur les sédiments de cette zone (KHRIPOUNOFF *et al.* [5]) révélant que l'énergie labile (matières organiques facilement hydrolysables) est en quantité à peu près égale dans les stations 1 à 3. Les fortes densités de la station 2, essentiellement imputables à une abondante population de nématodes, pourraient être mises en relation avec un hydrodynamisme intense et une granulométrie du substrat tout à fait particulière privilégiant la représentation de ce taxon.

VARIATIONS DANS LE TEMPS

Bien que les missions aient été réparties sur une dizaine d'années, leur fréquence s'est révélée insuffisante pour permettre la mise en évidence d'une quelconque périodicité dans les variations de l'abondance du benthos. Le tableau 4 donnant les densités moyennes enregistrées à chaque campagne ne montre aucune fluctuation de caractère cyclique. L'exemple de la station 2, qui a été la seule à pouvoir être régulièrement prospectée, semble en outre indiquer que les variations temporelles de la méiofaune sont négligeables, l'analyse de variance des données correspondantes ne révélant pas d'effet « temps » significatif ($p = 0,924$). On peut donc penser que la variabilité temporelle, si elle existe, est de toute façon masquée par l'hétérogénéité spatiale des peuplements.

Tableau 4

Densités moyennes relevées pendant les 6 premières missions Biogas. Le nombre supérieur correspond à des densités de méiofaune exprimées en individus/10 cm² (d'après DINET et VIVIER, 1977, complété par des données non publiées) ; le nombre inférieur, en italique, se rapporte aux densités de macrofaune s.l. exprimées en individus/500 cm² (d'après LAUBIER et SIBUET, 1977).

Stations	Biogas I (10.72)	Biogas II (04.73)	Biogas III (09.73)	Biogas IV (02.74)	Biogas V (06.74)	Biogas VI (10.74)
1	544 —	473 —	758 —	406 73	671 131	— —
2	280 —	532 —	408 —	214 103	327 101	584 26
3	316 —	— —	390 —	224 52	162 27	372 48
4	— —	— —	211 —	— —	16 35	263 22
5	168 —	— —	104 —	— —	— —	7 —
6	183 —	— —	375 —	530 67	464 56	705 27

VARIATIONS DANS L'ESPACE : MICRO-RÉPARTITION

Les valeurs élevées des écarts-types mentionnées dans le tableau 2 suggèrent une surdispersion des organismes par rapport à la loi de Poisson. Le coefficient de Fisher (rapport variance/moyenne) étant dans tous les cas très supérieur à l'unité, l'existence d'agrégats d'individus est donc très probable. Afin de préciser la nature de ces agrégats ainsi que les différentes échelles d'hétérogénéité de la répartition des peuplements, l'analyse de ses variations a été conduite aux niveaux intra-station et intra-carottier.

BENTHOS

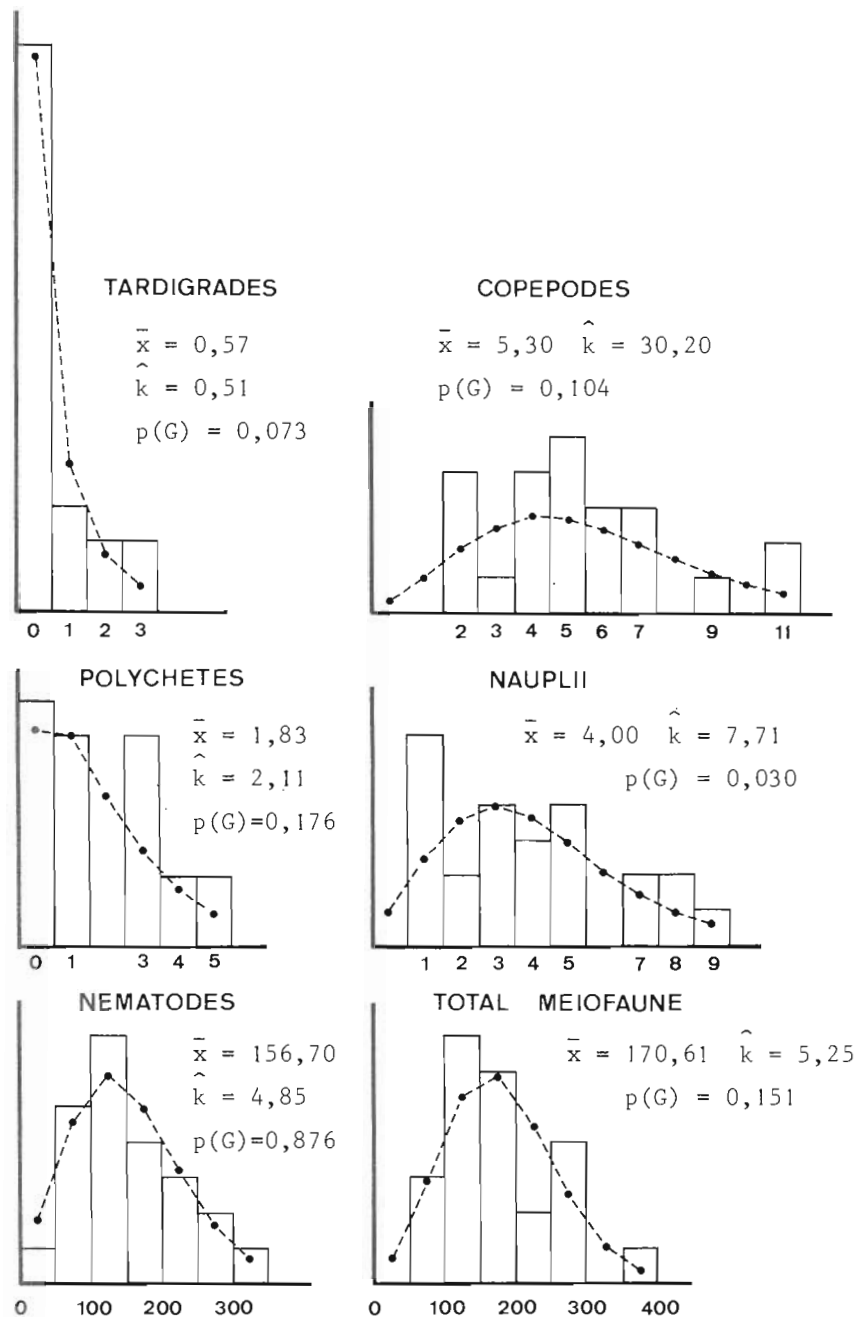


Fig. 2. — Dénombrements de méiofaune effectués sur les 23 sous-échantillons du carottage KG 140. Présentation des données en distributions de fréquences et distributions binomiales négatives théoriques (tirets).

L'étude de la micro-répartition de la méiofaune à l'échelle centimétrique a été réalisée en prélevant 23 sous-échantillons identiques à l'intérieur d'un même carottage provenant de la station 1 (KG 140). Les densités oscillent entre 56 et 355 ind./5,31 cm², la moyenne étant de 170,61 ind./5,31 cm² soit 321,30 ind./10 cm² ce qui est sensiblement inférieur à l'abondance moyenne des peuplements de la station 1 (tabl. 2). La valeur élevée de la variance ($\sigma^2 = 5\,898,24$) indique clairement une répartition contagieuse des individus. Afin de pouvoir comparer la répartition observée à une loi binomiale négative, modèle le plus couramment rencontré dans les collections biologiques (EVANS 1953), les comptages relatifs au méiobenthos total, ainsi qu'aux principaux taxons qui le composent, ont été transformés en distributions de fréquences (fig. 2). Pour chaque distribution, la binomiale négative théorique a été calculée à partir de la moyenne observée \bar{x} et du paramètre \hat{k} estimé par la méthode du maximum de vraisemblance. En raison de la faible taille de l'échantillon ($n = 23$) et de l'abondance des classes ayant un effectif inférieur à 5, le test G, moins rigoureux mais aussi moins sensible aux faibles fréquences que le test du χ^2 , a été utilisé pour évaluer l'ajustement des distributions. A l'exception des larves nauplius pour lesquelles l'hypothèse nulle d'une conformité de la distribution avec la binomiale négative est rejetée, cette loi peut être considérée comme représentative de la répartition spatiale des différents taxons et du méiobenthos pris dans son ensemble.

Une analyse similaire a été effectuée sur les données concernant la macrofaune. L'échantillon unitaire étant dans ce cas le carottage indivis, seule la répartition intra-station a pu être étudiée. Les figures 4A à 4C résument ainsi la distribution des principaux groupes de la macrofaune *s.l.* aux stations 1 et 2, les mieux échantillonnées ($n_1 = 16$ et $n_2 = 17$). Selon le critère du test G (rejet de H_0 lorsque $p(G) < 0,05$), la loi binomiale négative s'avère correspondre à la plupart des distributions observées. Certaines d'entre elles présentent cependant des profils polymodaux ou de trop nombreuses fréquences nulles qui ne permettent pas d'orienter la recherche d'un ajustement vers une distribution théorique précise (exemples : tanaïdés de la station 1, polychètes de la station 2). Il est à noter que, pour certains taxons (amphipodes, nématodes, némerets), le spectre des fréquences varie peu d'une station à l'autre, le paramètre k qui est en quelque sorte une mesure de l'asymétrie de la distribution, étant lui-même relativement constant. Ceci semble donc indiquer que le degré d'agrégation des individus est typique d'un groupe zoologique donné. Si la formation d'essaims ne se traduit pas toujours formellement par un ajustement à la loi binomiale négative, elle n'en demeure pas moins le cas le plus généralement observé. Les conclusions de la présente étude rejoignent ainsi celles de différents travaux relatifs à la répartition des peuplements méiobenthiques (VITIELLO, 1968, ARLT, 1973, HEIP et ENGELS, 1977, RANTA et SARVALA, 1978, FINDLAY, 1981) et macrobenthiques (GARDEFORS et ORRHAGE, 1968, REYS, 1972, GAGE et GEEKIE, 1973, JUMARS, 1975, STEPHENSON et COOK, 1977, DOWNING, 1979).

BENTHOS

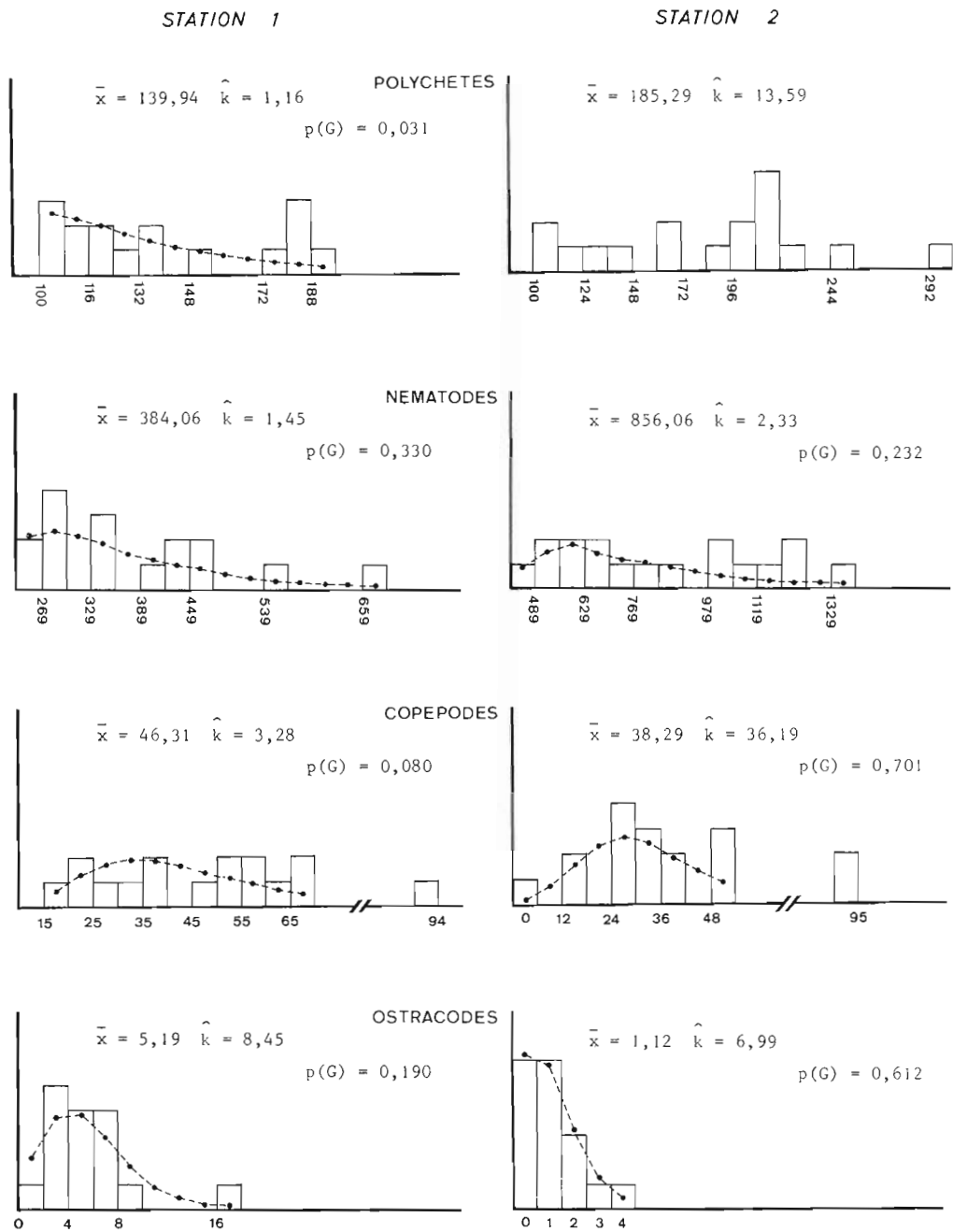


Fig. 3A. — Dénombrements de macrofaune aux stations 1 et 2. Présentation des données en distributions de fréquences et distributions binomiales négatives théoriques (tirets).

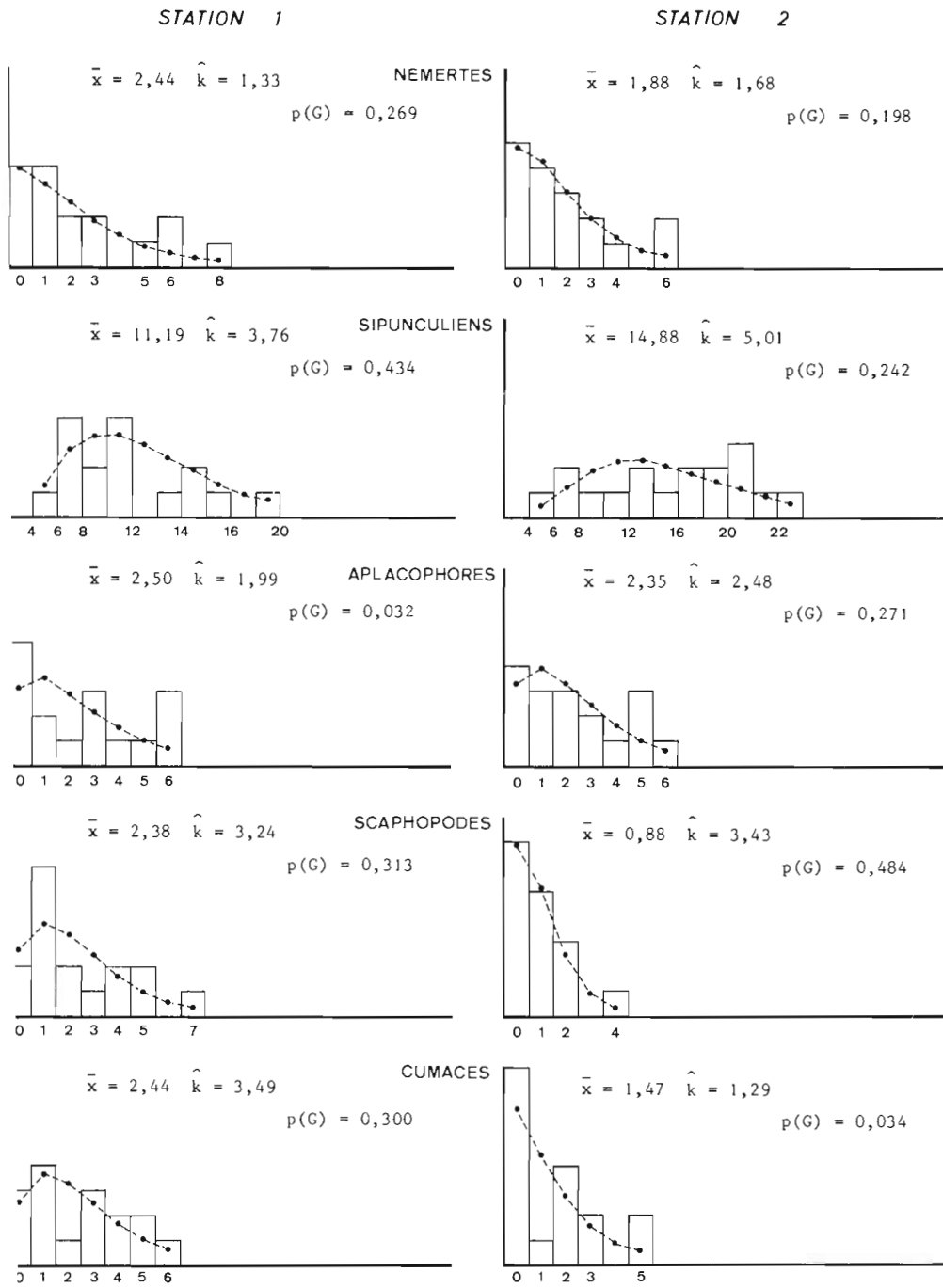


Fig. 3B. — Voir légende de la figure 3A.

BENTHOS

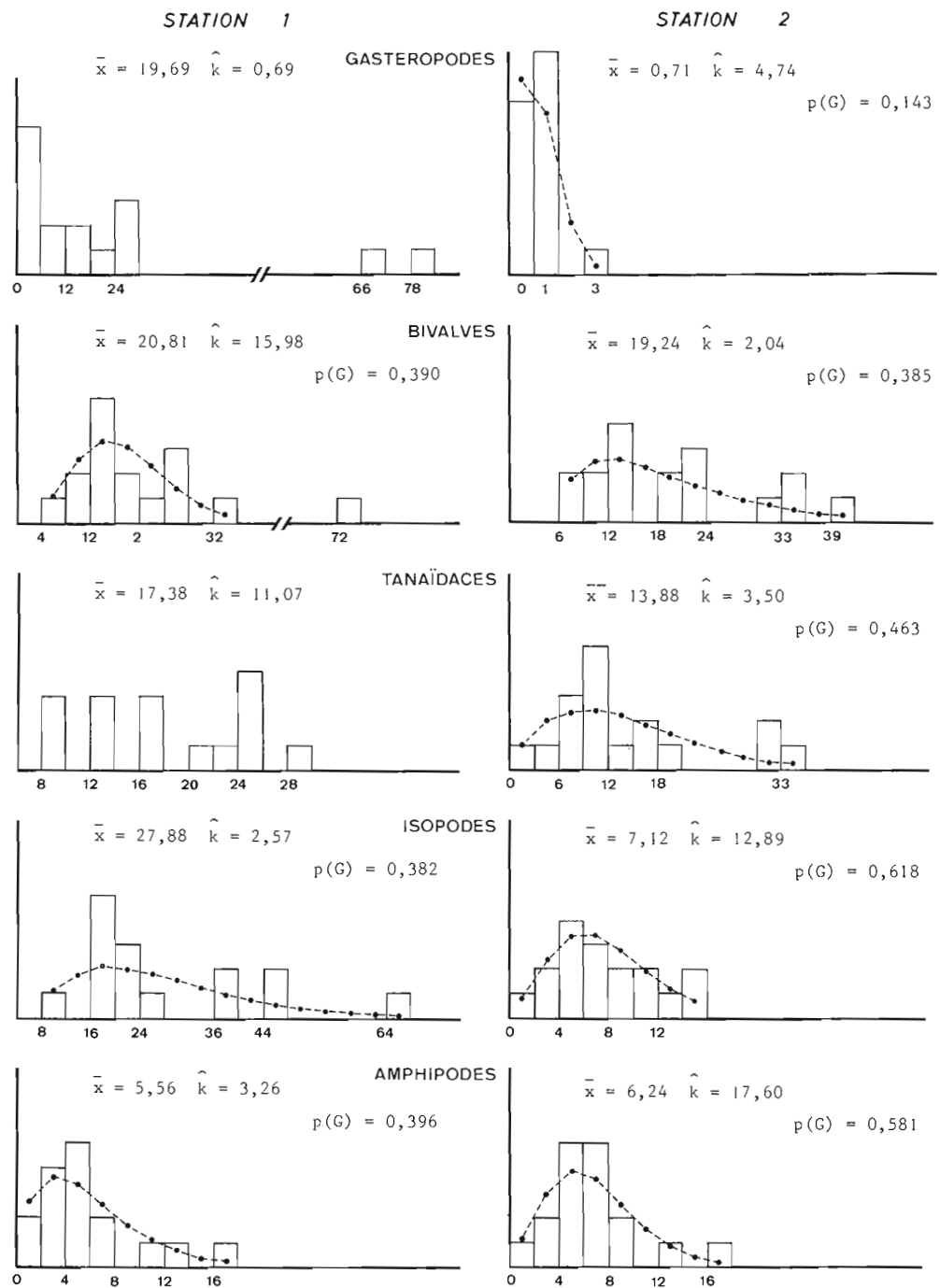


Fig. 3C. — Voir légende de la figure 3A.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Il existe de très nombreux travaux faisant référence à l'abondance des peuplements macrobenthiques profonds, cependant, compte tenu de l'évolution technologique des prospections abyssales et de la diversité des méthodes d'étude utilisées, les conditions d'une juste comparaison des résultats nous ont semblé devoir être i) l'identité des échantillonneurs et ii) l'utilisation d'une maille de tamis suffisamment fine ($< 500 \mu\text{m}$) permettant de recueillir tous les éléments de la macrofaune *l.s.*, notamment ses plus petits taxons tels que nématodes, ostracodes et copépodes. Le tableau 5 rassemble ainsi les seules données en notre connaissance qui peuvent être valablement comparées aux résultats les plus récents du programme Biogas.

En termes de densités, le golfe de Gascogne apparaît relativement riche, particulièrement en station 2 (2 900 m) où l'abondance de la macro-

Tableau 5

Densités et biomasses de la macrofaune s.l. de diverses régions océaniques. Toutes les données ont été obtenues à partir de carottages USNEL.

Auteurs/zone	Profondeur (m)	Tamis (mm)	Nb	KG	Densités ind./m ²	Biomasses g/m ²
HESSLER et JUMARS, 1974 (Centre nord-Pacifique)	5 630	0,297	10		374	
	6 036	0,297	1		340	
JUMARS et HESSLER, 1976 (Fosse des Aléoutiennes)	7 298	0,297	1		2 450	
GAGE, 1977 (Rockall)	2 875	0,420	6		2 903	0,92 (poids sec)
GAGE, 1978-1979 (Rockall)	1 800	0,420	1		4 320	4,80 (humide)
	1 800	0,420	1		1 636	3,72 (humide)
	2 000	0,420	1		4 156	10,24 (humide)
	2 500	0,420	1		1 332	3,08 (humide)
	2 900	0,420	1		3 052	4,08 (humide)
KHRIPOUNOFF <i>et al.</i> , 1980 (faille Vema)	5 100	0,250	8		860	0,08 (poids sec)
DESBRUYÈRES <i>et al.</i> , 1980 (Golfe de Gascogne)	2 160	0,250	16		2 783	0,21 (poids sec)
HECKER et PAUL, 1981 (Centre-est-Pacifique)	4 480	0,300	38		257	0,65 (humide)
	4 900	0,300	20		445	0,20 (humide)
	5 050	0,300	22		322	0,15 (humide)
SIBUET <i>et al.</i> , 1984 (Demerara)	4 420	0,250	8		2 159	0,09 (poids sec)
	4 850	0,250	16		1 196	0,03 (poids sec)
Cette étude (golfe de Gascogne)	2 800	0,250	17		4 635	
	4 150	0,250	13		3 612	

BENTHOS

faune est sensiblement supérieure à celle de la zone voisine du Rockall (GAGE, 1977). Concernant cette dernière, on remarque que les résultats obtenus à partir de prélèvements uniques (GAGE, 1978, 1979) traduisent l'hétérogénéité quantitative des peuplements et ne permettent pas de statuer sur la richesse réelle des fonds correspondants. L'ensemble de ces données montre cependant un enrichissement très net de la pente continentale par rapport aux plaines abyssales proprement dites. Au-delà du bas de pente (4 000-4 500 m), les densités décroissent très rapidement pour atteindre des valeurs minimales au centre des bassins océaniques (HESSLER et JUMARS, 1974, HECKER et PAUL, 1981). Le passage de la zone eutrophe à la zone oligotrophe entraîne une réduction des peuplements correspondants que l'on peut approximativement quantifier par un facteur d'ordre 10. L'exception la plus flagrante à cette règle est le cas de la fosse des Aléoutiennes (JUMARS et HESSLER, 1976) ; l'unique carottage effectué dans cette zone n'autorise cependant aucune conclusion sur la richesse relative des fosses hadales dans lesquelles certains voient des signes d'eutrophisation (GEORGE et HIGGINS, 1979).

L'examen des biomasses (tabl. 5) vient nuancer les remarques précédentes. Ramenées à des poids individuels moyens et en admettant un rapport poids frais/poids sec égal à 4, la macrofaune de golfe de Gascogne apparaît nettement plus petite que celle du Rockall (0,075 mg/ind. contre 0,277-0,568 mg/ind. : GAGE, 1977, 1978, 1979) ou même du centre E. Pacifique (0,112-0,632 mg/ind. : HECKER et PAUL, 1981). L'absence de standardisation des méthodes d'évaluation de la biomasse est sans doute à l'origine de ces différences qui, en tout état de cause, vont à l'encontre de l'hypothèse du nanisme abyssal énoncé par THIEL, 1975.

Il convient de souligner que, dans cette brève revue de travaux, la plupart des estimations reposent sur des échantillonnages extrêmement réduits. L'étude la plus complète d'un site restreint, comportant 38 carottages (HECKER et PAUL, 1981), ne peut être considérée comme extensive par rapport aux prospections quantitatives littorales. De même, l'ensemble des prélèvements effectués pendant le programme Biogas représente un « petit » échantillon au sens statistique du terme. La cause évidente de cette situation est le coût et la lenteur des opérations d'exploration abyssale, contraintes sur lesquelles il est malheureusement difficile d'intervenir. Pour ces raisons mêmes, il apparaît nécessaire d'élaborer des stratégies d'échantillonnage visant à optimiser le rapport information/nombre d'observations. Ceci implique la détermination de certains paramètres qui, à travers les résultats de cette étude, peuvent être précisés : il s'agit essentiellement du mode de répartition des peuplements (repérage des zones homogènes et/ou hétérogènes) ainsi que de la valeur du type d'échantillonnage réalisé (voir, « revue des problèmes d'échantillonnage » in FRONTIER, 1983). Le calcul de ce second paramètre est en fait subordonné à la connaissance du premier. Il n'est en effet possible d'évaluer la précision d'une mesure que si le mode de répartition de la population échantillonnée est connu. Dans le cas présent, les données suivent généralement la loi binomiale négative (1), le degré de

(1) Dans le cas où les données brutes n'ont pu être arrangées en distributions de fréquences (i.e., comptages globaux de la méiofaune et de la macrofaune s.s. et s.l.), l'ajustement à la loi binomiale négative a été évalué au moyen de la statistique T de ANSCOMBE, 1949 basée sur la comparaison des moments d'ordre 1, 2 et 3 observés aux moments de différentes distributions agrégatives théoriques (tabl. 6) (EVANS, 1953).

Tableau 6

Ajustement des données relatives aux densités à différentes distributions agrégatives théoriques : DBN = distribution binomiale négative, PA = distribution Polya-Aeppli, NE = distribution Neyman type A. Le test d'ajustement utilise la statistique T de ANSCOMBE, 1949, mentionnée dans ce tableau en caractères droits ; l'erreur standard sur T est inscrite en italiques. L'hypothèse nulle de l'ajustement est rejetée lorsque la valeur de T excède ou approche celle de son erreur standard.

Stations	Ensemble faunistique	DBN	PA	NE
1	Méiofaune	7,11.10 ⁷ <i>4,81.10⁷</i>	8,61.10 ⁷ <i>2,75.10⁷</i>	1,01.10 ⁸ <i>2,60.10⁷</i>
	Macrofaune <i>s.l.</i>	6,39.10 ⁵ <i>3,15.10⁶</i>	1,16.10 ⁶ <i>1,68.10⁶</i>	1,68.10 ⁶ <i>2,81.10⁶</i>
	Macrofaune <i>s.s.</i>	1,92.10 ⁴ <i>8,55.10⁴</i>	2,94.10 ⁴ <i>4,56.10⁴</i>	3,96.10 ⁴ <i>7,86.10⁴</i>
2	Méiofaune	1,52.10 ⁶ <i>3,59.10⁶</i>	2,43.10 ⁶ <i>2,03.10⁶</i>	3,34.10 ⁶ <i>2,63.10⁶</i>
	Macrofaune <i>s.l.</i>	- 2,07.10 ⁶ <i>1,79.10⁷</i>	1,24.10 ⁶ <i>9,62.10⁶</i>	4,55.10 ⁶ <i>1,57.10⁷</i>
	Macrofaune <i>s.s.</i>	- 1,04.10 ⁵ <i>1,98.10⁵</i>	- 7,06.10 ⁴ <i>1,08.10⁵</i>	- 3,67.10 ⁴ <i>1,75.10⁵</i>
3	Méiofaune	- 7,36.10 ⁵ <i>4,35.10⁵</i>	- 6,66.10 ⁵ <i>2,35.10⁵</i>	- 5,97.10 ⁵ <i>3,87.10⁵</i>
	Macrofaune <i>s.l.</i>	4,13.10 ⁶ <i>6,96.10⁷</i>	2,04.10 ⁷ <i>3,95.10⁷</i>	3,66.10 ⁷ <i>4,85.10⁷</i>
	Macrofaune <i>s.s.</i>	1,92.10 ⁴ <i>8,55.10⁴</i>	2,94.10 ⁴ <i>4,56.10⁴</i>	3,96.10 ⁴ <i>7,86.10⁴</i>

précision obtenu sur les différentes densités moyennes a été calculé au moyen de la formule :

$$D = t \sqrt{\frac{1}{n\bar{x}} + \frac{1}{nk}} \quad (\text{ELLIOTT, 1971})$$

où D est l'erreur relative sur la moyenne, t le paramètre de Student pour (n - 1) degrés de liberté, n le nombre de comptages, \bar{x} la moyenne des dénombrements et \hat{k} l'estimation du paramètre k de la distribution binomiale négative théorique effectuée par la méthode du maximum de vraisemblance lorsque les données pouvaient être arrangées en distributions de fréquences, ou par la méthode des données transformées (ANSCOMBE, 1950) dans le cas contraire.

La précision D exprimée en pourcentage de la moyenne varie considérablement selon les ensembles faunistiques ou les taxons considérés (tabl. 7). Si l'on admet une erreur standard relative égale à $\pm 10\%$ de la moyenne, soit une précision sur \bar{x} de 20 %, les 16 carottages de la station 1

BENTHOS

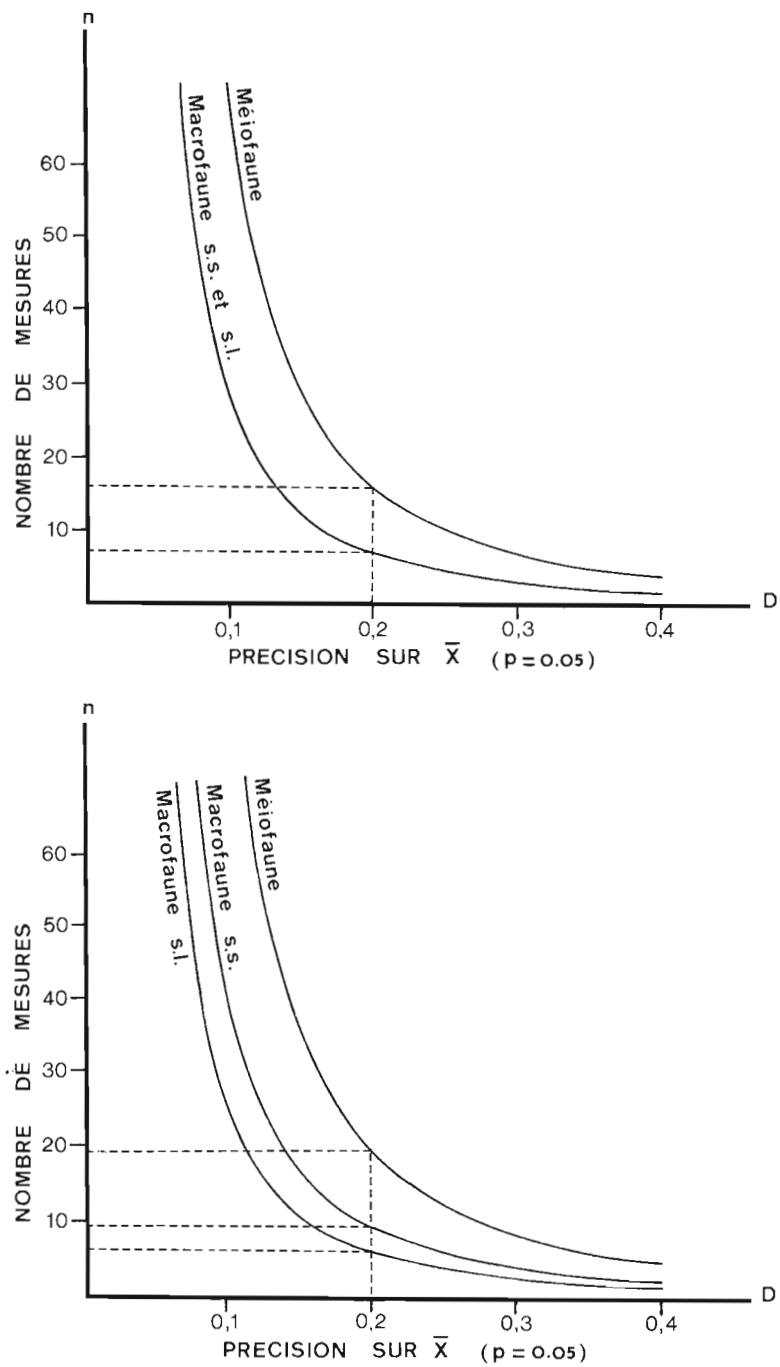


Fig. 4. — Abaques donnant la précision des estimations de densités (D) en fonction du nombre de prélèvements réalisés (n). Seuil de sécurité $p = 0,95$. Voir explications dans le texte.

Tableau 7

Précision obtenue, au seuil de sécurité $p = 0,95$, sur la densité moyenne des taxons méio- et macrobenthiques répartis selon la loi binomiale négative. Estimation du nombre de mesures devant être effectuées (n) pour atteindre une précision sur la moyenne de 20 % au seuil $p = 0,95$.

	Station 1		Station 2		KG 140	
	$D_{0,95}$	$n(D = 0,2)$	$D_{0,95}$	$n(D = 0,2)$	$D_{0,95}$	$n(D = 0,2)$
Némertes	57,09	111	54,30	108		
Sipunculien	31,59	34	26,42	25		
Aplacophores	49,89	85 (*)	46,59	79		
Scaphopodes	45,25	70	61,15	137		
Cumacés	44,23	66	60,42	133 (*)		
Gastéropodes	65,05	144 (*)	65,12	155 (*)		
Bivalves	17,63	10	37,65	52		
Tanaïdacés	32,77	36 (*)	30,61	34		
Isopodes	34,55	40	23,89	20		
Amphipodes	36,98	46	23,84	20		
Polychètes	49,32	83 (*)	28,19	29 (*)	43,68	98
Nématodes	44,02	66	33,56	41	19,93	20
Copépodes	30,28	31	11,86	5	20,37	21
Ostracodes	29,56	29	52,08	99		
Tardigrades					83,36	357
Nauplius					26,65	36 (*)
Total Méiof.					19,16	18

(*) Données non ajustées à la distribution binomiale négative.

ou les 17 de la station 2 ne représentent un échantillonnage satisfaisant que pour quelques groupes zoologiques du macrobenthos (bivalves, copépodes). Les 23 sous-échantillons du KG 140 donnent quant à eux une bonne précision sur la densité moyenne du méiobenthos et de ses taxons principaux (nématodes, copépodes). A l'échelle d'une station, l'échantillonnage effectué (de 16 à 19 prélèvements) s'avère plus précis pour l'étude de la macrofaune *s.s.* et *s.l.* ($13 < D_{0,95} < 20$) que pour celle de la méiofaune ($20 < D_{0,95} < 21$). Ceci indique a posteriori qu'en termes de densités, les peuplements méiobenthiques sont plus hétérogènes que ceux du macrobenthos.

Connaissant d'une part, le mode de répartition spatiale des animaux et d'autre part, la précision fournie par un type particulier d'échantillonnage, il est possible d'en déduire le nombre de mesures qu'il est nécessaire d'effectuer pour atteindre un degré de précision choisi. Pour des distributions binomiales négatives, ce nombre est donné par l'expression :

$$n = \frac{t^2}{D^2} \left[\frac{1}{\bar{x}} + \frac{1}{\bar{k}} \right] \quad (\text{ELLIOTT, 1971})$$

où n , t , D , \bar{x} et \bar{k} sont les paramètres précédemment définis. Pour chaque ensemble faunistique, on peut ainsi construire des abaques traduisant la relation $n = f(D)$. Celles-ci montrent (fig. 4) qu'aux conditions habituelle-

BENTHOS

ment tolérées en benthologie ($D = 0,2$ au seuil de sécurité $p = 0,95$) 5 à 9 prélèvements suffisent pour obtenir une estimation convenable de la densité des peuplements de macrofaune d'une station donnée. Elles indiquent par ailleurs qu'un effort d'échantillonnage supérieur doit être consenti pour atteindre le même degré de précision lorsque l'étude porte sur le méio-benthos. On remarquera que dans la zone des faibles valeurs de D ($< 0,2$), un gain de précision de l'ordre de 5 % exige un accroissement considérable du nombre de mesures. En pratique, seule la partie moyenne des abaques ($0,1 < D < 0,3$) est donc utilisable pour l'élaboration d'un plan d'échantillonnage. Il est évident que, n dépendant à la fois de \bar{x} et de \hat{k} , donc de la densité des peuplements et de leur degré d'agrégation, la détermination du nombre de mesures ne vaut que pour des aires restreintes. Il faut cependant noter que, dans le cas de la zone Biogas, les abaques des stations 1 et 2 sont très proches ; on peut donc estimer qu'il sera légitime d'appliquer une stratégie d'échantillonnage uniforme pour l'ensemble de la zone. Celle-ci devra néanmoins être adaptée aux contingents faunistiques considérés.

De sincères remerciements sont adressés à l'équipe du CENTOB et à Marie-Hélène Vivier pour l'aide apportée dans le tri des prélèvements ainsi qu'à Pierre Chardy et Pierre Vitiello qui ont bien voulu faire une lecture critique du manuscrit.

- ANDRASSY, I. - 1956 - Die Rauminhalts- und Gewichtbestimmung der Fadenwürmer (Nematoden). *Acta zool. hung.*, 2(1/3), p. 1-15.
- ANSCOMBE, F. J. - 1949 - The statistical analysis of insect counts based on the negative binomial distribution. *Biometrics*, 5, p. 165-173.
- ANSCOMBE, F. J. - 1950 - Sampling theory of the negative binomial and logarithmic series distributions. *Biometrika*, 37, p. 358-382.
- ARLT, G. - 1973 - Vertical and horizontal distribution of the meiofauna in the Greifswalder Boden. *Oikos*, suppl. 15, p. 105-111.
- BELYAYEV, G. M., VINOGRADOVA, N. G., LEVENSTEIN, R. Y., PASTERNAK, F. A., SOKOLOVA, M. N., FILATOVA, Z. A. - 1973 - Distribution of deep-sea bottom fauna related to the idea of the biological structure of the sea. (En Russe). *Okeanologija*, 13, p. 149-157.
- BEUKEMA, J. J. - 1974 - The efficiency of the Van Veen grab compared with the Reineck box-sampler. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 35, p. 319-327.
- CHARDY, P. - 1975 - Les Isopodes Asellotes de la plaine abyssale Atlantique. Exploitation mathématique des données. Biogéographie. *Thèse Doct. ès-Sci.*, Univ. Pierre et Marie Curie, Paris.
- DAHL, E., LAUBIER, L., SIBUET, M., STROMBERG, J. O. - 1977 - Some quantitative results on the benthic communities of the deep Norwegian Sea. *Astarte*, 9, p. 61-79.
- DESBRUYÈRES, D., BERVAS, J. Y., KHRIPOUNOFF, A. - 1980 - Un cas de recolonisation rapide d'un sédiment profond. *Oceanol. Acta*, 3, p. 285-291.
- DINET, A. - 1979 - A quantitative survey of meiobenthos in the deep Norwegian Sea. *Ambio*, spec. Rep. 6, p. 75-77.
- DINET, A. - 1980 - Répartition quantitative et écologie du méio-benthos de la plaine abyssale Atlantique. *thèse Doct. ès-Sci.*, Univ. Aix-Marseille II, Marseille, 180 p.
- DINET, A., VIVIER, M.-H. - 1977 - Le méio-benthos abyssal du golfe de Gascogne. I. Considérations sur les données quantitatives. *Cah. Biol. mar.*, 18, p. 85-97.
- DOWNING, J. A. - 1979 - Aggregation, transformation, and the design of benthos sampling programs. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 36, p. 1454-1463.

- DYBERN, B. I., ACKEFORS, H., ELMGREN, R. - 1976 - Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. *The Baltic marine Biologists*, Publ. 1, Stockholm Univ., 98 p.
- ELLIOTT, J. H. - 1971 - Some methods for the statistical analyses of samples of benthic invertebrates. *Scient. Publ. Freshwat. biol. Ass.*, 5, p. 1-144.
- EVANS, D. A. - 1953 - Experimental evidence concerning contagious distributions in ecology. *Biometrika*, 40, p. 186-211.
- FINDLAY, S. E. G. - 1981 - Small-scale spatial distribution of meiofauna on a mud- and sand flat. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, 12, p. 471-484.
- FLANNAGAN, J. F. - 1970 - Efficiencies of various grabs and corers in sampling freshwater benthos. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 27, p. 1691-1700.
- FRONTIER, S. - 1983 - Stratégies d'échantillonnage en écologie. Masson, Paris et P.U.L. Québec, 494 p.
- GAGE, J. D. - 1975 - A comparison of the deep-sea epibenthic sledge and anchor-box dredge samplers with the Van Veen grab and hand-coring by diver. *Deep-Sea Res.*, 22, p. 693-702.
- GAGE, J. D. - 1977 - Structure of the abyssal macrobenthic community in the Rockall Trough. in: *Biology of benthic organisms*. Keegan, Ceidigh and Boaden Eds. Pergamon, Oxford, New York, p. 247-260.
- GAGE, J. D. - 1978 - Animals in deep-sea sediments. *Proc. R. Soc. Edinb.*, 76, p. 77-93.
- GAGE, J. D. - 1979 - Macrobenthic community structure of the Rockall Trough. *Ambio*, spec. Rep. 6, p. 43-46.
- GAGE, J. D., GEEKIE, A. D. - 1973 - Community structure of the benthos in Scottish Sea Lochs. II. Spatial patterns. *Mar. Biol.*, 19, p. 41-53.
- GARDEFORS, D., ORRHAGE, L. - 1968 - Patchiness of some marine bottom animals. A methodological study. *Oikos*, 9, p. 311-321.
- GEORGE, R. Y., HIGGINS, R. P. - 1979 - Eutrophic hadal benthic community in the Puerto Rico Trench. *Ambio*, spec. Rep. 6, p. 51-58.
- HECKER, B., PAUL, A. Z. - 1981 - Abyssal community structure on the benthic infauna of the eastern equatorial Pacific: domes sites A, B and C. in: *Marine geology and oceanography of the Pacific manganese nodule province*. Bishoff and Piper Eds., Plenum, New York, p. 287-308.
- HEIP, C., ENGELS, P. - 1977 - Spatial segregation in copepod species from a brackish water habitat. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 26, p. 77-96.
- HESSLER, R. R., JUMARS, P. A. - 1974 - Abyssal community analysis from replicate box-cores in the central N. Pacific. *Deep-Sea Res.*, 21, p. 185-209.
- HESSLER, R. R., SANDERS, H. L. - 1967 - Faunal diversity in the deep-sea. *Deep-Sea Res.*, 14, p. 67-68.
- HOLOPAINEN, I. J., SARVALA, J. - 1975 - Efficiencies of two corers in sampling soft bottom invertebrates. *Ann. Zool. Fennici*, 12, p. 280-284.
- JUMARS, P. A. - 1975 - Methods for measurements of community structure in deep-sea macrobenthos. *Mar. Biol.*, 30, p. 245-252.
- JUMARS, P. A., HESSLER, R. R. - 1976 - Hadal community structure: implications from the Aleutian Trench. *J. mar. Res.*, 34, p. 547-560.
- KHRIPOUNOFF, A., DESBRUYÈRES, D., CHARDY, P. - 1980 - Les peuplements benthiques de la faille Vema: données quantitatives et bilan d'énergie en milieu abyssal. *Oceanol. Acta*, 3, p. 187-198.
- LAUBIER, L., MARTINAIS, J., REYSS, D. - 1972 - Deep-sea trawling and dredging using ultrasonic techniques. in: *Barobiology and the experimental biology of the deep-sea*. Brauer Ed., Univ. North Carolina, Raleigh. p. 175-187.
- LAUBIER, L., SIBUET, M. - 1977 - Résultats des campagnes Biogas. 3 août 1972 - 2 novembre 1974. *Publ. CNEXO, Résult. Camp. Mer*, n° 11, 77 p.
- LAUBIER, L., SIBUET, M. - 1979 - Ecology of the benthic communities of the deep N.E. Atlantic. *Ambio*, spec. Rep., 6, p. 37-42.
- LUNDKVIST, H. - 1978 - A technique for determining individual fresh weights of live small animals, with special reference to Enchytraeidae. *Æcologia*, 35, p. 365.

BENTHOS

- NALEPA, T. F., ROBERTSON, A. - 1981 - Screen mesh size affects estimates of macro- and meiobenthos abundance and biomass in the Great Lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38, p. 1027-1034.
- RANTA, E., SARVALA, J. - 1978 - Spatial patterns of littoral meiofauna in an oligotrophic lake. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, 20, p. 886-890.
- REINECK, H. E. - 1958 - Kastengreifer und Lotröhre « Schnepfe » Geräte zur Entnahme ungestörter orientierter Meeresgrundproben. *Senckenberg. leth.*, 39, p. 45-48.
- REYS, J. P. - 1972 - Analyses statistiques de microdistribution des espèces benthiques de la région de Marseille. *Tethys*, 3, p. 381-403.
- REX, M. A. - 1981 - Community structure in the deep-sea benthos. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 12, p. 331-353.
- ROWE, G. T. - 1971 - Benthic biomass and surface productivity. *in*: Fertility of the Sea. Costlow Ed., Gordon and Breach, New York, p. 441-454.
- SARVALA, J., RANTA, E. - 1977 - Performance of the Muus sampler in surveys of the brackish water macrofauna. *Ann. Zool. Fennici*, 14, p. 191-197.
- SCHWINGHAMMER, P. - 1981 - Characteristic size distributions of integral benthic communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38, p. 1255-1263.
- SIBUET, M., MONNIOT, C., DESBRUYÈRES, C., DINET, A., KHRIPOUNOFF, A., ROWE, G., SEGONZAC, M. - 1984 - Peuplements benthiques et caractéristiques trophiques du milieu dans la plaine abyssale de Demerara. *Oceanol. Acta*, 7, n° 3, p. 345-358.
- SMITH, K. L. Jr., HOWARD, J. D. - 1972 - Comparison of a grab sampler and large volume corer. *Limnol. Oceanogr.*, 17, p. 142-145.
- SOKOLOVA, M. N. - 1981 - Trophic large-scale regions of the world ocean floor and characters of their populations. *in*: Biology of the Pacific Ocean depths. Proc. XIVth Pacific Sci. Congr., Khabarovsk August 1979 (En Russe), Vinogradova Ed., Acad. Sci. U.S.S.R., Moscow, p. 8-14.
- STEPHENSON, W., COOK, S. D. - 1977 - Aggregation of sublittoral macrobenthos in Morebay, Queensland. *Austr. J. Ecol.*, 2, p. 275-281.
- THIEL, H. - 1975 - The size structure of the deep-sea benthos. *Int. Revue. ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 60, p. 575-606.
- THIEL, H. - 1979 - Structural aspects of the deep-sea benthos. *Ambio*, spec. Rep. 6, p. 25-31.
- VITIELLO, P. - 1968 - Variation de la densité du microbenthos sur une aire restreinte. *Recl. Trav. Stn mar. Endoume*, 43, p. 261-269.
- VITIELLO, P., DINET, A. - 1979 - Définition et échantillonnage du méiobenthos. *Rapp. P.-v. Comm. int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, 25/26, p. 279-283.
- WIESER, W. - 1960 - Benthic studies in Buzzard Bay. II. The meiofauna. *Limnol. Oceanogr.*, 5, p. 121-137.
- WOLFF, T. - 1977 - Diversity and faunal composition of the deep-sea benthos. *Nature*, 267, p. 780-785.
- ZENKEVITCH, L. A., FILATOVA, Z. A., BELYAYEV, G. M., LUKYANOVA, T. S., SUETOVA, I. A. - 1971 - Quantitative distribution of zoobenthos in the world ocean. (En Russe) *Byull. mosk. Obshch. Ispyt. Prir., Otd. Biol.*, 76, p. 27-33.

7.

ABONDANCE ET RÉPARTITION DE L'ÉPIFAUNE MÉGABENTHIQUE

M. SIBUET (*) ET M. SEGONZAC (*)

RÉSUMÉ. — Les chalutages intensifs effectués dans les six stations BIOGAS entre 1 900 et 4 800 m de profondeur au N. et au S. du golfe de Gascogne ont permis d'analyser les variations quantitatives des peuplements mégabenthiques. Une estimation de la densité moyenne des peuplements a été recherchée en tenant compte de la surface échantillonnée par la totalité des opérations réalisées dans chacune des six stations. Cette estimation est rendue possible par le grand nombre d'opérations de chalutage effectuées avec un contrôle du parcours au fond, bien que les engins traînants n'assurent pas de prélèvements réellement quantitatifs. Les résultats montrent une distribution hétérogène dans chaque site ; une diminution importante et significative de la densité moyenne globale en fonction de la profondeur, notamment entre les sites de la radiale N., avec un facteur 9 de différence entre les stations extrêmes de 1 900 m et 4 800 m. La mégafaune riche et variée sur la terrasse de Mériadzek est plus sensible que la macro- et méiofaune aux modifications de l'environnement, de la profondeur et des ressources trophiques. Ceci se traduit par les variations importantes de la densité de certains taxons (gorgonaires, actiniaires, holothurides, échinides, gastéropodes), de la composition des peuplements et de la répartition des groupes trophiques majeurs. Des compléments sont néanmoins nécessaires pour mieux quantifier et caractériser ces peuplements à partir d'observations *in situ*.

ABSTRACT. — *Intensive samplings have been conducted with a similar strategy using a large beam trawl in the six BIOGAS stations between 1 900 and 4 800 m in the north and south of the bay of Biscay. Quantitative estimates of the megabenthic fauna, although it remains difficult, have been achieved knowing the total area sampled by trawls generally acoustically controlled. The results show : a relative heterogeneity of the faunal distribution in each station ; a significant and important decrease of the mean density of the total fauna with increasing depth with a factor 9 of difference between the northern stations at 1 900 m and 4 800 m. The megafauna, very rich and varied at the Meriadzek Terrace, is more sensible to any modifications of the environment, the depth and the trophic resources, than the macro and meiofauna. This is demonstrated by the great density variations of some taxa (gorgonaria, actinaria, holothuroidea, echinoidea, gasteropoda), the change of the composition of the fauna on the phylum or trophic level. Complementary studies by in situ observations will be nevertheless necessary to better quantify and characterize the distribution of the epibenthic fauna.*

mégabenthos, abyssal, répartition quantitative, Atlantique N.E., golfe de Gascogne.

megabenthos, deep-sea, quantitative distribution, North-East Atlantic, bay of Biscay.

(*) IFREMER, Centre de Brest, BP 337, 29273 Brest Cedex - France, Contribution IFREMER, 15.

ÉPIFAUNE MÉGABENTHIQUE

INTRODUCTION

La mégafaune benthique abyssale a été relativement bien étudiée sur le plan qualitatif dès les premières campagnes océanographiques menées dans le golfe de Gascogne, notamment par le navire H.M.S. « PORCUPINE ». Une documentation remarquable a été progressivement acquise depuis la fin du siècle dernier (expéditions du « TRAVAILLEUR », du « TALISMAN », de « L'HIRONDELLE », de la « PRINCESSE ALICE » et du « CAUDAN »). LE DANOIS (1948) a réalisé une des rares synthèses sur l'ensemble des communautés animales de grandes profondeurs et décrit les changements faunistiques au large des côtes de France.

Si la mégafaune abyssale fait depuis longtemps l'objet d'études zoologiques, elle correspond à l'une des catégories de taille d'organismes particulièrement difficile à échantillonner quantitativement avec des prélèvements aveugles. Les carottiers, seuls types d'engins quantitatifs, permettent une évaluation correcte de la densité des taxons de la méiofaune et de la petite macrofaune. En revanche, la faune de grande taille qui a une distribution clairsemée au fond, nécessite l'échantillonnage d'une grande surface qu'il est encore difficile de maîtriser quantitativement.

Ces dix dernières années, des efforts accrus ont été menés tant pour maîtriser et contrôler les arts traînants au fond que pour utiliser systématiquement des caméras sous-marines. Très peu de données quantitatives sont actuellement disponibles, d'une manière générale, pour la faune épibenthique.

L'étude de la distribution quantitative de la mégafaune est un problème déjà ancien (RICE *et al.*, 1979, 1982) et encore imparfaitement résolu pour l'échantillonnage qui doit être effectué à une échelle suffisante. Les recherches menées dans quelques secteurs géographiques et, de plus en plus, à l'aide de systèmes de prises de vue et d'observations *in situ*, sont souvent limitées à quelques groupes zoologiques particuliers (GRASSLE *et al.*, 1975 ; HAEDRICH *et al.*, 1980 ; SIBUET et LAWRENCE, 1981 ; CONAN *et al.*, 1981 ; SMITH et HAMILTON, 1983 ; OHTA, 1983). De plus, devant l'absence d'uniformisation des techniques employées et l'efficacité très variable des différents types d'engins, les résultats restent faiblement comparables entre eux.

L'effort entrepris dès les premières campagnes BIOGAS, en 1972, permet aujourd'hui d'analyser les variations de l'abondance des groupes zoologiques représentés par des individus de grande taille et récoltés presque exclusivement à l'aide d'engins traînants. L'évaluation de la densité moyenne de la faune dans chaque station est recherchée à partir d'un cumul des données relatives à chaque taxon et obtenues à partir d'un même type de chalut. Une analyse de la répartition quantitative de la mégafaune est menée en tenant compte des comportements trophiques prépondérants chez les taxons considérés et à partir d'une comparaison des densités relatives des peuplements dans les six secteurs intensément explorés au cours des campagnes BIOGAS.

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les six stations prospectées et retenues pour cette étude sont situées dans le golfe de Gascogne selon deux radiales ; au N. entre 1 900 m et 4 800 m de profondeur et au S. au droit des canyons de Torrelavega et de Santander, entre 1 900 et 4 400 m (LAUBIER et SIBUET 1977, 1979 ; AUFFRET, [4]).

Un total de 78 chalutages a été effectué au cours des campagnes BIOGAS. A partir de la mission BIOGAS IV, l'utilisation du chalut à perche (GUENNEGAN et MARTIN, [Annexe 3]) a permis une récolte plus efficace de la mégafaune qu'avec le chalut Blake. Le contrôle des traits de chalutages a été effectué au moyen d'un pinger (LAUBIER *et al.*, 1972) et au cours de BIOGAS VIII et XI à l'aide d'un système de positionnement acoustique (ROWE et SIBUET, 1983 ; SIBUET *et al.*, 1984). L'estimation de la longueur des traits de chaluts effectués dans chaque station a permis d'évaluer l'aire de récolte totale et d'estimer ainsi une densité moyenne de la faune. Une comparaison des résultats, déduits du chalut Blake utilisé initialement et du chalut à perche, rend compte de l'efficacité supérieure de ce dernier. En effet, en station 1 les densités moyennes des mollusques sont de 6 individus/ha avec le chalut Blake contre 315 individus/ha avec le chalut à perche et de 246 ind./ha contre 1 110 pour les échinodermes ; toutefois, en station 3, les deux engins ne montrent pas de différence aussi importante (densité des mollusques : 36 ind./ha à partir du chalut Blake et 161 ind./ha pour le chalut à perche ; densité des échinodermes : 64 ind./ha et 76 ind./ha. Seuls les prélèvements comparables sont retenus, soit 3 à 9 chaluts à perche par station (tabl. 1). Les prélèvements suivants ont été considérés.

En station 1 : CP 01, CP 02 (BIOGAS IV) ; CP 08, CP 09 (BIOGAS VI) ; CP 26, CP 27 (BIOGAS VII) ; CP 33, CP 34 (BIOGAS IX) ; CP 37 (BIOGAS XI) soit une surface de 5,6 hectares.

En station 2 : CP 10 (BIOGAS VI) ; CP 28 (BIOGAS VII) ; CP 30 (BIOGAS VIII) soit 1,8 hectare.

En station 3 : CP 13, CP 14 (BIOGAS VI) ; CP 36 (BIOGAS XI) ; CP 15, CP 16 (INCAL), soit 3 hectares.

En station 4 : CP 15, CP 16, CP 17, CP 18 (BIOGAS VI) ; CP 35 (BIOGAS XI) ; CP 12, CP 13 (INCAL) soit 6,7 hectares.

En station 5 : CP 19, CP 20, CP 21, CP 22 (BIOGAS VI) soit 4,9 hectares.

En station 6 : CP 23, CP 24, CP 26 (BIOGAS VI) soit 2,4 hectares.

Les différents groupes zoologiques sont triés et seule la faune retenue sur un tamis de 1 mm de vide de maille est dénombrée. Certains organismes de grande taille ont été photographiés *in situ*, soit à l'aide d'une troïka (Pl. 1), soit à l'aide du système RAIE (Pl. 2) (LAUBIER et SIBUET, 1977). Les groupes zoologiques considérés correspondent aux organismes mégabenthiques à l'exclusion de la faune fixée et coloniale (spongiaires, hydriaires, octocoralliaires, bryozoaires) qui ne peut être dénombrée. Certains des taxons de l'endofaune, mieux échantillonnés quantitativement à l'aide de carottiers, sont toutefois retenus ici, tels que polychètes et sipunculien à cause de la taille parfois importante des individus de ces taxons. En revanche, les groupes de la macrofaune tels que nématodes, aplacophores, ostracodes, copépodes, tanaidacés, cumacés et isopodes, particulièrement mal échantillonnés à l'aide de chaluts, ne sont pas recensés dans notre bilan.

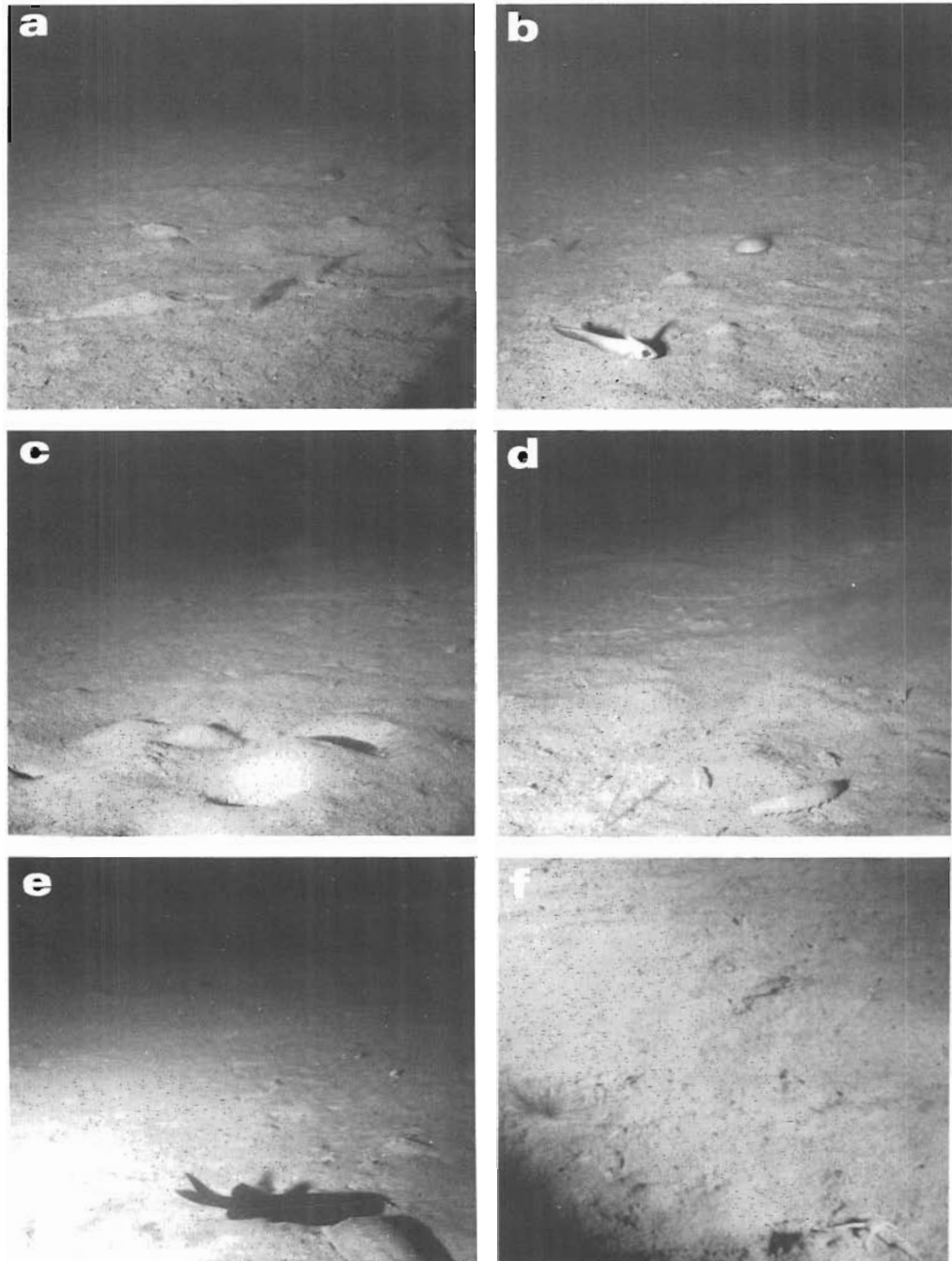


Planche 1

Photos de fond prises par la troïka (mission POLYGAS, 1972, station 1 à 2 000 m (A, B, C, D) et station 6 (E, F)). Surface photographiée : 3 m².

A. Echinide (Echinothuridae), octocoralliaire (*Acanella arbuscula*).

B. Echinide (Echinothuridae), octocoralliaire (*Distichoptilum gracile*), poisson Macrouridae.

C. Pycnogonide *Colossendeis* sp.

D. Octocoralliaire pennatulaire, holothuride *Benthogone rosea*.

E. Poisson Alepocephalidae, holothuride *Benthodytes gigantea*.

F. Ophiure Ophiuridae.

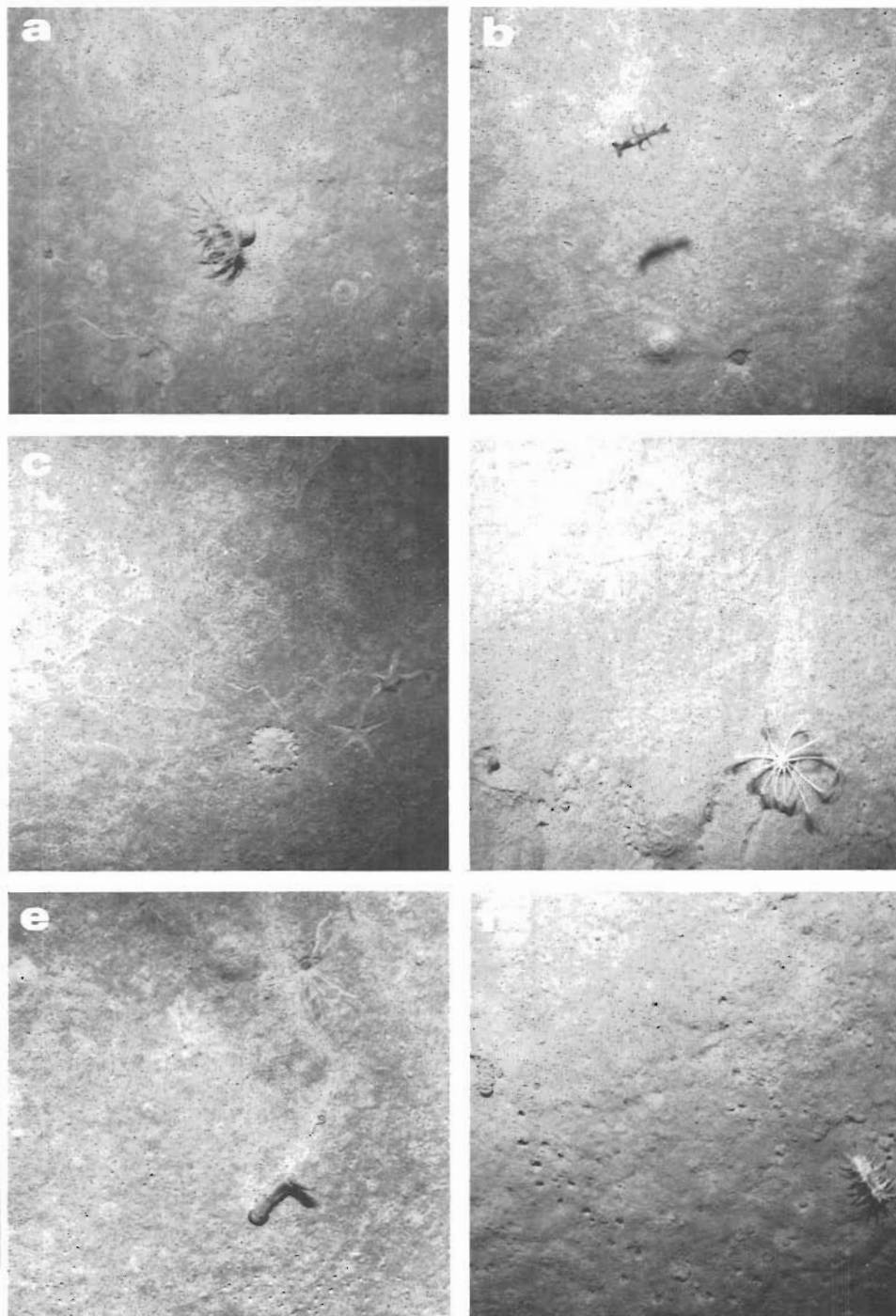


Planche 2

Photos de fond prises par le système RAIE (mission BIOGAS XI, 1981, station 3, 4300 m).

- A. Surface : 5,3 m² ; actiniaire.
- B. Surface : 9 m² ; décapode macroure *Plesiopenaus sp.*
- C. Surface : 6 m² ; astéride Porcellanasteridae.
- D. Surface : 5,3 m² ; astéride *Freyella spinosa*.
- E. Surface : 8,8 m² ; holothuride *Psychropotes longicauda*.
- F. Surface : 3,7 m² ; holothuride *Oneirophanta mutabilis*.

Tableau 1

Estimation de la densité moyenne de la mégafaune (> 1 mm) récoltée au chalut à perche dans les 6 stations BIOGAS.

STATION	1			2			3			4			5			6		
PROFONDEUR (m)	1 920 - 2 245			2 878 - 3 380			4 134 - 4 240			4 706 - 4 825			4 434 - 4 475			1 894 - 1 995		
NOMBRE DE CHALUTS	9			3			5			7			4			3		
RFACE TOTALE (10 ⁴ m ²)	5,6			1,8			3			6,7			4,9			2,4		
TAXONS	Nbre	Dens. moy./ha	Ecart type	Nbre	Dens. moy./ha	Ecart type	Nbre	Dens. moy./ha	Ecart type	Nbre	Dens. moy./ha	Ecart type	Nbre	Dens. moy./ha	Ecart type	Nbre	Dens. moy./ha	Ecart type
Actiniaires	4660	825,6	537	145	79,1	82	163	53,8	25,1	156	23,3	13,4	52	10,6	2,4	128	53,9	34,5
Polychètes	2499	442,7	281,7	182	99,3	52,8	157	51,8	28,2	472	70,4	37,4	137	27,9	19,1	60	25,3	6,8
Sipunculien	492	87,2	91,1	46	25,1	15,7	94	31	24	101	15,1	7,7	55	11,2	3	69	29,1	22,8
Echiuriens	1	0,2	0,4	13	7,1	4,8	3	1	1	3	0,4	1,6	4	0,8	0,8	0	0	0
Brachiopodes	10	1,8	2,5	100	54,5	35,7	83	27,4	39	30	4,5	7,3	2	0,4	0,4	4	1,7	3,2
Gastéropodes	591	104,7	90,4	23	12,5	2,6	61	20,1	16,9	126	18,8	9,7	68	13,9	10,9	19	8	0,5
Scaphopodes	155	27,5	24,3	127	69,3	82,2	274	90,4	86,2	64	9,5	10,3	3	0,6	0,8	64	27	21,7
Bivalves	1030	182,5	126,8	63	34,4	27,6	151	49,8	11,6	305	45,5	18,3	21	4,3	3,4	7	2,9	2,1
Céphalopodes	4	0,7	1,1	1	0,5	0,6	4	1,3	1,3	1	0,1	0,4	0	0	0	1	0,4	0,8
Pycnogonides	26	4,6	3,4	3	1,6	1,6	1	0,3	1	1	0,1	0,4	0	0	0	20	8,4	5,9
Cirripèdes	83	14,7	15,4	67	36,5	22,7	27	8,9	6,6	58	8,6	7,8	3	0,6	0,5	8	3,4	4,3
Amphipodes	114	20,2	15,5	4	2,2	1,5	12	4	1,5	103	15,4	15,2	9	1,8	2,2	6	2,5	1,6
Macroures	170	30,1	28,7	30	16,4	9,7	30	9,9	9,4	50	7,5	2,5	29	5,9	3,4	42	17,7	5,1
Anomoures	241	42,7	19,2	32	17,5	12,9	19	6,3	4	3	0,4	0,8	14	2,9	2,3	117	49,3	43,5
Crinoides	184	32,6	40,8	0	0	0	4	1,3	1,7	5	0,7	1,1	0	0	0	0	0	0
Holothurides	1266	224,3	168,3	97	52,9	23,9	151	49,8	43,9	148	22,1	12,3	188	38,3	46,8	347	146,2	114,5
Echinides	875	155	84,1	37	20,2	8,9	5	1,6	1,1	0	0	0	0	0	0	48	20,2	12,1
Astérides	254	45	22,5	85	46,4	20,4	43	14,2	12,9	99	14,8	11,3	10	2	2	11	4,6	1,5
Ophiurides	3689	653,6	327,2	178	97,1	82,4	27	8,9	10,6	138	20,6	20,3	255	52	82,4	80	33,7	8,1
Ascidiés	36	6,4	7,1	4	2,2	1,3	91	30	29,5	229	34,1	27,4	140	28,5	51,1	2	0,8	0,7
Poissons	126	22,3	25,1	35	19,1	14,5	49	16,2	14,8	63	9,4	4,9	29	5,9	3,5	11	4,6	1,5
TOTAUX	16506	2924,3	1229	1272	693,9	196,3	1449	478,1	175,6	2155	321,3	120	1019	207,7	213,6	1044	439,9	114,1

ÉPIFAUNE MÉGABENTHIQUE

RÉSULTATS

1. DENSITÉ MOYENNE DES DIFFÉRENTS GROUPES ZOOLOGIQUES DANS LES SIX STATIONS BIOGAS

Le tableau 1 présente l'ensemble des données recueillies pour chacun des groupes zoologiques à chaque station. La densité moyenne par hectare est évaluée à partir de l'effectif total d'individus récoltés et de l'estimation de l'aire totale couverte par les traits de chaluts. L'écart-type est calculé pour chaque groupe et pour la faune totale à partir d'une variance pondérée qui tient compte de la variation de la longueur du trait :

$$\sigma = \sqrt{\sum \frac{l_i}{\sum l_i} \left(\frac{n_i}{l_i} - M \right)^2}$$

où l_i est la longueur d'un trait
 n_i le nombre d'individus
 M la densité moyenne.

1.1. RÉPARTITION QUANTITATIVE EN FONCTION DE LA PROFONDEUR

D'après les résultats (tabl. 1), la densité moyenne globale de la faune diminue en fonction de la profondeur tant au N. entre les stations 1 à 2 000 m (2 924 ind./ha), 2 à 3 300 m (694 ind./ha), 3 à 4 200 m (478 ind./ha) et 4 à 4 750 m (321 ind./ha), qu'au S. entre les stations 6 à 1 900 m (440 ind./ha) et 5 à 4 450 m (207 ind./ha). Notons que les peuplements sont nettement moins denses au S. dans des sites plus proches des influences continentales. Un test statistique (t) de comparaison entre les moyennes globales, qui consiste à faire le rapport de la différence entre les moyennes calculées de deux stations à l'écart type de cette différence,

$$t = \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{\frac{\sigma_1^2}{N_1} + \frac{\sigma_2^2}{N_2}}}$$

N_1 et N_2 étant le nombre de chalutages effectués à chaque station

permet de préciser si les moyennes diffèrent significativement entre elles (FRONTIER, 1980).

Ce test confirme une diminution significative de la densité globale au seuil 1 % pour les stations 1 et 2 ($t = 5,24$), mais montre qu'entre les stations situées au-delà de 3 000 m au N. et entre les stations 5 et 6 au S. du Golfe, les différences sont faiblement significatives. En effet, les variations intrastation (le chalut étant l'échantillon unitaire), reflètent une hétérogénéité de la distribution des peuplements. Sans écarter le caractère aléatoire du travail du chalut au fond, la comparaison des densités moyennes obtenues par cumul des données de chalutages nous a semblé la plus valable.

ÉPIFAUNE MÉGABENTHIQUE

La tendance générale de diminution de la densité de la faune en fonction de profondeurs croissantes, est observée pour la majorité des groupes zoologiques (fig. 1 et 2). Les variations des densités entre les stations 1, 2 et 3 sont en effet significatives au seuil 5 % ($t > 2,7$) pour les actiniaires, gastéropodes, bivalves, décapodes anomoures, holothurides, échinides et ophiurides. Deux groupes se distinguent : les scaphopodes et les tuniciers par leur tendance inverse d'augmentation de la densité avec la profondeur. Des changements très peu marqués en fonction de la profondeur sont constatés pour des groupes tels que sipunculien, cirripèdes, décapodes macroures et astérides.

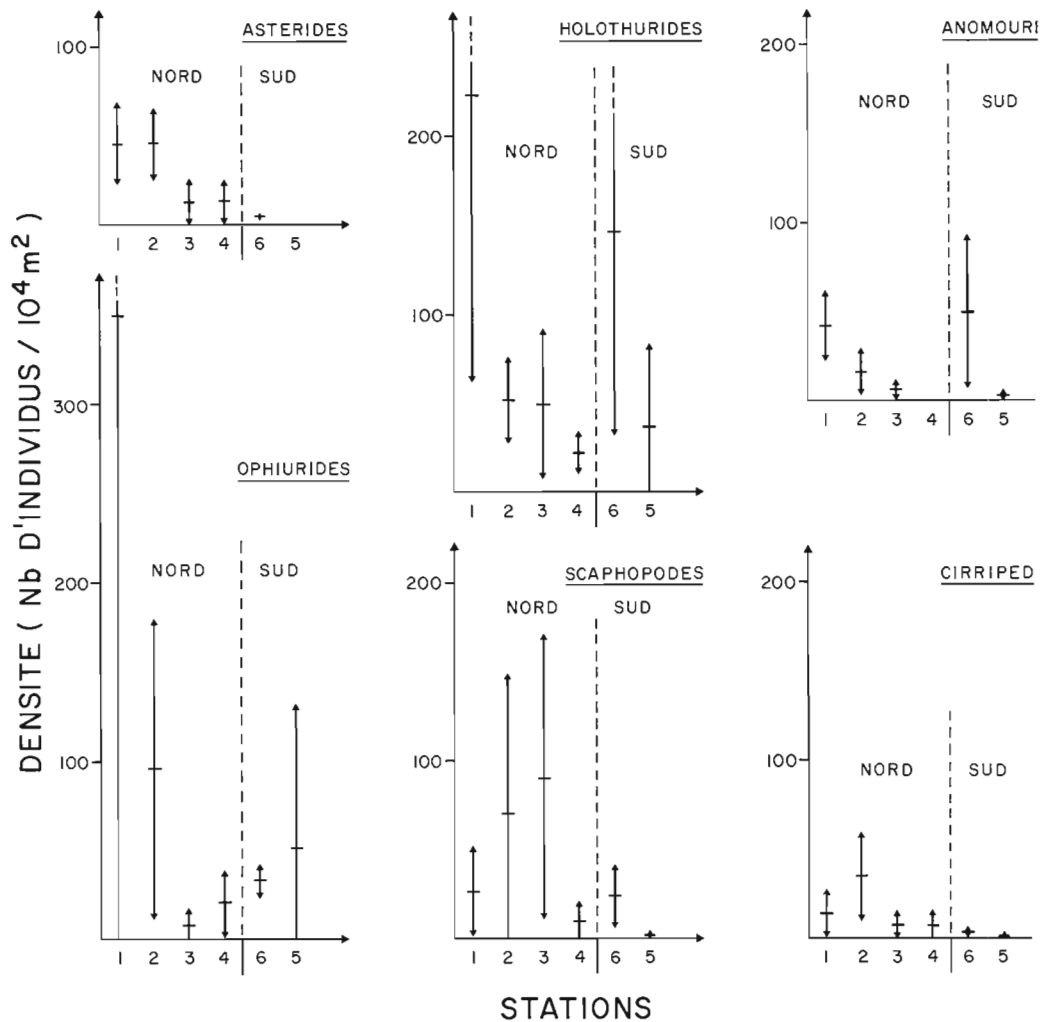


Fig. 1. — Variation de la densité moyenne des taxons dans les six stations BIOGAS.

ÉPIFAUNE MÉGABENTHIQUE

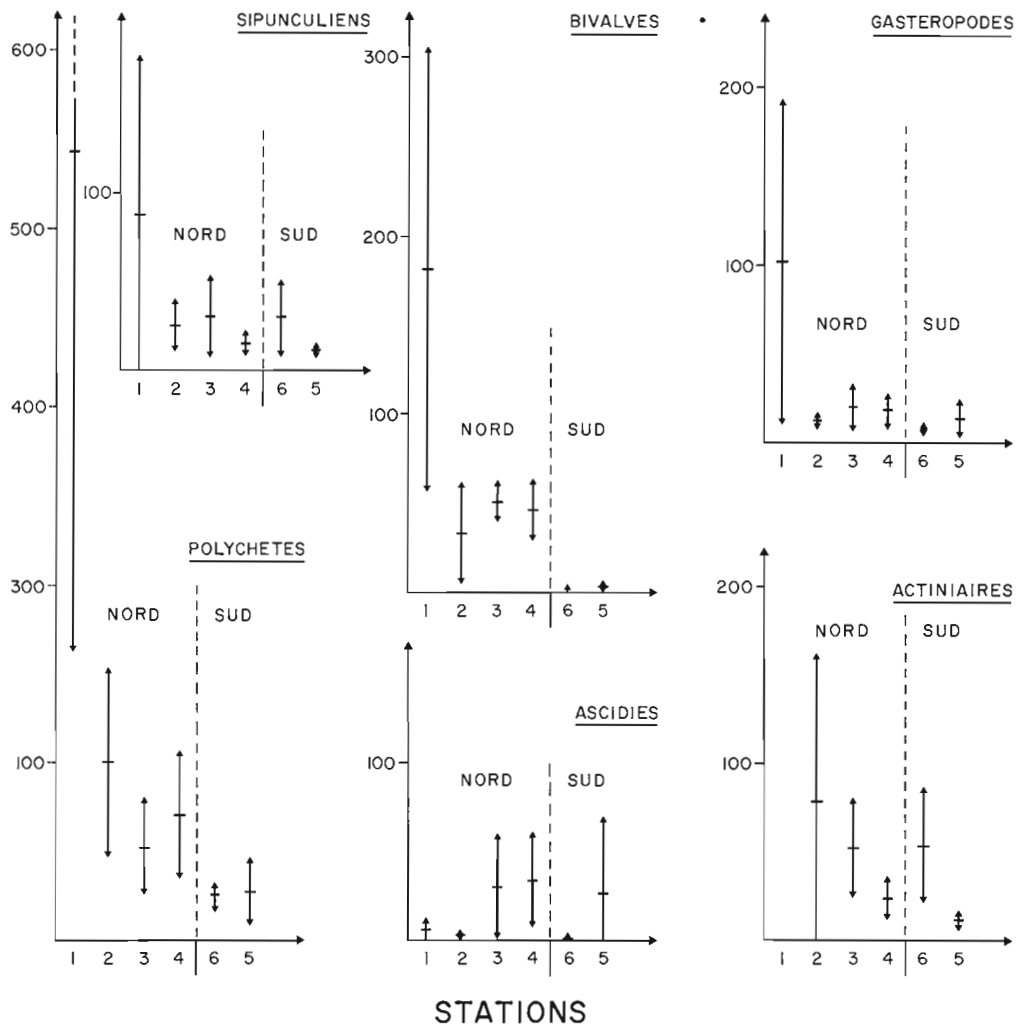


Fig. 2. — Variation de la densité moyenne des taxons dans les six stations BIOGAS.

2. COMPARAISON ENTRE STATION DU NORD ET DU SUD DU GOLFE

A même profondeur, les stations du S. sont plus pauvres que les stations du N., notamment à 1 900 m où la densité globale moyenne est 6,6 fois moindre au S. qu'au N. Cette différence surprend si l'on observe les données relatives à la richesse organique du sédiment. En effet, à la station 6 les teneurs en carbone organique sont de $0,85\% \pm 0,13$ et supérieures aux valeurs estimées pour la station 1 qui sont de $0,51\% \pm 0,10$ d'après la première série de carottages Reineck (LAUBIER et SIBUET, 1979)

ÉPIFAUNE MÉGABENTHIQUE

et de 0,38 % \pm 0,038 d'après les dosages plus récents du sédiment prélevé à l'aide du carottier USNEL (KHRIPOUNOFF *et al.*, [5]).

Par ailleurs, les sédiments de la marge S. ont un caractère terrigène plus accentué que sur la marge nord et qui s'explique par la situation au débouché du canyon de Torrelavega et de Santander (AUFFRET et PASTOURET, 1977). On constate une absence d'effet trophique au S. puisque les peuplements sont moins abondants qu'au N. Ceci peut résulter de l'environnement particulier des sites du S. qui sont probablement sous l'influence de courants de turbidité et d'une certaine instabilité amenant des apports organiques (débris végétaux) variables voire catastrophiques pour certains secteurs. En effet, la composition du sédiment qui ne comprend qu'une fraction résiduelle de la matière organique disponible pour la faune, ne rend pas compte de l'importance des apports et de leurs fluctuations dans le temps et n'explique pas les cas extrêmes de prélèvements azoïques rencontrés au S. du golfe de Gascogne (LAUBIER et SIBUET, 1979).

2. COMPOSITION DES PEUPELEMENTS DANS LES SIX STATIONS BIOGAS

Dans chaque station, l'importance relative des divers groupes zoologiques recensés est exprimée en terme de pourcentage. Ceci permet d'analyser les changements de la composition des peuplements, tant au niveau des embranchements qu'au niveau des grandes catégories trophiques.

2.1. RÉPARTITION DES EMBRANCHEMENTS

La figure 3 montre la proportion relative des sept embranchements majeurs. Il y a une modification de la composition des peuplements dans les six stations puisque la proportion des différents taxons est très variable entre les sites.

Les cnidaires, représentés par les actiniaires, et les échinodermes sont les embranchements qui varient le plus : respectivement de 5 à 35 % et de 16 à 40 %. Ils dominent les peuplements de la station 1 à 2 000 m et ne représentent qu'une fraction réduite de la mégafaune totale aux grandes profondeurs. Cependant, la station 5 au S. du Golfe se caractérise par une exceptionnelle richesse des échinodermes (44 %) pour ces profondeurs. La proportion des mollusques et des tuniciers varie en sens inverse et augmente avec la profondeur. En effet, les mollusques dominent les peuplements de la station 3 où ils représentent 34 % de la faune totale. La fréquence des tuniciers augmente régulièrement avec la profondeur pour atteindre un maximum (14 %) à 4 400 m en station 5. Les autres embranchements sont régulièrement présents et en proportion plus ou moins constante. Les variations plus accusées observées pour les échinodermes, actiniaires et mollusques, montrent que ces embranchements sont plus sensibles aux modifications de l'environnement (profondeur et conditions trophiques).

2.2. RÉPARTITION DES GROUPES TROPHIQUES

Une classification générale du régime alimentaire dominant de chaque groupe zoologique (toutefois schématique en l'absence d'études menées

ÉPIFAUNE MÉGABENTHIQUE

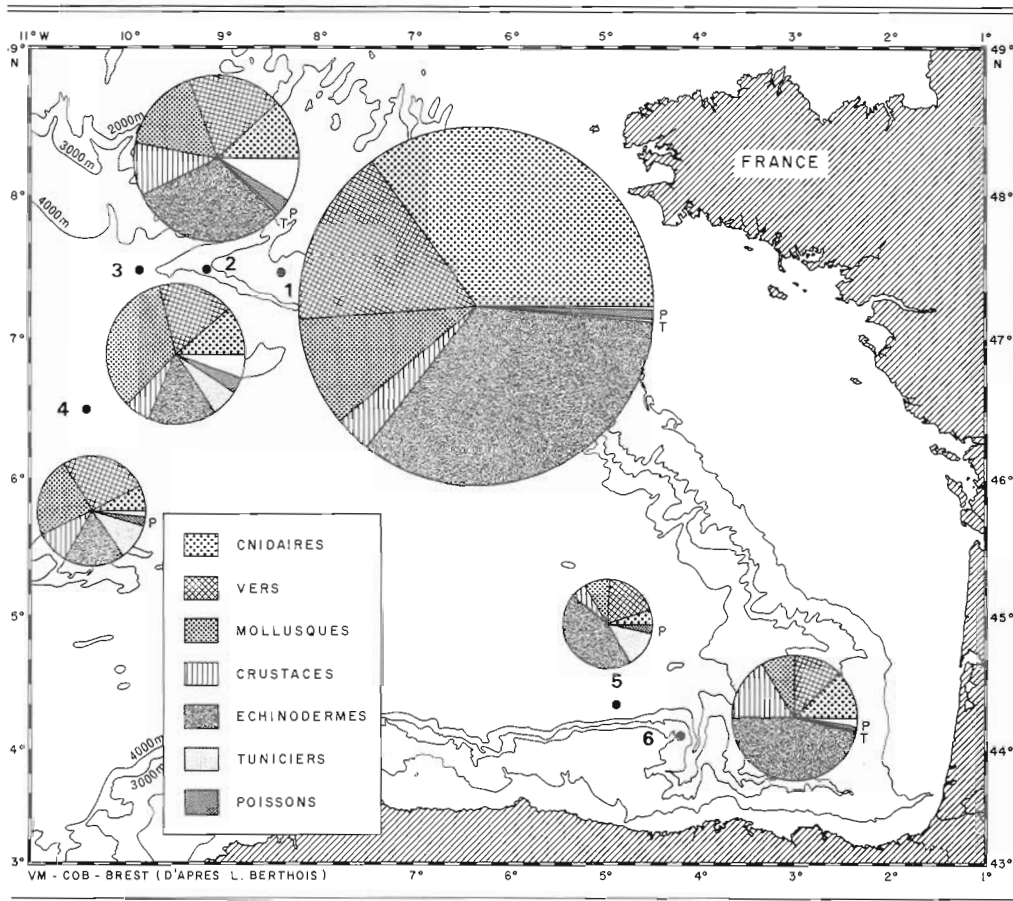


Fig. 3. — Comparaison de la répartition quantitative de la mégafaune dans les six stations BIOGAS.

pour toutes les espèces), contribue à caractériser la faune des différents sites (tabl. 2). La faune carnivore, constituée par les organismes nageurs (céphalopodes, décapodes, poissons) est sans doute la catégorie la plus mal échantillonnée à l'aide du chalut. Elle est cependant toujours présente et en proportion presque constante.

Les détritivores représentent la fraction dominante de 63 % à 83 % des peuplements à toute profondeur, plus particulièrement au S. avec un pourcentage allant jusqu'à 74 % en station 4 et 83 % en station 5. La proportion des suspensivores varie de 33 % à 12 % et décroît en fonction de la profondeur. La répartition des groupes trophiques montre une relative homogénéité des trois grandes catégories dans les différents sites. Il faut cependant rappeler l'existence en station 1 de peuplements denses d'organismes coloniaux suspensivores, notamment *Acanella arbuscula* (octocoralliaire, gorgonaire). En effet, l'analyse de 300 photos provenant

Tableau 2

Répartition quantitative des groupes trophiques de la mégafaune récoltée au chalut à perche dans les 6 stations BIOGAS.

STATION	N O R D								S U D									
	STATION 1		STATION 2		STATION 3		STATION 4		STATION 6		STATION 7							
	2 120 m		3 350 m		4 200 m		4 750 m		1 950 m		4 450 m							
PROFONDEUR MOYENNE	Dens/ha	Dominance en %	Dens/ha	Dominance en %	Dens/ha	Dominance en %	Dens/ha	Dominance en %	Dens/ha	Dominance en %	Dens. ha	Dominance en %						
SUSPENSIVORES																		
Actiniaires	826	93,7	↑	79	45,9	↑	53,8	44,3	↑	23,3	32,8	↑	53,9	89,8	↑	10,6	26,5	↑
Crinoïdes	32,6	3,7		0	0		1,3	1		0,7	-		0	0		0	0	
Cirripèdes	14,7	1,6	33,6	36,5	21,2	24,8	8,9	7,3	25,4	8,6	12,1	22	3,4	5,7	19,2	0,6	-	11,8
Ascidies	6,4	0,7		2,2	1,2		30	24,7		34,1	48		0,8	-		28,5	71,3	
Brachiopodes	1,8	0,2	↓	54,5	31,6	↓	27,4	22,6	↓	4,5	6,3	↓	1,7	2,8	↓	0,4	-	↓
Total	882			172,2			121,4			71			60			40		
DETRITIVORES																		
Polychètes	442,7	26,5	↑	99,3	20,5	↑	51,8	16	↑	70,4	32,3	↑	25,3	6	↑	28	18,2	↑
Ophiures	353,6	21,2		97,1	20		8,9	2,7		20,6	9,5		33,7	8		52	33,8	
Holothurides	224,3	13,4		52,9	11		49,8	15,3		22,1	10,2		146,2	34,6		38,3	24,3	
Bivalves	182,5	11		34,4	7,1		49,8	15,3		45,5	25		2,9	-		4,3	2,8	
Echinides	155	9,3		20,2	4,2		1,6	-		0	0		20,2	4,8		0	0	
Gastéropodes	104,7	6,3	63,6	12,5	2,6	69,6	20	6,1	68	18,8	8,6	67,8	8	1,9	74	14	9	83
Sipunculiens	87,2	5,2		25	5,2		31	9,5		15	6,9		29	6,8		11,2	7,2	
Astérides	45	2,7		46,4	9,6		14,2	4,3		14,8	6,8		4,6	-		2	1,3	
Anomoures	42,7	2,6		17,5	3,6		6,3	1,9		0,4	-		117	27,7		2,9	1,9	
Scaphopodes	27,5	1,6		69,3	14,3		90,4	27,8		9,5	4,4		27	6,4		0,6	-	
Pycnogonides	4,6	0,8		1,6	-		0,3	-		0,1	-		8,4	2		0	0	
Echiuriens	0,2	-	↓	7,1	1,5	↓	1	-	↓	0,4	-	↓	0	0	↓	0,8	-	↓
Total	1 670			483,3			325			217,6			422,3			154		
CARNIVORES NAGEURS																		
Macroures	30,1	41	↑	16,4	43	↑	9,9	31,5	↑	7,5	23	↑	17,7	70	↑	5,9	43,4	↑
Poissons	22,3	30		19,1	50		16,2	51,6		9,4	29		4,6	18,2		5,9	43,4	
Amphipodes	20,2	27,6	4,4	2,2	5,6	5,5	4	12,7	6,6	15,4	47,5	10	2,5	10	5	1,8	13,2	6,5
Céphalopodes	0,7	1	↓	0,5	1,3	↓	1,3	4,1	↓	0,1	1,2	↓	0	0	↓	0,4	1,6	↓
Total	73,3			38,2			31,4			32,4			25,2			13,6		
DENSITE TOTALE	2 625			694			478			321			508			208		

ÉPIFAUNE MÉGABENTHIQUE

d'un trait de troïka réalisé au cours de la mission POLYGAS a permis d'évaluer la densité des octocoralliaires qui s'élève à 2 820 spécimens/10⁴ m²) (SIBUET *et al.*, 1980).

L'importance frappante de la faune suspensivore à la station 1 s'explique par l'existence d'un environnement trophique favorable et de courants suffisants. Des rides de courant (ripple marks) ont été observées sur les séries de prises de vues réalisées sur la terrasse de Mériadzek (LAUBIER et SIBUET, 1977). Par ailleurs, les mesures directes de courant dont on dispose pour les différentes stations BIOGAS (A. VANGRIESHEIM, [3]) mettent en évidence des courants proches du fond beaucoup plus forts en station 1 qu'aux stations 3 et 4. Les vitesses moyennes sont en effet de 19,7 cm/s à la station 1 (S. LAFRIQUE et A. VANGRIESHEIM, comm. pers.), de 5,5 cm/s et de 4,6 cm/s aux stations 3 et 4 ; les vitesses maximales sont de 46,9 cm/s en station 1, de 15,2 cm/s en station 3 et de 15,6 cm/s en station 4.

DISCUSSION - CONCLUSION

La mégafaune benthique du golfe de Gascogne a une distribution hétérogène dans les différentes zones prospectées. La densité globale moyenne présente une diminution importante en fonction de la profondeur pour atteindre, dans les sites supérieurs à 4 000 m au N. (stations 3 et 4) et au S. (station 5), des densités respectivement de 478 et 207 individus par hectare. Ce sont des densités voisines des seules autres données comparables obtenues au pied du cône de l'Amazone par 4 400 m² (245 ind./ha) (SIBUET *et al.*, 1984). Il y a un facteur 9 de différence entre les stations extrêmes (2 000 et 4 400 m) de la radiale N.

Au S. du Golfe, où l'environnement est plus complexe à proximité du continent, les apports trophiques (probablement variables mais non négligeables d'après la richesse organique du sédiment) semblent ne profiter qu'à un nombre restreint de taxons, notamment les holothuries qui dominent à 1 900 m et exceptionnellement à 4 400 m, sans atteindre néanmoins les densités observées sur la terrasse de Mériadzek à 2 000 m.

L'importance des variations de la densité des taxons de la mégafaune entre les différents sites prospectés contribue à distinguer cette catégorie de taille de faune des deux autres catégories étudiées au cours des campagnes BIOGAS : la méiofaune et la macrofaune. En effet, les variations de l'abondance des peuplements méio- et macrobenthiques sont assez faibles entre les sites (LAUBIER et SIBUET, 1979 ; DINET *et al.*, [6]. Il n'y a pas de différence significative de la densité de la macrofaune (au sens large), évaluée entre les sites 1, 2 et 3, et la variation de la méiofaune entre ces mêmes sites est assez faible car le rapport entre les densités est inférieur à 1. Les modifications de l'environnement, de la profondeur et des ressources trophiques sur cette marge continentale, se reflètent donc davantage sur les peuplements mégabenthiques que sur le macrobenthos et le méiobenthos. En effet, cette catégorie de taille de faune présente des variations importantes de densité (notamment pour les cnidaires, échinodermes et mollusques) et de composition des peuplements. Néanmoins, des informations complémentaires sur les peuplements mégabenthiques, à partir d'observations *in situ* à l'aide de systèmes de prises de vue ou d'observations directes (submersible), sont donc nécessaires pour mieux quantifier et caractériser la faune riche et variée installée sur la terrasse de Mériadzek.

ÉPIFAUNE MÉGABENTHIQUE

- AUFFRET, G. A. - 1984 - Environnement morphologique et sédimentologique. Peuplements profonds du golfe de Gascogne, IFREMER [4].
- AUFFRET, G. A. et PASTOURET, L. - 1977 - Sur les modalités de la sédimentation profonde actuelle dans le golfe de Gascogne. *Bull. Soc. géol. Fr.* (7). XIX n° 2, 243-248.
- CONAN, G., ROUX, M. et SIBUET, M. - 1981 - A photographic survey of a population of the stalked crinoid *Diplocrinus (Annacrinus) wyvillethomsoni* (Echinodermata) from the bathyal slope of the Bay of Biscay, *Deep-Sea Res.*, 28, 441-453.
- DINET, A., DESBRUYÈRES, D. et KHRIPOUNOFF, A. - 1984 - Abondance des peuplements macro-méiobenthiques: répartition et stratégie d'échantillonnage. Peuplements profonds du golfe de Gascogne, IFREMER [6].
- FRONTIER, S. - 1981 - Méthode statistique - applications à la biologie, la médecine et l'écologie. Masson, 246 p.
- GUENNEGUAN, Y. et MARTIN, V. - Annexe technique. Peuplements profonds du golfe de Gascogne, IFREMER.
- GRASSLE, J. F., SANDERS, H. L., HESSLER, R. R., ROWE, G. T. et Mc LELLAN, T. - 1975 - Pattern and zonation; a study of the bathyal megafauna using the research submersible Alvin. *Deep-sea Res.*, 22, 457-481.
- HAEDRICH, ROWE, G. T. et POLLONI, P. T. - 1980 - The megabenthic fauna in the deep-sea south of New England, U.S.A. *Mar. Biol.*, 57, 163, 179.
- KHRIPOUNOFF, A., CRASSOUS, P., DESBRUYÈRES, D. et Le COZ, J. R. - 1984 - Etude du flux organique particulaire et de ses transformations à l'interface eau-sédiment. Peuplements profonds du golfe de Gascogne, IFREMER [5].
- LAUBIER, L. et SIBUET, M. - 1977 - Résultats des campagnes BIOGAS (3 août 1972 - 2 novembre 1974). *Publ. CNEXO. Résult. camp. mer.* n° 11, 57 p.
- LAUBIER, L. et SIBUET, M. - 1979 - Ecology of the benthic communities of the deep North-East Atlantic, in: The deep-sea ecology and exploitation. *Ambio Spec. Rep.*, 6, 37-42.
- LE DANOIS, E. - 1948 - Les profondeurs de la mer. Trente ans de recherches sur la faune sous-marine au large des côtes de France. Payot, Paris, 303 p.
- OHTA, S. - 1983 - Photographic census of large-sized benthic organisms in the bathyal zone of Suruga bay, central Japan. *Bull. Ocean. Res. Inst.*, Univ. Tokyo n° 15, 224 p.
- RICE, A. L., ALDRED, R. G., BILLET, D. S. M. et THURSTON, M. H. - 1979 - The combine use of an epibenthic sledge and a deep-sea camera to give quantitative relevance to macro-benthos samples. *Ambio Spec. Rep.*, n° 6, 59-63.
- RICE, A. L., ALDRED, R. G., DARLINGTON, E. et WILD, R. A. - 1982 - The quantitative estimation of the deep-sea megabenthos; a new approach to an old problem. *Oceanol. Acta*, 5, 1, 63-72.
- ROWE, G. T., SIBUET, M. - 1983 - Recent advances in instrumentation in deep-sea biological research, in: The Sea, Vol. 8, edited by ROWE, G., WILEY, J. and Sons, Inc., *Publ.*, 81-95.
- SIBUET, M., DESBRUYÈRES, D. et MAUVIEL, A. - 1980 - Etude des photographies de fond réalisées sur les stations du programme BIOGAS dans le golfe de Gascogne. Rapport du contrat CEA TMC/11/14265, fasc. 3, Biologie, 88 p.
- SIBUET, M., LAWRENCE, J. - 1981 - Organic content and biomass of abyssal holothuroids (Echinodermata) from the bay of Biscay. *Mar. Biol.*, 47, 337-347.
- SIBUET, M., MONNIOT, C., DESBRUYÈRES, D., DINET, A., KHRIPOUNOFF, A., ROWE, G. et SEGONZAC, M. - 1984 - Peuplements benthiques et caractéristiques trophiques du milieu dans la plaine abyssale de Demerara dans l'océan Atlantique. *Oceanol. Acta*, 7, n° 3, 345-358.
- SMITH, C. R. et HAMILTON, S. P. - 1983 - Epibenthic megafauna of a bathyal basin off southern California: pattern of abundance biomass and dispersion. *Deep-sea Res.*, vol. 30, n° 9A, 907-928.
- VANGRIESHEIM, A. - 1984 - Hydrologie et circulation profonde. Peuplements profonds du golfe de Gascogne, IFREMER [3].

8.

RÉPARTITION DES TRACES ANIMALES ET IMPORTANCE DE LA BIOTURBATION

A. MAUVIEL et M. SIBUET (*)

RÉSUMÉ. — L'étude de la bioturbation dans les six stations BIOGAS (1 900-4 700 m) dans le golfe de Gascogne a été menée à partir de l'analyse de 1 420 photographies du fond obtenues à l'aide de plusieurs traits de troïka et d'un trait du système RAIE. La reconnaissance et l'inventaire de toutes les catégories de traces a fait l'objet d'une nomenclature et d'une classification qui distingue les traces superficielles (pistes, empreintes, pelotes fécales...) des traces à relief (terriers, tumuli, souilles...). L'analyse de la densité totale et de la diversité des traces permet de comparer les six stations. Dans deux stations, à 2 000 m et 2 800 m, l'étude radiochimique du sédiment (Pb. 210 en excès) permet de préciser l'épaisseur de la couche mélangée et l'intensité du mélange sédimentaire. Ces paramètres sont utilisés pour calculer un temps de conservation des traces et corriger la densité des traces observées. Les résultats montrent : 1) une densité maximum de traces à 2 000 m sur la terrasse de Mériadzek avec une dominance des traces à relief, une densité très faible de traces dans les deux stations du S. du Golfe ; 2) une grande diversité de traces notamment à la station 3 au débouché du canyon Shamrock ; cette diversité semble indépendante du facteur bathymétrique, de la densité des traces et de la diversité faunistique ; 3) une diminution de l'abondance des traces, lorsque la profondeur augmente corrélée avec la densité faunistique ; 4) une bioturbation intense quantifiée par l'estimation de l'intensité du mélange sédimentaire ($0,60 \times 10^{-8} \text{ cm}^2/\text{s}$) de l'épaisseur de la couche mélangée (8 cm) et de la densité des traces et liée aux variations des conditions trophiques.

ABSTRACT. — *Bioturbation has been studied in six stations (1 900-4 700 m) in the bay of Biscay. 1 420 bottom photographs taken by troïka and RAIE allowed the analyses of animal traces. An inventory and nomenclature of deep-sea traces is presented. A morphological classification is proposed and composed of superficial and prominent traces. Estimates of the density and the diversity of the traces are compared in the six stations. In two stations, at 2 000 m and 2 800 m, mixing coefficients are calculated from the excess Pb 210. This allowed calculation of a preservation time of the traces and a correction of the density of traces. The results show the following features :*

- *the highest density of traces is observed at 2 000 m at Meriadzek terrace whereas in the two southern stations the density is low,*
- *the station 3, near Shamrock canyon, present a great diversity of traces which seem not to be related with the bathymetry, the traces density and the faunal diversity,*
- *a decrease of the abundance of the traces with increasing depth, correlated with the faunal density,*
- *an important bioturbation correlated with the trophic conditions and quantified by the mixing rates ($0,60 \times 10^{-8} \text{ cm}^2/\text{s}$) the thickness of the mixed layer (8 cm), the density of the traces.*

(*) IFREMER, Centre de Brest, BP 337, 29273 Brest Cedex - France, Contribution IFREMER, 16.

BIOTURBATION

bioturbation, photographies sous-marines, traces animales, taux de mélange, sédiments de surface, abyssal, N.E. Atlantique, golfe de Gascogne.
bioturbation, deep-sea photographs, animal traces, mixing rates, surface sediments, abyssal N.E. Atlantic, bay of Biscay.

INTRODUCTION

Les organismes benthiques perturbent la structure physique des sédiments et laissent des traces (pistes, terriers...) à l'interface eau-sédiment. L'ensemble des processus de remaniement sédimentaire qui résulte des activités locomotrices et de nutrition des animaux vivant sur le fond est désigné sous le nom de bioturbation. En domaine abyssal, la variation des caractéristiques des peuplements est liée notamment à l'importance des ressources trophiques (GRIGGS *et al.*, 1969 ; SANDERS et HESSLER, 1969 ; ROWE, 1971 ; SIBUET *et al.*, 1984). Ceci peut se traduire par des manifestations variables des traces organiques à la surface des sédiments et par des taux de mélange sédimentaire plus ou moins élevés (MAUVIEL *et al.*, 1982).

L'étude de la bioturbation à partir de l'analyse détaillée des traces recensées sur des séries de prises de vues du fond a été menée afin de mettre en évidence les relations entre la diversité, la densité des traces et les principaux paramètres de l'environnement et des peuplements. Le recensement des types de traces reconnus sur des prises de vues dans différentes régions prospectées dans l'océan Atlantique a permis d'établir une classification générale qui tient compte de la morphologie des traces. Les six stations du golfe de Gascogne ont fait l'objet de séries de prises de vues à l'aide d'une troïka. L'analyse qualitative et quantitative des données photographiques est complétée dans certains sites par l'étude radiochimique du taux de mélange sédimentaire. La bioturbation des 6 stations situées au N. et au S. de 1 900 à 4 700 m de profondeur est ainsi caractérisée et discutée en relation avec les données faunistiques et les paramètres de l'environnement.

I. MATÉRIEL

Vingt-trois traits photographiques ont été effectués dans les six stations du programme BIOGAS (LAUBIER et SIBUET, 1977). Les 1 420 photographies du fond, observées dans cette étude, ont été réalisées essentiellement à l'aide d'une troïka dont l'axe de prise de vue est oblique par rapport au fond et du système RAIE. La surface totale photographiée étudiée est de 6 350 m² environ ; la surface représentée sur chaque photographie, prise à l'aide de la troïka, a été évaluée à 2,5 m², 4 m² ou 5 m² selon l'estimation décrite par CONAN *et al.* (1981).

Chaque trait est observé une première fois pour prendre connaissance du parcours de la troïka sur le fond et de la qualité du film réalisé. Compte tenu des différents problèmes : nuage de sédiments, arrêt du flash, de la caméra, ou de l'engin, les observations sont faites sur des séries de photographies souvent discontinues. Les prises de vues exploitables sont examinées une à une, par ordre chronologique et chaque trace animale ou chaque organisme est recensé.

II. RÉSULTATS

Les traces animales sont identifiées et répertoriées. Une nomenclature et une classification, qui tiennent compte essentiellement de la morphologie des traces, sont établies. Elles comprennent deux groupes de types de traces : les traces superficielles et les traces à relief. Cette distinction est établie car elle met en évidence l'importance du remaniement sédimentaire occasionné par les différents comportements des animaux rampants et fousseurs responsables d'une perturbation du sédiment respectivement en surface et en profondeur. Dans chaque station, les traces animales observées sont comptabilisées. Trois paramètres sont déterminés à partir de l'analyse de la répartition des traces dans chaque station du programme BIOGAS :

- 1) la diversité des traces traduite par le nombre de catégories de traces ;
- 2) la densité totale des traces estimée à partir de la totalité des traces et de la surface totale photographiée dans chaque site ;
- 3) la distribution quantitative des traces ubiquistes (sillon simple, pelotes fécales, grands tumulus, terriers simples, petites souilles), qui peuvent rendre compte des variations inter-stations et de l'influence de la profondeur et de l'environnement sur le remaniement sédimentaire.

1. QUALITÉ DE L'ÉCHANTILLONNAGE

Afin de tester si l'ensemble des photographies réalisées dans chacune des stations représente un échantillonnage significatif pour une analyse correcte de la distribution des traces animales, des courbes obtenues par le cumul progressif du nombre de catégories de traces recensées ont été tracées (fig. 1). L'hétérogénéité de l'environnement de certaines stations peut également influencer les variations enregistrées.

Seuls les traits des troïka TR₀₂, TR₀₃, TR₀₅ et TR₀₆, réalisés au cours de la campagne POLYGAS respectivement aux stations 1, 2, 6 et 5, ont fourni un échantillonnage représentatif. La figure 1 montre l'exemple de courbes asymptotiques obtenues aux stations 1 et 2. En revanche, l'information est plus hétérogène ou insuffisante pour les traits TR₀₄ (station 3), TR₁₁ et TR₁₃ (station 1), TR₁₇ et TR₁₉ (station 2) effectués pendant les campagnes POLYGAS, BIOGAS 8 et 10 et les traits TR₀₅ (station 4) et TR₀₆ (station 3) de la mission INCAL. Cette information n'étant pas négligeable elle est analysée avec prudence pour respecter le caractère encore préliminaire de certaines données.

2. DÉFINITION DES DIFFÉRENTES CATÉGORIES DE TRACES

Une classification des traces laissées par les organismes à la surface des sédiments est établie à partir des prises de vues du fond en tenant compte des données de la littérature notamment celle d'EWING et DAVIS (1967),

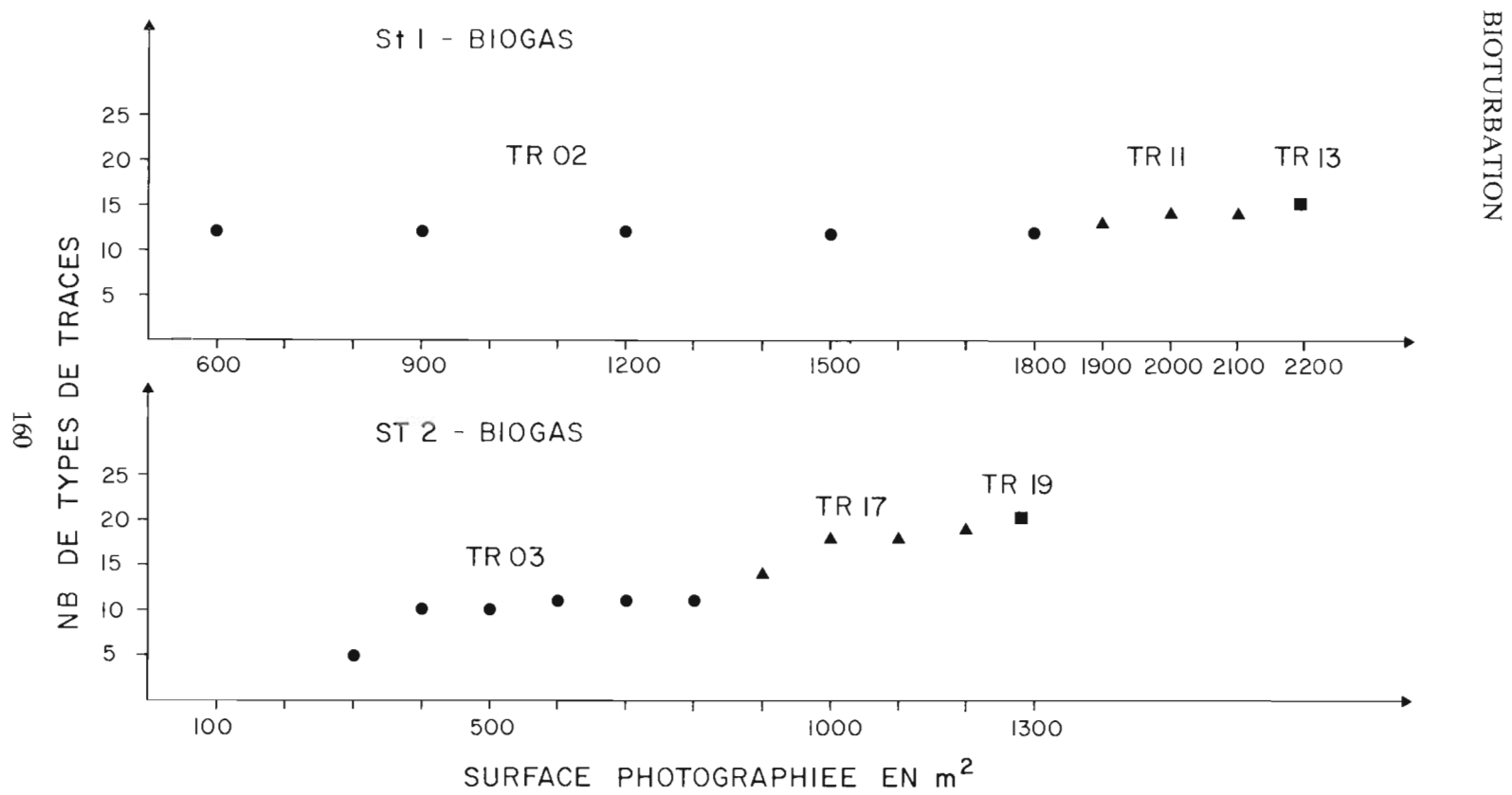


Fig. 1. — Fréquence cumulée du nombre de types de traces observées au cours des traits de troïka aux stations 1 et 2.

DRACH (1968). La nomenclature des traces commencée à partir de l'inventaire des traces observées sur certains films réalisés dans le golfe de Gascogne (SIBUET *et al.*, 1980) et complétée avec des données d'autres secteurs atlantiques (bassins de Demerara et du Cap-Vert), a permis d'établir la classification présentée dans les tableaux 1, 2 et 3. Seule la morphologie des traces est prise en considération en l'absence de données exactes relatives à leurs origines. Elle a l'avantage d'intégrer toute trace nouvelle éventuelle. Une nomenclature et une description de la morphologie spécifique à chacune des traces recensées ont été réalisées. On distingue les traces superficielles des traces à relief plus ou moins complexes.

Tableau 1

Définition morphologique des traces superficielles

Traces	Description	Dimension en cm	Origine
<i>Pistes</i>			
Sillon simple	Sillon droit ou sinueux	Largeur : 1-2	?
Sillon discontinu	Succession de petites perforations	Largeur : 1-2	Poisson (1)
Sillon double	Deux sillons séparés par une ride, souvent parsemés de pelotes fécales	Largeur : 5-8	Holothurie élasipode : <i>Psychoprotos longicauda</i>
Sillon perforé	Quatre rangées de perforations peu profondes	Largeur : 5-8	Holothurie (1)
Ride simple	Ride droite ou sinueuse	Largeur : 1-2	?
Ride en épi	Ride principale avec des prolongations latérales	Largeur : 1-2	?
Ride bosselée	Ride droite ou sinueuse, d'aspect de cire d'abeille, ponctuée latéralement de perforations	Largeur : 10-15	Astérie (2)
Ride spiralée	Ride ou fèces hélicoïdale ou à méandres	Largeur : 10-20	Entéropneuste
<i>Déjections</i>			
Pelotes fécales	Déjections droites ou en forme de ressort à boudin	Longueur : 1-15	Holothurie
<i>Empreintes</i>			
Petite rosette	Petites et larges traînées rayonnantes disposées en cercle autour d'un orifice	Largeur : 10-15	Polychète ou } Echiurien ? (2)
Grande rosette	Etroites et grandes traînées rayonnantes disposées en cercle autour d'un orifice (souvent associée à un volcan, à un tumulus crevasse ou à un grand tumulus)	Largeur : 30-60	Echiurien ? (2)
Pentaradiaires	Légère dépression en forme d'étoile	Largeur : 15-20	Astéride

(1) D'après HEEZEN et HOLLISTER (1971).

(2) D'après HOLLISTER *et al.* (1975).

Les traces superficielles résultent d'une activité des animaux qui affleurent les sédiments. Ce premier groupe de traces comprend donc les pistes, les déjections et les empreintes (tabl. 1, fig. 2). Les traces à relief sont engendrées par un remaniement des sédiments en profondeur. Il existe trois types de relief : les *reliefs convexes* tels que les tumuli, les *reliefs concaves* comme les terriers (tabl. 2, fig. 3) et les *reliefs complexes* qui sont une association de reliefs convexes et concaves (tabl. 3, fig. 4).

BIOTURBATION

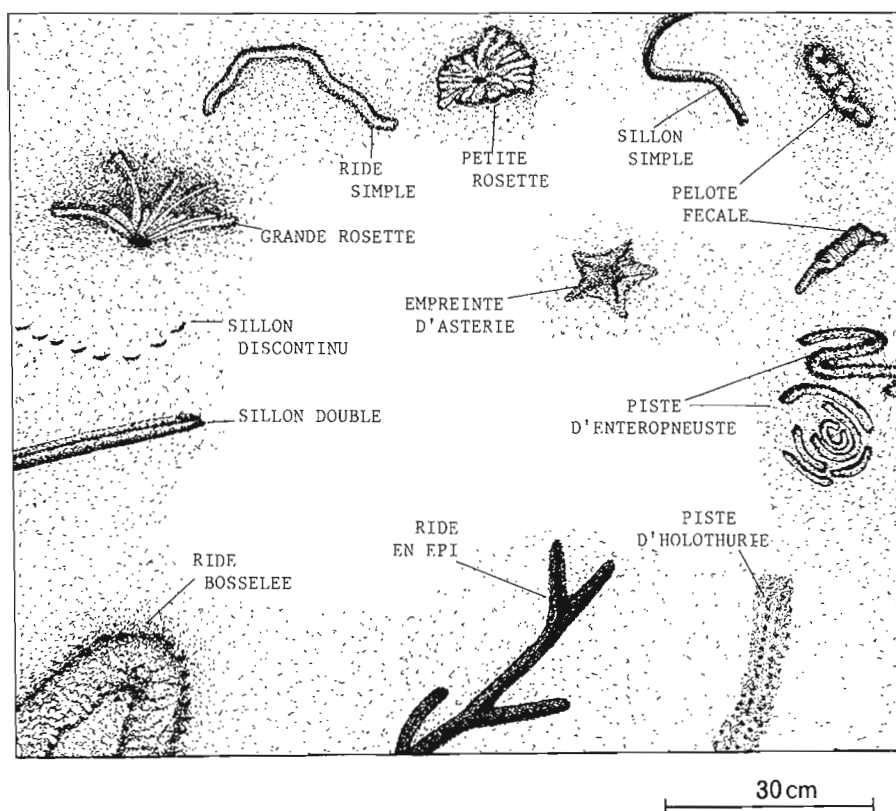


Fig. 2. — Représentation schématique des différentes formes de traces superficielles.

Tableau 2

Définition morphologique des traces à relief simple (convexe ou concave)

Traces	Description	Dimension en cm	Origine
<i>Relief convexe</i>			
Tumulus sphérique ou conique (4)	Cônes plus ou moins aplani (sorte de taupinière) de deux tailles	Hauteur : 10-15 ? ou Hauteur : 30-40 ?	?
Bourrelet	Bombement plus long que large, sans ornementation	Hauteur : 15-20 ?	?
<i>Relief concave</i>			
Terrier simple	Orifices sur fond plat (3)	Largeur : 5-15	Organisme enfoui ?
Terrier à dépôt	Terrier comblé par un nuage floconneux	Largeur : 10-15	Laisse par un organisme après départ
Terriers circulaires	Tertiers disposés en cercle. La partie centrale est plane	Largeur : 30-40	Astéride - Ophiuride ?
Sillon circulaire	Sillon profond en forme de cercle présentant souvent un organisme dressé plus ou moins enfoui au centre	Largeur : 5-15	Sipunculien ?

(3) D'après DRACH (1968).

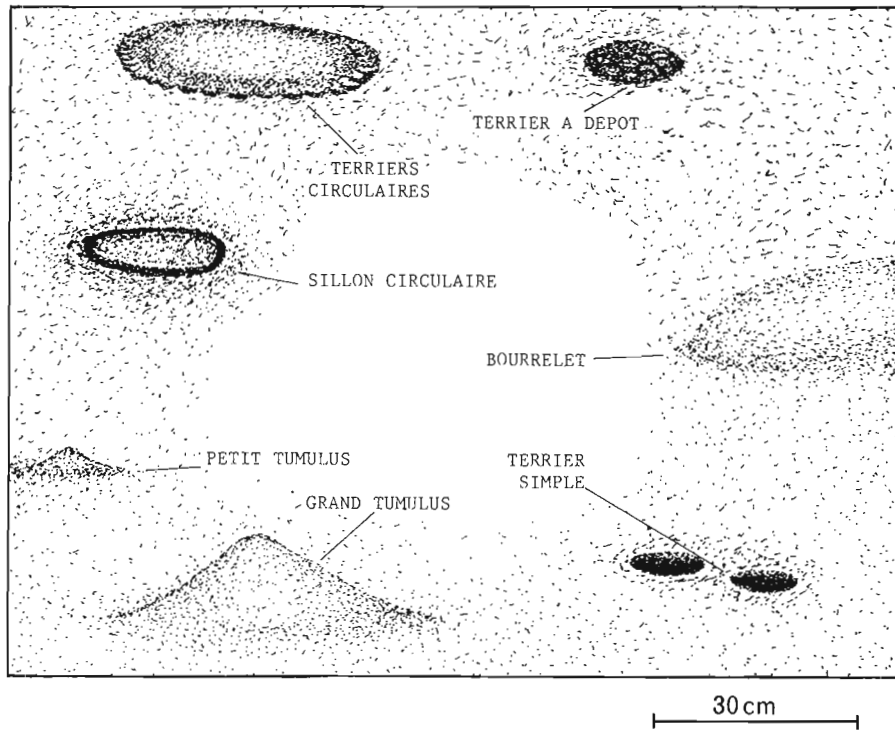


Fig. 3. — Représentation schématique des différentes formes de traces à relief convexe et à relief concave.

Tableau 3

Définition morphologique des traces à relief complexe

Traces	Description	Dimension en cm	Origine
<i>Relief complexe</i>			
Petite souille	Dépression bordée d'un petit bombement	Largeur : 10	Poisson
Grande souille	Dépression bordée d'un grand bombement	Largeur : 30-40	Poisson
Souille allongée	Petite souille plus longue que large	Longueur : 8-10	Crustacé <i>Polychetes</i>
Volcan	Terrier situé sur le sommet d'un cône	Hauteur : 15-30	?
Cratère double	Deux terriers proches dans une dépression bordée d'un bombement	Longueur : 10-12 Largeur : 5-7	?
Tumulus crevasse	Cône dont le sommet est lézardé	Hauteur : 10-20	?
Terriers volcans alignés	Terriers et volcans qui se succèdent en ligne	Longueur : 30-50	?
Tumulus sphérique et terriers	Cône entouré de petits ou grands terriers	Largeur : 25-50	Echiurien ? Astéride ? Ophiuride ?
Tumulus et terrier	Terrier au pied d'un tumulus	Hauteur : 20-30	?

(1) D'après HEEZEN et HOLLISTER (1971).

(2) D'après HOLLISTER *et al.* (1975).

BIOTURBATION

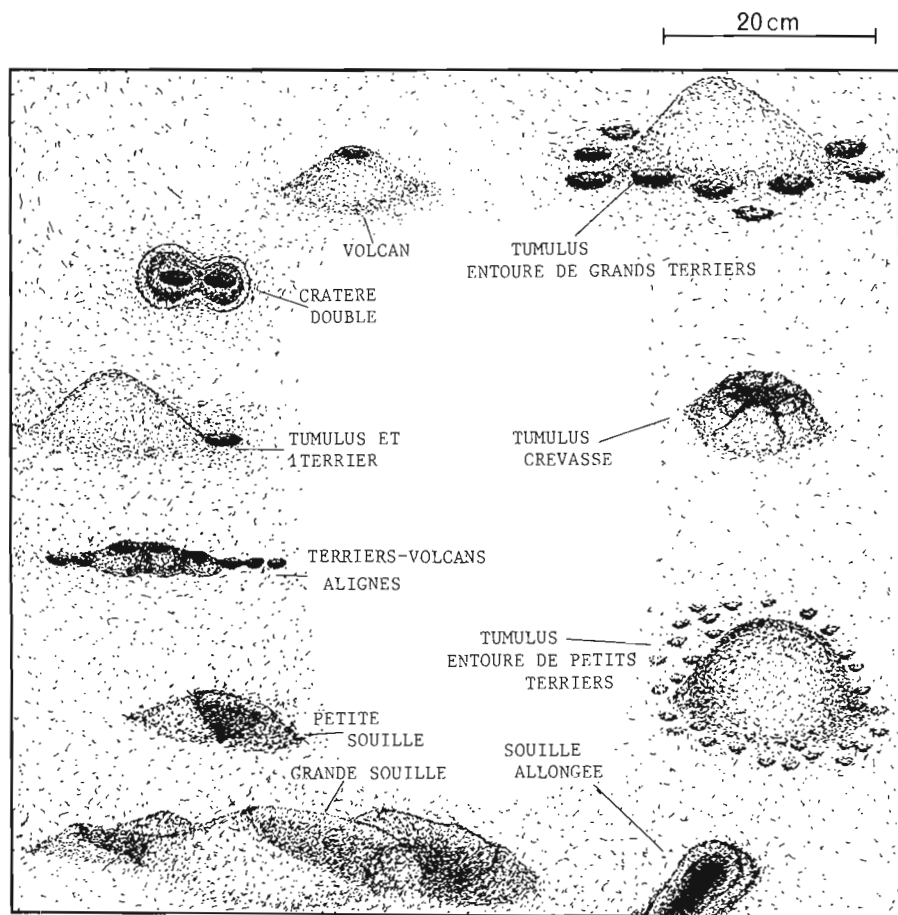


Fig. 4. — Représentation schématique des différentes formes de traces à relief complexe.

Planche 1

Types de traces photographiées in situ dans trois stations du golfe de Gascogne à l'aide d'une troïka (A. B. C. D. surface photographiée 4 à 5 m²) ou du système RAIE (E. F., surface photographiée 5 et 7,5 m²).

A) Station 1, terrasse de Mériadzek, TR 02, poisson (*Macrouridae*) fouissant le fond, à sa gauche une petite souille fraîchement creusée et en arrière-plan, un octocoralliaire et un grand tumulus aplani.

B) Station 1, TRO₂, petites et grandes souilles au premier plan, un « volcan » en second plan, deux octocoralliaires (*Acanella arbuscula*) à gauche.

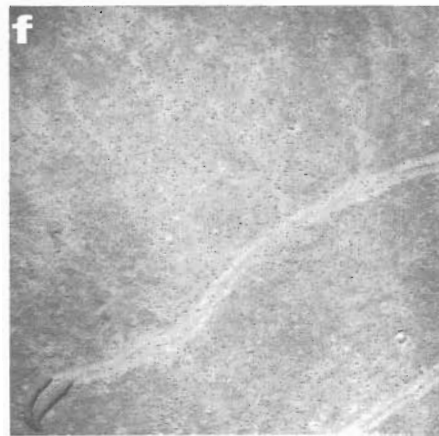
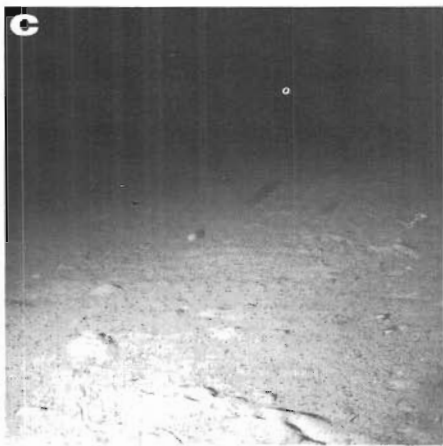
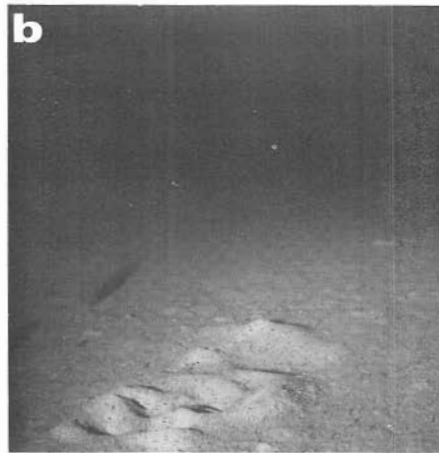
C) Station 1, TRO₂, un sillon simple, des terriers, volcans alignés, une pelote fécale.

D) Station 2, flanc de la ride Aegis, TRO₃, rides de courant, sillon simple précédé d'un organisme non identifiable.

E) Station 3, trait RAIE au débouché du canyon de Shamrock. Rides bosselées plus ou moins récentes. La plus récente est en haut à droite. Au centre, un sillon circulaire, un sillon simple.

F) Station 3 (trait RAIE), deux holothuries (*Synallactidae* proches du genre *Paroriza*) et leurs pistes, sillons doubles, petites rosettes.

BIOTURBATION



BIOTURBATION

La planche 1 montre certains types de traces photographiées *in situ* dans trois stations du golfe de Gascogne. Ces six photographies ont été sélectionnées car elles figurent de plus des traces caractéristiques propres à chaque station. Chaque station se distingue par l'abondance d'un ou plusieurs types de traces, un type de trace particulier ou une grande diversité de types de traces.

3. RÉPARTITION DES TRACES DANS LES DIFFÉRENTES STATIONS

3.1. DENSITÉ ET DIVERSITÉ DES TRACES DANS CHAQUE STATION

Le tableau 4 présente l'ensemble des résultats recueillis sur les séries de prises de vue à chaque station. Pour certaines stations (4 et 6) l'extrapolation pour estimer la densité constitue un risque compte tenu du nombre assez réduit de photos exploitables.

Tableau 4

Estimation de la densité totale des traces et de la mégafaune observée sur les prises de vues dans les six stations BIOGAS au N. et au S. du golfe de Gascogne.

Station BIOGAS	Nord				Sud	
	1	2	3	4	5	6
Profondeur (m)	2 100	2 800	4 000	4 700	4 400	1 900
Traits de Troïka (TR) BIOGAS et INCAL ⁺	TR 02 TR 11 TR 13	TR 03 TR 17 TR 19	TR 04 TR 06 ⁺	TR 05 ⁺	TR 06	TR 05
Surface photographiée analysée (m ²)	2 180	1 260	810	300	900	600
Nombre total de catégories de traces	15	19	23	7	10	9
Traces superficielles	5	7	7	4	3	3
Traces à relief	10	12	16	3	7	6
Densité totale en nombre/10 ³ m ²						
— des traces	1 361	437	724	806	217	265
— des traces superficielles	253	226	129	173	32	30
— des traces à relief	1 108	211	595	633	185	235
Densité de la mégafaune en nombre individus/10 ⁴ m ²						
— Photographiée	660	140	140	370	380	190
— Récoltée :						
Détritivores	1 670	483	325	218	154	422
Carnivores	73	38	31	32	14	25

La station 1 montre la plus forte densité de traces, qu'elles soient superficielles ou à relief. Les stations 3 et 4, à 4 000 m et 4 700 m de profondeur présentent des densités de traces relativement importantes pour ces profondeurs. Les stations du S. du Golfe (5 et 6) sont les plus pauvres en traces quelle que soit la profondeur. La station 2 est la seule station dont la densité des traces superficielles est légèrement supérieure à celle des traces à relief, car en général, ces dernières dominent dans toutes les autres stations.

La station 3 présente la plus grande richesse de catégories de traces observées. 23 des 29 catégories répertoriées jusqu'à présent sur l'ensemble des photos analysées provenant de l'océan Atlantique, sont présentes à cette station. Parmi les 23 catégories de traces, 16 appartiennent au groupe de traces à relief qui en comprend 17. Seul le cratère double n'a pas été observé ; cette trace n'est reconnue actuellement que dans le bassin du Cap-Vert à 4 900 m de profondeur. Aux stations 1 et 2, les traces à relief sont plus diversifiées, respectivement 10 et 12 types de traces sont présents parmi les 17 traces connues alors que seuls 5 à 7 types de traces superficielles sont observés respectivement dans ces stations par rapport aux 12 connues. Les autres stations montrent en revanche un faible nombre de types de traces. Cette pauvreté certaine peut toutefois être due à l'échantillonnage encore restreint réalisé à l'aide de la troïka.

3.2. DISTRIBUTION PARTICULIÈRE DE CERTAINES CATÉGORIES DE TRACES ET RÉPARTITION QUANTITATIVE DES TRACES UBIQUISTES

La plupart des traces sont observées au moins dans deux stations et ne permettent pas de caractériser à elles seules une région. Quatre traces pourtant n'ont été observées qu'à la station 3. Il s'agit des grandes rosettes, des bourrelets, des tumuli, et des tumuli entourés de petits terriers.

D'après le recensement général des catégories de traces observées dans l'océan Atlantique, trois types de traces n'ont pas été rencontrés dans les stations BIOGAS. Il s'agit des rides en épi, pistes d'holothuries possédant quatre rangées de perforations et des cratères doubles. Certaines traces assez typiques des bassins océaniques profonds semblent absentes des sites BIOGAS mais l'exploration photographique est trop sommaire pour y voir une différence notable avec des sites plus océaniques et une relation avec un comportement de la faune qui peut être aléatoire.

Cinq types de traces ont été choisis, car ils sont représentatifs de l'activité animale et significatifs de la profondeur du remaniement sédimentaire engendré. Ils sont de plus observés à toutes les stations du golfe de Gascogne. Ces traces sont les sillons simples, les pelotes fécales, les grands tumuli, les terriers simples et les petites souilles (tabl. 5).

Chacune de ces traces est remarquablement dense dans une ou deux stations, ce qui permet de caractériser une station par l'abondance d'un des types de traces choisis. Ainsi la station 2 se singularise par une prédominance de sillons simples, la station 1 par une nette dominance des pelotes fécales et des terriers simples. Les grands tumuli sont caractéristiques des stations 1 et 3, les petites souilles sont très répandues aux stations 1 et 6. Aucune de ces cinq catégories de traces n'abondent particulièrement aux stations 4 et 5.

BIOTURBATION

Tableau 5

Répartition quantitative de cinq traces ubiquistes dans les six stations BIOGAS.

Station BIOGAS		Nord				Sud	
		1	2	3	4	5	6
Profondeur (m)		2 100	2 800	4 000	4 700	4 400	1 900
Densité en nombre/1 000 m ²	des traces ubiquistes	1 361	437	724	806	217	265
	des sillons simples	35	174	26	37	8	11
	des pelotes fécales	211	15	30	40	12	16
	des grands tumuli	195	19	200	147	24	24
	des terriers simples	95	22	53	33	50	27
	des petites souilles	95	20	19	13	7	89

Les explications sur la distribution de ces cinq types de traces ne sont pas aisées à l'heure actuelle où le comportement de la faune benthique n'est pas bien connu. A la station 1, quatre catégories de traces sont particulièrement bien représentées. Cette station se caractérise par ailleurs par une grande abondance de la faune et une richesse de ressources nutritives. La prédominance des sillons simples à la station 2 est probablement liée au régime des courants que subit cette station. En effet, les courants érodent les traces animales éventuelles et seules les traces conservées sont celles situées à l'abri des courants entre deux rides, telles que les sillons simples (pl. 1D).

3.3. RÉPARTITION DES TRACES EN RELATION AVEC LES DENSITÉS DES PEUPELEMENTS DE LA MÉGAFaUNE

Même si la présence des traces au fond ne peut être comparée à la seule faune présente à l'heure actuelle, les données recueillies par chalutage et sur les prises de vues permettent de caractériser la richesse faunistique des différents sites. Une estimation de la densité des différents groupes zoologiques a été réalisée à partir des prélèvements intensifs effectués à chaque site (SIBUET et SEGONZAC, [7]). Le tableau 4 montre que d'après les résultats de chalutages la densité moyenne diminue en fonction de la profondeur au N. et au S. du Golfe. La densité des organismes nageurs (céphalopodes, amphipodes, décapodes macroures, poissons) varie assez peu, mais le recensement de cette catégorie de faune est aléatoire tant par les prises de vue que par les chalutages. Ils peuvent être responsables d'un remaniement sédimentaire d'après l'exemple d'observation de poissons à tête enfouie dans le sédiment, de pénéides enfouies sans créer une trace identifiable (pl. 1A).

Les organismes rampants et fousseurs correspondent à la majorité des groupes récoltés (polychètes, sipunculien, gastéropodes, scaphopodes, bivalves, pycnogonides, anomoures, holothurides, échinides, astérides, ophiurides) et observés (holothuries, échinides, astérides, ophiurides). Ils sont plus abondants dans les sites moins profonds (station 1 et 2 au N. et station 6 au S.). Ceci explique notamment la grande densité de pelotes fécales observées essentiellement à la station 1. Cette station se caractérise notamment par des peuplements denses de quelques espèces dominantes d'échinodermes (l'holothurie *Benthogone rosea*, l'échinide *Sperosoma grimaldii*) qui sont observées sur les séries de prises de vues. La prédominance des traces à relief dans les stations à 2 000 m est à mettre en relation en partie avec l'importance de la faune dans ces sites sans toutefois négliger la conservation plus longue des traces à relief par rapport aux traces superficielles plus facilement effacées lorsque le taux de sédimentation et le régime hydrodynamique sont plus marqués, par exemple au pied du talus continental. Il est à noter par ailleurs que la densité totale de traces ne suit pas le phénomène de diminution de la densité faunistique en fonction de la profondeur. Rappelons que KITCHELL *et al.*, 1978 ont réalisé une étude comparable à partir de 505 photographies en Arctique et Antarctique et ont développé l'hypothèse suivante : les organismes peu nombreux vivant dans les grands fonds où les apports nutritifs sont faibles peuvent subvenir à leurs besoins nutritionnels en fouillant davantage les sédiments, ce qui engendre un remaniement important. Cette explication ne tient pas compte, par exemple, de la dépense énergétique de l'organisme, liée à son déplacement, et il est encore difficile, à l'heure actuelle, de comprendre le comportement des organismes abyssaux vivant dans des conditions trophiques très pauvres. Il est évident, par ailleurs, que l'abondance des traces observées dans les grands fonds est due à des conditions plus favorables de conservation dans le temps (régime hydrodynamique, taux de sédimentation et taux de mélange faibles). L'influence de ces différents paramètres a été considérée lors de l'étude à l'échelle de l'océan Atlantique (MAUVIEL, 1982).

La station 2 présente des caractéristiques particulières de par sa situation au débouché d'un canyon. La densité des traces totales (notamment les traces à relief) est relativement faible compte tenu de la profondeur et de la densité faunistique. Ceci s'explique par l'existence de courants de fond qui balayent la surface des sédiments, érodent et font disparaître rapidement les traces organiques éventuelles (GIRESE *et al.*, 1969). D'ailleurs les traces optimales sont observées dans les zones protégées des courants : la partie creuse des rides de courant.

La diversité (nombre de catégories de traces) des traces est indépendante de plusieurs paramètres évalués (densité totale des traces, abondance des traces à relief, densité de la faune et profondeur). Il est surprenant de noter si peu d'influence de la profondeur sur ce dernier paramètre, d'autant plus qu'en écologie abyssale de nombreuses études ont démontré la variation de la diversité spécifique en fonction de la profondeur et des facteurs favorables à la spéciation en domaine profond (SIBUET, 1980). La diversité spécifique augmente dans les grands fonds pour certains groupes zoologiques de petite taille (bivalves, polychètes - SANDERS, 1968) mais diminue, au contraire, pour certains organismes de grande taille, tels que les gastéropodes (REX, 1973) et les échinodermes (SIBUET, 1977).

BIOTURBATION

4. IMPORTANCE DE LA BIOTURBATION DANS LE GOLFE DE GASCOGNE

L'intensité de la bioturbation peut être appréciée grâce à l'analyse dans les sédiments superficiels de radionuclides naturels par spectrométrie gamma non destructive (DE MASTER, 1979 ; MAUVIEL *et al.*, 1982).

4.1. ESTIMATION DU MÉLANGE SÉDIMENTAIRE AUX STATIONS 1 ET 2

Des sédiments prélevés à l'aide du carottier USNEL aux stations 1 et 2 lors de la mission BIOGAS 9 ont permis de déterminer l'existence et l'importance d'un mélange superficiel des sédiments. Les variations de l'activité des radionuclides Pb-210 et Th-228 dont les périodes (respectivement 22 ans et 2 ans) permettent de mesurer le remaniement sédimentaire intégré dans le temps, ont été mesurées à l'aide d'un détecteur de rayonnement gamma à Ge(HP), (YOKOYAMA et NGUYEN, 1980).

Plusieurs mesures d'activités des radionuclides ont été réalisées sur des échantillons de surface jusqu'à 18 ou 22 cm de profondeur. La présence d'un excès de Pb-210 à plusieurs centimètres de la surface est significative d'un mélange sédimentaire, compte tenu de la période du Pb-210 et de la vitesse de sédimentation dans les secteurs étudiés (AUFFRET, [4]).

A la station 1, l'excès de Pb-210 est observé jusqu'à 7 cm de profondeur dans la carotte KG162. La couche dite mélangée a donc une épaisseur de 7 cm (L_B). Le mélange est assimilé à un transport particulaire de type diffusion (GOLDBERG et KOIDE, 1962 ; GUINASSO et SCHINK, 1975 ; ALLER, 1977). Le coefficient de mélange D_B est obtenu d'après l'équation suivante :

$$D_B = \lambda \left(\frac{L_B}{\ln 2 A_0 - \ln AL_B} \right)^2$$

avec λ : constante de désintégration du radionuclide

A_0 : activité du radionuclide à la surface

AL_B : activité du radionuclide à la profondeur L_B

et en admettant que $S^2 \ll 4 D_B$ (avec S = taux de sédimentation). Cette dernière condition est réalisée dans le golfe de Gascogne. Le coefficient de mélange D_B , obtenu à partir des variations d'activité de l'excès de Pb-210, à la station 1 est de $0,58 \times 10^{-8} \text{ cm}^2/\text{s}$.

A la station 2, deux carottes ont été destinées aux analyses radioisotopiques : KG167 et KG182. Les profondeurs de mélange (L_B) observées sont respectivement 10 cm et 6 cm et les coefficients de mélange D_B sont de $0,60 \times 10^{-8} \text{ m}^2/\text{s}$ et de $0,53 \times 10^{-8} \text{ cm}^2/\text{s}$. Dans le cas de cette station, il est difficile de préciser l'origine exacte d'un remaniement sédimentaire de surface, sachant que le régime des courants de fond est important et que la faune est abondante.

A ces deux stations, les analyses radioisotopiques ont montré la présence d'un remaniement sédimentaire qui résulte en partie de l'activité

des organismes sur le fond, marquée par les traces animales. Le temps de résidence, la conservation et l'abondance des traces observées dépendent évidemment du remaniement sédimentaire de surface, du taux de sédimentation qui sont importants à estimer car ils permettent d'apporter une correction aux observations du fond.

4.2. CORRECTION DES DENSITÉS DE TRACES AUX STATIONS 1 ET 2

Les traces observées au fond sont d'âge différent. La comparaison d'abondance de traces entre des stations distinctes ne peut être faite qu'après avoir corrigé les densités de traces observées dans chaque station. Cette correction doit tenir compte des événements dominants qui perturbent la surface sédimentaire : l'activité animale elle-même, les courants de fond et la sédimentation. Les deux premiers événements sont quantifiés à l'aide du coefficient de mélange D_B , pour une durée de 100 ans compte tenu de la période du Pb-210. La sédimentation est connue par le taux de sédimentation pour des périodes géologiques. Les corrections sont calculées pour une durée de 100 ans afin de comparer les secteurs pour une même échelle de temps.

Tableau 6

Comparaison des résultats significatifs obtenus dans le golfe de Gascogne (stations 1 et 2).

		Golfe de Gascogne	
Station BIOGAS		1	2
Profondeur (M)		2 100	2 800
Taux d'accumulation du carbone organique (% c. org. \times S) $\times 10^{-3}$ cm/1 000 ans		9,9	7,9
Densité de mégafaune récoltée (Nombre ind./10 ⁴ m ²) (détritivores)		1 670	483
Bioturbation	Taux de mélange D_B (10 ⁻⁸ cm ² /s)	0,58	0,53-0,60
	Profondeur de mélange en cm	7	6-10
	Traces superficielles observées/1 000 m ²	259	227
	Traces à relief observées/1 000 m ²	1 108	211
	Temps de conservation (ans)	145	240
	Traces superficielles corrigées/1 000 m ²	179 20 %	107 51 %
	Traces à relief corrigées/1 000 m ²	764 80 %	99 49 %
	Densité totale de traces corrigées	943	206

BIOTURBATION

Aux stations 1 et 2 du golfe de Gascogne, les corrections des densités de traces ont été calculées à partir des coefficients de mélange obtenus dans chaque station (tabl. 6). Les temps de conservation sont de plus longue durée si le mélange sédimentaire superficiel est plus faible. L'abondance des traces superficielles dénombrées est du même ordre de grandeur aux deux stations 1 et 2. Après correction la station 1 se caractérise par une densité plus élevée de traces superficielles qu'à la station 2 où le rôle des courants du fond contribue également à la disparition de certaines traces.

CONCLUSION

L'étude de la bioturbation dans le golfe de Gascogne a contribué à établir une nomenclature et une classification des traces animales et à caractériser les six stations explorées dans le cadre des campagnes BIOGAS. Les analyses menées conjointement pour déterminer la distribution des différents types de traces observées sur des séries de prises de vues, et pour estimer l'intensité du remaniement sédimentaire intégré dans le temps en mesurant les variations de l'activité de radionuclides naturels montrent que :

1) le golfe de Gascogne se caractérise par une grande diversité de traces animales, notamment à la station 3 située au débouché du canyon Shamrock entre 4 000 et 4 300 m de profondeur. Cette diversité semble indépendante du facteur bathymétrique, de la densité des traces estimées par ailleurs, et de la diversité faunistique.

2) Dans certains cas il existe une corrélation entre l'abondance d'un type de traces et de la faune responsable (pelotes fécales - holothuries), mais on ignore encore l'origine de la plupart des traces.

3) le golfe de Gascogne se caractérise par une bioturbation assez intense. Celle-ci est quantifiée par l'estimation de l'intensité du mélange sédimentaire, de l'épaisseur de la couche mélangée dans les sédiments, et de la densité des traces.

4) L'abondance des traces (après correction des densités de traces observées, en fonction de leur temps de conservation) diminue lorsque la profondeur augmente et est corrélée avec la densité faunistique.

5) L'importance de la bioturbation est directement liée aux variations des conditions trophiques.

ALLER, R. C. - 1977 - The influence of macrobenthos on chemical diagenesis of marine sediments. *Ph. D. Thesis*, Yale University, pp. 223-248.

AUFFRET, G. A. - 1984 - Environnement morphologique et sédimentologique. Peuplements profonds du golfe de Gascogne IFREMER, [4].

CONAN, G., ROUX, M. et SIBUET, M. - 1981 - A photographic survey of a population of the stalked crinoid *Diplocrinus (Annacrinus) wyvillethomsoni* (Echinodermata) from the bathyal slope of the Bay of Biscay. *Deep-Sea Res.*, 28 (5) : 441-453.

DE MASTER, J. J. - 1979 - Rates of particle mixing in deep-sea sediments using 210-Pb and 32-Si measurements. *Ph. D. Thesis*, Yale University, pp. 70-104.

DRACH, P. - 1968 - Observations topographiques et biologiques effectuées dans une fosse de la mer Ionienne au Sud-Ouest de l'île de Sapienza (plongées GR1, GR2, GR3 de la campagne Grèce 1965 de l'Archimède). *Ann. Inst. océanogr.*, 46 (1) : 35-40.

- EWING, M. and DAVIS, R. A. - 1967 - Lebenspuren photographed on the ocean floor in deep-sea photography. Ed. By J. B. Hersey. *The Johns Hopkins*, Univ. press, Baltimore, pp. 259-294.
- GIRESE, P., FILY, G. et DANGEARD, L. - 1969 - Commentaires des photographies sous-marines prises sur la marge continentale du golfe de Gascogne. *Bull. Inst. Géol. Bassin Aquitaine*, 6 : 53-70.
- GOLDBERG, E. D. and KOIDE, M. - 1962 - Geochronological studies of deep-sea sediments by ionium/thorium method. *Geochim. Cosmochim. Acta.*, 26 : 417-450.
- GRIGGS, G. B., CAREY, A. G. and KULM, L. D. - 1969 - Deep-sea sedimentation and sediment-fauna interaction in Cascadia channel and on cascadia abyssal plain. *Deep-Sea Res.*, 16 : 157-170.
- GUINASSO, N. L. and SCHINK, D. R. - 1975 - Quantitative estimates of biological mixing rates in abyssal sediments. *J. Geophys. Res.*, 21 : 302-304.
- HEEZEN, B. C. and HOLLISTER, C. D. - 1971 - The face of the deep. Ed. New York Oxford University press, London, Toronto, 659 p.
- HOLLISTER, C. D., HEEZEN, B. C. and NAGE, K. E. - 1975 - Animal traces on the deep sea floor. The study of trace fossils. Ed. by FREY, R. W. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 131-146.
- KITCHELL, J. A., KITCHELL, J. F., JOHNSON, G. L. and HUNKINS, V. L. - 1978 - Abyssal traces and megafauna comparison of productivity, diversity and density in the Arctic and Antarctic. *Paleobiology*, 4, 2 : 171-180.
- LAUBIER, L. et SIBUET, M. - 1977 - Résultats des campagnes BIOGAS. *Publ. CNEOX Résult. camp. mer.*, 11, 57 p.
- MAUVIEL, A. - 1982 - La bioturbation actuelle dans l'océan Atlantique N. *Thèse de Doctorat de 3^e Cycle*, Université de Bretagne occidentale, 103 p.
- MAUVIEL, A., NGUYEN, H. V., CHESSELET, R., SIBUET, M., YOKOYAMA, Y. et AUFFRET, G. A. - 1982 - Etude des variations des taux de bioturbation par la spectrométrie gamma non destructive (GeHP), dans trois zones sédimentaires de l'Atlantique N., à 2 000 m et à plus de 4 000 m de profondeur. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine*, 31 : 257-274.
- REX, M. A. - 1973 - Deep-sea species diversity : decreases gastropod diversity in abyssal depths. *Science*, 181 : 1051-1053.
- ROWE, G. T. - 1971 - Benthic biomass and surface productivity. In : Fertility of the sea. Ed. by COSTLOW, J. D., Duke University, Marine Laboratory Beaufort, North California, 2 : 441-454.
- SANDERS, H. L. - 1968 - Marine benthic diversity : a comparative study. *Amer. Nat.*, 102 : 243-282.
- SANDERS, H. L. and HESSLER, R. R. - 1969 - Ecology of the deep-sea benthos. *Science*, 163 : 1419-1424.
- SIBUET, M. - 1977 - Répartition et diversité des échinodermes (holothurides, astérides) en zone profonde dans le golfe de Gascogne. *Deep-Sea Res.*, 24 : 549-563.
- SIBUET, M. - 1980 - Adaptation des échinodermes à la vie abyssale. Echinoderms : Present and Past., M. Jangoux (Ed.), A. M. Balkema, Rotterdam, 233-240.
- SIBUET, M., DESBRUYÈRES, D. et MAUVIEL, A. - 1980 - Etude des photographies de fond réalisées sur les stations du programme BIOGAS dans le golfe de Gascogne. Rapport du contrat CEA-TMC II:14.265, fasc. 3, Biologie, 88 p.
- SIBUET, M., MONNIOT, C., DESBRUYÈRES, D., DINET, A., KHRIPOUNOFF, A. et SEGONZAC, M. - 1984 - Peuplements benthiques et caractéristiques trophiques du milieu dans la plaine abyssale de Demerara dans l'océan Atlantique. *Oceanol. Acta*, 7, 3, 345-358.
- SIBUET, M. et SEGONZAC, M. - 1985 - Abondance et répartition de l'épifaune mégabenthique. Peuplements profonds du golfe de Gascogne. IFREMER. [7].
- YOKOYAMA, Y. and NGUYEN, H. H. - 1980 - Direct and non-destructive dating of marine sediments, manganese nodules and coral by high resolution gamma-ray spectrometry. In : Isotope marine chemistry. Ed. by SARUHASHI, K. GOLDBERG, E. D., HORIBE, Y., Vehida-Rokakuhoco, Tokyo, 49 p.

III. DYNAMIQUE DES PEUPEMENTS

- 9 - DISTRIBUTION AND ACTIVITY OF BACTERIAL POPULATIONS IN ABYSSAL SEDIMENTS
J. W. DEMING
- 10 - BACTÉRIOLOGIE DES SÉDIMENTS SUPERFICIELS ET DES CONTENUS DE TRACTUS DIGESTIFS D'INVERTÉBRÉS
E. VIANNA DORIA, A. BIANCHI
- 11 - RÉACTIONS DE L'ÉCOSYSTÈME BENTHIQUE PROFOND AUX PERTURBATIONS : NOUVEAUX RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX
D. DESBRUYÈRES, J. W. DEMING, A. DINET, A. KHRIPOUNOFF
- 12 - ASPECTS DE LA NUTRITION DU MACROBENTHOS
F. GAILL, M. VAN PRAET
- 13 - RÉPARTITION DES POPULATIONS DE L'EPIBENTHOS CARNIVORE
D. DESBRUYÈRES, P. GEISTDOERFER, C. L. INGRAM

9.

DISTRIBUTION AND ACTIVITY OF BACTERIAL POPULATIONS IN ABYSSAL SEDIMENTS

J. W. DEMING (*)

RÉSUMÉ. — La répartition des populations bactériennes dans les sédiments carottés en mer profonde dans le golfe de Gascogne a été déterminée par microscopie à épifluorescence. Une indication du niveau d'activité bactérienne a été obtenue en mesurant le taux d'utilisation du ^{14}C de l'acide glutamique, à faible température et forte pression hydrostatique, conditions *in situ* reproduites en laboratoire à bord du navire. L'abondance des bactéries paraît directement reliée à l'activité bactérienne et à la teneur en carbone organique total des échantillons de sédiments. L'activité microbienne a été affectée positivement plutôt que négativement par une pression hydrostatique élevée. Des résultats composites en provenance des plaines abyssales du golfe de Gascogne et de Demerara suggèrent que l'activité des bactéries dans les sédiments abyssaux est contrôlée par la quantité de nourriture disponible plus que par la rigueur des conditions physiques de leur environnement.

ABSTRACT. — *The distribution of deep-sea bacterial populations in sediment cores from the bay of Biscay was determined using epifluorescence microscopy. An index to microbial activity was obtained by measuring the utilization of ^{14}C -glutamic acid under in situ conditions of low temperature and elevated hydrostatic pressure, recreated in the shipboard laboratory. Bacterial abundance was found to be related directly to microbial activity and to the total organic carbon content of the sediment samples. Microbial activity was effected positively, rather than negatively, by elevated hydrostatic pressure. Composite data from the Biscay and Demerara abyssal plains suggest that the activities of abyssal sediment bacteria are constrained more by the available food supply than by the harshness of their physical environment.*

bactéries dans les sédiments, pression hydrostatique, carbone organique, golfe de Gascogne, plaine de Demerara.
sediment bacteria, hydrostatic pressure, organic carbon, bay of Biscay, Demerara plain.

INTRODUCTION

Animals inhabiting the typically cold, pressurized and carbon-limited abyssal plains of the ocean comprise perhaps the most obscure of natural communities, even though their environment represents the major portion of the biosphere. Our understanding of abyssal animal communities can be

(*) Chesapeake Bay Institute, Johns Hopkins University 4800 Atwell Road, Shady Side, Maryland 20764 USA

ACTIVITÉ BACTÉRIENNE

summarized in a few generalizations: low standing crop, high diversity, small organism size, and probable low rates of biological activity (GAGE, 1978). By studying exceptions to these generalizations, a body of evidence has emerged that suggests the abyssal macrofauna are more limited in their activities by the available food supply than by the harshness of their physical environment (HESSLER *et al.*, 1972; TURNER, 1973; DESBRUYÈRES *et al.*, 1980; and RHOADS *et al.*, 1982).

How environmental factors constrain abyssal bacterial communities, especially those inhabiting sediments, is only poorly understood by comparison. Substantial numbers of bacteria are known to exist in abyssal sediments (ZOBELL and MORITA, 1957; KRIS, 1963; BIANCHI, 1971; SCHWARZ and COLWELL, 1975; KARL *et al.*, 1976; NORKRANS and STEHN, 1978; and DEMING and COLWELL, 1982), but the combined effects of low temperature and elevated hydrostatic pressure are believed to limit their metabolic activities, regardless of the available food supply (JANNASCH and WIRSEN, 1973; JANNASCH, 1979). Repeated measurements of microbial activity unimpeded by deep-sea pressures in abyssal sediment samples have been obtained only in direct association with sediments already ingested by abyssal scavengers and deposit-feeders (DEMING *et al.*, 1981; DEMING and COLWELL, 1982).

The broad objective of this study was to determine the distribution and activity of bacterial populations in abyssal sediments of the bay of Biscay. Are the activities of abyssal sediment bacteria, like those of the macrofauna, limited more by the available food supply, or by adverse effects of elevated hydrostatic pressure? The results of this study, as well as an earlier study in the Demerara abyssal plain, represent a first step towards answering this question and allow for some reasoned speculations. However, much work towards understanding the energetics of abyssal bacterial populations, particularly with regards to sources and utilization of dissolved organic carbon, remains to be done.

1. MATERIALS AND METHODS

1.1 ENUMERATION OF THE TOTAL BACTERIAL POPULATION IN A SEDIMENT SAMPLE

This report includes information obtained from BIOGAS XI boxcores KG219 (2 100 m), KG211 (4 100 m), KG203 (4 200 m), and KG186 (4 715 m), and DEMERABY boxcores KG01 (4 440 m) and KG16 (4 850 m). The upper centimeter of the boxcore was sampled aseptically on deck immediately after draining the overlying water, or a 15-30 cm subcore was removed to the coldroom (3 °C) where it was sectioned and processed for microbiological and chemical analyses.

Formaldehyde-fixed suspensions of sediment were stained with acridine orange and examined by epifluorescence microscopy to determine the total number of bacteria present in one gram dry weight sediment, as described in detail by DEMING and COLWELL (1982).

1.2. MICROBIAL UTILIZATION OF ¹⁴C-GLUTAMIC ACID AT IN SITU AND ATMOSPHERIC PRESSURES

The total microbial utilization (incorporation plus respiration) of ¹⁴C-glutamic acid in sediment suspensions (2 ng/ml final added substrate concentration) was measured at 3 °C and both *in situ* and atmospheric pressures, as described in detail by DEMING and COLWELL (1982). One objective for determining substrate utilization rates under both conditions was to learn whether pressure effects the activities of abyssal sediment bacteria in a positive or negative manner.

1.3. MEASUREMENTS OF TOTAL ORGANIC CARBON (TOC) IN BOX-CORE SEDIMENTS

The %TOC in each sediment sample was determined by R. WILKE and G. ROWE (Brookhaven National Laboratories), using standard methods. The %TOC values reported by these investigators were somewhat higher than those obtained from similar samples collected and analyzed by A. KHRIPOUNOFF (COB), probably because of differences in laboratory procedures. However, since Wilke/Rowe data were available for all of the samples examined microbiologically, it seemed more reasonable to relate my data to theirs. In fact, the conclusions drawn are based on relative, rather than absolute, TOC measurements, and thus are not inconsistent with the available Khripounoff data.

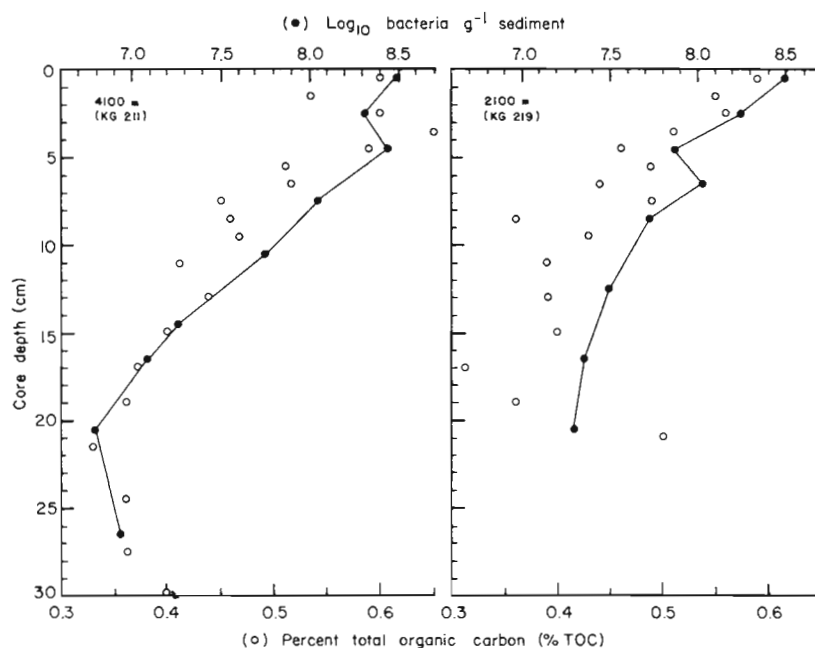


Fig. 1. — Profiles of bacterial abundance (●) and %TOC (o) in two sediment cores from depths of 4 100 m (KG211) and 2 100 m (KG219) in the bay of Biscay.

ACTIVITÉ BACTÉRIENNE

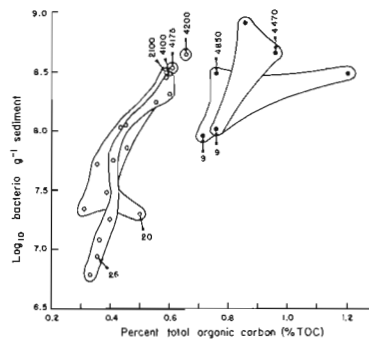


Fig. 2. — Composite data for all sediment samples from the Biscay (o) and Demerara (●) abyssal plains, for which measurements of both bacterial abundance and %TOC are available. Encircled data points represent analyses from an individual core. Arrows indicate the top of the core (and station depth in meters) and the bottom of the core (and core depth in centimeters).

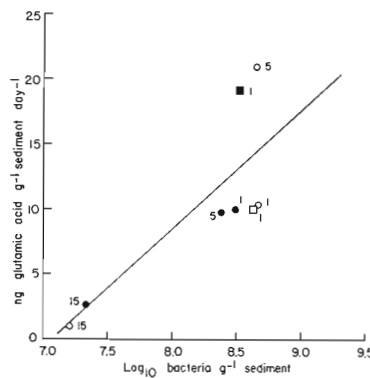


Fig. 3. — Apparent direct relationship between bacterial abundance and rate of utilization of ^{14}C -glutamic acid, measured under in situ temperature and pressure, in abyssal sediment samples from the Biscay (squares) and Demerara (circles) abyssal plains. Open circles = 4 200 m; solid circles = 4 700 m; open squares = 4 850 m. Core depth in centimeters is indicated adjacent to each point. Linear regression analysis resulted in $r^2 = 0.791$.

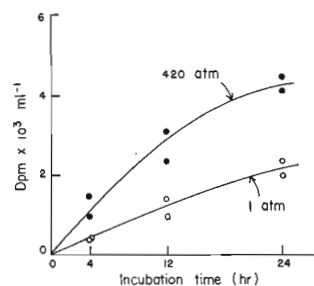


Fig. 4. — Barophilic Microbial utilization of ^{14}C -glutamic acid at 3°C in surface sediments from a depth of 4 200 m in the bay of Biscay (KG203). Samples were incubated at both 420 atm (●) and atmospheric pressure (o).

2. RESULTS

1. RELATIONSHIP BETWEEN BACTERIAL CONCENTRATION AND %TOC IN SEDIMENT CORES

Profiles of total bacterial concentrations and %TOC in sediment retrieved from depths of 2 100 m and 4 100 in the bay of Biscay are shown in Fig. 1. Both parameters decreased with depth in the core and appeared to be closely related.

A comparison of bacterial concentrations and % TOC in BIOGAS XI and DEMERABY cores from similar depths are shown in Fig. 2. Both parameters were significantly higher in samples from the Demerara abyssal plain.

2. RELATIONS BETWEEN BACTERIAL CONCENTRATION AND ACTIVITY IN SEDIMENT CORES

Rates of microbial utilization of glutamic acid measured in cold, repressurized sediment suspensions from both BIOGAS XI and DEMERABY samples, are presented in Fig. 3 as a function of bacterial concentration. Linear regression analysis of the composite data ($r^2 = 0.791$) suggested a direct relationship between bacterial number and substrate utilization rate, with the highest numbers and rates occurring at or near the sediment-water interface. All rates were more rapid under *in situ* pressure than at atmospheric pressure, as exemplified in Fig. 4 (see also DEMING and COLWELL, 1982 ; DEMING, 1983).

CONCLUSION

The size of the total bacterial population present in abyssal sediments appears to be related directly to the organic carbon content of the sediment, a finding consistent with the data of KARL *et al.*, (1976). This relationship was demonstrated in core profiles, but also in a comparison of data obtained from similar depths in the Biscay and Demerara abyssal plains. Demerara sediments had a higher organic carbon content and harbored greater numbers of bacteria.

Based on the observed relationship between bacterial concentration and rate of glutamic acid utilization, one would predict greater *in situ* microbial activity in Demerara sediments than in bay of Biscay sediments. Adverse pressure effects could not be responsible for lower activity levels in either the Biscay or Demerara abyssal plains, since all measured rates of substrate utilization were barophilic. It seems more reasonable to propose that nutrient supply is the limiting factor, and that it is more limiting at abyssal depths in the bay of Biscay than in the Demerara abyssal plain. More detailed field and laboratory studies of abyssal bacteria and the chemical milieu in which they metabolize are required to test this hypothesis.

ACTIVITÉ BACTÉRIENNE

- BIANCHI, A. J. M. - 1971 - Distribution de certaines bactéries hétérotrophes aérobies dans les sédiments profonds de Méditerranée Orientale. *Marine Biology*, 11, p. 106-117.
- DEMING, J. W., and COLWELL, R. R. - 1982 - Barophilic bacteria associated with the digestive tract of abyssal holothurians. *Applied Environmental Microbiology*, 44, p. 1222-1230.
- DEMING, J. W., TABOR, P. S. and COLWELL, R. R. - 1981 - Barophilic growth of bacteria from intestinal tracts of deep-sea invertebrates. *Microbial Ecology*, 7, p. 85-94.
- DESBRUYÈRES, D., BERVAS, J. Y. and KHRIPOUNOFF, A. - 1980 - Un cas de colonisation rapide d'un sédiment profond. *Oceanologica Acta*, 3, p. 285-291.
- GAGE, J. D. - 1978 - Animals in deep-sea sediments. *Proceedings Royal Society Edinburgh*, 76B, p. 77-93.
- HESSLER, R. R., ISAACS, J. D. and MILLS, E. L. - 1972 - Giant amphipod from the abyssal Pacific Ocean. *Science*, 175, p. 636-637.
- JANNASCH, H. W. - 1979 - Microbial turnover of organic matter in the deep sea. *BioScience*, 29, p. 228-232.
- JANNASCH, H. W., and WIRSEN, C. O. - 1973 - Deep-sea microorganisms : *in situ* response to nutrient enrichment. *Science*, 180, p. 641-643.
- KARL, D. M., LAROCK, P. A. MORSE, J. W. and STURGES, W. - 1976 - Adenosine triphosphate in the North Atlantic Ocean and its relationship to the oxygen minimum. *Deep-Sea Research*, 23, p. 81-88.
- KRISS, A. E. - 1963 - Marine microbiology (Deep-sea). Oliver and Boyd, London.
- NORKRANS, B., and STEHN, B. O. - 1978 - Sediment bacteria in the deep Norwegian Sea. *Marine Biology*, 47, p. 201-209.
- RHOADS, D. C., LUTZ, R. A. CERRATO, R. M. and REVELAS, E. C. - 1982 - Growth and predation activity at deep-sea hydrothermal vents along the Galapagos Rift. *Journal Marine Research*, 40, p. 503-516.
- SCHWARZ, J. R., and COLWELL, R. R. - 1975 - Heterotrophic activity of deep-sea sediment bacteria. *Applied Microbiology*, 30, p. 639-649.
- TURNER, R. D. - 1973 - Wood-boring bivalves, opportunistic species in the deep sea. *Science*, 180, p. 1337-1379.
- ZOBELL, C. E., and MORITA, R. Y. - 1957 - Barophilic bacteria in some deep-sea sediments. *Journal Bacteriology*, 73, p. 563-568.

10.

BACTÉRIOLOGIE DES SÉDIMENTS SUPERFICIELS ET
DES CONTENUS DE TRACTUS DIGESTIFS D'INVER-
TÉBRÉS

E. VIANNA DORIA (1) et A. BIANCHI (*)

RÉSUMÉ. — Pendant la mission BIOGAS XI du n/o « Jean Charcot » on a étudié la distribution des bactéries hétérotrophes dans différents environnements allant des particules de surface aux sédiments superficiels en passant par les eaux proches du fond et les contenus de tractus digestifs de divers invertébrés collectés à 4 700 m de profondeur. Dans ces différents environnements les bactéries capables de proliférer sur le milieu 2216E sont peu abondantes, de l'ordre de 10^2 cellules ml^{-1} . Une analyse en taxonomie numérique montre que ces différentes microflores, isolées d'environnements parfois jointifs, sont en fait constituées de souches bactériennes taxonomiquement et physiologiquement distinctes.

ABSTRACT. — During the BIOGAS XI cruise of the R/V « Jean Charcot » a microbiological study has been realized on some samples collected in diverse environments. This study concerned the bacteria linked at the large particles collected in the surface waters, distributed in the near bottom deep-sea water (4 200 and 4 700 m) or in the corresponding superficial mud (0-1 cm) and the bacteria associated at the gut contents of deep sea invertebrates. These diverse microflora have been characterized by viable counts of heterotrophs on 2216E culture medium and by a numerical analysis of 144 strains randomly isolated from these cultures. Viable counts appeared low (10^2 colonies ml^{-1}) and the numerical analysis showed that the bacterial communities of these diverse environments sampled in the same oceanic area are taxonomically different. Few strains appeared ubiquitous.

bactéries marines, taxonomie, domaine abyssal, contenus de tubes digestifs, golfe de Gascogne.

marine bacteria, taxonomy, deep-sea, gut contents, bay of Biscay.

INTRODUCTION

Cette étude a pour but la comparaison de la distribution des communautés bactériennes dans différents environnements juxtaposés dans le domaine océanique profond.

(1) E. VIANNA DORIA bénéficiait d'une bourse du CNPq (Brésil). Travail effectué avec la participation financière du CNEXO (contrat 81/6481). Les auteurs remercient Monsieur Alain DINET, laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins, pour le tri des organismes méiofauniques.

(*) Microbiologie Marine, C.N.R.S. E.R. 223. Université de Provence, 3 place Victor-Hugo, 13331 Marseille, France.

BACTÉRIOLOGIE

L'objectif principal était de suivre l'évolution des microflores associées aux particules de grande taille formées dans les eaux de surface, lors de leur migration dans la colonne d'eau jusqu'à leur dépôt ou leur ingestion et leur évolution en cours de transit intestinal.

Les mauvaises conditions atmosphériques rencontrées lors de la mission BIOGAS XI du n/o « Jean Charcot » ont considérablement limité l'échantillonnage. Le nombre d'échantillons recueillis est trop faible pour permettre cette analyse globale. Les résultats présentés ici ne sont donc considérés que comme une approche très préliminaire à l'étude de l'évolution des microflores associées aux grosses particules en cours de sédimentation.

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les prélèvements ont été effectués aux stations 3 et 4 définies par AUFFRET [4].

A la station 3, les conditions météorologiques ont permis d'obtenir :
des particules de surface collectées par le piège à particules ;
des échantillons benthiques de contenu de tractus digestif d'un poisson (*Macrouridae* sp.), d'un Amphipode non déterminé et d'une Holothurie (*Psychropotes* sp.) ;

de l'eau proche du fond collectée par engin stérile ; d'un échantillon de sédiment superficiel (0-1 cm) collecté par micro-carottage secondaire dans la carotte KG 21 prélevée à 4 220 m de profondeur au moyen du carottier à boîte Reineck ; de nématodes triés aseptiquement par DINET.

A la station 4, les prélèvements ont été limités à l'eau proche du fond (4 700 m), au sédiment superficiel (0-1 cm) de la carotte KG 20 (4 717 m) et au contenu du tractus digestif d'une Holothurie (*Psychropotes* sp.).

Toutes les cultures ont été effectuées à bord du navire immédiatement après la collecte des échantillons. Le milieu de base est celui décrit par OPPENHEIMER et ZOBELL (1952), incubé à 20 °C pour l'étude de la microflore hétérotrophe aérobique stricte ou facultative, mésophile et à 4 °C pour mettre en évidence la microflore psychrophile spécialement adaptée aux conditions de basse température du domaine océanique profond.

A partir de ces cultures des souches bactériennes ont été isolées strictement au hasard, au moyen d'une grille type. La sélection de trente souches par échantillon permet d'obtenir une collection bactérienne représentative de la microflore apte à proliférer dans les conditions expérimentales (BIANCHI et BIANCHI, 1982). Ces souches bactériennes ont été purifiées au laboratoire par repiquages successifs et décrites par 104 caractères phénotypiques concernant la morphologie, la physiologie et la biochimie selon les méthodes déjà décrites (BIANCHI *et al.*, 1975 ; BENSOUSSAN *et al.*, 1981 ; VIANNA DORIA, 1983).

Cette étude phénotypique permet de décrire la structure et les potentialités cataboliques de chaque communauté bactérienne et d'estimer ainsi l'éventuelle spécificité taxonomique et physiologique des microflores de différents habitats. Ces communautés sont comparées par un programme de classification automatique basé sur le principe adansonien, utilisant le χ^2

comme critère de comparaison et la variance comme critère d'agrégation (BENZECRI, 1973). Cette méthode est parmi les plus performantes (DELABRE *et al.*, 1973).

2. RÉSULTATS ET DISCUSSION

2.1. EFFECTIFS BACTÉRIENS

2.1.1. Comparaison des microflores bactériennes des stations 3 et 4

Eaux du fond : Les microflores hétérotrophes aérobies ou anaérobies facultatives, de ces deux stations, apparaissent comme étant du même ordre de grandeur, soit $2,00 \times 10^2$ colonies par ml à la station 4 (4 700 m) et $1,65 \times 10^2$ colonies par ml à la station 3 (4 200 m). Ces valeurs correspondent aux effectifs bactériens habituellement observés dans les eaux proches du fond à ces profondeurs (BENSOUSSAN et BIANCHI, sous presse).

Sédiment superficiel : A la station 4 un seul échantillon a pu être obtenu (KG 200), prélevé à 4 717 m. Les sédiments superficiels correspondant aux deux premiers centimètres présentent une microflore hétérotrophe de l'ordre de $6,00 \times 10^2$ colonies/ml. A la station 3, un seul échantillon a pu être soumis à l'étude bactériologique, prélevé dans le KG 211 à 4 221 m. Les effectifs de cet échantillon ($4,35 \times 10^2$ /ml) sont de même ordre de grandeur que ceux de l'échantillon prélevé à la station 4.

2.1.2. Comparaison des microflores bactériennes des différents niveaux de la station 3

Microflore associée aux particules de surface. Le mode de collecte de ces particules ne permet pas de ramener le nombre de colonies bactériennes observées en cultures à un volume d'eau déterminé dans le milieu naturel.

Eau proche du fond. Dans l'eau proche du fond la concentration en bactéries mésophiles hétérotrophes barotolérantes est de $1,65 \times 10^2$ colonies/ml.

Sédiment superficiel. A partir de l'échantillon obtenu on a tenté de dissocier la microflore bactérienne libre dans l'eau interstitielle et la microflore associée aux particules de sédiment. Le volume d'échantillon obtenu (10 ml) ne permettant pas de mettre en œuvre la presse à sédiment habituellement utilisée pour séparer l'eau interstitielle de la fraction particulaire, la microflore de la phase aqueuse a été obtenue par un simple rinçage du sédiment par du sérum physiologique stérile, sans agitation, pour éviter de séparer les bactéries liées aux particules. Les microorganismes associés à la phase solide ont été séparés de leur support par sonication (fréquence 55 Hz, puissance 100 w, durée 10 mn) selon le processus déjà décrit (VIANNA DORIA et BIANCHI, 1982).

La majorité des bactéries ($4,35 \times 10^2$ /ml) est libérée par traitement aux ultra-sons. Ces cellules sont liées à la phase particulaire. Un dixième seulement de la microflore hétérotrophe viable est libérée par simple rinçage (cellules libres dans l'eau interstitielle ou non étroitement liées aux particules).

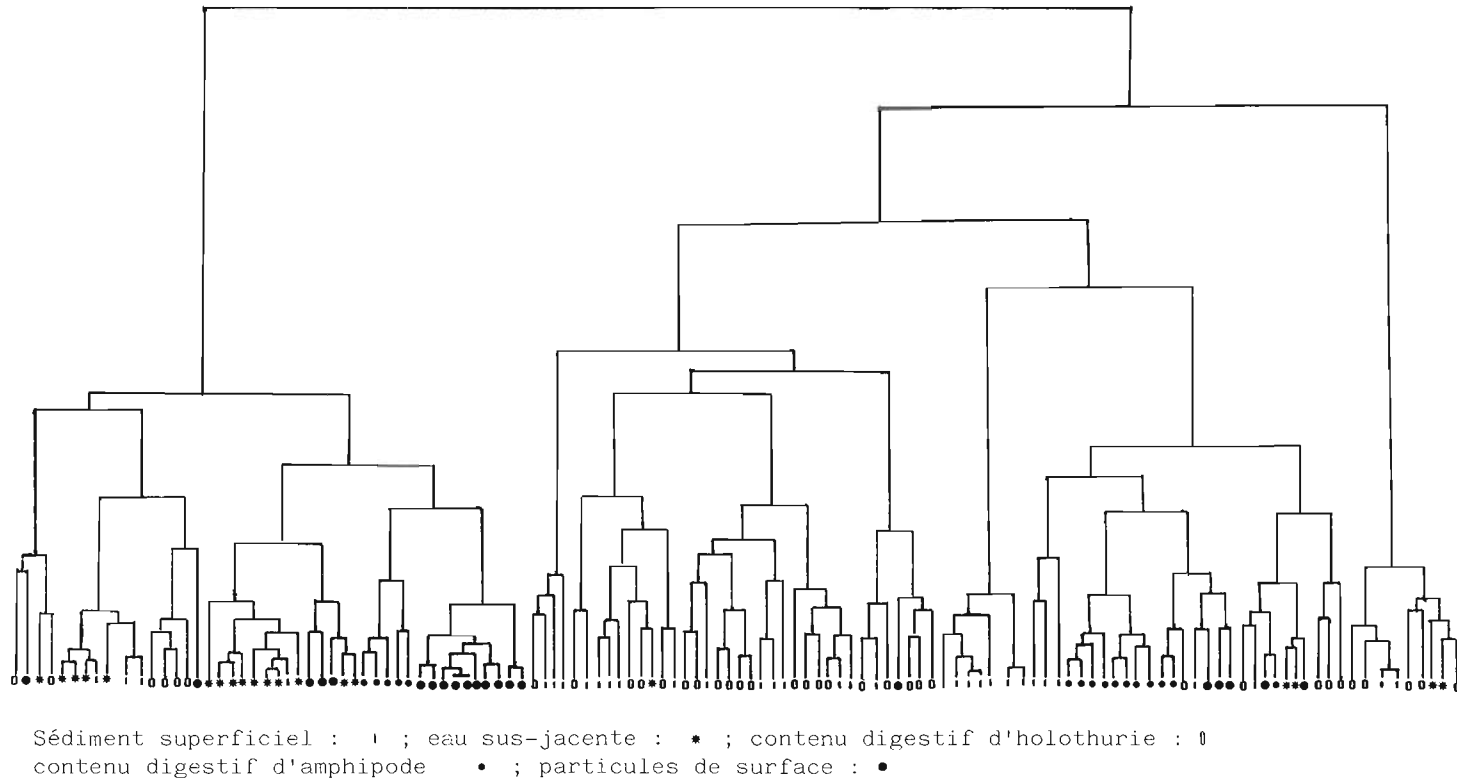


Fig. 1. — Comparaison des souches bactériennes isolées des particules de surface, de l'eau proche du fond, du sédiment superficiel (0-1 cm) et des contenus de tractus digestifs d'Holothurie et d'Amphipode. Analyse numérique selon le mode adansonien en utilisant la distance du χ^2 et l'agrégation selon la variance. (PSYCHRO = souches isolées à 4°C, toutes les autres souches ont été isolées à 20°C).

Microflore associées à la faune. L'échantillonnage a été très limité, compte tenu à la fois des conditions météorologiques réduisant le nombre d'opérations, du faible nombre d'individus récoltés et de la diversité des équipes souhaitant obtenir des échantillons de chaque matériel. Ainsi, pour chaque groupe zoologique un seul individu a pu être fourni et, dans certains cas, seulement une fraction du contenu du tractus digestif a pu être soumise à l'analyse bactériologique.

Méiofaune. Des cultures ont pu être effectuées à partir des nématodes triés aseptiquement par A. DINET. Dans les conditions expérimentales utilisées le tégument de chaque nématode ne semble pas supporter plus d'une dizaine de cellules bactériennes viables. La microflore du tractus digestif, obtenue par dilacération de nématodes préalablement débarrassés de leur microflore externe, est également de l'ordre d'une dizaine de bactéries capables de proliférer sur le milieu d'OPPENHEIMER et ZOBELL (1952). On n'observe pas de différence significative entre les effectifs des microflores capables de proliférer à 20° ou à 4 °C.

Invertébrés. Seule la fraction postérieure du tractus digestif d'une Holothurie du genre *Psychropotes*, correspondant à la fraction 5 décrite par KHRIPOUNOFF (1979), a pu être soumise à l'étude bactériologique. Les effectifs bactériens du contenu de cette fraction sont de $5,73 \times 10^2$ colonies/ml. Ces effectifs sont peu différents de ceux mis en évidence dans le sédiment superficiel de la zone correspondante. Ces valeurs sont faibles par rapport à celles obtenues sur la même fraction postérieure du tractus digestif d'autres holothuries abyssales (BIANCHI *et al.*, 1979 ; RALIJAONA et BIANCHI, 1982).

Un seul amphipode a pu être étudié. Le volume d'échantillon obtenu en prélevant la totalité du contenu de son tractus digestif, inférieur à un dixième de millilitre, ne permet pas un dénombrement significatif des bactéries associées à cet invertébré.

2. COMPARAISON DE LA STRUCTURE DES COMMUNAUTÉS BACTÉRIENNES DES DIFFÉRENTS NIVEAUX

Particules de surface. Trente-deux souches ont été isolées. La structure du peuplement bactérien, composé essentiellement de bâtonnets asporulés Gram négatif, correspond à la microflore habituellement décrite dans les masses d'eau océaniques (BIANCHI, 1971). Les pseudomonades sont le groupe dominant (62 %), suivis par les vibrions (12 %) et les bâtonnets asporulés Gram positif. Les *Bacillus*, les cocci et les coccobacilles sont très peu représentés (4 %). Le dendrogramme obtenu par la classification hiérarchique (fig. 1) montre que des souches identiques ont été isolées du tractus digestif de l'Amphipode étudié, du tube digestif du poisson et de l'eau proche du fond.

Microflore des eaux proches du fond. Trente-trois souches bactériennes ont pu être isolées strictement au hasard parmi les nombreuses colonies de bactéries hétérotrophes mésophiles. Les bâtonnets Gram négatif sont largement dominants (67 %). Parmi celles-ci les Pseudomonades sont majoritaires (42 %), suivies par les vibrions (22 %). Ces deux types bactériens sont habituellement les composants majeurs des communautés bactériennes des masses d'eau océaniques (BIANCHI, 1972). Les bactéries

BACTÉRIOLOGIE

sporulées sont absentes de cette microflore aquatique. L'analyse numérique (fig. 1) montre que les souches des eaux profondes ont une certaine affinité avec celles isolées des particules des eaux de surface et celles isolées du contenu du tractus digestif d'un amphipode. Par contre, ces souches de l'eau proche du fond apparaissent taxonomiquement différentes de celles isolées des sédiments superficiels, que ce soit celles liées à la phase particulaire du sédiment, ou celles libres dans l'eau interstitielle.

Microflore du sédiment superficiel. La culture effectuée à partir de l'eau interstitielle a fourni cinq souches qui ont été décrites. Les Gram positif sont le type dominant. Parmi ces 5 souches, 3 sont des coryneformes, 1, sporulée, est identifiée au genre *Bacillus*, la dernière est une Pseudomonade.

La culture effectuée à partir de la phase particulaire du sédiment superficiel a été plus abondante. Quinze souches mésophiles ont été isolées ainsi que neuf psychrophiles. Là aussi les bâtonnets Gram positif asporulés sont dominants. Les formes sporulées sont peu abondantes. La comparaison de ces deux collections par le programme de classification automatique (fig. 1) montre que les microflores mésophiles et psychrophiles apparaissent taxonomiquement différentes.

Microflore du contenu du tractus digestif d'amphipode. Douze souches ont été obtenues en culture pure. Toutes sont des bâtonnets, aucune n'est sporulée. Le groupe dominant est celui des corynebactéries (67 %), les vibrions constituent 25 % de la microflore, les pseudomonades étant nettement minoritaires. En analyse numérique (fig. 1) certaines souches paraissent identiques à celles déjà isolées des particules de surface, d'autres paraissent avoir une certaine parenté avec des souches de la microflore des eaux proches du fond.

Par contre, il n'apparaît pas d'analogie avec les souches isolées des sédiments superficiels, ou d'autres contenus de tractus digestifs d'animaux prélevés à cette même station.

Microflore de la fraction V du contenu du tractus digestif d'une holothurie (Psychropotes sp.). Trente et une souches bactériennes hétérotrophes mésophiles ont été isolées de cet échantillon. Les bactéries Gram positif sont dominantes (75 %). Le groupe majoritaire est celui des cocci Gram positif (*Micrococcus* et *Staphylococcus*), suivi par les bâtonnets asporulés (*Corynebacterium*, *Arthrobacter*, *Brevibacterium*) qui constituent 26 % de la communauté, les bâtonnets sporulés (*Bacillus*) représentant 13 % du total.

Ces souches sont, soit originales, soit de même nature que certaines isolées de l'eau proche du fond ou du sédiment superficiel. Par contre, il ne semble pas y avoir de constituant commun aux microflores du contenu de la fraction postérieure de ce tractus digestif d'holothurie et des tractus digestifs de l'amphipode étudié (fig. 1).

Bactéries isolées du contenu stomacal de Macrouridae. Comme prévu, très peu de souches bactériennes (cinq) ont pu être isolées des cultures effectuées à partir du contenu stomacal de ce poisson. Les autres fractions du tractus n'ont pu être utilisées pour l'analyse bactériologique.

Ces souches sont essentiellement des Pseudomonades et des Staphylocoques, hôtes habituels des tractus digestifs des vertébrés aquatiques (BIANCHI et BIANCHI, 1980). Des souches identiques ont également été isolées des particules collectées en surface (fig. 2).

Bactéries isolées des nématodes. Une dizaine de souches a pu être isolée des nématodes triés aseptiquement par A. DINET. La moitié de ces souches provient du tégument, l'autre moitié a été isolée après écrasement et étalement de ces organismes méiofauniques sur un milieu de culture solide. Le nombre de souches étudiées est insuffisant pour pouvoir être considéré comme représentatif des microflores associées à ces organismes. L'analyse numérique montre que les souches isolées des nématodes se différencient de celles isolées du sédiment environnant ou des particules en suspension (fig. 2).

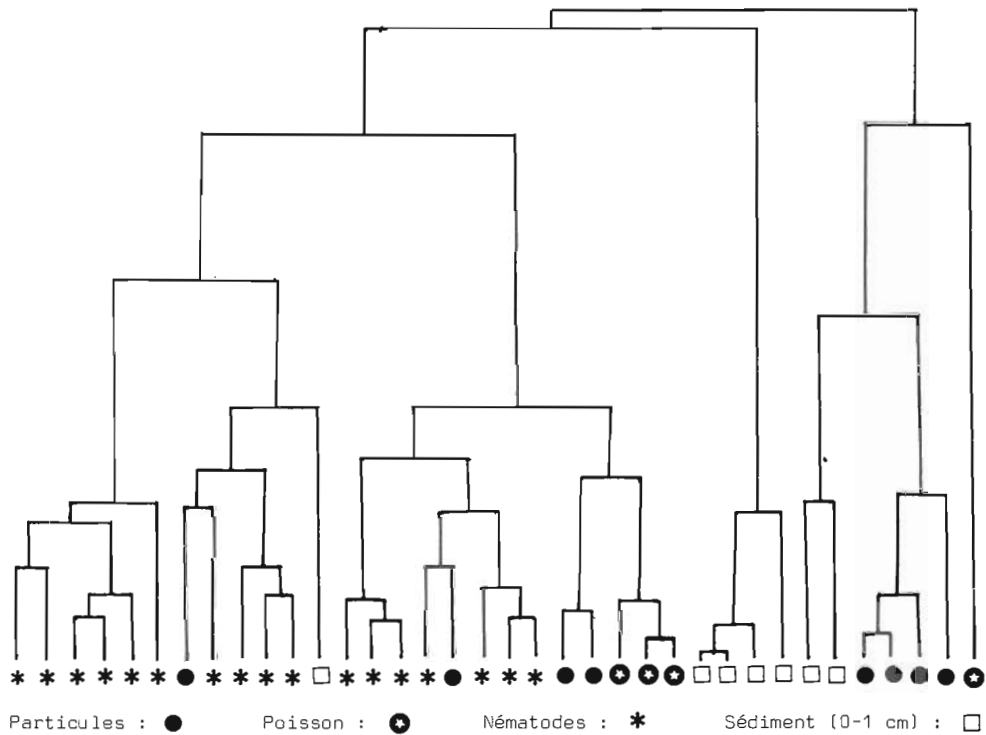


Fig. 2. — Comparaison des souches bactériennes isolées des particules de surface, du tractus digestif d'un *Macrouridae*, de nématodes et du sédiment superficiel de la station 3. Analyse numérique selon le mode adansonien en utilisant la distance du χ^2 et l'agrégation selon la variance.

3. POTENTIALITÉS MÉTABOLIQUES DES MICROFLORES DES DIFFÉRENTS ÉCHANTILLONS

Les possibilités de dégradation des grosses molécules organiques (urée, tween, lécithine, amidon, gélatine, A.D.N., Agar) par production d'exoenzymes ont été appréciées pour chaque souche bactérienne isolée des différentes microflores étudiées. La valeur moyenne des différents indices

BACTÉRIOLOGIE

ainsi calculés pour une même communauté correspond à l'Indice Moyen de Production des Exoenzymes (I.M.E.) déjà défini par BIANCHI *et al.* (1977).

Les possibilités d'utilisation de différents composés organiques simples comme seule source de carbone et énergie, traduisant la versatilité nutritionnelle de chaque couche bactérienne, ont été analysées. Pour l'ensemble des souches isolées d'une même communauté la fréquence des réponses positives est calculée pour chacune de ces 40 épreuves. Quatre indices nutritionnels sont ainsi définis : l'indice moyen d'utilisation des composés organiques (I.M.U.), défini comme la moyenne de la distribution des fréquences d'utilisation des différents composés organiques testés (LAMOTTE, 1971) les indices d'utilisation des glucides (i-G), des acides gras (i-AG) et des acides aminés (i-AA), définis comme les moyennes des distributions des fréquences d'utilisation respectivement des glucides, des acides gras et des acides aminés appartenant à cette gamme (BIANCHI *et al.*, 1977), BENSOUSSAN et BIANCHI, sous presse). Ces résultats sont résumés dans le tableau 1.

Les souches isolées des particules de surface ont des potentialités proches de celles isolées des eaux du fond : forte versatilité nutritionnelle, très forte utilisation des acides gras (Indices moyens d'utilisation de 67-70 %) alors que les composés glucidiques sont utilisés moins fréquemment. Le potentiel de dégradation des grosses molécules organiques est limité, de l'ordre de 14 %. Cette orientation de la versatilité nutritionnelle vers l'utilisation des molécules organiques de faible poids moléculaire est normalement observée dans les microflores des eaux proches du fond en milieu océanique profond (BENSOUSSAN et BIANCHI, sous presse).

Dans les sédiments superficiels le potentiel exoenzymatique est faible (I.M.E. 15 %), la versatilité nutritionnelle est importante, surtout pour les souches liées aux particules. Les composés les plus fréquemment utilisés sont les acides gras (20 % pour les souches de l'eau interstitielle, 40 % pour les souches liées aux particules). Les acides aminés sont utilisés par un nombre limité de souches.

Tableau 1

Caractéristiques nutritionnelles des microflores isolées du site BIOGAS. L'IME correspond à l'indice moyen de production des différentes exoenzymes étudiées par l'ensemble des souches isolées de chaque échantillon. L'IMU correspond à l'indice moyen d'utilisation des différents composés organiques, fournis comme seule source de carbone et d'énergie, par l'ensemble des souches isolées de chaque échantillon.

	Particules Surfacc	Eau du fond	Sédiment superficiel					
			Bactéries libres		Bactéries liées particules			
			Mésophiles	Psychrophiles	Mésophiles	Psychropotes	Amphipode sp.	
Exoczymes (IME)	18,98	14,14	20,00	15,55	16,29	13,58	20,78	15,74
IMU :								
Glucides	31,25	30,3	19,98	72,5	40,83	40,28	10,39	17,59
Acides Gras	66,66	70,45	10	35	10	63,98	3,22	35,41
Ac. Dicarboxyliques	57,29	35,6	5	15	11,66	41,66	5,64	20,83
Hydroxyacides	31,25	39,39	0	0	3,33	0	8,06	12,5
Ac. Organiques	52,08	43,93	10	20	20	0	8,06	37,5
Alcools Glycols	15,27	24,24	13,33	46,66	20	7,4	17,2	22,22
Comp. Aromatiques	27,08	34,84	0	0	0	0	0	16,66
Ac. Aminés Arom.	33,33	30,39	0	50	10	5,55	8,06	20,83
Ac. Aminés Alliph.	39,58	46,06	2	28	12,66	10	9,03	28,33

3. CONCLUSION

La portée des discussions est forcément très limitée par le nombre insuffisant d'échantillons étudiés au cours de cette mission en raison des mauvaises conditions météorologiques. On peut toutefois essayer de comparer ces résultats à ceux obtenus sur d'autres sites (VIANNA DORIA, 1983).

Du point de vue de la distribution quantitative, les résultats montrent que sur le site BIOGAS les effectifs des communautés bactériennes des eaux proches du fond et des sédiments superficiels s'inscrivent parfaitement dans la gamme de concentrations observées sur des échantillons prélevés à des profondeurs analogues, dans la faille Vema (BIANCHI *et al.*, 1979), la plaine abyssale de Demerara (BIANCHI *et al.*, 1977 ; BENSOUSSAN *et al.*, 1978), le plateau du Cap-Vert (BENSOUSSAN, 1979), les bassins du Cap et de l'Angola (SOHIER, 1979)...

Le nombre d'échantillons obtenus pour l'analyse bactériologique est réellement insuffisant pour qu'il soit possible de préciser la distribution préférentielle des micro-organismes dans les différents environnements (eau, particules en suspension, eau interstitielle, sédiment, contenus de tractus digestifs) du site BIOGAS.

En ce qui concerne la structure des communautés bactériennes, on note seulement que les résultats obtenus confirment quelques observations déjà effectuées lors de missions abyssales précédentes :

- Discontinuité de la structure taxonomique des communautés bactériennes entre les eaux proches du fond et les sédiments superficiels (LIZARRAGA-PARTIDA et BIANCHI, 1978).

- Dominance des formes végétatives par rapport aux formes sporulées (BENSOUSSAN et BIANCHI, sous presse).

Par contre, le prélèvement sur le même site d'échantillons de particules de surface, d'eau proche du fond, de tractus digestifs de poisson, amphipode, holothuries et de nématodes fournit quelques renseignements intéressants aussi bien l'écologie microbienne que la biologie abyssale :

- La microflore des eaux proches du fond, prélevée à 4 200 m, a des affinités étroites avec celle des particules de surface.

- On trouve les mêmes souches que celles du groupe précédent dans le contenu du tractus digestif de l'amphipode étudié.

- La microflore du contenu de la fraction postérieure de l'holothurie étudiée rassemble certaines souches originales et des souches également isolées des sédiments superficiels (eau interstitielle et particules) et de l'eau proche du fond.

- Parmi les souches isolées des nématodes benthiques, certaines paraissent originales, la majorité de ces souches est différente de celles isolées du sédiment environnant.

BENSOUSSAN, M. - 1979 - Bactériologie des eaux et des sédiments profonds en Atlantique Intertropical E. 2. Potentialités cataboliques des populations bactériennes hétérotrophes aérobies. *in* « Géochimie organique des sédiments marins profonds ». Mission ORGON III. Ed. du C.N.R.S. Paris 27-43.

BENSOUSSAN, M., BIANCHI, A., BIANCHI, M., LIZARRAGA-PARTIDA, M. - 1978 - Potentialités cataboliques de populations bactériennes isolées des sédiments de la

BACTÉRIOLOGIE

- fosse de Cariaco, de la plaine du Demerara et du cône de l'Amazone. *in* « Géochimie organique des sédiments marins profonds ». Mission ORGON II. Atlantique N.E., Brésil. Ed. du C.N.R.S. Paris, 13-26.
- BENSOUSSAN, M., BIANCHI, A., BONNEFONT, J. L., BOUDABOUS, A., MARTY, D., SOHIER, L. - 1981 - Les communautés bactériennes des eaux et des sédiments profonds du golfe d'Aden et de la mer d'Oman. I. Distribution. *in* « Géochimie Organique des sédiments marins profonds. ORGON IV ». Ed. du CNRS, Paris, 13-22.
- BENSOUSSAN, M. et BIANCHI, A. (sous presse). Distribution et activité catabolique potentielle des communautés bactériennes des eaux et des sédiments profonds prélevés sur diverses marges continentales. *in* « Géochimie organique des sédiments profonds. Synthèse des travaux ORGON ». Ed. CNRS, Paris.
- BENZECRI, J. P. - 1973 - L'analyse des données. La Taxonomie, Tome 1. Dunod, Paris.
- BIANCHI, M. - 1971 - Étude taxonomique de souches bactériennes prélevées au cours de l'opération « HYDRATLANTE I » (n/o « JEAN CHARCOT »). *Tethys* 3 (4). 683-690.
- BIANCHI, M. et BIANCHI, A. - 1980 - Potentialités cataboliques et identification des populations bactériennes du tractus digestif d'un *Dicentrarchus labrax* (Serranidae) de mer Méditerranée. *Vie Marine* 2, 2-8.
- BIANCHI, M. et BIANCHI, A. 1982 statistical sampling of bacterial strains and its use in bacterial diversity measurement. *Microbial Ecol.*, 8, 61-69.
- BIANCHI, A., JACQ, E., BENSOUSSAN, M. - 1975 - Distribution des populations bactériennes hétérotrophes dans les sédiments et dans les eaux proches du fond en mer de Norvège. *Rev. Inst. Fr. Pétr.* XXX (2), 204-211.
- BIANCHI, A., BIANCHI, M., BENSOUSSAN, M., BOUDABOUS, A., LIZARRAGA-PARTIDA, M., MARTY, D., ROUSSOS, S. - 1977 - Étude des potentialités cataboliques des populations bactérienne isolées des sédiments et des eaux proches du fond en mer de Norvège. *in* « Géochimie Organique des sédiments marins profonds. ORGON I, mer de Norvège ». Ed. du CNRS Paris, 15-31.
- BIANCHI, A., SCODITTI, P. M., BENSOUSSAN, M. - 1979 - Distribution des populations bactériennes hétérotrophes dans les sédiments et les tractus digestifs d'animaux benthiques recueillis dans la faille Vema et les plaines abyssales du Demerara et de la Gambie. *Vie Marine* 1, 7-12.
- DELABRE, M., BIANCHI, A., VERON, M. - 1973 - Étude critique de méthodes de taxonomie numérique. Application à une classification de bactéries aquicoles. *Ann. Inst. Pasteur* 124A, 489-506.
- KHRIPOUNOFF, A. S. - 1979 - Relations trophiques dans l'écosystème abyssal atlantique : description et bilan énergétique. Thèse 3^e Cycle. Université Pierre et Marie Curie. Paris VI.
- LAMOTTE, M. - 1971 - Initiation aux méthodes statistiques en biologie. Masson, Paris.
- LIZARRAGA-PARTIDA, M. L. and BIANCHI, A. - 1978 - Bacterial flagellation changes at deep sea water-sediment interface. *J. Rech. Océanogr.* 3 (4), 9-12.
- OPPENHEIMER, C. and ZOBELL, C. E. - 1952 - The growth and viability of sixty-three species of marine bacteria as influenced by hydrostatic pressure. *J. Mar. Res.* 11, 10-18.
- RALIJAONA, C., BIANCHI, A. - 1982 - Comparaison de la structure et des potentialités métaboliques des communautés bactériennes du contenu du tractus digestif d'holothuries abyssales et du sédiment environnant. *Bull. Centre Et. Rech. Sci. Biarritz.* 14 (2), 199-214.
- SOHIER, L. - 1979 - Étude bactériologique des tractus digestifs d'animaux du benthos profond des bassins du Cap et de l'Angola. D.E.A. de Biochimie option Microbiologie, Université Aix-Marseille II.
- VIANNA DORIA, E. - 1983 - Comparaison des communautés bactériennes de différents environnements du domaine océanique. Thèse 3^e Cycle en océanographie, Université Aix-Marseille II, 98 p.
- VIANNA DORIA, E. et BIANCHI, A. - 1982 - Comparaison de deux méthodes d'extraction des bactéries des sédiments. *C.R. Acad. Sci.* Paris 294, 467-470.

11.

RÉACTIONS DE L'ÉCOSYSTÈME BENTHIQUE PROFOND AUX PERTURBATIONS : NOUVEAUX RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

D. DESBRUYÈRES (*), **J. W. DEMING (**)**,
A. DINET (*)** et **A. KHRIPOUNOFF (*)**

RÉSUMÉ. — Afin d'étudier les possibilités de réaction de l'écosystème profond aux perturbations catastrophiques, quatre expériences de recolonisation de substrats meubles défaunés ont été réalisées dans le golfe de Gascogne par 2 100 m et 4 100 m de profondeur. Différents substrats durs ou meubles ont été disposés dans des véhicules autonomes et incubés pendant des périodes de 6 ou 11 mois à l'interface eau-sédiment. Les résultats montrent que les taux d'installation sont généralement bas aussi bien pour la microflore que pour la méiofaune et la macrofaune. Cependant, dans l'une de nos expériences, l'établissement d'une population d'espèces opportunistes abondantes a été constaté. Elle est considérée comme un événement fortuit sans doute lié à des apports horizontaux d'essaims larvaires associés à des agglomérats de matière organique.

ABSTRACT. — *In order to study the possible responses of the deep-sea ecosystem to catastrophic disturbances, four in situ experiments on the recolonization of defaunated sediments were conducted in the bay of Biscay at depths of 2 100 and 4 100 m. A variety of sediments and solid substrates were placed in free vehicles and incubated for 6 or 11 months at the sediment-water interface. The results demonstrated that the colonization rate was generally slow for the meiofauna and macrofauna as well as for the microflora. However, in one of the experiments, the establishment of an abundant population of opportunistic species was confirmed. This was considered to be a fortuitous event, undoubtedly related to the horizontal contribution of swarming larval forms associated with the aggregation of organic material.*

écosystème benthique profond, réactions, perturbations.
deep benthic ecosystem, reactions, perturbations.

L'écosystème profond, habituellement décrit comme un milieu dont les caractéristiques physico-chimiques sont stables, est en fait le siège de nombreuses variations périodiques ou erratiques qui contribuent à la

(*) IFREMER, Centre de Brest, BP 337, 29273 Brest Cedex, France, Contribution IFREMER, 16.

(**) Chesapeake Bay Institution, Johns Hopkins University, 4800 Atwell Road, Shady Side, Maryland 20764, U.S.A.

(***) Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins, Faculté des Sciences de Luminy, 70 route Léon Lachamp, 13288 Marseille Cedex 9, France.
adresse actuelle : CREMA, L'Houmeau, case 5, 17137. Nioul-sur-mcr. France.

RECOLONISATION

structuration des peuplements benthiques en diversifiant les niches écologiques (GRASSLE et SANDERS, 1973). On peut dire, schématiquement, que l'importance de ces variations décroît avec l'éloignement du talus continental, pour atteindre une valeur minimale dans les zones oligotrophes océaniques centrales. Par contre, dans les zones du glaciaire ou dans les plaines abyssales adjacentes, la fréquence des perturbations aléatoires, catastrophiques ou non, est plus grande, en particulier les éboulements et les courants de turbidité. Ces perturbations, en provenance du talus continental peuvent entraîner une mortalité partielle ou totale sur de grandes étendues sédimentaires et transformer les conditions trophiques et édaphiques. De même, à l'échelle métrique, des poissons démersaux et certains invertébrés fouisseurs, en provoquant la remontée vers la surface du sédiment appauvri en matière organique, créent une mosaïque de microbiotopes perturbés. Ce remaniement du sédiment est plus fréquent dans les zones proches du plateau continental (MAUVIEL, 1982). Des perturbations du sédiment sur une grande échelle pourraient aussi être engendrées par l'activité humaine : exploitation minière des nodules de manganèse (JUMARS, 1981), rejets de déchets radio-actifs (ANGEL *et al.*, 1981) ou de boues métallifères. La vitesse de recolonisation de ces milieux rendus azoïques est encore mal appréhendée : les caractéristiques connues ou supposées des cycles biologiques des invertébrés benthiques abyssaux (faibles taux de reproduction, taille réduite des populations, croissance lente...) pourraient laisser prévoir un retour lent de l'écosystème aux conditions d'équilibre après perturbation.

Une approche expérimentale à l'étude de ce problème a été proposée par GRASSLE et SANDERS (1973) ; elle a été réalisée pour la première fois en grande profondeur par GRASSLE (1977). Dans une station située en Atlantique N.W., par 1 760 m de profondeur, des boîtes remplies de sédiment rendu azoïque par congélation ont été disposées sur le fond par le submersible de recherche « ALVIN » puis récupérées après des périodes variables de résidence au fond. Nous-mêmes (DESBRUYÈRES *et al.*, 1980) avons développé un véhicule autonome « ouvrant-fermant » qui permet le transport et l'incubation *in situ* de milieux de culture protégés durant la descente et la récupération du module.

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les caractéristiques techniques et le principe du fonctionnement de ce véhicule sont donnés par GUENNEGAN (annexe 3). Il comporte 16 alvéoles de 316 cm² de surface pouvant contenir du sédiment. Le choix de cette méthodologie est fondé sur la recherche d'un moyen peu onéreux comparé au submersible et permettant l'expérimentation jusqu'à des profondeurs de 6 000 m. Les avantages de cette approche sont cependant modérés par la limitation dans le temps des expériences (actuellement 11-13 mois) liée à la durée de vie limitée des batteries du largueur acoustique.

Nous avons réalisé une première expérience au cours de l'année 1979 à la station 1 de la zone BIOGAS (2 100 m de profondeur, 47°32'08N et 08°34'00W) durant six mois (DESBRUYÈRES *et al.*, 1980). Trois nouvelles

expériences ont été effectuées depuis dans le golfe de Gascogne à différentes profondeurs. Les caractéristiques de ces mouillages sont résumées dans le tableau 1. Le deuxième mouillage autonome (MAC 81) fut déposé sur le même site que précédemment et dura 11 mois. Les sédiments placés dans les alvéoles du véhicule libre étaient constitués de sédiment local prélevé au carottier USNEL et préparé selon la même technique que dans l'expérience MAC 79.

Tableau 1
Caractéristiques des mouillages.

	MOUILLAGE NAVIRE DATE	RECUPERATION NAVIRE DATE	DUREE (mois)	STATION BIOGAS	COORDONNEES	PROFONDEUR (m)
MAC 79	CRYOS 4.04.79	JEAN CHARCOT 25.09.79	6	1	47°32'08 N 08°34'00 W	2 160
MAC 81	CRYOS 19.07.80	NOROIT 4.06.81	11	1	47°33'4 N 08°33'7 W	2 120
MAC 82 A	JEAN CHARCOT 8.10.81	NOROIT 11.04.81	6	3	47°35'04 N 09°39'40 W	4 150
MAC 82 B	JEAN CHARCOT 8.10.81	SUROIT 4.09.82	11	3	47°35'17 N 09°39'34 W	4 150

Deux autres véhicules autonomes (MAC 82A et B) ont été mouillés simultanément au cours de l'année 1982 en une station située au pied du talus continental (station 3 du programme BIOGAS, profondeur 4 150 m). Le premier (MAC 82A) fut récupéré après 6 mois de résidence sur le fond, le second (MAC 82B) après 11 mois. Dans ces deux véhicules, différents types de substrats ont été disposés afin d'étudier la colonisation par la microflore, la méiofaune et la macrofaune de petite taille.

Pour l'étude de la recolonisation par la microflore, des échantillons de bois, de chitine, et de filtres de papier en nitrocellulose, ont été utilisés en addition aux substrats meubles. Les pièces de chitine et de bois ont été préalablement nettoyées dans l'acide (HCl, 1N) puis rincées dans l'eau distillée stérile filtrée sur 0,2 µm; enfin elles ont été séchées à 60 °C pendant 14 h. Un morceau de chaque type de ces substrats a été placé dans un cylindre de plastique transparent (10 × 30 mm) fermé à chacune de ses extrémités par une soie de Nitex de 250 µm de vide de maille. Les tubes sont enfouis en position verticale dans les différents sédiments (naturels ou artificiels). La surface supérieure est située soit à l'interface, soit 5 cm en dessous.

Lors de la récupération des modules, les tubes et leur contenu sont placés dans des flacons stériles contenant 20 ml d'une solution filtrée (0,2 µm) d'eau de mer artificielle et de glutaraldéhyde 2,5 %. Les échantillons sont stockés au réfrigérateur, puis transportés au laboratoire dans la glace.

Les substrats sont alors rincés, déshydratés et préparés pour la microscopie à balayage selon la méthode décrite par PAERL et SHIMP

RECOLONISATION

(1973) ; l'observation est effectuée à l'aide d'un microscope électronique à balayage ISI 60. Les milieux témoins sont constitués par des substrats fixés par le glutaraldéhyde au laboratoire, ainsi que par des substrats placés à 200 m du fond (3 900 m) pendant 5 jours. Après récupération, ils permettent d'estimer le degré de contamination lié aux opérations de mouillage.

De plus, des prélèvements de 0,5 cc de sédiments profonds, ou de sédiments artificiels (voir plus bas) environnant les tubes de plastique, ont été récoltés à la fois avant et après mouillage (t_0 , 6 mois, 11 mois) en utilisant une seringue stérile de 3 cc dont l'extrémité avait été sectionnée afin de constituer un microcarottier.

Les prélèvements sont fixés au glutaraldéhyde puis stockés au réfrigérateur. Les comptages bactériens sont effectués, après coloration à l'acridine orange, au microscope à épifluorescence selon la méthode de DEMING et COLWELL (1982).

La colonisation par la méiofaune a été étudiée dans les quatre expériences citées plus haut sur différents milieux :

1) Des sédiments abyssaux sont prélevés au carottier USNEL ou Reineck sur le site d'expérimentation puis congelés. Les sédiments sont ensuite placés dans les alvéoles du module autonome. Cette méthode provoque un léger remaniement de l'interface qui se compacte en mottes. D'autre part cette méthode ne permet pas d'éliminer les cadavres d'invertébrés benthiques.

2) Des sédiments artificiels constitués de microbilles de verre aux caractéristiques granulométriques voisines de celles de la fraction fine du sédiment (diamètre inférieur à 63 μm , médiane 20 μm). Ces sédiments ont été enrichis par des algues vertes phytoplanctoniques (*Platymonas suecica*) ou incubés au laboratoire en présence d'eau de mer et d'une solution de sucres afin de favoriser un développement bactérien. D'autres alvéoles ont été remplies de billes de verre non dopées afin de servir de témoin.

3) Enfin un milieu gélosé (« corn meal agar ») qui s'est avéré propice à la survie *in vitro* des nématodes abyssaux (A. DINET, non publié), a été disposé dans certaines alvéoles qui ont été protégées des prédateurs par une soie de 250 μm de vide de maille.

Lors de la récupération du véhicule autonome, trois échantillons de sédiment ont été prélevés dans chaque alvéole du module au moyen de carottes de 5,31 cm^2 de section et de 5 cm de hauteur. Ces prises ont été immédiatement fixées au formol neutre à 4 % puis colorées au Rose Bengale. L'extraction des organismes de la méiofaune a été réalisée au laboratoire par centrifugation (7 mn à 7 000 t/mn) de l'ensemble faune-sédiment dans une solution de Ludox HS-40 (densité : 1,15). Les résidus liquides de centrifugation sont tamisés sur un tamis de 40 μm de vide de maille. Le tri et le dénombrement des individus de la méiofaune *stricto sensu* (VITIELLO et DINET, 1979) ont été exécutés sur le refus de tamis.

Mis à part le milieu gélosé, les mêmes sédiments furent utilisés pour l'étude de la colonisation par la macrofaune et la méiofaune. Enfin, deux alvéoles ont été laissées vides afin de servir de « piège » permettant d'étudier les apports latéraux et verticaux. A la récupération, à bord les milieux de cultures ont été fixés *in toto*. Ils sont repris au laboratoire, lavés sur un tamis de 160 μm de vide de maille et triés sous la loupe binoculaire.

Des prélèvements de référence ont été effectués dans ces zones au cours de la période d'expérimentation (voir DINET *et al.*, [6] (tabl. 2).

Tableau 2

Répartition des différents milieux de culture dans les alvéoles des véhicules autonomes au cours des quatre expériences.

	SEDIMENT LOCAL	SEDIMENT LITTORAL	ALVEOLES VIDES	BILLES DE VERRE	BILLES DE VERRE + BACTERIES	BILLES DE VERRE + PHYTOPLANCTON	MILIEU GELOSE (1)	MICROBIOLOGIE (2)
MAC 79(3)	12	2	2	-	-	-	-	-
MAC 81	14	-	2	-	-	-	-	-
MAC 82 A	5	-	-	3	3	2	7	2
MAC 82 B	5	-	-	3	3	2	7	2

(1) Les milieux gélosés représentent une surface de 22,1 cm².

(2) Les milieux de culture des bactéries sont inclus soit dans des sédiments artificiels non dopés soit dans des sédiments locaux.

(3) DESBRUYERES *et al.*, 1980.

2. RÉSULTATS

1. STATION 1: PLATEAU DE MÉRIADZEK, 2 100 M DE PROFONDEUR

Les résultats de l'expérience MAC 81 (tabl. 3) diffèrent profondément des premiers résultats déjà obtenus en cette station (DESBRUYÈRES *et al.*, 1980). Alors que le temps de résidence au fond était accru de 6 à 11 mois, la recolonisation du sédiment local par la macrofaune a été 14 fois moindre. Cette différence est imputable pour sa quasi-totalité à la très faible colonisation par les Annélides Polychètes opportunistes (Spionidae et Dorvilleidae) qui constituaient 82 % de la faune colonisatrice dans la première expérience. Par contre, on observe une installation plus importante de la méiofaune de grande taille (> 250 µm), en particulier des Nématodes.

Pour ce qui concerne la méiofaune s-s (tabl. 4), la densité moyenne s'établit à 12,40 individus/5,31 cm² (taille des échantillons unitaires), soit 23,35 individus/10 cm². La colonisation dans ce cas reste faible, l'abondance du peuplement naturel environnant étant de 570 individus/10 cm² (DINET et VIVIER, 1977). Les principaux groupes zoologiques qui habituellement composent la méiofaune sont présents dans les alvéoles ; cependant, les Nématodes ont ici une abondance relative très inférieure à celle qui est la leur en milieu abyssal (27,9 % contre 92 %). La forte proportion des larves nauplius (34,4 %) référables aux Copépodes atteste d'autre part d'une colonisation pionnière du milieu par ces animaux.

Bien qu'aucune identification taxonomique poussée n'ait été effectuée, il est possible d'affirmer que les formes typiquement abyssales sont

RECOLONISATION

Tableau 3

Résultats expérimentaux des quatre expériences de recolonisation effectuées dans le golfe de Gascogne : nombre d'organismes supérieurs à 250 µm ayant colonisé le sédiment local défauné par congélation puis incubé in situ. Les moyennes sont exprimées pour une surface de 314 cm². Les invertébrés coloniaux n'ont pas été répertoriés dans ce tableau.

EXPERIENCE	MAC 79 ⁽¹⁾	MAC 81	MAC 82 A		MAC 82 B	
Profondeur	2 160 m	2 160 m	4 150 m		4 150 m	
Durée	6 mois	11 mois	6 mois		11 mois	
Nombre d'alvéoles contenant le sédiment local	12	14	5		5	
Nombre moyen d'individus dont la taille est	> 250 µm	> 250 µm	> 250 µm	> 160 µm	> 250 µm	> 160 µm
Némertes	0,08					
Polychètes	153	7,64	9,00	10,40	7,60	11,80
Sipunculien		0,57				
Aplacophores		0,14		0,60	0,17	0,40
Gastéropodes	0,67	0,43			0,17	0,20
Bivalves	0,67	0,21		0,40	0,17	0,80
Cirripèdes						
Cumacés	0,17	0,21				
Tanaïdés	0,08	0,28				
Isopodes	0,25	0,36		0,20	0,17	0,20
Amphipodes	0,17	0,43				
Holothurides		0,07				
Ophiurides	0,42	0,50	0,33	0,40	0,66	0,80
Echinides			0,17	0,20		
Ascidies		0,07	0,17	0,40	0,17	0,20
Individus/314 cm ²	155,25	11,14	9,80	12,60	9,40	14,20
Nématodes	1,33	8,00	5,60	7,20	4,60	9,60
Copépodes	16,58	23,93	6,80	13,40	4,80	16,00
Ostracodes	0,33	0,36	1,40	1,80	2,00	2,60
Individus/314 cm ²	18,08	32,21	13,80	22,40	11,60	28,20

(1) DESBRUYERES *et al.*, 1980

dominantes, notamment chez les Copépodes harpacticoides qui appartiennent presque tous à la famille des Cerviniidae.

Toujours chez les Copépodes, la structure des péréiopodes, larges, biramés et pourvus d'une riche ornementation sétale, laisse penser qu'il s'agit principalement d'espèces épibenthiques, plutôt vagiles, plus aptes à coloniser le substrat que les formes endogées.

RECOLONISATION

Tableau 4

*Résultats expérimentaux des quatre expériences de recolonisation effectuées dans le golfe de Gascogne : nombre d'organismes dont la taille est supérieure à 40 µm ayant colonisé le sédiment local défauné par congélation puis incubé in situ.
Les moyennes sont exprimées pour une surface de 10 cm².*

EXPERIENCE	MAC 79	MAC 81	MAC 82 A	MAC 82 B
Profondeur	2 160 m	2 160 m	4 150 m	4 150 m
Durée	6 mois	11 mois	6 mois	11 mois
Limite de taille inférieure	63 µm	40 µm	40 µm	40 µm
Nématodes	2,12	6,31	2,95	1,88
Copépodes	1,30	5,93	0,27	-
Ostracodes	0,02	-	-	-
Polychètes	0,28	1,69	-	-
Tardigrades	+	+	-	-
Kinorhynques	+	-	-	-
Larves de bivalves	+	+	-	-
Acariens	+	-	-	-
Nauplii	5,26	8,10	1,08	-
Larves d'ophiures	-	+	-	-
Tanaïdacs	-	+	-	-
Densité moyenne/10 cm ²	9,04	23,35	4,03	1,88

2. STATION 3 : PLAINE ABYSSALE, 4 100 M DE PROFONDEUR

— Recolonisation du sédiment local

La concentration bactérienne à l'interface du sédiment local, mesurée au microscope à épifluorescence, est de l'ordre de $2,3 \times 10^8$ bactéries par gramme de sédiment frais au temps zéro. Après 6 ou 11 mois d'incubation par 4 100 m de profondeur, cette concentration ne varie pas significativement.

Dans les deux expériences (6 et 11 mois), réalisées par 4 100 m de profondeur, la colonisation des sédiments locaux par la méiofaune est presque nulle. Aucune tendance significative ne se dessine entre les deux expériences.

La colonisation des sédiments locaux par la macrofaune (< 250 µm) est légèrement inférieure à celle constatée à 2 100 m dans l'expérience MAC 81 (11 mois de résidence au fond). Aucune tendance à l'accroissement de la population ne se dégage de la comparaison entre les résultats des deux expériences de 6 et 11 mois. La densité de la macrofaune néo-installée, quelle que soit sa catégorie dimensionnelle, reste à peu près constante et comprise entre 110 et 150 individus/0,25 m². Elle est inférieure à celle des populations environnantes (226 individus/0,25 m²). La macrofaune est constituée pour près de 50 % d'individus très jeunes ou post-larvaires. cependant dans ces deux expériences on remarque l'existence d'une colonisation par des formes adultes : le tunicier *Gasterascidia lyra*, collectée

RECOLONISATION

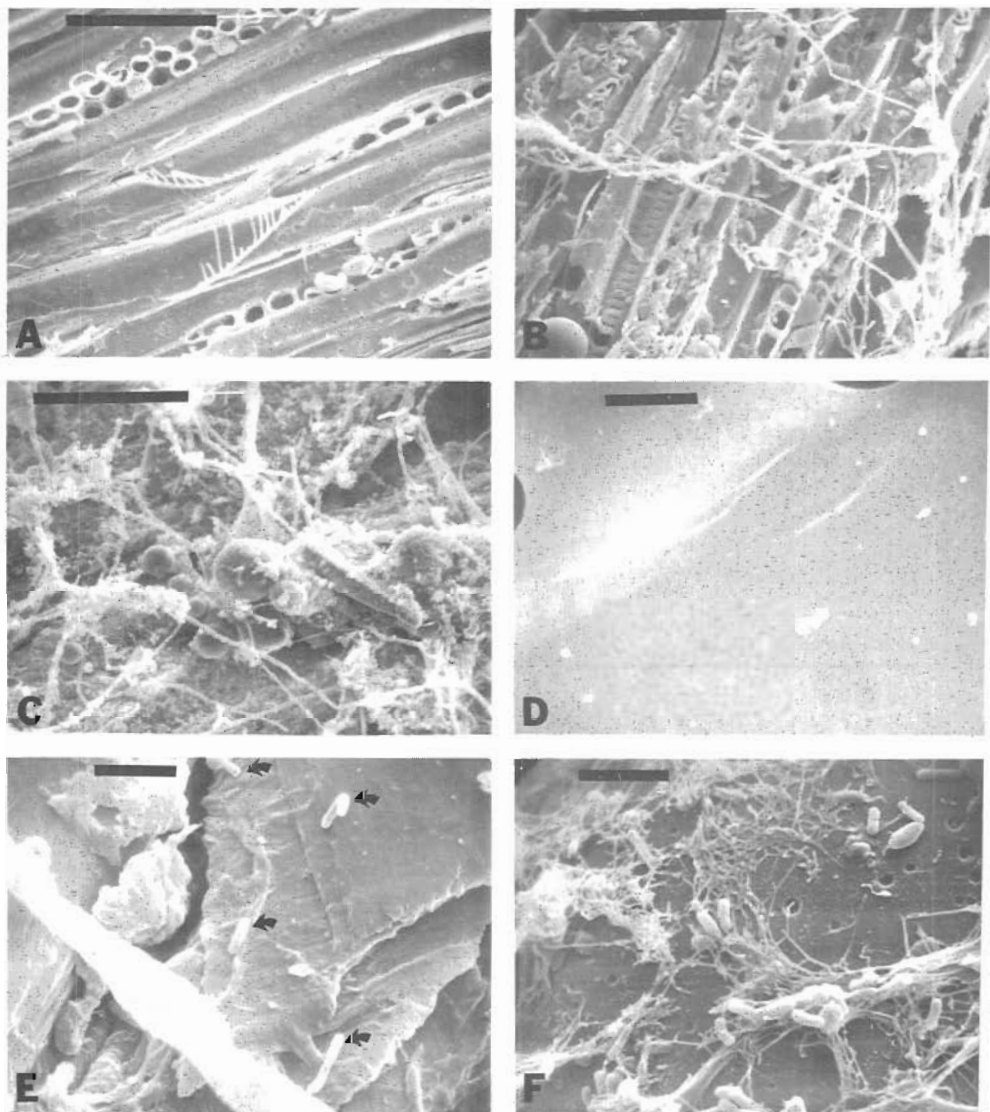


Planche 1

Micrographies (microscope électronique à balayage) de substrats durs enfouis à la surface d'un sédiment artificiel composé de billes de verre, incubés par 4 100 m de fond dans le golfe de Gascogne : Bois (A-F) ; filtre de nitrocellulose de 0,2 µm de vide de maille (G-I) et chitine (J à L). Les milieux témoins non exposés au milieu marin sont montrés en A, D, G et J. Les milieux incubés *in situ* pendant six mois le sont en B, E, H et K. Enfin les milieux incubés *in situ* pendant onze mois le sont en

RECOLONISATION

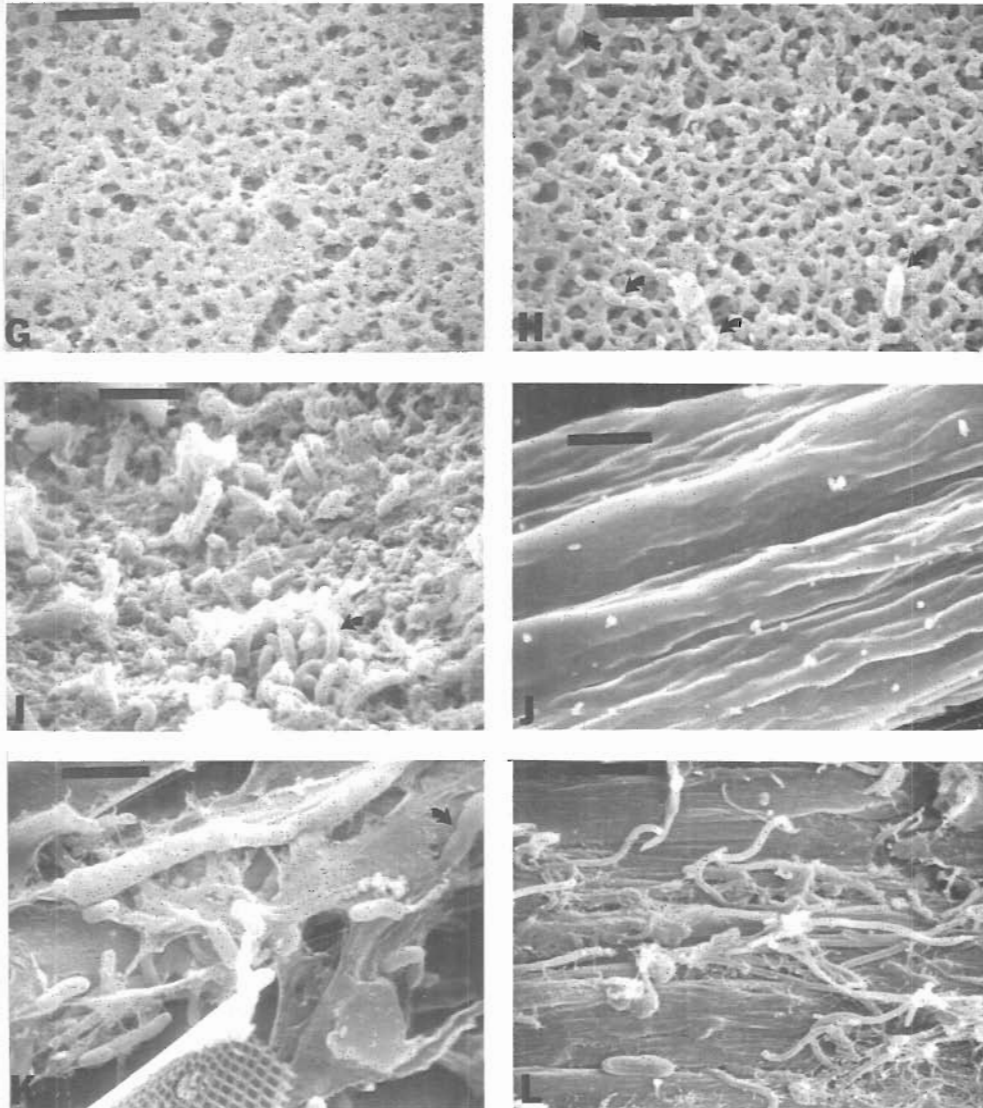


Planche 2

C, F, I et J. Noter les filaments ressemblant à des Actinomycètes qui colonisent les pièces de bois (B et C), les bactéries en forme de bâtonnets ou vibrio-formes attachées sur une bille de verre isolée (F), les bactéries spirilli-formes fréquentes sur les chitines (L) et les cellules en division (H, I et K). Les sphères visibles en B et C sont des billes de verre agglomérées à la surface du bois. Les flèches indiquent des bactéries. La barre représente une longueur de 100 μm (A à C) ou 2 μm (D à L).

RECOLONISATION

dans une alvéole de MAC 82A, serait d'une taille remarquable pour la station. Sa présence ne semble pouvoir être expliquée que par des possibilités de déplacement de l'adulte (C. MONNIOT, comm. pers.). De même, dans l'expérience MAC 82B, la présence d'un grand individu adulte d'un Ampharetidae (Annélide Polychète) tubicole *Noanelia hartmanae* semble prouver que cette espèce peut se déplacer en nageant à proximité du fond.

— Colonisation des substrats artificiels

Bactéries (Pl. 1 et 2).

Dans tous les cas, l'aspect général de surface des milieux solides (chitine, bois, filtres de nitrocellulose) semble peu altéré. On peut remarquer cependant que les pièces de bois ont pris une couleur sombre et que les milieux solides incubés à l'interface eau-billes de verre étaient partiellement recouverts d'une substance blanchâtre. L'observation de ces surfaces au microscope électronique à balayage, révèle une colonisation par des micro-organismes morphologiquement semblables à des Actinomycètes (fig. B et C). L'examen de l'ensemble des surfaces enfouies à l'interface révèle une colonisation significative par les bactéries en comparaison des substrats témoins.

La progression de la colonisation sur une durée de 11 mois est plus évidente pour les substrats enfouies à l'interface du sédiment artificiel. Les billes de verre isolées qui se fixent sur le bois, la chitine et les filtres de nitrocellulose, semblent former un très bon substrat pour le développement bactérien et sont souvent mieux colonisés que le substrat lui-même (fig. F).

Après une recherche minutieuse sous le microscope, on peut mettre en évidence des bactéries qui se sont développées sur des substrats enfouies à une profondeur de 5 cm sous l'interface, mais l'importance de cette colonisation est faible, sinon négligeable. Dans la plupart des cas, la colonisation de ces substrats ne diffère pas, lors de l'examen microscopique, de celle des substrats témoins. A la surface de ces témoins, les bactéries sont extrêmement rares et leur diamètre n'excède pas 0,3 μm , différant ainsi des bactéries de la figure A. Aucune bactérie n'a pu être mise en évidence sur les témoins fixés au laboratoire, c'est-à-dire les substrats qui n'ont pas été exposés à l'environnement marin.

La microscopie en épifluorescence met en évidence une concentration de 4×10^6 bactéries par gramme de sédiment frais dans le cas du sédiment artificiel composé de billes de verre et d'eau de mer (t_0), soit environ 1 bactérie par bille de verre. La viabilité de ces bactéries présentes dans le sédiment avant l'expérience est inconnue. Après six mois d'incubation par 4 100 m de fond la concentration mesurée au microscope à épifluorescence, est six fois supérieure ($2,3 \times 10^7$ bactéries par gramme de sédiment frais). Après 11 mois la concentration bactérienne est de $8,0 \times 10^7$ bactéries par gramme de sédiment, c'est-à-dire presque 20 fois supérieure. Cependant, dans le cas du sédiment artificiel, l'agglutination des microbilles et l'importance de la colonisation rendent difficile une estimation précise, l'erreur de comptage pouvant atteindre 50 %. On peut cependant retenir que l'étude semi-quantitative au microscope à épifluorescence indique un accroissement de la colonisation avec le temps. Bien que la viabilité des bactéries après 11 mois n'ait pas été testée, le nombre de bactéries en division observées au microscope est de l'ordre de 1 % de la population totale.

Macrofaune et méiofaune (respectivement tabl. 5 et 6)

A 4 100 m de profondeur, la colonisation des sédiments artificiels par la macrofaune (> 160 µm) semble relativement rapide : 87 individus/0,25 m² après six mois, 148 individus/0,25 m² après 11 mois pour les 3 sédiments artificiels confondus ; pour comparaison, la densité de la macrofaune dans les sédiments environnants est de 225 individus/0,25 m² (DINET *et al.*, [6].

De 72 à 87 % de la faune colonisatrice est composée d'Annélides Polychètes, dont plus d'un quart est à l'état larvaire ou post-larvaire. Les espèces détritivores dominent (Cirratulidae et Spionidae, en particulier) mais certains individus adultes à régime alimentaire carnivore-nécrophage (FAUCHALD et JUMARS, 1979) sont présents dans les alvéoles du MAC 82B. La possibilité de déplacement des adultes entre les différentes alvéoles est illustrée par l'étude des contenus digestifs d'Isopodes (G. D. WILSON, comm. pers.) : en effet, un individu appartenant à une espèce du genre *Austroniscus* sp. et prélevé sur du sédiment artificiel composé de billes de verre a le tube digestif rempli de sédiment « local ». A l'inverse, le contenu digestif d'un Eurycopidae, *Eurycope centobi*, récolté dans une alvéole

Tableau 5

Résultats des expériences de recolonisation des sédiments artificiels incubés 6 ou 11 mois par 4 100 m de profondeur. Les résultats sont exprimés en nombre d'individus dont la taille est supérieure à 160 µm pour une surface de 314 cm² (taille d'une alvéole).

	MILIEU ARTIFICIEL					
	BILLES DE VERRE		BILLES DE VERRE + BACTERIES		BILLES DE VERRE + PHYTOPLANCTON	
Nombre de réplicats	n = 3	n = 3	n = 3	n = 3	n = 2	n = 2
Durée de l'expérience	6 mois	11 mois	6 mois	11 mois	6 mois	11 mois
Némertes	-	-	-	-	-	0,50
Polychètes	8,67	8,67	10,00	12,33	7,00	23,00
Gastéropodes	-	-	0,67	-	0,50	-
Scaphopodes	1,00	0,67	0,33	1,00	-	-
Bivalves	1,67	2,00	0,67	1,67	-	2,00
Cumacés	-	-	-	-	0,50	-
Isopodes	-	-	-	0,67	-	-
Amphipodes	0,33	-	0,33	0,33	-	0,50
Ophiurides	-	0,33	0,67	0,67	-	0,50
Echinides	-	0,33	-	-	-	-
Ascidies	0,33	-	-	-	-	-
Total macrofaune	12,00	12,00	12,67	17,00	8,00	26,50
Nématodes	2,33	5,33	4,67	4,00	11	7,5
Ostracodes	1,33	1,00	2,00	1,33	2	0,5
Copépodes	11,33	12,33	36,67	32,00	17,5	41
Total méiofaune > 160 µ	11,67	18,67	43,33	36,33	29,5	49

RECOLONISATION

Tableau 6

Résultats des expériences de recolonisation des sédiments artificiels incubés 6 ou 11 mois par 4 100 m de profondeur. Les résultats sont exprimés en nombre d'individus dont la taille excède 40 μm pour une surface rapportée à 10 cm^2 .

	MILIEU ARTIFICIEL							
	BILLES DE VERRE		BILLES DE VERRE + BACTERIES		BILLES DE VERRE + PHYTOPLANCTON		MILIEU GELOSE "CORN MILL AGAR"	
Nombre de répliqués	3	3	3	3	2	2	7	7
Surface des répliqués	5,31 cm^2		5,31 cm^2		5,31 cm^2		22,1 cm^2	
Durée de l'expérience	6 mois	11 mois	6 mois	11 mois	6 mois	11 mois	6 mois	11 mois
Nématodes	1,88	-	4,39	1,88	7,53	1,88	3,94 ⁽¹⁾	0,26
Copépodes	0,63	-	3,77	-	2,82	2,82	0,13	-
Polychètes	-	-	-	-	0,94	0,94	-	-
Nauplius	-	-	0,63	-	1,88	-	0,39	-
Divers	-	-	-	-	-	-	0,32	-
Densité moyenne méiofaune/ 10 cm^2	2,51	0,00	8,79	1,88	12,24	6,59	4,72	0,26

(1) Cette valeur est due à l'existence d'une colonisation très élevée dans l'un des sept milieux gélosés : 61 nématodes/22,1 cm^2 .

contenant du sédiment, est composé en grande partie de sphères de verre. Dans le cas de la macrofaune et bien qu'aucune différence ne se soit révélée statistiquement significative, on peut remarquer une tendance à une meilleure colonisation des sédiments artificiels enrichis (11 mois d'incubation) que des sédiments uniquement composés de billes de verre. Une relation inverse très marquée existe entre la méiofaune et la macrofaune dans le cas des trois milieux artificiels où l'on remarque la disparition avec le temps des nauplii de Copépodes sans qu'une augmentation concomitante du nombre d'adultes ne se manifeste.

Les milieux gélosés ont été colonisés par les Nématodes de manière très hétérogène : en effet, une seule alvéole a été colonisée et contient 61 individus.

DISCUSSION

Les résultats obtenus par GRASSLE (1977) sur la station permanente (PBS1) de l'Institut Océanographique de Woods Hole montrèrent qu'il existait de très fortes différences des taux de recolonisation entre les stations littorales et les stations profondes. Cet auteur en avait déduit qu'une perturbation catastrophique advenant en grande profondeur, aurait un effet durable, très supérieur à 26 mois. A l'inverse les résultats de notre première expérience montrèrent que, comme dans le domaine littoral, une faune opportuniste numériquement abondante pouvait coloniser rapidement des sédiments meubles azoïques : sa densité était cinq fois supérieure à celle de la faune environnante. Certains auteurs (THISTLE, 1981) ont attribué cette dynamique à la présence dans le sédiment de cadavres d'invertébrés benthiques tués par la congélation et laissés en place dans le sédiment.

Cependant KHRIPOUNOFF *et al.* (1980) ont montré que la biomasse représentée par les invertébrés benthiques ne pourrait représenter en cette station une quantité supérieure à 3 % de la matière organique dissoute ou particulaire, assimilable par la faune. Cet excès de matière organique dû aux cadavres de la faune de petite taille ne peut donc expliquer un taux exceptionnel de colonisation par la macrofaune. Les nouvelles données présentées ici confirment ce point : les résultats obtenus avec le même protocole expérimental montrent qu'il existe en zone profonde, plusieurs stratégies de colonisation d'un milieu perturbé.

La recolonisation d'un substrat meuble perturbé est un processus complexe dont la réussite est liée à trois facteurs principaux :

1) Les formes de dissémination des espèces benthiques sous forme de larves nageuses ou d'adultes mobiles sont présentes dans le milieu environnant pendant la période considérée.

2) Le recrutement doit être supérieur aux pertes subies par mortalité larvaire et prédation.

3) Le substrat perturbé doit posséder ou acquérir les conditions trophiques permettant le développement des populations colonisatrices et leur diversification. En particulier les apports organiques doivent permettre d'éviter l'épuisement du milieu par la compétition inter- ou intraspécifique.

Les connaissances actuelles sur la reproduction et la vie larvaire des invertébrés profonds sont très fragmentaires mais révèlent toutefois qu'il ne semble pas y avoir de mode préférentiel de dissémination. L'existence de stades larvaires pélagiques est démontrée pour les brachiopodes (HELMCKE, 1940), les bivalves (ALLEN, 1977 ; BOUCHET et WAREN, 1979), les gastéropodes prosobranches (BOUCHET, 1976) et les cirripèdes (MENZIES *et al.*, 1973). BOUCHET (1976) identifie dans le plancton de surface des larves de *Benthonella tenella*, gastéropode profond dont plusieurs individus se sont implantés dans les expériences réalisées à 2 100 m de profondeur. BOUCHET et FONTES (1981) ont par ailleurs montré par des méthodes isotopiques que les larves et les post-larves de certains gastéropodes profonds vivent dans des masses d'eau dont l'origine et la température diffèrent de celle du milieu abyssal. De même, TYLER et GAGE (1980) en s'appuyant sur la taille et le nombre des ovocytes supposent l'existence d'un développement larvaire planctotrophique chez *Ophiura ljunmani* espèce dominante chez les ophiurides des populations colonisatrices à 2 100 m comme à 4 100 m. Par contre, SANDERS (1979), dans un développement récent de la « Stability Time-Hypothesis » souligne la généralité des développements directs dans les communautés régulées par voie biologique. Dans nos expériences, les taxons à larves libres (Polychètes, Mollusques, Echinodermes, Harpacticoïdes) semblent dominer sur les espèces incubantes (Péacarides) ou à développement direct (Nématodes). Cette dominance est, sans doute, encore accrue par l'isolement physique des alvéoles peu ou pas accessibles par des adultes ou des jeunes formes benthiques. Cependant, il faut noter que les animaux épibenthiques ou tardant à devenir endobenthiques peuvent être véhiculés par des courants de fonds, en particulier, par des courants plus intenses liés aux tempêtes benthiques (GARDNER et SULLIVAN, 1981) qui provoquent des remises en suspension très importantes et des transports sur de grandes distances. Les larves ou les post-larves peuvent aussi être associées à des agglomérats organiques de grande taille (« flocculum ») qui sont aisément transportés par les courants.

RECOLONISATION

La présence de ces agglomérats dans les alvéoles du MAC 79 (DESBRUYÈRES *et al.*, 1980) peut constituer une explication du taux élevé de colonisation constaté dans cette expérience. Ce transport de véritables peuplements d'espèces opportunistes pourrait permettre de coloniser efficacement les micro-habitats perturbés fréquents dans les zones où la bioturbation est intense.

La compétition et la prédation sont aussi des facteurs qui pourraient influencer sur la colonisation. Dans nos expériences, leur importance peut être accrue du fait du confinement du milieu dans les alvéoles. THISTLE (1979) signale l'existence d'une relation inverse entre les Copépodes Harpacticoïdes et les Polychètes détritvires dans l'auge de San Diego par 1 220 m de profondeur. De même, JUMARS (1978) constate une prédation active d'un Annélide Nereidae sur le micro- et le méiobenthos profonds permanents ou temporaires. Cette relation de compétition entre Annélides Polychètes et taxons de la méiofaune peut rendre compte dans la station la plus profonde de la baisse de densité des Harpacticoïdes avec le temps, c'est-à-dire avec l'augmentation de la densité des Polychètes. Elle ne se vérifie cependant pas pour la fraction du méiobenthos dont la taille est supérieure à 160 μm , c'est-à-dire en particulier pour les Copépodes Harpacticoïdes Cerviniidae.

L'installation des phases larvaires dans les substrats meubles et leur possibilité de croissance sont liées aussi aux caractéristiques trophiques du sédiment : composition biochimique, concentration en matière organique et microbiologie ; les bactéries en effet peuvent constituer une source nutritive importante dans le milieu profond. L'enrichissement d'un substrat meuble inerte par des algues phytoplanctoniques ou des cultures de bactéries marines littorales n'entraîne pas une colonisation significativement plus importante que dans le cas d'un milieu témoin non enrichi, malgré une légère tendance positive. Cependant, au bout de 11 mois d'expérimentation, on remarque une colonisation numériquement plus importante dans le cas du sédiment artificiel enrichi par le phytoplancton que dans celui enrichi par les bactéries et le témoin. La lenteur de dégradation par les bactéries des substances organiques (WIRSEN et JANNASH, 1976) qui est confirmée par nos expériences sur la chitine, le bois et la cellulose est très lente en milieu abyssal. Les cellules phytoplanctoniques placées 6 mois au fond ne montrent pas de dégradation des pigments ; elles commencent à perdre leur coloration seulement après 11 mois. La dégradation bactérienne des cellules phytoplanctoniques et des détritvires doit précéder l'ingestion dans les cas des détritvires benthiques (TENORE et RICE, 1980) ; cette décomposition semble d'autant plus nécessaire dans le cas des formes larvaires ou juvéniles. L'enrichissement par les algues phytoplanctoniques ne peut se faire sentir avant que la dégradation bactérienne n'ait eu lieu c'est-à-dire, dans le cas de notre expérience, après environ un an. En revanche, la colonisation dans le milieu enrichi par les bactéries est plus rapide ; l'effet de l'enrichissement semble moins durable.

CONCLUSION

Le taux de colonisation ou de recolonisation d'un milieu sédimentaire profond est un processus généralement lent aussi bien au niveau bactérien qu'à celui des métazoaires. Il ne diffère pas significativement après 11 mois

de résidence au fond entre la station située par 2 100 m et celle située par 4 100 m. L'établissement d'un peuplement abondant constitué d'espèces opportunistes est un événement fortuit, sans doute lié à des apports horizontaux d'essaims de larves associés à des agglomérats de matière organique.

L'enrichissement en matière organique de sédiments artificiels inertes provoque une légère augmentation de la colonisation par la macrofaune limivore, cet accroissement étant lié à la dégradation bactérienne des cellules phytoplanctoniques. On observe une relation inverse entre le taux de colonisation par les Annélides Polychètes et la méiofaune.

L'emploi d'un sédiment artificiel pour les expériences de colonisation ne semble pas perturber les processus de colonisation. La surface des billes de verre, connue pour être favorable à la colonisation bactérienne (MARSHALL, 1976) en milieu peu profond, offre un milieu de culture plus favorable au développement bactérien que le bois, la chitine ou la nitrocellulose même en zone profonde. Ceci a été démontré non seulement par observation au microscope électronique à balayage mais aussi par comptage direct en microscopie à épifluorescence qui révèle une augmentation minimale de la population bactérienne d'un facteur 4 en six mois et 20 en 11 mois. La poursuite de ces expériences devrait permettre d'élucider les rapports qualitatifs et quantitatifs entre les processus de colonisation et les caractéristiques trophiques des sédiments.

Les auteurs sont heureux d'exprimer leurs vifs remerciements à P. CRASSOUS et A. ECHARDOUR pour leur aide technique à la mer ainsi qu'au personnel du CENTOB et à M. H. VIVIER pour le tri des prélèvements. Les observations au microscope électronique à balayage ont été effectuées avec l'assistance de G. TAYLOR au Centre de Microscopie Electronique de l'Université du Maryland (College Park, U.S.A.)

ALLEN, J. - 1979 - The adaptations and radiation of deep-sea bivalves. *Sarsia*, 64 (1-2) : 19-27.

ANGEL, M. V., FASHAM, M. J. R. et RICE, A. L. - 1981 - Marine biology needed to assess the safety of a program of disposal of high-level radioactive waste in the ocean. p. 297-312. In : *Marine environmental Pollution, 2 - Dumping and Mining*, R. A. Geyer, édit., Elsevier Scientific Publishing Compagny, Amsterdam.

BOUCHET, P. - 1976 - Mise en évidence d'une migration de larves véligères entre l'étage abyssal et la surface. *C.R. Acad. Sc. Paris*, ser. D, 283 : 821-823.

BOUCHET, P. et FONTES, J. C. - 1981 - Migrations verticales des larves de Gastéropodes abyssaux : arguments nouveaux dus à l'analyse isotopique des coquilles larvaire et post-larvaire. *C.R. Acad. Sc. Paris*, ser. III : 1005-1008.

BOUCHET, P. et WAREN, A. - 1979 - Planktotrophic larval development in deep-water gastropods. *Sarsia*, 64 (1-2) : 37-40.

DESBRUYÈRES, D., BERVAS, J. Y. et KHRIPOUNOFF, A. - 1980 - Un cas de colonisation rapide d'un sédiment profond. *Oceanol. Acta*, 3 (3) : 285-291.

DEMING, J. W. et COLWELL, R. R. - 1982 - Barophilic bacteria associated with digestive tracts of abyssal holothurians. *Appl. Environ. Microbiol.*, 44 : 1222-1230.

DINET, A. et VIVIER, M. H. - 1977 - Le méiobenthos abyssal du golfe de Gascogne. I - Considérations sur les données quantitatives. *Cah. Biol. Mar.*, 18, 1 : 85-97.

FAUCHALD, K. et JUMARS, P. A. - 1979 - The diet of worms : a study of Polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 17 : 193-284.

RECOLONISATION

- GARDNER, W. D. et SULLIVAN, L. G. - 1981 - Benthic storms : temporal variability in a deep-ocean nepheloid layer. *Science*, 213 : 329-331.
- GRASSLE, J. - 1977 - Slow recolonisation of deep-sea sediment. *Nature Lond.*, 265 : 618-619.
- GRASSLE, J. F. et SANDERS, H. L. - 1973 - Life histories and the role of disturbance. *Deep-Sea Res.*, 20 : 643-659.
- HELMCKE, J. G. - 1940 - Die Brachiopoden der Deutschen Tiefsee Expedition. *Wiss. Ergebn. Deutsc. Tiefsee Exped (« Valdivia » 1898-1899)*, 24, 3 : 215-316.
- JUMARS, P. A. - 1978 - Spatial autocorrelation with RUM (Remote Underwater Manipulator) : vertical and horizontal structure of a bathyal benthic community. *Deep-Sea Res.*, 25 : 589-604.
- JUMARS, P. A. - 1981 - Limits in predicting and detecting benthic community responses to manganese nodule mining. *Marine Mining*, 3, 1/2 : 213-229.
- KHRIPOUNOFF, A., DESBRUYÈRES, D. et CHARDY, P. - 1980 - Les peuplements benthiques de la faille VEMA : données quantitatives et bilan d'énergie en milieu abyssal. *Oceanol. Acta*, 3, 2 : 187-198.
- MARSHAL, K. C. - 1976 - Interfaces in microbial ecology. Cambridge, M. A. Harvard, Univ. Press, 156 p.
- MAUVIEL, A. - 1982 - La bioturbation actuelle dans le milieu abyssal de l'Océan Atlantique Nord. *Thèse de 3^e Cycle*, Univ. de Bretagne occidentale, Brest.
- MENZIES, R. J., GEORGE, R. Y. et ROWE, G. T. - 1973 - Abyssal environment and ecology of the world oceans. A Wiley Interscience Publ., New-York, 488 p.
- PAERL, H. W. et SHIMP, S. L. - 1973 - Preparation of filtered plankton and detritus for study with scanning electron microscopy. *Limnol. Oceanogr.*, 18 : 802-805.
- SANDERS, H. L. - 1979 - Evolutionary ecology and life-history patterns in the deep-sea. *Sarsia*, 64, 1/2 : 1-7.
- TENORE, K. R. et RICE, D. L. - 1980 - A review of trophic factors affecting secondary production of deposit-feeders, p. 325-340. In : « Marine benthic dynamics », Eds. K. R. Tenore et B. C. Coull, Columbia, Univ. South Carolina Press.
- THISTLE, D. - 1979 - Deep-sea Harpacticoid Copepod diversity maintenance : the role of Polychaetes. *Mar. Biol.*, 52 : 371-376.
- THISTLE, D. - 1981 - Natural physical disturbances and communities of marine soft bottoms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 6 : 223-228.
- TYLER, P. A. et GAGE, J. D. - 1980 - Reproduction and growth of the deep-sea brittlestar *Ophiura lyungmani* (Lyman). *Oceanol. Acta*, 3, 2 : 177-185.
- VITIELLO, P. et DINET, A. - 1979 - Définition et échantillonnage du méiobenthos. *Rapp. P.-v. Comm. int. Explor. Scient. Mer Méditerr.*, 25/26, 4 : 279-283.
- WIRSEN, C. O. et JANNASH, H. W. - 1976 - Decomposition of solid organic materials in the deep-sea. *Environ. Sci. Technol.*, 10 : 880-886.

12.

ASPECTS DE LA NUTRITION DU MACROBENTHOS

F. GAILL (*) et M. VAN PRAËT (**)

RÉSUMÉ. — Les adaptations observées chez les espèces de la mégafaune vivant entre 2 000 et 3 000 m, correspondent principalement au développement de systèmes de collecte des particules. Chez les espèces plus profondes, l'appauvrissement du milieu en ressources nutritives favorise le développement de groupes au régime alimentaire opportuniste (Echinodermes) et l'apparition de stratégies alimentaires nouvelles pour certains groupes (Tuniciers). L'étude des systèmes de collecte contribue avec les données cytologiques sur les appareils digestifs et biochimiques à fournir une description qualitative des régimes alimentaires.

ABSTRACT. — *In the megafauna species living from 2 000 to 3 000 depth meters the adaptation observed affect mainly the anatomical systems of particle gathering. In the deeper species, the decrease of food favourishes the development of animal groups with opportunist diets (Echinoderms) or the appearance of new alimentary strategies in a few groups (Tunicates). The study of the gathering systems contributes, with biochemical and cytological observations of the digestive apparatus, to permit a qualitative description of the diet of deep-sea mega-fauna groups.*

nutrition, cytologie, biochimie, actinies, mollusques, échinodermes, tuniciers, abyssal, golfe de Gascogne.
nutrition, cytology, biochemistry, sea anemones, molluscs, echinoderms, tunicates, deep-sea, bay of Biscay.

L'étude des contenus digestifs puis des comportements alimentaires, grâce à des nasses ou à des caméras appâtées, ont constitué des voies d'investigation privilégiées de la nutrition des carnivores vagiles. L'approche des phénomènes alimentaires de la mégafaune sessile ou peu mobile, a dû faire appel, jusqu'à présent, à des méthodes essentiellement cytologiques ou biochimiques, réalisables sur des individus ramenés en surface. Ces recherches effectuées sur quelques groupes d'invertébrés du golfe de Gascogne ont tenté de préciser la nature des aliments et les adaptations anatomiques ou physiologiques développées par ces espèces pour les collecter. La raréfaction de la nourriture est l'un des problèmes majeurs auquel les espèces abyssales se trouvent confrontées. En l'absence de pénétration de l'énergie lumineuse, les grands fonds ne disposent pas de production photosynthétique. La production chimioautotrophe étant très

(*) Centre CNRS de Cytologie expérimentale, 67, rue M. Gunsbourg, 94200 Ivry. France

(**) Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins, M. N.H.N., 57, rue Cuvier, 75005 Paris, France.

NUTRITION

faible (ROWE et STARESINIC, 1977), le matériel allochtone essentiellement sous forme particulière, fournirait au benthos l'essentiel de sa nourriture (VINOGRADOV, 1961 ; MENZIES, 1965), et les espèces abyssales se seraient adaptées en diversifiant leur régime alimentaire (ALLEN et SANDERS, 1966).

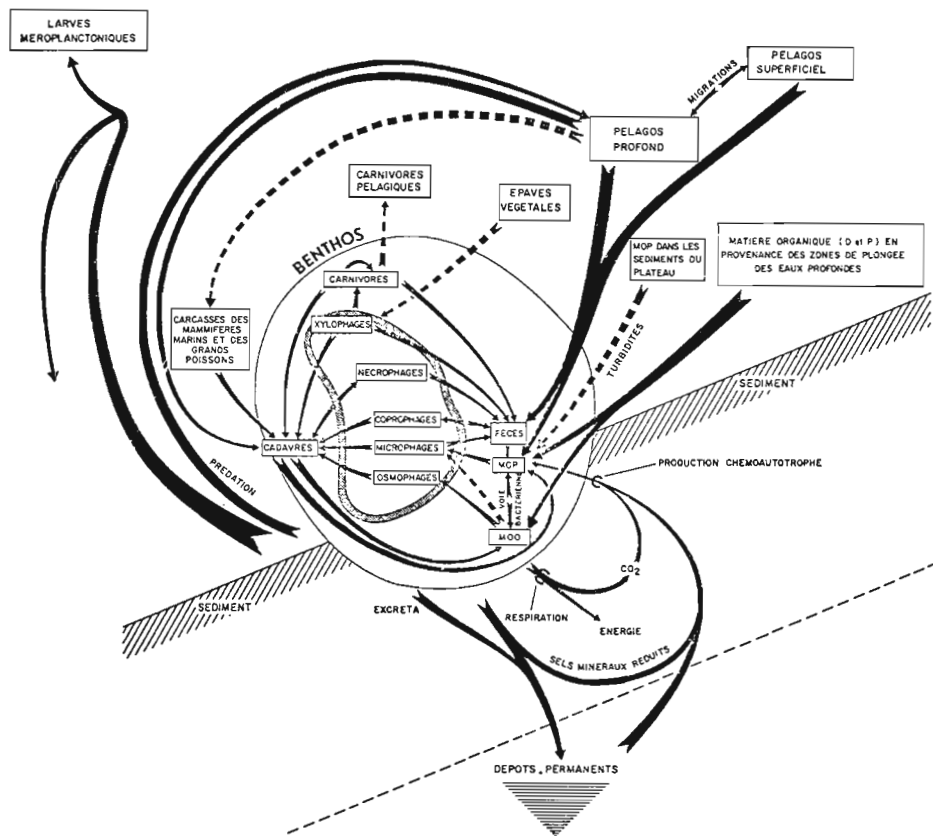


Fig. 1. — Sources et cycle de la matière organique à l'interface eau-sédiment en milieu abyssal (d'après KHRIPOUNOFF, 1979).

Les études réalisées durant le programme BIOGAS ont permis de reprendre ces questions, voire de les reformuler et d'approfondir nos connaissances, en ce qui concerne des stratégies d'adaptation des espèces abyssales et la quantification des transferts énergétiques mis en jeu. Ces études portent sur trois groupes d'organismes benthiques ayant des comportements alimentaires différents. Il s'agit des ascidies, tuniciers filtreurs ; des actinies carnivores et suspensivores ; des échinodermes et plus particulièrement des holothuries limivores. Ces dernières représentent près de la moitié de la biomasse abyssale de certains secteurs du golfe de Gascogne (KHRIPOUNOFF et SIBUET, 1980 ; SIBUET et LAWRENCE, 1981), ce qui

montre leur remarquable adaptation au mode de vie de la plaine abyssale. Les Tuniciers ont une biomasse bien moindre mais possèdent une diversité d'adaptations alimentaires remarquable (MONNIOT et MONNIOT, 1975a, b). Les actinies enfin paraissent conserver en milieu profond la majorité des caractéristiques nutritionnelles des espèces littorales (VAN PRAËT, 1982).

Ces trois groupes ont fait l'objet d'études différentes. Le groupe des Tuniciers renferme des individus suffisamment diversifiés pour qu'il soit possible d'aborder les questions d'adaptation alimentaire au niveau d'un embranchement, mais ses représentants sont trop peu volumineux pour que les aspects quantitatifs de transferts énergétiques soient abordés. Ce groupe a donné lieu à des travaux morphologiques (MONNIOT et MONNIOT, 1975a, b, 1978 ; MONNIOT *et al.*, 1975) ou cytologiques (GAILL, 1979, 1980, 1981). Ce type d'étude a été complété chez les actinies par des aspects écophysiologiques (VAN PRAËT, 1982, 1983), l'écologie alimentaire étant plus particulièrement approfondie chez les holothuries. Ces dernières représentent un excellent matériel car leur organisation, leur fonctionnement et leur abondance en font un modèle d'étude des échanges trophiques et des relations énergétiques de l'écosystème benthique profond (KHRIPOUNOFF, 1979 ; KHRIPOUNOFF et SIBUET, 1980 ; SIBUET, 1980 ; SIBUET *et al.*, 1982). Nous présenterons dans chacun de ces groupes les travaux morphologiques, physiologiques et écologiques ayant contribué à la compréhension du fonctionnement de l'écosystème abyssal.

I. MORPHOLOGIES ALIMENTAIRES DES TUNICIERS BENTHIQUES ABYSSAUX

Le régime alimentaire des Tuniciers benthiques littoraux est très uniforme. Ces organismes possèdent une branchie à travers laquelle l'eau est filtrée. La branchie des ascidies comporte des stigmates munis de cils. Les battements ciliaires jouent un rôle dans la circulation de l'eau et la collecte des particules alimentaires en suspension est assurée par les sécrétions muqueuses de la branchie. Ces particules, principalement sous forme de phytoplancton, représentent l'essentiel de la nourriture. Mais il n'est pas exclu que l'absorption de matière organique dissoute intervienne également dans la nutrition de ces animaux microphages.

Les Tuniciers benthiques s'adaptent à la raréfaction de la nourriture de la plaine abyssale en diversifiant leur régime alimentaire et modifiant les structures jouant un rôle dans l'absorption des particules nutritives (fig. 2).

1. MODIFICATIONS MORPHOLOGIQUES DES TUNICIERS BENTHIQUES ABYSSAUX

MONNIOT et MONNIOT (1975a, b, 1978) distinguent trois catégories d'animaux suivant la taille des particules ingérées par les organismes : des espèces à régime alimentaire microphage ; des espèces à régime alimentaire

NUTRITION

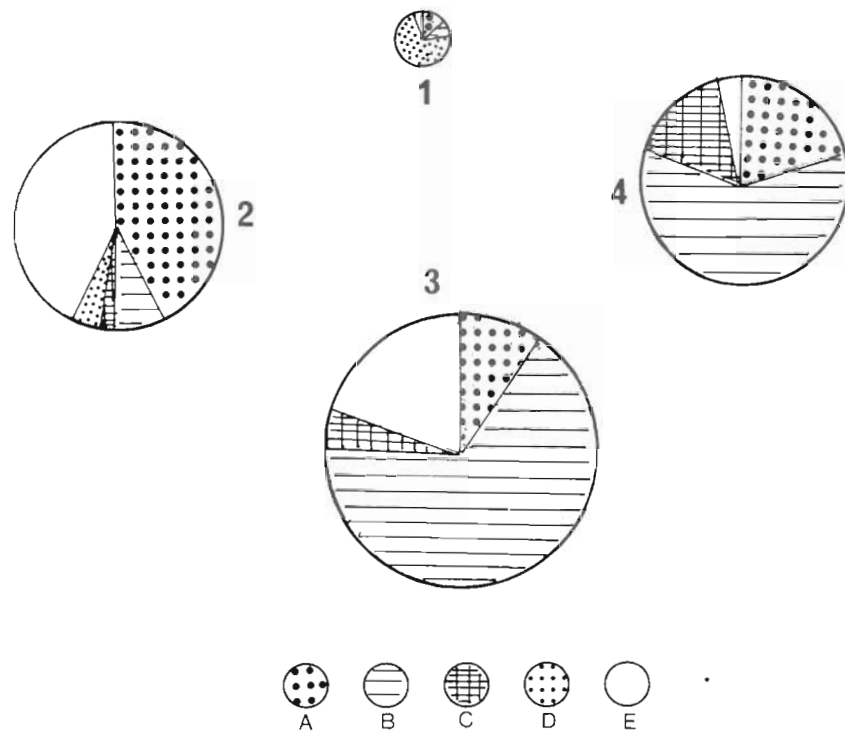


Fig. 2. — Répartition des différents groupes trophiques de Tuniciers dans le golfe de Gascogne : la taille des cercles correspondant aux stations 1, 2, 3, 4, est proportionnelle au nombre de Tuniciers. Chaque cercle est divisé en secteurs dont la surface représente l'abondance des groupes trophiques (A : branchie non modifiée ; B : branchie régressée ; C : branchie non ciliée ; D : Octacnemidae à régime alimentaire mixte ; E : Sorberacea macrophage) (d'après MONNIOT et MONNIOT, 1978).

mixte, micro et macrophage ; des espèces strictement macrophages. Les modifications observées portent sur le système de filtration, l'anatomie et la cytologie digestive (MONNIOT *et al.*, 1975 ; GAILL 1976, 1979, 1980, 1981).

a) L'APPAREIL DE FILTRATION

Chez les espèces microphages, la branchie est modifiée de manière à augmenter le volume d'eau filtrée. La taille des perforations branchiales est plus grande chez les espèces abyssales de Phlébobranches : leur capacité de filtration est accrue. Chez les Styelidae, c'est la taille relative de la branchie par rapport au manteau qui augmente. La taille des stigmates est comparable à celle des espèces littorales chez les Pyuridae et Molgulidae. Les espèces de faibles dimensions ont des branchies simplifiées : elles possèdent un nombre restreint de protostigmates dont les dimensions restent cependant comparables à celles des stigmates des espèces littorales. Un autre type

d'adaptation concerne la disparition de la ciliature branchiale : des espèces du genre *Culeolus* possèdent une branchie traversée passivement par le courant, branchie qui est plus grande que le corps.

Les espèces à régime alimentaire mixte appartiennent aux Octacnemidae, ascidies exclusivement bathyales et abyssales. Elles se caractérisent par une grande ouverture buccale, telle celle de *Situla*, permettant vraisemblablement la capture de petits organismes. La surface branchiale très irriguée est réduite et il n'existe pas de ciliature.

Il faut noter dans tous les cas l'abondance des sécrétions muqueuses. Si les conditions de récolte accroissent cette sécrétion, la plus grande épaisseur relative de l'endostyle par rapport à la réduction de la branchie des espèces abyssales (MONNIOT et MONNIOT 1975b) est un argument en faveur d'une adaptation réelle. Il est possible qu'un renouvellement rapide du cordon muqueux présente l'avantage de collecter et de retenir les particules en suspension.

Les Tuniciers appartenant à la classe des Sorberacea sont exclusivement macrophages. Ce sont des espèces uniquement profondes. Ces animaux sont dépourvus de branchie : leurs perforations pharyngiennes ne sont pas des équivalents des perforations branchiales. Leur contenu digestif renferme divers invertébrés, des portions de Polychètes, d'Echinodermes, de Crustacés (fig. 3).

b) ANATOMIE DIGESTIVE DES ESPÈCES ABYSSALES

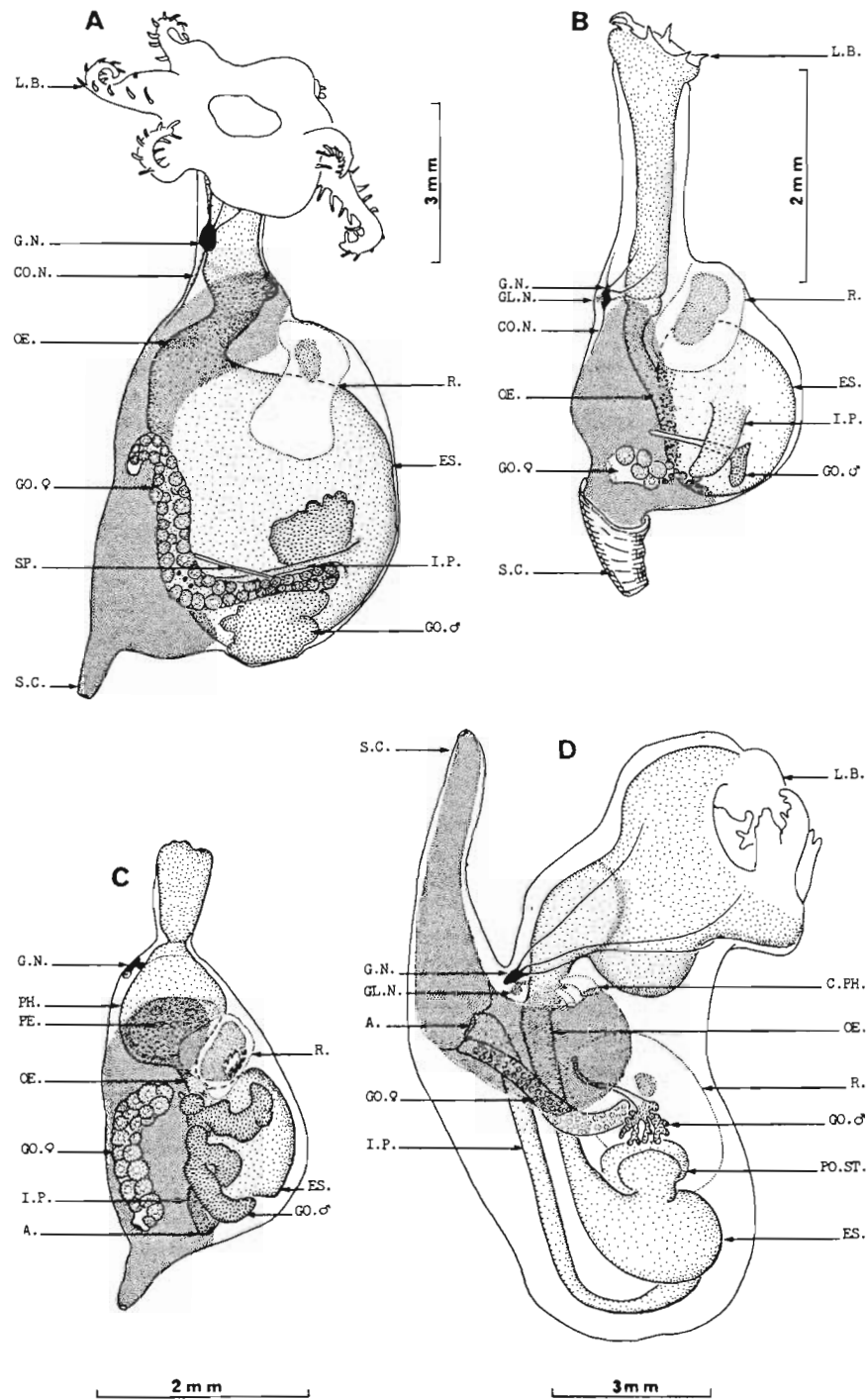
Par rapport aux ascidies littorales, les espèces abyssales appartenant à la même famille ne présentent pas de modifications anatomiques notables. Les différences mentionnées sont l'allongement du caecum pylorique de certaines Styelidae (MONNIOT et MONNIOT, 1975b) ou l'extension remarquable de la glande pylorique (GAILL, 1976). Les Octacnemidae ont un estomac relativement volumineux. Les Tuniciers macrophages possèdent les modifications anatomiques les plus prononcées.

Comparés aux microphages, les Tuniciers benthiques exclusivement macrophages se différencient par l'importance accrue de leur surface digestive. Cet accroissement est dû à l'importance du volume stomacal. Par rapport à la surface corporelle, la surface digestive des Sorberacea est plus importante que celle des ascidies microphages. Par ailleurs, le rapport des surfaces stomacales aux surfaces intestinales est plus grand chez les macrophages que chez les autres Tuniciers benthiques (GAILL, observ. pers.). De ce point de vue, les espèces à régime alimentaire mixte sont en position intermédiaire. Une dernière modification mérite d'être mentionnée, il s'agit de la disparition des annexes digestives en particulier de la glande pylorique, chez les *Gasterascidia* dont l'intestin est réduit.

c) CYTOLOGIE DES STRUCTURES DIGESTIVES

L'épithélium digestif des espèces abyssales microphages est similaire dans toutes ses parties à celui des espèces littorales. Celui des espèces à régime alimentaire mixte présente les mêmes types cellulaires que les précédentes ; cellules muqueuses, cellules vacuolaires et cellules sécrétrices analogues aux cellules à zymogène. Le premier type cellulaire est distribué

NUTRITION



dans toutes les parties digestives le dernier est localisé à l'estomac, les cellules vacuolaires tapissant l'estomac et l'intestin. Les espèces à régime alimentaire mixte présentent des cellules vacuolaires stomacales plus volumineuses que celles des autres ascidies. Un nouveau type cellulaire apparaît chez les Tuniciers macrophages, les cellules vacuolaires à concrétions. Ces cellules coexistent chez les *Hexacrobylus* avec celles qui viennent d'être mentionnées. Mais on assiste chez les autres Sorberacea à la réduction du nombre de catégories de cellules digestives : les *Gasterascidia* ne comportent que des cellules muqueuses et des cellules vacuolaires à concrétions (GAILL, 1981).

2. LES TYPES D'ADAPTATIONS MORPHOFONCTIONNELLES DES TUNICIERS BENTHIQUES ABYSSAUX

Il est possible de distinguer parmi les processus de nutrition des Tuniciers benthiques d'une part les modalités d'absorption par les animaux des particules disponibles dans le milieu extérieur, d'autre part les modalités de digestion des aliments absorbés par les organismes. Les modalités d'absorption mettent en jeu des structures jouant un rôle dans l'ingestion des aliments (tel le siphon buccal), dans la filtration de l'eau contenant ces nutriments (la branchie) et dans la collecte et le tri des particules alimentaires (sécrétions muqueuses et ciliature). Ingestion, filtration, collecte et tri des particules sont regroupés dans un même ensemble car ils sont interdépendants. Les modalités de digestion comportent la digestion proprement dite des particules ingérées, processus extracellulaire qui se déroule habituellement dans l'estomac des ascidies, l'absorption des produits digérés ou endocytose qui a lieu dans l'intestin et la régulation des processus digestifs à laquelle participe la glande pylorique (GAILL, 1981).

Les adaptations des ascidies abyssales concernent essentiellement les modalités de collecte de la nourriture alors qu'il s'y ajoute chez les Tuniciers macrophages des modifications de modalités digestives (fig. 5). Ainsi les diverses modifications morphofonctionnelles que nous avons précédemment présentées peuvent être regroupées en trois catégories.

←

Fig. 3. — A : *Gasterascidia lyra*, face droite ; B : *Gasterascidia sandersi*, face droite ; C : *Sorbera unigona*, face droite ; D : *Hexacrobylus indicus*, face droite (les cavités cloacales des quatre espèces ont été figurées en grisé) (d'après MONNIOT, MONNIOT et GAILL, 1975).

A. : anus ; C.PH. : canaux pharyngiens ; CO.N. : cordon nerveux ; ES. : estomac ; G.N. : ganglion nerveux ; GL.N. : glande neurale ; GO. : gonade ; I.P. : intestin postérieur ; L.B. : lobe buccal ; Œ. : œsophage ; PE. : perforation pharyngienne ; PH. : pharynx ; PO.ST. : poche stomacale secondaire ; R. : rein ; S.C. : siphon cloacal.

NUTRITION

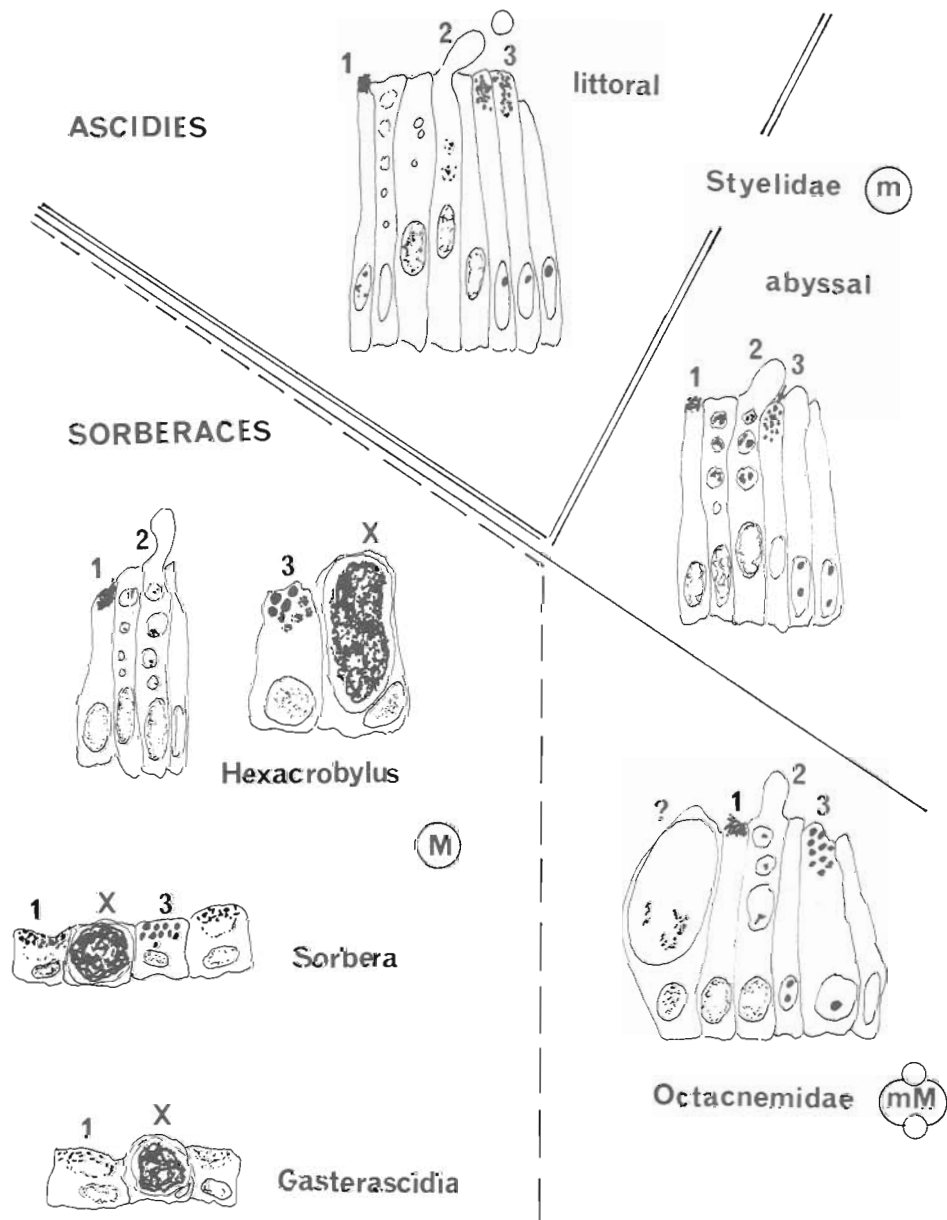


Fig. 4. — Schéma des cellules digestives de l'estomac de différents Tuniciers benthiques. Il existe peu de différences entre les ascidies microphages (m) littorales et abyssales. Les modifications les plus prononcées sont observées chez les Sorberacea macrophages (M). Les Octacnemidae à régime alimentaire mixte paraissent intermédiaires (mM). 1: cellules muqueuses; 2: cellules vacuolaires; 3: cellules à zymogène; X: cellules vacuolaires à concrétions.

Zone digestive	Type cellulaire	Ascidies microphages	Octacnemidae micro et macrophages	<i>Hexacrobylus</i> macrophage	<i>Gasterascidia</i> macrophage
	muqueux	+	+	+	+
	basophile	+	+	+	
Estomac	vacuolaire	+	+	+	
	vacuolaire à concrétions		?	+	+
	muqueux	+	+	+	+
Intestin	vacuolaire	+	+	+	
	vacuolaire à concrétions			+	
Importance estomac		+	++	++	+++
Importance intestin		++	++	++	+
Extension de la glande pylorique		++	++	+	

Fig. 5. — Composition cellulaire et importance morphologique de l'estomac et de l'intestin des Tuniciers benthiques suivant le régime alimentaire. L'extension de la glande pylorique se réduit chez les animaux macrophages.

a) Les adaptations morphologiques de type « quantitatif » : l'architecture fondamentale n'est pas modifiée. Les adaptations concernent les structures de filtration. Il s'agit d'augmenter le taux de filtration, soit en augmentant la surface globale du tissu branchial, soit en augmentant la surface relative de filtration proprement dite, c'est-à-dire la surface des stigmates branchiaux.

b) Les adaptations morphologiques de type « qualitatif », portant sur les structures d'ingestion, de collecte et de tri particulière, où l'architecture est qualitativement différente : 1) transformation des stigmates dans le cas de *Culeolus* par exemple ; 2) modification des structures d'ingestion comme chez les Octacnemidae où l'on constate un accroissement considérable du volume du siphon buccal et une différenciation de cette ouverture.

Dans tous les cas, l'accroissement des sécrétions muqueuses joue vraisemblablement un rôle dans l'accroissement du taux de collecte particulière. La disparition de la ciliature peut correspondre à une économie énergétique mais elle permet surtout un accroissement du spectre des classes de taille et des variétés des particules collectées.

c) Un dernier type d'adaptation où l'on assiste à une modification « qualitative » de l'ensemble des procédures d'absorption et de digestion des

NUTRITION

aliments. Les structures de filtration régressent et un autre mode de collecte apparaît. Cette modification présente une gradation. Ainsi chez les macrophages, l'anatomie digestive du genre *Hexacrobylus* est plus proche de celle des ascidies alors que celle des *Gasterascidia* est la plus éloignée. Ces modifications s'accompagnent d'autres transformations : 1) disparition de la glande pylorique et donc des processus habituels de régulation digestive ; 2) régression des structures d'absorption des produits digérés (cellules digestives vacuolaires par exemple) ; 3) diminution relative de la surface intestinale ; 4) cumul des processus de digestion et d'absorption des éléments digérés par une même portion digestive, l'estomac. L'ensemble des adaptations qui viennent d'être mentionnées correspondent à une moindre différenciation anatomique et cytologique recouvrant vraisemblablement un réaménagement des fonctions digestives.

3. LES ADAPTATIONS MORPHOFONCTIONNELLES D'AUTRES FIL-TREURS ABYSSAUX : LES BIVALVES

Les adaptations décrites chez les bivalves abyssaux offrent de nombreuses similitudes avec celles des Tuniciers benthiques. En effet, ALLEN (1979) mentionne la diversification des régimes alimentaires des Bivalves et l'absence de modification morphologique des structures digestives des animaux conservant dans la zone abyssale le même régime alimentaire que celui des formes littorales. Chez les bivalves, les suspensivores sont les moins nombreux alors que les Protobranches, qui allient les digestions extra et intracellulaires, ont le mieux réussi (ALLEN et SANDERS, 1966, 1973 ; SANDERS et ALLEN, 1973). L'augmentation de la surface branchiale est mentionnée chez certaines espèces de suspensivores (OLIVER, 1979), groupe alimentaire dans lequel apparaît une réduction de la ciliature. D'autres caractères adaptatifs sont à noter : le volume de la masse viscérale diminue relativement à celui de l'animal, et la morphologie du rein se simplifie. Ces deux derniers caractères existent chez les Protobranches abyssaux non suspensivores. Il s'y ajoute des adaptations digestives : l'allongement de l'intestin, la simplification de l'estomac, le rôle accru des palpes dans l'ingestion et le tri particulaire (ALLEN, 1978 ; OLIVER et ALLEN, 1980a, b).

4. LES PROCESSUS DE DIGESTION DES TUNICIERS BENTHIQUES ABYSSAUX

Les analyses réalisées sur les concrétions digestives des espèces macrophages laissent penser qu'elles seraient l'indice d'une digestion intracellulaire (GAILL, 1981).

Les modifications observées chez les Tuniciers macrophages sont à rapprocher des adaptations mentionnées chez d'autres mollusques profonds : la régression de la branchie, la prépondérance de l'estomac ont été

décrites chez les septibranches des grandes profondeurs (YONGE, 1935). Chez les mollusques ces modifications sont interprétées comme des adaptations à la macrophagie. Ces organismes possèdent des diverticules digestifs où se déroule l'absorption alimentaire ; ceux-ci comportent des cellules vacuolaires à petites inclusions morphologiquement proches des cellules de l'estomac des Octacnemidae. A la différence des ascidies, on reconnaît que les septibranches littoraux possèdent une digestion intracellulaire, mais dans les deux cas, des questions restent sans réponse : où et de quelle manière a lieu la digestion des proies ingérées ? On sait que les activités protéasiques sont accrues chez les animaux carnivores, mais les types cellulaires susceptibles de sécréter ces enzymes n'ont été décelés ni chez les septibranches ni chez les Tuniciers abyssaux. Il n'est pas exclu que le pharynx ou l'œsophage des Tuniciers joue un rôle dans la prédigestion des proies puisque des activités protéasiques ont été détectées dans des régions non spécifiquement digestives telle la branchie des ascidies (FIALA-MÉDIONI et PÉQUIGNAT, 1975).

On possède peu de résultats sur le matériel enzymatique des Tuniciers abyssaux, excepté pour *Culeolus*, chez laquelle de faibles activités protéasiques ont été décelées (VAN PRAËT et GEISTDOERFER, 1980). L'analyse du matériel enzymatique des Sorberacea macrophages reste à faire. Le rôle des bactéries dans la nutrition des Tuniciers benthiques abyssaux est mal connu. Il est vraisemblable que des microorganismes interviennent dans les processus digestifs, se déroulant dans le tractus digestif, comme c'est le cas chez les Echinodermes (KHRIPOUNOFF et SIBUET, 1981), ou les mollusques abyssaux (ALLEN, 1979). Le rôle qu'ils jouent chez les Pogonophores (SOUTHWARD et SOUTHWARD, 1982) paraît exclu ici, car nous n'avons jamais observé de bactéries intracellulaires. L'étude des particules ingérées par les Tuniciers abyssaux et leur évolution le long du tractus digestif contribueraient à une meilleure compréhension du rôle de ces animaux dans les réseaux trophiques et à l'adaptation des filtreurs aux grandes profondeurs.

II. LES ACTINIES : ADAPTATIONS MORPHOLOGIQUES ET INDICES PHYSIOLOGIQUES

L'absence d'éléments identifiables dans la cavité entérique des actinies abyssales récoltées a conduit les auteurs à rechercher des adaptations morphologiques et des indices physiologiques pouvant constituer des informations sur leur régime alimentaire.

1. LES ADAPTATIONS MORPHOLOGIQUES

Plusieurs espèces d'actiniaires profondes de grande taille, largement représentées dans le golfe de Gascogne possèdent un disque oral de grande surface d'aspect bilobé. Ce développement existe dans des genres apparte-

NUTRITION

nant à des familles distinctes : genre *Actinoscyphia* des Actinostolidae, genre *Phelliactis* des Hormathiidae. Ces genres sont abondants dans le golfe de Gascogne (DOUMENC, 1975 ; RIEMANN-ZURNECK, 1978, 1979, observ. pers. *in situ* lors de Biocyan 2). ALDRED *et al.* (1978, 1979) ont photographié *A. aurelia* au large du N.W. de l'Afrique où cette espèce forme des populations denses dépassant un individu au m². La forme et la surface du disque oral sont interprétées comme des adaptations favorisant la collecte des particules. RIEMANN-ZURNECK (1979) considérait que la sole pédieuse réduite des *Actinoscyphia* devait permettre aux individus dont la base est peu enfouie dans la vase, des mouvements de rotation favorisant leur orientation dans les courants. Lors de Biocyan 2 des mouvements de flexion et d'orientation dans les courants ont été effectivement observés *in situ* chez des *Actinoscyphia*, mais également chez des *Phelliactis* fixées sur des scories (VAN PRAËT, observ. pers.).

2. CYTOLOGIE DES ZONES DIGESTIVES

Les zones digestives des *Actinoscyphia* n'ont pas été étudiées d'un point de vue cytologique, mais des observations ont été faites chez deux espèces d'Hormathiidae, *Phelliactis robusta* dont l'adaptation morphologique à la collecte des particules a été mentionnée précédemment et *Paracalliactis stephensoni*. Cette seconde espèce, commensale d'un pagure, ne possède pas de disque oral hypertrophié. Son alimentation peut par analogie avec celle des espèces littorales voisines, être considérée comme constituée de fragments de proies échappant au pagure et de particules remises en suspension par les déplacements de celui-ci.

En dépit de ces différences anatomiques l'organisation histologique et les types cellulaires intervenant dans la digestion sont similaires chez ces deux espèces abyssales et très proche de ceux décrits chez les actinies littorales (VAN PRAËT 1981, 1982). Parmi les cellules sécrétrices, les deux types les plus abondants sont : les cellules à zymogène qui assurent la fragmentation des proies dans la cavité entérique et les cellules à mucus.

Les cellules à zymogène ont une sécrétion protéique riche en acides aminés basique et en tryptophane. Elles comprennent des protéases dont une trypsine et une chymotrypsine. Ces enzymes élaborées par l'important ergastoplasme de ces cellules, sont stockées sous forme zymogène dans des granules d'environ un micromètre de diamètre (fig. 6).

Les cellules à mucus ont une sécrétion très pauvre en protéine, principalement constituée de polysaccharides acides à groupements carboxylés. En microscopie électronique les membranes des globules apparaissent fusionnées et la sécrétion forme une fine trame d'aspect similaire à ce qui est connu chez les actinies littorales (VAN PRAËT, 1981).

La digestion des proies fragmentées par les enzymes des cellules à zymogène s'achève dans les cellules phagocytaires, qui, par ailleurs, captent directement les particules de quelques dizaines de micromètres collectées par le disque oral et les tentacules.

Les cellules assurant la phagocytose ont un apex bordé de microvillosités et portent un flagelle. Un appareil de Golgi actif est situé dans la portion

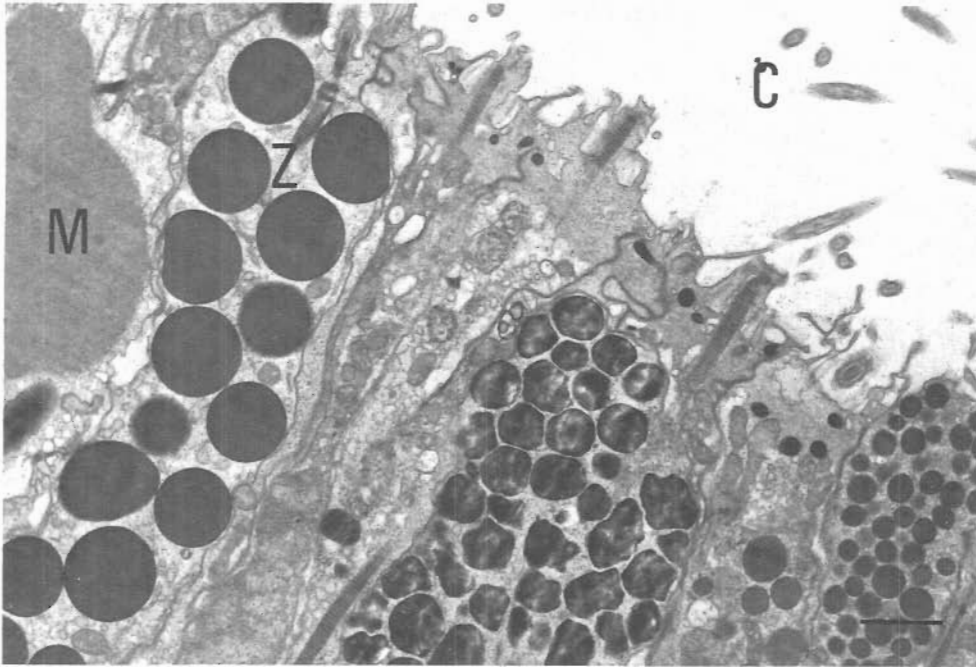


Fig. 6. — Cellules sécrétrices digestives de *Phelliactis robusta*, au niveau d'un entéroïde. C : cavité digestive (coelenteron). M : cellule à mucus. Z : cellule à zymogène, dont les sécrétions assurent la digestion extracellulaire des proies. Echelle 1 μm (d'après VAN PRAËT, 1981).

apicale de la cellule qui comporte un système dense de microtubules et de vésicules de pinocytose (fig. 7).

Contrairement à ce qui a été observé chez les actinies littorales ou des événements hydrothermaux les phagosomes ne contiennent aucune structure reconnaissable (bactéries, fragments de muscles ou de végétaux) apportant des indications sur l'alimentation de ces espèces. Seules des vésicules assimilables à des vésicules de pinocytose découvertes par SLAUTTERBACK chez les hydres (1967) sont nettement identifiables (fig. 7).

3. INDICES PHYSIOLOGIQUES : L'IMPORTANCE DES ÉLÉMENTS PARTICULAIRES DANS LA NUTRITION DE CERTAINES ACTINIES ABYSSALES

Les études de différentes protéases et d'amylase ne permettent pas de définir des distinctions caractéristiques entre actinies abyssales et littorales : la taille des molécules, leurs optimums de pH et leurs K_m sont identiques.

NUTRITION

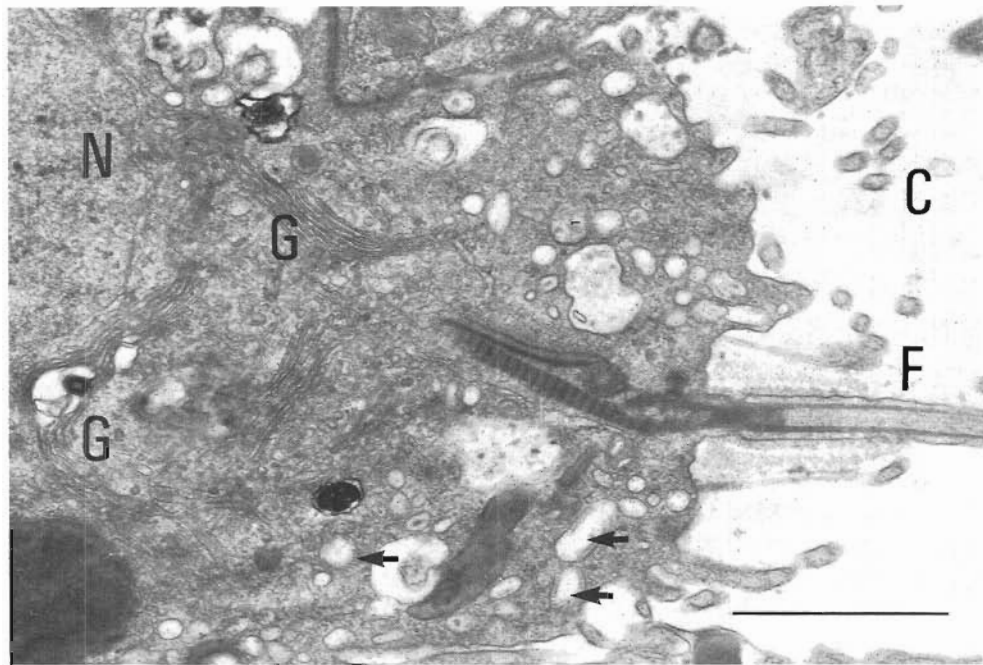


Fig. 7. — Cellule phagocytaire de *Phelliactis robusta*, où s'achève la digestion des proies et particules. C : coelenteron. F : flagelle. G : appareil de Golgi. N : noyau ← : vésicules de pinocytose.

L'influence de la pression n'a pas été étudiée, néanmoins les travaux de CHRYSSOMALIS *et al.* (1981) sur des molécules de chymotrypsine purifiée et ceux de ZOBELL et HITTLE (1969) sur des amylases de bactéries marines permettent de considérer que la pression a peu d'effet sur les vitesses d'hydrolyse de ces enzymes, dans les conditions de dosage adoptées (VAN PRAËT, 1982, 1983).

Les résultats des dosages quantitatifs des activités chymotrypsiques et amylasiques sur des lots d'actinies prélevées de 2 000 à 5 200 m, fournissent des indices d'une participation saisonnière de particules d'origine végétale (phytoplancton, débris de macroalgues, apports terrigènes) à l'alimentation d'actinies de la terrasse de Mériadzek (2 000 m, golfe de Gascogne). Chez ces actinies, les indices enzymologiques semblent évoluer parallèlement à deux mesures conjointement chez des actinies littorales, chez lesquelles la participation d'éléments particuliers a été mise en évidence (VAN PRAËT, 1980, 1982, fig. 8). Ces résultats permettent de formuler l'hypothèse de fluctuations saisonnières du régime alimentaire susceptible d'induire des cycles biologiques, chez ces actinies abyssales (VAN PRAËT, 1983). Les indices choisis deviennent inopérants en raison de la faiblesse de leurs valeurs chez les actinies prélevées de 4 500 à 5 200 m, ce qui concorde avec l'appauvrissement des particules végétales lorsque la profondeur augmente.

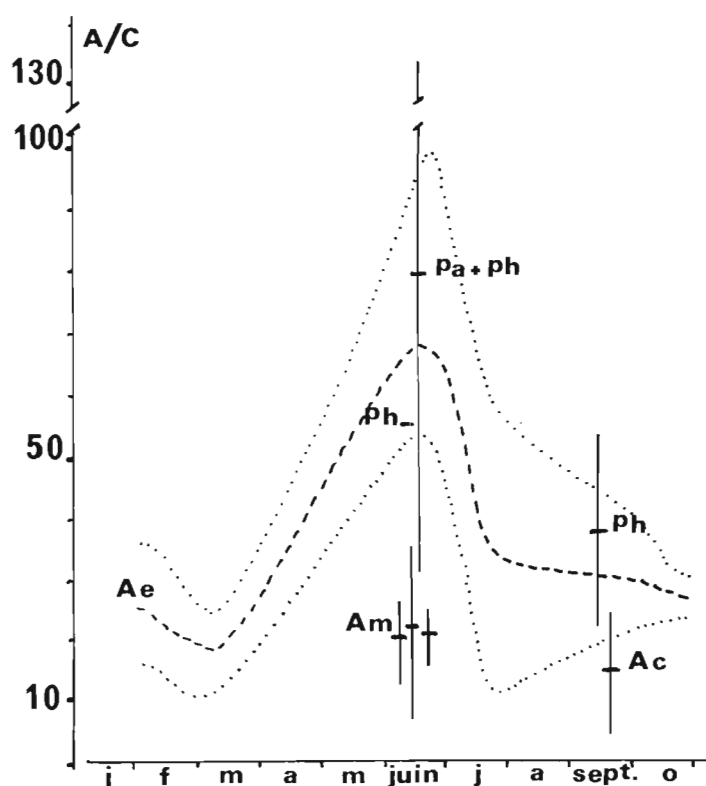


Fig. 8. — Variation saisonnière et bathymétrique de la valeur du rapport amylase/chymotrypsine (A/C), d'après VAN PRAËT (1983). Pour *Actinia equina*, la fluctuation des valeurs saisonnières moyennes est figurée par les tirets, les pointillés correspondant aux écarts-types. Pour les espèces abyssales, les traits verticaux correspondent aux écarts-types. Ae : *Actinia equina* (littorale) ; Pa : *Paracalliactis stephensoni*, Ph : *Phelliactis robusta* (– 2 000 m ; BIOGAS IX et XI) ; Ac : *Actinauge* sp. (– 5 200 m ; DEMERABY) ; Am : *Amphianthus* sp. (– 4 500 à – 5 000 m ; ABYPLAINE).

Les indices morphologiques (développement du disque oral) et physiologiques (fluctuation des taux d'amylase) sont donc convergents et permettent de considérer que les actinies de grande taille, situées autour de 2 000 m sont adaptées à la collecte et à la digestion des éléments particuliers.

III. NUTRITION DES ÉCHINODERMES ABYSSAUX

Les espèces et groupes liés à des fonds durs (rides océaniques, bordures continentales), tels que les Crinoïdes ont été peu étudiés en raison des difficultés d'investigation sur ces fonds. Les quelques observations photo-

NUTRITION

graphiques, de leurs postures et de leur localisation (dans des sites accidentés favorisant les courants de turbidité et la remise en suspension de particules) permettent seulement de présumer l'existence d'un régime alimentaire suspensivore.

En raison des facilités de collecte les études les plus nombreuses ont porté sur les groupes des fonds vaseux : astéries et holothuries. L'analyse des contenus stomacaux d'astéries du Pacifique (CAREY, 1972) échantillonnés du sublittoral à l'abyssal et d'espèces abyssales du golfe de Gascogne (KHRIPOUNOFF, 1979) montre la diminution du nombre d'espèces carnivores avec la profondeur et l'accroissement des espèces opportunistes dans la plaine abyssale, omnivores et éventuellement limivores.

Essentiellement limivores, les holothuries représentent la majorité du macrobenthos sur les fonds vaseux (SOKOLOVA, 1958 ; SANDERS et HESSLER, 1969 ; HESSLER et JUMARS, 1974). Elles constituent une fraction importante de la biomasse abyssale qui varie d'un sixième (SIBUET et LAWRENCE, 1981) à plus de 50 % dans certaines zones du golfe de Gascogne (KHRIPOUNOFF et SIBUET, 1980). Elles ont un maximum de diversité spécifique vers 3 000 m (SIBUET, 1980). Ces données permettent de considérer que les holothuries ont particulièrement réussi leur adaptation au milieu profond et aux contraintes alimentaires qu'il impose. Ceci souligne l'intérêt des études réalisées sur la nutrition de ce groupe (SOKOLOVA, 1958 ; HANSEN, 1975 ; BARNES *et al.*, 1976 ; KHRIPOUNOFF, 1979 ; KHRIPOUNOFF et SIBUET, 1980 ; SIBUET *et al.*, 1982).

a) CONSTITUANTS DU RÉGIME ALIMENTAIRE DES HOLOTHURIES

Les divers constituants du contenu digestif et leur évolution du cours du transit le long du tube digestif ont été comparés aux caractéristiques du sédiment environnant.

La nature du matériel ingéré est particulièrement détaillée chez les holothuries de 4 espèces : *Psychropotes longicauda*, *Paroriza palleus*, *Benthogone rosea* et *Molpadia blakei* collectées dans le golfe de Gascogne entre 2 000 et 4 500 m (Campagnes BIOGAS 4, 6 et INCAL) ; KHRIPOUNOFF et SIBUET (1980) observent 16 types de particules susceptibles de contribuer à l'alimentation des holothuries (fig. 9).

Le nanoplancton (essentiellement des coccolithes) représente la majorité du matériel particulaire identifié. Il contient une très faible quantité de matière organique et ne constituerait pas un apport nutritif notable.

Les agrégats organo-minéraux représentent par leur quantité la 2^e catégorie de particules (20 et 65 μ m) ; ils pourraient résulter de la décomposition de pelotes fécales d'invertébrés limivores (JOHNSON, 1974) et/ou de l'agrégation de microparticules organiques et minérales par les bactéries (SHELDON *et al.*, 1977). D'après KHRIPOUNOFF et SIBUET (1980) ils constituent la nourriture de base des holothuries abyssales.

Les pelotes fécales produites par des invertébrés abyssaux ou provenant des zones supérieures représentent 3 à 21 % de la matière organique analysée.

Les organismes vivants : méiofaune et foraminifères sont identifiables dans les tubes digestifs d'holothuries, mais les coefficients de présence indiquent une sélectivité négative lorsqu'ils ont été calculés (foraminifères par *Benthogone rosea* ; méiofaune par *Psychropotes longicauda* ; KHRIPOU-

Types de particules	Dimensions des particules mesurables (μm)	Fréquence d'apparition chez			
		<i>Psychropotes longicauda</i>	<i>Parariza pallens</i>	<i>Benthogone rosea</i>	<i>Molpadia blakei</i>
Nannoplancton (coccolithes)	1-10	100	100	100	100
Foraminifères pélagiques (globigérines)	20-600	100	100	100	100
Agrégats organo-minéraux	—	100	100	100	100
Quartz encroûtés	25-460	100	100	100	100
Pelotes fécales :					
bivalves	20-345	100	69	100	48
crustacés	35-515	72	0	59	20
autres	30-150	100	100	100	100
Foraminifères benthiques	65-3,5 mm	100	100	100	89
Débris chitineux et tégumentaires	—	82	72	84	66
Diatomées	20-150	84	59	72	51
Radiolaires	35-175	67	63	81	77
Epines et spicules	—	79	72	84	59
Méiofaune :					
nématodes	40-560	100	100	100	96
copépodes	180-1 200	87	14	82	0
Débris de macrofaune	500-5 mm	43	9	49	16
Fragments végétaux	—	13	13	4	0
Tubes de polychètes	—	6	9	0	0
Pollen et spores	—	6	0	0	0
Cystes et œufs	—	0	4	8	0

Fig. 9. — Fréquence d'apparition (%) des différentes particules organiques ingérées chez 4 espèces d'holothuries (— : non mesurables) (d'après KHRIPOUNOFF et SIBUET, 1980).

NOFF et SIBUET, 1980) (fig. 10). Ces résultats ne permettent donc pas d'établir le rôle des organismes vivants dans la nutrition des holothuries abyssales et il en est de même de la matière organique encroûtant les particules minérales.

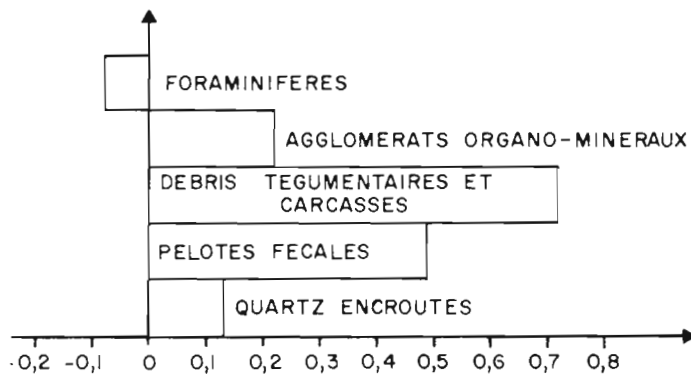


Fig. 10. — *Benthogone rosea* (station 6). Coefficients de sélection des différentes particules organiques intégrées (valeur moyenne sur 20 individus). (d'après KHRIPOUNOFF et SIBUET, 1980).

NUTRITION

Parmi les sources les plus probables de nourriture il faut mentionner les cadavres de copépodes pélagiques et benthiques. KHRIPOUNOFF et SIBUET (1980) mentionnent jusqu'à 400 carapaces de copépodes benthiques dans la région buccale du tube digestif de *Benthogone rosea*. Si ces particules sont néanmoins rares par rapport aux autres particules organiques, elles possèdent une forte concentration en éléments nutritifs.

La flore bactérienne mise en évidence par BIANCHI *et al.* (1979) est 50 fois plus abondante dans le tube digestif que dans le sédiment environnant. Selon DEMING (1981) et SIBUET *et al.* (1982) les bactéries jouent un rôle important dans la transformation des constituants organiques ingérés par ces limivores qui semblent sécréter très peu de protéases digestives. Selon ces auteurs, environ 100 g de sédiment passant par jour dans le tube digestif d'une holothurie, leur flore bactérienne contribuerait de manière notable au recyclage de la matière organique déposée au fond des océans.

b) SÉLECTION DES PARTICULES ALIMENTAIRES

Les travaux réalisés au cours des campagnes BIOGAS montrent que, malgré une sélection négative de la méiofaune et des foraminifères le sédiment de l'œsophage de certaines espèces est, par rapport au sédiment environnant, globalement enrichi en carbone organique et azote (KHRIPOUNOFF et SIBUET, 1980). Les mécanismes de sélection de la nourriture paraissent exister chez les holothuries littorales et se feraient par l'intermédiaire d'une chimoréception au niveau des tentacules buccaux (MASSIN, 1982). Des résultats contradictoires ont été obtenus chez les espèces abyssales : la corrélation entre le niveau de différenciation des tentacules buccaux et le degré de sélection de la nourriture mise en évidence par SOKOLOVA (1958) n'est pas confirmée par HANSEN (1975). KHRIPOUNOFF et SIBUET (1980) observent qu'à l'exception de l'espèce fousseuse *M. blakei*, les holothuries abyssales ingèrent préférentiellement la fraction la plus fine du sédiment. Un autre type de sélection, éthologique, pourrait intervenir ; ces organismes mettraient en suspension le sédiment, ingérant des particules les moins denses qui correspondent à la fraction la plus riche en matière organique.

c) ABSORPTION DU MATÉRIEL INGÉRÉ PAR LES HOLOTHURIES

L'étude des variations granulométriques des particules ingérées montre une diminution des grosses particules (20-60 μm) au profit des plus fines (4-10 μm) le long du tube digestif de *Psychropotes longicauda* (KHRIPOUNOFF et SIBUET, 1980). Le fractionnement d'une partie du contenu alimentaire n'est cependant pas un cas général. D'autres variations existent, telle l'évolution des taux de carbone organique et d'azote (fig. 11). Ces taux augmentent de l'œsophage jusqu'à la connexion transverse pour diminuer ensuite chez *P. longicauda*, alors que cette diminution est régulière jusqu'à l'anus chez *P. pallens*. Un élément semble commun aux espèces étudiées : l'absorption des composés digérés aurait lieu tout le long du tractus digestif.

Des données récentes DEMERABY montrent chez les Elasipodes et Aspidochirotes que le nombre total de bactéries diminue tout d'abord au début du tube digestif pour augmenter après l'anse intestinale alors que le

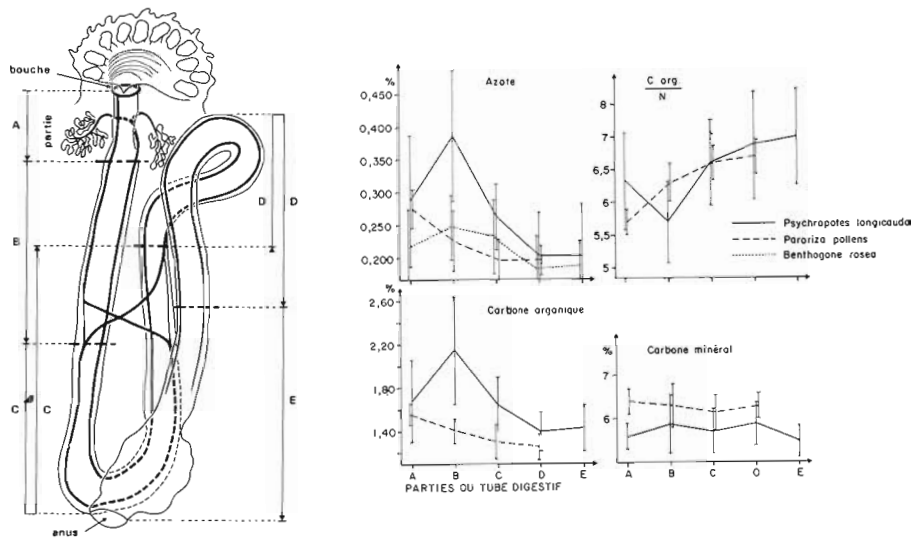


Fig. 11. — Variations de la concentration, par rapport au poids sec de sédiment, en azote, carbone organique, carbone organique/azote et carbone minéral dans les 5 parties du contenu intestinal chez 3 espèces d'holothuries abyssales (d'après KHRIPOUNOFF et SIBUET, 1980).

taux de nématodes est constant dans toutes les portions digestives (SIBUET *et al.* 1982 (fig. 9). Les analyses réalisées montrent que 21 % des composés organiques totaux sont absorbés par les holothuries étudiées. Le taux d'absorption des lipides est le plus élevé (64 %). Les protéines sont par contre les composés qui sont absorbés en plus grande quantité (42 %). Malgré leur abondance, les bactéries ne représenteraient qu'une faible proportion nutritive puisque 2 % des protéines ingérées seraient d'origine bactérienne. Les bactéries pourraient par contre jouer un rôle majeur dans les processus de transformations des éléments absorbés, aucune enzyme protéolytique n'ayant pu être mise en évidence chez les espèces étudiées.

d) L'IMPORTANCE DES LIMIVORES DANS LES RELATIONS TROPHIQUES

Le rôle des limivores dans les relations trophiques de l'écosystème abyssal est particulièrement important : si l'on considère en effet que 100 g de sédiment passe par jour dans le tube digestif d'une holothurie (DEMING, 1981), on mesure le rôle de ces organismes dans le recyclage des éléments nutritifs ; d'autant que le matériel absorbé peut subir plusieurs cycles d'ingestion et d'éjection.

Les travaux réalisés au cours des missions BIOGAS montrent que les holothuries abyssales sont confrontées à deux problèmes majeurs : la recherche et la collecte des aliments. Etant donné la dispersion de la nourriture, l'aire nutritionnelle des espèces abyssales serait plus grande que celle des espèces littorales. Une telle augmentation doit engendrer des

NUTRITION

dépenses énergétiques accrues. La moindre production animale qui pourrait s'ensuivre reste à vérifier. On peut considérer néanmoins que les mécanismes de sélection particulière jouent un rôle prépondérant dans le maintien d'un rendement énergétique suffisant. Les données montrent des taux d'absorption de carbone organique et d'azote comparables chez les espèces littorales et abyssales, mais c'est moins ici la quantité que la qualité des éléments qu'il convient de prendre en compte. L'ensemble des résultats obtenus met en lumière l'intérêt des recherches axées sur l'analyse de la composition des molécules organiques des sédiments.

Deux questions sont posées : le rôle physiologique des bactéries dans la digestion des limivores et plus généralement des espèces abyssales ; et celui de la matière organique en solution dans les processus alimentaires du benthos profond.

IV. CONCLUSION

Les adaptations observées chez les espèces de la mégafaune, ayant les plus fortes biomasses entre 2 000 et 3 000 m, concernent les systèmes de collecte de particules. C'est le cas de plusieurs espèces d'holothuries qui avalent la partie superficielle du sédiment plus riche en éléments nutritifs, comme les *Elasipoda* (SOKOLOVA, 1958 ; BORDOVSKY *et al.*, 1974 ; KHRIPOUNOFF et SIBUET, 1980). Chez les actinies l'adaptation la plus marquée est celle des *Actinoscyphia* dont la biomasse, avec un individu au m² (ALDRED *et al.*, 1979) dépasserait celle des Holothuries dans certaines zones profondes. Chez ces actinies, à l'hypertrophie du disque oral s'ajoute une capacité d'orientation dans les courants (RIEMANN-ZÜRNECK, 1979). Un système analogue est adopté chez les ascidies Octacnemidae (MONNIOT et MONNIOT, 1978). L'appauvrissement des ressources nutritives semble s'accompagner chez les espèces plus profondes soit de stratégies alimentaires diversifiées, telle chez les Tuniciers la coexistence d'un régime microphage et carnivore avec les Sorberacés, soit d'un opportunisme comme celui des Échinodermes.

L'étude de ces systèmes de collecte a fait l'objet d'une première approche de la nutrition de la mégafaune profonde. Elle contribue avec les données cytologiques (ascidies, actinies) et biochimiques (actinies, holothuries) des systèmes digestifs à fournir une description qualitative des régimes alimentaires. L'aspect quantitatif entrepris lors des campagnes BIOGAS, essentiellement sur les holothuries (KHRIPOUNOFF, 1979 ; KHRIPOUNOFF et SIBUET, 1980 ; SIBUET *et al.*, 1982) apporte des éléments essentiels à la compréhension du fonctionnement de l'écosystème abyssal sur l'origine des éléments ingérés, leur nature, leur valeur énergétique et leur transfert. L'importance des éléments dissous, mise en évidence chez les Pogonophores (SOUTHWARD et SOUTHWARD, 1982), reste à évaluer chez les autres espèces abyssales et la question de la signification métabolique des substances absorbées reste ouverte.

L'ensemble de ces recherches débouchent sur tout un domaine de recherches écophysiologiques : si les méthodes d'investigation cytologiques et biochimiques restent encore les premières étapes nécessaires à la

compréhension du fonctionnement et de l'adaptation du macrobenthos à l'écosystème abyssal, elles devraient être complétées par des techniques d'expérimentation *in situ*, et des approches prenant en compte des paramètres non seulement biochimiques mais géo- et physicochimiques. Ces recherches permettraient d'appréhender des situations dynamiques sur des échelles de temps variées et pourraient mettre en évidence des phénomènes encore méconnus faute d'investigations appropriées.

- ALDRED, R. G., RIEMANN-ZURNECK, K., THIEL, H. and RICE, A. L. - 1979 - Ecological observations on the deep-sea anemone *Actinoscyphia aurelia*. *Oceanol. Acta*, 2, 389-395.
- ALLEN, J. A. - 1978 - Evolution on the deep sea Protobranchia bivalves. *Phil. Trans. R. Soc. London*, 285B, 387-401.
- ALLEN, J. A. - 1979 - The adaptations and radiation of deep sea bivalves. *Sarsia*, 4, 19-28.
- ALLEN, J. A. and SANDERS, H. L. - 1966 - Adaptation to abyssal life as shown by the bivalve *Abra profundorum* (Smith). *Deep-Sea Res.*, 13, 1175-1184.
- ALLEN, J. A. and SANDERS, H. L. - 1973 - Studies on deep sea Protobranchia. The families Siliculidae and Lametilidae. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, 145, 263-310.
- BARNES, A. T., QUETIN, L. B., CHILDRESS, J. J. and PAWSON, D. L. - 1976 - Deep sea macroplanktonic sea cucumbers: suspended sediment feeders captured from deep submergence vehicle. *Science N.Y.*, 194, 1083-1085.
- BIANCHI, A. J., BIANCHI, M., SCODITTI, P. M. et BENSOUSSAN, M. G. - 1979 - Distribution des populations bactériennes hétérotrophes dans le sédiment et les tractus digestifs d'animaux benthiques recueillis dans la faille de Vema et les plaines abyssales de Demerara et de Gambie. *Vie marine*, 1, 7-12.
- BORDOVSKY, O. K., SOKOLOVA, M. N., SMIRNOV, M. N., AKHEMETIEVA, E. A. and ZENINA, O. N. - 1974 - Evaluation of the role of bottom fauna in the transformation of organic matter in sediments, with specific reference to the deep-sea detritus feeders in the Kuril-Kamchatka trench. *Oceanology*, 14, 128-132.
- CAREY, A. G. - 1972 - Food sources of sublittoral, bathyal and abyssal asteroids in the northeast pacific ocean. *Ophelia*, 10, 35-47.
- CHRYSSOMALLIS, G. S., TORGERSON, P. M., DRICAMER, H. G. and WEBER, G. - 1981 - *Biochemistry*, 20, 3955-3959.
- DEMING, J. W. - 1981 - Ecology of barophilic deep sea bacteria. *Ph. D. Thesis*, University Maryland.
- DOUMENC, D. - 1975 - Actinies bathyales et abyssales de l'océan Atlantique N. Familles des Hormathiidae (genres *Paracalliactis* et *Phelliactis*) et des Actinostolidae (genres *Actinoscyphia* et *Sicyonis*). *Bull. Mus. natn Hist. nat.*, 287, 157-205.
- FIALA-MÉDIONI, A. et PEQUIGNAT, M. E. - 1975 - Mise en évidence d'activités enzymatiques dans la branchie de filtreurs benthiques (Ascidies). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 281, 1123-1126.
- GAILL, F. - 1976 - La glande pylorique de *Boltenia hirta* (Pyloriidae, Ascidiacea) : ses relations avec le manteau. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 238D, 817-820.
- GAILL, F. - 1979 - Digestive structures of abyssal tunicates. *Sarsia*, 4, 97-101.
- GAILL, F. - 1980 - Histologie du tube digestif d'invertébrés abyssaux atlantiques (Sorberacea, Tunicata). *Arch. Zool. exp. gén.*, 120, 265-284.
- GAILL, F. - 1981 - Contribution à l'étude morphologique et fonctionnelle du rein et de la glande pylorique des Tuniciers benthiques. *Thèse d'État*, M.N.H.N. - Université Paris 6, 216 p.
- GOODBODY, I. - 1974 - The physiology of ascidians. *Adv. Mar. Biol.*, 12, 1-149.

NUTRITION

- HANSEN, B. - 1975 - Systematic and biology of the deep sea holothurians. *Galathea Rep.*, 13, 1-262.
- HESSLER, R. R. and JUMARS, P. A. - 1974 - Abyssal community analyses from replicate box cores in the central North-Pacific. *Deep-Sea Res.*, 21, 185-209.
- JOHNSON, R. G. - 1974 - Particulate matter at the sediment water interface in coastal environments. *J. mar. Res.*, 32, 313-330.
- KHRIPOUNOFF, A. S. - 1979 - Relations trophiques dans l'écosystème benthique abyssal atlantique : descriptions et bilan énergétique. *Thèse de 3^e cycle*, Université Paris 6.
- KHRIPOUNOFF, A. S. et SIBUET, M. - 1980 - La nutrition d'échinodermes abyssaux. I. Alimentation des holothuries. *Mar. Biol.*, 60, 17-26.
- MASSIN, C. - 1978 - Etude de la nutrition des holothuries Aspidochirotés (Echinodermes) : comportement alimentaire, structure et fonction de l'appareil digestif. *Thèse Doct. Sci. Nat.*, Université de Bruxelles.
- MASSIN, C. - 1982 - Food and feeding mechanisms : Holothuroidea. In « *Echinoderm nutrition* ». M. Jangoux et J. M. Lawrence, 43-55. Balkema Rotterdam.
- MASSIN, C. - 1982 - Effects of feeding on the environment : Holothuroidea. In « *Echinoderm nutrition* ». M. Jangoux et J. Lawrence éd. 413-497. Balkema, Rotterdam.
- MENZIES, R. J. - 1965 - On the food habits of abyssal organisms as exemplified by the Isopoda. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 47, 339-358.
- MONNIOT, C. and MONNIOT, F. - 1975a - Feeding behaviour in abyssal tunicates. *Proc. 9th Europ. mar. biol. Symp.*, 357-362. H. Barnes éd. Aberdeen University Press.
- MONNIOT, C. and MONNIOT, F. - 1975b - Abyssal tunicates : an ecological paradox. *Ann. Inst. Océan.* Paris, 51, 99-129.
- MONNIOT, C. and MONNIOT, F. - 1978 - Recent work on the deep-sea tunicates. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 16, 181-228.
- MONNIOT, C., MONNIOT, F. and GAILL, F. - 1975 - Les Sorberacea : une nouvelle classe de Tuniciers. *Arch. Zool. exp. gén.*, 116, 77-122.
- OLIVER, P. G. - 1979 - Adaptations of some deep sea suspension feeding bivalves. *Sarsia*, 4, 33-36.
- OLIVER, P. G., ALLEN, J. A. - 1980 - The functional and adaptive morphology of the deep sea species of the Arcacea (Mollusca, Bivalvia) from the Atlantic. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 291B, 46-76.
- OLIVER, P. G. and ALLEN, J. A. - 1980 - The functional and adaptive morphology of the family Limopsidae (Bivalvia : Arcoidea) from the Atlantic. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 291B, 77-125.
- RIEMANN-ZURNECK, K. - 1978 - Tiefsee-Aktinien der Familie Actinoscyphiidae aus dem Nordatlantik (Actiniaria, Mesomyaria). *Zool. Scripta*, 7, 145-153.
- RIEMANN-ZURNECK, K. - 1979 - Two disc-shaped deep sea Anthozoa from the gulf of Biscay, with a survey of adaptation types in the Actiniaria. *Zoomorphologie*, 93, 227-243.
- ROWE, G. T. - 1971 - Benthic biomass and surface productivity. In « *Fertility of the Sea* ». J. D. Costlow éd., 441-454. Duke University.
- ROWE, G. T. and STARESINIC, N. - 1977 - Sources of organic matter to the deep sea benthos. *Symposium : Deep Sea Ecol. Exploit.*, Stockholm, 16 p.
- SANDERS, H. L. and ALLEN, J. A. - 1973 - Studies on deep sea Protobranchia (Bivalvia). *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, 145, 237-262.
- SANDERS, H. L. and HESSLER, R. R. - 1969 - Ecology of the deep sea benthos. *Science N.Y.*, 163, 1419-1424.
- SHELDON, R. W., EVELYN, T. P. T. and PARSONS, T. R. - 1967 - On the occurrence and the formation of small particles in sea-water. *Limnol. Oceanogr.*, 12, 367-375.
- SIBUET, M. - 1980 - Adaptation des Echinodermes à la vie abyssale. In « *Echinoderms : present and past* ». M. Jangoux éd., 233-240. Balkema, Rotterdam.
- SIBUET, M. and LAWRENCE, J. M. - 1981 - Organic content and biomass of abyssal holothurids (Echinodermata) from the bay of Biscay. *Mar. Biol.*, 65, 143-147.

- SIBUET, M., KHRIPOUNOFF, A., DEMING, J., COLWELL, R. and DINET, A. - 1982 - Modification of the gut contents in the digestive tract of abyssal holothurians. In « *Echinoderms* » *Proc. Int. Conf.* Tampa Bay. J. M. Lawrence, Balkema, Rotterdam.
- SLAUTTERBACK, D. B. - 1967 - Coated vesicles in absorptive cells of *Hydra*. *J. Cell Sci.*, 2, 563-572.
- SOKOLOVA, M. N. - 1958 - Alimentation des invertébrés détritivores en milieu abyssal. *Trudy Inst. Okeanol.*, 27, 123-153.
- SOUTHWARD, A. J. and SOUTHWARD, E. C. - 1982 - The role of dissolved organic matter in the nutrition of deep sea benthos. *Amer. Zool.*, 22, 647-659.
- VAN PRAËT, M. - 1980 - Absorption des substances dissoutes dans le milieu, des particules et des produits de la digestion extracellulaire chez *Actinia equina* L. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 20, 1393-1399.
- VAN PRAËT, M. - 1981 - Comparaison des taux d'activité amylasique, trypsique et chymotrypsique, ainsi que des types cellulaires intervenant dans la digestion chez les actinies littorales et abyssales. *Oceanis*, 7, 687-703.
- VAN PRAËT, M. - 1982 - Amylase and trypsin and chymotrypsin-lyke proteases from *Actinia equina* L. ; their role in the nutrition of this sea anemone. *Comp. Biochem. Physiol.*, 72A, 523-528.
- VAN PRAËT, M. - 1983 - Fluctuations d'activités enzymatiques digestives chez les actinies abyssales : indices d'une nutrition particulière. *Oceanol. Acta*, sous presse.
- VAN PRAËT, M. et GEISTDOERFER, P. - 1980 - Etude des zymogrammes des tissus digestifs de Poissons et Invertébrés abyssaux. *C.R. hebd. Acad. Sc. Paris*, 290D, 1083-1086.
- VINOGRADOV, M. E. - 1962 - Feeding on the deep-sea zooplankton. *Rapp. P.V. Réun. Cons. Perm. Int. Expl. Mer*, 153, 114-120.
- YONGE, C. M. - 1935 - On some aspects of digestion in ciliary feeding animals. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 20, 341-346.
- ZOBELL, C. E. and HITTLE, L. L. - 1969 - Deep-sea pressure effects on starch hydrolysis by marine bacteria. *J. Ocean. Soc. Japan*, 25, 36-47.

13.

RÉPARTITION DES POPULATIONS DE L'ÉPIBENTHOS CARNIVORE

D. DESBRUYÈRES (*), **P. GEISTDOERFER (**)**, **C. L. INGRAM (***)**,
A. KHRIPOUNOFF (*) et **J. P. LAGARDÈRE (****)**

RÉSUMÉ. — La répartition bathymétrique des populations de carnivores épibenthiques a été étudiée dans la zone profonde du golfe de Gascogne en utilisant différents types de nasses appâtées, entre 200 et 4 700 m. Alors que les décapodes dominent à des profondeurs inférieures à 1 800 m, les peuplements de crustacés carnivores sont constitués quasi totalement d'Amphipodes Lysianassidae sur le glacis et dans la plaine abyssale. Les poissons ne sont capturés qu'à partir de 1 800 m. L'ichtyofaune de la terrasse de Mériadzek et du banc Le Danois (1 800-3 000 m) est constituée principalement de Squalidae, alors que les Macrouridae dominent dans les stations les plus profondes. Une estimation des peuplements de Macrouridae a été réalisée dans les stations situées à 4 100 m et 4 700 m en reliant le nombre d'individus attirés par un appât à la surface de la zone d'attraction de cet appât. La biomasse des Macrouridae est estimée à 29 et 24 kg/ha aux stations 4 et 3 du programme BIOGAS. Les besoins énergétiques de cette population représentent de 2 à 3 % des apports verticaux de carbone particulaire sur le fond.

ABSTRACT. — *Vertical zonation of deep-sea scavengers was studied in the bay of Biscay between the depths of 200-4 700 m with free-vehicle baited traps and cameras. Decapoda are predominant between 200-1 800 m, while lysianassid amphipods are the main scavenging crustacea on the abyssal plain and the rise. Fish were captured only at depths greater than 1 800 m. Sharks dominate on the Meriadzeck Terrace (1 800-3 000 m) and the Le Danois Bank (1 980 m), with rattails being predominant at the deepest stations (4 100-4 700 m). An estimate of the density (number of individuals .ha⁻¹) of demersal macrourids was obtained by modeling the attraction plume of the bait. Macrourid biomass is estimated to be 29 kg.ha⁻¹ at 4 100 m and 24 kg.ha⁻¹ at 4 700 m depth. Total food energy requirements of rattails was calculated to be 2-3 % of the particulate organic carbon flux as was estimated by sediment traps at the same locality.*

poissons, amphipodes, comportement, biomasse, golfe de Gascogne.
fishes, amphipoda, comportment, biomass, Bay of Biscay.

L'un des faits majeurs de l'exploration récente du domaine profond est la mise en évidence de l'importance quantitative de l'épibenthos carnivore-nécrophage. L'idée originelle de photographier à intervalles réguliers, grâce

(*) IFREMER, Centre de Brest, BP 337, 29273 Brest Cedex, France,
Contribution IFREMER n° 17.

(**) Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, Muséum national d'Histoire naturelle, 43 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France.

(***) Scripps Institution of Oceanography, A-002, La Jolla, California, 92093 USA.

(****) C.R.E.O., Allée des Tamaris, 17000 La Rochelle, France.

ÉPIBENTHOS CARNIVORE

à une caméra autonome, la faune nageuse attirée par un appât situé à proximité du fond (SESSIONS *et al.*, 1968) a été reprise dans de nombreux travaux récents. Elle a permis de prouver l'existence d'une faune mobile carnivore très abondante dans l'écosystème profond, quelle que soit la profondeur considérée, talus continental (ISAACS et SCHWARTZLOSE, 1975), plaines abyssales (DAYTON et HESSLER, 1972) ou profondeurs hadales (HESSLER *et al.*, 1978 ; YAYANOS et NEVENZEL, 1978). Cette faune, constituée principalement de poissons (sélaciens et Macrouridae) et d'Amphipodes Lysianassidae, se mobilise très rapidement sur l'appât qu'elle peut faire disparaître en quelques heures (HESSLER *et al.*, 1978 ; DAHL *et al.*, 1975). Le rôle de ces équarrisseurs et de leur endoflore bactérienne associée (DEMING et COLWELL, 1981 ; HESSLER *et al.*, 1978 ; JANNASH *et al.*, 1980 ; YAYANOS *et al.*, 1979) est double. D'une part, ils transforment la matière organique des carcasses par leurs processus digestifs, puis la dispersent sous forme de pelotes fécales provoquant un enrichissement biologique de l'interface. D'autre part, leur prédation directe sur le macrobenthos constitue une des voies de sortie principales de la matière organique hors du compartiment benthos. Les possibilités de migration verticale ou horizontale de l'épibenthos carnivore représentent ainsi une des voies majeures du transfert dans le domaine profond.

Les données sur les carnivores, recueillies au cours du programme BIOGAS, sont très hétérogènes du fait de l'évolution des techniques d'observation et de capture. Cependant, elles ont permis de définir la composition zoologique des peuplements carnivores épibenthiques, ainsi que leur répartition spatiale dans le golfe de Gascogne.

1. TECHNIQUES DE CAPTURE ET D'OBSERVATION (*)

L'échantillonnage des peuplements carnivores est complexe, du fait de leur grande diversité de taille, de stratégie dans la recherche de la nourriture, de vitesse de déplacement et de possibilité de migration horizontale et verticale. L'expérience montre que la sélectivité des moyens de capture est très variable en fonction non seulement de la population considérée mais aussi, parfois, en fonction du sexe ou de l'état physiologique des individus. De plus, les phénomènes d'attraction ou de répulsion entre individus compliquent singulièrement le problème (INGRAM et HESSLER, 1983). Presque toutes les méthodes d'échantillonnage utilisées aujourd'hui sont fondées sur la capture ou l'observation d'animaux attirés par un appât organique ; certaines tentatives d'attraction par la lumière (RANNOU et NOUGIER, 1974) ont cependant été effectuées au cours des premières campagnes BIOGAS mais se sont révélées infructueuses.

La tentative la plus ancienne de capture des carnivores à grande profondeur par des nasses appâtées est celle d'ALBERT I^{er} de Monaco qui, à partir de 1888, en mouilla de plusieurs types dont certaines ont eu de bons rendements. Les premiers casiers utilisés au cours des campagnes BIOGAS

(*) Une description approfondie de chacune des techniques de prélèvements employées est donnée par GUENNEGAN et MARTIN (annexe 3).

étaient de même forme que ceux utilisés lors des missions de l'« HIRONDELLE ». Cependant, la lenteur des opérations de mouillage et de récupération, ainsi que la dérive sur le fond, due à l'effet des courants sur l'orin reliant le casier à la bouée de surface, ont fait rapidement préférer l'utilisation de nasses autonomes. La première, de grande taille (8 m³), était équipée d'un système de prise de vue permettant d'analyser la sélectivité de ce moyen de capture. Sa remontée était commandée par un largueur acoustique (AMF). La flottabilité était constituée de sphères creuses de pyrex (« Corning glass »). A partir de BIOGAS VII, les nasses plus légères (1 m³), équipées d'un largueur mécanique de lest actionné par lyse d'un barreau de magnésium, ont permis de multiplier les prélèvements avec une très bonne fiabilité. Le temps de résidence au fond a été limité à 14 h avec cette technique, afin de conserver une bonne précision dans le déclenchement. Des nasses à Amphipodes de faible volume (un litre environ) étaient fixées à différentes hauteurs sur les montants de ces pièges ; leur ouverture était de l'ordre de 2 cm.

Lors des deux dernières campagnes du programme, des mouillages de caméra « vue par vue », filmant le comportement des carnivores autour d'un appât (thon), ont été réalisés aux stations 1, 3 et 4 de la zone BIOGAS. Selon les mouillages, les appâts étaient placés sur le fond, à 7 m, à 100 ou 200 m au-dessus du fond. De plus, l'utilisation de nasses à Amphipodes orientables dans le courant (INGRAM et HESSLER, 1983) a été généralisée au cours des deux dernières missions (BIOGAS XI et ECOGAS).

Les estimations de densité des poissons charognards ont été effectuées en couplant à la caméra un courantomètre Aanderaa, afin de connaître l'extension du panache d'attraction de l'appât. Le nombre de poissons attirés est déterminé visuellement par comptage direct. La caméra dans ce cas a été placée à 4 m au-dessus d'un appât situé sur le lest ; elle photographie les poissons attirés avec une fréquence d'une photographie toutes les deux minutes. Un courantomètre Aanderaa, fixé à 20 m du fond (VANGRIESHEIM, [3]), permet d'enregistrer la direction et l'intensité du courant avec une cadence de cinq minutes. L'appât est constitué d'environ 15 kg de thon. Le bâti portant la caméra est équilibré de manière à ce que l'axe de la photographie corresponde à la direction d'où provient le courant. L'aire photographiée est estimée à environ 35 m². Deux séries d'observations ont été effectuées ; chacune d'elles comportait deux mouillages successifs à la même station. Les caractéristiques de ces mouillages sont résumées dans le tableau 1.

Tableau 1

Caractéristiques des séries d'observations effectuées à l'aide de « caméras appâtées » dans le golfe de Gascogne au cours de la mission BIOGAS XI.

N°	Profondeur (m)	Latitude (N)	Longitude (W)	Date début	Heure début	Date fin	Heure fin	Durée (h.mn)	Distance (m)	Station BIOGAS
1	4 700	46°32,93"	10°21,65"	27.09.81	12 h 03	28.09.81	13 h 59	25 h 46	353	4
2	4 700	46°32,75"	10°21,80"	28.09.81	17 h 08	29.09.81	9 h 00	15 h 52		4
3	4 195	47°35,67"	09°35,82"	01.10.81	20 h 45	03.10.81	11 h 30	38 h 45	315	3
4	4 195	47°35,59"	09°35,73"	04.10.81	20 h 16	06.10.81	01 h 30	29 h 14		3

ÉPIBENTHOS CARNIVORE

Divers appâts ont été employés : les poissons à chair rouge (Thunidae, Scombridae), employés en grande quantité, ont fourni les meilleurs résultats. Cependant, nous avons aussi employé avec un certain succès d'autres poissons (Labridae, Triglidae, Gadidae), des crustacés (chair de *Maia squinado*), des viandes de bœuf et des appâts artificiels composés de farines de poisson mélangées à des algines. Cette dernière technique permet l'addition de marqueurs (oxyde de chrome par exemple) aux appâts en vue d'expériences de marquage/recapture.

2. RÉSULTATS

2.1. DISTRIBUTION DES CRUSTACÉS NÉCROPHAGES

Les crustacés nécrophages capturés par des nasses appâtées placées sur le fond, le long d'une radiale plateau continental/plaine abyssale diffèrent selon les profondeurs considérées (fig. 1). Entre 200 et 1 000 m, ils sont constitués principalement de Décapodes Reptantia (*Geryon quinquedens*, *Munida intermedia*) et d'Isopodes Gnathidae. Quand la profondeur excède

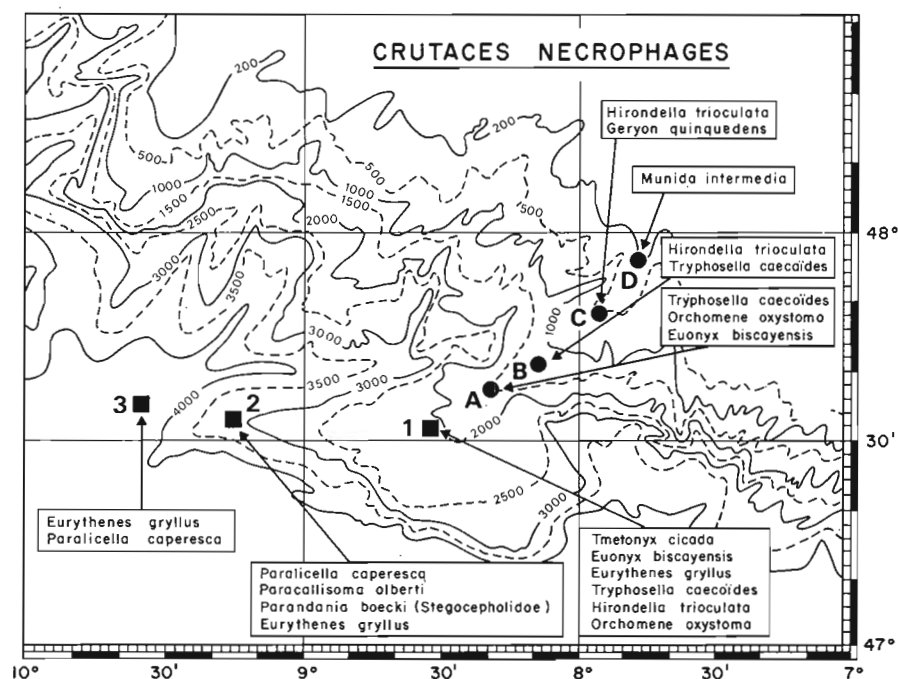


Fig. 1. — Répartition des crustacés nécrophages capturés par les nasses autonomes appâtées le long d'une radiale située sur la pente continentale du golfe de Gascogne.

2 000 m, l'ensemble des crustacés nécrophages capturés dans les nasses appartiennent au groupe des Amphipodes Lysianassidae, à l'exception d'un Amphipode Stegocephalidae *Parandonia boeckii*. Sur le plateau de Mériadzek, c'est-à-dire à des profondeurs comprises entre 2 000 et 3 000 m, *Orchomene oxystoma* domine (62 % des captures) puis viennent *Tryphosella caecoides* (23 % des captures) et *Hirondellea trioculata* (13 % des captures). Deux espèces sont fréquentes, mais peu abondantes *Euonyx biscayensis* et *Eurythenes gryllus* (1,4 % des captures). *Tmetonyx cicada* est présent de façon sporadique. Entre 3 000 et 4 000 m, *Paracallisoma alberti* et *Eurythenes gryllus* sont les espèces les mieux représentées. A des profondeurs supérieures à 4 000 m, *Eurythenes gryllus* domine, alors qu'un autre Lysianassidae cosmopolite *Paralicella caperesca* constitue une prise accessoire. La faune d'Amphipodes de petite taille capturée au cours de douze mouillages de nasse est abondante : un total de 2 998 individus a été capturé. La capture moyenne est de 288 individus par cycle de marée (12,5 h) ; elle n'est plus que de 14 individus par cycle de marée aux deux stations dont la profondeur excède 4 000 m.

Les Lysianassidae peuvent être répartis selon deux groupes d'espèces, selon la profondeur de leur capture. *Hirondella trioculata*, *Tryphosella caecoides*, *Orchomene oxystoma*, *Euonyx biscayensis* et *Tmetonyx cicada* sont des espèces bathyales, alors qu'*Eurythenes gryllus* et *Paralicella caperesca* sont principalement des espèces abyssales. *Hirondella trioculata* semble avoir la répartition bathymétrique la plus large au sein des espèces bathyales, ainsi qu'*Eurythenes gryllus* parmi les espèces abyssales. Les prélèvements effectués aux stations 3 et 4 à l'aide des nasses orientables de INGRAM et HESSLER (1983), ont montré qu'*Eurythenes gryllus* était plus fréquemment capturé à 2 m au-dessus du fond qu'à l'interface. Cette observation concorde avec celles faites au N.W. de notre zone sur la plaine abyssale (LAMPITT *et al.*, 1983). Dans le Pacifique N., *E. gryllus* est plus abondant entre quelques mètres et 50 m au-dessus du fond que sur le sédiment (INGRAM et HESSLER, 1983). Des observations réalisées aux stations 3 et 4 à l'aide de caméras appâtées montrent que des Amphipodes de grande taille (planche 1, photos A à D) sont attirés à 100 m au-dessus du fond après 2 h 15 d'expérimentation et à 200 m du fond après 4 h. Leur silhouette laisse supposer que ces grands individus appartiennent à l'espèce *Eurythenes gryllus*. Cette espèce a une grande répartition verticale puisqu'elle a été capturée jusqu'à 1 700 m au-dessus de l'interface eau-sédiment (INGRAM et HESSLER, 1983 ; SMITH *et al.*, 1979). La taille des individus photographiés (planche 1, photos A à D) dépasse 80 mm, ce qui correspond bien aux observations de INGRAM et HESSLER (1983). Selon ces auteurs, la taille des individus capturés augmente avec la distance du fond, et tous les individus capturés au-dessus de 50 m sont des femelles. En l'absence de données plus complètes sur la rhéologie, il est difficile de tenter une estimation de densité ; on peut cependant remarquer (fig. 2) qu'à la station 4 de la zone BIOGAS, le nombre d'individus attirés est faible et de l'ordre de 1 individu pour 10 heures de pêche, à 100 m comme à 200 m au-dessus du fond ; il est dans les deux cas une fonction linéaire du temps. Les Amphipodes, qui sont attirés par l'appât, séjournent de longues périodes s'insinuant fréquemment entre les mailles du filet protecteur (planche 1, photos B et C). A l'inverse, les Décapodes observés à cette distance du fond (Pénéides et Sergestides) ne font que de brèves incursions sur l'appât puis s'écartent hors du champ de la caméra.

ÉPIBENTHOS CARNIVORE

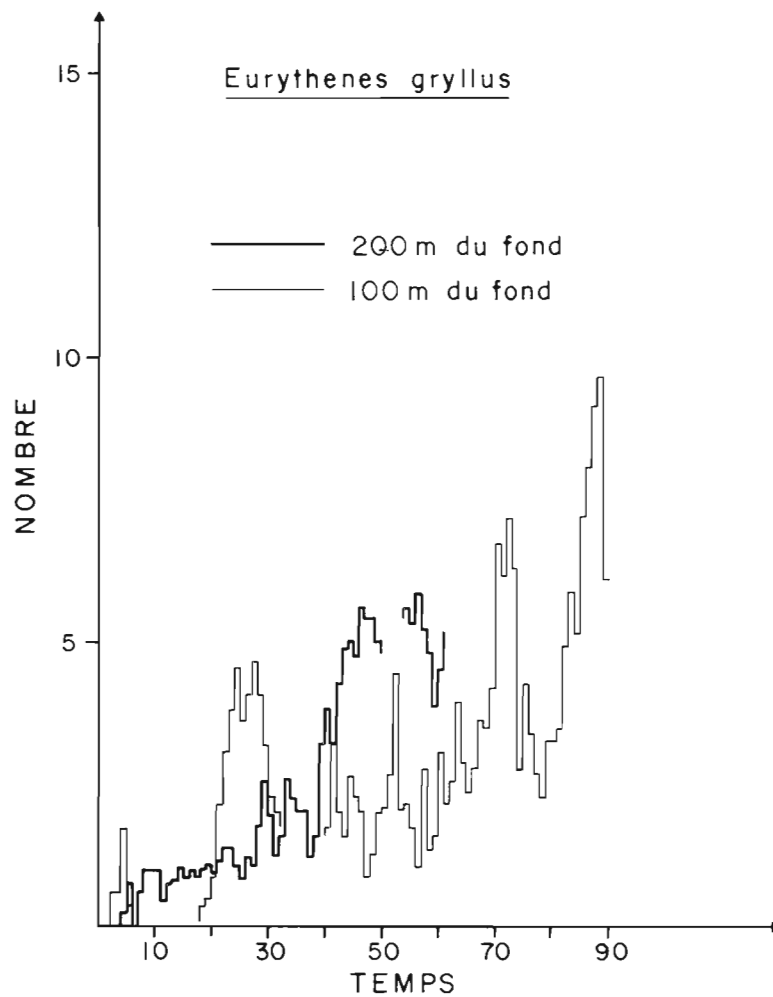


Fig. 2. — Nombre d'*Eurythenes gryllus* observés sur des appâts (albacore) à 100 et 200 m au-dessus du fond par 4 700 m de profondeur en fonction du temps de mouillage.

2.2. DISTRIBUTION SPATIALE DE L'ICHTYOFAUNE CARNIVORE-NÉCROPHAGE

A des profondeurs inférieures à 1 800 m, aucun poisson n'a été récolté dans les nasses appâtées. Sur le plateau de Mériadzek (station 1, 2 100 m de profondeur), les Squalidae dominent l'ichtyofaune. *Centroscyrnus coelolepis* Bocage et Capello, 1864, est la capture la plus fréquente à l'interface

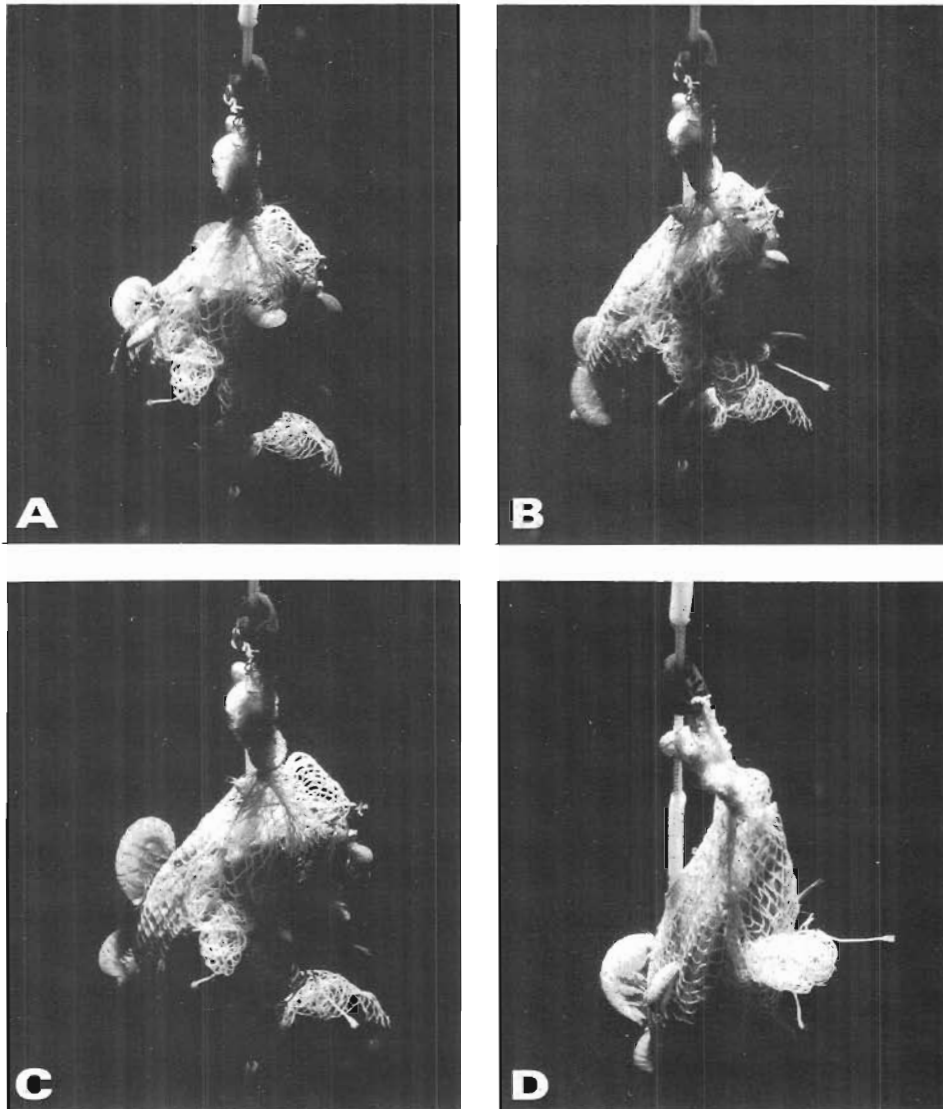


Planche 1
Observations effectuées grâce à des caméras appâtées d'*Eurythenes gryllus* (Amphipode Lysianassidae) 100 m au-dessus du fond par 4 700 m de profondeur. Noter sur les photos B et C les individus qui ont pénétré à l'intérieur du filet de protection.

ÉPIBENTHOS CARNIVORE

(planche 2). Trois autres espèces de poissons sont aussi fréquentes dans ces stations : *Nematonurus armatus* (*) (Macrouridae), *Simenchelys parasitica* (Simenchelyidae) associé aux requins et *Antimora rostrata* (Moridae). Sur le banc Le Danois, on trouve, en outre, *Parabassogigas crassus* (Ophiidae) et *Paraliparis bathybius* (Liparidae). A partir de 2 700 m et jusqu'à la station la plus profonde, les Macrouridae dominent : *Nematonurus armatus* est l'espèce la plus fréquente mais *Chalinura leptolepis* a aussi été récolté. Dans les stations profondes *Gymnolepis ocellatus* (Zoarcidae) est une capture accessoire. Ces espèces ainsi que *Simenchelys parasitica* ont été observées sur les photographies prises par les caméras appâtées aux stations 3 et 4 (4 100 et 4 700 m de profondeur). Un changement se produit donc dans la composition faunistique de l'ichtyofaune entre les profondeurs bathyales et abyssales : dans les zones les plus superficielles les Squalidae dominent alors que plus profondément les Macrouridae sont les plus abondants.

C. coelolepis est un requin benthique partiellement bathypélagique qui peut atteindre des tailles supérieures à un mètre. On le capture assez communément entre 330 et 2 700 m dans l'Atlantique N. et en Méditerranée. Son alimentation semble largement constituée de grands crustacés, de céphalopodes et de poissons (MARSHALL, 1979). A la station 1, sept mètres au-dessus du fond, des requins de grande taille ont été photographiés (planche 2, photos B et C). Ces animaux semblent particulièrement voraces, puisqu'après avoir déchiré le filet protecteur, ils ont avalé des thons d'environ 50 cm de long servant d'appât. Au cours de la même série d'observations, un requin dont la longueur est estimée à plus de 5 m a été photographié (planche 2, photo A). Cette observation peut être rapprochée de celle de ISAACS et SCHWARTZLOSE (1975) montrant un requin de 15 pieds de long par 750 m de profondeur en Méditerranée Occidentale.

A. rostrata peut atteindre une longueur supérieure à 65 centimètres. Il peut être localement abondant et vit aussi bien dans l'océan Atlantique que dans l'océan Pacifique, entre 400 et 2 900 mètres. Sa biologie demeure assez mal connue (IWAMOTO, 1975). Son alimentation, difficile à déterminer de façon précise en raison de l'extroversion stomacale qui affecte la plupart des individus ramenés à la surface, semble faire appel à des Crustacés nageurs et à des Céphalopodes dont certains fragments ont pu être identifiés dans les contenus digestifs. Il est cependant probable que *A. rostrata* capture également des invertébrés benthiques et IWAMOTO (1975), au vu du rostre aplati, estime même que cette espèce est fousseuse. Mais l'on sait (GEISTDOERFER, 1975, 1978 ; MARSHALL, 1979) que nombreuses sont les espèces de poissons, bathyales et abyssales, pourvues de rostre, que l'on avait crues, mais à tort, fousseuses. Ainsi l'idée de Macrouridae qui « fouillent la vase avec leur museau en forme de pelle » (JOUBIN, 1933 ; BERTIN, 1958), si elle n'est pas totalement fautive, est du moins largement insuffisante. *A. rostrata* se déplace rapidement puisqu'il nage à une vitesse analogue à celle de *Salmo gairdneri*, 39 cm/s (COHEN, 1977).

Les photographies d'appâts et les captures régulières par nasses et chaluts confirment l'importance des populations de *Nematonurus armatus* dans la plaine abyssale. Cette espèce a une vaste répartition tant bathymétrique que géographique puisqu'elle vit entre 282 et 4 700 m., aussi bien

(*) Certains systématiciens attribuent cette espèce au genre *Coryphaenoides* et créent le sous-genre *Nematonurus*.

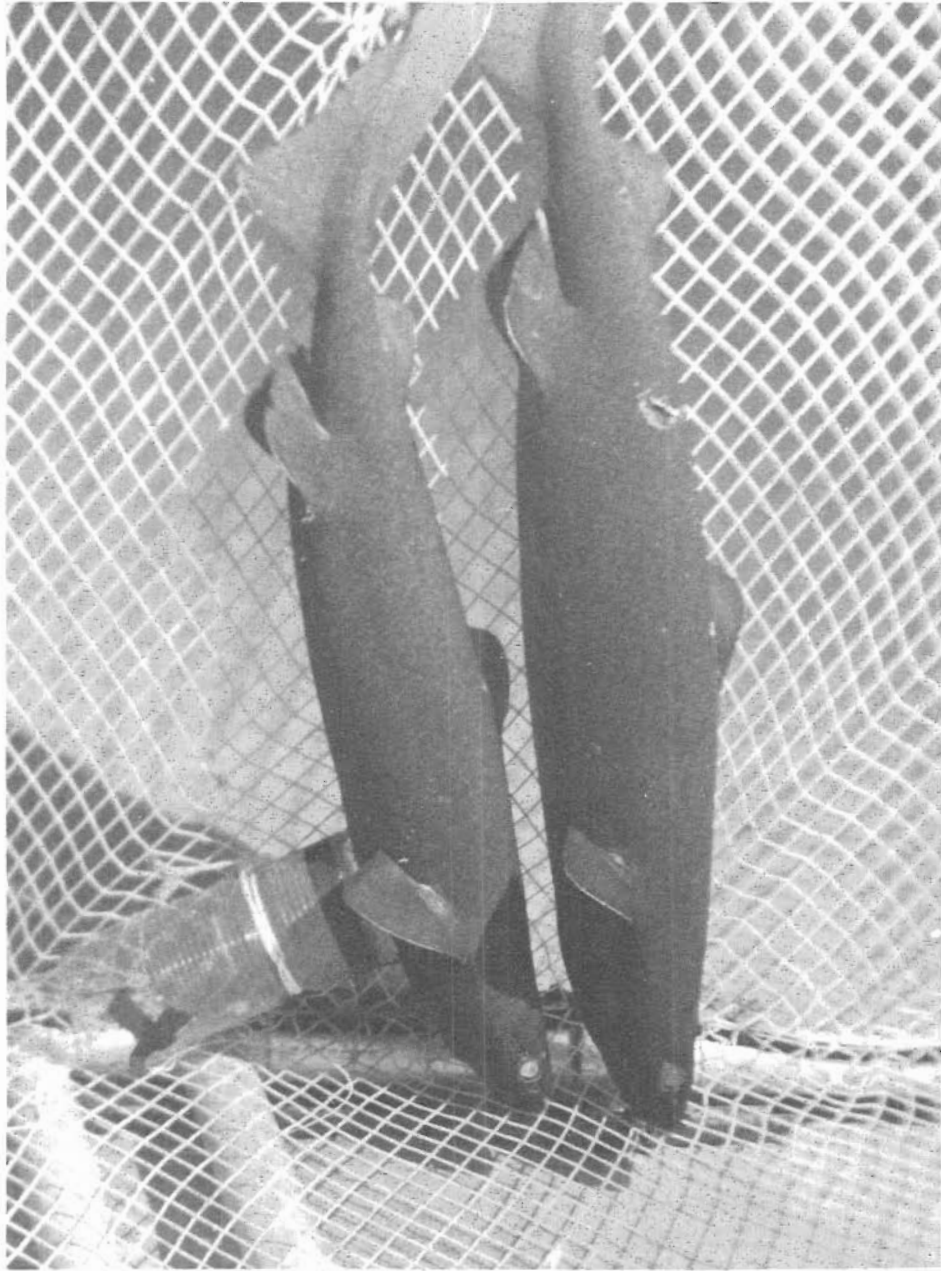


Planche 2
Centroscymnus coelolepis capturé par 1 980 m de profondeur (station 6) dans la
« Nasse-caméra ».

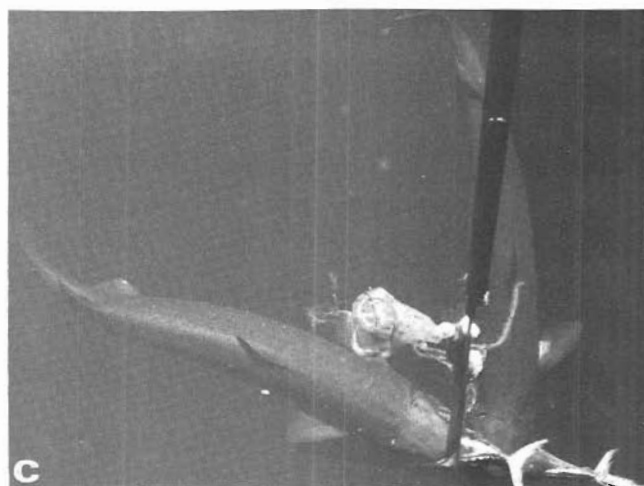
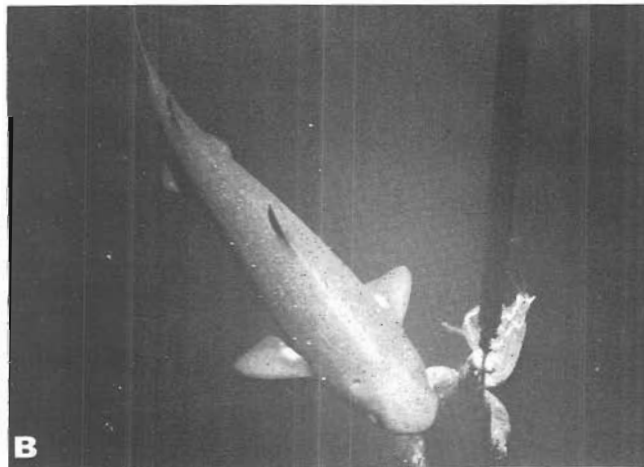


Planche 3
Mouillage de caméra appâtée par 2 100 m de profondeur sur la terrasse de Mériadzek, 7 m au-dessus du fond. On remarquera la grande taille des requins, en particulier celui de la photographie A par rapport à l'appât constitué de thons d'environ 50 cm de longueur.

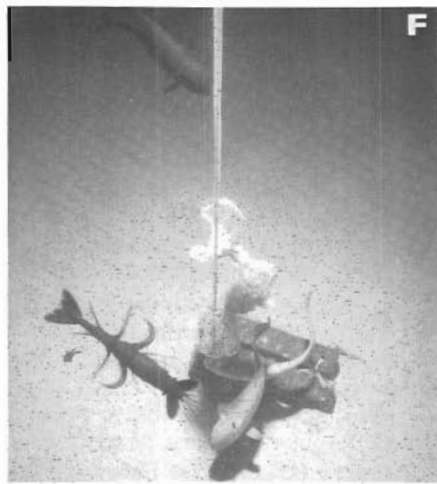
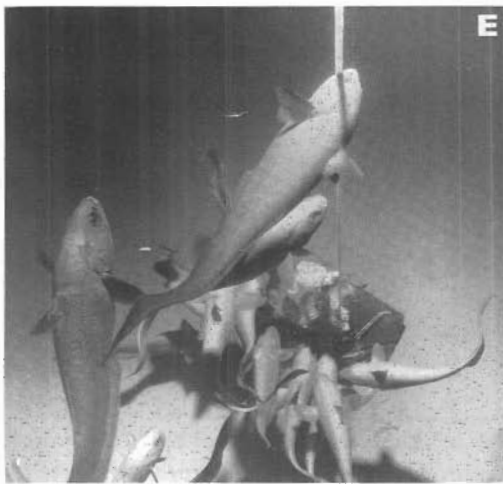
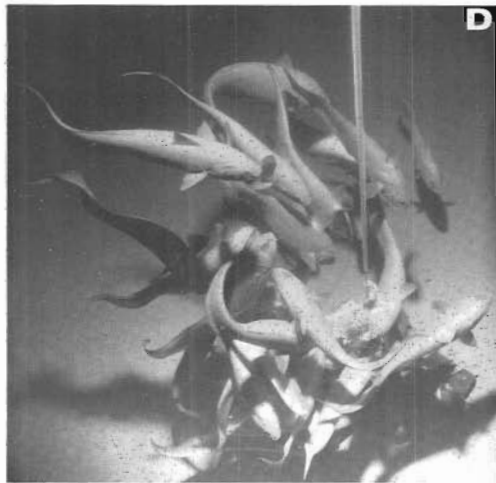
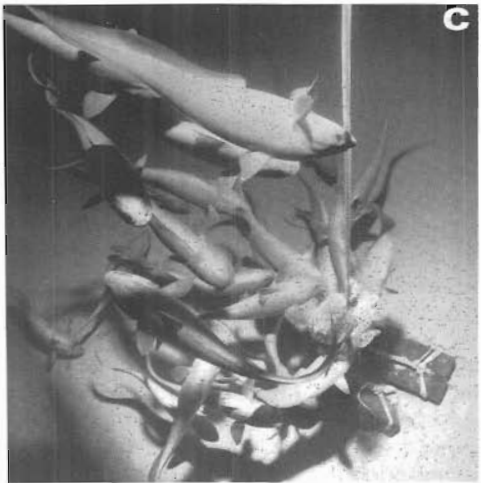
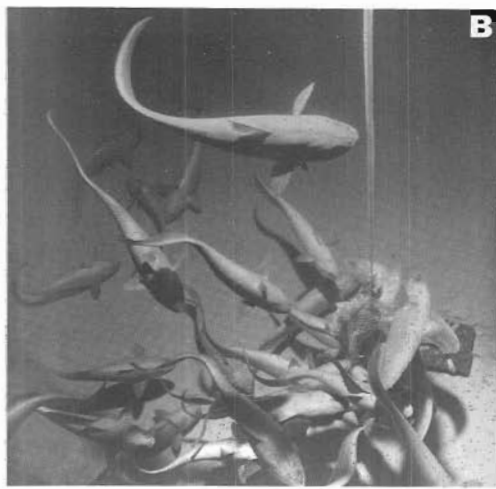
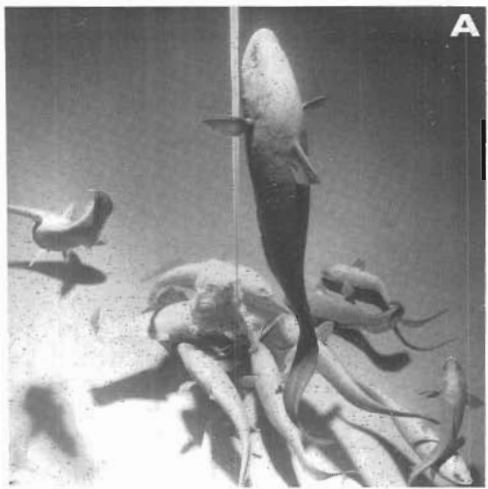


Planche 4
Différentes vues de l'expérience d'attraction des poissons carnivores par 4 700 m de profondeur. Le décapode photographié en F est attribuable à l'espèce *AcanthePHYra pelagica*. La plupart des poissons sont des Macrouridae appartenant à l'espèce *Nematonurus armatus*.

ÉPIBENTHOS CARNIVORE

dans tout l'océan Atlantique que dans les océans Indien et Pacifique. *N. armatus* est un des Macrouridae qui atteint les plus grandes tailles (de l'ordre du mètre) et les exemplaires que nous avons capturés sur la plaine abyssale sont tous de longueur supérieure à 40 cm et, pour la plupart, longs de 60 à 85 cm. L'attrance de *N. armatus* pour les appâts montre à l'évidence que l'espèce est non seulement prédatrice, mais aussi nécrophage, et qu'elle est attirée par la présence de corps étrangers : de cadavres, d'appâts qu'elle peut localiser rapidement. Le sens somatique, les organes du goût, l'odorat et la vue des Macrouridae sont en effet bien développés (GEISTDOERFER, 1978, 1979, 1982). Il faut enfin remarquer que, fréquemment, dans les estomacs de *N. armatus* figurent des débris de végétaux (HAEDRICH et HENDERSON, 1974 ; GEISTDOERFER, 1975, 1978) dont l'importance, dans la chaîne alimentaire profonde, a été soulignée par WOLF (1979). L'alimentation de ce grand carnivore est désormais bien connue (HAEDRICH et HENDERSON, 1974 ; PEARCY et AMBLER, 1974 ; GEISTDOERFER, 1975, 1978). Les jeunes *N. armatus* (jusqu'à une longueur de 30 cm), qui vivent à des profondeurs inférieures à 1 800 m (Mc LELLAN, 1977), ont un régime alimentaire composé de proies appartenant à l'épifaune benthique (Amphipodes, Isopodes, Cumacés, Polychètes, Holothuries...). Celui des individus âgés, qui vivent eux sur la plaine abyssale, comporte à la fois des proies provenant de l'épifaune benthique, des proies planctoniques (Copépodes, Euphausiacés...) et, pour l'essentiel, de proies pélagiques nageuses qui sont largement dominantes : Céphalopodes (*Enoploteuthidae*, *Histioteuthidae*, *Gonatidae*) et poissons méso, bathy et abyssopélagiques, tels que *Chauliodus* ou *Serrivomer*... *N. armatus*, lorsqu'il a une taille suffisante pour capturer ces grandes proies nectoniques, s'éloigne donc du fond, menant une existence pour partie benthopélagique ; il effectue en pleine eau des déplacements verticaux de plus ou moins grande ampleur. Un tel comportement n'est pas exceptionnel chez des poissons considérés comme « benthiques », notamment les Macrouridae (GEISTDOERFER, 1978, 1979) : ainsi le grand Macrouridae de l'Atlantique N., *Coryphaenoides rupestris*, se nourrit presque exclusivement de proies nectoniques : Crustacés Décapodes (Pasipteraeidae...) et poissons (GEISTDOERFER, 1976, 1979). Il a été capturé entre 1 000 et 2 100 m, à des distances du fond allant de 270 à 1 440 m (HAEDRICH, 1974) et des observations analogues ont été faites chez *Coryphaenoides pectoralis* et *Coryphaenoides acrolepis* (IWAMOTO et STEIN, 1974). Il a aussi été montré que la taille individuelle de *N. armatus* augmente avec la profondeur (STEIN and PEARCY, 1982 ; POLLONI *et al.*, 1979), indépendamment de la distance à la côte (STEIN et PEARCY, 1982).

Cette ichtyofaune abyssale est donc constituée de grands poissons, relativement abondants et très mobiles, qui se situent au sommet de la chaîne trophique profonde. Par leurs fèces et leurs cadavres, ils peuvent jouer un grand rôle dans l'apport de matières organiques en profondeur. Benthopélagiques, ils représentent un important facteur de transfert d'énergie du milieu pélagique vers le benthos, et d'une profondeur à une autre (GEISTDOERFER, 1975, 1978). Cette faune benthopélagique comprend d'autres groupes nectoniques que les poissons, en particulier des Octopodes (ROPER et BRUNDAGE, 1972), mais ce sont les poissons qui y dominent largement avec les familles des Squalidae, des Halosauridae, des Notacanthidae, des Brotulidae, des Synphobranchidae, des Moridae et des Macrouridae.

ÉPIBENTHOS CARNIVORE

Le comportement des Macrouridae autour de l'appât est illustré par la figure 3. Les poissons se concentrent autour de l'appât dans les phases de courant maximum alors qu'ils se dispersent lorsque l'intensité du courant est inférieure au seuil de démarrage du rotor du courantomètre (2 cm/s). Cette corrélation est surtout marquée lors de la première période de marée. Au cours du deuxième cycle le regroupement des poissons autour de l'appât est beaucoup plus rapide puisqu'ils s'éloignent peu de l'appât au cours de la période d'étalement du courant. Les variations de fréquence inférieure à la demi-période de marée semblent dues à un comportement de groupe de ces carnivores : l'attaque de l'appât par un individu provoque une concentration immédiate de ses congénères autour de l'appât. La relation entre l'intensité des courants et la concentration des poissons carnivores avait déjà été mise en évidence par GUENNEGAN et RANNOU (1979) à la station 6 de la zone BIOGAS, au moyen de la nasse-caméra. LAMPITT *et al.* (1983) ont fait une observation comparable : il se produit une augmentation rapide du nombre de poissons autour de l'appât après une attaque par un seul individu.

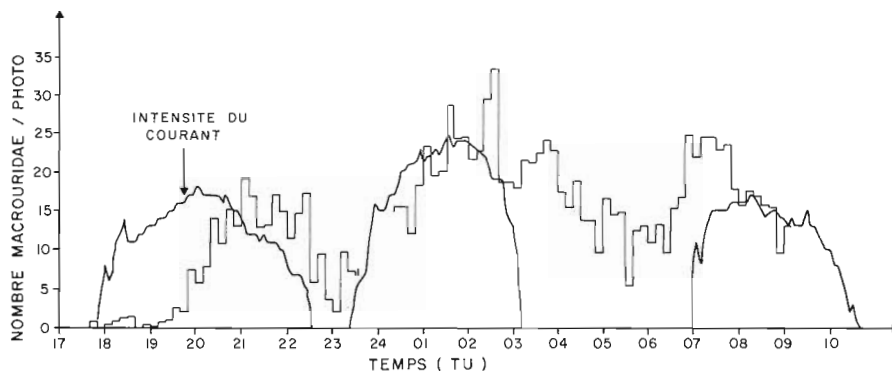


Fig. 3. — Nombre de Macrouridae (principalement *Nematonurus armatus*) observés sur une aire d'environ 35 m² autour d'un appât par 4 700 m de profondeur en fonction du temps de mouillage. L'intensité du courant (non dimensionnée) à 20 m du fond est portée sur le même graphique. Le seuil de démarrage du courantomètre Aanderaa est de 2 cm/s.

3. DENSITÉ DES POISSONS CHAROGNARDS ÉPIBENTHIQUES

La difficulté d'estimer l'abondance de l'épifaune nageuse tient en premier lieu à sa mobilité et à sa capacité d'évitement des engins de collecte. L'étude de la relation entre l'abondance de l'ichtyofaune concentrée par un appât et l'extension spatiale du panache attractif peut fournir une bonne estimation de la répartition des poissons nécrophages. Cependant, pour utiliser cette méthode d'estimation, un certain nombre d'hypothèses simplificatrices doivent être vérifiées en première approximation :

ÉPIBENTHOS CARNIVORE

1) Le facteur principal d'attraction des poissons charognards est d'ordre chimique.

2) Le volume du panache attractif est défini par le seuil de détection du poisson.

3) Tous les poissons situés dans le panache attractif sont capables de localiser l'appât et de le retrouver très rapidement.

4) La population de poissons est spatialement homogène aux échelles considérées (quelques hectares).

Sous ces hypothèses, la concentration de poissons devient proportionnelle au volume balayé par le panache attractif au cours du temps. Le problème est, dès lors, ramené à la connaissance de ce volume dans un fluide dont les mouvements possèdent une gamme riche d'échelles de temps et d'espace. Pour progresser, une hypothèse supplémentaire doit être faite sur la physique des processus de mélange.

5) Le mélange s'effectue dans un plan horizontal. En effet, advection et diffusion turbulente horizontale sont, en général, supérieures de plusieurs ordres de grandeur aux paramètres verticaux. Ceci permet de ramener le problème à la détermination de l'aire horizontale du panache attractif en fonction du temps. Ce choix est bien évidemment renforcé si la population de poissons est démersale.

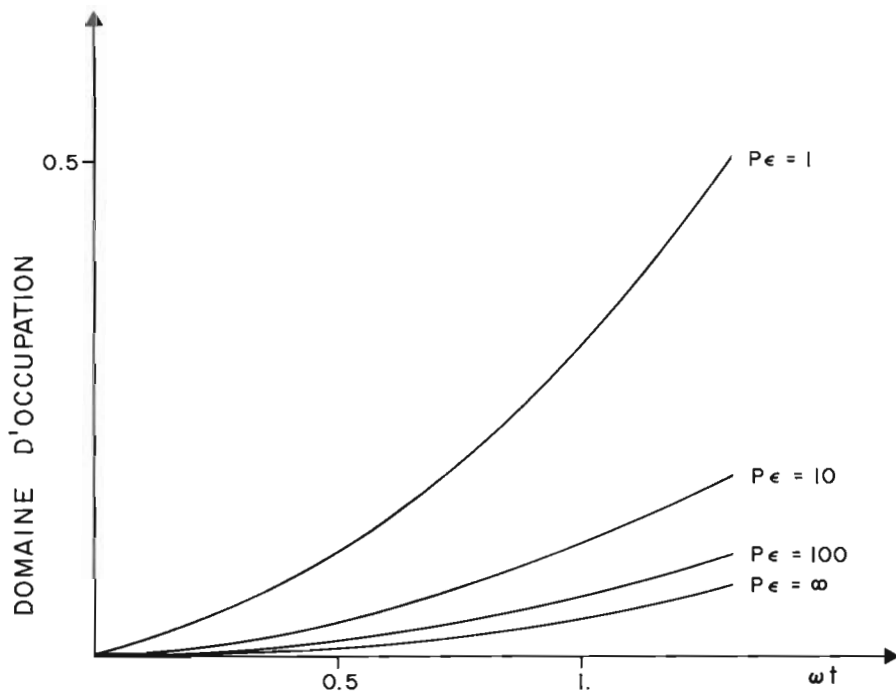


Fig. 4. — *Domaine d'occupation (ici non dimensionnée) du panache de l'appât sous l'influence de l'advection due aux courants de marée et de la diffusion turbulente horizontale en fonction de la pulsation de la marée.*

Le courant dans la région BIOGAS est dominé par la marée semi-diurne aux échelles de temps de l'expérience considérée ici. Il est donc important de modéliser correctement le mélange par un courant oscillant à la période M_2 . Ce courant sera supposé constant dans l'espace. Le choix du coefficient de diffusion turbulente horizontale est comme toujours assez arbitraire : une analyse dimensionnelle indique que des petits tourbillons de vitesse u_c et d'échelle l effectuent un mélange dont le coefficient de diffusion K_H est $u_c l$. Pour $u_c = 1$ cm/s et $l = 10$ m, K_H atteint 10^3 cm²/s. C'est la valeur plausible que nous retiendrons ici.

Un nombre sans dimension, le nombre de Peclet P_G permet de jauger les effets d'advection vis-à-vis des effets de diffusion. Dans le cas d'un courant d'amplitude U , oscillant à la fréquence ω , il se définit comme :

$$P_E = U^2/K_H\omega$$

L'intérêt de ce nouveau modèle de mélange par un courant oscillant est que, pour des temps inférieurs à la période de l'oscillation, l'aire du panache est peu sensible au nombre de Peclet et au choix du coefficient de diffusion horizontale. Les détails du modèle et la méthode de résolution sont indiqués dans l'annexe. Les variations temporelles de l'aire du panache (non dimensionnée par U^2/ω^2) sont indiquées sur la figure 2 pour différentes valeurs de P_E . On remarquera que l'aire balayée après un cycle de marée varie seulement d'un facteur 3 quand le nombre de Peclet varie d'un facteur 100. A la différence d'un courant constant en l'absence totale de diffusion horizontale ($P_E \rightarrow \infty$) un courant oscillant effectue déjà un mélange sur une aire évidemment bornée. Nous avons choisi finalement une valeur de $P_E = 75$ pour comparer les résultats du modèle aux sites 3 et 4. Cette estimation a été effectuée à partir de l'amplitude du courant de marée mesuré et du choix du coefficient de diffusion horizontale présenté ci-dessus. L'aire du panache est par contre très sensible à la valeur du courant de marée U . A la station 4 nous disposons de mesures de courant pendant l'expérience d'attraction, tandis qu'à la station 3 la valeur de U a été estimée à partir d'un spectre d'énergie cinétique construit grâce à un enregistrement de courant de longue durée postérieur à l'expérience d'attraction dont il est question ici. Les amplitudes estimées sont respectivement de 3,25 et 5 cm/s pour les stations 3 et 4 dont les profondeurs respectives sont 4 195 et 4 700 m.

Sur la figure 5a et b nous avons tracé, sur un cycle de marée, le nombre observé de poissons attirés en fonction du temps et le nombre théorique proportionnel à l'aire du panache calculée par le modèle. Nous pouvons dire que l'accord entre modèle et observations est raisonnable si les concentrations sont d'environ 20 poissons à l'hectare. A la station 4 notamment, l'accord sur un cycle de marée semble fournir un test assez positif du modèle. La comparaison à la station 3 semble plus discutable. Les incertitudes sur l'amplitude du courant et le nombre de Peclet incitent à penser que l'ordre de grandeur des concentrations prédites ci-dessus est correct à un facteur 2 près. L'extension de la comparaison entre modèle et observation au-delà d'un cycle de marée est rendue plus complexe pour deux raisons : la première due au modèle vient du fait que le courant étant périodique il y a recouvrement des aires balayées. La deuxième raison tient à la constance de l'intensité de la source attractive qui doit diminuer au cours du temps.

ÉPIBENTHOS CARNIVORE

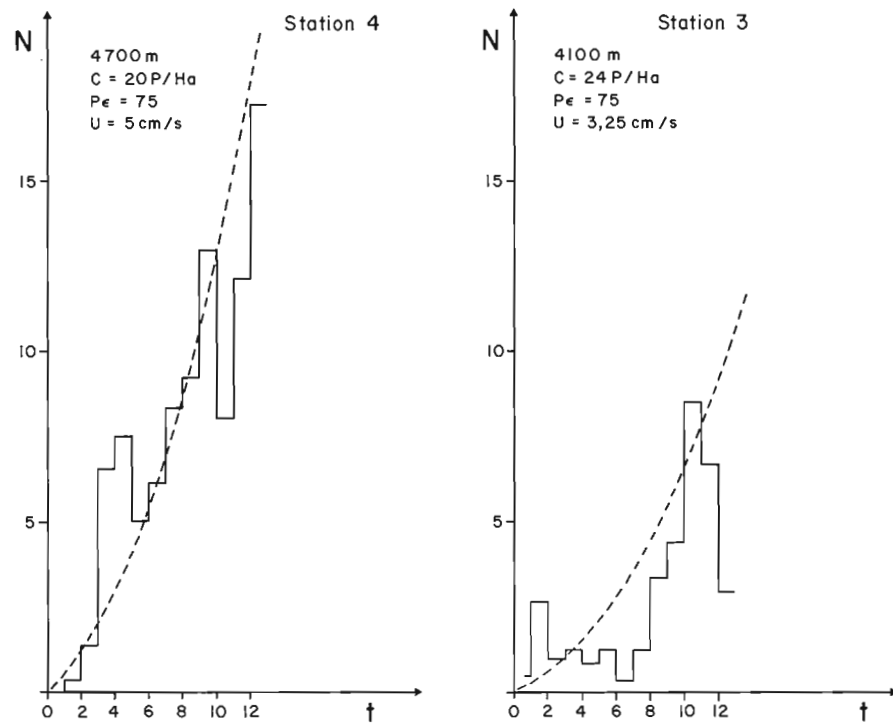


Fig. 5. — Ajustement de la courbe théorique d'attraction des Macrouridae en fonction du temps pour le premier cycle de marée aux observations réalisées à l'interface par 4 700 m de profondeur ($d = 20 \text{ ind./ha}$, $PE = 75$) et 4 100 m de profondeur ($d = 24 \text{ ind./ha}$, $PE = 75$).

Ces estimations sont assez cohérentes avec les observations effectuées par GRASSLE *et al.* (1975) à partir du submersible « ALVIN » par 1 830 m : le nombre de Macrouridae, compté directement par les « plongeurs », était de 44 individus/ha. Ces auteurs, dans leur discussion, soulignaient que les poissons démersaux ou benthopélagiques ne semblaient aucunement affectés par la présence du submersible et qu'ils manifestaient au contraire une certaine attirance pour les zones où le sédiment était perturbé. Cette attraction des Macrouridae par une perturbation du sédiment a aussi été remarquée par WOLFF (1971) au cours de la plongée 7 du bathyscaphe français « ARCHIMÈDE », par 4 160 m, près de l'île de Madère.

Chaque méthode utilisée pour l'estimation de la densité des poissons carnivores présente des limitations inhérentes qui peuvent biaiser les résultats. La présente méthode nécessite la vérification de nombreuses hypothèses simplificatrices qui peuvent être valides ou ne pas l'être. Si les poissons carnivores remontent le courant, cette estimation peut être exacte. À l'inverse, si les poissons viennent d'une région extérieure au panache d'attraction, la densité estimée ici est sans doute surévaluée. L'avantage majeur de cette méthode reste la possibilité d'estimation des densités d'animaux qui ont un comportement d'évitement par rapport aux autres

engins de prélèvement. Les perturbations causées par le submersible pourraient donc avoir un effet attractif et conduire à une légère surestimation de la population de Macrouridae. Par contre, l'estimation de HAE-DRICH et ROWE (1977) effectuée à l'aide d'un chalut à crevette de 41 pieds ne peut conduire qu'à une sous-estimation, soit 2,4 à 2,9 g/m². En effet, l'emploi récent, dans nos campagnes, d'une balise acoustique « engin » placée à proximité du chalut, a démontré le trajet erratique de ce type d'art traînant, conduisant à une surestimation de la surface réellement échantillonnée. Ces auteurs ont estimé à 11,7 kg/ha la biomasse, en poids frais, de l'ichtyofaune par 2 786 m de profondeur dans l'Atlantique N.W. Le poids moyen des Macrouridae capturés par nasse étant de 1,2 kg dans notre zone d'étude, la biomasse des Macrouridae, exprimée en poids frais, varie dans nos deux stations entre 24 et 29 kg/ha, soit 2,4 à 2,9 g/m².

Des mesures de respiration effectuées par SMITH (1978), par 3 650 m de fond, sur *Nematonurus armatus*, espèce dominante des Macrouridae de la zone étudiée, nous permettent d'estimer les besoins énergétiques des Macrouridae respectivement à 0,09 et/ 0,08 mg C/m²/j aux deux stations 3 et 4 ; ceci correspond à 2-3 % selon les stations des apports verticaux de carbone organique particulaire (KHRIPOUNOFF *et al.* [5]). Ces valeurs sont très voisines de celles de SMITH et WHITE (1982) qui évalue à 1 % du flux particulaire organique les besoins des organismes benthopélagiques carnivores-nécrophages, et concordent avec la règle générale des 10 % (LINDEMAN, 1942), entre deux niveaux trophiques successifs.

Nous tenons à exprimer notre gratitude à A. COLIN DE VERDIÈRE pour son aide dans la conception du modèle physique, ainsi qu'à tous ceux qui nous ont aidés pour la mise en œuvre du matériel à la mer, P. BRIAND, J. C. CAVAREC, P. CRASSOUS, Y. GUENNEGAN, P. JEGOT et R. WILTKE.

ALBERT DE MONACO - 1889 - Recherches des animaux marins. Progrès réalisés sur l'Hirondelle dans l'outillage spécial. *C.R. Séances Congr. Inter. Zoologie*, Paris, 1889, pp : 133-160.

BERTIN, L. - 1958 - Famille des Macrouridae - *in* : *Traité de Zoologie*, P. P. Grassé, 13 (3), 2 367 p.

COHEN, D. M. - 1977 - Swimming performance of the Gadoid fish *Antimora rostrata* at 2 400 meters. *Deep-Sea Res.*, 24 : 275-277.

DAHL, E., LAUBIER, L. SIBUET, M. et STRÖMBERG, O. - 1977 - Some quantitative results on benthic communities of the deep Norwegian sea. *Astarte*, 5 : 61-79.

DAYTON, P. K. et HESSLER, R. R. - 1972 - Role of biological disturbance in maintaining diversity in the deep-sea. *Deep-Sea Res.*, 19 : 199-208.

DEMING, J. D. et COLWELL, R. R. - 1981 - Barophilic bacteria associated with deep-sea animals. *Bioscience*, 31 (7) : 507-511.

GEISTDOERFER, P. - 1975 - Écologie alimentaire des Macrouridae (Téléostéens, Gadiformes). Alimentation. Morphologie et histologie de l'appareil digestif. Place des Macrouridae dans la chaîne alimentaire profonde. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Paris VI, 315 p.

GEISTDOERFER, P. - 1976 - Alimentation de deux Macrouridae de l'Atlantique N. : *Macrourus berglax* et *Coryphaenoides rupestris* (Téléostéens, Gadiformes). *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 40 (3-4) : 579-580.

GEISTDOERFER, P. - 1978 - Écologie alimentaire des Macrouridae. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 42 (3) : 177-260.

ÉPIBENTHOS CARNIVORE

- GEISTDOERFER, P. - 1978-79 - Connaissances nouvelles sur la biologie de la famille des Macrouridae (Téléostéens, Gadiformes). *Vie et Milieu*, 28-29 (2), sér. AB : 323-351.
- GEISTDOERFER, P. - 1979 - Alimentation du grenadier, *Coryphaenoides rupestris* dans l'Atlantique N.E. *Cons. int. Explor. Mer*, CM 1979/G31 : 10 p.
- GEISTDOERFER, P. - 1981 - Morphologie et histologie de l'appareil digestif des Macrouridae (Téléostéens). I- Morphologie de l'appareil digestif. *Cybium*, 3^e sér., 5 (2) : 3-44.
- GEISTDOERFER, P. - 1981 - Morphologie et histologie de l'appareil digestif des Macrouridae (Téléostéens). II- Histologie de l'appareil digestif. *Cybium*, 3^e sér., 5 (4) : 3-22.
- GRASSLE, J. F., SANDERS, H. L., HESSLER, R. R., ROWE, G. T. et Mc LELLAN, T. - 1975 - Pattern and zonation : a study of the bathyal megafauna using the research submersible « Alvin ». *Deep-Sea Res.*, 22 : 457-481.
- GUENNEGAN, Y. et RANNOU, M. - 1979 - Semi-diurnal rhythmic activity in deep-sea benthic fishes in the bay of Biscay. *Sarsia*, 64 : 113-116.
- HAEDRICH, R. L. - 1974 - Pelagic capture of the epibenthic rattail *Coryphaenoides rupestris*. *Deep-Sea Res.*, 21 : 977-979.
- HAEDRICH, R. L. and HENDERSON, N. R. - 1974 - Pelagic food of *Coryphaenoides armatus*, a deep benthic rattail. *Deep-Sea Res.*, 21 : 739-744.
- HAEDRICH, R. L. et ROWE, G. T. - 1977 - Megafaunal biomass in the deep-sea. *Nature*, 269 (5624) : 141-142.
- HESSLER, R. R., INGRAM, C. L. YAYANOS, A. A. et BURNETT, B. R. - 1978 - Scavenging amphipods from the floor of the Philippine Trench. *Deep-Sea Res.*, 25 : 1029-1047.
- INGRAM, C. L. et HESSLER, R. R. - sous presse - Distributional and behavioral patterns of scavenging amphipods from the central north Pacific. *Deep-Sea Res.*, 30 : 683-706.
- ISAACS, J. D. et SCHWARTZLOSE, R. A. - 1975 - Active animals of the deep-sea floor. *Scient. Amer.*, 233 (4) : 84-91.
- IWAMOTO, T. and STEIN, D. L. - 1974 - A systemic review of the rattail fishes (Macrouridae : Gadiformes) from Oregon and adjacent waters. *Occas. Pap. Calif. Acad. Sci.*, 111, 79 pp.
- IWAMOTO, T. - 1975 - The abyssal fish *Antimora rostrata* (Günther). *Comp. Biochem. Physiol.*, 52B : 7-11.
- JANNASH, H. W., CUHEL, R. L., WIRSEN, C. O. et TAYLOR, C. D. - 1980 - An approach for *in situ* studies of deep-sea amphipods and their microbial gut flora. *Deep-Sea Res.*, 27A : 867-872.
- JOUBIN, L. - 1933 - Comment se nourrissent les animaux des grandes profondeurs. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 624 : 1-15.
- KHRIPOUNOFF, A., CRASSOUS, P. DESBRUYÈRES, D. et LE COZ, J. R. 1985 - Etude du flux organique particulaire et de ses transformations à l'interface eau-sédiment dans l'écosystème profond du golfe de Gascogne. *In* : Peuplements profonds du golfe de Gascogne. IFREMER, [5].
- LAMPITT, R. S., MERRET, N. R. and THURSTON, M. H. - 1983 - Inter-relations of necrophagous amphipods, a fish predator, and tidal currents in the deep sea. *Mar. Biol.*, 74 : 73-78.
- MARSHALL, N. B. - 1979 - *Developments in Deep-Sea Biology* - Blandford Press Ltd, 566 p.
- Mc LELLAN, T. - 1977 - Feeding strategies of the macrourids. *Deep-Sea Res.*, 24 : 1019-1036.
- PEARCY, W. G. et AMBLER, J. W. - 1974 - Food habits of deep-sea macrourid fishes off the Oregon coast. *Deep-Sea Res.*, 21 : 745-759.
- POLLONI, P., HAEDRICH, R., ROWE, G. and CLIFFORD, C. H. - 1979 - The size-depth relationship in deep ocean animals. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 64 : 36-46.
- RANNOU, M. et NOUGHER, J. - 1974 - Pêches abyssales aux casiers. *Ann. Inst. océanogr.*, Paris, 50 (2) : 139-143.

ÉPIBENTHOS CARNIVORE

- ROPER, C. F. E. et BRUNDAGE, W. L. - 1972 - Cirrate octopods with associated deep-sea organisms: new biological data based on deep benthic photographs (Cephalopods). *Smithsonian Contrib. Zool.*, 121 : 46 p.
- SESSIONS, M. H., ISAACS, J. D. et SCHWARTZLOSE, R. A. - 1968 - A camera system for the observation of deep-sea marine life. *In* : Underwater Photooptical Instrumentation Seminar, San Diego, Calif.
- SMITH, K. L., Jr. - 1978 - Metabolism of the abyssal rattail *Coryphoenoides armatus* measured *in situ*. *Nature*, 274 : 362-364.
- SMITH, K. L., Jr., WHITE, G. A. LAVER, M. B. Mc CONNAUGHEY, R. R. and MEADOR, J. P. - 1979 - Free vehicle capture of abyssopelagic animals. *Deep-Sea Res.*, 26 : 57-64.
- SMITH, K. L., Jr., et WHITE, G. A. - 1982 - 12- Ecological energetic studies in the deep-sea benthic boundary layer : *in situ* respiration studies, pp. 279-300. *In* the environment of the deep-sea, 371 p., Ernst W. G. et J. G. Morin, edit., Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
- STEIN, D. L. and PEARCY, W. G. - 1982 - Aspects of reproduction, early life history, and biology of macrourid fishes off Oregon, U.S.A. *Deep-Sea Res.*, 29 : 1313-1329.
- VANGRIESHEIM, A. - 1984 - Hydrologie et circulation profonde de la zone BIOGAS. *In* : Peuplements profonds du golfe de Gascogne, IFREMER, [3].
- WOLFF, T. - 1971 - Archimède dive 7 to 4 160 m at Madeira : observations and collecting results. *Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren*, 134 : 127-147.
- WOLFF, T. - 1979 - Macrofaunal utilization of plant remains in the deep-sea. *Sarsia*, 64 : 117-136.
- YAYANOS, A. A. et NEVENZEL, J. C. - 1978 - Rising-particle hypothesis : rapid ascent of matter from the deep ocean. *Naturwissenschaften*, 65 : 255-256.
- YAYANOS, A. A., DIETZ, A. S. et VAN BOXTEL, R. - 1979 - Isolation of a deep-sea barophilic bacterium and some of its growth characteristics. *Science*, 205 : 808-810.

ÉPIBENTHOS CARNIVORE

NOTE

(A. COLIN DE VERDIÈRE)

La concentration C d'un traceur dans un plan horizontal, au sein d'un fluide animé par un courant oscillant u , indépendant de la position, et par une turbulence de petite échelle, caractérisée par un coefficient de diffusion K_H , obéit à l'équation suivante :

$$\frac{\partial C}{\partial t} + u \Delta C = K_H \Delta^2 C + Q(x, t)$$

Q , la fonction source sera supposée ponctuelle et constante dans le temps à partir d'une origine $t = 0$. Plutôt que de calculer la solution $C(x, t)$ en tous points, le moment d'inertie et le centre de gravité de la concentration peuvent permettre d'estimer grossièrement l'aire balayée par le traceur de façon beaucoup plus rapide. Si les crochets $\langle \rangle$ dénotent l'intégration bidimensionnelle $\int dx_1 dx_2$, il est possible d'obtenir la hiérarchie des moments de la concentration :

$$\frac{\partial \langle C \rangle}{\partial t} = Q$$

$$\frac{\partial \langle x_i C \rangle}{\partial t} = u_i \langle C \rangle, \quad i = 1, 2$$

$$\frac{\partial \langle x_i^2 C \rangle}{\partial t} = 2 u_i \langle x_i C \rangle + 2 K_H \langle C \rangle$$

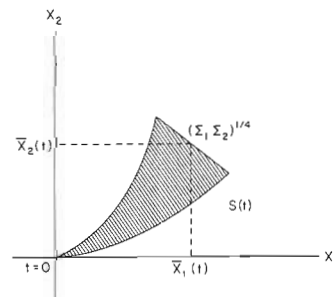
Ces équations sont aisées à intégrer dans le cas d'un courant oscillant $u = (u_1 \cos \omega t, u_2 \sin \omega t)$. Le centre de gravité $\bar{x}_i = \langle x_i C \rangle / \langle C \rangle$ et la distribution autour de ce centre de gravité $\Sigma_i = \langle (x_i - \bar{x}_i) C \rangle / \langle C \rangle$ s'en déduisent :

$$\frac{\bar{x}_1}{L_1} = Z \left(\frac{\sin Z}{Z} + \frac{\cos Z - 1}{Z^2} \right)$$

$$\frac{\bar{x}_2}{L_2} = Z \left(-\frac{\cos Z}{Z} + \frac{\sin Z}{Z^2} \right)$$

$$\frac{\Sigma_1}{L_1^2} = 1/2 \left[1 - 2 \frac{(\cos Z - 1)^2}{Z^2} - \frac{\sin 2Z}{2Z} \right] + Z/PE_1$$

$$\frac{\Sigma_2}{L_2^2} = 1/2 \left[1 - \frac{2 \sin^2 Z}{Z^2} + \frac{\sin 2Z}{2Z} \right] + Z/PE_2$$



où $L_i = u_i/\omega$ est une échelle de longueur, PE_i le nombre de Peclet $u_i/K_H \omega$ et $Z = \omega t$.

A partir de ces résultats analytiques, l'aire S balayée par le panache au cours du temps a été définie comme :

$$\frac{S(Z)}{L^2} = \int_0^Z (\Sigma_1 \Sigma_2)^{1/4} (x_1^2 + x_2^2)^{1/2} dZ.$$

en posant pour simplifier $u_1 = u_2$.

L'intégrale ci-dessus a été évaluée numériquement pour différentes valeurs de PE sur la figure 2 pour des valeurs de Z variant de 0 à 1. Au-delà d'une période, en effet, la formule ci-dessus qui suppose un non recouvrement du panache sur lui-même n'est plus valable.

IV. GROUPES ZOOLOGIQUES

*Liste et effectifs des groupes zoologiques envoyés
aux spécialistes pour étude*

PROTOZOAIRE	60 lots TENDAL O. + 30 lots VENEC-PEYRÉ M. T. *
SPONGIAIRES	102 lots non étudiés
HYDROZOAIRE	49 lots VERVOORT W. + 61 lots PETERSEN K.
OCTOCORALLIAIRES	85 lots GRASSHOFF M.
HEXACORALLIAIRES	1 650 RIEMANN-ZURNECK K. + 267 DOUMENC D.
SCLERACTINIAIRES	9 732 ZIBROWIUS H.
PLATHELMINTHES	280 indéterminables
NEMERTES	714 GIBSON R.
NEMATODES	14 252 VITIELLO P. et VIVIER M. H. + 38 566 PETER A. + 80 DECRAEMER W.
POLYCHETES	48 633 DESBRUYÈRES D. + LAUBIER L. + O'CONNOR B. + MIURA T. + KOLMER D.
OLIGOCHETES	100 ERSEUS C.
SIPUNCULIENS	3 450 CUTLER E.
ECHIURIENS	56 DATTA GUPTA A.
BRYOZOAIRE	72 lots HAYWARD P. J.
BRACHIOPODES	1 332 COOPER A. + LAURIN B.
PRIAPULIENS	8 VAN DER LAND J.
APLACOPHORES	1 702 SCHELTEMA A.
POLYPLACOPHORES	4 KAAS P.
GASTEROPODES	13 549 BOUCHET Ph.
SCAPHOPODES	4 821 MÉTIVIER B.
BIVALVES	13 329 ALLEN J. + FATTON E. + BOUCHET Ph. + WAREN A. + LE PENNEC M.
CEPHALOPODES	25 MUUS B. + BOLETZKY S. V.
PYCNOGONIDES	287 STOCK J.
OSTRACODES	2 680 KORNICKER L. + NEALE J.

ÉPIBENTHOS CARNIVORE

*Liste et effectifs des groupes zoologiques envoyés
aux spécialistes pour étude*

COPEPODES	6 240	DINET A. + BOZIC B.
CIRRIPEDES	428	MOYSE J.
MYSIDACES	680	LAGARDÈRE J. P.
CUMACES	12 540	JONES N. S.
TANAIDACES	9 240	BACESCU M. + HOLDICH D. H.
ISOPODES	8 274	CHARDY P. + WILSON G. + CALS Ph. + NEGOESCU I.
AMPHIPODES	20 993	DAHL E. + INGRAM C. + THURSTON M.
MACROURES	742	SAINT-LAURENT M. + MANNING R.
ANOMOURES	1 118	FOREST J. + DE SAINT-LAURENT M.
BRACHYOURES	159	FOREST J.
CRINOIDES	100	ROUX M.
HOLOTHURIDES	5 522	SIBUET M.
ASTERIDES	1 615	SIBUET M.
OPHIURIDES	3 922	PATERSON G.
ECHINIDES	1 685	DAVID B. + SIBUET M.
POGONOPHORES	32 lots	SOUTHWARD E.
TUNICIERS	1 400	MONNIOT C. et F.
POISSONS	576	HUREAU J. C. + GEISTDOERFER P.
TOTAL BENTHOS	240 691	individus comptés
PLANCTON		
MEDUSES	50	GOY J.
EUPHAUSIACES	177	CASANOVA B.
OSTRACODES	3 328	DEEVEY G. + ANGEL M.
LEPTOSTRACES	15	HESSLER R.
CLADOCERES	40	DEMIRHINDI U.
TOTAL PLANCTON	3 610	individus comptés

14.

ÉTUDE PRÉLIMINAIRE DES FORAMINIFÈRES
BENTHIQUES DES SÉDIMENTS PROFONDS

M.-T. VENEZ-PEYRÉ (*)

RÉSUMÉ. — L'objectif de cette contribution est de donner l'inventaire spécifique des Foraminifères benthiques recueillis au cours des campagnes BIOGAS (BIOGAS IV, V, VI, IX et XI). La liste faunistique concerne l'ensemble de la thanatocénose car il n'a pas été possible, en raison de l'état du matériel, de distinguer les espèces qui vivent réellement dans ces sédiments profonds.

ABSTRACT. — *The species content of benthic Foraminifera collected during BIOGAS cruises (BIOGAS IV, V, VI, IX and XI) is given in this contribution. The faunal list concerns the thanatocoenosis assemblage, because a discrimination between living individuals and empty shells remained impossible given the conditions of the studied samples.*

golfe de Gascogne, sédiments profonds, foraminifères benthiques, thanatocénose.
bay of Biscay, deep-sea sediments, benthic Foraminifera, thanatocoenosis.

INTRODUCTION

C'est aux travaux très exhaustifs de BRADY (1884) que nous devons de connaître la systématique des Foraminifères profonds de l'Atlantique N. Leur distribution, et principalement celle des espèces benthiques, reste cependant mal connue et la région étudiée dans le cadre des campagnes BIOGAS semble vierge de toute exploration foraminiférologique. Les travaux de CARALP, LAMY et PUJOS (1970) PUJOS-LAMY (1973) ont porté sur une zone située plus au S. et ceux de LE CALVEZ (LE CALVEZ, 1958 ; BERTHOIS et LE CALVEZ, 1959 ; BOUYSSÉ et LE CALVEZ, 1967) concernent essentiellement le plateau continental.

Le matériel étudié n'a pas permis de mettre en évidence la répartition des individus vivants. Il a toutefois semblé intéressant de dresser l'inventaire des taxons recueillis en insistant bien sur le fait qu'il s'agit de thanatocénoses. Des études futures sur le vivant permettront de déterminer les espèces autochtones et de mettre en évidence le transport subi par les autres.

(*) Institut de Paléontologie, C.N.R.S. L.A. n° 12
Muséum National d'Histoire Naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris, France.

FORAMINIFÈRES

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les échantillons observés proviennent des campagnes BIOGAS IV (KR 31) BIOGAS V (DS 63), BIOGAS VI (DS 71, DS 75, DS 76, DS 78, DS 86, DS 88), BIOGAS IX (KG 162, KG 163, KG 165) et BIOGAS XI (KG 205, KG 206, KG 210, KG 213).

Dans les prélèvements des campagnes BIOGAS IX et XI nous avons observé et trié les Foraminifères dans le sédiment brut conservé dans du formol. Les Foraminifères des autres campagnes avaient déjà été séparés du sédiment, ils étaient également conservés dans du formol.

Trois hypothèses peuvent expliquer le fait que nous n'avons pas reconnu de Foraminifères vivants :

— les individus ne se développent pas dans ces biotopes — Hypothèse peu probable ;

— le mode de prélèvement n'est pas approprié à la récolte des Foraminifères vivants. Rappelons que différentes techniques ont été utilisées : la drague Sanders (échantillons DS), le carottier USNEL (échantillons KG), le carottier Reineck (échantillons KR). La couche superficielle du sédiment peut être balayée par l'onde de choc créée par l'arrivée de l'engin sur le fond (VENEK-PEYRÉ, BHAUD et BOUCHER, 1981).

— le mode de conservation n'est pas approprié ou laisse à désirer.

2. ÉTUDE DE LA MICROFAUNE

Quatre-vingt-dix-neuf espèces ont été recensées, leur distribution dans les échantillons est donnée dans le tableau.

Station 1

Les échantillons KG 162 et KG 163 sont constitués d'une boue à Foraminifères planctoniques au sein de laquelle les Foraminifères benthiques sont peu nombreux et généralement de petite taille.

25 espèces ont été récoltées, elles appartiennent à 15 familles et selon la nature du test se répartissent de la façon suivante :

- 9 sont des espèces à test agglutiné ;
- 5 sont des espèces à test calcaire porcelané ou imperforé ;
- 11 sont des espèces à test calcaire hyalin ou perforé.

Station 2

19 espèces ont été recueillies. 3 d'entre elles appartiennent aux Foraminifères agglutinés, 3 aux porcelanés, 13 ont un test calcaire hyalin.

Station 3

Les sédiments des échantillons KG 205, KG 206, KG 210 et KG 215 sont également composés d'une boue à Foraminifères planctoniques. Le nombre de taxons benthiques augmente par rapport à celui des stations précédemment citées : 58 espèces appartenant à 20 familles. Cette augmentation caractérise essentiellement les Foraminifères à test agglutiné (31 espèces) et ceux qui possèdent un test calcaire hyalin (23 espèces). On

FORAMINIFÈRES

Tableau

Stations n° Profondeur en mètres	Station 1				St. 2		Station 3						St. 4		St. 6	
	KG 162	KG 163	DS 63	DS 71	KG 165	DS 75	KG 205	KG 206	KG 210	KG 213	KR 31	DS 76	DS 78	DS 86	DS 88	
	2 117	2 123	2 126	2 300	2 790	3 250	4 140	4 130	4 135	4 150	4 097	4 228	4 706	1 950	1 894	
TEXTULARIINA																
ASTRORHIZIDAE																
Bathysiphon filiformis Sars												x				
Hyperammina clongata Brady											x					
Jaculella sp. (fragments)							x	x	x	x						
Rhabdammina abyssorum Sars			x	x									x	x	x	
Rhizammina algaeformis Brady							x	x	x	x						
Saccorhiza ramosa (Brady)										x	x					
SACCAMMINIDAE																
Saccammina sphaerica Sars								x	x	x						
Thurammina papillata Brady							x	x	x	x						
AMMODISCIDAE																
Ammodiscus incertus d'Orbigny																
Ammolagena clavata (Parker et Jones)	x	x														
Tolypammina vagans (Brady)															x	
HORMOSINIDAE																
Hormosina carpenteri Brady	x			x							x	x			x	
Hormosina globulifera Brady										x					x	
Hormosina normani Brady													x			
Reophax agglutinatus Cushman											x					
Reophax bacillaris Brady																
Reophax dentaliformis Brady	x						x	x	x	x						
Reophax difflugiformis Brady							x			x						
Reophax distans Brady									x	x						
Reophax guttifer Brady									x	x	x	x				
Reophax nodulosus Brady					x	x					x	x				
LITUOLIDAE																
Adercotryma glomerata (Brady)										x						
Alveophragmium ringens (Brady)	x								x							
Cribrostomoides scitulus (Brady)											x					
Cribrostomoides subglobosus (Sars)	x									x	x					
Cribrostomoides wiesneri (Parr)										x						
Cyclammina cancellata Brady	x													x		
Cyclammina trullissata (Brady)											x					
Haplophragmoides rotulatum (Brady)											x					
Trochammina sp.							x	x								
TEXTULARIIDAE																
Siphotextularia sp.									x							
Textularia sp.									x							
TROCHAMMINIDAE																
Cystammina pauciloculata (Brady)	x	x							x	x						
Trochammina globigeriniformis (Parker et Jones)	x	x			x	x	x	x	x				x			
ATAXOPHRAGMIIDAE																
Dorothia gibbosa (d'Orbigny)													x			
Dorothia cf. gibbosa (d'Orbigny)													x			
Dorothia scabra (Brady)						x										
Globotextularia anceps (Brady)											x					
Karreriella bradyi (Cushman)													x			
MILIOLINA																
FISHERINIDAE																
Cornuspiroides foliaceus (Philippi)															x	
NUBECULARIIDAE																
Ophalimidium acutumargo (Brady)	x															
MILIOLIDAE																
Miliolinella subrotunda (Montagu)	x															
Pyrgo anomala (Schlumberger)												x				
Pyrgo depressa (d'Orbigny)															x	
Pyrgo lucernula (Schwager)				x				x					x			
Pyrgo murrhina (Schwager)			x				x						x			
Quinqueloculina sp.																
Sigmoilina tenuis (Czizek)																
Sigmoilopsis schlumbergeri (Silvestri)	x															
Triloculina tricarinata d'Orbigny														x		
Triloculina sp.																
ROTALIINA																
NODOSARIIDAE																
Astacolus crepidulus (Fichtel et Moll)															x	
Astacolus reniformis (d'Orbigny)															x	
Dentalina communis d'Orbigny															x	
Dentalina subsoluta (Cushman)			x												x	
Dentalina vertebralis (Batsch)															x	
Lagena elongata (Ehrenberg)															x	
Lagena hispida Reuss																

FORAMINIFÈRES

Tableau (suite)

Stations n° Profondeur en mètres	Station 1				St. 2		Station 3					St. 4		St. 6	
	KG 162 2 117	KG 163 2 123	DS 63 2 126	DS 71 2 300	KG 165 2 790	DS 75 3 250	KG 205 4 140	KG 206 4 130	KG 210 4 135	KG 213 4 150	KR 31 4 097	DS 76 4 228	DS 78 4 706	DS 86 1 950	DS 88 1 894
Lagena striata (d'Orbigny)							x		x						
Lagena truncata Brady							x		x						
Lenticulina iota (Cushman)														x	x
Marginulina obesa Cushman													x	x	x
Nodosaria flintii Cushman													x	x	x
Pseudonodosaria sp.														x	x
Vaginulina americana Cushman						x						x	x		
POLYMORPHINIDAE															
Polymorphina sp.															
Pyrulina extensa (Cushman)							x	x	x	x					
GLANDULINIDAE															
Fissurina fimbriata (Brady)							x		x						
Fissurina foliiformis Buchner							x		x						
Fissurina marginata (Montagu)							x		x						
Fissurina marginato-perforata							x								
Seguenza							x								
Larygosigma sp.								x							
Glandulina radicular (L.) var. glanduliformis Dervilleux													x		
SPHAEROIDINIDAE															
Sphaeroidina bulloides d'Orbigny							x	x	x		x				
Sphaeroidina sp.							x	x	x						
BOLIVINITIDAE															
Bolivina earlandi Parr		x													
BULIMINIDAE															
Bulimina cf. buchiana d'Orbigny					x										
Bulimina notovata Chapman					x										
Bulimina rostrata Brady					x										
Bulimina striata d'O. var. mexicana Cushman	x	x					x								
Globulimina affinis d'Orbigny					x										
UVIGERINIDAE															
Trifarina cf. carinata (Cushman)							x								
DISCORBIDAE															
Cancris auriculus (Fichtel et Moll)					x								x		
Epistominelle exigua (Brady)					x										
ELPIDIIDAE															
Elphidium sp.							x								
CIBICIDIDAE															
Cibicides pseudoungerianus (Cushman)							x								x
Cibicides bradyi (Trauth)		x													
Cibicides kullenbergi (Parker)	x														
Planulina ariminensis d'Orbigny	x				x				x						
Planulina wuellerstorfi (Schwager)	x				x										
CASSIDULINIDAE															
Cassidulina crassa d'Orbigny	x														
Cassidulina carinata Silvestri							x								
NONIONIDAE															
Chitostomella oolina Schwager							x	x	x	x	x				
Nonion cf. affinis (Reuss)							x	x							
Nonion parkerac Le Calvez							x	x							
Pullenia bulloides (d'Orbigny)					x										
Pullenia quinqueloba (Reuss)	x				x		x	x							
ALABAMINIDAE															
Cyrtolina sp.	x	x				x								x	
CERATOBULIMINIDAE															
Hoeglundina elegans (d'Orbigny)				x										x	

note en particulier parmi ces derniers l'apparition des Polymorphinidae, Glandulinidae, Sphaeroidinidae et Bolivinitidae.

Station 4

13 espèces ont été observées : 5 à test agglutiné, 2 à test calcaire porcelané, 6 à test calcaire hyalin.

Station 6

21 espèces ont été déterminées : 5 à test agglutiné, 2 à test calcaire porcelané, 14 à test calcaire hyalin, parmi lesquelles les Nodosariidae sont les mieux représentées.

Il est très difficile d'interpréter les différences affectant la composition microfaunistique des différents échantillons pour les raisons suivantes relatives :

— au mode de prélèvement : différentes techniques ont été mises en œuvre.

— à l'observation : pour certains échantillons (ceux du type KG) les individus ont été observés directement dans le sédiment ; pour les autres il s'agissait de Foraminifères déjà extraits du sédiment et placés en collection. Les espèces ainsi étudiées sont-elles représentatives de l'association originale ?

Ces disparités dans la méthodologie peuvent être une source d'erreurs. Il est curieux de constater, à ce propos, que les prélèvements par drague Sanders uniquement ont fourni des formes de grande taille telles que *Rhabdammina abyssorum*, *Astacolus reniformis*, *Nodosaria flintii*, *Dentalina communis*, dans différentes stations.

— à la nature de l'association : il est impossible de connaître la répartition réelle des espèces à partir de l'examen d'une thanatocénose, car après la disparition de la cellule les tests vides peuvent subir des transports (VENEC-PEYRÉ et LE CALVEZ, 1981 ; VENEC-PEYRÉ et SALVAT, 1981). Il est donc nécessaire d'étudier la biocénose pour déterminer la part de responsabilité qui revient à l'écologie et celle qui revient au transport dans la distribution des tests de Foraminifères.

Ces observations illustrent bien les difficultés d'ordre méthodologique que connaissent actuellement les recherches concernant l'écologie de ces Protozoaires. Quelques études critiques (LE CALVEZ et CESANA, 1972 ; DOUGLAS, 1979 ; VENEC-PEYRÉ, 1982) ont montré la nécessité de revoir les méthodes et les concepts utilisés dans les études de distribution des espèces actuelles. Si sur le plan de la recherche fondamentale l'intérêt des études concernant la place et le rôle des Foraminifères dans l'écosystème n'est pas à démontrer, rappelons leur importance dans le domaine de la recherche appliquée et plus particulièrement dans l'industrie pétrolière. Ces microorganismes sont en effet d'excellents indicateurs de milieux et les connaissances sur l'Actuel sont la clé d'une bonne interprétation des paléoenvironnements.

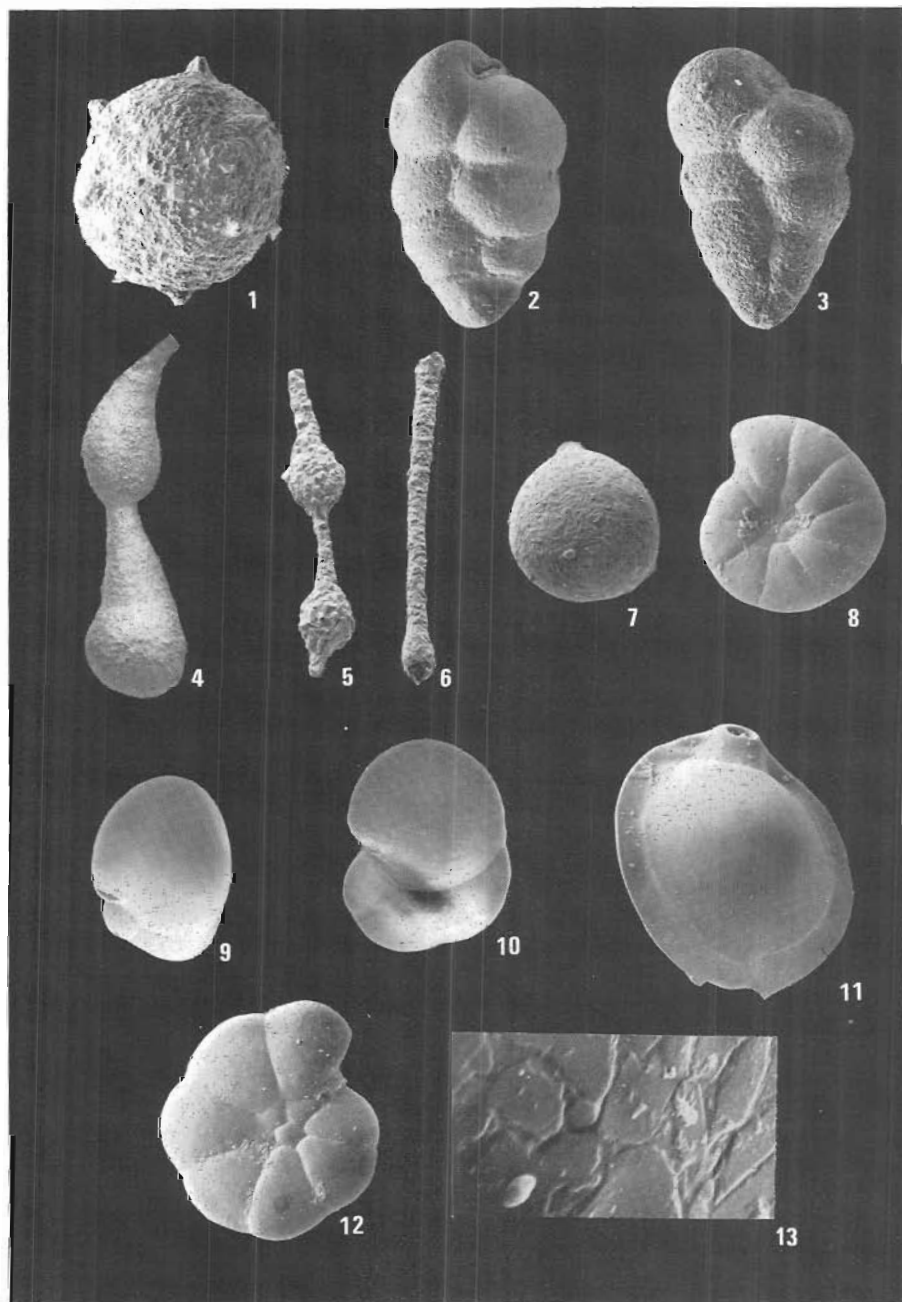


Planche I

1 - *Thurammina papillata* Brady : $\times 52$. — 2 - *Dorothia gibbosa* (d'Orbigny) : $\times 70$.
 — 3 - *Karrieriella bradyi* (Cushman) : $\times 52$. — 4 - *Hormosina carpenteri* Brady :
 $\times 10$. — 5 - *Reophax distans* Brady : $\times 17$. — 6 - *Hyperammina elongata* Brady :
 $\times 24$. — 7 - *Saccammina sphaerica* Sars : $\times 52$. — 8 - *Cyclammina trullissata*
 (Brady) : $\times 70$. — 9 - *Cystammina pauciloculata* (Brady) : $\times 70$. — 10 - *Alveo-*
phragmium ringens (Brady) : $\times 42$. — 11 - *Pyrgo murrhina* (Schwager) : $\times 52$. — 12
 - *Cribrostomoides wiesneri* (Parr) : $\times 87$. — 13 - Détail de la paroi de *C. wiesneri* :
 $\times 2\ 800$

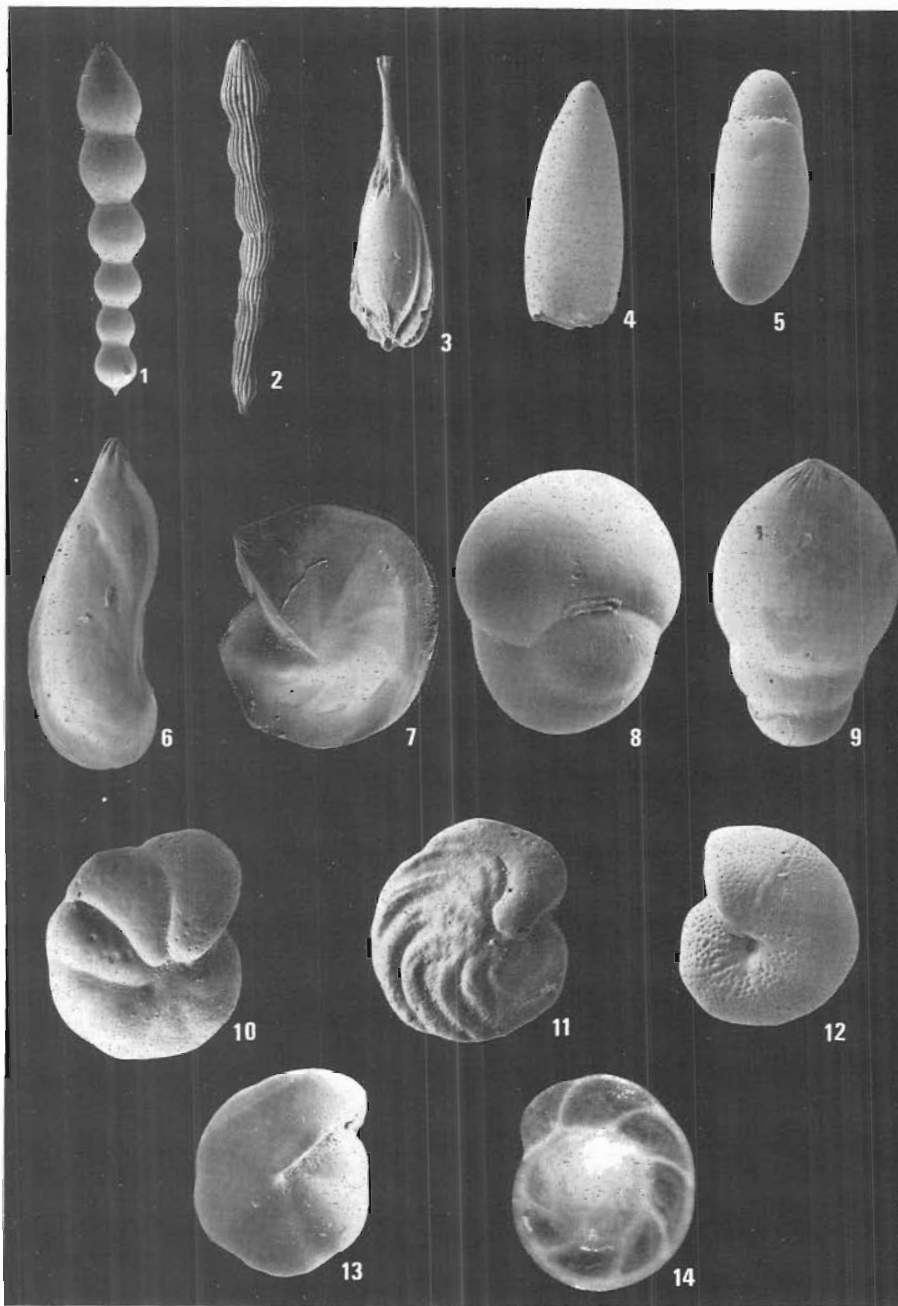


Planche II

1 - *Dentalina subsoluta* (Cushman) : $\times 10$. — 2 - *Nodosaria flintii* Cushman : $\times 10$.
 — 3 - *Fissurina foliformis* Buchner : $\times 70$. — 4 - *Lagena truncata* Brady : $\times 42$. — 5 -
Chilostomella oolina Schwager : $\times 42$. — 6 - *Astacolus reniformis* (d'Orbigny)
 $\times 17$. — 7 - *Lenticulina iota* (Cushman) : $\times 14$. — 8 - *Sphaeroidina bulloides*
 d'Orbigny : $\times 87$. — 9 - *Glandulina radricula* (L.) var. *glanduliniiformis* Devrieux :
 $\times 28$. — 10 - *Cibicides pseudoungerianus* (Cushman) : $\times 52$. — 11 - *Planulina*
wullerstorfi (Schwager) : $\times 52$. — 12 - *Nonion parkeri* Le Calvez : $\times 70$. — 13 -
Pullenia quinqueloba (Reuss) : $\times 70$. — 14 - *Hoeglundina elegans* (d'Orbigny) :
 $\times 42$

Clichés Planche I, fig. 1 à 13 et Planche II, fig. 1 à 13 : S. Laroche.
 Cliché Planche II, fig. 14 : D. Serrette.

FORAMINIFÈRES

- BERTHOIS, L. et LE CALVEZ, Y. - 1959 - Deuxième contribution à l'étude de la sédimentation dans le Golfe de Gascogne. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 23 (3), p. 323-377, 1 pl.
- BOUYASSE, Ph. et LE CALVEZ, Y. - 1967 - Etude des fonds marins compris entre Penmarc'h et Groix (Sud-Finistère). *Bull. B.R.G.M.*, 2, p. 39-73, 2 pl.
- BRADY, H. B. - 1884 - Report on the Foraminifera collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. Rept of the scientific results of the Voyage H.M.S. Challenger 1873-76, 9, 814 p.
- CARALP, M., LAMY, A. et PUJOS, M. - 1970 - Contribution à la connaissance de la distribution bathymétrique des Foraminifères dans le Golfe de Gascogne. *Rev. esp. de Micropal.*, 2 (1), p. 55-84.
- DOUGLAS, R. G. - 1979 - Benthic foraminiferal ecology and paleoecology : a review of concepts and methods. *S.E.M.P., short course n° 6*, Houston, p. 21-53.
- LE CALVEZ, Y. - 1958 - Les Foraminifères de la mer celtique. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 22 (2), p. 148-209, 3 pl.
- LE CALVEZ, Y. et CESANA, D. - 1972 - Détection de l'état de vie chez les Foraminifères. *Ann. Paléont. Invertébrés*, 58 (2), p. 129-134, 1 pl.
- PUJOS-LAMY, A. - 1973 - Répartition bathymétrique des Foraminifères benthiques profonds du Golfe de Gascogne. Comparaison avec d'autres aires océaniques. *Rev. esp. de Micropal.*, 5 (2), p. 213-234, 4 pl.
- VENEC-PEYRÉ, M. T., BHAUD, M. et BOUCHER, G. - 1981 - Observations sur les méthodes d'échantillonnage des Foraminifères benthiques vivants. *106^e Congrès Soc. Sav.*, Perpignan 1981, 1, p. 205-214.
- VENEC-PEYRÉ, M. T. et LE CALVEZ, Y. - 1981 - Etude des Foraminifères de l'herbier à Posidonies de Banyuls-sur-Mer. *106^e Congrès Soc. Sav.*, Perpignan, 1981, 1, p. 191-203.
- VENEC-PEYRÉ, M. T. et SALVAT, B. - 1981 - Les Foraminifères de l'atoll de Scilly, (Archipel de la Société) : étude comparée de la biocénose et de la thanatocénose. *Ann. Inst. océanogr.*, n.s., 57 (2), p. 79-110, 5 pl.
- VENEC-PEYRÉ, M. T. - 1982 - Etude de l'influence du milieu sur la distribution, la morphologie et la composition du test des Foraminifères benthiques. Implications paléocéologiques. *Thèse doct. Etat*, Univ. Pierre et Marie Curie. Paris VI, 260 p., 40 pl.

15.

A PRELIMINARY ACCOUNT OF THE KOMOKIACEA AND THE XENOPHYOPHOREA

O. S. TENDAL (*)

RÉSUMÉ. — Les Komokiacea sont fréquemment rencontrés dans le golfe de Gascogne à plus de 1 000 m de profondeur. La représentation du groupe est ici clairement différente de ce qui a été trouvé dans les zones abyssales oligotrophes. Cinq espèces de Xenophyophorea sont maintenant connues du golfe de Gascogne. Quatre sont abyssales et une bathyale. La majorité de la trentaine d'espèces de Komokiacea et une de Xenophyophorea sont nouvelles pour la science.

ABSTRACT. — *Komokiacea* occur commonly in the bay of Biscay, at depths larger than about 1 000 m. The representation of the group here is clearly different from what has been found in oligotrophic, abyssal areas. Five species of *Xenophyophorea* are now recorded from the bay of Biscay. Four are abyssal, one is bathyal. The majority of the about 30 species of *Komokiacea* and one of the *Xenophyophorea* are new to science.

Komokiacea, Xenophyophora, répartition, golfe de Gascogne.
Komokiacea, Xenophyophora, distribution, bay of Biscay.

INTRODUCTION

Among the numerous protozoan groups known from the deep-sea, shelled forms as foraminifers and radiolarians are the best known (BURNETT, 1979, TENDAL, 1979). The reason for this is that many of these animals are relatively large and so solid that they with a modest effort can be secured with the same means as and along with the macrofauna. Improvements of the methods for collecting macrofauna, at all stages of sampling, washing, sieving, and sorting, have, however, in recent years led to a large scale preservation of shelled protozoan forms that, even if they are large by bodysize, often were lost because of fragility. Such groups are the Komokiacea, which are agglutinating foraminifers constituting a superfamily of their own within the Textulariina (TENDAL et HESSLER, 1977), and the Xenophyophorea, which are a class of the superclass Rhizopoda (LEVINE *et al.*, 1980, TENDAL, 1972).

(*) Zoological Museum, Universitetsparken 15, 2100 Copenhagen. Ø, Denmark.

KOMOKIACÉS XÉNOPHYOPHORES

KOMOKIACEA

Only few members of this group were described prior to the erection of the superfamily (TENDAL et HESSLER, 1977). At present, an extensive collection consisting of the materials from numerous expeditions and covering many parts of the world ocean is the basis for ongoing monographic work on the most important genera of the Komokiacea.

From the bay of Biscay, the collections taken by the BIOGAS expeditions form the core of a rich material, well supplemented by samples from the « THALASSA », INCAL, and ABYPLAINE expeditions.

At least 30 species can be recognized in the BIOGAS material. The majority are new to science, but most of them can be assigned to previously described genera known from the only other area where Komokiacea have been worked through to any extent, viz. the abyssal under the central North Pacific gyre (HESSLER, 1974, HESSLER et JUMARS, 1974). Both as regards the species composition and the relative representation of the genera there are clear differences between the slope and near-slope stations of the BIOGAS programme and the samples from the North Pacific abyssal oligotrophic area. Moreover, the present material seems to corroborate the suggestion that the upper distribution of the group is somewhere around 1 000 m on the continental slope (TENDAL et HESSLER, 1971). At these depths the sediment becomes more sandy, and from the samples there are indications that another foraminiferan group, viz. the large agglutinating species belonging to various families of the superfamily Ammodiscacea becomes dominant.

At this preliminary stage only few more detailed results can be pointed out. It should be mentioned that the genus *Komokia*, which has hitherto been taken only from depths larger than about 5 000 m, is represented by three species at depths around 3 000 m (BIOGAS St. 2) and 4 000 m (BIOGAS St. 3), and that *Edgertonia*, hitherto not recorded shallower than about 3 400 m, is found at about 1 900 m (BIOGAS St. 6).

XENOPHYOPHOREA

Members of this class have hitherto been strikingly poorly represented in the expedition materials from bathyal and abyssal localities in the Atlantic Ocean (TENDAL 1972). With recent technical innovations of the equipment it has been possible to render probable the presence in the Atlantic Ocean of as many species as in the other large oceans, and to demonstrate that fragility was the main reason for the former experience (TENDAL, 1980, TENDAL et GODAY, 1981, GOODAY et TENDAL, in prep.).

In the bay of Biscay five species have been recognized. *Cerelasma massa* was taken by the INCAL expedition at the site of BIOGAS St. 3 (TENDAL 1980). This record is very interesting because the species was known only from off East Africa at about 4 800 m. Just south of the area considered here, it has now been found also by the ABYPLAINE expedition, at about 5 000 m *Aschemonella ramuliformis* and *A. catenata* both occur in samples from the site of BIOGAS St. 3, provided by the INCAL expedition.

KOMOKIACÉS XÉNOPHYOPHORES

A. ramuliformis was hitherto regarded as an agglutinating foraminifer belonging to the family Hormosinidae of the superfamily Lituolacea, but it has recently been discovered to be a xenophyophore (GOODAY et NOTT, 1982). It can likewise be established that *A. catenata* belongs to the xenophyophores (*). Although reinvestigating of the material available is needed, it should be pointed out that both species, and especially *A. catenata* seem to have an exceedingly large geographical distribution (BRADY, 1884). Further, *A. catenata* is the first xenophyophore recorded from the Arctic area.

Syringammina sp. was recorded on BIOGAS St. 2, at 2 790 m. Unfortunately, the specimen seems to be lost, and two colour photographs represent all evidence. They clearly show the *Syringammina* characteristics. The photographed specimen has a strong resemblance to fragments of a *Syringammina* species taken at 3 100 m off West Africa by the English « Discovery » and supposed to belong to an undescribed species (GOODAY et TENDAL, in prep.). Near to BIOGAS St. 1, in the Shamrock Canyon area, at 1 700 m, the English « Shackleton » has taken a specimen of *Syringammina fragillissima*, a bathyal species, known both in the N. Atlantic at 750-1 000 m from the Faroe Channel, and from off New Zealand at 850-1 000 m (TENDAL, 1981).

BRADY, H. B. - 1884 - Report on the Foraminifera. *Rep. scient. Results explor. Voyage Challenger*, 9, p. 1-814.

BURNETT, B. R. - 1979 - Quantitative sampling of microbiota of the deep-sea benthos. II. Evaluation of technique and introduction to the biota of the San Diego Through. *Trans. Amer. Micros. Sco.*, 98, p. 233-242.

GOODAY, A. J. et NOTT, J. A. - 1982 - Intracellular barite crystals in two xenophyophores, *Aschemonella ramuliformis* and *Galatheammina* sp. (Protozoa: Rhizopoda) with comments on the taxonomy of *A. ramuliformis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 62, p. 595-605.

GOODAY, A. J. et TENDAL, O. S. - in prep. - New xenophyophores in samples and photographs from the Northeast Atlantic (working title).

HESSLER, R. R. - 1974 - The structure of deep benthic communities from central oceanic waters. Pp. 79-93 in: the biology of the oceanic Pacific. *Proc. 33rd Ann. Biol. Coll. Oregon State University Press*.

HESSLER, R. R. et JUMARS, P. A. - 1974 - Abyssal community analysis from replicate box cores in the central N. Pacific. *Deep-Sea Res.*, 21, p. 185-209.

LÉVINE, N. D., CORLISS, J. O., COX, F. E. G., DEROUX, G., GRAIN, J., HONIGBERG, B. M., LEEDALE, G. F., LOEBLICH, A. R., LOM, J., LYNN, D., MERINFELD, E. G., PAGE, F. C., POLJANSKY, G., SPRAGUE, V., VAVRA, J. and WALLACE, F. G. - 1980 - A newly revised classification of the Protozoa. *J. Protozool.*, 27, p. 37-58.

(*) While it appears safe to conclude that the genus *Aschemonella* should be transferred to the Xenophyophorea, possibly to the family Syringamminidae, the other species hitherto referred to the genus need reinvestigation, as some of them seem decidedly not to be xenophyophores.

KOMOKIACÉS XÉNOPHYOPHORES

TENDAL, O. S. - 1972 - A monograph of the Xenophyophoria (Rhizopodea, Protozoa). *Galathea Rep.*, 12, p. 7-99.

— -1979 - Aspects of the biology of Komokiacea and Xenophyophoria. *Sarsia*, 64, p. 13-17.

— -1980 - Xenophyophores from the French expeditions « Incal » and « Biovema » in the Atlantic Ocean. *Cah. Biol. mar.*, 21, p. 303-306.

— -1981 - New records of xenophyophores from the upper slope around New Zealand. *N.Z.J. Mar. Freshwat. Res.*, 15, 285-287.

— et GOODAY, A. J. - 1981 - Xenophyophoria (Rhizopoda, Protozoa) in bottom photographs from the bathyal and abyssal N.E. Atlantic. *Oceanol. Acta*, 4, p. 415-422.

— et HESSLER, R. R. - 1977 - An introduction to the biology and systematics of Komokiacea (Textulariina, Foraminiferida). *Galathea Rep.*, 14, p. 165-194.

16.

DEEP-WATER HYDROIDS

W. VERWOORT (*)

RÉSUMÉ. — Les hydroïdes profonds du golfe de Gascogne récoltés par les campagnes BIOGAS I à XI, de 1972 à 1981, ont été identifiés comme appartenant à vingt espèces ; deux formes n'ont pu être formellement identifiées. Cinq espèces ne peuvent être considérées comme des espèces spécifiquement bathyales ; une espèce, *Acaulis primarius* Stimpson, est curieusement bien représentée en profondeur alors qu'elle n'y avait jamais été signalée. Six espèces sont de véritables espèces de grands fonds, tandis que huit autres sont eurybathes, leur répartition s'étendant des eaux superficielles aux profondeurs bathyales. Quatre des espèces bathyales ont également été trouvées dans l'Indo-Pacifique.

ABSTRACT. — *Deep-water hydroids from the bay of Biscay area obtained in the period 1972-1981 by the BIOGAS I to XI cruises have been identified as belonging to 20 species ; 2 additional forms could not properly be identified. Five species can not be considered to represent bathyal species proper ; one species, Acaulis primarius Stimpson, is surprisingly well represented in deep water where it has never been observed before. Six species are true deep water species, while an additional eight are distinctly eurybath, their distribution extending from shallow waters to bathyal depths. Four of the bathyal species have also been found in the Indo-Pacific.*

cnidaria, hydrozoa, hydraires profonds, golfe de Gascogne.
cnidaria, hydrozoa, deep water hydroids, bay of Biscay.

The present paper deals with hydroids from deep water of the bay of Biscay area collected in the period 1972-1981 during the BIOGAS I to XI cruises of French oceanographic vessels (1).

Some remarks on the bathymetrical distribution of the various species recorded are given in a separate paragraph at the end of the paper.

It is worth while to draw attention to the fact that the hydroid material was accompanied by large numbers of scyphistomae of coronate medusae ('*Stephanoscyphus*' ssp.), some with well preserved polypoids. These have been returned to CENTOB.

(*) Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, Netherlands.

(1) The collection will be deposited in the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; duplicates are in the collection of the Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, Netherlands. Part of the BIOGAS hydroid material had previously been sent to the Zoological Museum of the University, Copenhagen. I want to express my sincere gratitude to Dr. KAY W. PETERSEN of the Zoological Museum, Copenhagen, for the possibility to be able to include this important part in the present report.

HYDRAIRES

BIOGAS hydroids, list of species

	St. 1	St. 2	St. 3	St. 4	St. 5	St. 6	H. Z.
LIMNOMEDUSAE							
Fam. Proboscidae							
<i>Proboscida</i> sp.		x					
ATHECATA							
Fam. Acaulidae							
<i>Acaulis primarius</i> Stimpson		x	x	x	x	x	
Fam. Bougainvilliidae							
<i>Dicoryne conferta</i> (Alder)				x			
<i>Garveia arborea</i> (Browne)	x	x				x	
Fam. Corymorphidae							
Unidentified polyp	x						
Fam. Eudendriidae							
<i>Eudendrium rameum</i> (Pallas)	x						
THECATA							
Fam. Campanulinidae							
? <i>Opercularella denticulata</i> Clarke		x	x			x	
? <i>Opercularella producta</i> (G. O. Sars)	x						
<i>Siegolaria geniculata</i> (Allman)							x
Fam. Lafoeidae							
<i>Acryptolaria conferta conferta</i> (Allman)	x	x					
<i>Acryptolaria crassicaulis</i> (Allman)	x						
<i>Cryptolaria abyssicola</i> (Allman)	x	x	x	x	x	x	
<i>Filellum serpens</i> (Hassall)	x						
<i>Lafoea fruticosa</i> (M. Sars)	x						
Fam. Campanulariidae							
<i>Campanularia</i> cf. <i>agas</i> Cornelius		x					
<i>Clytia hemisphaerica</i> (Linnaeus)		x					
<i>Obelia</i> cf. <i>plicata</i> Hincks			x				
<i>Obelia dichotoma</i> (Linnaeus)		x		x			x
Fam. Sertulariidae							
<i>Abietinaria abietina</i> (Linnaeus)	x						
<i>Hydrallmania falcata</i> (Linnaeus)	x						
Fam. Plumulariidae							
<i>Nemertesia antennina</i> (Linnaeus)	x						
<i>Cladocarpus tenuis</i> Clarke var.		x					

PROBOSCIDA (= LAR) sp.

Sta. 2/KG 173, two polyps rising from a stolon at the end of a calcareous worm tube.

Description. — The strongly contracted polyps have a length of 250-300 μm and rise from a scarcely discernible stolon at the end of a fragment of calcareous worm tube (*Ditrupa* ?), one being exactly at the rim, the other some distance downwards on the outside of the tube. Each polyp has two tentacles, about 100 μm long, inserted some distance from the top of the polyp, but only one of the polyps has a distinct proboscis. The position of the tentacles and the general shape of the polyps give them, in spite of the strong contraction, the characteristic appearance of the hydroids of this genus. A patch of nematocysts on the proboscis could not be discerned; moreover, the state of preservation of the sample is such that inspection of the nematocysts could not be undertaken.

Remarks. — The medusae of the genus *Proboscidactyla* Brandt, 1834, are inhabitants of surface waters ; the hydroid generations of five of its species are presently known, viz. *P. circumsabella* (Hand, 1954), *P. flavicirrata* (Brandt, 1834), *P. occidentalis* (Fewkes, 1889), *P. ornata* (McGrady, 1857), and *P. stellata* (Forbes, 1846). The identification of the polyps is largely dependent upon characters furnished by the medusae (CALDER, 1970). The polyps, so far almost exclusively known from shallow waters and moderate depths, and formerly brought to the genus *Lar* Gosse, 1857, surround the aperture of polychaete worm tubes, preferably those of sabellid polychaetes. The occurrence of representatives of this genus on calcareous worm tubes and at a considerable depth is quite extraordinary and forms the principal reason for mentioning the present material, in spite of its abominable state of preservation.

ACAULIS PRIMARIUS (Stimpson, 1854) (plate 1)

Acaulis primarius — WILL, 1913 : 57-62, pl. 24.

Sta. 2/KG 170, one strongly contracted specimen or part of specimen ; KG 182, 2 young, strongly contracted specimens.

Sta. 3/KG 214, a single, 4 mm long, contracted specimen, probably with some very young gonophores.

Sta. 4/DS 78, a single, mutilated specimen, no gonophores.

Sta. 5/DS 53, one 8 mm long specimen with developing gonophores (slide).

Sta. 6/CP 25, twenty specimens in various stages of development and contraction, 1 specimen on slide ; DS 86, four strongly contracted specimens, partly in their tubes, no gonophores ; DS 87, about twenty more or less mutilated specimens and a number of fragments, tubes with « rootlets » are present, no gonophores ; DS 88, nearly unrecognizable remains of about ten specimens and their tubes, strongly contracted and mutilated, no gonophores.

Description. — The shape of the body, depending upon the state of contraction is more or less cylindrical, in the largest specimens about 8 mm long, basally tapering to a blunt point, apically with at times slightly conical, proboscis. Nearly all specimens have the larger part of the body covered with short, capitate tentacles ; these tentacles tend to form a whorl around the mouth or — if visible — the proboscis (pl. 1, figs. 2, 3). The number of capitate tentacles is varied in the various specimens, the greatest number being about 20, even in the largest specimens. A whorl of filiform tentacles usually occurs in the basal part of the body above the point where it starts to taper (pl. 1, fig. 5) ; the number of these filiform tentacles is 6 to 10, in some specimens they are long and tapering, in others they appear to be slightly contracted and are fleshy with a slightly thickened tip.

The gonophores, present in one, probably two specimens, occur between the capitate tentacles on the lower half of the body and appear to be very young ; consequently I could not determine their sex. They differ from the type so far described in this species by the fact that a tendency towards arrangement in a cluster appears to be present : a tendency because

HYDRAIRES

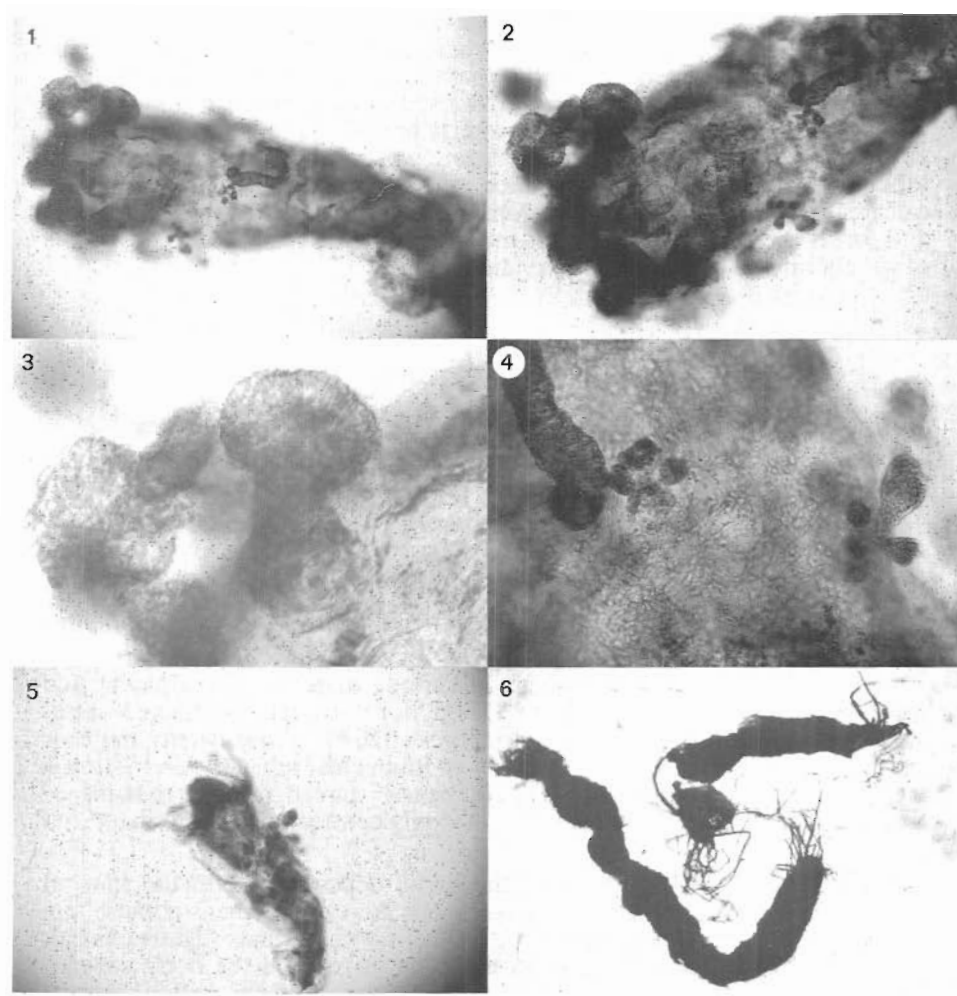


Plate 1. *Acaulis primarius* Stimpson ; 1-5, from Sta. 5/DS 53 ; 6, from Sta. 6/CP 25
 1, polyp protruding from tube, capitate oral tentacles on left, tube on right side.
 2, apical part of polyp showing the capitate oral tentacles and some of the gonophores.
 3, capitate oral tentacles.
 4, some of the young gonophores, showing clustered arrangement.
 5, distal part of polyp, removed from tube, showing the filiform basal tentacles and the tapering basal part of the body.
 6, tubes from which the polyps have been removed, showing the « rootlets » at their ends.

the phenomenon is so little pronounced. In the best preserved specimen there are 4 gonophores together, a large one springing directly from the body of the hydranth and 3 smaller gonophores either inserted on the stalk of the large gonophore or on the body of the hydranth very close to that large gonophore (pl. 1, figs. 2, 4). The diminutive size of the gonophores makes accurate observation difficult. The basal of the hydranth, from the basal whorl of filiform tentacles downwards, is invested in a gelatinous tube to the outside of which small particles of detritus adhere (pl. 1, fig. 1). Opening of the tube shows that only the tapering portion proximal to the whorl of filiform tentacles is shielded by the tube. The basal part of the gelatinous tube in undamaged specimens is divided into fine, rooting tubules (pl. 1, fig. 6), that may reach a slightly greater length than that of the tube. The tubules serve for firm attachment of the polyp in the soft sediment of the bottom.

The nematocysts, studied in the globule of the capitate tentacle and at the tip of the filiform tentacles, comprised the following types :

a) Stenoteles, large and globoid, 12×16 to $16 \times 20 \mu\text{m}$, forming the almost exclusive armament to the globules and occurring in small numbers on the rest of the body ;

b) Desmonemes, small and globoid, 3×6 - $4 \times 6.5 \mu\text{m}$, distributed between the stenoteles on the globule, on the body (in larger numbers) and on the filiform tentacles (in small numbers) ;

c) (Microbasic) euryteles, slender, elongated, ovate capsules, 3×6.5 - $4 \times 8 \mu\text{m}$, seen only on the filiform tentacles.

Remarks. — The identification of the present species presented much difficulties and I still feel slightly uncertain concerning its accuracy. The specimens are slightly smaller than those reported from *N. Atlantic* shallow water localities, have fewer capitate tentacles and differ in the arrangement of the gonophores. As far as the descriptions of *N. Atlantic* material provide accuracy concerning this point, specimens from that area have styloid gonophores, placed solitary between the capitate tentacles. Here, at least in the youthful state at which they are present in two specimens, they tend to be aggregated in small groups or even arranged in (small) clusters. The arrangement of the capitate and filiform tentacles over the body of the hydranth, the shape of the polyp, the tapering proximal part and the presence of a gelatinous tube hiding the basal portion of the hydranth, as well as the structure of the nematocysts, are so fully in agreement with our current concept of the fairly well known *N. Atlantic Acaulis primarius* that I do not feel justified to establish, at least at this stage, a new species for the reception of the bay of Biscay deep water specimens.

Acaulis primarius was originally described from the bay of Fundy, New Brunswick, Canada, found at moderate depth (' from 5 to 15 f. ') attached to various red algae (STIMPSON, 1854). STIMPSON observed two forms, occurring at different periods, the first with both capitate and filiform tentacles, the second exclusively with capitate tentacles. Both possessed gonophores (' medusa buds ' according to STIMPSON). According to the author specimens of the second form, in contracted condition, may well be as long as ' half an inch ' (12.5 mm !) ; specimens of the first form are said to be about half as long. This curious species has subsequently been recorded from a fair number of localities in the boreal and arctic western and eastern

HYDRAIRES

Atlantic, including the White Sea ; there reaching depths of down to 200 m (BROCH, 1910). It seems clear now that the animal prefers soft mud bottoms, where it lives attached to a gelatinous tube by means of the conical proximity of the body. It seems quite unlikely that the animal is able to withdraw into the tube, particularly in the presence of gonophores. The tube itself is anchored into the sediment by means of a ball of tubiform filaments at its end.

This curious species subsequently formed the subject of a study by FRASER (1924), who established a separate family of athecate hydroids, Acaulidae, for its reception. FRASER also placed in that family an enigmatic hydroid described, but not figured, by VERRILL, 1878, from the outer harbour of Gloucester, Massachusetts, U.S.A., as *Blastothela rosea*. This species, which has never since been recorded, described or figured, principally differs from *Acaulis primarius* by the fact that the gonophores are aggregated into groups resembling bunches of grapes, as they are said to be borne on numerous blastostyles, clustered about the base of the hydranths. These blastostyles are described as 'cylindrical, obtuse or tapered at the tip, the sides covered with many very small, short, obtuse or capitate papillae (undeveloped gonophores?), and bearing, among them, the few, rounded, more or less irregular gonophores'. The total length is given as being 24 mm. The species is particularly mentioned here because of the condition of the gonophores, which resemble in certain respects those met with in one of the bay of Biscay specimens. Except for the truly aberrant condition of the gonophores *Blastothela rosea* might very well be identical with *Acaulis primarius*.

A third genus of *Acaulidae* has subsequently been introduced by BOUILLON, 1965 (in TEISSIER, 1965), as *Acauloides*; this genus now contains two species, viz., *A. ammisatum* (Bouillon, 1965), and *A. ilonae* (Brinckmann-Voss, 1966), originally described as *Acaulis ilonae*. *Acauloides* differs from *Acaulis* by the (permanent) absence of aboral, filiform tentacles; *A. ammisatum* is a very small, 0.6-2 mm long meiofaunal species, living attached to sand grains; *A. ilonae* is as large as *Acaulis primarius* (up to 10.0 mm body length), living in the mud of the gulf of Naples and the English Channel. So far *A. ilonae* has been met with up to a depth of 80 m, but BRINCKMANN-VOSS (1970: 46), concluded from laboratory observations that the gonophores developed only at lower temperatures (13 °C apparently) and from these observations concluded that 'the adult hydroid may be found in deeper regions'.

The occurrence of *Acaulis primarius* in deep water (1,894-4,706 m) of the bay of Biscay is rather surprising, even if the undoubtedly low temperatures at the bottom and the muddy surface are taken into account.

DICORYNE CONFERTA (Alder, 1856)

Dicoryne conferta — MILLARD, 1975, 101-103, fig. 34E-J.

Sta. 4/CP 15, four small colonies, about 4 mm high, detached from substratum. Well preserved hydranths and some gonophores are present. Two of the colonies heavily overgrown by Protozoa.

Description. — The colonies are irregularly branched and bushy in appearance. The main stem and the principal branches begin as thin shoots

but gradually increase in diameter towards their distal ends ; this is largely accounted for by the strong development of the periderm, increasing in thickness from base to top. The branches leave the stem at an acute angle and usually run parallel to it. The periderm forms a loosely folded, wrinkled sheath covering stem and branches and terminally abruptly ends under the hydranth ; it is covered with detritus and at times heavily overgrown. The (normal) hydranths are elongated spindle-shaped with a single row of 10 to 14 tentacles around the conical proboscis.

The gonophores are developed on modified hydranths that bear no tentacles but have an extensible hypostome with a cluster of nematocysts ; in some of those blastostyles the hypostome is greatly lengthened. The apparently female gonophores form a dense group around the axis of the blastostyles ; they are not aggregated into bunches but attached individually to the blastostyle. In some well preserved gonophores two eggs could be discerned.

Remarks. — The present colonies were detached from the substratum or found floating ; the depth record, consequently, is not reliable. The species normally occurs on gastropod shells, particularly *Buccinum* occupied by hermit crabs ; the blastostyles are to be found on the reticulate hydrorhiza and/or the stems. The species can only be adequately recognized in the presence of the blastostyles with their characteristic gonophores. It normally occurs in the N. Atlantic, on the European side occurring from the Arctic to the Mediterranean. In the western Atlantic it has been recorded from the Atlantic coast of Canada. NAUMOV(1960 : 200) cites the species as being very rare in Russian waters. Lastly MILLARD (1975 : 103) lists localities from the Agulhas Bank, South Africa, extending from False bay to Mossel bay. The species is not mentioned in TEISSIER's (1965) list of hydroids from the Roscoff area, where the species is likely to occur, nor have I been able to trace bay of Biscay records. Both areas fit into the pattern of the geographical distribution of this species outlined above. It has chiefly been recorded from depths extending between 10 m and 300 m depth (NAUMOV, 1960). Some of the BIOGAS colonies resemble JÄDERHOLM's figure (1909, pl. 3, fig. 6) very closely. I have come across another isolated specimen of this species in the material from the ABYPLAINE campaign sent to me by CENTOB. This is a detached, 2.5 mm high stem with some side-branches and several (male) blastostyles, originating from Sta. 10/CP 17, 42°44.5'-42° 46.1'N, 15°58.5'-15°56.9'W, 11-vi-1981, 4,480 m depth. Here too the depth record seems unreliable.

GARVEIA ARBOREA (Browne, 1907) (plate 2)

Bimeria arborea Browne, 1907 : 15, 16, 18, 20, pl. 1, figs. 1-3, pl. 2.

Sta. 1/DS 61, two well preserved and 2 fragmented colonies, 50-60 mm high, basal part of stem about 2 mm thick and with tuft of hydrorhiza fibres, hydranths well preserved, male gonophores abundantly present, 2 slides : DS 62, about 10 mm long basal part of colony, hydranths badly preserved, no gonophores ; DS 63, fragments of a colony, several cm high, hydranths present but badly preserved ; DS 65, several colonies, about 40 mm high and badly preserved, and a number of fragments, some hydranths are

HYDRAIRES

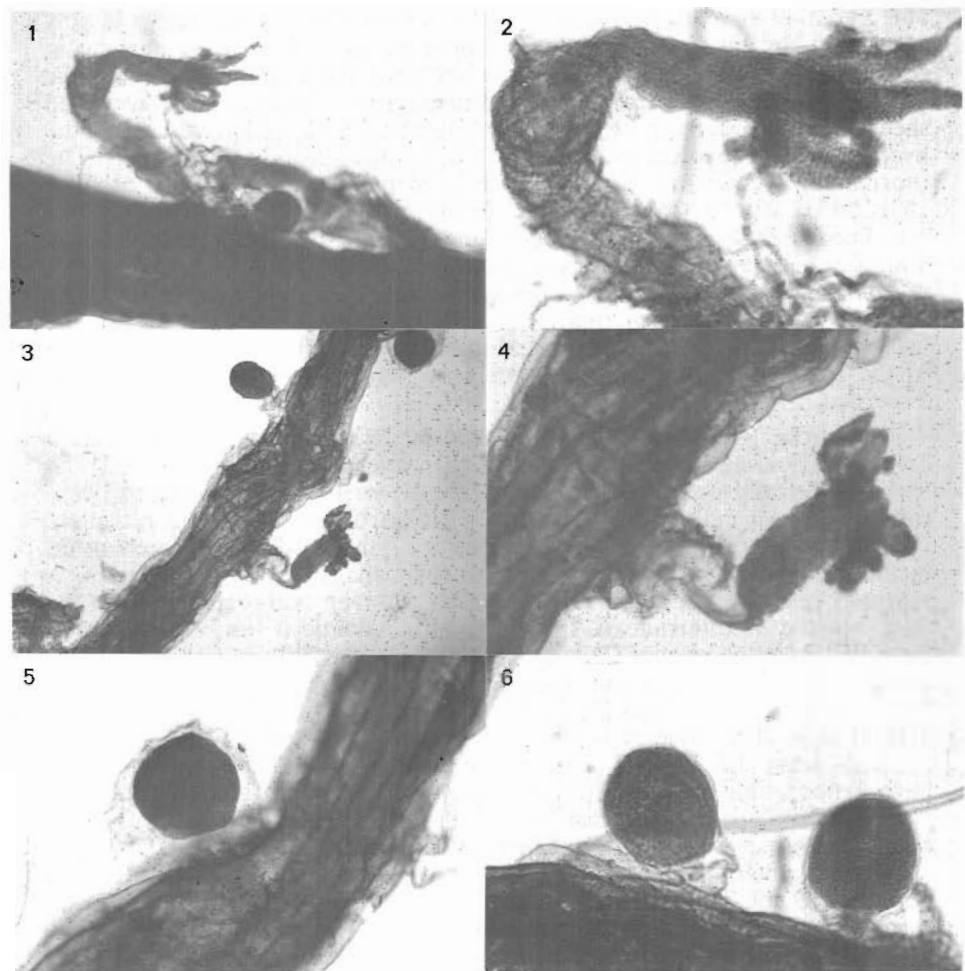


Plate 2. *Garveia arborea* (Browne), from Sta. 1/DS 61.
1-4, various hydranths, showing a single whorl of filiform oral tentacles ; the periderm ends some distance under the body of the hydranth on the stalk.
5-6, male gonophores ; the hyaline sheath is distinctly visible.

present, no gonophores ; CP 08, fragments of several large colonies, at least 60 mm high, basal parts with stems 3.0-3.5 mm thick, hydranths badly preserved, no gonophores ; CP 26, four colonies varying in height between 35 mm and 60 mm, the largest two rising from tuft of hydrorhiza fibres, hydranths badly preserved, no gonophores, in addition there are some fragments ; CP 27, two colonies, 40 and 80 mm in height, rising from dense

tuft of hydrorhizal fibres, hydrants badly preserved, no gonophores, in addition a number of fragments are present ; CP 33, fragments of several large colonies, some of the basal parts have a diameter of about 3 mm, no hydranths, no gonophores ; CP 37, several colonies, 30-40 mm high, stems about 2.5 mm thick, hydranths in bad condition, no gonophores ; KG 158, young, 6-8 mm high colonies on a worm tube, hydranths badly preserved, no gonophores.

Sta. 2/CP 10, one 30 mm high colony with a spread of 25 mm, five fragments of about 20 mm length, hydranths badly preserved, no gonophores ; CP 11, three fine, 35-40 mm high colonies, main stem strongly fascicled and basally 2.5 mm thick, in addition 2 fragments, hydranths badly preserved, no gonophores, one of the colonies with a globular mass of fine fibres along the stem, diameter about 7 mm, the fibres strongly resemble hydrorhiza fibres ; CP 30, a large number of fragments, together forming a \pm 60 mm high colony, hydranths badly preserved, no gonophores.

Sta. 6/CP 07, a single mutilated colony, about 30 mm high, with badly preserved hydranths, no gonophores ; CP 24, basal portion — stem and bud of hydrorhiza fibres — of a large colony, stem diameter 2.5 mm, badly preserved hydranths, no gonophores.

Description — Colonies large, the largest up to 80 mm high, with irregular, more or less tree-shaped branching, hydrocauli tending to branch in one plane. There is a main stem and a number of side-branches, rising from the stem at irregular intervals. Stem and main branches give the axis of the colony a certain rigidity when taken from the preservative, the finer branches hanging down. Apparently the colony has a — branched — main tube, covered by many slightly thinner secondary tubules, also covering the branches, but absent from the pedicels of the hydranths. In my stained slides the primary (main) tube, measured under the hydranth, has a diameter of 200-250 μ m ; the secondary tubules are 75-100 μ m thick. On the main stem secondary tubules form a thick covering of the primary tube, giving the exterior a pleated pattern ; the stem may be as thick as 3 mm at its base. Hydrorhizal filaments are present in many colonies and form a dense, usually flattened tuft.

In the best preserved specimen (Sta. 1/DS 61) there are plenty of hydranths and gonophores. The hydranths are fully extended (pl. 2, figs. 1-4), the periderm of the tube terminating some distance under the body of the polyp which has 12 tentacles arranged in a single whorl around the conical hypostome. The condition of the hydranths suggests that the colony was preserved some time after death but prior to deterioration of the polyps. In my slides the periderm forms a loose, slightly wrinkled covering of the pedicel ; the coenosarc being visible as a fine thread inside the peridermal tube.

Gonophores occur plentifully on stems and branches ; they do not occur on the pedicels. They are visible as globular bodies, 200-300 μ m in diameter, with an extremely short stalk (pl. 2, figs. 5, 6). The apparently male gonophores have not been sectioned ; externally they are covered by a hyaline and very thin lining of periderm. Their structure appears to be styloid ; the mass of developing spermatocytes covering a central spadix ; rudiments of radial canals are visible at the base of the spadix.

The preserved specimens are brownish grey, the main stem with a

HYDRAIRES

shade of ochre. The nematocysts are studied in preserved hydranths, consequently the following remarks are tentative.

There are at least three types of nematocysts :

a) Stenoteles, found in small number on the tentacles ; fairly large, globoid capsules with diameters varying between 6.5×8.5 and $7.0 \times 9.0 \mu\text{m}$;

b) Desmonemes, found on tentacles and body, small and ovoid, 3.0×4.0 - $3.5 \times 4.9 \mu\text{m}$;

c) (Microbasic ?) euryteles, occurring in small numbers on the tentacles and almost globoid, varying between 3.7×4.1 and 3.9 - $4.5 \mu\text{m}$.

Remarks. — The description presented above fits that of *Bimeria arborea* Browne, 1907 (l.c. : 20, 21, pl. 1, figs. 1-2, pl. 2), a species from deep water of the bay of Biscay (412 fms = 753 m) but not rediscovered since its description by BROWNE. A second, apparently closely related species was recorded from the same locality under the name *Bimeria biscayana* Browne, 1907. There is material of both species in the Coelenterate Section of the British Museum (Natural History), London and thanks to the courtesy of Dr. P.F.S. CORNELIUS, curator of that section, I have been able to study BROWNE's material in December 1982. *Bimeria arborea* is represented in the collection by one alcohol preparation and 3 slides.

The alcohol specimens number three and are marked ' *Bimeria arborea* E.T.B. type, 1948-10-1-117, bay of Biscay, Aug. 1906. Allen's Stat. XIII, 412 fms., Alcohol, E. T. BROWNE Beq '. There are 3 fragments of 18, 15 and 10 mm height ; in addition some smaller fragments are present but these have not been studied in detail. The largest specimen has a fairly thick (1.5 mm) main stem of a dark brown colour. The three slides are all marked ' *Bimeria arborea* E.T.B. type, bay of Biscay, 412 fms. 97-2-28 '. They bear the following numbers :

1957.3.2.126 : Canada balsam mount of stained branch, about 30 mm long and richly bearing gonophores ;

1957.3.2.127 : three branches, all with gonophores, and some small fragments ;

1957.3.2.128 : a 15 mm long branch, with gonophores.

All specimens together represent the type series and are all that remains of BROWNE's 'large tree-like Hydroid' (height about $3 \frac{1}{2}$ inches = 8.75 cm) ; the largest, 18 mm long, alcohol preserved specimen is here designated the lectotype. The BIOGAS specimens evidently are conspecific with the material, though the hydranths are not so well preserved. The gonophores also are nearly identical and apparently male.

The structure of the styloid gonophores and the condition of the periderm of the pedicels, which upon contraction forms a distinct pseudohydrotheca at the basal part of the hydranth and does not continue over the tentacles, make it necessary to remove the species from *Bimeria* to *Garveia*, wherein it should be known as *Garveia arborea* (Browne, 1907) (vide VERVOORT, 1964).

The present records are the first since BROWNE's definition of this species : all the material originates from deep water of the bay of Biscay. ALLEN's station XIII, the type locality, is situated at $48^{\circ}07'N$ $08^{\circ}13'W$. *Garveia arborea* is closely related to, if not identical with, *Garveia crassa* (Stechow, 1923), originally described from deep water off Somalia (STECHOW, 1923b : 103 ; 1925 : 414, fig. 4) and redescribed by MILLARD

(1977 : 108, fig. 1A-C) from deep water off Natal. Differences may possibly be present in the number of tentacles (8 to 10 in *G. crassa*) and the elongated, ovate gonophores (333 μm long and 170 μm wide).

I have also studied the type series of *Bimeria biscayana* Browne, 1907, consisting of 4 syntypes, one an alcohol preserved colony, and three on slides.

The alcohol specimen, marked '*Bimeria biscayana*, syntype, 1948.10.1.118, bay of Biscay, Aug. 1906. Allen's Stat. XIII, 412 fms. Alcohol, E. T. BROWNE Beq. ', is one colony of about 20 \times 20 mm, with a 1.5 mm thick main stem, basally slightly flattened and having there a small bunch of hydrorhizal fibres.

The slides are all marked '*Bimeria biscayana* E.T.B., bay of Biscay, Allen's Stat. XIII, 412 fms., 07.2.15, Syntype' and bear the numbers :

1957.3.2.160, Canada balsam mount of a 15 mm high colony, spread about 10 mm ;

1954.3.2.161, Canada balsam mount of a 15 mm high colony and a fragment ;

1957.3.2.159, Canada balsam mount of a fine, 30 mm high colony marked also 'Figured specimen'. This is clearly the specimen figured by BROWNE (1907) as fig. 1 ; it is here designated the lectotype.

None of the specimens has gonophores.

Bimeria biscayana is a quite different species, with a much different colony structure. The main tube is much coarser, as are also the secondary tubules. Both main tube and secondary tubes bear hydranths which in consequence are of different sizes. The resulting colony is rather coarse in structure, as also appears from a comparison of BROWNE's figure 1, illustrating the colony-form in *B. biscayana*, with that on his plate 2, where a large colony of *B. arborea* (now *Garveia arborea*) is figured. *Bimeria biscayana* is also a member of *Garveia*, the correct name being *Garveia biscayana* (Browne, 1907) ; the species has never been rediscovered since the original record from deep water of the bay of Biscay.

***Corymorphidae* sp.**

Sta. 1/KG 150, a single 800 μm long polyp (slide).

Remarks. — The specimen consists of a slender 500 μm long pedicel, apparently torn from the substratum, without canaliculated structure or anchoring filaments, supporting a strongly contracted, more or less globular hydranth. There is a basal (aboral) whorl of 14 filiform tentacles and an oral whorl of 8 much shorter tentacles. The filiform aboral tentacles have the nematocysts evenly distributed over the tentacle so consequently no non-filiform structure is visible. In the oral tentacles the nematocysts are aggregated at the tip, without forming a globule ; the tentacles, however, are likely to develop into capitate tentacles later on. No periderm is visible on the hydranth or pedicel.

The present specimen, because of its young state, can not properly be identified. It shows a certain amount of similarity with developing polyps of *Vannuccia forbesi* (Mayer, 1894) as redescribed by BRINKMANN-VOSS (1970 : 15, fig. 10). Very probably this polyp was not sticking in the mud but had been removed from a solid object.

HYDRAIRES

EUENDRIUM RAMEUM (Pallas, 1766)

Eudendrium rameum — VERVOORT, 1946 : 150-153, figs. 24^e, 60, 61.

Sta. 1/DS 65, a large number of polysiphonic fragments and a number of largely monosiphonic, finer ramules, representing the top parts of a colony and bearing hydranths and female gonophores on their ringed pedicels, the whole probably representing a large female colony, about 50 mm high.

Remarks. — This species is recognized by its colony structure, the strongly ringed pedicels and the structure of the gonophores, occurring on the bases and pedicels of normal (male) or normal to atrophied (female) hydranths. In the BIOGAS material female gonophores occur on the pedicels of more or less atrophied hydranths : there are also many well preserved sterile hydranths.

Eudendrium rameum is a cosmopolitan species recorded mainly from the Holarctic, occurring in shallow to moderately deep waters of the northern Atlantic and Pacific, in both areas penetrating deeply into the Arctic seas. However, there are also many records from the southern hemisphere. The species was recorded from the Roscoff area by TEISSIER (1965) and from deep water of the bay of Biscay by BROWNE (1907 : 23). The depth records are usually from 10 m down to at least 300 m though shallow waters (10-100 m) are undoubtedly preferred. BROWNE's bay of Biscay specimens were from 75, 412, and 444 fms (= 137, 753.5, and 812 m depth, respectively).

? OPERCULARELLA DENTICULATA (Clarke, 1907) (fig. 2b)

? *Opercularella denticulata* — VERVOORT, 1966 : 104, 109, figs. 4, 5.

Sta. 2/CP 10, small colony composed of 5 hydrocauli attached to rock fragment, only two undamaged hydrothecae present, no gonothecae.

Sta. 3/DS 45, two groups of colonies, each composed of 2 hydrocauli of 15-18 mm height, rising from stolon creeping on unidentifiable objects, probably old hydroid stems, some of the pedicels are branched, remnants of hydranths present, no gonothecae (2 slides).

Sta. 6/DS 86, one hydrocaulus, about 8 mm long, rising from detached stolon, bearing several hydrothecae, some of the pedicels branched, remnants of hydrants present, no gonophores.

Description. — The following description and the measurements are based on the material from Sta. 2/CP 10. The five hydrocauli rise from a communal, chitinous plate, attached to a small fragment of rock. Some of the hydrocauli are fairly long, maximally 20 mm and basally have thick periderm ; they show signs of renovation. The hydrothecal pedicels spring directly from the hydrocauli and are indistinctly ringed or wrinkled ; they widen distally and their periderm imperceptibly continues in the hydrothecae. Only two hydrothecae are complete. In one of these a constriction of the periderm marks the demarkation between pedicel and theca. The two hydrothecae have a very fine, slightly oblique diaphragm. The hydrotheca (fig. 2b) widens very slightly towards the apex ; the region of attachment of the closing apparatus is marked by a very weak broadening of the theca.

Closing apparatus composed of thickened, triangular flaps, united by hyaline portions of the hydrothecal rim, closing to form a fragile, triangular, roof-shaped structure. Remnants of the hydranth are present in one of the hydrothecae.

Measurements (in microns)	BIOGAS Bay of Biscay	Vema East Pacific (VERVOORT, 1972)	Albatross East Pacific (VERVOORT, 1966)	Galathea Indian Ocean (VERVOORT, 1966)
Hydrocaulus, diameter	75-190	110-135	100	100-220
Hydrotheca, length pedicel from insertion to diaphragm	230-285	400-500	600-700	335-410
Id., length from diaphragm to apex closing apparatus	325-340	470-500	560-700	400-540
Id., diameter	130-160	135-160	140-160	160-240

Remarks. — This is the first record of this distinctive species from deep water of the Atlantic ocean. Previous records, from deep water of the E. Pacific and Indo-Westpacific, as well as from the littoral zone of Sagami bay, Japan, have been summarized by VERVOORT (1972: 41, 42). A comparison of the description and figure presented here with those in my 1966 and 1972 papers shows the close similarity between the Atlantic and the Pacific material; this is also borne out by the agreement in measurements. Additional material from the northern Atlantic occurs in the hydroid collections from: INCAL Sta. CP 05, 55°00.4'-55°00.9'N., 12°29.4'-12°31.1'W., 19-vii-1976, 2,884 m depth; INCAL Sta. W.S.01, 50°19.4'-50°19.3'N., 13°08.1'-13°06.9'W., 30-vii-1976, 2,550-2,539 m depth; INCAL Sta. W.S.02, 50°19.3'-50°20.0'N., 12°55.8'-12°56.0'W., 30-vii-1976, 2,498-2,505 m depth, and INCAL Sta. W.S. 09, 47°28.8'-47°27.9'N., 09°34.0'-09°34.0'W., 10-viii-1976, 4,277 m depth.

The place of this species in the genus *Opercularella* is still open to dispute. It comes very close to *Campanulina panicula* G. O. Sars 1874 (: 121, pl. 5 figs. 9-3) (= ? *Opercularella panicula* (G. O. Sars)), a N. Atlantic to Arctic species of the deeper water. The relationship between both species needs further investigation.

? OPERCULARELLA PRODUCTA (G. O. Sars, 1874)

Opercularella producta — VERVOORT, 1966: 106, 111, fig. 12a.

Sta. 1/DS 65, small colony on stem of unidentifiable hydroid being composed of stolon and many undamaged hydrothecae with hydranths, empty hyaline body may represent gonotheca (slide); CP 09, small colony, composed of unbranched pedicels rising from creeping stolon on end of calcareous worm tube, hydrothecae in good shape, hydranths well preserved, on stolon empty, sac-shaped body that may represent an empty gonotheca (slide).

Description. — The two colonies present consist of hydrothecae on pedicels rising directly from fine, intertwining hydrorhizal fibres attached to a stem fragment of an unidentifiable hydroid (Sta. 1/DS 65) and the end of a calcareous worm tube (Sta. 1/CP 09). The 1 to 2 mm long pedicels have

HYDRAIRES

some distinct rings basally ; they widen very gradually apically into the lantern-shaped hydrothecae. Under the hydrotheca the pedicel may have a few distinct rings and it may be either slightly wrinkled or completely smooth. There is no sharp demarcation between pedicel and hydrotheca ; at the place of attachment of the hydranth the hydrothecal wall has a ring-shaped thickening supporting a very fine membrane ; there is no diaphragm. The presence of some rings in the middle of the pedicel as well as the presence of two peridermal rings inside the hydrotheca suggests that the hydrothecae have been renovated. The periderm, quite firm on the pedicel, gradually thins out along the hydrothecal wall, which reaches its greatest diameter just under the beginning of the closing apparatus, which is formed by the apical portion of the hydrotheca, comprising triangular, thickened strips that fold over the hydrotheca like a conical roof. There is no sharp demarcation between the hydrothecal wall and the closing apparatus, nor are there longitudinal striae on the hydrothecal wall corresponding with the triangular portions of the ' roof '.

In both specimens there is a hyaline, sac-shaped body that may represent the empty gonotheca. It is about as long as the hydrothecal pedicel and attached to the stolon by means of a very short collar-shaped pedicel. The lateral wall is slightly wrinkled ; terminally it is open, with a slightly folded apical portion. The periderm of the ' gonotheca ' is very thin and has scarcely taken any stain in the preparation of the slides.

Measurements (in microns)	Sta. 1/DS 65	Sta. 1/CP 09	Hjeltefjord (VERVOORT, 1966)
Pedicels, length	1,060-1,300	1,700-2,000	4,000-5,000
diameter at base	60-65	85-110	90-100
Hydrotheca, length (attachment hydranth - top operculum)	425-470	500-590	760-860
diameter	125-155	165-205	260-300
Gonotheca, length	1,250	1,460	
approximate diameter	200	360	

Remarks. — The present material has been very carefully inspected for the presence of nematophores on pedicels and stolon but none have been discovered. The BIOGAS specimens agree fairly closely with specimens identified with *Opercularella producta*, present in the British Museum (Natural History) (1954.2.26.4), collected in the Hjeltefjord, Norway, by C. BURDON-JONES ; I reported on these specimens in my 1966 paper (l.c. : 111, fig. 12a). In the Hjeltefjord specimens the hydrothecae are slightly larger and generally more spindle-shaped, which may largely be due to pressure of the cover slip. It should be borne in mind, nevertheless, that in G. O. SARS's original description (1874 : 118, 119) and in his figures (l.c., pl. 5, fig. 7) a sharp demarcation between hydrotheca and closing apparatus as well as longitudinal striae on the distal part of the hydrotheca are mentioned and figured ; this peculiarity is also stressed by KRAMP (1935 : 140), probably on the authority of SARS. The hydrothecal margin is better developed and visible in renovated hydrothecae ; renovation as well as a certain amount of schematization in certain drawings may account for the contradictory picture of this species emerging from the available literature.

Some of the material described so far may also be composite ; this certainly applies to the material described by FRASER (1914 : 159, pl. 18, fig. 64) as *Lovenella producta*, where distinct nematophores are figured on the pedicel. FRASER (1937 : 96) later on referred part of this material to *Egmundella gracilis* Stechow. In the genus *Egmundella* Stechow, generally referred to the Lovenellidae, the hydrothecae are identical with those of *Opercularella* (and allied genera) and the principal differences between both genera, in absence of well developed gonophores, rests on the presence or absence of nematophores, which may be either accidentally absent or overlooked.

? *Opercularella producta* seems to be well distributed in the moderately deep to deep water of the northern Atlantic (6-750 m, fide KRAMP, 1935 : 140), on both the American and European sides. In the eastern Atlantic it penetrates, along the Norwegian and Swedish coasts, from the Arctic till the Presund ; on the western side from arctic Canada till the gulf of Maine (FRASER, 1944 : 175). This is the first record of the species from deep water of the bay of Biscay. The species probably also occurs along the northern pacific coast of North America.

STEGOLARIA GENICULATA (Allman, 1888)

Stegolaria geniculata — VERVOORT, 1942 : 299-303, figs. 2-3.

Sta. CM 01, 47°44.3'N., 08°51'W., 4-viii-1972, 1,010 m depth, two fragments of a large colony, one unbranched, about 10 mm long, the second with a side-branch, about 8 mm high, both fragments slightly polysiphonic at the base, no gonothecae.

Sta. CV 22, 47°41.8'N. 08°18.7'W., 24-viii-1973, 1,331 m depth, many fragments consisting of :

1. Basal portions of a very large colony, now reduced to 50 × 50 mm ; stem and main branches with a diameter of 3 and 2 mm, respectively. Hydrothecae are present on some of side-branches.

2. Two fine colonies, about 50 mm high, spread 40 and 60 mm, respectively. Fine hydrothecae are present and bodies that look like gonothecae.

3. A number of small colonies, 15-20 mm high, growing on Gorgonacea.

4. A large number of fragments.

Description. — The present material agrees very closely with colonies from Kwandang bay, Celebes, described in 1946 (VERVOORT, 1946 : 299-303, figs. 2-3) and will not be described in detail here. The branching is rather irregular, though principally sub-opposite ; the well developed colonies are flabellate. The ultimate branches are strongly geniculate ; this characteristic structure is lost in the older branches by the development of the secondary tubules. Even on the strongly fascicled and thick branches and stems there are some hydrothecae protruding between the secondary tubules ; on the monosiphonic branches the length of the free portion of the hydrothecae is variable, though generally longer than the fused part. There are many tubes of sedentary polychaete worms on the stem and the principal

HYDRAIRES

branches, at times buried under the secondary tubes. The gonothecae thought to be present in one of the specimens are damaged.

Remarks. — There can be no reasonable doubt that the BIOGAS material is conspecific with specimens recorded as *Stegolaria geniculata* from Kwandang bay, Celebes, 400-500 fms (= 732-914 m), with which the BIOGAS specimens have been directly compared. This material very closely fits ALLMAN's description of *Cryptolaria geniculata* (= *Stegolaria geniculata*) from off Matuka, Fiji Islands, 315 fms (= 576 m) depth. However, the specimens have not (yet) been compared with ALLMAN's type in the British Museum (Natural History), which according to BILLARD (1910 : 5), who inspected the type material, is in rather poor shape. So far no representatives of the genus *Stegolaria* have been recorded from the Atlantic, but I have met with specimens of *S. geniculata* in Atlantic hydroid material recently sent to me by CENTOB, viz. GEOMANCHE, Sta. CH 60/DR 13, 47°46'N., 12°19.6'W., 3-iii-1976, 4,152 m depth; CYMOR, Sta. DR 15, 47°44'N., 08°21'W., 13-ix-1980, 2,420 m depth; CYAMAZ, Sta. Pl. 100, 33°12'N., 09°25'W., 1,060-1,330 m depth, 1982 (exact date unknown to me), and WALDA, Sta. CW 06, 04°07.3'N., 01°35.5'W., 975 m depth (date unknown to me). The WALDA record is from the gulf of Guinea; the remaining are from the northern, temperate Atlantic.

The genus *Stegolaria* was instituted by STECHOW (1913 : 137) to accommodate *Cryptolaria geniculata* Allman and *Cryptolaria operculata* Nutting, 1906 : a third species was later on referred to the genus by TOTTON (1930 : 155) as *Stegolaria irregularis*. This species was described but not figured from material collected off New Zealand by the « Terra Nova » Expedition; the species was subsequently redescribed and figured by RALPH (1957 : 849, fig. 8j-m). *Stegolaria* Stechow is undoubtedly closely related to *Stegopoma* Levinsen, so much so that various authors (e.g. TOTTON, 1930 : 154) have suggested uniting the two genera. For the desirability to keep the genera separate I may refer to the discussion by EDWARDS (1973), based on a detailed study of the production of medusae in *Stegopoma fastigiatum* (Alder), now named *Modeeria rotunda* (Quoy and Gaimard). Of the three species now in *Stegolaria*, *S. irregularis*, judging from RALPH's description and figures, seems to fit better in EDWARDS' concept of *Stegopoma* than in *Stegolaria*; it is very near to *Stegopoma bathyale* Vervoort (1966 : 114-115, fig. 14). *Stegopoma operculata* (Nutting) and *S. geniculata* are extremely similar; I have been unable to determine clear cut differences between these two species from the existing description. I am inclined to consider the species identical but I want to postpone such a decision until the types — both of which are still available — have been more carefully studied.

ACRYPTOLARIA CONFERTA CONFERTA (Allman, 1877)

Acryptolaria conferta conferta — MILLARD, 1964 : 7, fig. 1A-C, E.

Sta. 1/DS 65, fragments of a 25 mm high, branched colony, remnants of hydranths present, no coppiniae.

Sta. 2/CV 38, two branched colonies, 35 and 25 mm high, in addition 5 unbranched colonies, about 10 mm high, all rising from stolon creeping on

pebble, contracted hydranths present; no coppiniae; CV 40, several polysiphonic, branched colonies, about 50 mm high; several unbranched, polysiphonic colonies, about 15 mm high, and a number of fragments, no hydranths present, no coppiniae.

Remarks. — *Acryptolaria conferta* (Allman, 1877) is a common and widespread species in deeper water of the Atlantic, Indian and Pacific Oceans. Though I have been unable to find records from the bay of Biscay proper, the presence of this species in deeper water there was only to be expected.

Australian specimens of this species, in which the hydrothecae are rather closely packed, have been described by RITCHIE (1911: 826, pl. 84 fig. 2, pl. 87 fig. 1), as *A. conferta* var. *australis*, later on raised to subspecific rank by MILLARD (1964: 9, fig. 1D, F, G) and distinguished from the nominal subspecies as *Acryptolaria conferta australis*. The subspecies were united again by MILLARD (1975: 169-171, fig. 56) on account of the extreme variability of this species. Though I fully agree with MILLARD that *A. conferta australis* and *A. conferta conferta* only represent extremes of the fairly wide range of variability of this species I nevertheless have used the subspecific name *A. conferta conferta* to indicate that the BIOGAS material is characterized by the wide spacing of the hydrothecae, the principal character to differentiate between the two 'subspecies'.

ACRYPTOLARIA CRASSICAULIS (Allman, 1888) (fig. 1)

Acryptolaria crassicaulis — MILLARD, 1967: 172, fig. 2A.

Cryptolaria crassicaulis var. *dimorpha* Ritchie, 1911: 830, pl. 87, figs. 5, 6.

Acryptolaria corniformis Naumov and Stepan'yants, 1962: 74, fig. 2.

Sta. 1/CP 33, small, mutilated and dirty colony about 25 mm high, hydranths present, no coppiniae; CP 37, several fine colonies, up to 20 cm high, varying in colour between light horn and deep chocolate brown, hydranths present, no coppiniae.

Description. — The well developed colonies from Sta. 1/CP 37 are extremely flexible, with long, anastomosing side-branches; the main stem and principal branches are fairly thick; the stems basally have a diameter of 1.5-2.0 mm. Branching of the colonies is quite irregular; the ultimate ramifications are long and flexible. The hydrothecae are more or less biserially arranged (fig. 1a), though irregularities do occur; they miss, nevertheless, the haphazard arrangement found in *Cryptolarella abyssicola*. Primarily the hydrothecae are distinctly cornucopia-shaped, very gradually widening from a narrow, fused part towards the slightly everted aperture; the greater part of the adcauline wall being fused with the (primary) branch. In such non-renovated hydrothecae the aperture points obliquely upwards. Repeated renovations usually occur, giving the hydrothecae a more cylindrical appearance: the free portion is gently curved and lengthened (fig. 1b). The basal, fused part of the hydrotheca becomes rapidly covered by accessory tubules, absent only from the ultimate tips of the branches. No coppiniae are present; these have been described by STECHOW (1913a) and LÉLOUP (1932).

HYDRAIRES

Remarks — The colony from Sta. 1/GP 33 resembles the material described above in the structure and arrangement of the hydrothecae ; the colony structure is obscure. The material of this species differs markedly from that of *C. abyssicola*, with which it was found, by the brownish colour of the periderm. It is at times difficult to distinguish this species from *Acryptolaria conferta* (Allman, 1877), though well developed colonies are at once distinguished by their different structure. In the material at my disposal *A. conferta* has stiff, very regularly branched, feather-shaped colonies, sometimes growing in small groups and of a light, horn colour. There are also differences in the exact shape of the primary hydrotheca, its size and the proportions of fused and free adcauline wall.

For the time being I have left this species separate from *Cryptolaria* (= *Acryptolaria*) *longitheca* (Allman, 1877), a tropical and subtropical western Atlantic deep water species ; the characters separating the species (mainly the size of the hydrothecae) need critical evaluation.

A. crassicaulis has been synonymized, in my opinion correctly, with *Acryptolaria corniformis* Naunov and Stepan'yants, 1962, by GRAVIER-BONNET (1979 : 22). The geographical distribution of *A. crassicaulis* includes (usually deep water) localities in the Atlantic, Indo-Pacific and Antarctic and may be summarized as follows : off Ascension Island, 420 fms

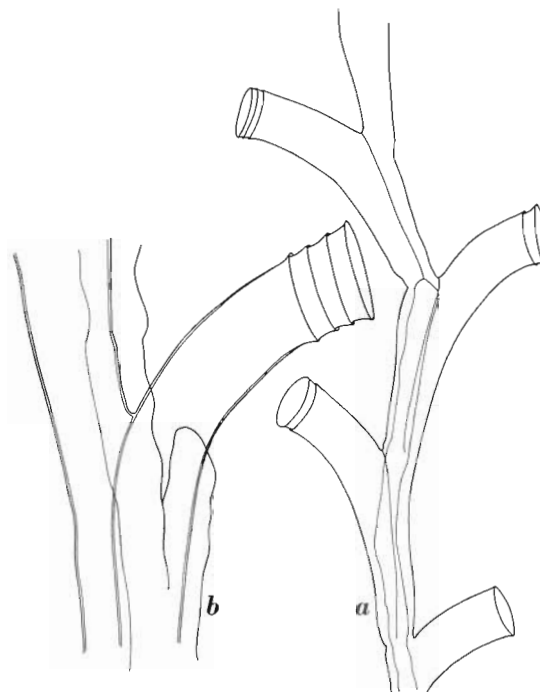


Fig. 1. — *Acryptolaria crassicaulis* (Allman), from Sta. 1/CP 37.
a) top part of colony, basal portion with accessory tubule.
b) terminal portion of hydrotheca with three renovations. a, X 35 ; b, X 65.

(= 768 m) (ALLMAN, 1888); off Falkland Islands, 150 m (JÄDERHOLM, 1916-1917); many localities around the Azores, 599-1,732 m (LELOUP, 1940; REES et WHITE, 1966); near Madeira and off the coast of Morocco, 600-2,165 m (LELOUP, 1940); south-west Indian Ocean, south of Madagascar, 400 m (MILLARD, 1967); off Salomon, Chagos Islands, 60-120 fms (= 110-120 m) (JARVIS, 1922); off Fort Dauphin, Madagascar, 460-465 m (GRAVIER-BONNET, 1979); off Travancore coast, India, 260 fms (= 475 m) (LELOUP 1932); Kyushu, Japan, no depth record (JÄDERHOLM, 1919); Sagami Bay, Japan, no depth record (STECHOW, 1913); off Wollongong, New South Wales, Australia, 55-56 fms (= 100-102 m) (RITCHIE, 1911); Isla Tac, off Chile coast, 250-300 fms (= 457-548 m) (LELOUP, 1974), south of Tierra del Fuego, Argentina, 550 m (HARTLAUB, 1904, as *Cryptolaria conferta* (?)), and off Sabrina coast, Antarctica, 289 m (NAUMOV and STEPANYANTS, 1962, as *Acryptolaria corniformis*). I still find it difficult to follow RITCHIE (1911 : 829, 830, 833) in referring HARTLAUB's *Cryptolaria conferta* (?) (Hartlaub, 1904 : 13, pl. 2 fig. 1) to *Acryptolaria crassicaulis* without proper inspection of the material.

CRYPTOLARELLA ABYSSICOLA (Allman, 1888)

Cryptolarella abyssicola — VERVOORT, 1966 : 118, figs. 18-20.

Cryptolaria diffusa Allman, 1888 : 42, pl. 21, figs. 1, 1a.

Cryptolaria humilis Allman, 1888 : 39, pl. 18, figs. 1, 1a, 1b.

Sta. 1/DS 71, a single, mutilated colony of about 30 mm height and a fragment, 15 mm long, no gonothecae; CP 26, fine colony 55 mm high, with tuft of fibres about 10 mm above base of stem, polyps present but badly preserved; CP 33, rather mutilated colony, about 75 mm high, some of the secondary tubules detach from the stem and run independently, polyps badly preserved.

Sta. 3/CP 36, two fragments, one a branch with hydrothecae, the other a stem fragment with side-branch, some hydranths present.

Sta. 4/CP 15, two small colonies; one a branched colony, about 15 mm high, the other 20 mm high, growing on large spicules of a siliceous sponge, in addition a large fragment of such a spicule bears many stolons and very young colonies that probably also belong to this species.

Sta. 5/DS 53, a young, monosiphonic colony, about 15 mm high, rising from a stolon, no gonothecae.

Sta. 6/CP 23, fascicled fragment 8 mm long, no gonothecae.

Description — The colonies are usually more or less flabellate, with a distinct main stem and side-branches arranged in one plane; the stem is thickest basally and there has a diameter of 1.5-2 mm which gradually decreases. Some of the colonies are decidedly flexible, others are more rigid. Only the apical parts of the branches are monosiphonic; the branches rapidly become polysiphonic when being covered by secondary tubules. On the stems and the larger branches the primary tube is invisible and covered by a thick layer of secondary tubules, interwoven on the exterior. In some of the colonies secondary tubules run free from stem or branches, forming hair-like appendages, or are aggregated to form a rounded knot filled with

HYDRAIRES

soft mud. It is likely that such masses of fibres are formed after the deposition of a layer of sediment at the basal part of the colony.

The secondary tubules also cover a large portion of the hydrothecae on stem and branches, leaving only the apical parts protruding beyond the general surface. The hydrothecae, as can be seen in the youngest parts of the colonies, are tubular, having nearly the same diameter all along their length; the basal portions narrow suddenly. They are adnate along the major part of their adcauline walls; the fused portions become visible at the axils of the preceding thecae or slightly under that point; in some colonies the hydrothecae are even closer together. The free part of the hydrotheca curves outwards; the plane of aperture is usually parallel to the axis; the aperture itself is circular. Usually there are few renovations, but in certain colonies the hydrothecae are greatly lengthened by renovations and rather irregularly curved. Their arrangement is multiseriate, though on some of the branches their arrangement may appear to be biseriate or tetraseriate. Some of the colonies show remnants of badly preserved hydranths deep inside the hydrothecae. Gonothecae are present on some of the colonies only.

Remarks. — The bay of Biscay material described above agrees principally with previously described material (KRAMP, 1951; VERVOORT, 1966; MILLARD, 1975). It appears that variation exists in the general shape of the colony and the size of the hydrothecae. Though the colonies are generally flexible with distinct but weak stems and main branches, all in one plane, some of such colonies have a bushy structure, whilst others have fairly rigid and comparatively thick main stem and branches. The hydrothecae differ greatly in length and diameter; a scrutiny of available data shows that the adnate portion of the hydrothecal wall may vary between 0.6 and 2.3 mm, the largest dimensions being usually found in deep water material. In the present material the length of the adnate hydrothecal wall varies between 1,100 and 1,350 μm . The species is retained in *Cryptolarella* Stechow, 1913, on account of the presence of separate gonothecae (described by KRAMP, 1951, and VERVOORT, 1966). Though the presence of such gonothecae is not very conspicuous in the BIOGAS material, they are a very distinctive feature in a much larger (Atlantic) material that I have now at my disposal. I have previously expressed doubt as to the exact nature of these flask-shaped bodies; I am now convinced that they do represent the gonothecae, though the nature of the gonophore is still a mystery.

The species occurs in deep water of Indian, Pacific and Atlantic Oceans (200 m to at least 4,970 m depth), where it is of fairly regular occurrence. In one sample the species occurs together with *Acryptolaria crassicaulis* (Allman, 1888), which it resembles closely. *A. crassicaulis* has very flexible colonies of a very different structure and with a decided tinge of brown. The hydrothecae are larger and widen slightly towards the aperture, which is very slightly everted. *A. crassicaulis* reproduces by means of coppiniae.

Measurements (in microns)	Sta. 1/CP 37
Hydrotheca, total length	1,360-1,400
length adnate part adcauline wall	900-1,000
length free part adcauline wall	600- 720
diameter at base	140- 160
diameter at aperture	260- 300

FILELLUM SERPENS (Hassall, 1848)

Filellum serpens — CORNELIUS, 1975a : 378, fig. 2.

Sta. 1/CP 34, colonies creeping on and at times almost completely covering *Hydrallmania falcata* (L.) and *Abietinaria abietina* (L.), coppinia present on *H. falcata*.

Remarks. — This is a very deep record for this usually sublittoral species. Polyps are present in some of the hydrothecae. The specimen of *Hydrallmania falcata* on which the present colony was growing, is dead, but that of *Abietinaria abietina* has many polyps and was apparently alive when collected. *F. serpens* is cosmopolitan, though in the southern Atlantic, Pacific and Indian Oceans it occurs together with *Filellum antarcticum* (Hartlaub, 1904) from which it can only be distinguished with certainty on the structure of the coppiniae. *Filellum serratum* (Clarke, 1879), also a near-cosmopolitan species, can usually be distinguished when infertile by the presence of fine transverse striae on the adnate part of the hydrothecae, though occasionally the striae become much obscured or are very few in number.

LAFOEA FRUTICOSA (M. Sars, 1850) (fig. 2a)

Lafoea fruticosa — VERVOORT, 1972 : 66, figs. 19-21.

Lafoea dumosa p.p. Cornelius, 1975a : 385, fig. 4.

Sta. 1/CP 27, two mutilated, polysiphonic colonies 25 and 40 mm high with only a few undamaged hydrothecae, no coppiniae.

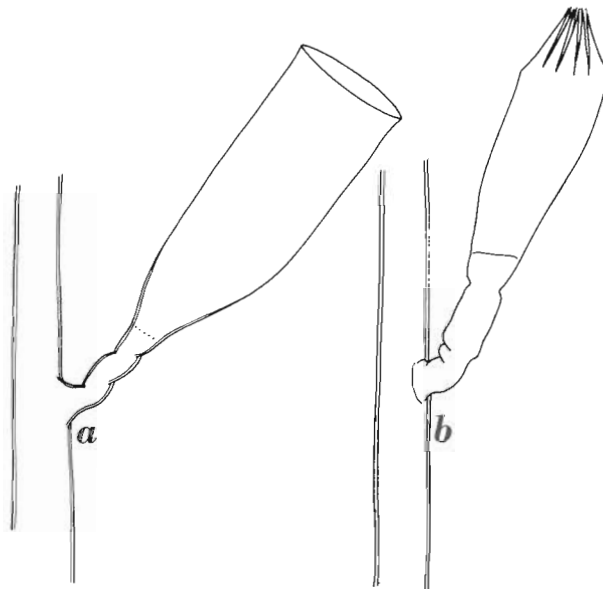


Fig. 2. — a) *Lafoea fruticosa* (M. Sars), from Sta. 1/CP 27, hydrotheca. b) *Opercularella denticulata*? (Clarke), from Sta. 2/CP 10, hydrotheca. a, X 75 ; b, X 115.

HYDRAIRES

Description. — The material consists of two irregularly branched colonies. Both main stems and branches are strongly fascicled, only the finest ramifications being monosiphonic. There are only very few undamaged hydrothecae, leaving the branches at an acute angle. Hydrothecae fairly large (fig. 2a), arranged on all sides of the branches, mainly cylindrical, with basal portion narrowing rather suddenly into the pedicel ; adcauline border with very slight bulge. At the base of the hydrotheca the attachment of the hydranth to the hydrothecal wall is marked by a row of hyaline spots (puncta, desmocytes). The pedicel is fairly long and has one spiral twist. The periderm is remarkably thin, being particularly weak on the hydrothecal wall. There are only very few renovations in the (intact) hydrothecae.

Measurements (in microns)	Sta. 1/CP 27
Hydrotheca, total length (from row of puncta to margin)	700-750
diameter at margin	275-290
Pedicel, total length (from puncta to origin on branch)	275-300

Remarks. — The synonymy and geographical distribution of this species has been discussed previously (VERVOORT, 1972 : 66-74, figs. 19-21). For the time being I have not followed CORNELIUS (1975a : 385) who referred the present species and also *Lafoea pocillum* Hincks, 1868, to *L. dumosa* (Fleming, 1820), along with *Campanularia gracillima* Alder (= *Lafoea gracillima* (Alder, 1856)) and *Calycella obliqua* Hincks (= *Toichopoma obliquum* (Hincks, 1874) which were already regarded conspecific. The principal reason for doing so is that in the material I have so far examined three different species, *Lafoea dumosa* (Fleming), *L. fruticosa* (M. Sars) and *L. pocillum* Hincks, 1868, seem to be present. I have met with no difficulties to distinguish between them, nor have I met with intermediate specimens.

The geographical distribution of *L. fruticosa* is world wide. Its depth range is great, being recorded as deep as 2,078 m (VERVOORT, 1972). The species is common in the deeper water of the North Atlantic.

CAMPANULARIA cf. AGAS (Cornelius, 1982)

Campanularia laevis — VERVOORT, 1972 : 85, fig. 25a-c.

Campanularia agas Cornelius, 1982 : 54.

Sta. CP 30, a single hydrotheca on a short pedicel, lost during preparation.

Remarks. — A solitary detached hydrotheca was observed at the above mentioned station and thought to belong to *Campanularia agas* on account of its large size and the structure of the hydrothecal margin. Unfortunately it was lost when it was attempted to mount it on a slide and it can not be described here in detail. *Campanularia agas* was originally recorded from the Calbuco region, Chile (HARTLAUB, 1905, as *C. laevis*, no depth record). Specimens were later on recorded from almost the same locality by LELOUP (1974 ; Canal Calbuto, 30 m and ESE of Isla de Tas,

250-300 m). Additional specimens originated from the Estrecho de Magellanes, 150 m depth (VERVOORT, 1972) and from Cabo Frio, Brazil, about 57 m depth (VANNUCCI, 1954). The depth record of the present specimen is unreliable : it was probably picked up by the trawl on its way to the surface.

CLYTIA HEMISPHAERICA (Linnaeus, 1767)

Clytia hemisphaerica p.p. CORNELIUS, 1982 : 73-82, fig. 9

Sta. 2/CP 10, a small colony composed of many hydrothecae on unbranched pedicels and 2 empty, ringed gonothecae, all rising from a stolon creeping on floating object.

Remarks. — The synonymy and taxonomy of the cosmopolitan and shallow water species *Clytia hemisphaerica* (Linnaeus, 1767) (= *Clytia johnstoni* (Alder, 1856)) have recently been discussed by CORNELIUS (1982) ; references to literature dealing with the enormous variability of this species are also to be found in that paper. CORNELIUS also included *Laomedea gracilis* M. Sars, 1850 (= *Clytia gracilis* (M. Sars) = *Clytia pelagica* (Van Breemen, 1905)) into the synonymy of *C. hemisphaerica* ; recently ÖSTMAN (1979 ; 1979a) drew attention to differences in morphology, habitat preference and nematocysts of both 'species' — which she prefers to separate as two 'formae' of one species — as well as to differences in the nematocysts of the medusae liberated by both 'formae'.

The occurrence of this species at the above mentioned deep-water station must be quite accidental ; it was either picked up near the surface or is a subsequent contamination. The species is commonly found on all types of floating objects and may at times form independent, pelagic colonies (VERVOORT, 1946).

OBELIA cf. PLICATA (Hincks, 1868)

Obelia plicata Hincks, 1868 : 159, pl. 30, figs. 1, 1a.

Sta. 3/KG 198, three fragments 6-9 mm long with fine hydrothecae ; gonothecae absent.

Remarks. — The present specimens differ from those recorded under *O. dichotoma* by the shape of the hydrothecae and the nature of their margins. The hydrothecae are deeply campanulate, about 1 1/2 times as deep as the maximum breadth ; the lateral hydrothecal walls are not absolutely straight but bulge slightly in the proximal part of the hydrothecae ; the margin is very slightly everted and completely even in the majority of the hydrothecae. The hydrothecae are placed on short, completely ringed pedicels, the number of rings varying between 3 and 8. In fact the hydrothecae very closely resemble those figured by HINCKS (1868, pl. 30 fig. 1a), although some of the younger hydrothecae are less deep. High magnification under phase contrast shows the distal hydrothecal wall to be lightly longitudinally striated or plicated, the phenomenon being visible in some hydrothecae only. The fragments at my disposal were too young to possess the characteristic colonial habit by which this polysiphonic *Obelia*

HYDRAIRES

species is primarily characterized. This is the principal reason why the identification of the BIOGAS specimens is given with some doubt.

O. plicata was originally recorded from the Shetlands by HINCKS (1968). It has subsequently been recorded from a number of localities on the eastern and western sides of the northern Atlantic. It usually occurs in the sublittoral and from there penetrates into deeper water. Undoubted specimens of *O. plicata* have also been found near Rovinj in the northern Adriatic at 2 m depth (Coelenterate collection Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, n^{os} 8233-8235, 8237, 8238, recently identified by P.F.S. CORNELIUS and W. VERVOORT). The present record is from the N.W., deep part of the bay of Biscay, not far from the Roscoff area where the occurrence of this species has previously been established (TEISSIER, 1930 ; 1950 ; 1965 ; CORNELIUS, in lit.). The depth record is not absolutely reliable as the box-corer may have picked up the specimens on its way to the surface.

OBELIA DICHOTOMA (Linnaeus, 1758)

Laomedea dichotoma — VERVOORT, 1946 : 292, fig. 128.

Obelia dichotoma p.p. Cornelius, 1975 : 265-272, figs. 3-4 ; Cornelius, 1982 ; 117-119.

Sta. 2/KG 172, fragment of 5 mm length with 2 damaged hydrothecae (not recovered from tube on re-inspection of sample !); KG 185, stem fragment about 10 mm long, with a single damaged hydrotheca.

Sta. 4/DS 81, several colonies, about 15 mm high and slightly branched, with many empty gonothecae on a fragment of alga, only a few undamaged hydrothecae, no living tissue present. Probably picked up at or near the surface.

Sta. KR 134, 47°40.9'N., 04°20.3'W., 25-vii-1978, 101 m depth ; specimen of 10 mm length composed of flexuose stem and one (basal) side-branch, hydrothecae on fairly long, ringed pedicels along 'knees' of hydrocaulus (slide).

Remarks. — The identification of the BIOGAS material as *Obelia dichotoma* is largely based on characters afforded by the hydrothecae. These in the present specimen are fairly deep, much deeper than in *O. plicata*, the distal part nearly cylindrical, the proximal part narrowing gradually into the basal chamber. The hydrothecal rim is very delicate and, particularly in the preparations on slides, folds very easily. The hydrothecal margin, where it could properly be observed, appeared to have very low, rounded cusps ('scalloped' margin). Polygonality of the hydrothecal wall could not be observed.

I have not followed CORNELIUS (1975 ; 1982) in his uniting of this species with *Obelia longissima* (Pallas, 1766), *Obelia flabellata* (Hincks, 1866) and *Obelia plicata* Hincks, 1868, principally because CORNELIUS (personal communication) recently pointed out that the species are after all separable by a number of very distinct characteristics.

O. dichotoma is a common species in the littoral zone along the French Atlantic coasts. It seems unlikely that the specimens from Sta. 2 and 4 were actually taken at more than 2,800 m depth. They were probably lifted by the dredge and the box-corer from moderate depths : detached specimens are regularly met with in plankton catches.

ABIETINARIA ABIETINA (Linnaeus, 1758)

Abietinaria abietina — VERVOORT, 1946 : 237-240, figs. 103-105.

Sta. 1/CP 34, a 60 mm long fragment and a number of smaller fragments, no gonothecae, partly covered with *Filellum serpens* (HASSALL, 1848).

Remarks. — This is a well known and distinctive boreal and subarctic species, penetrating far to the south and also occurring in the Mediterranean and Adriatic Seas. According to NAUMOV (1960) its depth distribution reaches as far downwards as 2,440 m, but it has its chief occurrence in sublittoral to moderately deep water layers (10-100 m). The BIOGAS specimens have well preserved hydranths and were probably obtained from the recorded depth (1,970 m).

HYDRALLMANIA FALCATA (Linnaeus, 1758)

Hydrallmania falcata — VERVOORT, 1946 : 255-258, figs. 111-113.

Sta. 1/CP 34, about 60 mm high stem and some branches ; in addition there are several fragments, all completely covered with *Filellum serpens* (Hassall, 1848), no gonothecae.

Remarks. — This boreal to subarctic species seems to reach its southernmost limit, at least in the eastern Atlantic, somewhere in the bay of Biscay. It is usually found at moderate depths (25-100 m depth), though its actual depth range seems to extend from superficial waters (3 m) down to at least 1,000 m (NAUMOV, 1960). The BIOGAS specimens may have been taken at the recorded depth (1,970 m). The absence of hydranths — at least in the hydrothecae of *Hydrallmania* — suggests that the specimen was dead when collected.

NEMERTESIA ANTENNINA (Linnaeus, 1758)

Nemertesia antennina — MILLARD, 1975 : 381, fig. 121D-E.

Sta. 1/CP 34, three small colonies, each composed of a small number of about 65 mm high, unbranched stems, united at the base by a dense hydrorhizal mass, no gonothecae.

Remarks. — The condition of the specimens is rather poor, there being only few complete hydrocladia and the hydrothecae have no hydranths. *Nemertesia antennina* inhabits moderately deep water (25-1,500 m according to NAUMOV, 1960), where it settles on silty and sandy bottoms. The geographical distribution is rather wide, the species having been recorded from Atlantic, Mediterranean and Pacific localities. In the Atlantic it reaches from the Arctic as far S. as the Estreche de Magelhanes on the western side and South Africa on the eastern side. It is known to occur in the deeper waters of the bay of Biscay and the present record confirms its presence.

HYDRAIRES

CLADOCARPUS TENUIS (Clarke, 1879, var.) (fig. 3)

Cladocarpus tenuis — VERVOORT, 1966 : 154-155, fig. 54.

Sta. 1/DS 71, one 55 mm long colony, composed of a single, monosiphonic stem rising from a small bundle of hydrorhizal fibres ; there is only one hydroclade, having 2 hydrothecae, and at the end of the stem a damaged hydroclade with damaged hydrotheca, no gonosome.

Description. — The present colony is composed of a slender stem with a pyramidal bundle of rooting filaments : the basal part of the stem is polysiphonic. One of the accessory tubules runs up the hydrocaulus for about half its length. There are also some slightly oblique nodes in the basal part of the stem. On the frontal aspect the stem bears a longitudinal row of nematothecae ; there are various apophyses pointing alternately left and right ; the number of nematothecae between two successive apophyses varies between 3 and 6, excluding the axillary nematotheca.

The single hydroclade is only 3 mm long and is composed of two internodes separated by a distinct node. Each internode is slightly sigmoidally curved and bears an infracalycine, a calycine and a pair of supracalycines.

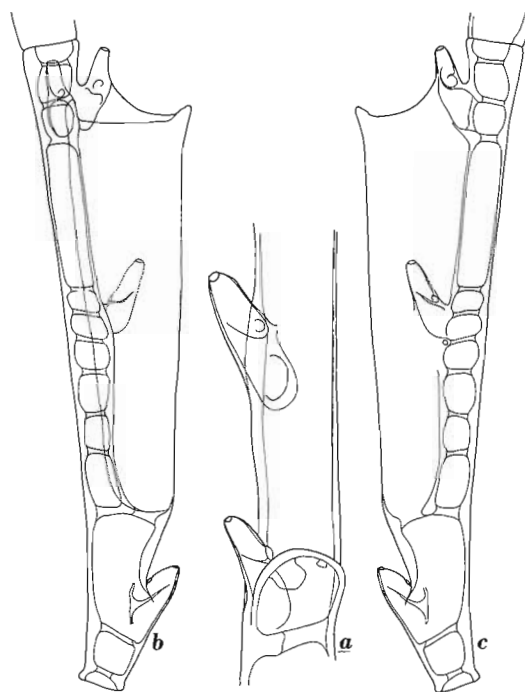


Fig. 3. — *Cladocarpus tenuis* (Clarke) var., from Sta. 1/DS 71.
a) part of hydrocaulus with apophysis and axillary nematotheca, and cauline nematotheca.
b) internode from hydroclade with hydrotheca, seen from right side.
c) same internode, seen from left side. a, X 135 ; b, c, X 90.

cine nematothecae. All nematothecae, both on stem and hydroclade, are more or less tubular and are characterized by the presence of two apertures and an incomplete longitudinal septum. One of the apertures is terminal and narrow ; the second aperture is on the wall of the nematotheca close to its axil with stem or internode ; it is circular and larger than the terminal aperture. On the stem the axillary nematotheca projects far above the apophysis (fig. 3a).

The basal, infracalycine nematotheca is placed at the base of the hydrocladial internode, close to the node ; there are two internodal septa in that part of the internode. The calycine nematotheca, in the two internodes of the single complete hydroclade, is placed on the left side of the hydrotheca, about halfway along its length. In addition there are two supracalycine nematothecae, of which the apical portions project above the hydrothecal margin.

There are three septa in the apical portion of the internode and behind the hydrotheca there are 7 septa, bringing the total number of septa in the two internodes up to 12 each.

Hydrotheca very slender, following the slight sigmoidal curvature of the internode ; frontal wall smooth, running into a distinct median tooth (fig. 3b), c). Hydrotheca in frontal aspect slightly narrowed at the middle of its length. The hydrothecal margin is complete in only one of the hydrothecae and there it is smooth, without crenulations, fusing with the basal portion of the supracalycine nematothecae.

At the top of the stem there is a single damaged hydroclade bearing one damaged hydrotheca. In this hydrotheca there is a pair of calycine nematothecae, one on each side of the hydrotheca.

The BIOGAS material, unfortunately rather scanty, differs from previously described material of *Cladocarpus tenuis* in the following respects :

1. Nematothecae in *C. tenuis* with one terminal aperture ; in the BIOGAS specimen there are two apertures in each nematotheca, one terminal, one lateral. Moreover, there is an incomplete longitudinal septum in the nematothecae, absent in the specimens of *C. tenuis* so far described.

2. There is a lateral calycine nematotheca (or a pair of such nematothecae) in the BIOGAS material ; such nematothecae so far have not been described in *C. tenuis*.

3. In *C. tenuis* there are normally 20 septa per internode, viz., 5 in the basal portion, 12 behind the hydrotheca and 3 in the terminal portion ; in the BIOGAS colony there are only 12 such septa (2 + 7 + 3).

4. The BIOGAS material, as also appears from the table of measurements, is slightly larger than that of *C. tenuis* previously measured.

Measurements (in microns)	Sta. 1/DS 71	Off Durban (VERVOORT, 1966)
Hydrocaulus, diameter at base	400	135
Hydroclade, total length	1,380-1,660	1,050-1,160
diameter at node	90-100	80-85
Hydrotheca, total depth (excl. median tooth)	750-850	730-880
diameter at aperture	260-300	190-215
Unpaired nematotheca, length	160-165	110-135
Lateral nematotheca, length	170-172	148-160
diameter at aperture	28-30	25-30

HYDRAIRES

Remarks. — *Cladocarpus tenuis* has so far been recorded from the gulf of Mexico, 25°33'N., 84°21'W., 101 fms (= 184 m) (CLARKE, 1879), from the Virgin Islands, West Indies, 200-300 fms (= 366-549 m) (JÄDERHOLM, 1903), and from off Durban, 29°55'S., 31°13'E., 495 m (VERVOORT, 1966). This is the first record from the eastern Atlantic.

BATHYMETRICAL DISTRIBUTION

Though the present material is too small to draw comprehensive conclusions concerning the bathymetrical distribution of hydroids in general, some tentative remarks can be made. Seven species must be left out of consideration because either the identification is doubtful or previous records strongly suggest their occurrence in the sample to be quite accidental. These are *Proboscidactyla* sp., *Dicoryne conferta* (ALDER), Corymorphidae sp., *Campanularia* cf. *agas* CORNELIUS, *Clytia hemisphaerica* (L.), *Obelia* cf. *plicata* HINCKS and *Obelia dichotoma* (L.). As has been stated above the occurrence of *Acaulis primarius* Stimpson in deep water of the bay of Biscay is quite a surprise: the species has so far exclusively been observed in shallow waters. Unfamiliarity with the smaller fauna of deep water muds may largely account for its unexpected occurrence here. Six species are true bathyal hydroids, viz. *Garveia arborea* (BROWNE), **Stegolaria geniculata* (ALLMAN), **Acryptolaria conferta conferta* (ALLMAN), **Cryptolarella abyssicola* (ALLMAN), and **Cladocarpus tenuis* CLARKE. Eight species can be considered to be eurybath, viz. *Eudendrium rameum* (PALLAS), *?*Opercularella denticulata* (CLARKE), ?*Opercularella producta* (G. O. SARS), **Filellum serpens* (HASSALL), **Lafoea fruticosa* (M. SARS), *Abietinaria abietina* (L.), *Hydrallmania falcata* (L.), and *Nemertesia antennina* (L.). In both groups species marked with an asterisk (*) have been found in deep water of the Atlantic as well as that of the Indo-Pacific. The occurrence of a fair number of bathyal and eurybath species in Atlantic as well as Indo-Pacific deep water seems to support the concept of cosmopolitanism of the bathyal fauna.

ALLMAN, G. J. - 1888 - Report on the Hydroida dredged by H. M. S. Challenger during the years 1873-76, part 2. The Tubularinae, Corymorphinae, Campanularinae, Sertularinae and Thalamophora. *Rep. scient. Results Voy. Challenger, Zool.*, 23 : i-lxix, 1-90, pls. 1-39, map.

BRINCKMANN-VOSS, A. - 1966 - The morphology and development of *Acaulis ilonae* sp. n. (order Anthomedusae Athecatae, fam. Acaulidae). *Can. J. Zool.*, 44 : 291-301, figs. 1-10, tabs. 1-2.

BRINCKMANN-VOSS, A. - 1970 - Anthomedusae/Athecata (Hydrozoa, Cnidaria) of the Mediterranean. Part. 1. Capitata. *Fauna Flora Golfo Napoli*, 39 : 1-96, figs. 1-106, pls. 1-11.

BROCH, H. - 1910 - Die Hydroiden des Arktischen Meere. *Fauna arct.*, 5 (1) : 127-248, pls. 2-4.

- BROWNE, E. T. - 1907 - The Hydroida collected by the Huxley from the northside of the bay of Biscay in August, 1906. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, n. ser. 8 : 15-37, fig. 1, pls. 1-2.
- CALDER, D. R. - 1970 - North American record of the Hydroid Proboscoidactyla ornata (Hydrozoa, Proboscoidactylidae). *Chesapeake Sci.*, 11 (2) : 130-132, fig. 1, tab. 1.
- CLARKE, S. F. - 1879 - Report on the dredging operations of the U.S. Coast Survey Steamer « Blake ». III. Report on the Hydroida collected during the exploration of the Gulf Stream and Gulf of Mexico by Alexander Agassiz, 1877-78. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 5 (10) : 239-252, pls. 1-5.
- CORNELIUS, P. F. S. - 1975 - The Hydroid species of Obelia (Coelenterata, Hydrozoa : Campanulariidae), with notes on the medusa stage. *Bull. Br. Mus. nat. Hist., Zool.*, 28 (6) : 249-293, figs. 1-5.
- CORNELIUS, P. F. S. - 1975a - A revision of the species of Lafoeidae and Haleciidae (Coelenterata : Hydroida) recorded from Britain and nearby seas. *Bull. Br. Mus. nat. Hist., Zool.*, 28 (8) : 375-426, figs. 1-14, tabs. 1-12.
- CORNELIUS, P. F. S. - 1982 - Hydroids and Medusae of the family Campanulariidae recorded from the eastern North Atlantic, with a world synopsis of genera. *Bull. Br. Mus. nat. Hist., Zool.*, 42 (2) : 37-148, figs. 1-21, tabs. 1-5.
- EDWARDS, C. - 1973 - The medusa *Modeeria rotunda* and its Hydroid *Stegopoma fastigiatum*, with a review of *Stegopoma* and *Stegolaria*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 55 (3) : 573-600, figs. 1-3, tabs. 1-3.
- FRASER, McLEAN, C. - 1914 - Some Hydroids of the Vancouver Island region. *Trans. R. Soc. Can.*, (3) 8 (4) : 99-216, pls. 1-26.
- FRASER, McLEAN, C. - 1924 - *Acaulis primarius* Stimpson. *Trans. R. Soc. Can.*, (3) 18 (5) : 167-173.
- FRASER, McLEAN, C. - 1936 - Hydroid distribution in the vicinity of the Queen Charlotte Islands. *Can.Fld. Nat.*, 50 (7) : 122-126.
- FRASER, McLEAN, C. - 1944 - Hydroids of the Atlantic coast of North America. Univ. Toronto Press, Toronto : 1-451, pls. 1-94.
- GRAVIER-BONNET, N. - 1979 - Hydraires semi-profonde de Madagascar (Coelenterata Hydrozoa), étude systématique et écologique. *Zool. Verh. Leiden*, 169 : 3-76, figs. 1-14, tabs. 1-6.
- HAND, C. - 1954 - Three Pacific species of « Lar » (including a new species). Their hosts, medusae, and relationships (Coelenterata, Hydrozoa). *Pacif. Sci.*, 8 : 51-67, figs. 1-7.
- HARTLAUB, C. - 1904 - Hydroiden. In : Rés. Voyage S. Y. « Belgica », *Rapp. Sci., Zool.* : 1-19, pls. 1-4.
- HARTLAUB, C. - 1905 - Die Hydroiden der magalhaensischen Region und Chilenischen Küste. *Zool. Jb., Syst.*, suppl. 6 (3) : 497-714, 142 figs.
- HINCKS, Th. - 1868 - A History of British Hydroid zoophytes. London, Ray Soc., vol. 1 : i-lxviii, 1-338, frontispice, figs. 1-45 ; vol. 2, pls. 1-67.
- JÄDERHOLM, E. - 1903 - Aussereuropäische Hydroiden im schwedischen Reichsmuseum. *Ark. Zool.*, 1 : 259-312, pls. 12-15.
- JÄDERHOLM, E. - 1909 - Northern and Arctic Invertebrates in the collection of the Swedish State Museum (Riksmuseum). IV. Hydroiden. *K. svenska Vetensk Akad. Handl.*, 45 (1) : 1-124, pls. 1-12.
- JÄDERHOLM, E. - 1916-1917 - Hydroids from the S. Sea. Redogörelse Norrköpings H. Allm. Läroverk. Läsaret : 1-25, pls. 1-2.
- JÄDERHOLM, E. - 1919 - Zur Kenntnis der Hydroidenfauna Japans. *Ark. Zool.*, 12 (9) : 1-34, pls. 1-6.
- JARVIS, F. E. - 1922 - The hydroids from the Chagos, Seychelles and other islands and from the coasts of British E. Africa and Zanzibar. *Trans. Linn. Soc. Lond., Zool.*, (2) 18 (1) : 331-360, figs. 1-6, pls. 24-26.
- KRAMP, P. L. - 1935 - Polypdyr (Coelenterata) 1. Fersvandspolypper og Goplepolypper. *Danmarks Fauna*, 41 : 1-207, figs. 1-81.

HYDRAIRES

- KRAMP, P. L. - 1951 - Hydrozoa and Scyphozoa. *Rep. Swedish Deep Sea Exped.*, 2, Zool., 10 : 121-127, pl. 1.
- LELOUP, E., 1932 - Une collection d'Hydropolypes appartenant à l'Indian Museum de Calcutta. *Rec. Indian Mus.*, 34 : 131-170, figs. 1-28, pls. 16-17.
- LELOUP, E. - 1940 - Hydropolypes provenant des croisières du Prince Albert I^{er} de Monaco. *Résult. Camp. scient.* Prince Albert I, 104 : 1-38, pl. 1.
- LELOUP, E. - 1974 - Hydropolypes calyptoblastiques du Chili. Report n° 48 of the Lund University Chile Expedition 1948-1949. *Sarsia*, 55 : 1-62, figs. 1-44.
- MILLARD, N. A. H. - 1964 - The Hydrozoa of the S. and W. coasts of S. Africa. Part II. The Lafoeidae, Syntheciidae and Sertulariidae. *Annl. S. Afr. Mus.*, 48 (1) : 1-56, figs. 1-16.
- MILLARD, N. A. H. - 1967 - Hydroids from the S.-W. Indian Ocean. *Annl. S. Afr. Mus.*, 50 (9) : 168-194, figs. 1-6.
- MILLARD, N. A. H. - 1975 - Monograph of the Hydroida of southern Africa. *Annl. S. Afr. Mus.*, 68 : 1-513, colourplate, figs. 1-143.
- MILLARD, N. A. H. - 1977 - Hydroida. The S. African Museum's Meiring Naude cruises. Part 3. *Annl. S. Afr. Mus.*, 73 (5) : 105-131, figs. 1-10, tab. 1.
- NAUMOV, D. V. - 1960 - Gidroidy i gidromedusy morskikh, solonovatovodnykh i presnovodnykh basseinov SSR (Hydroids and Hydromedusae of the marine, brackish and freshwater basins of the U.S.S.R.). *Opred. Faune SSSR*, 70, 1-626, figs. 1-463, pls. 1-30 (Russian).
- NAUMOV, D. V. et STEPAN'YANTS, S. D. - 1962 - Gidroidy podopryada Thecaphora, sobrannye v antarkticheskikh i subantarkticheskikh vodakh sovetskoi antarkticheskoi ekspeditsiei na disel'elektrokhode « Ob ». In : *Resultaty biologicheskikh issledovaniy sovetskoi antarkticheskoi ekspeditsii (1955-1958 gg)*, 1. *Issled. Fauny Morei*, 1 (9) : 69-104, figs. 1-22, tabs. 1-8 (Russian).
- ÖSTMAN, C. - 1979 - Two types of nematocysts in Campanulariidae (Cnidaria, Hydrozoa) studied by light and scanning electron microscopy. *Zoologica Scr.*, 8 ; 5-12, figs. 1-21.
- ÖSTMAN, C. - 1979a - Nematocysts in the *Phialidium medusae* of *Clytia hemisphaerica* (Hydrozoa, Campanulariidae) studied by light and scanning electron microscopy. *Zoon*, Uppsala, 7 : 125-142, figs. 1-46.
- RALPH, P. M. - 1957 - New Zealand thecate Hydroids. Part I. Campanulariidae and Campanulinidae. *Trans. R. Soc. N.Z.*, 84 (4) : 811-854, figs. 1-8.
- REES, W. J. et WHITE, E. - 1966 - New records and fauna list of Hydroids from the Azores. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (13) 9 : 271-284.
- RITCHIE, J. - 1911 - Hydrozoa (Hydroid zoophytes and Stylasterinae) of the « Thetis » Expedition. *Mem. Aust. Mus.*, 4 (16) : 807-869, fig. 126, pls. 84-89.
- SARS, G. O. - 1874 - Bidrag til Kundskaben om Norges Hydroider. *Forh. Vidensk. Selsk. Kristiana*, 1873 : 91-150, pls. 2-5.
- STECHOW, E. - 1913 - Neue Genera thecater Hydroiden aus der Familie der Lafoeiden und neue Species von Thecaten aus Japan. *Zool. Anz.*, 43 (3) : 137-144.
- STECHOW, E. - 1923 - Ueber Hydroiden der Deutschen Tiefsee-Expedition, nebst Bemerkungen über einige andre Formen. *Zool. Anz.*, 56 (5-6) : 97-119.
- STECHOW, E. - 1925 - Hydroiden der Deutschen Tiefsee Expedition. *Wiss. Ergebn. dt. Tiefsee-Exped. « Valdivia »*, 27 : 383-546, figs. 1-54.
- STIMPSON, W. - 1854 - Synopsis of the marine invertebrata of Grand Manan : Or the region about the mouth of the Bay of Fundy, New Brunswick. *Smithson. Contr. Knowl.*, 6 (6) : 1-66, pls. 1-3.
- TEISSIER, G. - 1930 - Notes sur la faune marine de la région de Roscoff. I. Hydraires, Trachyméduses, Cirripèdes. *Trav. Stn zool. Roscoff*, 8 : 183-186.
- TEISSIER, G. - 1950 - Inventaire de la faune marine de Roscoff. Cnidaires et Cténares. *Trav. Stn mar. Roscoff*, n. ser., suppl. 1 : 1-43.
- TEISSIER, G. - 1965 - Inventaire de la faune marine de Roscoff. Cnidaires-Cténares. *Trav. Stn mar. Roscoff*, 16 : 1-53.
- TOTTON, A. K. - 1930 - Coelenterata. Part V. Hydroida. *Br. Antarct. Terra Nova Exped.*, nat. Hist. Rep., Zool., 5 (5) : 131-252, figs. 1-70, pls. 1-3.

HYDRAIRES

- VERRILL, A. E. - 1878 - Notice of recent additions to the marine fauna of the eastern coast of N. America. N° 2. Brief contribution to the zoology from the museum of Yale College, n° 39. *Am. J. Sci. Arts*, (3) 16 : 371-378.
- VERVOORT, W. - 1942 - Northern Hydroida in the collections of the Rijksmuseum van Natuurlijke Historie and the Zoological Museum at Amsterdam, with notes on their distribution. *Zool. Meded. Leiden*, 23 (3-4) : 275-312, figs. 1-2.
- VERVOORT, W. - 1946 - Hydrozoa (C 1) A. Hydropolypen. In : Fauna van Nederland, 14 : 1-336, figs. 1-137.
- VERVOORT, W. - 1964 - Note on the distribution of *Garveia franciscana* (Torrey, 1902) and *Cordylophora caspia* (Pallas, 1771) in the Netherlands. *Zool. Meded. Leiden*, 39 : 125-246, figs. 1-6.
- VERVOORT, W. - 1966 - Bathyal and abyssal Hydroids. *Galathea Rep.*, 8 : 97-173, figs. 1-66.
- VERVOORT, W. - 1972 - Hydroids from the Theta, Vema and Yelcho cruises of the Lamont-Doherty geological observatory. *Zool. Verh. Leiden*, 120 : 1-247, figs. 1-83.
- WILL, L. - 1913 - *Acaulis primarius* Stimpson, ein neuer Ostsee bewohner. *Sber. Abh. naturf. Ges. Rostock*, n. ser. 5 : 57-62, pl. 24.

17.

DIE GORGONARIA, PENNATULARIA UND ANTI-
PATHARIA (1)

M. GRASSHOFF (*)

RÉSUMÉ. — Depuis la publication des résultats des campagnes BIOGAS I à VIII (GRASSHOFF, 1982a, b) 14 espèces supplémentaires ont été découvertes dans le golfe de Gascogne. De plus, des photos ont été prises par le submersible « Cyana » dans le canyon Shamrock, et des encroûtements calcaires ont été trouvés sur des axes d'Isididae dans le matériel récent. Résultats d'ensemble :

1. Jusqu'à présent, 4 espèces abyssales et 53 espèces bathyales ont été découvertes dans le golfe de Gascogne. L'étendue bathymétrique de 9 espèces bathyales s'étend jusqu'au littoral, celle de 17 espèces atteint la zone abyssale, et 4 espèces vont du littoral jusque dans l'abyssal.

2. Deux espèces connues jusqu'à présent uniquement du bathyal, ont été trouvées à la profondeur de 3 100 m : *Corallium niobe* et *Chrysogorgia agassizi*.

3. Parmi les espèces abyssales une seule a été trouvée uniquement dans l'Atlantique, une a une répartition arctique-boréale, et deux existent dans l'Atlantique et dans l'Indo-Pacifique.

4. Plus de trois quarts des espèces bathyales sont connues de l'Atlantique uniquement. 21 espèces (environ 40 %) existent seulement dans l'Atlantique oriental, 10 (environ 20 %) dans l'Atlantique oriental et occidental, 9 existent dans la région arctique-boréale en plus de l'Atlantique oriental et occidental, et une a été trouvée dans l'Atlantique sud ; 12 espèces (environ 23 %) (toutes des Pennatulaires et Antipathaires) sont répandues dans l'Atlantique, dans l'Indo-Pacifique, et, pour certaines, dans la région antarctique.

5. Les récoltes récentes montrent que le golfe de Gascogne ne doit pas être considéré comme une sous-région particulière de l'Atlantique oriental. Jusqu'à présent, seulement deux espèces ont été trouvées uniquement dans le golfe de Gascogne, et seulement deux espèces connues d'autres régions de l'Atlantique oriental n'y ont pas été trouvées (l'une ayant sa limite orientale près de Açores, l'autre, espèce méridionale, ayant pour limite nord le S. du Portugal).

6. Dans les zones spécialement prospectées par les campagne BIOGAS (« station » 1 à 6) 19 espèces ont été trouvées. Pour la plupart il s'agit d'espèces de fonds meubles. Des populations denses d'*Acanella arbuscula* ont été trouvées à la « station 1 » à 2 000 m de profondeur.

7. Les photos de la « Cyana », prises dans le canyon Shamrock à des profondeurs de 1 800 à 2 900 m, montrent des populations denses de Gorgonaires variés sur roche, particulièrement d'*Isidella longiflora*, et une population du Pennatulaire *Distichoptilum gracile* sur fond meuble.

(1) Die Gorgonaria, Pennatularia und Antipatharia des Tiefwassers der Biskaya (Cnidaria, Anthozoa) III. Ergänzungen.

Les Gorgonaires, Pennatulaires et Antipathaires des eaux profondes du golfe de Gascogne (Cnidaria, Anthozoa) — III. Supplément.

(*) Naturmuseum und Forschungsinstitut Senckenberg D 6000 Frankfurt am Main - 1. (DDR)

GORGONNAIRES PENNATULAIRES ANTIPATHAIRES

8. Le Gorgonaire *Isidella longiflora* (famille Isididae) encroûte les nœuds cornés de son axe avec des couches de calcaire. Ces croûtes empêchent l'axe de se désintégrer en fragments après la mort des tissus mous, fournissant ainsi un substrat durable pour divers épibiontes. Un amas de tels axes branchus, provenant d'un fond rocheux et entassé sur un fond sédimentaire, a été observé dans le canyon Shamrock.

ABSTRACT. — *The Deep-water Gorgonacea, Pennatulacea and Antipatharia of the bay of Biscay. — III. Supplement.*

Since the publication of the results of the BIOGAS-expeditions I-VIII (GRASSHOFF, 1982a, b) another 14 species were recorded from the bay of Biscay. Moreover, photos were taken by the submersible « Cyana » in the Shamrock Canyon, and calcareous incrustations were found on axes of Isididae in the recent material. The results summarized are :

1. Four abyssal and 52 bathyal species were recorded from the bay of Biscay till now. The bathymetric range of 9 bathyal species extends to the litoral, 17 species descend down to the abyssal, and 4 are distributed from the litoral to the abyssal.

2. Two species, known till now from the bathyal only, were found at a depth of 3 100 m : *Corallium niobe* and *Chrysogorgia agassizi*.

3. Of the abyssal species only one was found in the Atlantic only, one is arctic-boreal, and two occur in the Atlantic and the Indopacific.

4. More than three quarters of the bathyal species are known from the Atlantic only. 21 species (about 40 %) are eastern Atlantic, 10 (about 20 %) are eastern-western Atlantic, 9 are eastern-western Atlantic and arctic boreal, and one was found in the southern Atlantic. 12 species (about 23 %) (all Pennatulacea and Antipatharia) are distributed in the Atlantic, Indopacific, and partly, Antarctic region.

5. The recent material records emphasize that the bay of Biscay cannot be spoken of as a special subregion only have been found within the bay of Biscay exclusively and only two species within the eastern Atlantic. Till now, two species known from other regions of the eastern Atlantic were not found here (one with easternmost occurrence near the Azores, the other one a southern species with northern limit at S. Portugal).

6. In the special investigation areas (« station I-6 ») of the BIOGAS-Expeditions 19 species were found. Most of them are soft-bottom dwellers. Dense populations of *Acanella arbuscula* were found on station 1 at 2 000 m depth.

7. The « Cyana » photos, taken in the Shamrock Canyon at depths of 1 800-2 900 m, show dense populations of various Gorgonacea on rock, especially of *Isidella longiflora*, and a population of the sea-pen *Distichoptilum gracile* on soft-bottom.

8. The gorgonacean *Isidella longiflora* (Fam. Isididae) incrusts the horny nodes of its axis with layers of calcareous matter. These crusts prevent the axis from falling into parts after the death of the soft tissues, thus providing a long-time substrate for various epibionts. A bank of such branched axes originating from rocky bottom and lying on the sediment area, was observed in the Shamrock Canyon.

anthozoa, Gorgonaria, Pennatularia, Antipatharia, répartition bathymétrique, répartition géographique, croûtes calcaires sur axes de Gorgonaires, golfe de Gascogne.

anthozoa, Gorgonacea, Pennatulacea, Antipatharia, geographical distribution, bathymetrical distribution, calcareous crusts on isidid axes, bay of Biscay.

EINLEITUNG

Seit Publikation der Ergebnisse der Fahrten BIOGAS I-VIII (GRASSHOFF, 1982a, b) wurden in der Biscaya neue Materialaufsammlungen gemacht, ältere wurden erst jetzt bekannt, und die Photos des Tauchbootes « Cyana » geben aufschlußreiche Einblicke in die Biotope. Es wurden jetzt noch 14 weitere Arten für die Biscaya nachgewiesen, bei den schon früher bekannten Arten sind einige wichtige Daten zur Tiefenverbreitung nachzutragen, und einige Photos zeigen, welche ökologische Bedeutung die Achsen der abgestorbenen Kolonien der Gorgonarie *Isidella longiflora* haben.

Die neuen Materialfunde der schon 1982 publizierten Arten wurden hier nicht erwähnt. Sie bestätigen bis auf zwei Ausnahmen die schon bekannten Verbreitungsdaten.

I. ARTENBESTAND UND TIERGEOGRAPHIE

Insgesamt wurden in der Biscaya bis jetzt 57 bathyale und abyssale Arten von Gorgonaria, Pennatularia und Antipatharia nachgewiesen (Tabelle).

1. TIEFENVERBREITUNG

Die neuen Materialfunde haben die Tiefenverbreitung der schon aus der Biscaya bekannten Arten im Wesentlichen bestätigt. Zwei Arten, die bisher als bathyal einzustufen waren, wurden jetzt auch im Abyssal bei 3 100 m gefunden: *Corallium niobe* und *Chrysogorgia agassizi*.

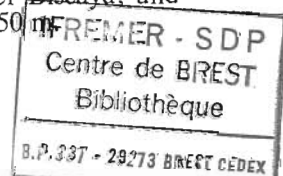
Von den 14 jetzt neu in der Biscaya nachgewiesenen Arten sind 12 bathyal, eine ist abathyal-abyssal und eine abyssal.

Insgesamt sind 4 abyssale und 53 bathyale Arten festgestellt worden. Von diesen 53 dringen 9 ins Litoral vor, 17 ins Abyssal, und 4 haben eine weite Tiefenverbreitung vom Litoral bis ins Abyssal.

2. GEOGRAPHISCHE VERBREITUNG

Abyssale Arten

Die jetzt festgestellte vierte abyssale Art, *Narella laxa*, wurde nur dreimal gefunden, ursprünglich im Westatlantik, jetzt in der Biscaya, und zudem von der Expedition WALFIS im Südatlantik in 3 550 m.



GORGONNAIRES PENNATULAIRES ANTIPATHAIRES

Die drei schon früher in der Biscaya nachgewiesenen abyssalen Arten haben eine weite Verbreitung, wie aus der Tabelle hervorgeht.

Bathyale Arten

21 Arten nord-ostatlantisch (gemäßigte Breiten)	ca. 40 %
10 Arten nord-west-ostatlantisch	ca. 19 %
9 Arten nord-west-ostatl. und arktisch-boreal	ca. 17 %
1 Art nord-süd-atlantisch	ca. 2 %
8 Arten atlantisch-indowestpazifisch	ca. 15 %
4 Arten atlantisch-indopazifisch-ostpazifisch	ca. 7 %

(die unsichere Art *Narella cf. japonica* ist nicht gezählt).

Drei Viertel der in der Biscaya vorkommenden bathyalen Arten sind nur vom Atlantik bekannt. Nur etwa ein Viertel kommt darüberhinaus auch im Indopazifik vor.

Mit etwa 40 % überwiegen die Arten, die auf den Ostatlantik beschränkt sind, nur halb so viele kommen in Ost- und West-Atlantik gleichermaßen vor. Dieses Bild wird sich mit großer Wahrscheinlichkeit zugunsten der ost-west-atlantischen Arten verschieben. Durch neuere, reichlichere Materialfunde zeigt sich, daß sich in einer Reihe von Fällen die Trennung von einander nahe stehenden ostatlantischen und westatlantischen Arten wohl kaum aufrecht erhalten läßt. Besonders für einige Paramuriceiden, vielleicht auch für Elliselliden, werden solche Umstellungen wahrscheinlich. Allerdings sind auch unter den bathyalen Arten durchaus eindeutige Unterschiede zwischen Ost- und Westatlantik gegeben, wie z.B. bei den *Callogorgia*-Arten.

TABELLE DER ARTEN

Die 57 Tiefwasser-Arten der Gorgonaria, Pennatularia und Antipatharia der Biscaya.

Geographische Verbreitung, Tiefenvorkommen, Bodenansprüche.

v - schon in der Publikation von 1982 genannte Arten.

n - neue Materialfunde und neu nachgewiesene Arten.

L - Litoral, B - Bathyal, A - Abyssal.

H - Hartboden, W - Weichboden.

x - im Ostatlantik nur in der Biscaya.

¹⁾ - siehe Nomenklaturbemerkung in Abschnitt I, 5, Familie Isididae.

TABLE OF SPECIES

The 57 deep-water species of Gorgonacea, Pennatulacea and Antipatharia of the bay of Biscay. Geographical and bathymetrical distribution, bottom inhabited.

v - already mentioned in the publication 1982.

n - new records of material and species.

L - littoral, B - bathyal, A - abyssal.

H - hard bottom, W - soft bottom.

x - in the eastern Atlantic in the bay of Biscay only.

¹⁾ - see remark on nomenclature chapter I, 5, family Isididae.

	Westatlantik								Tiefe	Boden
	v	n	W	O	S	A	I	O		
									LBA	H+W
Anthothela grandiflora	v	n	+	+	-	+	-	-	LB	H
Paragorgia johnsoni	v	n	+	+	-	-	-	-	BA	H
Corallium niobe	v	n	+	+	-	-	-	-	BA	H
Acanthogorgia armata	v	n	+	+	-	+	-	-	B	H
Acanthogorgia hirsuta	v		-	+	-	-	-	-	LB	H
Paramuricea biscaya	v	n	-	x	-	-	-	-	BA	H
Placogorgia intermedia		n	-	+	-	-	-	-	B	H
Placogorgia coronata		n	-	+	-	-	-	-	B	H
Placogorgia graciosa	v	n	-	x	-	-	-	-	B	H
Placogorgia massiliensis		n	-	+	-	-	-	-	B	H
Placogorgia terceira		n	-	+	-	-	-	-	B	H
Muriceides sceptrum	v	n	-	+	-	-	-	-	LBA	H
Swiftia pallida	v	n	-	+	-	-	-	-	LBA	H
Callogorgia verticillata	v	n	-	+	-	-	-	-	LB	H
Thouarella cf. hilgendorfi	v	n	-	+	-	-	-	-	LB	H
Narella versluysi	v	n	-	+	-	-	-	-	BA	H
Narella cf. regularis	v	n	+	+	-	-	-	-	B	H
Narella laxa		n	+	+	-	-	-	-	A	H
Calyptrophora josephinae		n	-	+	-	-	-	-	B	H
Calyptrophora cf. japonica	v	n	-	x	-	-	(+)	-	B	H
Candidella imbricata	v	n	+	+	-	-	-	-	B	H
Metallogorgia melanotrichos		n	-	x	+	-	+	-	B	H+W?
Chrysogorgia agassizi	v	n	+	+	-	+	-	-	BA	H+W
Chrysogorgia quadruplex	v	n	+	+	-	-	-	-	B	H+W
Iridogorgia cf. pourtalesi		n	+	x	-	-	-	-	B	H
Radicipes challengerii		n	-	+	-	-	-	-	B	W
Isidella longiflora ¹⁾	v	n	+	+	-	-	-	-	BA	H
Keratoisis grayi	v	n	+	+	-	-	-	-	B	W
Keratoisis flexibilis	v	n	+	+	-	-	-	-	B	?
Lepidisis macrospiculata ¹⁾	v		-	+	-	-	-	-	B	?
Lepidisis caryophyllia		n	+	+	-	-	-	-	BA	H
Acanella arbuscula	v	n	+	+	-	+	-	-	BA	W
Chelidonisis aurantiaca	v	n	-	+	-	-	-	-	B	W
Kophobelemnion macrospinosum	v		-	+	-	+	-	-	A	W
Anthoptilum grandiflorum	v		+	+	+	+	-	-	BA	W
Anthoptilum murrayi	v	n	+	+	-	+	-	-	BA	W
Funiculina quadrangularis	v	n	+	+	-	+	+	?	LBA	W
Protoptilum carpenteri	v		+	+	-	+	-	-	BA	W
Distichoptilum gracile	v	n	+	+	-	-	+	+	BA	W
Scleroptilum grandiflorum	v		+	+	-	-	+	-	BA	W
Umbellula monocephalus	v		-	+	+	-	+	-	A	W
Umbellula durissima	v		-	+	-	-	+	-	BA	W
Umbellula thomsoni	v		+	+	+	-	+	-	BA	W
Umbellula lindahli	v	n	+	+	+	-	+	+	BA	W
Balticina finmarchica		n	-	x	-	+	-	-	B	W
Pennatula phosphorea	v		+	+	+	+	+	+	LB	W
Pennatula grandis	v		+	+	-	+	-	-	LB	W
Pennatula aculeata	v		+	+	-	+	-	-	LB	W
Stichopathes gracilis	v	n	+	+	+	-	+	-	LB	H
Stichopathes abyssicola	v	n	-	+	-	-	-	-	B	H
Bathypathes patula	v	n	+	+	+	-	+	+	BA	H+W
Bathypathes lyra	v		+	+	+	-	+	+	A	H
Parantipathes cf. larix	v		-	+	-	-	-	-	LB	H
Antipathes dichotoma	v		+	+	+	-	+	+	LBA	H
Antipathes punctata		n	-	+	-	-	-	-	B	H
Antipathes spec.	v		-	x	-	-	-	-	B	
Leiopathes grimaldii		n	-	+	-	-	-	-	B	H

GORGONNAIRES PENNATULAIRES ANTIPATHAIRES

Diese Verhältnisse gelten nur für die bathyalen Arten. Die Flachwasserarten sind zwischen Ost- und West-Atlantik klar getrennt.

3. TIERGEOGRAPHISCHE STELLUNG DER BISCAYA IM OST-ATLANTIK

Die Hinweise auf die tiergeographische Eigenständigkeit der Biscaya haben sich durch die jetzt neu nachgewiesenen Arten weiter verringert.

Nur zwei bathyale Arten des Ostatlantiks sind in der Biscaya nicht gefunden worden; *Paramuricea grayi* JOHNSON 1861 und *Eunicella modesta* VERRILL 1883. *E. modesta* wurde östlich der Azoren bisher nicht gefunden, *P. grayi* ist von Portugal bis in den Golf von Guinea häufig.

Die ausschließlich aus der Biscaya bekannten Arten haben sich jetzt auf zwei reduziert, nämlich *Paramuricea biskaya* und *Placogorgia graciosa*. Die *Calyptrophora*-Funde haben sich nicht als eigene Art bestätigt. Es handelt sich hierbei um eine ostatlantische und um eine möglicherweise indopazifische Art.

4. ERGÄNZUNGEN ZU DEN STATIONEN DER BIOGAS-UNTERSUCHUNGEN

Bei den Fahrten BIOGAS IX und XI wurden auf den Stationen 1, 3 und 4 noch kleinere Aufsammlungen gemacht. Sie bestätigen das Bild, das sich schon durch die Arbeiten bei BIOGAS I-VIII ergeben hatte. Es wurden wiederum auf diesen Stationen nur Weichbodenbewohner gefunden.

Neunachweise: Station 1: *Chrysogorgia agassizi*, Station 1 und 4 *Bathypathes patula*.

Station 1: *Chrysogorgia agassizi* BG XI CP 37 2 175 m. — *Anthoptilum murrayi* BG XI CP 33 2 170 m. — *A. murrayi* und *Umbellula lindahli* BG IX CP 34 1 970 m.

Station 3: *Umbellula lindahli* BG XI CP 36 ca. 4 200 m. — *Bathypathes patula* BG XI KG 205 4 140 m.

Station 4: *Bathypathes patula* BG XI CP 35 4 720 m.

5. DIE IN DER BISCAYA NEU NACHGEWIESENEN ARTEN

Familie Paramuriceidae

— *Placogorgia intermedia* (THOMSON 1927)

Beschreibung: GRASSHOFF 1977: 27 F. 15-18.

Verbreitung: Azoren, ca. 800-900 m.

Material: « Thalassa » Z 407, 47°43,6'N., 8°07,5'W., 1 115 m.

— *Placogorgia coronata* GRASSHOFF und CARPINE 1975

Beschreibung: GRASSHOFF und CARPINE 1975: 38 F. 15-18. — GRASSHOFF 1977: 28 F. 19-20.

Verbreitung: Mittelmeer, Madeira, Marokko, Mauretanien, ca. 1 000-1 300 m.

Material: « Thalassa » X 362, S-Biscaya, 44°06,5'N., 4°50,9'W., 585-

600 m. — Z 396, La Chapelle Bank, 47°32,5'N., 7°05,7'W., 850 m. — Z 435, 48°39,7'N., 9°53,2'W., 1 050 m.

— *Placogorgia massiliensis* CARPINE und GRASSHOFF 1975
Beschreibung : CARPINE und GRASSHOFF 1975 : 43 F. 19-21.
Verbreitung : Mittelmeer 400-700 m.
Material : « Thalassa » U 836 : W vor Galizien, 43°29,5'N., 9°18,0'W., 488-510 m.

— *Placogorgia terceira* GRASSHOFF 1977
Beschreibung : GRASSHOFF 1977 : 37 F. 30-32.
Verbreitung : Mittelatlantischer Rücken 1 400-2 200 m, Azoren 600 m, Josephine-Bank 170-300 m.
Material : « Thalassa » U 864 : 47°11,5'N., 5°32,2'W., 440-450 m. — CYMOR 2 DR 29 : 48°19'N., 11°57'W., 1 440 m.

Familie Primnoidae, Subfamilie Calyptrophorinae

— *Narella laxa* DEICHMANN 1936
Beschreibung : DEICHMANN 1936 : 170 T. 26 F. 1.
Verbreitung : Westatlantik ca. 3 200 m, Südatlantik, vor Afrika 3 500 m (Expéd. WALFIS).
Material : CYMOR 2, DR 21, Shamrock Canyon, 47°41,4'N., 8°31,3'W., 2 980 m.

— *Calyptrophora josephinae* (LINDSTRÖM 1877)
Beschreibung : LINDSTRÖM 1877 ; 6 T. 1 F. 1-3.
Verbreitung : Große Meteor-Bank, Josephine-Bank, ca. 200-500 m.
Material : « Talisman » Stn. 141, 45°49'N., 4°09'W., 1 480 m.

— *Calyptrophora cf. japonica* GRAY 1866
Beschreibung : VERSLUYS 1906 : 113 F. 153-174.
Verbreitung : Indopazifik : Japan, Molukken, Fiji-Inseln 400-1 300 m.
Material : « Talisman » Stn. 141, 45°49'N., 4°09'W., 1 480 m. — CYMOR 2

DR 29 : Shamrock Canyon, 48°19'N., 11°57'W., 1 440 m.

— *Metallogorgia melanotrichos* WRIGHT und STUDER 1889
Beschreibung : VERSLUYS 1902 : 87 F. 147-155.
Verbreitung : Indopazifik, Südatlantik, ca. 200-2 000 m.
Material : « Thalassa » W 425 : 44°10,0'N., 7°46,2'W., 2 100 m.

— *Iridogorgia cf. pourtalesi* VERRILL 1883
Beschreibung : KÜKENTHAL 1924 : 409. BAYER 1956 : 216 F. 157.4.
Verbreitung : Westatlantik ca. 1 000-1 300 m.
Material : Nur ein Photo, CYMOR, CY 39/316, Shamrock Canyon, 2 232 m.

— *Radicipes challengerii* WRIGHT und STUDER 1889
Beschreibung : WRIGHT und STUDER 1889 : 3 T.1 F.1, T.5 F.2.
Verbreitung : Golf von Gibraltar, ca. 1 000 m.
Material : « Thalassa » Z 454 : King Arthur Canyon, 48°37,1'N., 10°53,4'W., 1 700-1 810 m.

Familie Isididae, Subfamilie Keratoisidinae

Zu Nomenklatur und Taxonomie : BAYER (1982, Proc. biol. Soc. Wash, 94 : 941) hat die Gattung der Keratoisidinae nach der Verzweigung ohne Rücksicht auf die Skleritformen neu abgegrenzt : *Lepidisis* unverzweigt, *Keratoisis* in den Internodien, *Isidella* in den Nodien einfach und *Acanella* in den Nodien wirtelig verzweigt.

GORGONNAIRES PENNATULAIRES ANTIPATHAIRES

- *Lepidisis caryophyllia* VERRILL 1883
Beschreibung : VERRILL 1883 : 18 T.4 F.1
Verbreitung : Westatlantik, ca. 1 000-2 200 m.
Material « Thalassa » Z 418 : 48°09,5'N., 9°10,0'W., 1 180 m, große fast vollständige Kolonien. — CYMOR 1, DR 13, Shamrock Canyon, 47°44,2'N., 8°35,2'W., 3 150 m. — CYMOR 2 DR 29, King Arthur Castle, 48°19'N., 11°57'W., 1 440 m. — CYMOR 2 PL 43 : King Arthur Castle, 48°18'N., 11°57'W., 1 397-2 567 m.
Photos : CY 38/549 2 396 m. CY 23/159 2 795 m. CY 39/336 2 213 m. CY 23/220.

Pennatularia

Familie Virgulariidae

- *Balticina finmarchica* (SARS 1851)
Beschreibung : KÖLLIKER 1869 : 583 T.17 F.144. JUNGERSEN 1904 : 39 T.2 F.28-29 T.3 F.33-36.
Verbreitung : Nördlicher Nordatlantik, 100-1 800 m.
Material : CYMOR 2 DR 25, Shamrock Canyon, 47°46'N., 8°36'W., 2 475 m.

Antipatharia

- *Antipathes punctata* (ROULE 1905)
Beschreibung : ROULE 1905 : 81 T.4 F.1.
Verbreitung : Azoren ca. 1 300 m.
Material : « Thalassa » W 425 : 44°10,0'N., 7°46,2'W., 2 100 m. — Z. 448 : King Arthur Canyon, 48°45,0'N., 11°19,8'W., 1 830-1 870 m.
— *Leiopathes grimaldii* ROULE 1905
Beschreibung : ROULE 1905 : 73 T.3 F.1 T.7 F.4.
Verbreitung : Azoren ca. 900-1 600 m, Große Meteor Bank ca. 400 m, Marokko ca. 2 200 m, Biskaya 500-1 000 m.
Material : « Thalassa » T 510, 44°02,2'N., 6°58,6'W., 1 000 m. — U 851, 44°12,0'N., 8°31,4'W., 520-530 m.

II. DIE PHOTOS VON « CYANA » IM SHAMROCK-CANYON

1. PENNATULARIA

CY 29/181, 1 838 m ; CY 29/222, 1 731 m ; CY 43/-. Auf Weichboden stehen dichte Populationen von Seefedern der Art *Distichoptilum gracile*. Die Determination der Art wurde möglich durch das Photo CY 43/-. Hier steht ein Exemplar so dicht vor der Kamera, daß die für die Art typische Zick-Zack-Struktur und die weiß-rote Färbung zu erkennen sind. Die langen schraubigen Windungen, die im konservierten Material bisher als Artefakt erschienen, erweisen sich hier als natürliche Form.

2. GORGONARIA

CY 30/54. An einem steilen Hang sind nicht näher bestimmbare Paramuriceidae vergesellschaftet mit vereinzelt *Isidella longiflora*. Der Bestand ist äußerst dicht.

CY 39/465, 2 104 m. Zwei fächerförmige Gorgonaria, vermutlich *Paramuricea biscaya*.

CY 39/316, 2 232 m. Erster und einziger Nachweis einer *Iridogorgia*-Art im Ostatlantik (? = *pourtalesi*, Westatlantik).

CY 23/- ; CY 23/176, 2 736 m ; CY 23/159, 2 795 m ; CY 31/178, 2 050 m ; CY 32/27, 2 938 m. Auf allen Photos : *Isidella longiflora*, große buschige Kolonien ; In Photo 23/159 im Vordergrund zusätzlich eine unverzweigte *Lepidisis caryophyllia*. Die Photos geben einige wichtige Informationen über die Art : (a) Die Verzweigungen sind bei *Isidella* zwar einfach (nicht in Wirteln), wie die Photos zeigen, wachsen die Kolonien jedoch in Form von Büschen, in denen die Verzweigungen in verschiedenen Ebenen liegen. Andere Arten wachsen dagegen als flache Fächer. Bisher lagen nur Bruchstücke von Material vor, die ein Urteil über die Kolonieform nicht zuließen. (b) Von besonderem Interesse ist Photo 32/27 : Eine Anzahl von abgestorbener Kolonien mit Epibionten zeigt, daß durch die Verkalkung der hornigen Nodien (s. Abschnitt III !) die Kolonien als Büsche zunächst erhalten bleiben. (c) Insgesamt weisen die Photos die Art als häufig auf Hartböden des untersuchten Gebietes aus.

CY 42/121, 2 518 m. Die Determination der großen buschigen Kolonie ist problematisch. Anordnung der Polypen und die starren, geraden Zweige lassen eine Isidide vermuten. Es liegt jedoch keine Art im Material vor, mit der dieses Exemplar identifiziert werden könnte. Die Verzweigung in Wirteln schließt *Isidella longiflora* aus, die in Wirteln verzweigte *Acanella arbuscula* ist viel kleiner, dichter und siedelt auf Weichböden.

CY 23/159, 2 795 m ; CY 38/549, 2 396 m. *Lepidisis caryophyllia*. Im Photo 23/159 zusammen mit *Isidella longiflora*. Im Photo 38/549 sind die hornigen Nodien gut zu erkennen, Epibionten siedeln auf den abgestorbenen oberen Teilen.

. ANTIPATHARIA (?)

CY 36/144, 2 654 m ; CY 28/351, 2 007 m. Die abgebildeten, fiederig verzweigten Exemplare können nicht näher identifiziert werden. Es sind vermutlich Antipatharia.

GORGONNAIRES PENNATULAIRES ANTIPATHAIRES

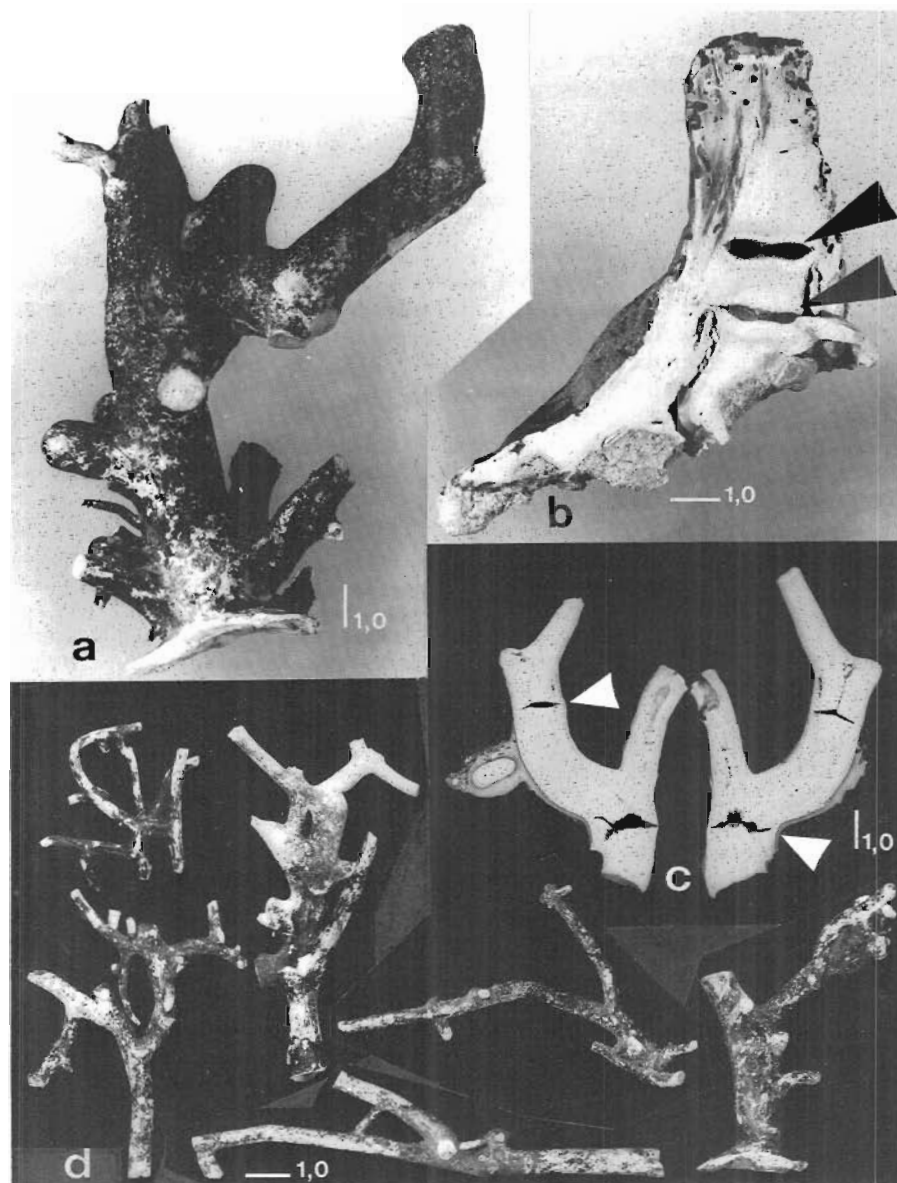


Fig. 1. — Dead axes of *Isidella longiflora* with calcareous crusts on the horny nodes. a) basal part of a colony, CYMOR, probably DR 15. b) base of a colony with the first two internodes of the stem, cross section, arrows : former nodes ; CYMOR 1 DR 15, Shamrock canyon, 2 420 m. c) branch and cross section of it, ramification in the nodes, later incrustated with calcareous material (arrows), CYMOR 1 DR 14, Shamrock canyon, 2 800 m. d) branches of *Isidella longiflora*, all nodes covered by calcareous crusts, scale 1 cm, CYMOR 1 DR 13, Shamrock canyon, 3 150 m.

III. KALK-KRUSTEN AUF ACHSEN VON ISIDELLA LONGIFLORA

1. KALK-KRUSTEN AUF ACHSEN VON GORGONARIA-HOLAXONIA

Bei den Gorgonaria im engeren Sinne, den Holaxonia, wird die Achse aus Horn-Lamellen gebildet, zwischen die zudem Kalk eingelagert werden kann. Achsen aus reinem Horn haben u.a. die Paramuriceidae, Achsen aus Horn und Kalk haben die Ellisellidae, Ifalukellidae, Primnoidae, Chryso-gorgiidae und Isididae. Bei der letzten Familie, den Isididae, erfolgt die Kalkeinlagerung nicht gleichmäßig; hier werden Partien aus reinem Horn belassen (die sog. Nodien) und andere Partien mit außerordentlich viel Kalk versehen, die kalkigen Internodien. Es entsteht somit die typische « gegliederte » Achse der Isididae.

Bei einigen Familien, vor allem den Primnoidae, kann die hornige Achse bei älteren Kolonien von einer Kalkkruste überlagert werden. Diese Kalkkruste beginnt an der Basis der Kolonie, die immer von abwechselnden Lagen aus Horn und Kalk aufgebaut wird. Die Kruste läuft bei manchen Exemplaren bis weit in die Verzweigungen hinein, bei anderen Exemplaren der gleichen Art kann sie völlig fehlen. Eine Zusammenstellung dieser erst vor Kurzem gewonnenen Befunde ist in Vorbereitung (GRASSHOFF und ZIBROWIUS)

2. KALK-KRUSTEN AUF NODIEN VON ISIDIDAE-ACHSEN

Bei Isididae wurde jetzt im Material der BIOGAS-Expeditionen erstmals eine entsprechende Verkrustung aus Kalk gefunden. Hier überdeckt sie die hornigen Nodien und verbackt auf diese Weise die gegliederte und biegsame Achse zu einem festen Gebilde. Ein zweiter Fund solcher von Kalk überkrusteter Nodien bei Isididae wurde an einer bisher noch nicht beschriebenen *Keratoisis*-Art vom südafrikanischen Kontinentalabhang aus 3 350 m Tiefe durch die Expedition WALVIS gemacht.

4. BESCHREIBUNG DES MATERIALS

Die vorliegenden Stücke sind äußerlich solid erscheinende z.T. verzweigte Kalkgebilde (Fig. 1). An manchen Enden ist die typische Fläche eines Isididae-Internodiums zu erkennen, die allerdings mehr oder weniger korrodiert ist und deswegen beim ersten Ansehen dieses Materials kaum einen Hinweis darauf gibt, worum es sich bei diesen Gebilden handelt.

Erst im Längsschnitt werden die ursprünglichen Nodien sichtbar. Bei einigen waren noch Reste von Horn unter den Kalkkrusten vorhanden, bei anderen, dickeren Achsen waren hier nur noch leere Hohlräume zu finden (Fig. 1).

GORGONNAIRES PENNATULAIRES ANTIPATHAIRES

4. ÖKOLOGISCHE BEDEUTUNG

Nach dem Absterben von Polypen und Coenenchym zersetzen sich die hornigen Nodien schnell, wie einige Materialfunde zeigen, und die Achse der Isidide zerfällt in die einzelnen Internodien. Die Kalkkrusten auf den Nodien bedingen jedoch, daß die Achsen nicht in ihre Internodien zerfallen, sondern als Ganzes stehen bleiben.

Tatsächlich ist besonders in Photo CY 32/27 zu sehen, daß die basalen Teile vieler abgestorbener Büsche von *Isidella longiflora* auf dem Hartgrund stehen. Die weiter oben liegenden Teile dieser Kolonie fehlen, weil ihre Nodien nicht von Kalk überkrustet waren.

Diese Kalkachsen geben einer reichen Epifauna Raum zur Entfaltung, die allerdings noch nicht näher untersucht ist. Diese Unterlage aus Kalkachsen dürfte jedenfalls eine wesentlich höhere Beständigkeit haben als die reinen Hornachsen von Gorgonarien, die nach dem Absterben von Polypen und Coenenchym auch von einer Epifauna besiedelt werden, sich aber insgesamt bald zersetzen und verschwinden.

Der große Wall aus Korallenzweigen

Photo CY 43/- zeigt einen Wall aus lockerem Material mit einer enorm reichen Epifauna. Es sind darin viele lange Achsenstücke von *Isidella longiflora* zu erkennen, wahrscheinlich ist sogar der ganze Wall daraus aufgebaut. Hierzu sind haltbare, sparrige Korallenteile notwendig. Im Raum der Biskaya stehen dazu aber nur die Achsen der reichlich vorkommenden *Isidella longiflora* zur Verfügung. Die Kalküberkrustung der Nodien bildet wiederum die Voraussetzung für ihre Haltbarkeit. Ohne diese Krusten würden die Isididae-Achsen in ihre Internodien zerfallen, die im Sediment zerstreut würden.

Damit ist auch die Bedeutung für die Fossilisation gegeben: Die von Kalk überkrusteten Achsen fossilisieren als Ganzes und finden sich neben isolierten Internodien. Sie wurden bereits von STEENSTRUP (1846) als *Moltkia* aus der Kreide von Faxø, Dänemark beschrieben. In der Literatur über rezente Gorgonaria wurden sie bisher nicht erwähnt.

5. MATERIAL

NORATLANTE Stn. 50 Prél. 132, DR 12, 47°41,7'N., 8°30,6'W., 2 420-3 100 m. — CYMOR DR 13, 47°44,2'N., 8°35,2'W., 3 150 m. — CYMOR DR 14, 47°46'25"N., 8°39,35"W., 2 800 m. — CYMOR DR 21, 47°41,4'N., 8°31,3'W., 2 980 m. — Achsenstücke mit kalküberkrusteten Nodien.

GRASSHOFF, M. - 1982a - Die Gorgonaria, Pennatularia und Antipatharia des Tiefwassers der Biscaya. I. Allgemeiner Teil., *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, (4) 3, 1981, (A, 3): 751-766, 20 Karten., (Hier weitere Literatur!), 1982 (b). II. Taxonomischer Teil., *Bull. Mus.*, Paris, (4) 3, 1981 (A, 3): 941-978, 51 fig.

18.

SCLÉRACTINIAIRES BATHYAUX ET ABYSSAUX DE
L'ATLANTIQUE NORD-ORIENTAL : CAMPAGNES
BIOGAS (POLYGAS) et INCAL*H. ZIBROWIUS* (*)

RÉSUMÉ. — Au cours de 13 campagnes entre 1972 et 1981, 17 espèces de Scléractiniaires ont été récoltées entre 400 m et 4 829 m de profondeur. Sept espèces sont typiques des fonds meubles vers 2 000 à 2 500 m et une seule est présente dans les fonds dépassant 4 000 m. La faune des différentes stations est comparée et la biogéographie des espèces est résumée.

ABSTRACT. — *Bathyal and abyssal scleractinian corals of the North-East Atlantic : cruises BIOGAS (POLYGAS) and INCAL in the gulf of Biscay, South-West of Ireland and West of Scotland. On 13 cruises between 1972 and 1981 17 species of scleractinians have been collected in depths ranging from 400 m to 4 829 m. Seven species are typical of soft bottoms at about 2 000 to 2 500 m and only one is present at depths exceeding 4 000 m. The fauna of the different stations is compared and the biogeography of the species is summarized.*

CAMPAGNES ET STATIONS

Le programme BIOGAS du Centre océanologique de Bretagne avait pour but l'étude des communautés benthiques bathyales et abyssales dans quelques secteurs choisis du N. et du S. du golfe de Gascogne. Dans ce cadre, 12 campagnes (BIOGAS I à XI et POLYGAS) ont eu lieu entre 1972 et 1981, à bord des navires « La Perle » (BIOGAS I), « Jean Charcot » (POLYGAS, BIOGAS II, III, IV, VI, XI), « Cryos » (BIOGAS V, VII, X), « Le Noroit » (BIOGAS VIII) et « Capricorne » (BIOGAS XI).

Quatre stations (numérotées 1, 2, 3, 4) ont été distinguées dans le N.W. du golfe de Gascogne et deux stations (numérotées 5, 6) dans le S.E. du Golfe, chacune regroupant des prélèvements effectués lors de campagnes successives. Dans toutes ces stations, des Scléractiniaires ont été récoltés. Pour les premières campagnes il s'y ajoute un certain nombre de prélèvements ayant fourni des Scléractiniaires au voisinage, mais *hors des zones* (= HZ) retenues pour les stations 1, 2, 3.

Visant également l'étude des communautés benthiques bathyales et abyssales, la campagne INCAL organisée par le Centre océanologique de Bretagne, en 1976, à bord du « Jean Charcot » était complémentaire au

(*) Station Marine d'Endoume, rue de la batterie des Lions, 13007 Marseille - France

SCLÉRACTINIAIRES

programme BIOGAS. Ici également des stations ont été distinguées, chacune regroupant plusieurs prélèvements. Des Scléractiniaux furent obtenus aux stations suivantes : 1.3 et 1.5 (W. de l'Ecosse), 2.1 et 2.2 (S.W. de l'Irlande), 2.3 et 2.4 (N.W. du golfe de Gascogne). La station 2.3 (INCAL) coïncide avec la station 3 (BIOGAS) et la station 2.4 (INCAL) se trouve à proximité (S.) de la station 4 (BIOGAS).

LES SCLÉRACTINIAIRES RÉCOLTÉS

Lors des campagnes BIOGAS I à XI et POLYGAS 17 espèces de Scléractiniaux ont été récoltées dont 12 aux stations 1 à 6 et 5 uniquement *hors zone*. Ces espèces, toutes connues du golfe de Gascogne, proviennent aussi d'autres campagnes, anciennes ou récentes (ZIBROWIUS, 1980).

Des informations préliminaires sur le matériel BIOGAS ont déjà été données ailleurs (ZIBROWIUS *et al.*, 1975 ; ZIBROWIUS, 1980). Elles concernaient 13 espèces sur les 17 représentées ; en particulier 5 espèces y ont été figurées d'après des spécimens provenant des campagnes BIOGAS I et II et POLYGAS (*Caryophyllia ambosia*, *Caryophyllia cornuformis*, *Stephanocyathus nobilis*, *Flabellum angulare*, *Balanophyllia cellulosa*). Dans certains cas, les coordonnées indiquées alors divergent légèrement de celles retenues ici comme définitives.

Lors de la campagne INCAL, 4 espèces de Scléractiniaux ont été récoltées, représentées également dans la collection BIOGAS. Elles étaient toutes déjà connues de l'W. de l'Ecosse, secteur où se situe la station la plus septentrionale, en provenance d'autres campagnes, anciennes ou récentes (ZIBROWIUS, 1980).

Tableau 1

Stations BIOGAS et stations INCAL : profondeur, localisation et nombre de prélèvements ayant rapporté des Scléractiniaux ; nombre d'espèces obtenues.

		Profondeur m	Latitude N		Longitude W		Prélè- v ^{ts}	Espèces
			min.	max.	min.	max.		
BIOGAS	stat. 1	1 920-2 350	47°28.5'	47°36.0'	08°25.0'	08°45.0'	40	7
	stat. 2	3 480-3 800	47°27.0'	47°28.2'	09°01.0'	09°00.0'	2	2
	stat. 3	4 050-4 237	47°31.8'	47°34.9'	09°28.2'	09°40.9'	9	1
	stat. 4	4 550-4 825	46°27.3'	46°31.2'	10°19.5'	10°29.5'	8	1
	stat. 5	4 453-4 459	44°21.2'	44°23.2'	04°49.3'	04°51.4'	2	1
	stat. 6	1 894-2 430	44°04.6'	44°11.3'	04°15.0'	04°22.4'	12	9
	hors zone	280-2 350	47°26.1'	47°56.5'	07°40.0'	08°51.0'	17	11
INCAL	stat. 1.3	2 040-2 091	57°56.4'	57°59.7'	10°39.8'	10°55.0'	4	3
	stat. 1.5	2 466-2 513	56°29.5'	56°38.0'	11°06.4'	11°12.0'	4	3
	stat. 2.1	2 498-2 691	50°14.7'	50°20.0'	12°55.8'	13°16.1'	5	3
	stat. 2.2	4 823-4 829	48°18.3'	48°25.5'	15°09.8'	15°23.3'	6	1
	stat. 2.3	4 182-4 354	47°26.4'	47°32.9'	09°33.4'	09°39.9'	12	1
	stat. 2.4	4 796-4 822	46°00.5'	46°03.9'	10°10.1'	10°18.3'	6	1

Afin de faciliter le recoupement des informations, les 17 espèces recensées dans les collections BIOGAS et INCAL sont précédées, ici, du même numéro d'ordre utilisé dans la monographie où elles avaient été présentées en détail (ZIBROWIUS, 1980). Ces mêmes numéros se retrouvent dans les tableaux.

Les échantillons étudiés sont énumérés par stations : prélèvement, profondeur, nombre d'individus ou branches (br) pour les espèces coloniales. Quant un lot comprend uniquement des spécimens morts, le nombre est suivi de x.

5. *Fungiacyathus marenzelleri* (Vaughan, 1906)

Station 2 (BIOGAS) : DS 66 (3 480 m) 1.

Station 3 (BIOGAS) : CP 04 (4 200 m) 1 ; CP 13 (4 134 m) 2 ; CP 14 (4 237 m) 4 ; CP 36 (4 190 m) 1 ; CV 14 (4 232 m) 1 ; DS 55 (4 125 m) 2 ; DS 56 (4 050 m) 2 ; DS 76 (4 228 m) 3 ; DS 77 (4 240 m) 6.

Station 4 (BIOGAS) : CP 16 (4 825 m) 2 ; CP 17 (4 706 m) 5 ; DS 54 (4 659 m) 2 ; DS 68 (4 550 m) 3 ; DS 78 (4 704 m) 8 ; DS 79 (4 715 m) 12 ; DS 80 (4 720 m) 3 ; DS 81 (4 715 m) 2.

Station 5 (BIOGAS) : CP 20 (4 449 m) 2 ; CP 21 (4 453 m) 3.

Station 6 (BIOGAS) : CP 07 (2 170 m) 1.

Station 1.3 (INCAL) : CP 01 (2 040-2 068 m) 2 ; CP 02 (2 091 m) 1 ; DS 01 (2 091 m) 1 ; DS 02 (2 081 m) 1.

Station 1.5 (INCAL) : CP 03 (2 466 m) 7 ; CP 04 (2 483-2 513 m) 4 ; DS 05 (2 503 m) 10 ; DS 06 (2 494 m) 1x.

Station 2.1 (INCAL) : CP 08 (2 644 m) 1 ; OS 01 (2 634 m) 2 ; WS 01 (2 539-2 550 m) 4 ; WS 02 (2 498-2 505 m) 8.

Station 2.2 (INCAL) : CP 10 (4 823 m) 1 ; CP 11 (4 823 m) 4 ; DS 11 (4 823 m) 1 ; OS 02 (4 829 m) 3 ; WS 03 (4 829 m) 17 ; WS 04 (4 829 m) 13.

Station 2.3 (INCAL) : CP 15 (4 182-4 201 m) 2 ; CP 16 (4 240-4 262 m) 2 ; DS 14 (4 248-4 254 m) 2 ; DS 16 (4 268 m) 11 ; OS 05 (4 248-4 296 m) 1 ; OS 06 (4 307-4 316 m) 5 ; OS 07 (4 249 m) 2 ; OS 08 (4 327 m) 14 ; WS 07 (4 274-4 281 m) 8 ; WS 08 (4 287-4 301 m) 21 ; WS 09 (4 277 m) 18 ; WS 10 (4 354 m) 55.

Station 2.4 (INCAL) : CP 12 (4 796 m) 2 ; CP 13 (4 800 m) 1 ; DS 12 (4 796 m) 1 ; DS 13 (4 822 m) 4 ; OS 04 (4 796 m) 1 ; WS 05 (4 796-4 804 m) 2.

Discoïde, très fragile, libre, apparemment sans le moindre stade fixé. Connue de quelques autres stations dans le S. et dans le N. du golfe de Gascogne et à l'W. de l'Ecosse. Les récoltes à la station 1.3 (INCAL) sont les plus septentrionales dans l'Atlantique oriental. Dans l'Atlantique nord-oriental c'est le Scléractiniaire qui atteint les plus grandes profondeurs et qui a la plus grande étendue bathymétrique (approximativement de 1 500 à 4 800 m), de la partie inférieure du talus continental jusque dans la plaine abyssale.

10. *Madrepora oculata* Linné, 1758

HZ (BIOGAS) : CM 01 (1 010 m) brx ; CV 21 (994 m) br ; CV 22 (1 331 m) br ; DS 04 (1 050 m) brx ; DS 14 (1 560 m) brx.

Constructeur colonial important dans les bancs de coraux profonds (au même titre que *Lophelia pertusa* et *Solenosmilia variabilis*). Connue de nombreuses autres stations dans le S. et dans le N. du golfe de Gascogne, du rebord du plateau continental jusque dans la partie inférieure du talus

SCLÉRACTINIAIRES

Tableau 2

Les 17 espèces de Scléractiniaires récoltées (BIOGAS et INCAL) ; nombre de prélèvements par station et nombre total de prélèvements pour chaque espèce.

Espèces	Stations BIOGAS nombre de prélèvements						Stations INCAL nombre de prélèvements						Nombre total de prélèvements	
	1	2	3	4	5	6	HZ	1.3	1.5	2.1	2.2	2.3		2.4
5. <i>Fungiacyathus marenzelleri</i>		1	9	8	2	1		4	4	4	6	12	6	57
10. <i>Madrepora oculata</i>							5							5
13. <i>Caryophyllia smihii</i>							1							1
18. <i>Caryophyllia abyssorum</i>							2							2
20. <i>Caryophyllia ambrosia</i>	38					9	10	2	2	4				65
21. <i>Caryophyllia cornuformis</i>	24						7							31
32. <i>Deltocyathus conicus</i>						3								3
40. <i>Stephanocyathus nobilis</i>	2					8								10
41. <i>Vaughanella concinna</i>						1								1
46. <i>Desmophyllum cristagalli</i>	1													1
49. <i>Lophelia perusa</i>							3							3
55. <i>Solenosmilia variabilis</i>	1						1							2
57. <i>Flabellum alabastrum</i>	7					6	1	1						15
59. <i>Flabellum angulare</i>	7	1				2	3	3	4					20
62. <i>Javania cailletii</i>						1								1
76. <i>Balanophyllia cellulosa</i>							1							1
83. <i>Enallopsammia rostrata</i>						1								1

Tableau 3

INCAL : Coordonnées des prélèvements par station ; espèces obtenues par prélèvement (cf. tableau 2)

	Prélev ^t	Date	Profond ^r m	Latitude N	Longitude W	Espèces récoltées
Station 1.3 INCAL	CP 01	16.7.76	2 068	57°57.7'	10°55.0'	5, 20, 57
	CP 02	16.7.76	2 040	57°56.4'	10°55.0'	5, 20
			2 091	57°58.4'	10°42.8'	
	DS 01	15.7.76	2 091	57°57.7'	10°44.6'	5
			2 091	57°59.7'	10°39.8'	
DS 02	16.7.76	2 091	57°59.2'	10°41.3'	5	
		2 081	57°58.8'	10°48.5'		
			2 081	57°58.5'	10°49.2'	
Station 1.5 INCAL	CP 03	17.7.76	2 466	56°38.0'	11°06.4'	5, 20, 59
			2 466	56°37.3'	11°07.8'	
	CP 04	17.7.76	2 483	56°33.2'	11°11.3'	5, 20, 59
			2 513	56°32.5'	11°12.4'	
	DS 05	18.7.76	2 503	56°28.1'	11°11.7'	5
			2 503	56°27.6'	11°12.0'	
DS 06	18.7.76	2 494	56°26.6'	11°10.5'	5, 59	
		2 494	56°25.9'	11°10.7'		

SCLÉRACTINIAIRES

	Prélev ^t	Date	Profond' m	Latitude N	Longitude W	Espèces récoltées
Station 2.1 INCAL	CP 08	27.7.76	2 644	50°14.7'	13°13.5'	5, 20, 59
			2 644	50°15.2'	13°14.8'	
	CP 09	27.7.76	2 659	50°15.4'	13°15.8'	59
			2 691	50°14.3'	13°16.1'	
	OS 01	30.7.76	2 634	50°14.4'	13°10.9'	5, 20
			2 634	50°15.2'	13°11.0'	
	WS 01	30.7.76	2 550	50°19.4'	13°08.1'	5, 20, 59
			2 539	50°19.3'	13°06.9'	
	WS 02	30.7.76	2 498	50°19.3'	12°55.8'	5, 20, 59
			2 505	50°20.0'	12°56.0'	
Station 2.2 INCAL	CP 10	31.7.76	4 823	48°25.5'	15°10.7'	5
			4 823	48°26.3'	15°09.8'	
	CP 11	1.8.76	4 823	48°20.4'	15°14.6'	5
			4 823	48°21.2'	15°13.7'	
	DS 11	1.8.76	4 823	48°18.8'	15°11.5'	5
			4 823	48°18.6'	15°12.0'	
	OS 02	2.8.76	4 829	48°19.2'	15°15.9'	5
			4 829	48°19.1'	15°15.5'	
	WS 03	1.8.76	4 829	48°19.2'	15°23.3'	5
			4 829	48°19.1'	15°22.5'	
WS 04	2.8.76	4 829	48°18.9'	15°14.4'	5	
		4 829	48°18.3'	15°13.3'		
Station 2.3 INCAL	CP 15	10.8.76	4 182	47°26.4'	09°35.3'	5
			4 201	47°27.0'	09°35.3'	
	CP 16	10.8.76	4 262	47°30.9'	09°36.9'	5
			4 240	47°30.0'	09°37.0'	
	DS 14	7.8.76	4 254	47°32.6'	09°35.7'	5
			4 248	47°32.9'	09°35.1'	
	DS 16	9.8.76	4 268	47°29.8'	09°33.4'	5
			4 268	47°30.3'	09°33.4'	
	OS 05	7.8.76	4 296	47°31.3'	09°34.6'	5
			4 248	47°32.2'	09°34.7'	
	OS 06	9.8.76	4 316	47°27.3'	09°36.2'	5
			4 307	47°27.9'	09°36.0'	
	OS 07	10.8.76	4 249	47°31.8'	09°34.3'	5
			4 249	47°31.3'	09°34.3'	
	OS 08	11.8.76	4 327	47°29.8'	09°39.2'	5
			4 327	47°29.5'	09°38.8'	
WS 07	7.8.76	4 281	47°30.6'	09°37.1'	5	
		4 274	47°31.2'	09°35.7'		
WS 08	9.8.76	4 287	47°30.5'	09°33.7'	5	
		4 301	47°29.3'	09°34.1'		
WS 09	10.8.76	4 277	47°28.8'	09°34.0'	5	
		4 277	47°27.9'	09°34.0'		
WS 10	11.8.76	4 354	47°27.3'	09°39.9'	5	
		4 354	47°28.2'	09°39.9'		
Station 2.4 INCAL	CP 12	4.8.76	4 796	46°00.5'	10°18.3'	5
			4 796	46°00.8'	10°17.2'	
	CP 13	5.8.76	4 800	46°02.1'	10°14.8'	5
			4 800	46°02.7'	10°13.7'	
	DS 12	5.8.76	4 796	46°02.0'	10°10.9'	5
			4 796	46°02.2'	10°10.1'	
	DS 13	6.8.76	4 822	46°01.9'	10°17.9'	5
			4 822	46°02.2'	10°17.3'	
	OS 04	5.8.76	4 796	46°03.9'	10°12.8'	5
			4 796	46°03.9'	10°11.6'	
WS 05	5.8.76	4 804	46°03.0'	10°15.7'	5	
		4 796	46°03.2'	10°14.1'		

SCLÉRACTINIAIRES

continental. Au N. répandu jusqu'aux îles Féroé et jusqu'en Norvège où l'espèce remonte à moins de 100 m de profondeur.

13. *Caryophyllia smithii* Stokes et Broderip, 1828

HZ (BIOGAS) : DS 02 (400 m) 1x.

Scléractiniaire des fonds durs côtiers et des fonds meubles du plateau continental et de son rebord. Individus des fonds meubles souvent libres, détachés de leur substrat d'origine (coquilles, etc.). Connu de très nombreuses stations dans le golfe de Gascogne. Au N. répandu jusqu'en Ecosse, aux îles Shetland et en Norvège.

18. *Caryophyllia abyssorum* Duncan, 1873

HZ (BIOGAS) : CV 21 (994 m) 1 ; CV 22 (1 331 m) 2.

Typique des fonds durs bathyaux et des bancs de coraux profonds (*Madrepora*, *Lophelia*, *Solenosmilia*). Connu de plusieurs autres stations dans le S. et dans le N. du golfe de Gascogne, surtout dans la partie moyenne du talus continental (entre 1 000 et 1 500 m environ).

20. *Caryophyllia ambrosia* Alcock, 1898

Station 1 (BIOGAS) : CP 01 (2 245 m) 1 200 ; CP 02 (2 177 m) 23 ; CP 03 (2 119 m) 2 ; CP 08 (2 177 m) 635 ; CP 09 (2 171 m) 6 ; CP 26 (2 115 m) 522 ; CP 27 (1 920 m) 686 ; CP 33 (2 115 m) 4x ; CP 34 (1 970 m) 683 ; CP 37 (2 175 m) 2 090 ; CV 08 (2 180 m) 448 ; CV 09 (2 119 m) 90 ; CV 10 (2 108 m) 1 ; CV 23 (2 034 m) 140 ; CV 24 (2 025 m) 229 ; CV 25 (1 985 m) 3 ; CV 39 (2 350 m) 14 ; DS 10 (2 240 m) 3 ; DS 11 (2 205 m) 24 ; DS 12 (2 180 m) 9 ; DS 18 (2 138 m) 1x ; DS 32 (2 138 m) 12 ; DS 35 (2 226 m) 2 ; DS 38 (2 138 m) 8 ; DS 62 (2 175 m) 30x ; DS 63 (2 136 m) 31x ; DS 64 (2 156 m) 15 ; DS 65 (2 360 m) 2 ; DS 71 (2 194 m) 23 ; KG 144 (2 225 m) 1x ; KG 145 (2 170 m) 1x ; KG 148 (2 170 m) 3 ; KG 150 (2 176 m) 3 ; KG 151 (2 205 m) 1 ; KG 152 (2 160 m) 2x ; KG 155 (2 187 m) 1x ; KG 156 (2 207 m) 1 ; KR (2 090 m) 1.

Station 6 (BIOGAS) : CP 07 (2 170 m) 116 ; CP 23 (1 980 m) 5 ; CP 24 (1 995 m) 4 ; CV 16 (1 909 m) 37 ; CV 33 (1 913 m) 5 ; DS 26 (2 076 m) 4 ; DS 52 (2 006 m) 2 ; DS 70 (2 150 m) 1x ; DS 86 (1 950 m) 4.

HZ (BIOGAS) : CV 04 (2 090 m) 89 ; CV 05 (2 350 m) 15 ; CV 06 (2 200 m) 325 ; CV 07 (2 190 m) 5 ; CV 11 (2 141 m) 380 ; CW 03 (2 090 m) 381.

Station 1.3 (INCAL) : CP 01 (2 040-2 068 m) 7 ; CP 02 (2 091 m) 11.

Station 1.5 (INCAL) : CP 03 (2 466 m) 2 ; CP 04 (2 483-2 513 m) 3.

Station 2.1 (INCAL) : CP 08 (2 644 m) 1 ; OS 01 (2 634 m) 2 ; WS 01 (2 539-2 550 m) 16 ; WS 02 (2 498-2 505 m) 4.

Scléractiniaire typique de fonds meubles ; à l'origine fixé sur de petits substrats (surtout coquilles de Ptéropodes), détaché et libre par la suite. Connu de nombreuses autres stations de le S. et dans le N. du golfe de Gascogne ; déjà récolté à l'W. de l'Ecosse. Les récoltes à la station 1.3 (INCAL) sont les plus septentrionales dans l'Atlantique oriental. Partie inférieure du talus continental et partie adjacente de la plaine abyssale. Espèce par endroits très abondante dans les fonds d'environ 2 000 m.

21. *Caryophyllia cornuformis* Pourtalès, 1868

Station 1 (BIOGAS) : CP 01 (2 245 m) 38 ; CP 08 (2 177 m) 11 ; CP 09 (2 171 m) 35 ; CP 26 (2 115 m) 30 ; CP 27 (1 920 m) 16 ; CP 33 (2 115 m) 3 ; CP 34 (1 970 m) 86 ; CP 37 (2 175 m) 3 ; CV 08 (2 180 m) 10 ; CV 23

(2 034 m) 4 ; CV 24 (2 025 m) 1x ; CV 39 (2 350 m) 45 ; DS 11 (2 205 m) 1 ; DS 12 (2 180 m) 1x ; DS 18 (2 138 m) 1 ; DS 32 (2 138 m) 3 ; DS 38 (2 138 m) 1 ; DS 61 (2 250 m) 1x ; DS 63 (2 126 m) 6 ; DS 64 (2 156 m) 11 ; DS 71 (2 194 m) 4 ; KG 148 (2 170 m) 1x ; KG 151 (2 205 m) 1x ; KG 156 (2 207 m) 1x.

HZ (BIOGAS) : CV 04 (2 090 m) 6x ; CV 06 (2 200 m) 20 ; CV 11 (2 141 m) 3 ; CW 03 (2 090 m) 113 ; DS 06 (2 090 m) 2 ; DS 07 (2 170 m) 6 ; DS 14 (1 560 m) 6x.

Typique de fonds meubles, libre. Aucun stade fixé n'est connu. La base du corallite est ouverte, ce qui fait penser à un procédé de reproduction asexuée, bourgeonnement en sens opposé à ce niveau observé sur un seul individu du Maroc (ZIBROWIUS, 1980). Connue de plusieurs autres stations dans le S. et dans le N. du golfe de Gascogne. Récolté le plus souvent avec *Caryophyllia ambrosia* dans la partie inférieure du talus continental. Quelques rares récoltes ont eu lieu dans l'Atlantique nord-oriental à des profondeurs moindres que pour *C. ambrosia* qui, dans l'ensemble, atteint des profondeurs plus grandes.

32. *Deltocyathus conicus* Zibrowius, 1980

Station 6 (BIOGAS) : CP 07 (2 170 m) 6 ; CP 24 (1 995 m) 1 ; DS 52 (2 006 m) 2.

Typique de fonds meubles, libre ; aucun stade fixé n'est connu. Les tissus du polype entourent entièrement le squelette. Connue de plusieurs autres stations dans le S. du golfe de Gascogne ; pas de récoltes plus septentrionales. Partie inférieure du talus continental, à l'écart des deux autres espèces de *Deltocyathus* qui existent dans la partie supérieure du talus de l'Atlantique nord-oriental.

40. *Stephanocyathus nobilis* Moseley, 1873

Station 1 (BIOGAS) : CP 27 (1 920 m) 1x ; CP 34 (1 970 m) 8.

Station 6 (BIOGAS) : CP 07 (2 170 m) 20 ; CP 23 (1 980 m) 2 ; CP 24 (1 995 m) 23 ; CP 25 (1 894 m) 2 ; CV 16 (1 909 m) 21 ; CV 33 (1 913 m) 14 ; DS 86 (1 950 m) 2 ; DS 87 (1 913 m) 2.

Typique de fonds meubles. Stades très jeunes fixés à de petits substrats (coquilles, etc.), spécimens plus grands libres. Connue de plusieurs autres stations dans le S. et dans le N. du golfe de Gascogne. Récolté également à l'W. de l'Ecosse. Partie moyenne et inférieure du talus continental.

41. *Vaughanella concinna* Gravier, 1915

Station 6 (BIOGAS) : CP 07 (2 170 m) 2.

Dans les fonds durs solidement fixés à la roche ou aux coraux coloniaux, dans les fonds meubles fixés de façon précaire sur de petits substrats (coquilles, etc.) et éventuellement libre par la suite. Connue de quelques autres stations dans le S. et dans le N. du golfe de Gascogne. Parties moyenne et inférieure du talus continental.

46. *Desmophyllum cristagalli* Milne Edwards et Haime, 1848

Station 1 (BIOGAS) : CP 31 (2 310 m) 1x + bases.

HZ (BIOGAS) : CV 21 (994 m) 1 ; CV 22 (1 331 m) 4x.

Scléractiniaire solitaire mais souvent regroupé ou en agglomérations, pouvant atteindre une grande taille (10 cm et davantage). Typique de fonds durs (roche et coraux coloniaux), mais présent également dans les fonds

SCLÉRACTINIARES

meubles fixés à de petits substrats (spicules de Spongiaires Hexactinellides). Connus de nombreuses autres stations dans le S. et dans le N. du golfe de Gascogne. Présent également à l'W. de l'Ecosse et en Norvège. Grande étendue bathymétrique, du rebord du plateau continental jusqu'au pied du talus continental.

Matériel BIOGAS typique de fonds durs ; celui de CP 31 comprend, en plus d'un individu bien conservé, des bases sur une roche crayeuse tendre.

49. *Lophelia pertusa* (Linné, 1758)

HZ (BIOGAS) : CV 21 (994 m) Br ; CV 22 (1 331 m) brx ; CW 01 (280 m) brx.

Constructeur colonial important dans les bancs à coraux profonds (au même titre que *Madrepora oculata* et *Solenosmilia variabilis*). Connus de nombreuses autres stations dans le S. et dans le N. du golfe de Gascogne, du rebord du plateau continental jusque dans la partie inférieure du talus continental. Répandu jusqu'aux îles Shetland et Féroé et jusque dans le N. de la Norvège où l'espèce remonte localement, dans les fjords, à 60 m de profondeur.

55. *Solenosmilia variabilis* Duncan, 1873

Station 1 (BIOGAS) : CV 23 (2 034 m) brx.

HZ (BIOGAS) : CV 22 (1 331 m) br.

Constructeur colonial important dans les bancs à coraux profonds (au même titre que *Madrepora oculata* et *Lophelia pertusa*). Connus de nombreuses autres stations dans le S. et dans le N. du golfe de Gascogne. A la différence de *M. oculata* et *L. pertusa* limité aux parties moyenne et inférieure du talus continental, absent de la partie supérieure et du rebord du plateau continental.

57. *Flabellum alabastrum* Moseley, 1873

Station 1 (BIOGAS) : CP 08 (2 177 m) 1x ; CP 26 (2 115 m) 1x ; CP 27 (1 920 m) 44 ; CP 34 (1 970 m) 210 ; CV 23 (2 024 m) 4 ; CV 24 (2 025 m) 1 ; CV 39 (2 350 m) 1.

Station 6 (BIOGAS) : CP 07 (2 170 m) 3 ; CP 23 (1 980 m) 4 ; CP 24 (1 995 m) 3 ; CP 25 (1 894 m) 2 ; CV 16 (1 909 m) 4 ; CV 33 (1 913 m) 1x.

HZ (BIOGAS) : CV 22 (1 331 m) 1x.

Station 1.3 (INCAL) : CP 01 (2 040-2 068 m) 1.

Typique de fonds meubles ; stades jeunes fixés à de petits substrats (coquilles, etc.), stades plus avancés libres. Connus de plusieurs autres stations dans le S. et dans le N. du golfe de Gascogne. Déjà récolté à l'W. de l'Ecosse. Partie moyenne et inférieure du talus continental.

59. *Flabellum angulare* Moseley, 1876

Station 1 (BIOGAS) : CP 01 (2 245 m) 11 ; CP 09 (2 171 m) 1x ; CP 33 (2 115 m) 1x ; CP 34 (1 970 m) 2x ; CP 37 (2 175 m) 2x ; CV 23 (2 034 m) 1x ; CV 39 (2 350 m) 1.

Station 2 (BIOGAS) : CV 41 (3 800 m) 1x.

Station 6 (BIOGAS) : CP 07 (2 170 m) 1x ; DS 51 (2 430 m) 1.

HZ (BIOGAS) : CV 06 (2 200 m) 1x ; CV 11 (2 141 m) 1 ; CW 03 (2 090 m) 1x.

Station 1.5 (INCAL) : CP 03 (2 466 m) 11 ; CP 04 (2 483-2 513 m) 8 ; DS 06 (2 494 m) 1.

Station 2.1 (INCAL) : CP 08 (2 644 m) 1 ; CP 09 (2 659-2 691 m) 1 ; WS 01 (2 539-2 550 m) 7 ; WS 02 (2 498-2 505 m) 7.

Typique de fonds meubles. Apparemment libre dès le début de la vie benthique ; même les individus les plus jeunes observés ne comportent aucune trace de fixation à un substrat. Connu de plusieurs autres stations dans le S. et dans le N. du golfe de Gascogne et à l'W. de l'Ecosse. Partie inférieure du talus continental et début de la plaine abyssale. Dans l'ensemble de l'Atlantique nord-oriental *F. angulare* atteint des profondeurs plus grandes que *Flabellum alabastrum*.

Un spécimen mort, très abîmé, proviendrait du prélèvement CV 41 (station 2/BIOGAS, 3 800 m). Cette récolte paraît problématique à cause de la profondeur inhabituelle dépassant de 1 000 m les profondeurs recensées auparavant pour cette espèce. Toutefois, le secteur en question est assez accidenté et le prélèvement précédent CV 40 (station 2/BIOGAS, 2 860 m) entre dans l'étendue bathymétrique habituelle de l'espèce.

62. *Javania cailleti* (Duchassaing et Michelotti, 1864)

Station 6 (BIOGAS) : CP 23 (1 980 m) 1.

Flabellidae solidement fixé à un substrat, typique de fonds durs. Connu de quelques autres stations dans le S. et dans le N. du golfe de Gascogne. Parties moyenne et inférieure du talus continental.

76. *Balanophyllia cellulosa* Duncan, 1873

HZ (BIOGAS) : DS 02 (400 m) 54.

Dendrophylliidae solitaire à squelette très fragile et poreux. Individus le plus souvent libres et régénérés, rarement fixés à de petits substrats (coquilles, etc.). Parfois hôte du Polychète *Lumbrineris flabellicola* (FAGE, 1936). Connu de plusieurs autres stations dans le S. et dans le N. du golfe de Gascogne. Rebord du plateau continental et début du talus continental. Complément aux récoltes déjà signalées (ZIBROWIUS, 1980) : un spécimen au British Museum (1914.6.18.107) étiqueté « *Caryophyllia communis* Porcupine 1869 Moseley » ; provenance précise inconnue (îles Britanniques, mer Celtique, S.W. de l'Irlande ?) ; probablement la récolte la plus septentrionale de *B. cellulosa*.

Dans le lot de 54 individus de DS 02 plusieurs portent des traces de corrosion dues à *Lumbrineris flabellicola* (deux spécimens figurés par ZIBROWIUS *et al.*, 1975, pl. 5, fig. 4 ; ZIBROWIUS, 1980, pl. 95 D, E).

83. *Enallopsammia rostrata* (Pourtalès, 1878)

Station 6 (BIOGAS) : CP 23 (1 980 m) br.

Dendrophylliidae colonial typique de fonds durs, pouvant former de grandes colonies. Connu de plusieurs autres stations dans le S. et dans le N. du golfe de Gascogne. Parties moyenne et inférieure du talus continental.

Le matériel vivant de CP 33 représente la récolte la plus profonde dans le golfe de Gascogne.

SCLÉRACTINIAIRES

MATIÈRE ORGANIQUE ET CALCAIRE DES SCLÉRACTINIAIRES

Dans le golfe de Gascogne certains Scléractiniaux sont un élément typique et abondant de la faune des fonds meubles vers 2 000 m de profondeur. Il faut en tenir compte dans les considérations sur la biomasse et le flux d'énergie dans ces fonds, sans perdre de vue qu'une partie de l'énergie transitant par ces organismes est utilisée pour édifier leur squelette calcaire en aragonite.

Localement *Caryophyllia ambrosia* peut être particulièrement abondant. Lors de la campagne BIOGAS XI un chalutage (CP 37) à la station 1 (BIOGAS) en a rapporté environ 2 000 individus. Un chalutage dans le même secteur par le N.O. « Jean Charcot », lors de la campagne NORATLANTE en 1969, en a même rapporté plus de 3 000 individus. A la station 1 (BIOGAS) *C. ambrosia* a été récolté également, à plusieurs reprises, avec des carottiers et des bennes prélevant sur une surface très restreinte, respectivement de 600 cm² (KR) et de 2 500 cm² (KG). Il semble bien y avoir, par endroit, plusieurs individus de cette espèce par m². Toutefois la biomasse non calcaire du polype est très réduite par rapport à la quantité de calcaire accumulée dans le squelette assez massif.

Flabellum alabastrum n'a jamais été récolté en aussi grand nombre que *C. ambrosia*. Néanmoins un chalutage (CP 34) de la campagne BIOGAS IX à la station 1 (BIOGAS) est remarquable, ayant rapporté 210 individus (pour la plupart vivants). Dans cette espèce la biomasse non calcaire du polype est relativement plus importante par rapport à la quantité du calcaire accumulé dans le squelette assez mince et fragile.

Une évaluation sommaire de la matière organique et du calcaire a été tentée sur deux lots de *Caryophyllia ambrosia* et sur un lot de *Flabellum alabastrum*. Des individus récoltés vivants et conservés dans l'alcool ont été rincés à l'eau douce afin d'en enlever la vase qui a pu y rester. Séchés d'abord à l'air libre, ensuite dans l'étuve (80° pendant 15 à 20 heures), ils ont été pesés une première fois. Après destruction de la matière organique par l'eau de Javel concentrée et chaude, rinçage répété à l'eau douce et séchage (comme précédemment), ils ont été pesés une deuxième fois. La dernière pesée représente le calcaire du squelette, la différence entre les deux pesées la matière organique du polype.

Les résultats suivants ont été obtenus :

— *C. ambrosia*, lot de 121 spécimens de CP 37 (BIOGAS) : calices 14,5/17 mm à 24,5/26,5 mm, hauteur 13,5 mm à 28 mm ; calcaire 412,15 g, matière organique 5,10 g.

— *C. ambrosia*, lot de 2 spécimens de très grande taille de CP 02 (INCAL) : calice 27/36 mm, hauteur 37,5 mm et calice 30/33 mm, hauteur 31 mm ; calcaire 36,05 g, matière organique 0,50 g.

— *F. alabastrum*, lot de 31 spécimens de CP 34 (BIOGAS) : calices 21/40 mm à 40/63 mm, hauteur 28 mm à 37 mm ; calcaire 138,15 g, matière organique 13,80 g.

Or, il s'agit seulement d'approximations. En effet, des erreurs ont pu être introduites de plusieurs façons : squelettes plus ou moins ébréchés, extraction de certaines substances par l'alcool, difficulté d'enlever entièrement la vase, etc.

On peut toutefois retenir les informations suivantes : par rapport au calcaire du squelette la matière organique du polype est environ 10 fois

moindre chez *Caryophyllia ambrosia* que chez *Flabellum alabastrum*, de l'ordre de 1 % du poids total à sec chez *C. ambrosia* et de l'ordre de 10 % chez *F. alabastrum*. Un spécimen de taille moyenne de *C. ambrosia* comporte environ 0,04 g de matière organique, un spécimen de taille moyenne de *F. alabastrum* environ 0,4 g. Le grand problème reste de savoir ce que signifie cette matière organique, car des aspects importants de la biologie de ces Scléractiniaires sont encore largement inconnus, tels que la longévité, la croissance, la nutrition (prédation passive et absorption de matière organique dissoute ?), de même que l'utilisation des Scléractiniaires par d'autres organismes.

COMPARAISON DES STATIONS

La faune corallienne de la station 1 (BIOGAS) est très typique des fonds meubles vers 2 000 m de profondeur dans l'Atlantique nord-oriental par l'abondance de *Caryophyllia ambrosia* accompagné de *Caryophyllia cornuformis* dans de nombreux prélèvements, et par la présence, dans un nombre moindre de prélèvements, de *Stephanocyathus nobilis*, *Flabellum alabastrum* et *Flabellum angulare*. Ces cinq espèces vivent libres sur le sédiment, soit dès les stades benthiques les plus jeunes, soit à partir de stades plus avancés après leur détachement d'un petit substrat (coquille de Ptéropode ou autre débris) auquel elles étaient d'abord fixées de façon précaire et sans possibilité de renforcement.

Au contraire, les deux espèces restantes, peu représentées par des échantillons morts sont typiques de fonds durs et à considérer comme exceptionnelles à la station 1 (BIOGAS) : un spécimen bien conservé et quelques bases d'aspect plutôt ancien (enduit noir d'oxydes de Mn) de *Desmophyllum cristagalli* sur une roche crayeuse tendre, et quelques branches de *Solenosmilia variabilis*, sans substrat. Etant donné quelques autres confusions de provenance dans la collection BIOGAS (voir plus loin), on ne peut pas exclure que ces branches de *S. variabilis* ne proviennent du prélèvement précédent du même engin (CV 22 : HZ, 1 331 m) qui, justement, a rapporté des branches vivantes et plus nombreuses.

La faune de la station 6 (BIOGAS), à une profondeur analogue à celle de la station 1 (BIOGAS), comprend 4 des 5 espèces typiques de fonds meubles de la station 1 (*C. ambrosia*, *S. nobilis*, *F. alabastrum*, *F. angulare*) plus deux espèces supplémentaires typiques de fonds meubles : *Deltocyathus conicus*, inconnu dans le N. du golfe de Gascogne, et *Fungiacyathus marenzelleri* qui, tout en existant encore plus loin au N., n'a pas été récolté à la station 1. Toutefois *F. marenzelleri* caractérise davantage les profondeurs encore plus grandes, même au-delà de 4 000 m, et il est peu représenté à la station 6.

Il est peut-être plus significatif pour la station 6 que *C. ambrosia* y soit relativement moins abondant et *S. nobilis* relativement plus abondant qu'à la station 1, et que *C. cornuformis* (toutefois présent ailleurs dans le S. du golfe de Gascogne) n'y ait pas été obtenu.

En plus des 6 espèces typiques de fonds meubles, 3 espèces typiques de fonds durs ont été récoltées à la station 6 : *Vaughanella concinna*, *Javania*

SCLÉRACTINIAIRES

cailleti et *Enallopsammia rostrata*. Elles existent toutes aussi dans le N. du golfe de Gascogne, mais n'ont pas été obtenues à la station 1. Leur présence semble indiquer que la station 6 (BIOGAS) comporte davantage d'enclaves de fonds durs.

La conclusion résultant de la comparaison des stations 1 et 6 (BIOGAS) rejoint partiellement celle de GRASSHOFF (1982) à propos d'un ensemble de plusieurs autres groupes d'Anthozoaires étudiés par cet auteur (Gorgonaires, Pennatulaires, Antipathaires) : à la station 1 (BIOGAS), espèces de fonds meubles de loin prédominantes dont une très abondante ; à la station 6 (BIOGAS), pas d'espèces présentant des populations aussi denses et présence de davantage d'espèces caractéristiques de fonds durs.

Aux stations 1.3, 1.5 et 2.1 (INCAL), situées plus au N. et ayant été prospectées moins intensément que les stations 1 et 6 (BIOGAS), seulement quelques espèces typiques de fonds meubles ont été obtenues : *Fungia-cyathus marezzelleri*, *Caryophyllia ambrosia*, *Flabellum alabastrum* et *Flabellum angulare*. Il est intéressant de noter que *C. ambrosia* y a été obtenu à plusieurs reprises entre 2 466 et 2 644 m et que *F. angulare* (et non *F. alabastrum*) y est assez régulièrement présent dans les mêmes profondeurs.

Enfin aux stations 3, 4 et 5 (BIOGAS) et 2.2., 2.3 et 2.4 (INCAL), dépassant toutes 4 000 m de profondeur seul *Fungia-cyathus marezzelleri* est encore présent.

Par sa profondeur la station 2 (BIOGAS) est intermédiaire entre le premier groupe et le deuxième groupe de stations. Comme on devait s'y attendre, *F. marezzelleri*, espèce d'une grande étendue bathymétrique, y a effectivement été obtenu. Mais la présence de *Flabellum angulare* (un spécimen très corrodé à la profondeur excessive de 3 800 m : CV 41) est problématique.

Parmi les prélèvements *hors zone* (= HZ, BIOGAS) 10 compris entre 2 050 et 2 350 m ont rapporté une faune typique de fonds meubles analogue à celle de la station 1 (BIOGAS) comprenant *Caryophyllia ambrosia*, *Caryophyllia cornuformis* et *Flabellum angulare*. D'autres prélèvements *hors zone* ont rapporté des espèces typiques de fonds meubles du rebord du plateau continental (*Caryophyllia smithii* et *Balanophyllia cellulosa*) ou des espèces de fonds durs (*Madrepora oculata*, *Caryophyllia abyssorum*, *Desmophyllum cristagalli*, *Lophelia pertusa*, *Solenosmilia variabilis*).

L'exploitation d'un matériel abondant provenant de nombreux prélèvements et campagnes dans l'Atlantique nord-oriental (ZIBROWIUS, 1980, présente note, études non publiées) a montré que chaque espèce est caractérisée par une certaine étendue bathymétrique, en relation avec la température et la nature des fonds, au-delà de laquelle sa présence devient hautement improbable. Quelques aberrations bathymétriques relevées dans la collection BIOGAS peuvent s'expliquer ainsi par des confusions. On peut penser qu'après certains chalutages très fructueux quelques spécimens étaient restés dans le filet et n'ont été extraits et comptabilisés qu'après l'opération suivante qui avait lieu à une profondeur bien différente.

Ainsi une branche de *Lophelia pertusa*, censée provenir du prélèvement CW 03 (HZ, 2 090 m), peut être attribuée au prélèvement CW 01 (HZ, 280 m) qui avait rapporté de nombreuses branches de la même espèce ; en effet, l'épifaune de la branche en question, comprenant les Serpulidae *Serpula vermicularis* et *Filigranula gracilis*, est typique du

rebord du plateau continental et non des profondeurs d'environ 2 000 m. Quelques spécimens de *Caryophyllia ambrosia* (13), *Caryophyllia cornuformis* (5) et *Flabellum alabastrum* (1) proviendraient du prélèvement CP 28 (stat. 2, 3 380 m), à une profondeur excessive pour ces trois espèces ; or, ces mêmes espèces avaient été obtenues en abondance (respectivement 686, 16, 44 individus) par le prélèvement précédent CP 27 (stat. 1, 1 920 m), auquel on devrait les attribuer sans aucun doute. De même, les rares spécimens de *Caryophyllia ambrosia* (4) censés provenir du prélèvement CV 12 (station 2, 2 775 m) semblent être des résidus du prélèvement précédent CV 11 (HZ, 2 141 m) qui en a rapporté un grand nombre (380). *Flabellum angulare* dans le prélèvement CV 41 (station 2, 3 800 m) et *Solenosmilia variabilis* dans le prélèvement CV 23 (station 1, 2 034 m) sont peut-être aussi des résidus des prélèvements précédents.

BIOGÉOGRAPHIE DES ESPÈCES RÉCOLTÉES

Aucune des 7 espèces typiques des fonds meubles récoltées dans les stations BIOGAS et INCAL par environ 2 000 m à 2 500 m de profondeur ne vit actuellement en Méditerranée où les eaux profondes ont une température trop élevée (homothermie à environ 13 °C à partir de 300 m). Mais des formes très semblables sinon identiques à certaines des espèces atlantiques actuelles ont existé en Méditerranée pendant le Pliocène et le Pléistocène.

Fungiacyathus marenzelleri qui, parmi les 7 espèces en question, atteint la plus grande profondeur, semble avoir aussi la plus large répartition : Atlantique nord-oriental et -occidental, Atlantique sud-oriental et -occidental, régions sub-antarctiques, Antarctique (voir également CAIRNS, 1982). *Caryophyllia ambrosia* est connu dans l'Atlantique nord-oriental et -occidental, dans l'Atlantique sud-oriental et dans l'océan Indien. *Deltocyathus conicus* est connu dans l'Atlantique nord-oriental et -occidental et dans l'Atlantique sud-oriental et -occidental. *Caryophyllia cornuformis*, *Flabellum alabastrum* et *Flabellum angulare* sont connus dans l'Atlantique nord-oriental et -occidental. *Stephanocyathus nobilis* est connu uniquement dans l'Atlantique nord-occidental (signalisations erronées dans l'Atlantique nord-oriental et dans l'océan Indien).

C'est parmi les Scléractiniaires de fonds durs, accessoirement récoltés par les campagnes BIOGAS, qu'on trouve des formes bathyales à très large répartition dans l'Atlantique, l'océan Indien et le Pacifique, et dont certaines pénètrent également dans les régions subantarctiques (voir également CAIRNS, 1982) : *Madrepora oculata*, *Desmophyllum cristagalli*, *Lophelia pertusa*, *Solenosmilia variabilis*, *Javania cailleti*, *Enallopsammia rostrata*.

Enfin, les quatre espèces restantes, récoltées par les campagnes BIOGAS, sont connues uniquement dans l'Atlantique nord-oriental : *Caryophyllia smithii*, *Caryophyllia abyssorum*, *Vaughanella concinna*, *Balanophyllia cellulosa*.

SCLÉRACTINIAIRES

- CAIRNS, S. D. - 1982 - Antarctic and subantarctic Scleractinia. *Antarctic Research Series*, 34 (1) : 74 p.
- GRASSHOFF, M. - 1982 - Die Gorgonaria, Pennatularia und Antipatharia des Tiefwassers der Biskaya (Cnidaria, Anthozoa). Ergebnisse der französischen Expeditionen Biogas, Polygas, Geomanche, Incal, Noratlante und Fahrten der Thalassa. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, (A, 4) 3 (3) : 731-766.
- ZIBROWIUS, H. - 1980 - Les Scléractiniaires de la Méditerranée et de l'Atlantique nord-oriental. *Mém. Inst. océanogr.*, Monaco, 11 : 284 p., 107 pl.
- ZIBROWIUS, H., SOUTHWARD, E. C., DAY, J. H. - 1975 - New observations on a little known species of *Lumbrineris* (Polychaeta) living on various cnidarians, with notes on its recent and fossil scleractinian hosts. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 55 (1) : 83-108, 5 pl.

19.

DEEP-SEA DESMOSCOLECIDS (NEMATODA)

W. DECRAEMER (*)

RÉSUMÉ. — Les échantillons abyssaux du golfe de Gascogne, récoltés durant les campagnes BIOGAS IX et BIOGAS XI contiennent cinq nouvelles espèces et cinq espèces de desmoscolécides connues parmi les 24 espèces trouvées. Une comparaison est faite entre la faune de desmoscolécides de la plaine abyssale du golfe de Gascogne et celles d'autres localités, mentionnées dans la littérature.

ABSTRACT. — *The deep-sea bottom samples from the Bay of Biscay collected during the BIOGAS IX — and BIOGAS XI — cruises contain five new species and five known species of desmoscolecids among the 24 species found. A comparison is made between the desmoscolecid fauna from the abyssal zone in the Bay of Biscay and the deep-sea desmoscolecid fauna from other localities, known from the literature.*

INTRODUCTION

This paper deals with desmoscolecids from the abyssal plain in the Bay of Biscay. Desmoscolecids are a group of almost exclusively marine nematodes, characterized by an annulated body cuticle provided either with bands of secretion and concretion material or separate concretion masses, or with numerous spines, scales or warts.

Desmoscolecida are always found in very low numbers, representing, however, a relatively high number of species.

Among the desmoscolecid material from the cruises BIOGAS IX and BIOGAS XI, five new species were found and described: *Desmoscolex multiannulatus*, *D. macrophasmata*, *D. paralongisetosus*, *D. segonzaci* and *Quadricoma gascognensis* (Decraemer, 1984). *Desmolorenzenia longicauda* (Timm, 1970) Freudenhammer, 1975 has been synonymized with *D. eurycriscus* (Filipjev, 1922) Freudenhammer, 1975 and *Quadricoma iberica* Freudenhammer, 1975 has been synonymized with *Q. brevichaeta*, Freudenhammer, 1975.

Little is known on the desmoscolecid fauna from the deep-sea. Deep-sea desmoscolecids i.e. from beyond 750 m depth, were reported from a few localities over the world. An attempt is made to compare the data available with the desmoscolecid fauna of the abyssal zone in the Bay of Biscay.

(*) Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Vautierstraat 29, B-1040 Brussel, Belgium.

NÉMATODES DESMOSCOLÉCIDÉS

MATERIAL AND METHODS

The species found are listed in Table 1. The specimens are fixed with 4 % formalin and for the transfer from fixative into pure glycerin the method of SEINHORST (1959) and DE GRISSE (1965) was followed.

All type material and other specimens are deposited in the collection of the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (slides AN 336 - AN 350), except for some paratypes (slides RIT 30 - RIT 33) deposited in the nematode collection of the Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Brussel.

COMPARISON BETWEEN THE FAUNA OF THE ABYSSAL ZONE FROM THE BAY OF BISCAY AND OTHER DEEP-SEA DESMOSCOLECID FAUNA'S AND CONCLUSIONS

In deep-sea, desmoscolecids are relatively more abundant in relation to the other nematodes than in other biotopes i.e. to 4 % of the total nematode fauna (FREUDENHAMMER, 1975) against 1.7 % in salt marshes (LORENZEN, 1969) and in the sublittoral zone of Kieler Bucht, West Germany (GERLACH, 1958) and 0.5 % at the Spanish Mediterranean coast (GADEA, 1960).

In our deep-sea samples (i.e. beyond 750 m depth) from the Bay of Biscay, we found the same genera: *Desmoscolex*, *Desmolorenzenia*, *Quadricoma* and *Tricoma* as in other studies from other localities (TIMM, 1970; FREUDENHAMMER, 1975). All deep-sea desmoscolecids found until now beyond 200 m depth, and their distribution are given in Table 2.

The genus *Desmogerlachia* Freudenhammer, 1975 is for the first time found to occur beyond 200 m depth. The genera *Quadricomoides* Decraemer, 1976 and *Spinodesmoscolex* Decraemer, 1983, known from the Demerara abyssal basin off French Guiana and *Antarcticonema* Timm, 1978 and *Desmotricoma* DECRAEMER, 1984 from deep-sea samples from the N.E. of the Mozambique Channel were not observed in the bay of Biscay.

From mainly taxonomic studies and from a few ecological researches on deep-sea samples, only a small number of desmoscolecid species appears to be identified: 41 species according to FREUDENHAMMER (1975). Recently several other species, additional to the list of FREUDENHAMMER were found in samples from beyond 200 m depth. They are summarized in Table 2: a total number of 74 species: *Desmoscolex* (30), *Desmolorenzenia* (3), *Spinodesmoscolex* (1), *Greeffiella* (2), *Antarcticonema* (2), *Paratricoma* (2), *Desmotricoma* (1), *Quadricoma* (9), *Quadricomoides* (4), *Tricoma* (19) and *Usarpnema* (1).

Desmoscolecids are always found in very low numbers per species, usually 2 or 1 individuals. The highest number of individuals from deep-sea habitats for a single species is 13 (*Quadricomoides trilabiata*), 9 (*Desmoscolex multiannulatus*) and 7 (*Desmolorenzenia crassicauda*).

A comparison between the desmoscolecid fauna from deep-sea samples from beyond 750 m depth known from the literature (THIEL, 1966, 1972;

NEMATODES DESMOSCOLÉCIDÉS

Table 1
Location of species

Nr slide	Sample	Date	Location	Depth (m)	Species
BIOGAS IX AN 336	KG 171	8-22/ 5/80	47°31' N. 09°05' W.	2 700	<i>Quadricoma brevichaeta</i> (form 2) 1 ♂
RIT 30	KG 173				<i>Q. brevichaeta</i> (form 2): 2 ♀♀ <i>Quadricoma</i> spec. ₁ : 1 ♂
AN 337	KG 174				<i>Desmoscolex falcatus</i> : 2 ♀♀, 1 ♂ <i>Q. brevichaeta</i> (form 1): 1 ♂, 1 ♀ <i>Tricoma</i> spec. ₁ : 1 ♀
AN 338	KG 175				<i>Desmoscolex</i> spec. ₁ : 1 ♂ <i>Q. brevichaeta</i> (form 1): 1 ♂
AN 339	KG 178				<i>Q. brevichaeta</i> (form 2): 1 ♀ <i>Desmoscolex falcatus</i> : 2 ♀♀
AN 340	KG 179				<i>Quadricoma cobbi</i> : 1 ♂, 1 ♀ <i>Q. brevichaeta</i> (form 1): 2 ♀♀ <i>Q. brevichaeta</i> (form 2): 1 ♀ <i>Desmoscolex falcatus</i> : 1 ♀ <i>Desmoscolex falcatus</i> : 2 ♀♀
AN 341	KG 181				<i>Tricoma</i> spec. ₂ : 1 ♀
AN 342	KG 182				<i>Q. brevichaeta</i> (form 1): 1 ♀
AN 343	KG 184				
BIOGAS XI AN 344	KG 203	4/10/81	47°34'89 N. 09°39'83 W.	4 210	<i>Q. brevichaeta</i> (form 2): 1 ♀
AN 345	KG 205	4/10/81	47°35'59 N. 09°35'73 W.	4 140	<i>Quadricoma</i> spec. ₁ : 1 ♀ <i>Desmoscolex</i> spec. ₂ : 1 ♀ <i>D. multiannulatus</i> : 3 ♂♂ <i>Desmoscolex</i> spec. ₃ : 1 ♀ <i>Desmoscolex</i> spec. ₃ : 2 ♀♀ <i>D. macrophasmata</i> : 1 ♀
AN 346					<i>Desmoscolex</i> spec. apud <i>D. petalodes</i> : 1 ♀
AN 347					<i>D. paralongisetosus</i> : 1 ♂ <i>D. multiannulatus</i> : 1 juv. <i>Desmoscolex</i> spec. ₄ : 1 ♂ <i>Desmoscolex</i> spec. ₅ : 1 juv.
AN 348	KG 210	7/10/81	47°35'24 N. 09°39'16 W.	4 135	<i>D. asetosus</i> : 1 ♂ <i>D. multiannulatus</i> : 3 ♂♂, 1 ♀ <i>D. segonzaci</i> : 1 ♂ <i>Desmolorenzenia euryricus</i> : 1 ♂ <i>Desmoscolex</i> spec. ₆ : 1 ♂ <i>Desmoscolex</i> spec. ₇ : 1 juv.
RIT 31					
RIT 32					
AN 349	KG 211	7/10/81	47°34'74 N. 09°39'10 W.	4 170	<i>Q. brevichaeta</i> (form 1): 1 ♂ <i>Q. gascognensis</i> : 1 ♂ <i>D. multiannulatus</i> : 1 ♀ <i>Desmolorenzenia euryricus</i> : 1 ♀
AN 350	KG 214	7/10/81	47°34'65 N. 09°39'44 W.	4 125	<i>Q. brevichaeta</i> (form 2): 1 ♂ <i>Desmoscolex</i> spec. ₈ : 1 ♀ <i>Desmoscolex</i> spec. ₉ : 1 ♀
RIT 33	KG 215	7/10/81	47°34'82 N. 09°39'89 W.	4 110	<i>Q. brevichaeta</i> (form 1): 1 ♂, 1 ♀ <i>Q. gascognensis</i> : 1 ♂ <i>Desmogerlachia</i> spec. ₁ : 1 ♀

TIETJEN, 1971 ; TIMM, 1970 ; FREUDENHAMMER, 1975 ; DECRAEMER, 1983, 1984) and the fauna from the bay of Biscay, reveals that the desmoscolecid fauna from the bay of Biscay has one species (*Quadricoma*

NÉMATODES DESMOSCOLÉCIDÉS

Table 2
List of deep-sea desmoscolecids and their distribution

Species	Depth (m)					Locality
	200 to 750	750 to 2 750	2 750 to 3 250	3 250 to 6 000	> 6 000	
DESMOSCOLECINAE						
<i>Desmoscolex</i>						
<i>amaurus</i>	+					Antarctica : Cape Royds
<i>americanus</i>	+	+				Atlantic : North Carolina
<i>antarcticos</i>				+		Antarctica : Pacific
<i>articulatus</i>	+					Antarctica : Hut Point
<i>asetosus</i>				+		Bay of Biscay
<i>bathyalis</i>		+				Iberian deep-sea
<i>bathybius</i>					+	off Peru
<i>chaetalatus</i>		+				Iberian deep-sea
<i>demerarae</i>				+		off French Guiana
<i>efus</i>				+		Iberian deep-sea
<i>falcatus</i>		+				Bay of Biscay
<i>frigidus</i>	+					Antarctica : Hut Point
<i>galeanus</i>		+				Iberian deep-sea
<i>gerlachi</i>	+	+		+		off Peru ; Pacific ; Antarctica :
						Hut Point, Cape Royds
<i>gladisetosus</i>				+	+	off Peru
<i>labiosus</i>	+					Antarctica : Scott Base
<i>lapilliferus</i>		+				Iberian deep-sea
<i>longiamphis</i>				+		off Peru
<i>lorenzeni</i>				+		Iberian deep-sea
<i>macrophasmata</i>				+		Bay of Biscay
<i>max</i>	+					Antarctica : Hut Point, Scott
						Base
<i>minor</i>	+					Atlantic : Norway
<i>multiannulatus</i>				+		Bay of Biscay
<i>paralongisetosus</i>				+		Bay of Biscay
<i>perspicuus</i>	+					Iberian deep-sea
<i>pustulatus</i>		+				Iberian deep-sea
<i>quadricomoides</i>		+				Indian Ocean
<i>remifer</i>		+		+		off Peru
<i>segonzaci</i>				+		Bay of Biscay
<i>velifer</i>				+	+	off Peru
<i>Desmolorenzenia</i>						
<i>crassicauda</i>		+				Indian Ocean
<i>desmoscolecoides</i>	+			+	+	off Peru
<i>euryricus</i>				+		Bay of Biscay ; off Peru
<i>syn. longicauda</i>						
<i>Spinodesmoscolex</i>						
<i>coronatus</i>				+		off French Guiana
GREEFFIELLINAE						
<i>Greeffiella</i>						
<i>moppa</i>	+					Skagerrak
<i>antarctica</i>	+					Antarctica : Hut Point, Scott
						Base, Cape Royds
TRICOMINAE						
<i>Antarcticonema</i>						
<i>comicapitatum</i>	+					Antarctica : Hut Point, Scott
						Base, Cape Royds
<i>inaequalis</i>				+		Moçambique Channel
<i>Desmotricoma</i>						
<i>spinicauca</i>				+		Moçambique Channel

NÉMATODES DESMOSCOLÉCIDÉS

Table 2 (suite)

Species	Depth (m)					Locality
	200 to 750	750 to 2 750	2 750 to 3 250	3 250 to 6 000	> 6 000	
<i>Paratricoma aberrans</i>	+					Banda-Sea
<i>steineri</i>	+					Banda-Sea
<i>Quadricoma avicapitata</i>	+					Antarctica : Hut Point
<i>brevichaeta</i>		+		+		Iberian deep-sea ; Bay of Biscay
syn. <i>iberica</i>						
<i>cobbi</i>		+				Bay of Biscay
<i>curvicauda</i>	+					Antarctica : Hut Point, Scott Base
<i>gascognensis</i>				+		Bay of Biscay
<i>noffsingeria</i>	+					Moçambique Channel
<i>pontica</i>	+					Antarctica : Hut Point, Cape Royds
<i>scanica</i>	+	+				Atlantic : North Carolina
<i>trigintatres</i>	+					Mediterranean
<i>Quadricomoides angulocephala</i>				+		Iberian deep-sea
<i>labiosus</i>				+		off French Guiana
<i>magna</i>				+		Pacific ; Antarctica
<i>trilabiata</i>				+		off French Guiana
<i>Tricoma adelpha</i>	+					Atlantic : Norway
<i>amydramphida</i>	+					Moçambique Channel
<i>antarctica</i>			+			Pacific ; Antarctica
<i>bathycola</i>				+		Iberian deep-sea
<i>beata</i>	+					Iberian deep-sea
<i>brevirostris</i>	+					Moçambique Channel
<i>bullapophysa</i>	+					Moçambique Channel
<i>curvespiculata</i>	+					Moçambique Channel
<i>gloriosa</i>	+					Moçambique Channel
<i>incomposita</i>		+				Iberian deep-sea
<i>longirostris</i>	+					Moçambique Channel
<i>mauretania</i>			+			Iberian deep-sea
<i>maxima</i>	+				+	off Peru ; Antarctica : Scott Base, Hut Point, Cape Royds
<i>meteora</i>		+				Iberian deep-sea
<i>multiannulata</i>	+					Banda-Sea
<i>nematoides</i>	+	+		+		Off Peru ; Pacific ; Antarctica : Hut Point, Cape Royds
<i>pedunculata</i>				+		off Peru
<i>septentrionalis</i>	+					Antarctica : Hut Point, Scott Base
<i>similis</i>	+					Moçambique Channel
<i>Usarpnema auriculatum</i>	+					Antarctica : Hut Point

brevichaeta) in common with the Iberian deep-sea fauna and one species (*Desmolorenzenia euryricus*) in common with desmoscolecids from deep-sea dredgings off Peru. The other species found are new species, or species known until now as sublittoral species (e.g. *Desmoscolex asetosus*, *D. falcatus*).

Among the deep-sea specimens from the bay of Biscay, belonging to the Desmoscolecinae, some morphological features were observed to be

NEMATODES DESMOSCOLÉCIDÉS

rare or unusual in specimens from lower depths (see DECRAEMER, 1984) e.g. large phasmata, aberrant structures of the cephalic setae, a higher number of specimens have a long end-ring and large (elongated) amphids. These observations were partly confirmed by data found in literature.

I wish to thank M. SEGONZAC for the material he kindly put at my disposal. I am also very grateful to Prof. Dr. E. GERAERT for reading the manuscript and for the fruitful discussions.

DECRAEMER, W. - 1983 - Desmoscolecida from the Demerara abyssal basin off French Guiana (Nematoda, Desmoscolecida). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4^e sér., 5, Section A, n° 2, 543-560.

DECRAEMER, W. - 1984 - Five new species of deep-sea desmoscolecids (Nematoda-Desmoscolecida) from the bay of Biscay. *Bull. K. Belg. Inst. Nat. Wet.*, Tome 55 (1983), 24 p., 5 plates.

DECRAEMER, W. - 1984 - Tricominae (Nematoda-Desmoscolecida) from the Northern part of the Moçambique Channel, with five new species and one new genus. *Bull. K. Belg. Inst. Nat. Wet.*, Tome 55 (1983), 24 p., 9 plates.

DE GRISSE, A. T. - 1965 - Vergelijking van resultaten bekomen met de opspoelwaterfiltermethode (OWFM) en met de suikercentrifugedrijf-methode (SCDM) voor de extractie van plantenparasitaire nematoden uit de bodem. *Meded. Rijksfac. Landbouwwet. Gent*, 34, 57-69.

FREUDENHAMMER, I. - 1975 - Desmoscolecida aus der Iberischen Tiefsee, zugleich eine Revision dieser Nematoden-Ordnung. *Meteor Forsch.-Ergebnisse Reihe D*, 20, 1-65.

GADEA, E. - 1960 - Nematodos alguicolas de las costas mediterráneas de España. *Publ. Inst. Biol. apl.*, Barcelona, 31, 33-91.

GERLACH, S. A. - 1958 - Die Nematodenfauna der sublitoralen Region in der Kieler Bucht. *Kieler Meeresforsch.*, 14, 64-90.

LORENZEN, S. - 1969 - Desmoscoleciden (eine Gruppe freilebender Meeresnematoden) aus Küstensalzwiesen. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*, 12, 169-203.

SCHRAGE, M. - 1972 - *Greeffiella moppa* sp. n. aus dem Skagerrak (Nematoda, Desmoscolecidae). *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*, 13, 327-337.

SEINHORST, J. W. - 1959 - A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerin. *Nematologica*, 4, 67-69.

THIEL, H. - 1966 - Quantitative Untersuchungen über die Meiofauna des Tiefseebodens. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*, 2, 131-148.

THIEL, H. - 1972 - Meiofauna und struktur der benthischen Lebensgemeinschaft des Iberischen Tiefseebeckens. *Meteor Forsch.-Ergebnisse Reihe D*, 12, 36-51.

TIETJEN, J. H. - 1971 - Ecology and distribution of deep-sea meiobenthos off North Carolina. *Deep-sea Res.*, 18, 941-957.

TIMM, R. W. - 1970 - A revision of the nematode order Desmoscolecida Filipjev, 1929. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 93, 1-99.

TIMM, R. W. - 1978 - Marine nematodes of the order Desmoscolecida from McMurdo Sound, Antarctica. Biology of the Antarctic Seas IV. *Antarctic Research Series*, 26, 225-236.

20.

ESPÈCES DU GENRE *ACANTHOLAIMUS*
(NEMATODA, CHROMADORIDAE, SPILIPHERINAE)

M. H. VIVIER (*)

RÉSUMÉ. — Description et signalisation d'espèces d'*Acantholaimus* récoltées entre 2 000 et 4 700 m de profondeur. Cinq nouvelles espèces sont décrites : *A. gigantasetosus*, *A. magamphis*, *A. obviatus*, *A. incomptus* et *A. cyathibucca*.

Six espèces du genre, déjà connues dans la fosse du Pérou et la mer Ibérique sont signalées dans le golfe de Gascogne : *A. akvavitus*, *A. arminius*, *A. jubilus*, *A. maks*, *A. quintus* et *A. septimus*. Le transfert de *Spiliphera spinicauda* au genre *Acantholaimus* est confirmé par l'observation de l'appareil génital mâle. Une clef tabulaire des espèces du genre est établie.

ABSTRACT. — *Recent intensive investigations in the deep bay of Biscay (BIOGAS cruises) have provided important free-living nematodes collection concerning bottoms of the 2 000-4 700 bathymetrical range. Among these, five species are described, belonging to the genus Acantholaimus : A. gigantasetosus, A. megamphis, A. obviatus, A. incomptus and A. cyathibucca.*

Other congeneric species previously recorded in Peru trench and Iberian basin are mentioned in the bay of Biscay : A. akvavitus, A. arminius, A. jubilus, A. maks, A. quintus and A. septimus. The transfer of Spiliphera spinicauda to the genus Acantholaimus is confirmed by the structure of the male genital apparatus. A tabular key to the Acantholaimus species is proposed.

systematique, nématodes, abyssal, Atlantique nord, golfe de Gascogne.
systematique, nematodes, abyssal, North Atlantic, bay of Biscay.

INTRODUCTION

Les missions BIOGAS, ont permis de prélever un important stock de nématodes qui comprend de nombreuses formes inédites. Parmi celles-ci, le genre *Acantholaimus* Allgen, 1933 présente une forte diversification (DINET et VIVIER, 1979). La position systématique de ce genre est restée longtemps problématique. Après avoir été placé dans la famille des Axonolaimidae par ALLGEN (1933), il a ensuite été considéré comme appartenant à l'ordre des Chromadorida et placé, soit dans la famille des Comesomatidae (GERLACH, 1951 ; HOPE et MURPHY, 1972 ; GERLACH et RIEMANN, 1973), soit dans la famille des Chromadoridae (VITIELLO, 1970 ; GERLACH *et al.*, 1979 ; LORENZEN, 1981).

(*) Centre d'océanographie méditerranéenne, Station Marine d'Endoume, rue de la Batterie des Lions, 13007 Marseille (France).

NÉMATODES CHROMADORIDÉS

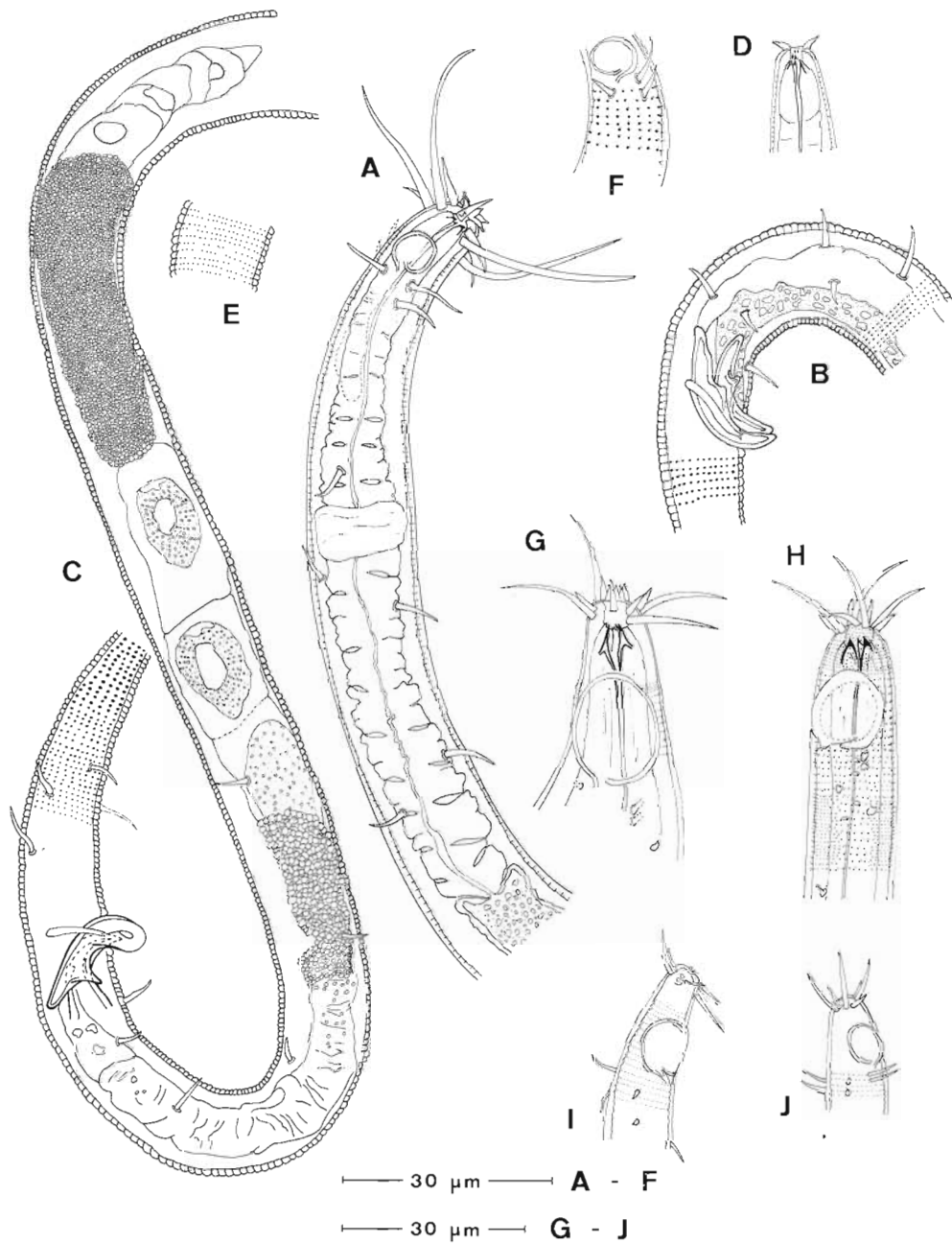


Fig. 1. — *Acantholaimus gigantasetosus* n. sp. A : extrémité antérieure de l'holotype. B : appareil spiculaire de l'holotype. C : appareil reproducteur de l'holotype. D : extrémité antérieure du paratype. E : ponctuations de la cuticule dans la moitié postérieure du corps. F : extrémité antérieure de l'holotype, côté gauche. *Acantholaimus megamphis* n. sp. G : extrémité antérieure du paratype. H : extrémité antérieure de l'holotype. I : tête d'un mâle. J : tête d'une femelle.

NÉMATODES CHROMADORIDÉS

Le genre *Acantholaimus* est actuellement placé dans la sous-famille des Spilipherinae Filipjev, 1918 et rapproché de *Spiliphera* Bastian, 1865. Il renferme les espèces suivantes :

— deux formes anciennement décrites, *A. longisetosus* Allgen, 1933, provenant de fonds sableux de l'Oresund (Danemark) à 25-100 m de profondeur et *A. polydentatus* Gerlach, 1951, des sables fins ou sables vaseux de la baie de Kiel (6 à 11 m), sont probablement synonymes de *A. pilosus* (Kreis, 1963) Hope et Murphy, 1972, récolté en Islande sur un fond vaseux.

— trois formes du domaine bathyal méditerranéen, précédemment décrites par VITIELLO (1970), *A. setosus*, *Spiliphera spinicauda* et *S. minuta*. Ces deux dernières espèces ont été transférées au genre *Acantholaimus* (Gerlach *et al.*, 1979) en raison de la structure de l'appareil spiculaire de *S. minuta*.

— six formes profondes en provenance de la fosse du Pérou (1 932 à 6 313 m) et de la mer Ibérique (4 347 m) décrites par GERLACH *et al.* (1979), toutes retrouvées dans le golfe de Gascogne.

— une espèce d'une plage du Chili, *A. calathus* Gerlach *et al.*, 1979.

— une espèce récemment décrite d'un sable sublittoral de l'Atlantique N. *A. ewensis* Platt et Zhang, 1982.

La forte diversification du genre *Acantholaimus* entraîne l'existence d'espèces très proches les unes des autres ; il est parfois délicat de préciser l'appartenance spécifique de certains individus tant les caractères morphologiques utilisés en systématique présentent de variabilité. Seules les formes les plus nettement individualisées sont décrites dans ce travail. Les types sont conservés dans la collection personnelle de l'auteur.

ACANTHOLAIMUS GIGANTASETOSUS n. sp. (fig. 1 A-F)

Matériel :

2 Mâles, 1 Femelle, 2 Juvéniles
 Holotype - st. 2 - KR 18 - lame n° 10
 Paratype - st. 6 - KR 53 - lame n° 11
 Paratype - st. 1 - KR 16 - lame n° 12

Mesures :

Holotype ♂	—	$\frac{112}{7}$	$\frac{M}{18}$	$\frac{518}{19}$	$\frac{14}{14}$	710 µm	queue cassée
Paratype ♂	—	$\frac{125}{7}$	$\frac{M}{16}$	$\frac{482}{16}$	$\frac{12}{12}$	793 µm	queue cassée
♀	—	$\frac{90}{8}$	$\frac{371}{21}$	$\frac{528}{26}$	$\frac{15}{15}$	596 µm	queue cassée

Description :

Espèce filiforme de petite taille ; corps de diamètre presque constant depuis la région cervicale jusqu'à l'anus. Tête très fine. Queue conique sur une longueur de 4 diamètres anaux se poursuivant en un très long flagelle d'au moins 22 diamètres anaux qui, en raison de sa longueur importante, est cassé chez tous les individus observés.

La cuticule est ornée de rangées transversales de ponctuations peu visibles, sauf sur la queue où elles sont assez grosses (fig. 1, E, C). la

NÉMATODES CHROMADORIDÉS

cuticule a une épaisseur constante tout le long du corps, mais son aspect tangentiel dans les moitiés antérieure et postérieure est différent (fig. 1 A, B). Il n'y a pas de différenciation latérale et aucun pore cuticulaire n'est visible, néanmoins, la petite taille des animaux rend cette observation très difficile.

L'amphide circulaire, dérivant d'une spirale comporte une ouverture vers le bas ; son diamètre est d'environ 6 μm (0,6 diamètre correspondant), elle est située à 9 μm de l'avant. Immédiatement derrière l'amphide sont implantées, sublatéralement, trois soies cervicales longues de 9 à 10 μm (0,8 à 0,9 diamètre correspondant) ; sur le côté droit : 2 soies subventrales et 1 soie subdorsale, sur le côté gauche : 1 soie subventrale et 2 soies subdorsales (fig. 1 A, F).

Des soies somatiques, légèrement plus courtes que les soies cervicales, sont implantées irrégulièrement en rangées sublatérales ; elles sont plus nombreuses au niveau de l'œsophage et de l'anus.

La tête porte 6 papilles de grande taille et 2 couronnes de sensilles très rapprochées, l'une de 6 sensilles longues d'environ 8 μm (1,1 diamètre céphalique), l'autre de 4 sensilles longues d'environ 30 μm (4,2 diamètres) chez l'holotype et longues de 20 μm (3 diamètres) chez le paratype et la femelle. Ces soies ont une base épaissie puis s'effilent, uniquement vers l'extrémité pour les 6 sensilles, ou régulièrement jusqu'à leur extrémité pour les 4 sensilles (fig. 1 A).

Cavité buccale typique, formée d'une chambre antérieure dont la forme varie selon l'état de fixation de l'animal et se prolongeant par une cavité conique aux parois épaissies (fig. 1 A, D). L'ouverture de la cavité buccale est bordée de minuscules baguettes réfringentes (baguettes cheilorhabdiales). Une dent dorsale et deux dents subventrales qui ne se prolongent pas par de longues apophyses dans le tissu de l'œsophage comme chez d'autres espèces, mais la partie postérieure de la cavité buccale ainsi que la paroi interne de l'œsophage en continuité avec la paroi des dents sont épaissies. La partie antérieure de l'œsophage, jusqu'au niveau des soies cervicales, a un aspect lisse puis présente une alternance de faisceaux musculaires et de bandes hyalines. Le collier nerveux est situé à 41 % de la longueur œsophagienne. Pore excréteur non observé.

Testicule unique, à droite de l'intestin. Une glande allongée lui fait suite. Plusieurs spermatozoïdes de très grande taille, semblables à ceux décrits chez d'autres *Acantholaimus* par GERLACH *et al.* (1979), sont engagés dans le spermiducte ; ils sont rectangulaires et ont un noyau piriforme comportant une calotte réfringente à son pôle aplati, à zone externe granuleuse et zone interne hyaline. Un de ces spermatozoïdes est engagé dans une glande qui entoure le canal déférent (fig. 1 C). Canal éjaculateur plissé. Deux spicules de forme caractéristique, aplatis avec une tête proéminente, une apophyse ventrale et longs d'environ 17 μm (1,2 diamètre anal). Leur extrémité distale est pointue mais peut paraître arrondie, selon l'angle de vision (fig. 1 B, C). Chacun des 2 spicules est flanqué d'un gubernaculum en forme de baguette longue de 10 μm (0,7 diamètre anal) et de 9 μm chez le paratype, à extrémité proximale arrondie et présentant, distalement, deux saillies acérées. Une soie médiane pré-anale est implantée à environ 8 μm de l'anus. Aucune papille péri- ou post anale n'est reconnaissable ; cependant, on peut noter un léger épaississement de la cuticule juste après l'anus.

La femelle a un corps plus épais, vraisemblablement en raison de la présence d'œufs dans l'oviducte. Elle a deux ovaires réflexes, la vulve est localisée à 371 μm de l'avant (70 % de la distance jusqu'à l'anus).

Discussion :

A. gigantasetosus n.sp. est caractérisée par son aspect filiforme et par la grande taille des sensilles céphaliques qui atteignent 3 à 4 diamètres correspondants, alors que chez les autres espèces du genre elles dépassent rarement 2 diamètres céphaliques. Seules *A. longisetosus* Allgen, 1933 et *A. ewensis* Platt et Zhang, 1982 ont de longues sensilles (environ 2,5 diamètres), mais la première espèce est imparfaitement décrite, semble avoir une seule couronne de sensilles de même longueur et a une taille beaucoup plus importante (1 800 μm), alors que la seconde espèce présente une différenciation latérale formée de deux rangées longitudinales de grosses ponctuations, des pores hypodermiques et de longues soies somatiques sur toute la longueur du corps.

ACANTHOLAIMUS MEGAMPHIS n. sp. (fig. 1 G-J et fig. 2 A, B)

Matériel :

4 mâles, 1 femelle, 2 juvéniles
 Holotype - st.6 - KR53 - lame n° 15
 Paratype - st.1 - KR16 - lame n° 16
 Paratype - st.6 - KR53 - lame n° 17

Mesures :

Holotype ♂	$\frac{- 148}{7} \quad \frac{M 700}{24 \quad 24 \quad 19}$	1 185 μm	a = 50 ; b = 8 ; c = 2,4
Paratype ♂	$\frac{- 141}{7} \quad \frac{M 585}{22 \quad 23 \quad 17}$	857 μm	queue cassée
♀	$\frac{- 97}{6} \quad \frac{226 \quad 537}{19 \quad 21 \quad 16}$	860 μm	a = 40 ; b = 8,8 ; c = 2,7

Description :

Corps allongé, de diamètre constant, aminci aux deux extrémités (fig. 2A). Tête fine, partie antérieure du corps étroite jusqu'au 3/4 de la longueur œsophagienne, avec un rétrécissement au niveau de l'amphide. Queue longue, constituée d'une partie conique, sur une longueur d'environ 5 diamètres anaux, et d'un flagelle, long de 20 diamètres, se terminant par un mucron.

La cuticule est assez épaisse, ornée de rangées transversales de ponctuations plus ou moins alignées longitudinalement et disposées différemment selon les régions du corps. En avant de l'amphide, les rangées sont serrées et les ponctuations de petite taille ; au niveau de l'amphide et dans la région cervicale, les rangées sont espacées et les ponctuations plus grosses (fig. 1 H), puis les rangées se resserrent et la taille des ponctuations diminue, elles restent minuscules jusqu'en avant de l'anus ; à ce niveau, leur taille augmente et elles deviennent très grosses sur la queue (fig. 2 B). En arrière de l'amphide, débute une différenciation latérale qui s'étend jusqu'à l'anus et se manifeste par la disparition d'une rangée de ponctuations sur

NÉMATODES CHROMADORIDÉS

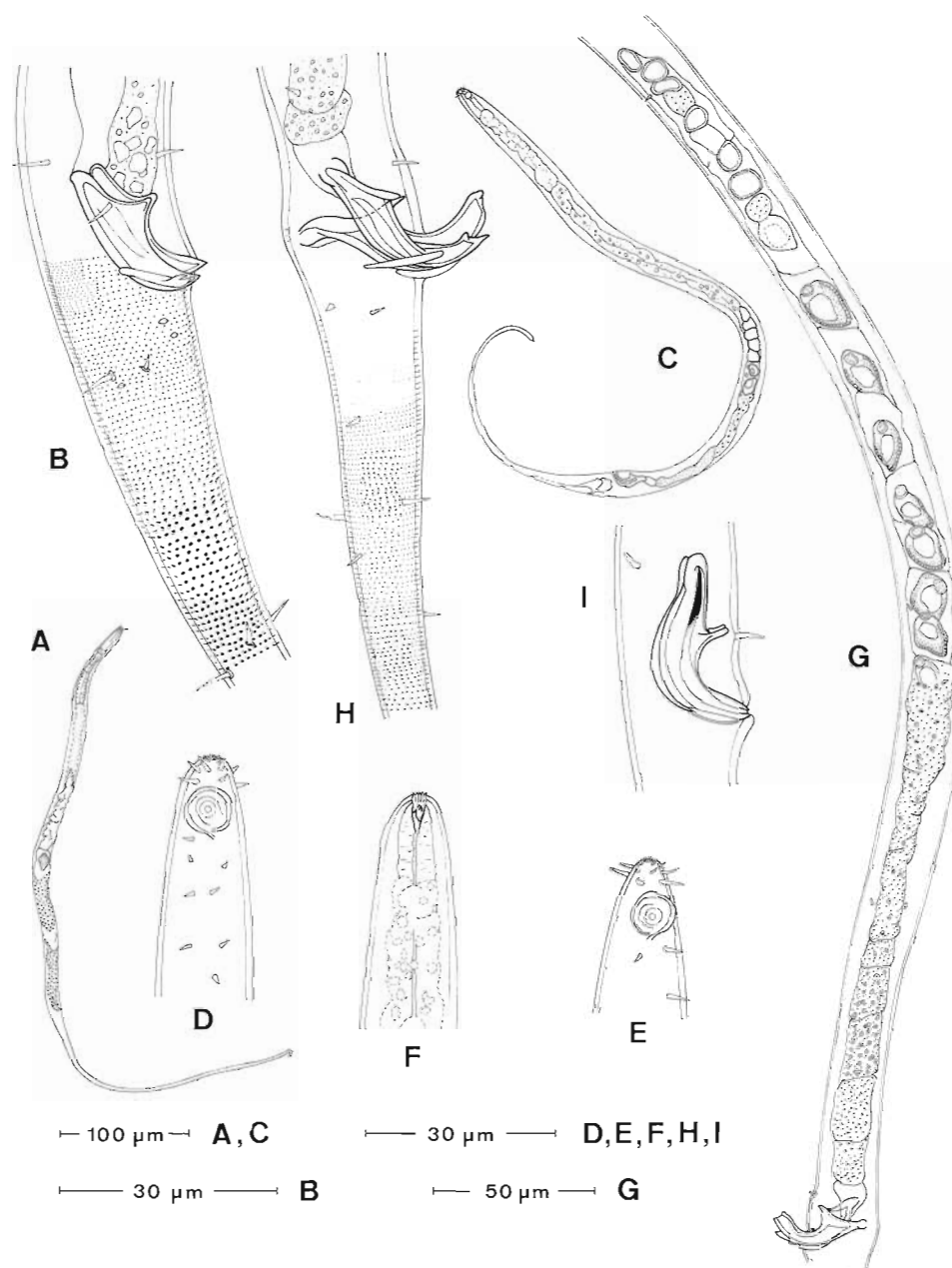


Fig. 2. — *Acantholaimus megamphis* n. sp. A : habitus de l'holotype. B : appareil spiculaire de l'holotype. *Acantholaimus obviatus* n. sp. C : habitus du paratype. D : extrémité antérieure de l'holotype. E : extrémité antérieure du paratype. F : cavité buccale et œsophage de l'holotype. G : appareil reproducteur de l'holotype. H : spicules et ponctuations caudales chez l'holotype. I : spicules du paratype.

deux. Sur la queue, lorsque disparaît cette différenciation, les punctuations sont alternées pendant une vingtaine de rangées puis deviennent alignées longitudinalement. Quelques pores s'ouvrent sur la cuticule, après l'amphide et après l'anus, dans le champ latéral.

L'amphide est circulaire et peut paraître ovale, avec une ouverture postérieure. Elle est de très grande taille (diamètre 11 μm) et occupe 83 % du diamètre correspondant (100 % chez d'autres individus) (fig. 1 G-I). Sur l'holotype, les deux amphides sont en mauvais état et leurs bords paraissent beaucoup plus épais qu'ils ne le sont en réalité (fig. 1 H). Les amphides sont situées à 9 μm de l'avant (1,3 diamètre céphalique). Immédiatement en arrière des amphides sont implantées, en position sublatérale, 3 soies cervicales longues d'environ 6 μm (0,7 diamètre correspondant), difficiles à observer car orientées vers l'observateur. Sur le côté droit : 2 soies subventrales et 1 soie subdorsale ; sur le côté gauche : 1 soie subventrale et 2 soies subdorsales. Ensuite, des soies somatiques fines, courtes et clairsemées sont implantées sublatéralement, sauf dans la région anale où elles sont plus nombreuses.

La tête porte 6 papilles de grande taille, masquées par les sensilles chez l'holotype mais bien visibles chez le paratype (fig. 1 G) et des sensilles céphaliques disposées en deux couronnes très rapprochées. Celles de la première couronne sont longues de 5,5 μm (0,8 diamètre céphalique) et celles de la seconde couronne ont une longueur de 18 μm (2,6 diamètres). La longueur des sensilles est variable, selon les individus elle est comprise entre 0,7 et 1 diamètre (première couronne) et entre 2 et 2,7 diamètres (seconde couronne). Leur extrémité est légèrement épointée.

Cavité buccale munie d'une chambre antérieure spacieuse apparemment dépourvue de baguette cheilorhabdiale. Trois grosses dents, une dorsale et deux subventrales sont fortement enracinées dans le tissu de l'œsophage (fig. 1 G, H) ; leur paroi cuticularisée se prolonge jusque dans la paroi œsophagienne. Chez certains individus, des denticules supplémentaires peuvent être observés au niveau des dents. L'œsophage est lisse dans le quart antérieur puis prend progressivement un aspect boursoufflé dû à des séries de bandes musculaires transversales. L'anneau nerveux est situé à 37 % de la longueur œsophagienne. Pore excréteur non observé.

Testicule unique situé à gauche de l'intestin. Un gros spermatozoïde a été observé à l'entrée du canal déférent (fig. 2 A) ; ce dernier est entouré de tissu glandulaire. Les spicules, massifs (fig. 2 B), mesurent 21 μm soit 1,1 diamètre anal (22 μm et 1,3 diamètre pour le paratype). Leur extrémité proximale est arrondie et possède une apophyse ventrale ; leur extrémité distale est affinée. Un gubernaculum en forme de baguette, long de 11 μm (0,5 diamètre anal), s'étend le long du bord inférieur du spicule ; son extrémité proximale est arrondie alors que l'extrémité distale est renflée et bifide. Une soie médiane est implantée à 15 μm en avant de l'anus ; aucune papille ne peut être observée dans la région anale.

La femelle est légèrement plus courte que le mâle, elle a deux ovaires réflexes, la vulve est située à 26 % de la longueur totale du corps.

Discussion :

Acantholaimus megamphis n. sp. se distingue des autres espèces, principalement par sa grande amphide dont le diamètre varie de 76 % à 100 % du diamètre correspondant ; elle possède des sensilles céphaliques relativement longues, celles de la première couronne atteignent presque un

NÉMATODES CHROMADORIDÉS

diamètre céphalique et celles de la seconde couronne mesurent rarement moins de deux diamètres. L'espèce la plus proche de *A. megamphis* est *A. gigantasetosus* n. sp., mais celle-ci a une amphide plus petite, des soies céphaliques plus longues et un corps moins trapu.

ACANTHOLAIMUS OBVIATUS n. sp. (fig. 2 C-I)

Matériel :

Holotype - st.3 - KR05 - lame n° 19
Paratype - st.4 - KR66 - lame n° 20

Mesures :

Holotype ♂	$\frac{-117}{6} \frac{M}{26} \frac{534}{26} \frac{20}{20}$	784 µm	a = 40,1 ; b = 6,7 ; c = 3,1
Holotype ♂	$\frac{-139}{7} \frac{M}{22} \frac{889}{22} \frac{20}{20}$	1 167 µm	a = 53,0 ; b = 8,4 ; c = 4,2

Description :

Corps élancé, de diamètre constant jusqu'à l'anus (fig. 2 C). La tête est faiblement atténuée, en forme d'ogive. La queue, longue de 13,2 diamètres anaux, est conique sur une longueur de 3,3 diamètres et se poursuit par un flagelle moyennement long (9,9 diamètres), terminé par un mucron.

La cuticule est fine sur tout le corps, à l'exception des régions céphalique et caudale, où elle est légèrement épaissie. L'ornementation de ponctuations ne devient visible que sur la queue, peu après l'anus (fig. 2 H) ; d'abord fines, les ponctuations, disposées en rangées transversales, deviennent plus grosses mais ne forment pas de différenciation latérale.

L'amphide est placée très en avant, immédiatement en arrière des sensilles céphaliques (fig. 2 D, E) à environ 5 µm de l'extrémité antérieure. Elle est circulaire, ouverte vers la partie inférieure et a un diamètre d'environ 6 µm, soit 70 % du diamètre correspondant.

Les soies somatiques, présentes tout le long du corps, en 4 rangées sublatérales débutent immédiatement en arrière de l'amphide par des soies irrégulièrement implantées, difficiles à observer ; ces rangées deviennent ensuite subventrales et subdorsales. Les soies sont courtes dans la région antérieure et légèrement plus longues sur la queue.

La tête (fig. 2 D, E) porte une couronne de 6 papilles céphaliques sétiformes d'environ 1 µm (15 % du diamètre céphalique), une couronne de 6 sensilles de 2,5 µm (35 % du diamètre) et une couronne de 4 sensilles de 4 µm (56 % du diamètre). Chez le paratype, les sensilles mesurent respectivement 1, 3 et 4 µm (18 %, 53 % et 76 % du diamètre céphalique). Les trois couronnes sont également espacées.

La cavité buccale, profonde d'environ 5 µm (fig. 2 F), a une ouverture bordée de minuscules expansions sétiformes qui se prolongent, intérieurement, par de très fines baguettes ; elle est armée d'une dent dorsale et de deux dents subventrales. L'œsophage ne présente pas de renflement pharyngien ; il est entouré de tissu glandulaire peu après la fin de la cavité buccale, ce qui rend impossible l'observation de l'anneau nerveux.

L'appareil génital mâle (fig. 2 G) s'étend à droite de l'intestin sur une longueur de 402 µm (plus du tiers de la longueur totale). Il comprend un

NÉMATODES CHROMADORIDÉS

testicule rempli de cellules germinales réfringentes, auquel fait suite un canal déférent occupé par une file de spermatozoïdes géants, rectangulaires (environ $28 \times 19 \mu\text{m}$) et dont le gros noyau piriforme présente un granule sphérique très réfringent au pôle proximal, une zone corticale réticulée et ponctuée et une zone centrale réfringente. Le canal traverse, dans sa portion distale, une formation glandulaire dont les sécrétions granuleuses pourraient constituer les « épingles adhésives » observées chez d'autres espèces du genre par GERLACH *et al.* (1979). Les spicules (fig. 2 H, I) sont puissants et de grande taille. Ils mesurent $27 \mu\text{m}$ (1,35 diamètre anal) ; chez le paratype ils sont longs de $26 \mu\text{m}$ (1,30 diamètre). Leur extrémité proximale présente un renflement ovoïde (moins visible chez le paratype) ; l'apophyse ventrale est nettement marquée et l'extrémité distale est large et biseautée. Chaque spicule est bordé d'un gubernaculum en forme de baguette long d'environ $12 \mu\text{m}$ (0,6 diamètre anal) chez l'holotype, et de $8 \mu\text{m}$ (0,4 diamètre) chez le paratype.

Discussion :

Acantholaimus obviatus n. sp. est très proche de *A. spinicauda* (Vitiello, 1970), mais en diffère cependant par une tête plus fine dont les sensilles céphaliques sont plus longues au niveau de la première couronne et plus courtes au niveau de la seconde couronne, par une amphide plus grande (70 % du diamètre correspondant contre 50 %) et par une queue plus courte (13 diamètres anaux contre 25 diamètres).

ACANTHOLAIMUS INCOMPTUS n. sp. (fig. 3 A-F)

Matériel :

2 mâles, 2 juvéniles
Holotype - st.6 - KR53 - lame n° 21
Paratype - st.2 - KR59 - lame n° 22

Mesures :

Holotype	$\frac{-}{6}$	$\frac{80}{11}$	$\frac{M}{16}$	$\frac{403}{13}$	578 μm	a = 36,1 ; b = 7,2 ; c = 3,3
Paratype	$\frac{-}{5}$	$\frac{81}{13}$	$\frac{M}{14}$	$\frac{349}{10}$	487 μm	a = 34,8 ; b = 6,0 ; c = 3,5
Juvenile	$\frac{-}{5}$	$\frac{88}{15}$	$\frac{M}{15}$	$\frac{242}{12}$	330 μm	a = 22 ; b = 3,7 ; c = 3,7

Description :

Espèce de petite taille, filiforme, de diamètre constant, s'amincissant uniquement au niveau du flagelle (fig. 3 A). La queue est de longueur moyenne (13 à 14 diamètres anaux) mais plus courte chez les juvéniles (6 à 8 diamètres). Le flagelle se termine par un mucron.

La cuticule est d'épaisseur constante sur toute la longueur du corps. Elle est ornée de fines ponctuations disposées en rangées transversales assez serrées et visibles sur tout le corps. On ne peut observer ni différenciation latérale, ni pore cuticulaire.

L'amphide est située à environ $10 \mu\text{m}$ de l'extrémité antérieure (fig. 3 B, C), circulaire, légèrement irrégulière, avec une ouverture vers la

NÉMATODES CHROMADORIDÉS

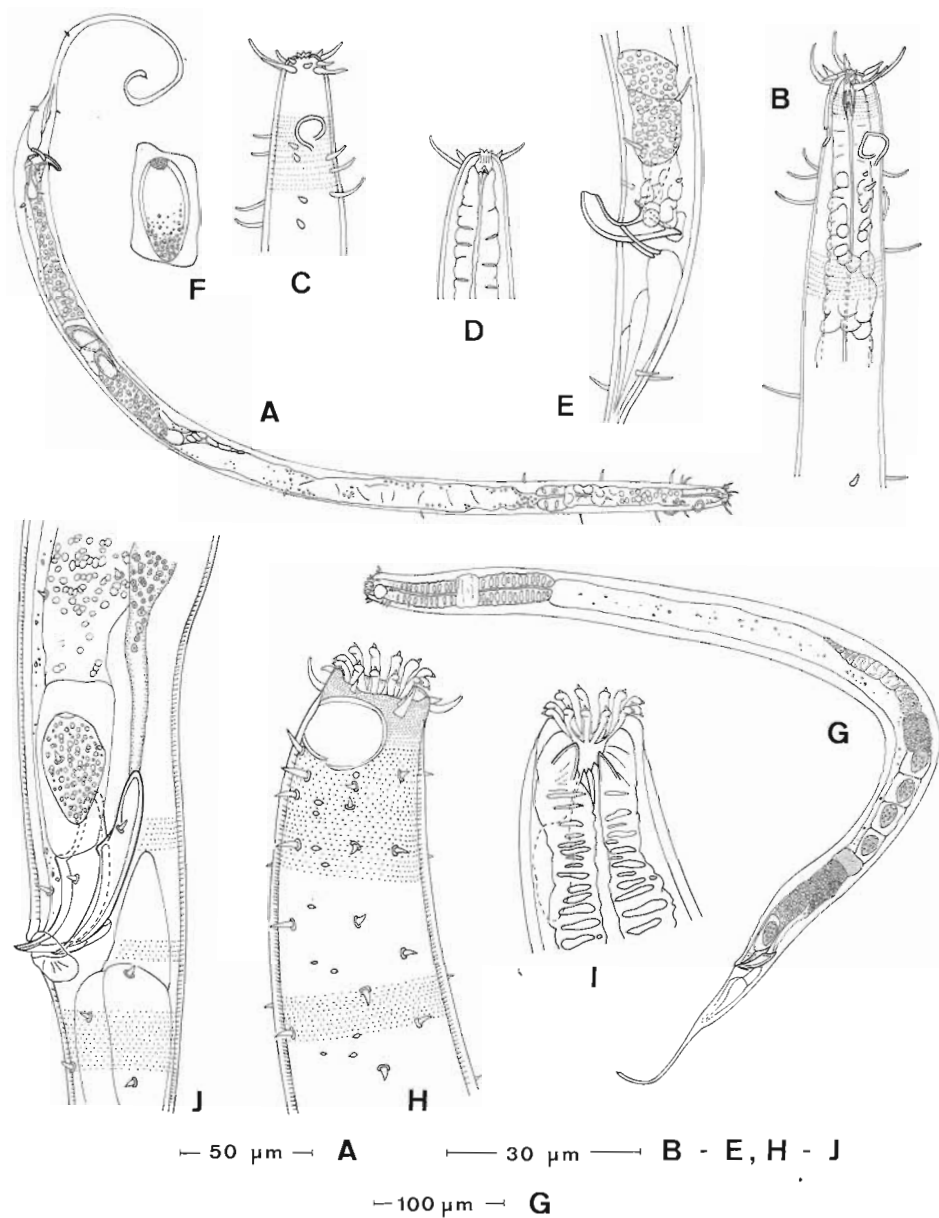


Fig. 3. — *Acantholaimus incomptus* n. sp. A : habitus de l'holotype. B : extrémité antérieure de l'holotype. C et D : extrémité antérieure du paratype. E : spicules de l'holotype. F : spermatozoïdes de l'holotype. *Acantholaimus cyathibucca* n. sp. G : habitus de l'holotype. H : extrémité antérieure. I : cavité buccale. J : appareil spiculaire.

NÉMATODES CHROMADORIDÉS

partie inférieure, elle a un diamètre d'environ 4,5 μm , et mesure 45 % du diamètre correspondant (51 % chez le paratype).

Les soies somatiques sont disposées assez régulièrement le long du corps, en 4 rangées sublatérales (fig. 3 A) ; assez longues à l'extrémité antérieure, elles sont beaucoup plus courtes à partir du cardia. Chaque rangée est précédée, juste au niveau de l'amphide, par 4 soies cervicales de 7,5 μm (60 % du diamètre correspondant), rapprochées les unes des autres.

La tête est arrondie, sans atténuation. Elle porte une couronne de papilles et deux couronnes juxtaposées, l'une de 6 sensilles d'environ 4 μm (0,7 diamètre céphalique) et l'autre de 4 sensilles d'environ 9 μm (1,5 diamètre). Ces sensilles ont une base épaisse et une extrémité fine mais émoussée.

La cavité buccale est étroite et profonde (9 μm) (fig. 3 B, D). Elle se compose d'une chambre antérieure, renforcée par des cheilorhabdia, et d'une partie postérieure conique, à paroi épaissie, armée de deux dents subventrales et d'une dent dorsale enracinée dans les tissus de l'œsophage et de denticules peu discernables. L'œsophage est en partie masqué par des tissus glandulaires ; la partie postérieure d'un bulbe allongé, présentant une musculature fasciculée, typique de la sous-famille, est néanmoins visible. Le cardia est légèrement allongé.

L'appareil génital mâle (fig. 3 A, E) se compose d'un testicule placé à droite de l'intestin, auquel fait suite une glande remplie de petites sécrétions globulaires. Au sortir de cette glande, le canal déférent contient deux spermatozoïdes relativement grands (18 \times 11 μm) (fig. 3 F), il traverse ensuite une longue glande cylindrique contenant une multitude de granules réfringents. Les spicules mesurent environ 16 μm (1,2 diamètre anal), ils sont massifs, leur extrémité distale est élargie et leur extrémité proximale affinée ; ils portent une petite apophyse ventrale ; chacun est bordé d'un gubernaculum en forme de baguette arquée, longue de 7 μm (0,5 diamètre anal).

La queue renferme trois glandes caudales postanales.

Discussion :

Acantholaimus incomptus n. sp. se rapproche de certaines espèces de petite taille (inférieure à 1 000 μm) ; elle diffère de *A. setosus* Vitiello, 1970 par une amphide beaucoup plus éloignée de l'avant et par des sensilles céphaliques plus longues ; elle diffère de *A. spinicauda* (Vitiello, 1970) par une taille plus faible et une queue nettement plus courte.

ACANTHOLAIMUS CYATHIBUCCA n. sp. (fig. 3 G-J)

Matériel :

1 mâle
Holotype - st.6 - KR26 - lame n° 25

Mesures :

Holotype ♂ $\frac{- 152}{18} \frac{M 714}{34} \frac{26}{26}$ 876 μm a = 25,9 ; b = 5,8 ; c = 5,4

Description :

Espèce assez courte et trapue, de diamètre constant depuis le milieu de l'œsophage jusqu'à l'anus (fig. 3 G). La tête est faiblement atténuée ; la

NÉMATODES CHROMADORIDÉS

queue, longue de 6,6 diamètres anaux, est conique sur une longueur de 3 diamètres et se termine par un court flagelle (3,6 diamètres).

La cuticule, épaissie dans les zones céphalique et caudale, est ornée de rangées transversales de ponctuations placées en quinconce. A l'extrémité antérieure, les rangées sont serrées et les ponctuations de petite taille. A partir du milieu de l'amphide, l'ornementation devient plus espacée et reste homogène sur tout le long du corps (fig. 3 H, J). Il n'y a pas de différenciation latérale. Quelques pores débouchent irrégulièrement dans le champ latéral.

Amphide circulaire, ouverte vers la partie inférieure, avec un diamètre de 12 μm , elle occupe 52 % du diamètre correspondant ; elle est placée immédiatement en arrière des sensilles céphaliques, à 2,5 μm de l'avant.

Les soies somatiques courtes, coniques, à base épaissie sont implantées régulièrement tout le long du corps en 8 rangées longitudinales (4 sublatérales délimitant 2 champs latéraux, 2 subdorsales et 2 subventrales), débutant au niveau de l'amphide et comprenant une quarantaine de soies. Chaque rangée sublatérale débute par 3 soies très rapprochées les unes des autres, longues d'environ 4 μm , et considérées comme des soies cervicales.

Tête massive, ouverture buccale béante, gênant l'observation des papilles céphaliques (fig. 3 H). Elle porte deux couronnes très rapprochées de sensilles conico-tubulaires ; les 6 sensilles de la première couronne sont longues de 3 μm et les 4 sensilles de la seconde, d'environ 7 μm , soit respectivement 0,2 et 0,4 diamètre céphalique.

Cavité buccale formée de deux parties (fig. 3 I). Antérieurement, 12 baguettes cheilorhabdiales incurvées se terminant par une minuscule expansion sétiforme délimitent un vaste calice cyathiforme auquel fait suite une cavité conique à parois renforcées, munie d'une dent dorsale forte, d'une dent ventrale et de denticules. La région péribuccale est fortement musclarisée et forme un bulbe pharyngien. Postérieurement, l'œsophage a un aspect fasciculé. Le collier nerveux est situé à 92 μm de l'avant (0,6 longueur œsophagienne).

L'appareil génital mâle comporte un testicule allongé, situé à droite de l'intestin, suivi d'une glande qui entoure le début du canal déférent (fig. 3 G). Celui-ci contient de très gros spermatozoïdes rectangulaires, à noyaux piriformes ; il est entouré d'une glande allongée dans sa partie distale. Un spermatozoïde l'ayant traversée peut être observé au contact des spicules (fig. 3 J). Ceux-ci sont élançés, longs de 24 μm (0,9 diamètre anal), avec une apophyse ventrale peu marquée. Leur bord externe est longé par un gubernaculum en forme de gouttière, long d'environ 9 μm (0,35 diamètre anal). Une soie préanale, implantée à 9 μm de l'anus.

Discussion :

A. cyathibucca diffère de toutes les espèces du genre par une cavité buccale cyathiforme, garnie de cheilorhabdia massifs et par la présence de soies cervicales nombreuses et courtes. Si l'armature de la cavité buccale de *A. cyathibucca* rappelle celle de la famille des Cyatholaimidae, la structure de l'amphide et celle de l'appareil spiculaire sont tout à fait typiques de la sous-famille des Spilipherinae.

COMPLÉMENTS AUX DESCRIPTIONS D'ESPÈCES CONNUES DU GENRE *ACANTHOLAIMUS**ACANTHOLAIMUS AKVAVITUS* Gerlach *et al.*, 1979 (fig. 4 A)**Matériel :**

1 femelle, 1 juvénile - st.4 - KR66

Mesures :

Femelle	$\frac{- 254 \ 7181 \ 058}{12 \ 41 \ 47 \ 26}$	1 119 μm	queue cassée
Juvénile	$\frac{- 196 \ M \ 725}{9 \ 30 \ 33 \ 21}$	1 201 μm	a = 36,6 ; b = 6,1 ; c = 2,5

Description complémentaire :

La queue du juvénile est longue de 23 diamètres anaux. Les punctuations, placées en rangées transversales, sont fines dans la région céphalique ; à 10 μm en arrière de l'amphide, débute une différenciation latérale caractérisée par une augmentation de la taille des punctuations et par une disparition de rangées de punctuations (fig. 4 A). L'amphide mesure 48 % (femelle) et 44 % (juvénile) du diamètre correspondant. La cavité buccale est armée de 3 ou 4 dents dont les apophyses, fortement enracinées dans la musculature pharyngienne, sont triangulaires et ont deux minuscules expansions à leur base (fig. 4 A). Les sensilles céphaliques sont légèrement plus courtes que celles de l'espèce-type : 0,4 et 0,6 diamètre céphalique pour la femelle, 0,5 et 0,7 pour le juvénile au lieu de 0,6 et 0,9 dans la description type.

ACANTHOLAIMUS ARMINIUS Gerlach *et al.*, 1979 (fig. 4 B)**Matériel :**

1 mâle immature, 1 femelle, 11 juvéniles
 Juvénile - st.1 - KR17
 Mâle immature - st.5 - KR23 -
 Femelle - st.5 - KR23

Mesures :

Femelle	$\frac{- 147 \ 7181 \ 017}{11 \ 24 \ 30 \ 24}$	1 339 μm	a = 44,6 ; b = 9,1 ; c = 4,2
Mâle immature	$\frac{- 131 \ M \ 682}{12 \ 18 \ 20 \ 15}$	1 017 μm	a = 50,9 ; b = 7,8 ; c = 3,0
Juvénile	$\frac{- 89 \ M \ 637}{12 \ 21 \ 22 \ 13}$	964 μm	a = 44,8 ; b = 10,8 ; c = 3,0

Description complémentaire :

Les individus récoltés sont semblables à l'holotype, bien que de longueur nettement inférieure (femelle-type : 2 630 μm). Cependant, il faut remarquer qu'une variation de taille allant du simple au double chez les individus d'une même espèce n'est pas rare dans cette sous-famille. Leur queue est plus courte que celle des individus-types (10 à 20 diamètres anaux contre 22 à 34 diamètres).

NÉMATODES CHROMADORIDÉS

ACANTHOLAIMUS IUBILUS Gerlach *et al.*, 1979 (fig. 4 C)

Matériel :

1 juvénile - st.4 - KR65

Mesures :

Juvénile $\frac{- 186}{10} \frac{M 638}{39 \quad 22}$ 980 μm queue cassée

Description complémentaire :

L'individu est semblable à la description type. Seules quelques mesures complémentaires sont fournies : soies céphaliques de la première couronne longues de 3 μm (0,2 diamètre céphalique), soies de la seconde couronne longues de 8 μm (0,6 diamètre) ; amphide de 9 μm de diamètre (34 % du diamètre correspondant) à 27 μm de l'avant ; queue longue d'au moins 24 diamètres anaux soit d'au moins 43 % de la longueur totale.

ACANTHOLAIMUS MAKS Gerlach *et al.*, 1979

Matériel :

1 juvénile - st.2 - KR18

Mesures :

Juvénile $\frac{- 230}{16} \frac{M 392}{28 \quad 18}$ 628 μm a = 22,4 ; b = 2,7 ; c = 2,7

Description complémentaire :

Soies céphaliques de la première couronne longues de 6 μm (0,4 diamètre céphalique), soies de la seconde couronne longues de 13 μm (0,8 diamètre) ; amphide de 8 μm de diamètre (33 % du diamètre correspondant), à 11 μm de l'avant ; queue longue de 12,7 diamètres anaux (37,6 % de la longueur totale).

ACANTHOLAIMUS QUINTUS Gerlach *et al.*, 1979 (fig. 4 D)

Matériel :

2 femelles - st.6 - KM53

Mesures :

Femelle 1 $\frac{- 114}{10} \frac{432}{28} \frac{571}{38 \quad 18}$ 817 μm a = 21,5 ; b = 7,2 ; c = 3,3
Femelle 2 $\frac{- 131}{13} \frac{559}{31} \frac{763}{35 \quad 26}$ 966 μm a = 27,6 ; b = 7,4 ; c = 4,7

Description complémentaire :

Les sensilles céphaliques de la première couronne sont longues de 0,5 (femelle 1) et de 0,4 diamètre céphalique (femelle 2) ; elles mesurent 0,3 diamètre chez l'holotype (fig. 4 D). Celles de la seconde couronne sont longues de 1,1 (femelle 1) et 0,8 diamètre céphalique (femelle 2) ; elles mesurent 0,65 diamètre chez l'holotype. La vulve s'ouvre à 53 % et à 58 % de la longueur totale. La queue est longue de 13,8 et 7,9 diamètres anaux (30 % et 21 % de la longueur totale).

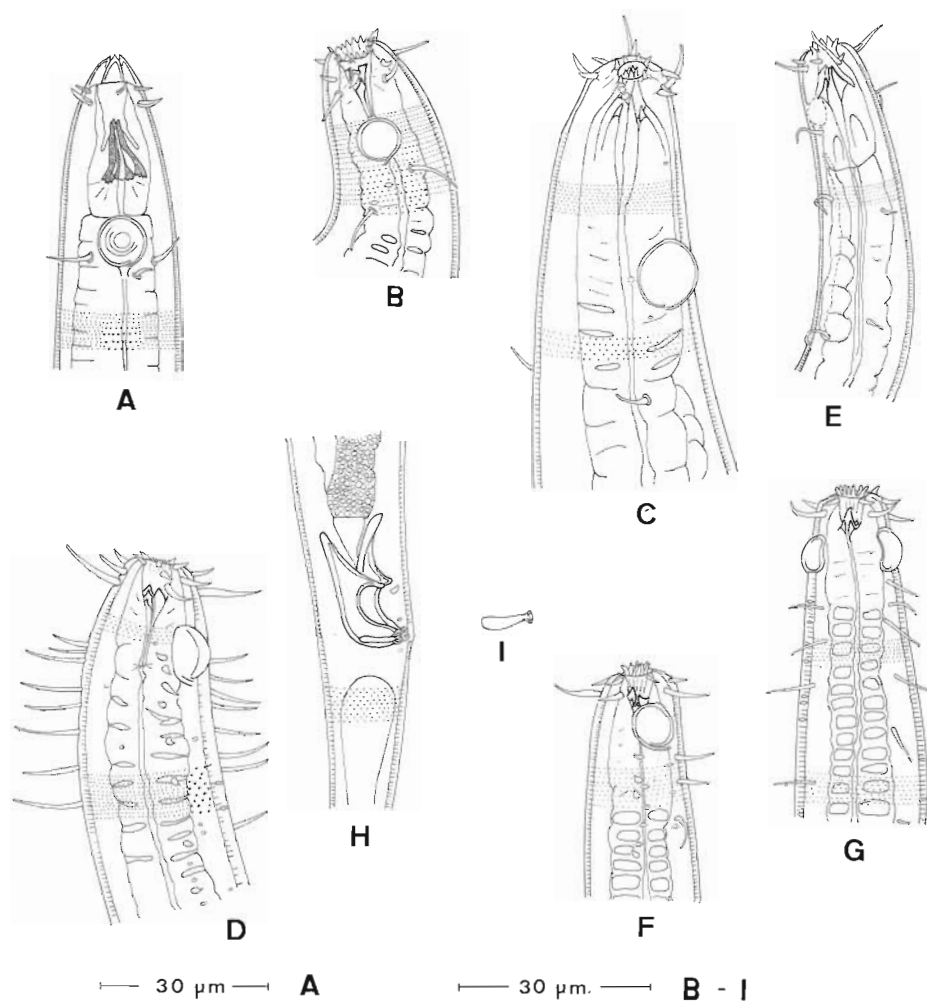


Fig. 4. — A : *Acantholaimus akvavitus* Gerlach et al., 1979, tête d'une femelle. B : *A. arminius* Gerlach et al., 1979, tête d'une femelle. C : *A. jubilus* Gerlach et al., 1979, tête d'un juvénile. D : *A. quintus* Gerlach et al., 1979, tête d'une femelle. E : *A. septimus* Gerlach et al., 1979, tête d'une femelle. *Acantholaimus spinicauda* (Vitiello, 1970). F et G : région céphalique d'un mâle. H : appareil spiculaire. I : gubernaculum.

Les deux femelles récoltées dans le golfe de Gascogne ont une taille très légèrement inférieure aux individus en provenance de la fosse du Pérou (un mâle de 1 300 μm à queue cassée et une femelle d'environ 1 000 μm) ; par contre, leurs sensilles céphaliques sont plus longues que celles de l'individu-type.

NÉMATODES CHROMADORIDÉS

ACANTHOLAIMUS SEPTIMUS Gerlach *et al.*, 1979 (fig. 4 E)

Matériel :

- 5 mâles, 1 femelle, 3 juvéniles
- st.2 - KR18
- st.3 - KR05
- st.4 - KR66

Mesures :

Mâle	$\frac{- 141}{7} \quad \frac{M 446}{25 \quad 18}$	694 μm	a = 27,8 ; b = 4,9 ; c = 2,8
Femelle	$\frac{- 117}{8} \quad \frac{309}{25} \quad \frac{472}{28 \quad 16}$	693 μm	a = 24,7 ; b = 5,9 ; c = 3,1
Juvénile	$\frac{- 115}{8} \quad \frac{M 242}{17 \quad 19 \quad 12}$	333 μm	a = 17,6 ; b = 2,9 ; c = 3,6

Description complémentaire :

Les individus du golfe de Gascogne sont tout à fait semblables à ceux de la Mer Ibérique ; leur taille est légèrement plus courte, mais GERLACH *et al.* (1979) ont constaté, pour cette espèce, une grande variabilité des longueurs.

La longueur des sensilles céphaliques varie de 0,4 à 0,5 diamètre céphalique pour la première couronne (0,7 diamètre pour l'holotype) et de 0,8 à 1,2 diamètre pour la seconde (1,3 diamètre chez l'holotype) (fig. 4 E).

L'amphide mesure de 40 % à 66 % du diamètre correspondant (66 % chez l'holotype) ; elle est parfois plus proche de l'avant chez certains adultes. La queue mesure de 10 à 20 diamètres anaux soit 27 à 37 % de la longueur totale.

ACANTHOLAIMUS SPINICAUDA (Vitiello, 1970) Gerlach *et al.*, 1979 (fig. 4 F-I)

Des individus mâles de *Acantholaimus spinicauda* ont été retrouvés dans l'étage bathyal méditerranéen et le golfe de Gascogne. L'observation de l'appareil génital mâle permet de confirmer le transfert de cette espèce du genre *Spiliphera* au genre *Acantholaimus*, car les spicules sont nettement pourvus d'une apophyse ventrale. La plupart des animaux ayant été perdus, la description ne porte que sur deux mâles provenant de Méditerranée.

Localisation :

- Méditerranée, canyon de Cassidaigne, station 3 (43°06,9N.-05°32,0'E. à 245)
- Atlantique N., Golfe de Gascogne,
- st.6 - KR53

Mesures :

Mâle 1	$\frac{- 111}{11} \quad \frac{M 511}{22 \quad 24 \quad 15}$	786 μm	a = 32,7 ; b = 7,1 ; c = 2,9
Mâle 2	$\frac{- 127}{14} \quad \frac{M 834}{25 \quad 28 \quad 21}$	1 001 μm	a = 35,7 ; b = 7,9 ; c = 6,0

Description :

Corps de taille moyenne, cylindrique, se réduisant après l'anus. Flagelle long (18 et 8 diamètres anaux) se terminant par un mucron.

Cuticule épaisse, en particulier dans les régions céphalique et cervicale. Les punctuations sont disposées en rangées très serrées, sans différenciation latérale. De nombreux pores s'ouvrent au niveau de la région cervicale, à la limite des champs latéraux (fig. 4 F, G).

Amphide circulaire, ouverte vers la partie inférieure ; avec un diamètre d'environ 7 μm , elle occupe 53 % du diamètre correspondant ; elle est située à 9 μm de l'avant. En arrière des amphides débutent 4 rangées sublatales de soies somatiques, les premières, assez resserrées, représentent des soies cervicales (fig. 4 F, G).

La tête porte deux couronnes de sensilles tubulaires ; les 6 sensilles de la première couronne ont une longueur d'environ 4 μm (0,4 diamètre céphalique), les 4 sensilles de la seconde ont 7 μm de longueur (0,6 diamètre) ; papilles céphaliques invisibles.

La cavité buccale est assez spacieuse ; son ouverture est bordée d'expansions cheilorhabdiales. Elle est armée d'une forte dent dorsale, de deux dents subventrales et de denticules. L'œsophage, simplement musclarisé dans la région pharyngienne, devient fasciculé dans la région cervicale.

L'appareil génital est peu visible dans son ensemble ; les spicules mesurent 20 μm (1,33 diamètre anal) et sont relativement fins (fig. 4 H), leur apophyse proximale est élancée et ils ont une fine apophyse ventrale, bien développée cependant. Ils sont longés par un gubernaculum en forme de baguette, long de 6 μm (0,4 diamètre) à extrémité distale évasée en deux pointes (fig. 4 I). Une soie préanale courte, peu visible, est insérée à 6 μm de l'anus ; de minuscules papilles peuvent être observées autour de celui-ci.

Discussion :

Les individus décrits ici sont très proches de la description type, exception faite de la longueur de la queue. Les régions céphaliques sont identiques, en particulier en ce qui concerne la sétation, l'amphide et la cavité buccale. L'implantation des soies cervicales, la présence de nombreux pores à la limite du champ latéral et l'absence de différenciation latérale, caractères qui différencient *A. spinicauda* des autres espèces du genre, ont été nettement observées chez les mâles.

Il faut noter que *A. spinicauda* se rapproche de *A. arminius* Gerlach *et al.*, 1979 et de *A. quintus* Gerlach *et al.*, 1979, particulièrement par l'aspect de la région céphalique, mais elle diffère de la première espèce par un habitus beaucoup plus fin et de la seconde par un faible nombre de soies cervicales et l'absence de différenciation latérale.

CLEF DE DÉTERMINATION DES ESPÈCES DU GENRE ACANTHOLAIMUS

Cette clef tient compte de toutes les espèces du genre (actuellement au nombre de 18, dont 13 décrites depuis 1979) ; y figurent également les caractères relatifs à *Acantholaimus pilosus* (Kreis, 1963) Hope et Murphy, 1972, ce qui confirme sa synonymisation avec *A. polydentatus* Gerlach, 1951, proposée par GERLACH *et al.*, 1979.

NÉMATODES CHROMADORIDÉS

Codage des caractères :	(sup. = supérieur ; inf. = inférieur)
A Différenciation latérale	1. différenciation peu marquée ou absente 2. deux rangées longitudinales de ponctuations
B Habitus	1. menu (longueur inf. à 1 000 µm, diamètre maximal 25 µm) 2. élancé (longueur sup. à 1 000 µm, diamètre 25-30 µm) 3. massif (longueur variable, diamètre sup. à 30 µm)
C Longueur de la queue	1. courte (20 % de la longueur totale) 2. moyenne (de 20 à 30 % de la longueur totale) 3. longue (plus de 30 % de la longueur totale)
D Longueur des sensilles céphaliques de la seconde couronne	1. sensilles courtes (inf. à 0,75 diamètre céphalique) 2. sensilles longues (de 0,75 à 2 diamètres) 3. sensilles très longues (sup. à 2 diamètres)
E Longueur comparée des deux couronnes de sensilles céphaliques	1. sensilles de longueurs différentes 2. sensilles de longueurs proches
F Densité des soies cervicales	1. 3 ou 4 soies cervicales 2. nombreuses soies formant des rangées longitudinales
G Diamètre de l'amphide	1. petite amphide (inf. à 70 % du diamètre correspondant) 2. grande amphide (sup. à 70 % du diamètre correspondant)
H Position de l'amphide	1. amphide proche des couronnes céphaliques 2. amphide éloignée des couronnes céphaliques
I Extrémité distale du gubernaculum	1. de forme pointue 2. présentant des expansions divergentes

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
<i>Acantholaimus polydentatus</i> Gerlach, 1951	2	3	2	2	1	2	1	1	1
syn <i>Acantholaimus pilosus</i> Kreis, 1963	(2	3	1	2	?	2	1	1	1)
<i>Acantholaimus calathus</i> Gerlach <i>et al.</i> , 1979	2	2	3	2	1	1	1	2	1
<i>Acantholaimus ewensis</i> Platt et Zhang, 1982	2	1	2	3	1	2	1	1	1
<i>Acantholaimus maks</i> Gerlach <i>et al.</i> , 1979	1	3	3	2	2	1	1	2	2
<i>Acantholaimus arminius</i> Gerlach <i>et al.</i> , 1979	1	3	3	2	1	1	1	1	2
<i>Acantholaimusiubilis</i> Gerlach <i>et al.</i> , 1979	1	3	3	1	1	1	1	2	2
<i>Acantholaimus akvavitus</i> Gerlach <i>et al.</i> , 1979	1	3	2	2	2	1	1	2	2
<i>Acantholaimus quintus</i> Gerlach <i>et al.</i> , 1979	1	3	2	1	1	2	1	2	2
<i>Acantholaimus cyathibucca</i> n. sp.	1	3	1	1	1	1	1	1	1
<i>Acantholaimus longisetosus</i> Allgen, 1933	1	2	3	3	2	1	1	1	?
<i>Acantholaimus megamphis</i> n. sp.	1	2	3	3	1	1	2	1	2
<i>Acantholaimus septimus</i> Gerlach <i>et al.</i> , 1979	1	2	3	2	2	1	1	2	2
<i>Acantholaimus spinicauda</i> Vitiello, 1970	1	2	3	2	1	1	1	1	2
<i>Acantholaimus gigantasetosus</i> n. sp.	1	2	2	3	1	1	1	2	2
<i>Acantholaimus setosus</i> Vitiello, 1970	1	2	2	2	1	2	1	1	1
<i>Acantholaimus obviatus</i> n.sp.	1	2	2	1	2	1	2	1	1
<i>Acantholaimus minutus</i> Vitiello, 1970	1	1	3	2	1	1	1	1	1
<i>Acantholaimus incomptus</i> n. sp.	1	1	2	2	1	2	1	2	1

NÉMATODES CHROMADORIDÉS

- DINET, A. et VIVIER, M. H. - 1979 - Le méiobenthos abyssal du golfe de Gascogne. II. Les peuplements de nématodes et leur diversité spécifique. *Cah. Biol. mar.*, 20 (1) : 109-123.
- GERLACH, S. A. - 1951 - Drei bemerkenswerte neue Nematoden aus der Kieler Bucht. *Zool. Anz.*, 147 : 37-43.
- GERLACH, S. A. et RIEMANN, F. - 1973 - The Bremerhaven checklist of aquatic Nematodes. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, suppl. 4 (1) : 1-404.
- GERLACH, S. A., SCHRAGE, M. et RIEMANN, F. - 1979 - Die Gattung *Acantholaimus* (Nematoda, Chromadoridae) und Beobachtungen über einen mutmasslichen Transportmechanismus für Spermien bei *A. calathus* sp. n. *Veröff. Inst. meeresforsch. Bremerh.*, 18 : 35-67.
- HOPE, W. D. et MURPHY, D. G. - 1972 - A taxonomic hierarchy and checklist of the genera and higher taxa of marine Nematodes. *Smithson. Contr. Zool.*, 137 : 1-101.
- LORENZEN, S. - 1981 - Entwurf eines phylogenetischen Systems der freilebenden Nematoden. *Veröff. Inst. meeresforsch. Bremerh.*, suppl. 7 : 1-472.
- ALLGEN, C. - 1933 - Nematoden aus dem Trondhjemsfjord. *Capita Zool.*, 4 (2) : 1-162.
- PLATT, H. M. et ZHANG, Z. N. - 1982 - New species of marine Nematodes from Loch Ewe, Scotland. *Bull. br. Mus. (nat. Hist.) Zool.*, 42 (4) : 227-246.
- VITIELLO, P. - 1970 - Nématodes libres marins des vases profondes du golfe du Lion. IV. Chromadorida. *Téthys*, 2 (2) : 449-500.

21.

THE DEEPWATER GLYCERIDAE

B. O'CONNOR (*)

RÉSUMÉ. — Les prélèvements de quelques campagnes en eau profonde de l'Atlantique ont été examinés pour les glycères. On a trouvé 3 espèces : *G. tessellata*, *G. oxycephala* et *G. mimica*. Leur description est donnée.

ABSTRACT. — Samples from certain deepwater campaigns in the Atlantic were examined for glycerids. 3 species were found : *G. tessellata*, *G. oxycephala* and *G. mimica*. Descriptions for each species with figures are given.

glyceridae, eau profonde, Atlantique, taxonomie, golfe de Gascogne.
glyceridae, deepwater, Atlantic, taxonomy, bay of Biscay.

INTRODUCTION

This work is based on a number of collections which the author received from CENTOB, Brest. These included samples from the Biogas, Incal and Walda campaigns. In all, 83 samples were examined providing 431 specimens referable to 3 species. The three species of Glyceridae (sensu FAUCHALD, 1977) recorded were *Glycera tessellata* Grube, *Glycera oxycephala* Ehlers and *Glycera mimica* Hartman.

A brief description with figures of characteristic features is given for each species. The glycerid fauna of the Atlantic deep water is then briefly discussed.

THE SPECIES

Glycera tessellata Grube.

Material examined : 21 specimens 21°45'S.-11°07'E.

Description

A large robust abranchiata species of ca 120 chaetigers, ca 25 mm long. Segments are biannulate and the prostomium is composed of 12 rings. Parapodia (fig. 1 a) with 2 acicular to digitate prechaetal and 2 rounded

(*) Department of Zoology, University College, Galway (Ireland).

POLYCHÈTES GLYCÉRIDÉS

postchaetal lobes. Proboscis bearing 2 kinds of papillae : slender ones and broad, oval types (fig. 1 b). Aileron as two prongs (fig. 1 c) which are widely separated.

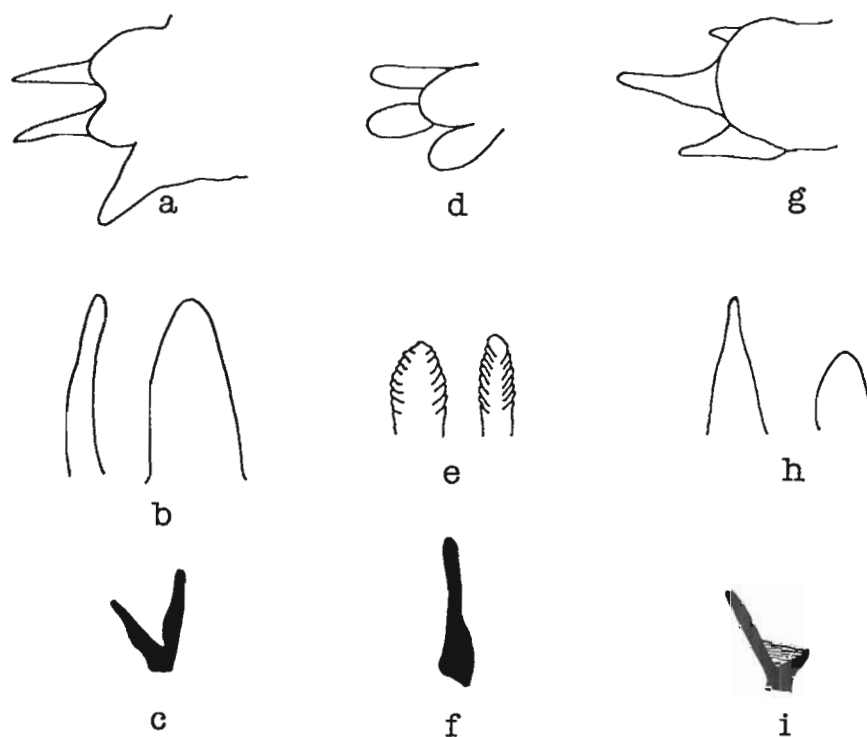


Fig. 1. — *Diagnostic features of the Glyceridae.*
a-c : *G. tessellata*. *a* : 20th parapodium ; *b* : proboscidal papillae ; *c* : aileron.
d-f : *G. oxycephala*. *d* : 20th parapodium ; *e* : proboscidal papillae ; *f* : aileron.
g-i : *G. mimica*. *g* : 40th parapodium ; *h* : proboscidal papillae ; *i* : aileron.
 (Parapodial drawings 100X ; proboscidal papillae 400X ; aileron 40X).

Glycera oxycephala Ehlers.

Material examined : 1 specimen, 47°36'.1N., 8°40'.5W. ; 3 specimens, 46°31'.2N., 10°24'8W.

Description

A thin, abranchiate species of *ca* 120 chaetigers, *ca* 25 mm long. Segments biannulate, and the prostomium is long with *ca* 30 rings. Parapodia (fig. 1 d) with two lanceolate or digitate, equal or subequal prechaetal lobes and a single short rounded postchaetal lobe. Proboscis bearing two kinds of ringed papillae : tall ones and smaller obtuse types (fig. 1 e). Aileron as a single piece (fig. 1 f) which has no lateral extension. The broad base tapers to a single prong.

Glycera mimica Hartman.

Material examined : Many specimens. From the S.W. of Ireland to the South Atlantic.

Description

A small abranchiate species of *ca* 120 chaetigers, *ca* 20 mm long. Segments triannulate with the prostomium of *ca* 10 rings. Parapodia (figs. 1 a, g) with 2 conical prechaetal lobes ; the notopodial lobes are much shorter than the neuropodial. The postchaetal lobe is short and rounded. Proboscis bearing two kinds of papillae (fig. 1 h) tall, slender, straight ones and low oval forms. The forer are the commonest. The aileron (fig. 1 i) is deeply forked with 2 slender unequal prongs which are united by a thin membrane.

DISCUSSION

The three *Glycera* species recorded during the course of this work are readily distinguishable from one another on the features mentioned in the species descriptions. *G. tessellata* is known from the deeper water in the Atlantic (MCINTOSH, 1910) and the type locality of *G. mimica* is in the W. Atlantic (HARTMAN, 1965). *G. oxycephala* has been recorded from the N.E. Atlantic as *G. ehlersi* (Ardwisson, 1898 ; McIntosh, 1910 ; Southern, 1914). The taxonomic status of *G. mimica* is somewhat uncertain as differences between it and *G. papillosa* Grube are very slight.

ARDWISSON, I. - 1898 - Studien uber die Familien Glyceridae und Goniadidae. *Bergens Mus., Aarbog.* 11 : 1-70.

FAUCHALD, K. - 1977 - The polychaete worms. Definitions to the orders, families and genera. Natural History Museum of Los Angeles County 1-188.

HARTMAN, O. - 1965 - Deep-water benthic polychaetous annelids off New England to Bermuda and other N. Atlantic areas. *Allan Hancock Foundation*. Occasional paper No. 28 : 1-378.

MCINTOSH, W. - 1910 - A monograph of the British Annelids. Vol. II. Syllidae to Ariicidae. Ray Society, London.

SOUTHERN, R. - 1914 - Archiannelida and Polychaeta. *Proc. R. Irish Acad.* 31 (47) : 1-160.

22.

ACROCIRRIDAE (ANNÉLIDES POLYCHÈTES) ABYSSAUX : GOLFE DE GASCOGNE ET MÉDITERRANÉE

D. W. KOLMER (*)

RÉSUMÉ. — Les Acrocirridae obtenus au cours des campagnes BIOGAS, POLYGAS et POLYMEDE du Centre océanologique de Bretagne (CNEXO) ont été examinés. Tous appartiennent au genre *Flabelligella* Hartman, 1965. Au cours de cet examen, deux nouvelles espèces, toutes les deux possédant quatre branchies, ont été découvertes. Une clé de détermination provisoire pour toutes les espèces connues a été établie.

ABSTRACT. — *The abyssal Acrocirridae collected during the BIOGAS, POLYGAS and POLYMEDE cruises of the Centre océanologique de Bretagne (CNEXO) were examined. All belonged to the genus Flabelligella Hartman, 1965. During this examination two new species, both of them bearing four gills, were discovered. A provisory determination key for all known species has been established.*

acrocirridae, polychètes, golfe de Gascogne.
acrocirridae, polychata, bay of Biscay.

INTRODUCTION

La famille des Acrocirridae a été créée par BANSE en 1969 pour les genres *Acrocirrus* et *Macrochaeta* qui étaient auparavant rangés parmi les Cirratulidae. Elle est surtout caractérisée par les soies. Les soies ventrales sont presque toujours des soies falcigères avec une membrane hyaline reliant la serpe à la hampe et une coiffe hyaline enveloppant la pointe de la serpe. Les soies dorsales sont des soies capillaires annelées portant des rangées transversales de petites épines. La région céphalique comprend le prostomium, en position dorsale par rapport au peristomium, deux palpes et une trompe rétractile. Il existe une paire de branchies par segment dans les segments antérieurs et de un à quatre segments branchifères.

En 1974, une émendation de la définition familiale a été faite par ORENSANZ pour pouvoir ranger le genre *Flabelligella* Hartman, 1965 dans la famille. En 1980 AVERINCEV, en décrivant une nouvelle espèce du genre *Chauvinelia* Laubier, 1974, *C. arctica*, classe ce genre parmi les Acrocirridae. La définition d'ORENSANZ est la suivante :

Famille Acrocirridae Banse, 1969 Orensanz 1974 émendée.
Genre-type : *Acrocirrus*, Grube 1872.

(*) Institut für Zoologie der Universität, Wien - Autriche

POLYCHÈTES ACROCIRRIDÉS

Polychètes sédentaires libres et vermiformes avec une paire de palpes frontaux, à l'exception de quelques espèces de *Flabelligella*, qui n'ont pas de palpes. Le prostomium réduit se trouve dorsalement sur le peristomium. Le prostomium et le peristomium peuvent être rétractiles dans les premiers segments chez quelques espèces. Le prostomium porte en général des yeux. Le proboscis est inerme avec un petit sac buccal. La division en thorax et abdomen est faiblement marquée extérieurement. Une paire de grandes néphridies s'ouvrent antérieurement dans le thorax. Les gonades sont dans l'abdomen. Les branchies sont absentes ou présentes. Lorsqu'elles existent elles sont au nombre de une à quatre paires sur le dos au-dessus des notopodes, à partir du peristomium. L'épiderme comporte des papilles molles.

Les soies sont présentes dès le quatrième, parfois dès le cinquième segment. Les lobes parapodiaux sont plus ou moins développés, en général petits. Les soies dorsales sont capillaires, segmentées et épineuses. Les soies ventrales sont en crochet, composées, avec membrane sous la pointe de la serpe.

Le genre *Flabelligella*, créé par HARTMAN en 1965, a été rangé à l'origine chez les Flabelligeridae, puis chez les Fauveliopsidae (HARTMAN, 1971). Il semble vivre presque exclusivement en grande profondeur ; il est présent dans l'Atlantique, le Pacifique et la Méditerranée.

Il comprend les espèces suivantes :

- *F. papillata* Hartman, 1965 : Bermudes, N.W. de l'Amérique du Sud, Terre de Feu, 705-4 825 m.
- *F. minuta* Hartman, 1965 : Atlantique de l'est et équatorial, Mozambique, 400-4 825 m.
- *F. cirrata* Hartman et Fauchald, 1971 : Atlantique de l'est, 466-530 m.
- *F. macrochaeta* Fauchald, 1972 : Mexique occidental, Pacifique, 1 500 m.
- *F. mexicana* Fauchald, 1972 : Basse-Californie, 772-1 741 m.
- *F. erratica* Orensanz, 1974 : Atlantique du sud, côtes d'Argentine par 288 m.

Ce genre dont les espèces diffèrent par l'habitus, est très difficile à étudier en raison de sa petite taille et de sa capacité à rétracter la tête. La découverte d'espèces ayant deux paires de branchies rend nécessaire une nouvelle modification de la définition générique déjà émendée par ORENSANZ en 1974.

Genre *Flabelligella* Hartman, 1965, Orensanz, 1974 émend. Acrocirridae fusiformes ou plus ou moins en forme de Scalibregmidae, à épiderme couvert de papilles de formes diverses et quelquefois d'une croûte de débris ou de vase. Prostomium avec ou sans yeux, rétractile dans les premiers segments avec le peristomium. Palpes frontaux courts et globuleux, ou absents. Une ou deux paires de branchies sur les premiers segments. Soies typiques de la famille, les serpes des soies ventrales sont pour la plupart plus longues que chez les deux autres genres.

Clé de détermination des espèces

- | | |
|---|---|
| 1a) Espèces avec branchies | 2 |
| 1b) Espèces sans branchies | 5 |
| 2a) Avec une paire de branchies | 3 |
| 2b) Avec deux paires de branchies | 4 |

POLYCHÈTES ACROCIRRIDÉS

- 3a) Avec une paire de grandes papilles ventrales sur un segment antérieur (6^e ou 7^e sétigère) *F. erratica*
 3b) Avec une à deux soies dorsales dans la partie antérieure, corps à partie antérieure globuleuse *F. cirrata*
 3c) Avec quatre ou cinq soies dorsales dans la partie antérieure, corps cylindrique *F. cf. cirrata*
 4a) Avec une paire de grandes papilles ventrales entre le 4^e et le 5^e sétigère, papilles de l'épiderme petites et dispersées *F. mediterranea* sp. n.
 4b) Avec sept petits lobes au-dessus du prostomium, épiderme densément papilleux *F. biscayensis* sp. n.
 5a) Prostomium réduit, avec taches oculaires *F. macrochaeta*
 5b) Prostomium sans yeux 6
 6a) Serpes avec denticulation sur la lame 7
 6b) Serpes sans denticulation sur la lame 8
 7a) Epiderme couvert de petites papilles avec renflement subdistal, pas de soies dorsales dans les quatre premiers sétigères, sept à huit soies ventrales par segment *F. mexicana*
 7b) Epiderme couvert de grandes papilles denses, encroûtées de vase, une soie ventrale par segment *F. papillata*
 8a) Papilles petites avec pore terminal et canal intérieur, dispersées, quatre à sept soies ventrales par segment dans la partie antérieure . *F. minuta*
 8b) Papilles grandes, denses, encroûtées de vase. Une soie ventrale par segment *F. cf. papillata*

Description de *Flabelligella mediterranea* sp. n.

Localité-type : 35°49,8N., 22°20,7E. Profondeur : 4 690 m.

27 exemplaires dont l'holotype.

L'holotype est un exemplaire incomplet de huit sétigères, long de 3,1 mm et large de 0,5 mm. Le corps est cylindrique et couvert de petites papilles minces et dispersées, faiblement encroûté de vase. Deux grandes papilles claviformes se trouvent ventralement entre le quatrième et le cinquième segment sétigères. Le prostomium est un lobe arrondi, sans yeux et il est situé dorsalement sur le peristomium. Il porte deux petits lobes plats qui pourraient correspondre aux palpes ou aux bases de palpes caducs ainsi qu'une courte prolongation ventrale. L'orifice buccal, surmonté d'une lèvre dorsale en bourrelet, se trouve sous ces lobes. Le peristomium porte deux cirres dirigées vers l'avant de chaque côté du prostomium. Latéralement à ces deux cirres se trouvent les deux branchies péristomiales. Le premier segment porte également une paire de branchies située de même manière que celles du peristomium.

Il n'y a pas de parapodes et les soies sont accompagnées par des papilles parapodiales de la même forme que celles du corps mais plus grandes. Dans la partie antérieure du corps le nombre de soies ventrales est de deux, de même que celui des soies dorsales. Dans la partie postérieure du corps il y a trois à quatre soies ventrales et quatre à cinq soies dorsales. Les soies ventrales sont des longues soies falcigères avec une serpe reliée à la hampe par une membrane hyaline. La pointe des serpes est recouverte par une coiffe hyaline et la lame ne porte apparemment pas de denticules en observation optique. Les soies dorsales sont des capillaires minces et longues qui semblent être annelées et dont chaque annélation est soulignée par une rangée d'épines transversales très petites.

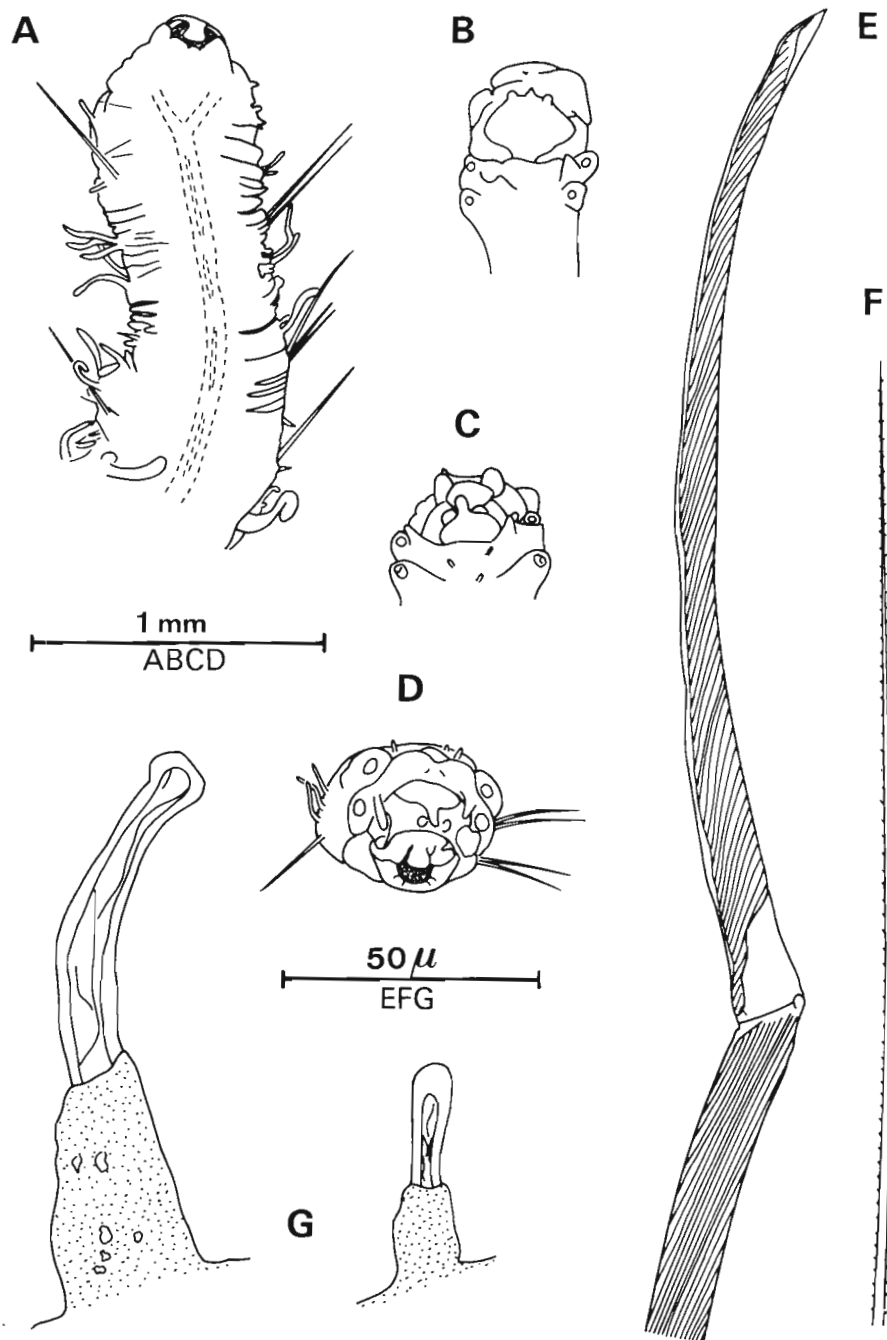


Figure 1. — *Flabelligella mediterranea* sp. n.
 A. Partie antérieure, vue ventrale.
 B. Partie céphalique, vue dorsale d'un exemplaire peu contracté.
 C. Partie céphalique, vue dorsale.
 D. Partie céphalique, vue frontale.
 E. Soie des neuropodes.
 F. Soie des notopodes.
 G. Papilles.

Discussion

Flabelligella mediterranea sp. n. se distingue de toutes les espèces décrites jusqu'à présent par ses deux paires de branchies. En commun avec *Flabelligella erratica* Orensanz, elle possède une paire de papilles ventrales, bien qu'elles soient disposées à un autre niveau. Elle diffère de *Flabelligella biscayensis* sp. n. par la forme du corps, le type des papilles du corps, la présence d'une paire de grandes papilles ventrales et l'absence de petites projections céphaliques.

Description de *Flabelligella biscayensis* sp. n.

Localité-type : 47°27'N., 8°22'W. Profondeur : 2 210 m.

1 holotype, 6 paratypes.

L'holotype est un exemplaire incomplet de 11 sétigères, long de 4 mm et large de 1,75 mm à son plus grand diamètre. Le corps est densément couvert de papilles ainsi que d'une couche de vase. Il est fortement renflé du deuxième au sixième sétigère puis redevient cylindrique.

Le prostomium est un lobe arrondi, sans yeux, surmonté de sept petits lobes pédonculés courts disposés en demi-cercle, dont les quatre extérieurs sont plus grands que les trois intérieurs. En situation latéro-ventrale par rapport au prostomium se trouvent deux coussins plats qui pourraient être les bases des palpes. En dessous se trouve l'orifice buccal.

Une première paire de branchies est située dorsalement sur le peristomium, une seconde sur le premier segment. Les branchies sont contractées, filamenteuses et rappellent celles des Flabelligeridae.

Comme il n'y a pas de parapodes proprement dit, les soies sortent directement du corps. Une touffe de papilles parapodiales, identiques à celles du corps, mais plus longues et plus épaisses, accompagne chaque faisceau de soies. Dans la partie antérieure du corps il y a une soie ventrale et deux soies dorsales par segment. Dans la partie postérieure le nombre de soies ventrales reste le même, le nombre de soies dorsales augmente jusqu'à cinq soies. Les soies ventrales sont des soies falcigères épaisses à la base avec une longue serpe reliée à la hampe par une membrane hyaline. La lame des serpes est finement denticulée et la pointe recouverte d'une coiffe hyaline. Les soies dorsales sont des capillaires simples et longues et se terminent en pointe simple. Elles semblent être annelées et portent des rangées de denticules minuscules. Ces rangées transversales se trouvent toujours au bord de ce qui semble être une denticulation.

Discussion

Flabelligella biscayensis sp. n. diffère de toutes les espèces décrites jusqu'à présent par ses deux paires de branchies. Elle diffère de *Flabelligella mediterranea* sp. n. par la forme du corps, le type de papilles, le manque de grandes papilles ventrales paires et la présence de petits lobes au-dessus du prostomium.

Description de *Flabelligella cf. cirrata* Hartman, 1971

Localité : 47°34,1'N., 9°38,4'W. Profondeur : 4 144 m.

Unique exemplaire.

L'exemplaire incomplet d'au moins huit sétigères à l'extrémité en très mauvais état, de 2,75 mm de long et 0,75 mm de large. Le corps est épais et cylindrique. Il est recouvert de très petites papilles dispersées et d'annéla-

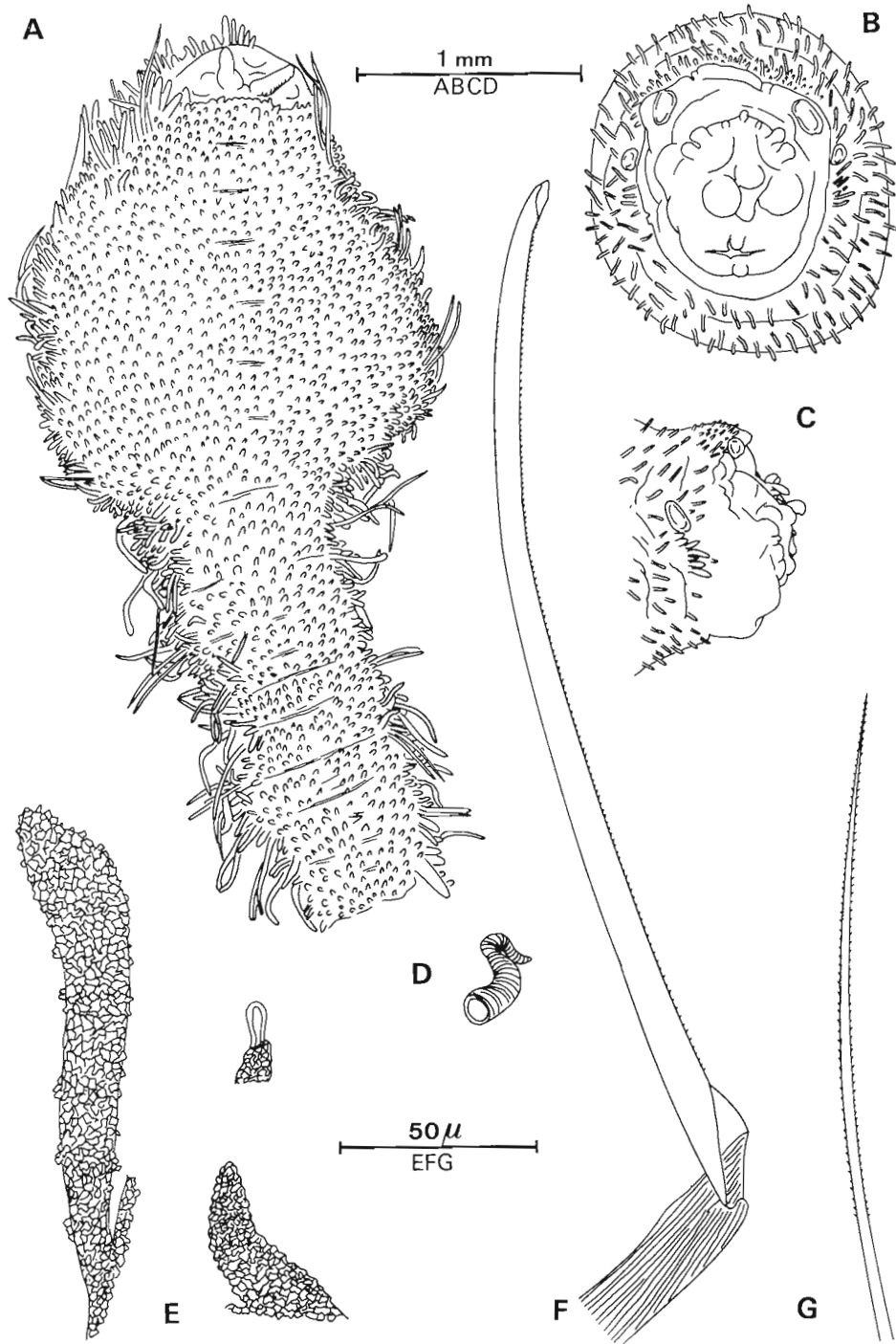


Figure 2. — *Flabelligella biscayensis* sp. n.
 A. Partie antérieure, vue dorsale.
 B. Partie céphalique, vue frontale.
 C. Partie céphalique, vue latérale.
 D. Branchie.
 E. Papilles.
 F. Soie des neuropodes.
 G. Soie des notopodes.

tions sur les huit premiers sétigères. L'annélation ne correspond pas à la segmentation.

Le prostomium est un lobe arrondi, l'état de contraction de l'exemplaire ne permet pas de reconnaître d'autres structures céphaliques.

Une paire de branchies filamenteuses est située entre le peristomium et le premier sétigère, sans qu'on puisse préciser la place d'insertion.

Il n'y a pas de parapodes proprement dits, les faisceaux de soies sortent directement du corps. Il y a trois à quatre soies ventrales et quatre à cinq soies dorsales par segment.

Les soies ventrales sont des falcigères à longue serpe reliée à la base par une membrane hyaline. La pointe est coiffée par une membrane hyaline et la lame n'a pas de denticulations visibles.

Les soies dorsales sont des capillaires minces qui semblent être annelées et dont les annélations portent des rangées transversales de petites épines.

Discussion

Flabelligella cf. cirrata a trois caractères en commun avec *Flabelligella cirrata* Hartman, 1971 de l'Atlantique de l'est ; les papilles, l'existence d'une paire de branchies entre peristomium et premier segment, et les lames de serpe apparemment lisses.

La forme du corps, l'annélation de la partie antérieure et le nombre de soies ventrales écartent les deux formes.

Mais l'état de l'unique exemplaire, très contracté dont les parties médianes et postérieures sont détruites, ne permet pas d'identifier cette forme avec plus de précision.

Description de *Flabelligella cf. papillata* Hartman, 1965

Localité : 47°26,8'N., 9°7,2'W. Profondeur : 3 742 m.

Unique exemplaire.

L'exemplaire unique, incomplet, compte onze sétigères et mesure 6,35 mm de long et 0,5 mm de large. La forme du corps est cylindrique en s'atténuant vers l'arrière. Les segments sont très longs, certains atteignent plus d'un millimètre. Le corps est fortement papillé, les papilles sont courtes et minces, arrondies ou à structures terminales différentes, avec des épaisissements recouverts de vase jusqu'aux trois quarts de leur longueur.

Le prostomium est un lobe arrondi, sur lequel on ne distingue pas de structures céphaliques.

Les soies ventrales sont au nombre d'une par segment, les soies dorsales aussi. Elles sortent directement de la paroi du corps.

Les soies ventrales sont des falcigères allongées avec la serpe reliée à la hampe par une membrane hyaline. La pointe de la serpe est recouverte par une coiffe hyaline et la lame de la serpe est lisse.

Il ne subsiste que les bases des soies dorsales.

Discussion

Flabelligella cf. papillata correspond en tous les points à la description de *Flabelligella papillata* Hartman, 1965, de l'Atlantique de l'ouest, à l'exception de la serpe des soies ventrales qui est denticulée chez l'espèce de HARTMAN et lisse chez *Flabelligella cf. papillata*.

POLYCHÈTES ACROCIRRIDÉS

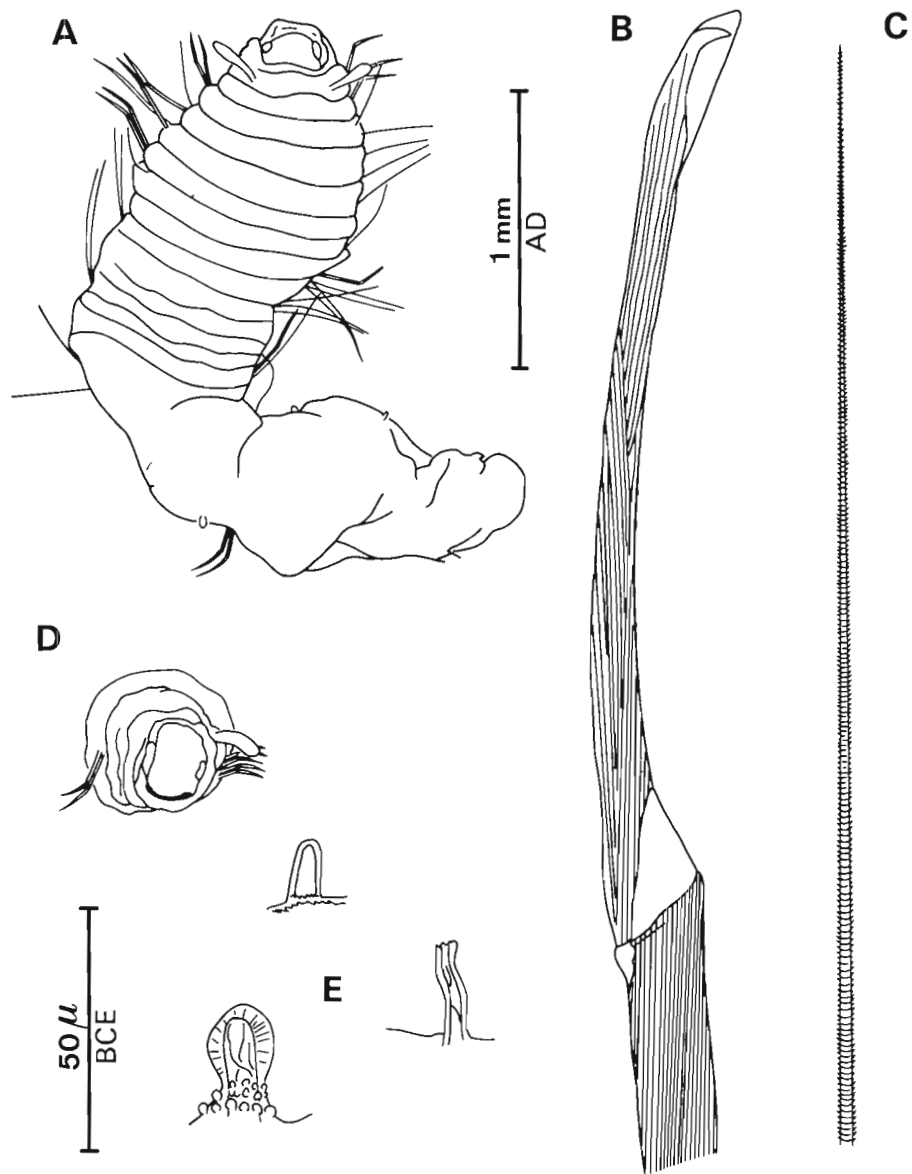


Figure 3. — *Flabelligella cf. cirrata*
 A. Partie antérieure, vue dorsale.
 B. Soie des neuropodes.
 C. Soie des notopodes.
 D. Partie céphalique, vue frontale.
 E. Papilles.

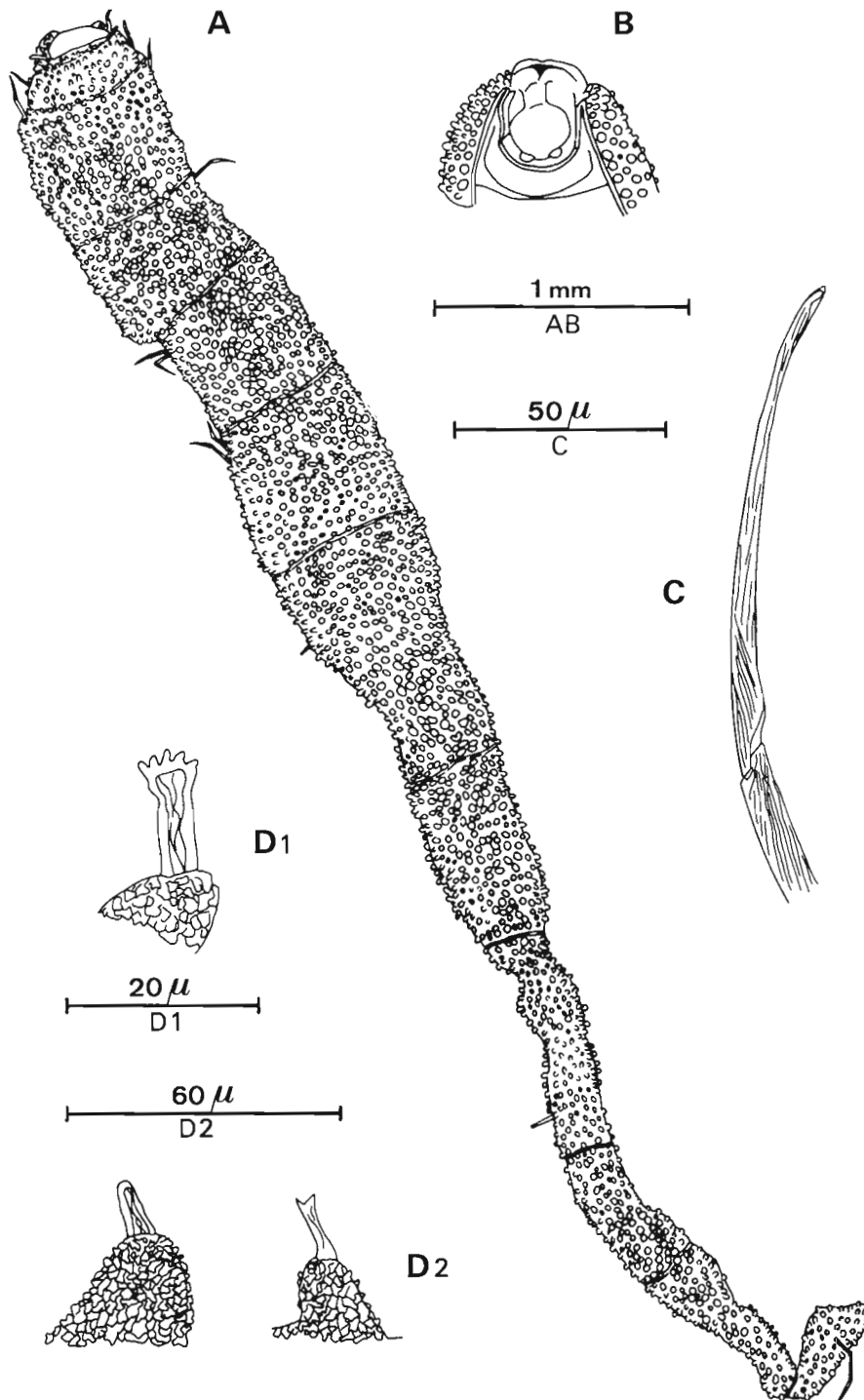


Figure 4. — *Flabelligella cf. papillata*
 A. Partie antérieure, vue dorsale.
 B. Partie céphalique, vue dorsale après dissection.
 C. Soie des neuropodes.
 D. Papilles.

POLYCHÈTES ACROCIRRIDÉS

- AVERINCEV, V. G. - 1980 - *Chauvinelia arctica* sp. n. (Acrocirridae, Polychaeta) from the Canadian Plain. Acad. Sci. USSR, Zool. Inst. Exploration of the Fauna of the Seas XXV (XXXIII). On the Progress in Taxonomy of Invertebrates.
- BANSE, K. - 1969 - Acrocirridae n. fam. (Polychaeta sedentaria) *J. Can. Fish. Bd.* 26 (10) : 2595-2620.
- BANSE, K. - 1978 - *Acrocirrus columbianus* and *A. occipitalis*, two new Acrocirridae *Proc. Biol. Soc. Wash.* 91 (4).
- FAUCHALD, K. - 1972 - Polychaetous Annelids from western Mexico. *Allan Hancock Monographs Marine Biology* 7.
- HARTMAN, O. - 1965 - Deep-water benthic polychaetous Annelids off New England to Bermuda. *Allan Hancock Foundation, Occ. Papers* 28.
- HARTMAN, O. - 1967 - Polychaetous Annelids by USNS Eltanin and Staten Island Cruises. *Allan Hancock Monographs Marine Biology* 2.
- HARTMAN, O. - 1971 - Abyssal polychaetous Annelids from the Mocambique basin *J. Fish. Res. Bd Can.* 28 (10) : 1407-1428.
- HARTMAN, O. et FAUCHALD, K. - 1971 - Deep water benthic Annelids off New England to Bermuda Pt. 2 *Allan Hancock Monographs Mar. Biol.* 6.
- LIGHT, W. - 1978 - Reexamination of the species referred to the *Flabelliderma* Hartman *Proc. Biol. Soc. Wash.* 91 (3) : 681-690.
- ORENSANZ, J. - 1974 - Poliquetos de la provincia biogeographica Argentina X (Acrocirridae). *Neotropica* 20 (63) : 113-118.

23.

DISTRIBUTION AND BIOGEOGRAPHY OF OLIGO-
CHAETA

C. ERSEUS (*)

RÉSUMÉ. — Sept espèces de Tubificidae (dont cinq nouvelles pour la science) et une espèce d'Enchytraeidae sont signalées de 2 200-2 750 m de profondeur à l'ouest de la Bretagne. La comparaison avec d'autres zones de l'Atlantique nord montre que l'endémisme est bathyal, alors que les quelques autres espèces connues ont une répartition à la fois bathyale et abyssale.

ABSTRACT. — Seven tubificid (five of which are new to science) and one enchytraeid species are reported from 2 200-2 750 m depth W. of Brittany. The bathyal species exhibit more endemism, if compared to other areas in the North Atlantic, than the few species known to be both bathyal and abyssal in their distribution.

oligochètes de mer profonde, tubificidae, enchytraeidae, golfe de Gascogne.
deep-sea oligochaetes, tubificidae, enchytraeidae, bay of Biscay.

INTRODUCTION

Until the end of the 1960s, there were no records of deep-sea oligochaetes in the taxonomic literature. However, in two papers, COOK (1970a-b) described four species of the family Tubificidae from the Gay Head-Bermuda transect in the N.W. Atlantic and thereby demonstrated that marine oligochaetes are by no means restricted to shallow, coastal waters. Subsequently, the number of deep-sea oligochaetes have increased considerably. To date, 25 species, all Tubificidae and with one exception all from the Atlantic Ocean, have been described from depths of 1 000 m or more (COOK, 1970a-b; ERSEUS, 1977a-b, 1980, 1982a-b, 1983a-c). In addition *Limnodriloides winckelmanni* Michaelsen, 1914, previously known only from shallow waters in S.W. Africa, has recently been reported from bathyal depths off the same coast (ERSEUS, 1982b).

Only seven of the deep-sea species have been recorded from depths greater than 3 000 m. One of these is *Bathydriulus hadalis* Erseus, 1979, which was found in a sample (7 298 m) from the Aleutian Trench in the N. Pacific (JUMARS and HESSLER, 1976; ERSEUS, 1977a).

(*) Department of Zoology, University of Göteborg, Box 25059, S-400 31, Göteborg, Sweden.

OLIGOCHÈTES

Being only a few mm long and very thin, deep-sea oligochaetes can be considered as members of the meiofauna rather than the macrofauna. Nevertheless, they generally occur in « macrofaunal » densities and are likely to be overlooked, unless they are sorted from fine fractions of large samples. This means that the material that has been available up to now is limited, and still, whenever new collections of deep-sea oligochaetes are received for identification, they contain only a few specimens, most of which belong to previously unknown species.

During the BIOGAS project oligochaetes were found only in samples from the cruises VIII and IX, in zones 1 and 2, respectively, on Terrace de Mériadzek, W. of Brittany (see Appendix - List of species by station, in this volume). The material is scanty, but allows for some comparisons with information on the distribution of deep-sea oligochaetes available from other areas of the N. Atlantic.

1. THE SPECIES

1.1. FAMILY TUBIFICIDAE

More than 90 % of all the oligochaetes examined are members of the Tubificidae. Almost half of these are fragments or immature specimens, and they cannot be identified to species. However, 52 sexually mature worms proved to belong to seven different species, five of which are new and have been described elsewhere (ERSEUS, 1983b). *Phalodrilus vulnus* Erseus, 1983, *P. cristolatus* Erseus, 1983, *P. pinguis* Erseus, 1983, and *P. biparis* Erseus, 1979 were all found in zone 1, at depths of about 2 200 m. *Bathydrilus desbruyeresi* Erseus, 1983, and stray specimens of *P. vulnus* and *P. biparis* were encountered in the somewhat deeper zone 2 (about 2 750 m).

In zone 1 also, *Phalodrilus profundus* Cook, 1970 and *Bathydrilus atlanticus* Erseus, 1979 were found, the first being the most common tubificid species in the area. Both species are known from both sides of the N. Atlantic: from the Gay Head-Bermuda transect, and from W. of the British Isles (COOK, 1970b; ERSEUS, 1979A-B, 1983B). *Phalodrilus profundus* and *B. atlanticus* are both known from abyssal depths, their total ranges being 1 800-3 753 and 1 600-4 632 m, respectively (cf. Conclusion).

1.2. FAMILY ENCHYTRAEIDAE

A species of *Grania* was present in some of the samples from zone 2. *Grania* is a common genus in coarse sediments of shallow water (e.g. ERSEUS and LASSERRE, 1976; ERSEUS, 1976), but records of deep-sea representatives of *Grania* have not been published to date. *Grania* spp. from a number of deep-sea expeditions will be dealt with in a world-wide revision of the genus (COATES and ERSEUS in prep.).

CONCLUSION

The high proportion of new species of Oligochaeta in the BIOGAS material demonstrates the fact that we still only know a small fraction of all the oligochaetes actually present in the deep sea. At the same time it indicates that the continental slope W. of Brittany harbours a tubificid fauna, which is different from that of more northern parts of the E. Atlantic; none of the five new BIOGAS species were found in the oligochaete material studied from deep-sea collections from off Ireland and Scotland (ERSEUS, 1979a-b, 1982a, 1983).

It appears likely that the endemism indicated by the new species is restricted to the bathyal fauna; the widely distributed *Phalldrilus profundus* and *Bathydrius atlanticus* are both known from abyssal as well as bathyal depths, and they may thus be present all across the abyssal plains of the N. Atlantic.

COOK, D. G. - 1970a - *Pelosclex dukei* n. sp. and *P. aculeatus* n. sp. (Oligochaeta, Tubificidae) from the N.W. Atlantic, the latter being from abyssal depths. *Trans. Am. microsc. Soc.* 88 (1969), pp. 492-497.

COOK, D. G. - 1970b - Bathyal and abyssal Tubificidae (Annelida, Oligochaeta) from the Gay Head-Bermuda transect, with descriptions of new genera and species. *Deep-Sea Res.* 17, pp. 973-981.

ERSEUS, C. - 1976 - Marine subtidal Tubificidae and Enchytraeidae (Oligochaeta) of the Bergen area, Western Norway. *Sarsia* 62, pp. 25-48.

ERSEUS, C. - 1979a - Taxonomic revision of the marine genera *Bathydrius* Cook and *Macroseta* Erseus (Oligochaeta, Tubificidae), with descriptions of six new species and subspecies. *Zool. Scr.* 8, pp. 139-151.

ERSEUS, C. - 1979b - Taxonomic revision of the marine genus *Phalldrilus* Pierantoni (Oligochaeta, Tubificidae), with descriptions of thirteen new species. *Zool. Scr.* 8, pp. 187-208.

ERSEUS, C. - 1980 - New species of *Phalldrilus* (Oligochaeta, Tubificidae) from the Arctic deep sea and Norwegian fjords. *Sarsia* 65, pp. 57-60.

ERSEUS, C. - 1982a - *Atlantidrilus*, a new genus of deep-sea Tubificidae (Oligochaeta). *Sarsia* 67, pp. 43-46.

ERSEUS, C. - 1982b - Taxonomic revision of the marine genus *Limnodriloides* (Oligochaeta: Tubificidae). *Verh. naturwiss. Ver. Hamburg (NF)* 25, pp. 207-277.

ERSEUS, C. - 1983a - New records of *Adelodrilus* (Oligochaeta, Tubificidae), with descriptions of two new species from the N.W. Atlantic. *Hydrobiologia* 106, pp. 73-83.

ERSEUS, C. - 1983b - Deep-sea *Phalldrilus* and *Bathydrius* (Oligochaeta, Tubificidae) from the Atlantic Ocean, with descriptions of ten new species. *Cah. Biol. mar.* 24, pp. 125-146.

ERSEUS, C. - 1983c - A new bathyal species of *Corallidrilus* (Oligochaeta, Tubificidae) from the S.E. Atlantic. *Proc. biol. Soc. Wash.* 96, pp. 273-275.

ERSEUS, C. and LASSERRE, P. - 1976 - Taxonomic status and geographic variation of the marine enchytraeid genus *Grania* Southern (Oligochaeta). *Zool. Scr.* 5, pp. 121-132.

JUMARS, P. A. and HESSLER, R. R. - 1976 - Hadal community structure: implications from the Aleutian Trench. *J. mar. Res.* 34, pp. 547-560.

24.

POGONOPHORA

E. C. SOUTHWARD (*)

RÉSUMÉ. — Environ vingt espèces de Pogonophores sont connues dans le golfe de Gascogne. La plupart vivent sur la pente continentale et une seulement sur le talus. Elles deviennent rares sur le glacis et sont absentes dans la plaine abyssale. Les espèces courantes, entre - 1 500 et 2 000 m, y sont largement réparties tout autour de l'océan Atlantique et cinq espèces du golfe de Gascogne sont repérées sur le bord ouest de l'Atlantique. Quelques différences dans la répartition ont été notées entre le N. et le S. du Golfe.

ABSTRACT. — About 20 species of Pogonophora are known from the bay of Biscay. Most live on the continental slope and only one extends on to the continental shelf. They become rare on the continental rise and are virtually absent from the abyssal plain. The species that are common between 1 500 and 2 500 m depth tend to be widespread around the Atlantic ocean, and five of the Biscay species are known to occur on the western side of the Atlantic. Some differences in species composition have been found between N. and S. Biscay.

Pogonophores, golfe de Gascogne, benthos, répartition bathymétrique et géographique.

Pogonophora, bay of Biscay, benthos, depth and geographical distribution.

INTRODUCTION

Pogonophores are sedentary, tube-living animals, most of which live in soft sediments. They lack alimentary canal, mouth and anus and their mode of nutrition is still a subject for speculation and experiment (SOUTHWARD and SOUTHWARD, 1981 ; SOUTHWARD *et al.*, 1981). Their tubes, of chitin and protein, are so regular in diameter and patterning that many can be identified to species when empty, like the shells of molluscs. Thus, even fragments of tube can be useful in biogeographical studies.

(*) Marine Biological Association, The Laboratory, Citadel Hill, Plymouth PL1 2PB, United Kingdom.

POGONOPHORES

MATERIAL

It has been possible to study the distribution of Pogonophora in the bay of Biscay in some detail, using combined French and British collections (SOUTHWARD, 1979). Collections made by the Marine Biological Association, using RV « *Sarsia* » and RV « *Frederick Russell* », have covered the upper and middle continental slope, down to about 2 500 m in both northern and southern Biscay (fig. 1). Collections made by Dr L. CABIOCH of the Station Biologique, Roscoff, using RV « *Thalassa* », have added to knowledge of pogonophore distribution on the upper slope in both N. and S. Biscay. Collections by CNEXO during the campaigns BIOGAS, INCAL and NORATLANTE have extended our knowledge to the continental rise and abyssal plain. There is a useful overlap of stations at around 2 000 m depth, allowing comparison of the BIOGAS series with the others.

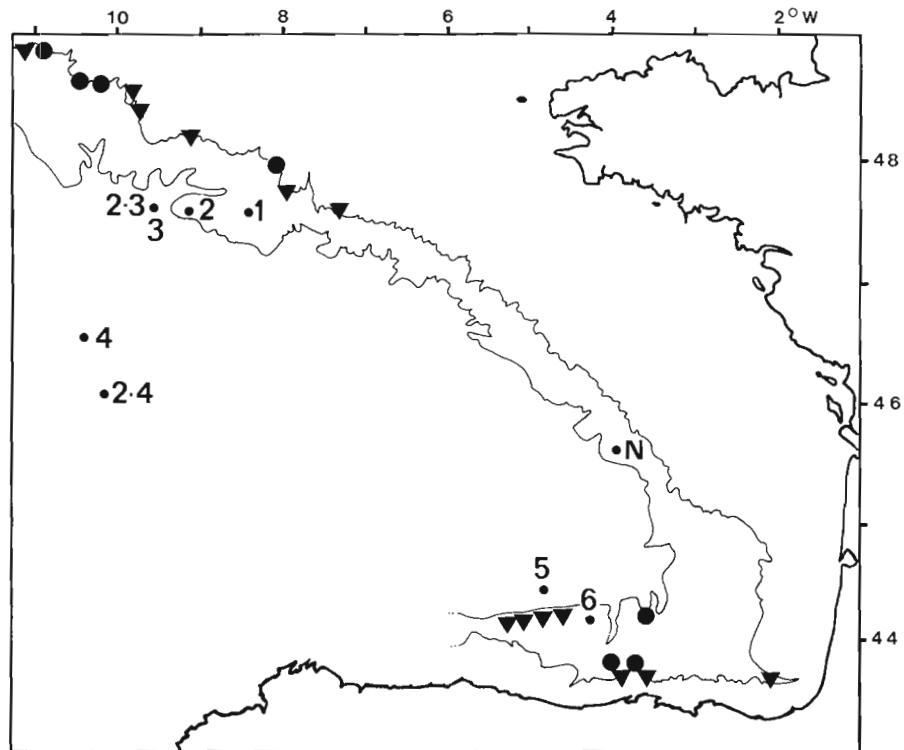


Fig. 1. STATION POSITIONS. ●, CNEXO campaigns: 1-6 BIOGAS; 2.3, 2.4, INCAL; N, NORATLANTE Bo 16; ▼, *Thalassa*; ●, MBA stations sampled regularly. Contours: 500, 2 000 fathoms.

RESULTS

SAMPLING

BIOGAS campaigns III, IV, V and VI have produced 26 samples of Pogonophora, 17 of which were collected by epibenthic sledge (DS), 8 by trawls (CV and CP) and only one by box corer (KR). Details of stations and sampling can be found in LAUBIER and SIBUET, 1977 and this publication. The most productive instrument, the epibenthic sledge, collected pogonophores in only 17 out of 52 hauls. This may be because pogonophore tubes are elastic, tough and buried vertically in the sediment. They are not well sampled by instruments that scrape or skim the bottom, such as the sledge and trawl. The box corer should collect quantitative samples, but since pogonophores were found in only one box core (KR 39), it seems that they are either numerically unimportant, or inadequately sampled by this instrument.

SPECIES

About ten species were found in the BIOGAS samples (tab. 1). Many samples contained only empty tubes or fragments and the number of animals was always less than 20, except for DS 70 from station 6, which contained more than 200 pogonophores. None of the samples from station 4 contained pogonophores. At depths of more than 4 000 m pogonophores are represented mainly by empty tubes (tab. 2), but *Lamellisabella denticulata* and *Sclerolinum* sp. are living deep-water species, found mainly at depths of more than 4 000 m. *Diplobrachia similis* has a depth range of 2 000-4 500 m, but below 4 050 m only empty tubes have been found.

Table 1
Species of Pogonophora at BIOGAS stations

Station No.	NORTH			SOUTH		
	1	2	3	4	5	6
Depth range	2 126- 2 205	2 695- 3 480	4 023- 4 150	4 500- 4 700	4 230- 4 475	1 894- 2 430
No. of samples with Pogonophora	5	4	5	0	7	5
A <i>Siboglinum ekmani</i>	+	+	-	-	+	+
B <i>S. angustum</i>	-	+	-	-	+	+
C <i>S. pholidotum</i>	-	-	-	-	-	+
D <i>S. sp. 2</i>	+	-	-	-	-	-
E <i>S. sp. 3</i>	-	-	-	-	+	+
F <i>Diplobrachia similis</i>	+	+	+	-	+	+
G <i>D. capillaris</i>	+	-	-	-	-	+
H <i>Lamellisabella denticulata</i>	-	+	+	-	-	-
I <i>Sclerolinum</i> sp.	-	-	+	-	-	-
J Unidentified	+	-	-	-	+	-

POGONOPHORES

Table 2
Pogonophora at Biscay stations deeper than 4 000 m

Station No.	Depth	Living	Empty tubes
BIOGAS 3	4 023-4 150	F H I	J
INCAL 2.3	4 268-4 327	—	F H
NORATLANTE Bol6	4 250	H	—
BIOGAS 5	4 230-4 475	A B E	F J
BIOGAS 4	4 500-4 700	—	—
INCAL 2.4	4 796	—	J
INCAL 2.2	4 829	—	I J

Siboglinum pholidotum has a narrow range of 1 800-2 450 m in S. Biscay and has not been found in N. Biscay. One of the unnamed *Siboglinum* species has been found in S. Biscay only (1 700-4 400 m). The other unnamed *Siboglinum* is restricted to N. Biscay (2 000 m). *Siboglinum ekmani* and *S. angustum* are widespread on the continental slope, but *S. ekmani* is more common in N. Biscay while *S. angustum* is more common in S. Biscay.

BIOGEOGRAPHY

There are about 20 species of Pogonophora known from the bay of Biscay (tab. 3), several of which are still undescribed, and they show a clear

Table 3
Species of Pogonophora found in the bay of Biscay

	Depth range (m)	North/South
<i>Siboglinum holmei</i> Southward, 1963	140-640	N
<i>S. ekmani</i> Jägersten	600-4 500	N and S
<i>S. atlanticum</i> Southward and Southward, 1958	1 100-2 500	N and S
<i>S. lacteum</i> Southward, 1963	1 100-1 700	N and S
<i>S. inerme</i> Southward and Southward, 1958	500-200	N and S
<i>S. angustum</i> Southward and Brattegard, 1968	1 400-4 500	N and S
<i>S. pholidotum</i> Southward and Brattegard, 1968	1 800-2 450	S
<i>S. sp. 1</i>	400-1 000	S
<i>S. sp. 2</i>	2 100	N
<i>S. sp. 3</i>	1 700-4 500	S
<i>S. sp. 4</i>	1 400-2 200	N
<i>Oligobrachia ivanovi</i> Southward, 1959	1 200-1 500	N
<i>O. gracilis</i> Southward, 1978	720-2 200	N
<i>Polybrachia sp.</i>	600-1 400	N and S
<i>Diplobrachia capillaris</i> Southward, 1959	900-2 100	N and S
<i>D. similis</i> Southward and Brattegard, 1968	2 000-4 200	N and S
<i>Lamellisabella denticula</i> Southward, 1978	2 700-4 300	N
<i>Sclerolinum sp.</i>	4 000-4 800	N
Unidentified gen. et sp.	4 000-4 800	N and S

faunistic difference between N. and S. (SOUTHWARD, 1979). On the upper slope and edge of the shelf there is a distinction between the region occupied by *Siboglinum holmei* — N. Biscay and W. of Ireland and Scotland — and the region occupied by an unnamed species of *Siboglinum* — S. Biscay and off Portugal. Some differences found on the middle slope have already been mentioned, and there are also two species of *Oligobrachia*, with distinctive black tubes, that are restricted to N. Biscay (SOUTHWARD, 1978a). Differences in species of echinoderms between N. and S. Biscay have been described by SIBUET (1977), and these are also a matter of presence in the N. but not in the S., or *vice versa*.

None of the pogonophoran species found in the Bay of Biscay is known from other oceans, but several of them have a wide distribution in the N. Atlantic. *Siboglinum holmei* occurs on the upper slope on the American side from Nova Scotia to Cape Hatteras (SOUTHWARD, 1963, 1971). The middle to lower slope species in Biscay include four which are widespread: *S. ekmani*, *S. angustum*, *S. pholidotum* and *Diplobrachia similis*. The first three have been found from Rockall to the Gulf of Guinea on the eastern side of the Atlantic and from Nova Scotia to the Caribbean on the western side. *D. similis* does not occur in the Caribbean but otherwise has much the same range. *S. ekmani* is known from the deeper fjords of the Norwegian coast (WEBB, 1965) but the depths of the Norwegian Sea have a different pogonophore fauna, sampled by CNEXO campaign NORBI.

At depths of 4 000 m and more the pogonophores of the two sides of the Atlantic appear to be distinct. *Lamellisabella denticulata* (SOUTHWARD, 1978b) and *Sclerolinum* sp. seem to be restricted to the E., while *Crassibrachia sandersi* is the species found in such depths on the western side (SOUTHWARD, 1971).

- LAUBIER, L. et SIBUET, M. - 1977 - Résultats des Campagnes BIOGAS 3 août 1972, 2 novembre 1974. *Publ. CNEXO, Rés. Camp. Mer*, 11.
- SIBUET, M. - 1977 - Répartition et diversité des Echinodermes (Holothurides - Astérides) en zone profonde dans le golfe de Gascogne. *Deep-Sea Res.*, 24, 549-563.
- SOUTHWARD, A. J. and SOUTHWARD, E. C. - 1981 - Dissolved organic matter and the nutrition of the Pogonophora: a reassessment based on recent studies of their morphology and biology. *Kieler Meeresforsch. Sonderh.* 5, 445-453.
- SOUTHWARD, A. J., SOUTHWARD, E. C., DANDO, P. R., RAU, G. H., FELBECK, H. and FLUGEL, H. J. - 1981 - Bacterial symbionts and low $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in tissues of Pogonophora indicate unusual nutrition and metabolism. *Nature, London*, 293, 616-620.
- SOUTHWARD, E. C. - 1963 - On a new species of *Siboglinum* (Pogonophora) found on both sides on the N. Atlantic. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 43, 513-517.
- SOUTHWARD, E. C. - 1971 - Pogonophora of the N.W. Atlantic: Nova Scotia to Florida. *Smithsonian Contr. Zool.*, 88, 1-29.
- SOUTHWARD, E. C. - 1978a - Description of a new species of *Oligobrachia* (Pogonophora) from the N. Atlantic, with a survey of the Oligobrachiidae. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 58, 357-365.
- SOUTHWARD, E. C. - 1978b - A new species of *Lamellisabella* (Pogonophora) from the N. Atlantic. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 58, 713-718.
- SOUTHWARD, E. C. - 1979 - Horizontal and vertical distribution of Pogonophora in the Atlantic ocean. *Sarsia*, 64, 51-55.
- WEBB, M. - 1965 - Notes on the distribution of Pogonophora in Norwegian fjords. *Sarsia*, 18, 11-15.

25.

ECHIURA, A SIGNIFICANT COMPONENT OF BENTHIC COMMUNITY

A. K. DATTA GUPTA (*)

RÉSUMÉ. — La liste des espèces d'Echiuriens qui vivent dans la partie profonde du golfe de Gascogne est donnée, la plupart sont des Bonellides. Quelques aspects de leurs modes de vie et de répartition sont brièvement discutés.

ABSTRACT. — *Deep sea species of Echiura of the bay of Biscay have been listed, most of which are bonellids. Some aspects of their deep sea life and pattern of distribution have been briefly discussed.*

échiuriens abyssaux, benthique, répartition, golfe de Gascogne.
abyssal echiuria, benthic, distribution, bay of Biscay.

INTRODUCTION

Animals of phylum Echiura are significantly numerous in the abyssal region of the bay of Biscay. This is evident from the number and variety of echiuran animals collected by the biological team of the Centre Océanologique de Bretagne in course of their several deep-sea missions, particularly in the bay of Biscay, over a considerable length of time. DATTA GUPTA (1981) described a part of these collections listing 22 species, 11 of which were collected from the abyssal regions (BIOGAS) of the bay.

Most of the abyssal echiurans of the bay belong to the family Bonellidae. Indeed, a vast majority of the deep sea echiurans are bonellids. It is, however, interesting to note that several species of Echiura which were originally described from the Pacific Ocean, or from different localities of the Indian and the S. Atlantic Oceans occur in the bay of Biscay and its vicinity. There are many instances of occurrence of a species of Echiura in localities separated by great distances, which indicate dispersal at some stage of these defenceless and delicate animals with hardly any power of locomotion. The study of the echiurans of the BIOGAS missions reveals certain properties of these unique benthic group of animals which are related in several ways to their deep sea life.

(*) Department of Zoology, Kurukshetra University, Kurukshetra, 132119, India.

ÉCHIURIENS

ABYSSAL ECHIURANS OF THE BAY OF BISCAY

Species	Locality	Depth (m)
Family Thalassematidae		
<i>Thalassema elapsum</i> Sluiter	47°34,8'N. 9°33,3'W.	4 228
Family Bonellidae		
<i>Choanostomellia bruuni</i> Zenkevitch	44°08,2'N. 4°15' W.	2 076
<i>Choanostomellia filatovae</i> Zenkevitch	47°35,3'N. 9°35,9'W.	4 023
<i>Prometor pocula</i> Barnard and Hartman	44°20,9'N. 4°52,8'W.	4 293
<i>Eubonellia longistomum</i> DattaGupta	47°32' N. 9°35,9'W.	4 237
	47°33' N. 9°39' W.	4 211
	44°22,9'N. 4°54,8'W.	4 475
<i>Eubonellia noratlanticum</i> DattaGupta	47°27' N. 9°01' W.	3 800
<i>Amalosoma eddytonense</i> Stephen	44°21,2'N. 4°49,3'W.	4 453
	44°24,9'N. 4°51,3'W.	4 434
<i>Charcotus charcotus</i> DattaGupta	47°29,6'N. 9°04,5'W.	2 878
	44°21' N. 4°49' W.	4 453
<i>Alomasoma nordpacificum</i> Zenkevitch	47°30' N. 9°07,4'W.	3 056
	47°33,2'N. 8°41,4'W.	2 177
<i>Jakobia similaris</i> DattaGupta	47°33,5'N. 9°14' W.	3 000
	47°29' N. 9°39' W.	4 327
	47°29' N. 9°06' W.	3 100
<i>Bonellia pumicea</i> Sluiter	47°28' N. 9°35' W.	4 277
<i>Bonelliopsis minutus</i> DattaGupta	47°36' N. 8°33' W.	2 240
<i>Nellobia eusoma</i> Fisher	47°35' N. 9°31' W.	4 200
	47°41' N. 8°05' W.	1 174

There are at least 13 species of Echiura which occur in the abyssal region of the bay in an area which lies between 44°00'-47°36'N. and 4°00'-9°39'W. Besides adult animals many stages of larval development of these animals and males of bonellids have been collected during the BIOGAS missions from the same area from which the adult animals were lifted.

The larval forms are characterized by a small or large preoral lobe which forms the adult proboscis and, without ciliation on the external surface. They are 2-6 mm in length and the morphology indicates that the larvae have reached the stage when they creep on the soft sediment of deep-sea bed and are about to construct their burrows. Some immature form looks like a fully grown animal but internally gonoducts are not developed. The nematoform males of bonellids are 2-3.5 mm in length and have been identified by the presence of coelomic vesicles and sperms or sperm bundles (DATTA GUPTA and MENON, 1964). It is, however, not easy to determine the specific identity of a male if found separated from its female host.

DEEP-SEA LIFE OF THE ECHIURANS

Abyssal echiurans are sediment dwellers and they live in pits or burrows in the soft sediment of mud and detritus. The sea floor of the bay is replete with pits or burrows and animal impressions as are evident from a series of close up photographs taken during the missions (personal communication). The prominent volcano shaped mounds at the narrow openings of the burrows are often made by the accumulation of faecal pellets and sand which are forcefully pushed out of the burrows. Such mounds built by an echiuran have been known to attain a height of 10 cm (PILGER, 1977). For the purpose of feeding the animal sends its proboscis from the burrow ventral side facing upward to collect food from the sediment. Food particles with fine sand and shell parts adhere to the proboscis assisted by a mucilagenous substance secreted by the ventral wall of the proboscis and roll over the surface to its base to be led to the mouth. When the proboscis is withdrawn it often leaves impression on the soft sediment. The conical mounds with or without impressions are abundant in the sea floor of the bay indicating the density of echiuran fauna.

In areas of suitable sediment large populations of a species have been known to aggregate (BARNARD and HARTMAN, 1959). Ocean beds of finely grained sediment are ideally suitable for echiurans to construct burrows and deposit feeders are particularly abundant where there is the abundance of microbes. For benthic animals bacteria are important food source (NEWELL, 1970) and microbes are particularly abundant in fine detritus.

Echiuran animals lack adaptations for defence and, in Fisher's words, 'Morehelpless, unprotected animals can scarcely be imagined. The immature stages are prey for every predaceous inhabitant of the sea bottom', which can be the reason of their burrow inhabiting life. Only the proboscis is sent out to collect food while the animal rests in the living chamber of the burrow, and in the process the proboscis could meet injury or be severed by predation. Regeneration of proboscis has been known to occur and in several species the proboscis is deciduous.

The 'parasitic' mode of life of the male bonellids is believed to be an adaptation of the group in response to deep sea life. Male bonellids live inside the body of their females which appears to be a necessity in order to ensure propagation of these helpless animals in an environment of predators and competition for food. The females produce a large number of eggs and assumably most of these eggs are fertilized leading to the production of a large number of free swimming trochophore larvae. The dispersal of these echiurans should take place at this stage. Trochophores from abyssal forms have been known to rise to the surface (GOULD, 1975). The larvae of post trochophore stage settle on the soft sediment and young ones generally construct their burrows in the vicinity of their mothers.

ÉCHIURIENS

A NOTE ON THE PATTERN OF DISTRIBUTION

Over 50 species of Echiura have been known so far from the Atlantic waters of which 37 species have been reported from the N. Atlantic Ocean. The majority of the N. Atlantic echiurans are deep sea forms and of the 25 species of bonellids reported from the Atlantic waters 23 have been known from the N. Atlantic Ocean. These N. Atlantic bonellids represent 13 genera. Most of the S. Atlantic echiurans are non-bonellids and reported largely from the coastal waters. In the collection of the deep sea echiurans of BIOGAS missions there are 13 species which represent 11 genera, 10 of which belong to family Bonellidae. A significant number of echiurans from the abyssal region of the bay have been known as a result of several organized deep sea missions and intensive sampling of the region. There are good reasons to believe that echiuran fauna is abundant in deep sea beds of soft sediment and density of population is related to sediment composition for reasons of the animals' feeding and burrowing. Amongst the BIOGAS echiurans the species *Thalassema elapsum*, *Prometor pocula*, *Eubonellia longistomum*, *Amalosoma eddystonense*, *Charcotus charcotus* and *Jakobia similaris* have been found to occur in different localities of the N. Atlantic Ocean. Interestingly enough the species *Choanostomellia filatovae*, *Alomasoma nordpacificum* and *Nellobia eusoma* of the BIOGAS collections were originally reported from the N. Pacific Ocean. Similarly *Bonellia pumicea*, *Choanostomellia bruuni* and *Nellobia eusoma* have been known to occur in several localities of the Indian Ocean.

- BARNARD, J. L. and HARTMAN, O. - 1959 - The sea bottom off Santa Barbara, California : Biomass and community structure. *Pac. Nat.*, 1 : 1-16.
DATTAGUPTA, A. K. - 1981 - Atlantic Echiurans, Part. I. Report on 22 species of deep sea echiurans of the N. and the S. Atlantic Ocean. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4^e ser., 3 : 353-378.
DATTAGUPTA, A. K. and MENON, P. K. B. - 1964 - Morphology and histology of the males of *Acanthobonellia*. *Proc. R. Soc. Edinb.*, 68 B : 267-276.
GOULD-SOMERO, M. - 1975 - Echiura, in *Reproduction in Marine Invertebrates*. Vol. III. Giese and Pearse (ed.) : Academic Press. 277-311.

26.

ABYSSAL *PRIAPULUS* (VERMES, PRIAPULIDA)

J. VAN DER LAND (*)

RÉSUMÉ. — Au cours des campagnes BIOGAS et INCAL sur l'Atlantique nord-est, on a capturé plusieurs petits individus de *Priapulus* sur les plaines abyssales de Gascogne et de Porcupine. Ce sont probablement des *Priapulus abyssorum*, représentant les premières mentions de l'océan Atlantique. Des mentions antérieures des post-larves — sous le nom *Priapulus profundus* — dans le bassin Atlantique nord-ouest se réfèrent peut-être à la même espèce. Des larves, une station seulement, représentent la première mention des priapuliens abyssaux larvaires. Ceci est significatif du point de vue taxonomique parce qu'elles diffèrent distinctement des priapuliens larvaires des zones peu profonde.

ABSTRACT. — During the BIOGAS and INCAL cruises on the northeast Atlantic Ocean several small *Priapulus* specimens were obtained from the Biscay and Porcupine abyssal plains. They probably belong to *Priapulus abyssorum* and represent the first records of this species from the Atlantic Ocean. Earlier records of post-larvae, named *Priapulus profundus*, from the Northwest-Atlantic Basin possibly refer to the same species. In one station larvae were found, which represent the first record of larvae of deep-sea priapulids. This is of taxonomic significance because they clearly differ from *Priapulus*-larvae from shallow water.

priapulida, *Priapulus*, *Priapulus abyssorum*, abysse, Atlantique nord-est, golfe de Gascogne.

priapulida, *Priapulus*, *Priapulus abyssorum*, abyssal, North-East Atlantic, bay of Biscay.

INTRODUCTION

Since MENZIES (1959) for the first time recorded a specimen of *Priapulus* from the deep sea, describing it as *Priapulus abyssorum*, it was shown that the genus has a very wide distribution at abyssal and hadal depths. I could mention 16 records between 3,000 and 8,000 m (VAN DER LAND, 1970, 1972) and subsequently MURINA (1975) added 7 records to my list. These records indicate a wide distribution in the Pacific, Indian and Southern Oceans. However, until now there are only two records from the Atlantic Ocean. SANDERS and HESSLER (1962) reported three postlarvae from two different localities in the N. Atlantic off New England, describing them as the new species *Priapulus profundus*.

(*) Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, P.O. Box 9517, 2300 RA Leiden, Netherlands

PRIAPULIENS

1. TAXONOMY

The genus *Priapulus* includes two well known species from shallow water, with a circum-polar distribution in cold water, viz., *P. caudatus* in the northern hemisphere and *P. tuberculatospinosus* in the southern hemisphere. There is a difference of opinion about the identity of the deep sea material. I first tended to include it in one of the above species and suggested the possibility that they intergrade in the deep sea (VAN DER LAND, 1970, p. 51). Later I could study most of the material then available (VAN DER LAND, 1972), but still could not decide whether it should be considered a separate species or a subspecies of *P. tuberculatospinosus*. According to MURINA (1975) all abyssal and hadal specimens belong to the subspecies *P. tuberculatospinosus abyssorum*, because they all have a pharyngeal armature of the same type as the shallow-water *P. tuberculatospinosus*, which she considers to belong to the typical subspecies. A problem is that small specimens of *P. caudatus* also have this type of pharyngeal armature, while most specimens obtained from the deep sea are small and often only postlarvae.

Apparently priapulids are nowhere very common in the deep sea. Mostly only single specimens are obtained, rarely two or three. Moreover, they are young specimens in most cases, i.e., postlarvae or small adults, which do not yet show the adult characters. This is also the case with the material obtained during the BIOGAS and INCAL cruises. However, there are a few adults and, which is even more important, some larvae. Therefore this collection made me believe that all deep sea *Priapulus*-specimens found hitherto belong to a separate cosmopolitan species: *Priapulus abyssorum* Menzies, 1959.

The largest specimens available clearly show the typical *P. abyssorum*-characters, viz., the relatively large numbers of scalids per series (9 or 10); the fact that the second scalid of each series is considerably smaller than the first one; the presence of several circlets of ringpapillae cup to four complete circlets; the absence of posterior warts. The pharyngeal armature is of the *P. tuberculatospinosus*-type.

At station 3 (KG 210) four larvae were procured, which is of particular importance because they are the first larvae of deep sea priapulids that have ever been found. Their general morphology is identical to that of shallow-water *Priapulus* (see VAN DER LAND, 1970). Consequently we may assume that they belong to the *Priapulus* species found in the area, and not to some other priapulid. However they show one very peculiar character. Most priapulid larvae carry tubuli, tube-shaped tangoreceptors with a cup-shaped top. In *Priapulus*-larvae they consist of a base, a stout shaft and a rather delicate terminal portion (fig. 1 b). The larvae found in the Biscay abyssal plain carry four slender setae instead of tubuli (fig. 1 a). The larvae of *P. caudatus* and *P. tuberculatospinosus* only differ in that the tubuli are situated at approximately 1/5 of the length of the lorica away from the posterior end in the first species and at about 2/5 in the second species. The setae of *P. abyssorum* have about the same position as the tubuli of *P. caudatus*. Larvae of other priapulids do not have similar setae, as far as now known, but it should be remarked that adult males of *Tubulichus* carry a variety of setae next to normal tubuli and it is highly probable that they are homologous to tubuli (VAN DER LAND, 1970; compare figs. 62 and 69).

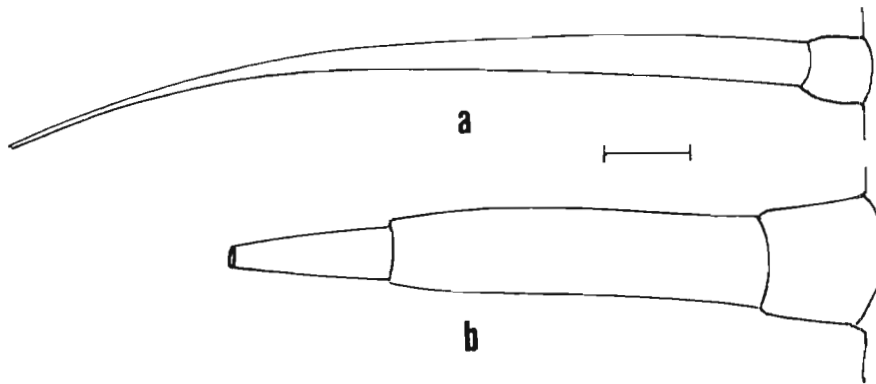


Fig. 1. — *Tangoreceptors* on larval lorica of *Priapulus abyssorum* (a) and *Priapulus tuberculatospinosus* (b). Scale = 0.01 mm.

2. BIOGEOGRAPHY

I received 10 specimens obtained during three of the BIOGAS cruises in the Biscay abyssal plain (see table 1), and 6 specimens procured during the intercalibration cruise INCAL in the same area and in the Porcupine abyssal plain. The localities are indicated on the map (fig. 2).

Noteworthy from a biogeographical point of view is that these are the first definite records from the Atlantic Ocean, the closest known records

Table 1
List of records

Cruise	Sta.	Code	Date	Depth	N. Lat.	W. Long.	Material
BIOGAS III	5	DS 48	31-08-73	4 203	44 29.0	4 54.0	3 specimens
BIOGAS VI	3	CP 13	23-10-73	4 134	47 34.4	9 38.0	1 postlarva
	5	DS 85	30-10-73	4 462	44 23.2	4 50.8	1 specimen
BIOGAS XI	3	KG 203	04-10-81	?	47 34.9	9 39.8	1 postlarva
	3	KG 210	07-10-81	4 135	47 35.2	9 39.2	4 larvae
INCAL		ØS 08	11-08-76	4 327	47 29.8	9 39.2	1 postlarva
		WS 09	10-08-76	4 277	47 28.8	9 34.0	1 postlarva
		DS 15	08-08-76	4 211	47 33.4	9 39.1	1 postlarva
		DS 16	09-08-76	4 266	47 29.8	9 33.4	1 postlarva
		CP 11	01-08-76	4 823	48 20.4	15 14.6	1 postlarva 1 exuvium
		CP 13	05-08-76	4 800	46 02.1	10 14.8	1 postlarva

CP = Beam trawl ; DS = Epibenthic sledge, type Sanders ; KG = USNEL-grab (1/4 m²) ; ØS = Dredge, type Oban ; WS = Trawl, type Wormley.

PRIAPULIENS

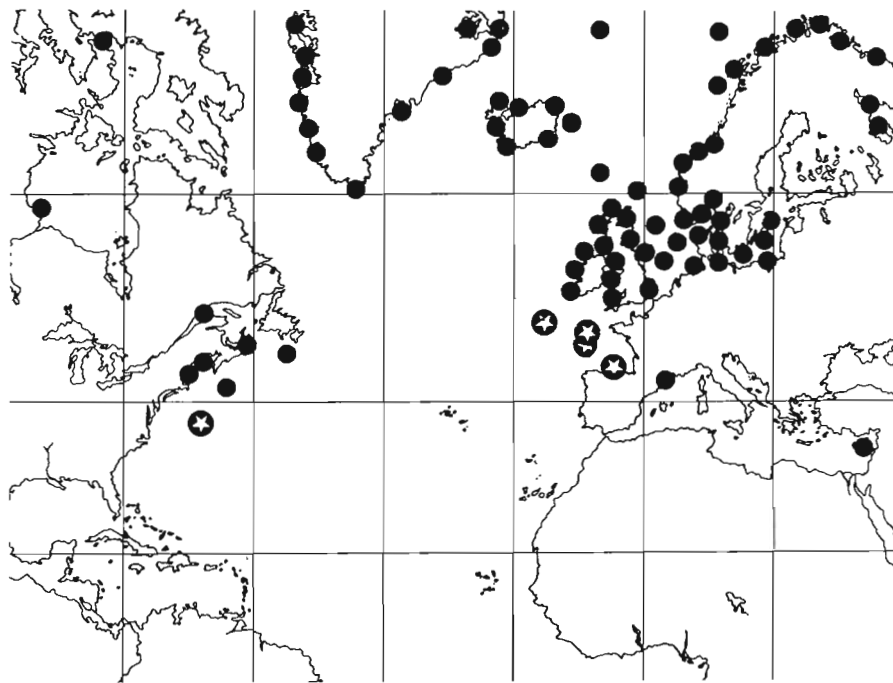


Fig. 2. — *Distribution of Priapulus caudatus* (●) and *Priapulus abyssorum* (⊗) in the North Atlantic Ocean.

being from Antarctic waters and from the N. Pacific. The postlarvae reported from the N.W.-Atlantic Basin by SANDERS and HESSLER (1962) and described as the new species *P. profundus*, were considered to be *P. caudatus* because this species does occur in the same region (see fig. 2). Now I think it is more logical to synonymize *P. profundus* with *P. abyssorum*, because the postlarvae were found at abyssal depths, 3,800 m and 4,483 m. *P. caudatus* has never been found at greater depths than 2,600 m (off Kamchatka in the Pacific) and 1,900 m (off New England in the Atlantic Ocean).

From the earlier records (VAN DER LAND, 1972 ; MURINA, 1975) and these new records we may conclude that *P. abyssorum* is a cosmopolitan, abyssal and hadal species. This is affirmed by an unpublished find in the S.E. Atlantic off Angola during the WALDA-cruise in 1971.

There are isolated populations of *P. caudatus* in the Mediterranean ; GUILLE and LAUBIER, 1968 (POR, 1972 ; SALVINI-PLAWEN, 1977). In earlier days, when I had some doubts about the specific identity of the abyssal material, I tried to explain these and similar isolated occurrences elsewhere, by supposing a deep sea connection. I even suggested the possibility that there is only a single species of *Priapulus* with a continuous world-wide distribution (VAN DER LAND, 1970 : 32), mainly because *P. caudatus* and *P. tuberculatospinosus* are so much alike. Possibly they have a

much wider distribution at intermediate depths than we know now but they almost certainly do not penetrate into the abyssal zone. Certain populations, such as those in the Mediterranean (fig. 2), seem to be isolated indeed nowadays.

- GUILLE, A. and LAUBIER, L. - 1968 - Découverte de la classe des Priapuliens en Méditerranée. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 261, p. 1125-1128.
- LAND VAN DER, J. - 1970 - Systematics, zoogeography, and ecology of the Priapulida. *Zool. Verh., Leiden*, 112, 118 p.
- LAND VAN DER, J. - 1972 - *Priapulus* from the deep sea (Vermes, Priapulida). *Zool. Meded., Leiden*, 47, p. 358-368.
- MURINA, V. V. - 1975 - On the taxonomic rank and geographical distribution of abyssal priapulids (in Russian). *Trudy Inst. Okean.*, 103, p. 154-161.
- MENZIES, R. J. - 1959 - *Priapulus abyssorum*, new species, the first abyssal priapulid. *Nature*, 184, p. 1585-1586.
- POR, F. D. - 1972 - Priapulida from deep bottoms near Cyprus. *Israel J. Zool.*, 21, p. 525-528.
- SALVINI-PLAWEN, L. von - 1977 - Caudofoveata (Mollusca), Priapulida und apode Holothurien (*Labidoplax*, *Myriotrochus*) bei Banyuls und im Mittelmeer allgemein. *Vie milieu*, 27, p. 55-81.
- SANDERS, H. L. and HESSLER, R. P. - 1962 - *Priapulus atlantisi* and *Priapulus profundus*. Two new species of Priapulids from bathyal and abyssal depths of the N. Atlantic. *Deep Sea Res.*, 9, p. 125-130.

27.

A SUMMARY OF THE BRYOZOA

P. J. HAYWARD (*)

RÉSUMÉ. — La liste des espèces de Bryozoaires, récoltés par les campagnes BIOGAS, comprend 25 espèces dont 14 ont été découvertes depuis 1975. Les résultats de ces récoltes d'une grande valeur systématique mettent en lumière le manque général de connaissances sur les Bryozoaires abyssaux. Les espèces signalées ici semblent avoir une extension géographique restreinte, mais cette impression est largement due au manque de matériel provenant d'autres bassins océaniques.

ABSTRACT. — *The species of Bryozoa collected by the BIOGAS campaigns are listed. A total of 25 species was recorded, of which 14 have been known to science only since 1975. The data yielded by these collections have been of considerable value to the systematist, but serve particularly to emphasize the general lack of information regarding abyssal bryozoan faunas. The species recorded here appear to have limited geographical and bathymetric ranges, but this impression is largely attributable to the paucity of data from other ocean basins.*

bryozoaires, répartition, bathymétrie, golfe de Gascogne.
bryozoa, distribution, bathymetry, bay of Biscay.

INTRODUCTION

The past three decades have witnessed an expansion of interest in deep benthic faunas, of which the Bryozoa are a small but not unimportant part. SILÉN (1951), reporting upon three species collected by the Swedish deep sea expedition, surveyed the literature relating to abyssal bryozoans and was able to list only 48 species recorded from depths greater than 3 000 m. Subsequently, the substantial collections of the Danish 'GALATHEA' expedition, the Woods Hole Oceanographic Institution benthic ecology programme, the BIOGAS campaigns and the various cruises of the research vessels "JEAN CHARCOT", "THALASSA" and "SARSIA" have provided abundant material of bryozoan species from a range of depths, and from geographical localities, rarely sampled before. The results of these surveys have been published in a number of systematic papers (eg. HAYWARD 1978a, 1978b, 1979, 1981; d'HONDT 1973, 1975, 1976, 1978; d'HONDT and HAYWARD 1981) and current reviews have been provided by HAYWARD

(*) Department of Zoology, University College of Swansea, Singleton Park, Swansea SA2 8PP, United Kingdom

BRYOZOAIRES

(1981) and d'HONDT (1982). The BIOGAS and INCAL campaigns have contributed significantly to the study of the deep sea Bryozoa of the northeast Atlantic and the results of these programmes are summarized briefly here. A review of the taxonomy and zoogeography of the deep sea Bryozoa is still considered premature, and the ecology and biology of the described species are still largely undocumented, but some discussion of these topics is presented in the light of the BIOGAS results.

RESULTS

Bryozoa were recorded from 100 of the stations sampled during the BIOGAS and INCAL programmes (Table 1). Systematic results of BIOGAS I, III, IV, V and VI have been published in the works listed above, those for BIOGAS VII, VIII, IX, XI and INCAL remain unpublished, although lists of species identified in all samples have been deposited with CENTOB.

Table 1
Numbers of stations yielding bryozoan material

Biogas I	1	Biogas VII	2
Biogas III	3	Biogas VIII	8
Biogas IV	7	Biogas IX	7
Biogas V	5	Biogas XI	6
Biogas VI	22	Incal	39

A total of 25 species of Bryozoa has been identified. These are listed in Table 2, which details the number of stations at which each was recorded, its known geographical distribution, the range of depths at which it occurred, and the bathymetric range established from other sources. It is striking that 14 of the species have been described only since 1975. Only five species have been reported previously from areas remote from the N. Atlantic, and perhaps a majority are presently known only from the E. basin of the N. Atlantic. The proportions of the three major taxonomic groupings are worthy of comment. Most collections of deep sea bryozoans include a preponderance of anascan cheilostomes and among those listed here are a number of long established and familiar species which seem to have very wide geographical ranges. The recently described species are mostly ctenostomes and both the occurrence and the remarkable taxonomic diversity of this Order in abyssal environments have become apparent only within the past decade.

The two species of *Cellaria* represent anomalous records; both are usually found in far shallower water. *C. sinuosa* is a common species of the inner continental shelf and the material collected was clearly transported debris. With these two exceptions, the range of depths recorded for each species is comparable with that established from other sources.

DISCUSSION

The deep sea explorations of the past three decades have probably yielded more bryozoan material than was collected in the entire period from the voyage of the "CHALLENGER" (1872-1876) until the eve of the "GALATHEA" expedition (1950-1952). While the number of publications on abyssal Bryozoa increases yearly, it is still difficult to assess the significance of the phylum in deep benthic environments. Each new exploration of the deep benthic realm has revealed undescribed species of Bryozoa. For example, the worldwide cruise of the "GALATHEA" yielded 47 species from 32 stations, including no less than 17 new species HAYWARD (1981). The BIOGAS campaigns were carried out in the most intensively studied area of the deep sea, yet, as noted above, 14 of the total of 25 species collected were undescribed prior to 1975. Such information is of interest, yet hardly unexpected. SCHOPF (1969) showed that 25 % of all deep water stations sampled between 1872 and 1961 produced Bryozoa. As the frequency of deep sea sampling increases, and the techniques for collection, preservation and sorting are refined, the numbers of bryozoan species recorded from abyssal depths, predictably, will also increase.

The diversity of families and genera at great depths has been remarked upon by several authors (SCHOPF, 1969 ; HAYWARD, 1981). Among the Cheilostomata this has remained remarkably constant despite the more intensive investigation of the past 30 years, although conescharelliniform and orbituliporiform ascophorans (COOK, 1981) may prove to extend further into the abyssal realm than is at present suspected. The genera *Notoplites*, *Columnella*, *Cornucopina* and *Camptoplites* (Table 2) are all characteristic of deep benthic environments, and *Kinetoskias cyathus* was among the first abyssal bryozoans to be described. Conversely, the Ctenostomata, to which 12 of the species in table 2 belong, were quite unknown from deep waters before the first report on their occurrence by d'HONDT (1975). The deep sea Ctenostomata now comprise no less than 9 families and 11 genera, together encompassing a broad range of often bizarre colony forms showing striking morphological adaptations. For the most part, each of the species described is known at present from just a few localities in the N. Atlantic, although there are sufficient records for some (eg. *Aethozoon pellucidum*) to suggest quite broad geographical distributions. The frequency with which new species of abyssal ctenostomes have been described in recent years indicates that the taxonomic diversity of this Order in the deep sea has still to be fully charted.

The relative abundance of bryozoan species at abyssal depths can only be speculated upon. The frequency of individual species in single hauls gives merely a rough approximation of their actual abundance in the habitat sampled, and for many species is an unreliable estimate because of the tendency for colonies to fragment on collection. The frequency of a species in a series of samples is best measured by counting only those specimens which have their bases attached. Unfortunately, the base may become detached in the sample and is not readily recognized as part of a bryozoan colony. The diversity of species decreases with depth on the broadest scale (SCHOPF, 1969 ; HAYWARD, 1981), but within the abyssal realm this relationship is less evident and there are many examples of relatively high species diversity at the greatest depth, although the quantitative basis for

BRYOZOAIRES

Table 2
List of species collected during the Biogas and Incal campaigns

Species	No. Stns recorded	Geographical distribution	Known depth range	Recorded depth
Cheilostomata Anasca <i>Notoplites marsupiatius</i> (Jullien)	1	N. Atlantic	520-4 620	1 980
<i>N. damicornis</i> Hayward and Ryland	1	N. Atlantic	511-4 249	4 249
<i>Columnella magna</i> (Busk)	15	Atlantic, Indian Ocean, W. Pacific	680-5 150	4 050-4 825
<i>Cornucopina rotundata</i> (Kluge)	31	Atlantic, S. Ocean	1 900-5 127	3 850-4 825
<i>Camptoplites lulaudae</i> d'Hondt	16	N. Atlantic	3 360-4 850	4 125-4 829
<i>C. reticulatus unicornis</i> (Busk)	18	N. Atlantic	3 385-4 289	4 134-4 829
<i>Kinetoskias cyathus</i> (W. Thomson)	3	Atlantic, Indian Ocean	2 475-5 340	4 796-4 823
<i>Bugula neritina sessilis</i> d'Hondt	1	NE. Atlantic	407-4 706	4 706
<i>Cellaria sinuosa</i> (Hassall)	1	NE. Atlantic	<200	4 715
<i>Cellaria harmelini</i> d'Hondt	1	NE. Atlantic	330-700	2 240
<i>Euginoma vermiformis</i> Jullien	17	N. Atlantic	200-5 150	2 227-3 480
<i>Setosella vulnerata</i> (Busk)	1	Atlantic, Indian Ocean	30-3 700	609
Cheilostomata Ascophora <i>Tessaradoma boreale</i> (Busk)	1	Atlantic	29-3 700	1980
Ctenostomata <i>Lobiancopora hyalina</i> Pergens	2	NE. Atlantic	250-4 125	4 822
<i>Bathyalozoon foresti</i> d'Hondt	2	N. Atlantic	1 200-3 429	2 156-2 815
<i>Bockiella angusta</i> Silen	7	N. Atlantic, E. Indies	135-4 125	1 894-4 254
<i>Arachnoidea prenanti</i> d'Hondt	1	N. Atlantic	1 870-4 270	2 156
<i>Arachnoidea thalassae</i> d'Hondt	3	N. Atlantic	860-2 644	2 550-2 644
<i>Nolella monniotae</i> d'Hondt	6	N. Atlantic	4 419-5 875	4 130-4 700
<i>Nolella hampsoni</i> d'Hondt and H.	1	N. Atlantic	2 539-4 980	2 550
<i>Nolella radicans</i> d'Hondt and H.	3	N. Atlantic	3 859-5 100	4 798
<i>Triticella calveti</i> d'Hondt and H.	6	N. Atlantic	4 248-4 327	4 150-4 327
<i>Triticella fusiformis</i> d'Hondt and H.	1	N. Atlantic	4 287-4 301	4 287
<i>Triticella gracilis</i> d'Hondt and H.	4	N. Atlantic	2 175-2 445	2 175-2 790
<i>Aethozoon pellucidum</i> Hayward	13	N. Atlantic	130-5 150	2 160-4 316

estimating relative abundance is usually lacking, or incomplete. However, the little information that is available is of considerable interest. A single dredge haul in the Rockall Trough produced 140 specimens of *Euginoma vermiformis* from 2 900 m (HAYWARD, 1978a). GALATHEA station 182 (E. South Africa, 5 110-5 340 m) yielded nine species in a three hour haul ; eight species were represented by a total of 62 individual colonies and the ninth by an uncountable number, probably exceeding 100 (HAYWARD, 1981). The BIOGAS VIII programme was designed to estimate population densities and biomass of benthos within a narrowly limited and accurately demarcated area. Core samples of 0.25 m² area were taken at each station ; single specimens of *Aethozoon pellucidum* were recorded from each of seven stations, and a single specimen of *Euginoma vermiformis* was recorded from one other station. Results such as these might suggest fairly high and even population levels, but the data are too few to provide any conclusions. Moreover, there is no basis for comparison as population studies even of coastal species are completely lacking.

Geographical distribution patterns of deep sea Bryozoa are diverse and include examples of both very extensive and very limited ranges. d'HONDT (1982) discussed the zoogeography of 162 species reported from depths greater than 2 000 m. His data were ordered to show the total number of species reported from each of the ocean basins defined by VINOGRADOVA (1979), and the proportion of apparently endemic species characteristic of each basin. In the relatively well studied N. Atlantic region d'HONDT was able to show that there are quite sharp faunal differences between the major basins of the E. and W. Although 23 species occurred in both basins, each had a strong endemic element, and 28.7 % of the W. Atlantic abyssal fauna appeared to be endemic. These figures are without doubt strongly weighted by the numerous species of ctenostomes recently described from the N. Atlantic (eg. d'HONDT, 1978 ; d'HONDT and HAYWARD, 1981) but, considering the intensity of sampling within this region during the past three decades, perhaps approximate to reality. However, to extend this type of analysis to other areas of the deep sea, or to draw conclusions from comparisons between the north Atlantic and other areas is unreasonable. From d'HONDT's data (1982, Table 1), only 33 species of Bryozoa have been reported from the whole of the Pacific Ocean. Yet, accepting the importance of the time/stability hypothesis as an explanation of benthic diversity (SANDERS, 1968), the bryozoan faunas of the Pacific Ocean may be expected to be at least as diverse as those of the Atlantic. Until the deep sea bryozoan faunas of the Pacific Ocean, the Indian Ocean and the south Atlantic are more fully known, no useful conclusions may be drawn regarding the zoogeography of the north Atlantic faunas.

Bathymetric distribution patterns have been discussed at length by HAYWARD (1981) and d'HONDT (1982). Although data are scanty, there is some evidence for depth zonation and for continuous faunal change from the edges of the continental shelves to at least 4 000 m. Peaks of diversity between particular depth intervals, reported by d'HONDT (1982) for ctenostome faunas, probably represent, however, nothing more than artefacts of sampling frequencies.

BRYOZOAIRES

CONCLUSION

Despite the recent increase in the number of publications relating to abyssal bryozoans there has been little substantial progress towards a clearer appreciation of their significance in deep benthic environments. The various oceanographic programmes of the past 30 years have resulted in a considerable increase in the number of known species. These display an unexpectedly wider range of morphological adaptations than was formerly known, and indicate that the systematic diversity of deep sea Bryozoa is potentially as high as that of other deep benthic invertebrates. However, beyond this there has been no appreciable advance in knowledge since SCHOPF's (1969) review. There is an urgent need for good biological data relating in particular to frequency and abundance, size and growth, and reproductive cycles. The BIOGAS campaigns have demonstrated the importance of practical techniques for the successful recovery of abyssal bryozoans, which are often fragile, partly or completely uncalcified, and of unfamiliar form. Sampling procedures are now the key to advances in biological and ecological research in this group.

- COOK, P. L. - 1981 - The potential of minute bryozoan colonies in the analysis of deep sea sediments. *Cah. Biol. mar.* 22, p. 89-106.
- HAYWARD, P. J. - 1978a - The morphology of *Euginoma vermiformis* Jullien (Bryozoa Cheilostomata). *J. nat. Hist.* 12, p. 97-106.
- HAYWARD, P. J. - 1978b - Bryozoa from the west European continental slope. *J. Zool. Lond.* 184, p. 207-224.
- HAYWARD, P. J. - 1979 - Deep water Bryozoa from the coasts of Spain and Portugal. *Cah. Biol. mar.* 20, p. 59-75.
- HAYWARD, P. J. - 1981 - The Cheilostomata of the Deep Sea. *Galathea Rep.* 15, p. 21-68.
- D'HONDT, J. L. - 1973 - Bryozoaires et Brachiopodes de la campagne Noratlante. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 179, *Zool.* 118, p. 1209-1223.
- D'HONDT, J. L. - 1975 - Bryozoaires Cténostomes et Cheilostomes (Cribrimorphes et Escharellidae exceptés) provenant des dragages de la campagne océanographique Biaçores du « Jean Charcot ». *Ibid.* 299, *Zool.* 209, p. 553-600.
- D'HONDT, J. L. - 1976 - Bryozoaires cténostomes bathyaux et abyssaux de l'Atlantique Nord. *Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, H.S.* 3 (fasc. 2), p. 311-333.
- D'HONDT, J. L. - 1978 - Nouveaux Bryozoaires Cténostomes bathyaux et abyssaux. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 103 (3), p. 325-333.
- D'HONDT, J. L. - 1981 - Bryozoaires Cheilostomes bathyaux et abyssaux provenant des campagnes océanographiques américaines (1969-1972) de l'« Atlantis II », du « Chain » et du « Knorr » (Woods Hole Oceanographic Institution). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (4) 3, section A, 1, p. 5-71.
- D'HONDT, J. L. - 1982 - Les Bryozoaires Eurystomes abyssaux. *C.R. soc. Biogéogr.* 58 (1), p. 30-48.
- SANDERS, H. L. - 1968 - Marine benthic diversity : a comparative study. *Amer. Nat.* 102, p. 243-282.
- SILÉN, L. - 1951 - Bryozoa. *Rep. Swedish Deep Sea Exped.* 2, *Zool. no.* 5, p. 63-69.
- VINOGRADOVA, N. G. - 1979 - The geographical distribution of the abyssal and hadal ultra-abyssal fauna in relation to the vertical zonation of the Ocean. *Sarsia* 64, p. 41-50.

28.

THE GENUS *PROCHAETODERMA* (APLACOPHORA, MOLLUSCA) : INITIAL ACCOUNT

A. H. SCHELTEMA (*)

RÉSUMÉ. — Le genre *Prochaetoderma* (Aplacophores) est représenté par huit espèces dans le golfe de Gascogne. Quatre sont amphi-atlantiques et quatre vivent dans le golfe de Gascogne et près de la côte occidentale de l'Afrique. La densité des espèces pour lesquelles existent des données quantitatives est moindre que dans le N.W. de l'Atlantique. La diversité spécifique est plus grande que dans le N.W. de l'Atlantique, elle est à peu près la même qu'au large de l'Afrique.

ABSTRACT. — *The aplacophoran genus Prochaetoderma is represented in the bay of Biscay by at least eight species ; four species are amphi-Atlantic and four are common to the bay and off west Africa. The species for which there are quantitative data show a random distribution in the bay of Biscay and lower abundances than in the northwestern Atlantic. Species diversity is greater than in the northwestern Atlantic and about the same as off west Africa.*

aplacophore, *Prochaetoderma*, golfe de Gascogne.
aplacophora, *Prochaetoderma*, bay of Biscay.

INTRODUCTION

The genus *Prochaetoderma* is a common and widespread aplacophoran group in the world's oceans at depths ranging from 100 to over 7 000 m. A particular species may have a very broad geographic range, e.g., from the northwestern to the northeastern Atlantic south to high latitudes in the southern hemisphere. A species also may be one of the numerically dominant organisms in quantitative samples (GRASSLE, 1977 ; JUMARS and HESSLER, 1976). The success of the genus in the deep sea may be related to an ability to utilize a large size-range of food particles (SCHELTEMA, 1981). *Prochaetoderma* species appear to be omnivorous on organic material, either alive or detrital.

(*) Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole, Massachusetts 02543, U.S.A.

APLACOPHORES

DISTRIBUTION

The genus *Prochaetoderma* is represented in the bay of Biscay by six identifiable (but unnamed) species and a complex of two or more, as yet undetermined, species (Tables 1, 2). These are zoned vertically into roughly three depth zones: Upper Slope (100-1 000 m), Lower Slope (1 000-3 000 m) and Abyss (including the Abyssal Rise, > 3 000 m). The Upper Slope species (E complex) may be restricted in range to the bay of Biscay and adjacent areas, although shallow collections are few, and data sparse, to the N. and to the S.. Of the three Lower Slope species, two (A, B) are amphi-Atlantic; one (B) extends S. in the eastern Atlantic to off Namibia and the other (A) is restricted to the North Atlantic. The third Lower Slope species (G) is restricted to the eastern Atlantic but is widely distributed from the southern bay of Biscay S. of off Namibia. The three abyssal species have similar differences in range. Two are amphi-Atlantic (C, D), of which one (C) is wide-ranging, reaching to 22°S. in the eastern Atlantic, and the other (D) is restricted to the North Atlantic. The third abyssal species (F) is restricted to the eastern Atlantic but ranges widely from the northern bay of Biscay S. to 33°S.

Table 1

Distribution of Prochaetoderma species in the bay of Biscay ranked by depth

Locality	Depth (Approx.) m	Species						
		E	B	G	A	C	D	F
<i>Northern bay of Biscay</i>								
Grande Vasière (BIOG VII)	100	+						
SARSIA 29	119	+						
THALASSA 73	600-900	+						
THALASSA 73	1 000-1 200	+	+					
SARSIA 65	1 900		+					
BIOGAS Zone 1	2 100-2 200				+			
BIOGAS Zone 2	2 700-2 900				+	+		
BIOGAS Zone 2	3 000-4 000					+		
BIOGAS Zone 3	3 000					+		
BIOGAS Zone 3	4 000-4 200					+	+	?
INCAL Zone 2.3 (= BIOG 3)	4 200-4 300					+		+
BIOGAS Zone 4	3 700					+		
BIOGAS Zone 4	4 700-4 800					+		
<i>Southern bay of Biscay</i>								
SARSIA 40, 56	650-850	+						
THALASSA W357, X304, X322	500-1 000	+						
SARSIA 33, 44	1 750			+				
BIOGAS Zone 6	1 900-2 000		+		+			
BIOGAS Zone 6	2 100-2 400				+			
SARSIA 50	2 379			+				
BIOGAS Zone 5	4 200-4 500					+		
NORATLANTE 111, 113	4 000-4 700					+		

The northern and southern regions of the bay of Biscay are similar both in species composition and in species depth ranges (Table 1). Three species are of very restricted occurrence in the bay : species D, represented by a few juveniles of questionable identity, is an uncommon species of the North Atlantic usually found at depths greater than 4 600 m and known only from 5 specimens. Species F may be more common further from continental margins, as it was collected in greatest numbers (N= 6 maximum per sample) in ABYPLAINE and WALVIS samples. Species G is common along the W. African slope and appears to reach its northern limit in the southernmost bay of Biscay (where SARSIA collections complement those of " THALASSA " 70 and 71). Species A and B are found sympatrically in both the eastern and western Atlantic, species A being the more numerous in the eastern Atlantic and species B the more numerous in the western Atlantic.

Table 2

Geographic distribution of Procheatoderma species occurring in the bay of Biscay

Species	Distribution, Cruise
A	Northwestern Atlantic, northeastern Atlantic from 58°N to southern bay of Biscay ; 1 100-2 897 m (Gay Head-Bermuda transect, INCAL, BIOGAS IV, V, VI, VIII, IX).
B	Northwestern Atlantic, eastern Atlantic from 58°N to 23°S ; 520-2 091 m (Gay Head-Bermuda transect, INCAL, THALASSA 73, SARSIA, ATLANTIS II-31 and 42, BIOGAS IV, VI).
C	Northwestern Atlantic, eastern Atlantic from 55°N to 22°S, off Canary Islands, mid-Atlantic Ridge at Equator ; 2 270 (? 2 160)-5 023 m (Gay Head-Bermuda transect, INCAL, NORATLANTE, WALDA, DISCOVERY, ATLANTIS II-31 and 42, BIOGAS III, IV, V, VI, IX, XI).
D	Northwestern and northeastern Atlantic ; 4 617 (? 4 135)-4 829 m (KNORR 78, INCAL, ? BIOGAS XI).
E	An eastern Atlantic species complex of two or more species from 100 to 1 200 m, Bay of Biscay, off Portugal, and ? Mediterranean (BIOG VII, SARSIA, THALASSA 70, 71, 73, ? POLYMEDE).
F	Eastern Atlantic, Bay of Biscay to 33°S ; 4 184-5 320 m (INCAL, WALDA, ABYPLAINE, WALVIS).
G	Eastern Atlantic, southern Bay of Biscay to 23°S ; 1 261-2 864 m (SARSIA, WALDA, ATLANTIS II-31 and 42).
Cruises included in the data :	
<i>Station biologique de Roscoff</i> : THALASSA 70, 71, 72, 73.	
<i>Centre National pour l'Exploitation des Océans</i> : BIOGAS I-IX, XI ; POLYGAS ; INCAL ; NORATLANTE ; WALDA ; VALVIS.	
<i>Muséum National d'Histoire Naturelle Paris</i> : ABYPLAINE.	
<i>Woods Hole Oceanographic Institution</i> : R/V KNORR Cruise 78 (Nova Scotian Rise) ; R/V ATLANTIS II Cruise 31 and 42 (off W. Africa) ; 17 cruises along the Gay Head (Massachusetts)-Bermuda transect.	
<i>National Institute of Oceanography (England)</i> : R/V SARSIA 12-15 July 1967 ; R/V DISCOVERY 15-20 March 1968 (28°06' - 27°13'N, 13°28' - 15°41'W).	

APLACOPHORES

DIVERSITY

The genus *Prochaetoderma* is represented by twice as many species in the northeastern as in the northwestern Atlantic, where only the four amphi-Atlantic species A, B, C and D occur. The diversity of *Prochaetoderma* species in the bay of Biscay is about the same as that found in the regions off Luanda and Walvis bay. Of the total number of about ten eastern Atlantic *Prochaetoderma* species, four are common to the bay of Biscay-West European Basin and W. Africa.

QUANTITATIVE DATA

Prochaetoderma species are not very abundant in the bay of Biscay and probably randomly distributed. They were taken in 68, or 22.5 %, of 302 POLYGAS, BIOGAS and INCAL samples collected from localities 1 through 6 by several kinds of gear. *Prochaetoderma* species did not occur in samples taken by the Blake trawl (CV), and the Reineck corer (KR) collected *Prochaetoderma* only at one station each at localities 2 and 3, although one-third of the KR samples from Grande Vasière contained *Prochaetoderma* species E. The Sanders sled (DS), USNEL core (KG), and perch trawl (CP) samples which contained *Prochaetoderma* had 38.2 %, 33.8 %, and 13.2 %, respectively, of all *Prochaetoderma* specimens taken by POLYGAS, BIOGAS and INCAL Locality 2.3 cruises. The Oban sled (OS) and Wormley trawl (WS) samples at INCAL locality 2.3 collected *Prochaetoderma* in 3 out of 4 and 4 out of 4 dredge hauls, respectively.

The percentage of samples at each locality 1-6 that contained *Prochaetoderma* species are (excluding Reineck core and Blake dredge samples):

Locality	Percent Samples with <i>Prochaetoderma</i>
1	12.1
2	24.3
3	55.3
4	35.0
5	53.3
6	57.1

Densities of Lower Slope *Prochaetoderma* species A and B are low in the bay of Biscay compared to their densities in the northwestern Atlantic. In box cores sampling a surface area of 0.25 m², species A occurred at densities of 44 m⁻² in the western Atlantic, but only up to 8 m⁻² in the bay of Biscay (Table 3). Species B was scarce in the bay of Biscay and was collected only in low numbers in dredge samples, but in the northwestern Atlantic it has densities of 192 m⁻². The abyssal species C occurred in densities up to 16 m⁻² in the bay of Biscay, with no quantitative data for the western Atlantic.

Species A occurred in some, but not all, BIOGAS samples taken at localities 1, 2, and 6. In intensive sampling of locality 1 (BIOGAS VIII) and locality 2 (BIOGAS IX), species A was scattered in 4 out of 21 samples and 7 out of 25 samples, respectively, at low densities of 4 to 8 m⁻² (Table 3). Species B was taken in about one-half of the dredge samples at locality 6 in low numbers not exceeding 6 individuals. Species C was taken at localities 2, 3, 4, and 5; in 18 quantitative box core samples from locality 3 (BIOGAS XI), it occurred in 12 samples at low densities up to 16 m⁻².

Table 3

Densities of *Prochaetoderma* Species A and C in box cores taken at BIOGAS localities 1, 2 and 3 and variance : mean ratios at each locality

	Total No. Cores	$\frac{S^2}{\bar{X}}$	Box Core No. with <i>Prochaetoderma</i>	Species	
				A	C
BIOGAS VII, Locality 1	21	1.220	KG 142	4	
			KG 144	4	
			KG 145	8	
			KG 157	4	
BIOGAS IX, Locality 2	25	1.260	KG 173	4	
			KG 174	4	
			KG 178	4	4
			KG 179	4	
			KG 181	8	
			KG 183	4	
BIOGAS XI, Locality 3	12	1.302	KG 185	4	
			KG 203		8
			KG 206		4
			KG 207		12
			KG 208		16
			KG 209		12
			KG 210		8
			KG 211		16
			KG 212		4
			KG 213		8
			KG 215		12
KG 216		4			
KG 218		8			

Variance to mean ratios at localities 1, 2, and 3 indicate a random distribution (Table 3) tending toward aggregation. The Upper Slope species complex E occurred in numbers of up to 29 individuals per Reineck corer (BIOGAS VII, Grande Vasière) and is thus probably the most abundant *Prochaetoderma* species in the bay of Biscay. This species complex is also abundant in the southern part of the bay where a single dredge (DS) at 860 m contained 184 specimens.

APLACOPHORES

CONCLUSION

1. At least eight *Prochaetoderma* species occur from 100 to over 4 000 m in the BIOGAS study region, a diversity about the same as other eastern Atlantic regions off western Africa.

2. Four species are common to the E. and northwest Atlantic ; four species are common to the northern and southern east Atlantic ; and two species are both amphi-Atlantic and extend from the northern to southern east Atlantic. An Upper Slope species complex may be restricted in range.

3. The northern and southern regions of the area sampled by BIOGAS are similar in species composition and in species depth ranges.

4. The eastern Atlantic has a more diverse *Prochaetoderma* fauna than the northwest Atlantic.

5. *Prochaetoderma* species were best collected by sleds (DS, OS), by perch and Wormley trawls (CP, WS), and by the USNEL box corer (KG).

6. Numerical abundance of amphi-Atlantic Slope species is greater in the northwestern Atlantic than in the region sampled by BIOGAS. The most abundant species in the bay of Biscay is probably part of an Upper Slope species complex not yet differentiated.

7. The distribution of *Prochaetoderma* in the bay of Biscay is probably random.

GRASSLE, J. F. - 1977 - Slow recolonisation of deep-sea sediment. *Nature* 265, p. 618-619.

JUMARS, P. A. and HESSLER, R. R. - 1976 - Hadal community structure : implications from the Aleutian Trench. *J. Mar. Res.*, 34, p. 547-560.

SHELTEMA, A. H. - 1981 - Comparative morphology of the radulae and alimentary tracts in the Aplacophora. *Malacologia* 20, p. 361-383.

29.

LES POLYPLACOPHORES

P. KAAS (*)

RÉSUMÉ. — Douze espèces de chitons (Mollusca, Polyplacophora) des eaux profondes du golfe de Gascogne ont été récoltées par les campagnes « Jean Charcot » 1968, Noratlante 1969, Biaçores 1971, « Thalassa » 1972-1973, Biogas 1973-1974 et Cymor 1981. Cinq espèces étaient nouvelles (Kaas, 1979). *Leptochiton alveolus* (M. Sars in Loven, 1846) et *Placiphorella (Placophoropsis) atlantica* (Verrill et Smith, 1882) sont les deux seules espèces récoltées par les campagnes BIOGAS.

ABSTRACT. — Twelve species of chitons (Mollusca, Polyplacophora) from deep parts of the bay of Biscay have been procured by the expeditions « Jean Charcot » 1968, Noratlante 1969, Biaçores 1971, « Thalassa » 1972-1973, Biogas 1973-1974 and Cymor 1981, of which five proved to be new to science (Kaas, 1979). Of these the BIOGAS expeditions only procured two species, viz *Leptochiton alveolus* (M. Sars in Loven, 1846) and *Placiphorella (Placophoropsis) atlantica* (Verrill and Smith, 1882).

polyplacophora, golfe de Gascogne.
polyplacophora, bay of Biscay.

INTRODUCTION

Seuls quatre spécimens de Polyplacophores appartenant à deux espèces de mers profondes ont été récoltées par les campagnes BIOGAS II, III, V et VI. Dans un travail précédent publié en 1979 ont été décrites ces deux espèces.

SYSTÉMATIQUE

Famille Leptochitonidae

Genre *LEPTOCHITON* Gray, 1847.

Leptochiton alveolus (M. Sars MS, Loven, 1846).

Leptochiton alveolus ; Kaas, 1979 : 15 ; 1981 : 223, fig. 8, 10 A-B (bibliographie et synonymie).

(*) Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, postbus 9517, 2300 RA, Leiden, Pays-Bas.

POLYPLACOPHORES

Matériel : hors zone, DS 34 - 1 031 m, 1 spécimen désarticulé ; station 4, CP 16 - 4 825 m, 1 spécimen enroulé ; station 6, CP 07 - 2 170 m, 1 spécimen enroulé. Tous les spécimens sont déposés au Muséum National d'Histoire naturelle, Paris.

L. alveolus est une espèce de mer profonde, à répartition cosmopolite, qui a été décrite par LOVEN des eaux scandinaves (Bohuslän en Suède et Bergen en Norvège). Actuellement elle est connue sous une dizaine de noms différents depuis 73°N. jusqu'au 50°S. dans les trois océans, toujours à une profondeur dépassant 100 m (KAAS, 1981). La récolte à la station 6 a étendu la répartition bathymétrique de l'espèce jusqu'à 4 825 m.

Famille Mopaliidae

Genre *PLACIPHORELLA* Dall, 1879.

Sous-genre *Placophoropsis* PILSBRY, 1983.

Placiphorella (Placophoropsis) atlantica (Verrill et Smith, 1882).

Placophora (Euplacophora) atlantica Verrill et Smith, 1882 : 365.

Plaxiphora (Placophoropsis) atlantica ; PILSBRY, 1893 : 313, pl. 66, fig 18-24, pl. 65, fig. 73-75.

Chiton coronatus P. Fischer MS., Locard, 1898 : 100, pl. 4, fig. 23-26.

Placophoropsis atlantica ; THIÈLE, 1909 : 32.

Plaxiphora atlantica ; DAUTZENBERG, 1927 : 231.

Plaxiphorella (Placophoropsis) atlantica ; THIÈLE, 1929 : 11, fig. 5 ; KAAS, 1979 : 30.

Matériel : hors zone, CV 22 - 1 331 m, 1 spécimen MNHN, Paris.

P. atlantica n'a été trouvée que dans l'océan Atlantique N., depuis la côte orientale des Etats-Unis (VERRILL et SMITH) jusqu'à la côte occidentale de l'Afrique du N. (LOCARD), y compris les îles des Açores (DAUTZENBERG, KAAS) et enfin dans le golfe de Gascogne.

CONCLUSION

Les dragages effectués pendant les campagnes « Jean Charcot » 1968, Noratlante 1969, Biagores 1971, « Thalassa » 1972-1973, Biogas 1973-1974 et Cymor 1981 ont procuré une douzaine de polyplacophores, soit :

Leptochitonidae : 1, *Leptochiton asellus* (Gmelin, 1791) ; 2, *L. alveolus* (Loven, 1846) ; 3, *L. cancellatus* (Sowerby, 1840) ; 4, *L. leloupi* Kaas, 1979 ; 5, *L. tenuis* Kaas, 1979 ; 6, *L. sp. 1* Kaas, 1979 ; 7, *L. sp. 2* Kaas, 1979 ; Hanleyidae : 8, *Hanleya hanleyi* (Bean in Thorpe, 1844) ; Ischnochitonidae : 9, *Connexochiton platynomenus* Kaas, 1979 ; 10, *Ischnochiton (Stenosemus) albus* (Linnaeus, 1767) ; 11, *Ischnochiton (Stenosemus) exaratus* (Sars, 1878) ; Mopaliidae : 12, *Placiphorella (Placophoropsis) atlantica* (Verrill et Smith, 1882).

POLYPLACOPHORES

Les espèces ont été capturées comme suit :

Esp. N°	J. Charcot 1968	Noratlante 1969	Biaçores 1971	Thalassa 1972-73	Biogas 1973-4	Cymor 1981	Bathymétrie
1	4	0	0	0	0	0	153-158
2	0	0	0	13	3	0	780-4 825
3	0	0	0	5 (*)	0	0	330-920
4	0	0	0	4 (*)	0	0	800-1 085
5	0	0	0	8 (*)	0	0	800-1 080
6	0	0	0	1(*)	0	0	511
7	0	0	0	1	0	0	800
8	0	0	0	2	0	0	200-300
9	0	0	0	3 (*)	0	0	800-1 050
10	0	0	1	0	0	0	815
11	0	0	0	4	0	1	850-2 580
12	0	2	2	2	1	0	1 070-1 470

(*) Spécimens < 4 mm de longueur.

Les campagnes de la « Thalassa » ont récolté un certain nombre de petites espèces de taille inférieure à 4 mm. C'est probablement les engins employés, différents de ceux utilisés sur le « Jean Charcot », qui permettent d'expliquer cette différence.

La biologie des espèces des mers profondes est encore inconnue.

DAUTZENBERG, P. - 1927 - Mollusques provenant des campagnes scientifiques du prince Albert I^{er} de Monaco dans l'océan Atlantique et dans le golfe de Gascogne. *Résult. Camp. Scient. Albert I^{er}*, 72 : 1-400, pl. 1-9.

LOCARD, A. - 1898 - Mollusques testacés, 2. *Exp. Sci. Travailleur Talisman* : 1-515, pl. 1-18.

LOVEN, S. - 1846 - Index Molluscorum littora Scandinaviae occidentalia habitantium. *Öfvers. K. Vetensk Akad. Förh.*, 3 : 134-160.

KAAS, P. - 1979 - On a collection of Polyplacophora (Mollusca, Amphineura) from the bay of Biscay. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, Paris, 4^e Ser., A (1) : 13-31, pl. 1-5.

- - 1981 - Scandinavian species of *Leptochiton* Gray, 1847 (Mollusca, Polyplacophora). *Sarsia*, 66 : 217-229, fig. 1-10.

PILSBRY, H. A. - 1893 - Monograph of the Polyplacophora. In G. W. Tryon, manual of Conchology, 14 : 129-350, pl. 31-68. (Acad. Nat. Sci., Philadelphia).

THIELE, J. - 1909 - Revision des Systems des Chitonen. *Zoologica Stuttg.*, 22 : 1-70, pl. 1-6.

- - 1929 - Handbuch der systematischen Weichtierkunde, 1, Classis Loricata : 1-22, fig. 1-22 (Gustav Fischer, Jena).

VERRILL, A. E. et SMITH, S. I. - 1882 - In : A. F. VERRILL, notice of the remarkable fauna occupying the outer banks off the southern coast of New England, n° 7, and some additions to the fauna of Vineyard Sound. *Am. J. Sci.*, 3d ser. 24 : 360-371.

30.

CÉPHALOPODES

S. V. BOLETZKY (*)

RÉSUMÉ. — On donne la liste des céphalopodes récoltés au cours des campagnes BIOGAS 4, 5, 6, 9 et 11, ainsi que quelques observations sur les spécimens étudiés. Le groupe des calmars oegopsides est représenté par les genres *Teuthowenia* Chun, 1910, *Chiroteuthis* Orbigny, 1839 et *Histioteuthis* Orbigny, 1841 ; celui des octopodes cirromorphes (sous-ordre des Cirrata) par deux œufs appartenant à des espèces non encore identifiées.

ABSTRACT. — *The cephalopods collected during the cruises BIOGAS 4, 5, 6, 9 and 11 are listed and discussed. The oegopsid squids are represented by three genera : Teuthowenia Chun, 1910, Chiroteuthis Orbigny, 1839, and Histioteuthis Orbigny, 1841. The finned octopods (Cirrata) are represented by two eggs which belong to species not yet identified.*

céphalopodes, calmars oegopsides, octopodes cirrates, golfe de Gascogne.
cephalopods, oegopsid squids, cirrate octopods, bay of Biscay.

INTRODUCTION

Contrairement aux céphalopodes des eaux côtières, ceux des grands fonds sont encore peu connus du fait d'un faible rendement de la plupart des engins de pêche disponibles pour un travail très exigeant. En effet, il s'agit de ramener des animaux non seulement fragiles, mais aussi très mobiles et capables d'éviter les filets de faible envergure, d'une profondeur importante à la surface avant de pouvoir les récupérer à bord du bateau. Cette phase finale de l'opération, la mise à bord du filet et le tri sur le pont, est particulièrement destructrice pour les petits céphalopodes peu musculeux de type macroplanctonique plus que franchement nectonique qui représentent souvent la majorité des spécimens capturés en eau profonde. Dans ces conditions, il est naturel que le nombre des céphalopodes récoltés au cours des campagnes BIOGAS ne soit pas très important.

Les échantillons étudiés comprennent deux types de spécimens :

- a) quelques petits calmars oegopsides capturés très certainement au-dessus du fond, soit pendant la descente, soit pendant la remontée du filet,
- b) quelques œufs de très grande taille dont deux ont pu être identifiés comme appartenant à des octopodes cirrates ; ces œufs proviennent du fond.

(*) C.N.R.S., Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France.



CÉPHALOPODES

Parmi les spécimens du premier groupe, quelques-uns sont relativement bien conservés, alors que la majorité sont détériorés et incomplets. Quant aux œufs récoltés, ils sont assez bien conservés, mais leur identification pose un certain nombre de problèmes. Dans un premier temps, il faut vérifier pour chaque spécimen s'il s'agit bien d'un œuf de céphalopode puisqu'on sait que certains gastéropodes produisent des œufs très semblables à ceux des cirrates, en particulier pour l'aspect de la coque assez rigide. Dans l'état actuel de nos connaissances, seule la présence d'un embryon reconnaissable comme céphalopode peut servir à l'identification. Il reste enfin à vérifier si l'embryon présente effectivement les caractéristiques de cirrates, car des œufs de taille assez grande entourés d'une coque rigide sont également connus chez certains décapodes (*Rossia* de la famille des sépiolidés). Dans la discussion, on reviendra sur ce dernier point.

Pour la connaissance du développement et de la biologie de reproduction des octopodes cirrates, trop souvent ignorés dans les textes synthétiques, les spécimens récoltés au cours des campagnes BIOGAS 5 et 6 ont un très grand intérêt (BOLETZKY, 1978-79, 1982).

Taleau I
Liste des spécimens

Campagne	Station	Genre identifié ou type de spécimen	Taille en mm (ML = long.manteau)	
BG 4	DS 58	<i>Teuthowenia</i> sp.	1,5 ML	
		<i>Teuthowenia</i> sp.	2,5 ML	
		<i>Teuthowenia</i> sp.	3,5 ML	
		<i>Teuthowenia</i> sp.	4,5 ML	
BG 5	CV 40	1 œuf de cirrate		
BG 6	DS 81	1 œuf de cirrate		
	CP 21 (a)	2 calmars œgopsides non identifiés	2,5 ML	
BG 9	CP 32	<i>Chiroteuthis</i> sp.	55 ML	
		<i>Chiroteuthis</i> sp.	40 ML	
		<i>Teuthowenia</i> sp.	65 ML	
		<i>Teuthowenia</i> sp.	45 ML	
		CP 33	<i>Histioteuthis</i> sp.	8 ML
			<i>Teuthowenia</i> sp.	45 ML
BG 11	CP 36	<i>Teuthowenia</i> sp.	12 ML	
		<i>Chiroteuthis</i> sp.	70 ML	

1. OBSERVATIONS

1.1. TEUTHOWENIA SP.

Il s'agit d'une forme de calmar oegopside très caractéristique appartenant à la famille des Cranchiidae (sous-famille des Taoniinae) : calmars peu musculeux équipés d'un dispositif assurant leur flottabilité par l'accumulation de chlorure d'ammonium dans certaines cavités du corps (CLARKE,

1966 ; DENTON et GILPIN-BROWN, 1973). L'état de conservation des spécimens ne permet pas une identification absolument certaine de l'espèce ; il s'agit très probablement de *T. megalops* (Prosch, 1849), espèce très connue en Atlantique, de profondeurs relativement faibles jusqu'aux grandes profondeurs au-delà de 2 000 m (JOUBIN, 1933 ; DILLY et NIXON, 1976 ; VOSS, 1980). Le développement juvénile de cette espèce, alors appelée *Taonius megalops*, a été décrit en détail par DILLY et NIXON (1976).

.2. *CHIROTEUTHIS* SP.

Les trois spécimens conservés sont très détériorés, les tentacules manquent, et un individu est représenté par le seul complexe palléal. Quant à ce dernier, il s'agit d'un manteau d'une longueur de 4 cm. Pour l'espèce *C. veranyi*, à laquelle les spécimens pourraient appartenir, cette taille correspond à la phase de transition entre la forme juvénile très allongée, appelée stade « Doratopsis », et la forme adulte (CHUN, 1910 ; ADAM, 1952 ; CLARKE, 1966 ; ANKEL, 1969). Ces animaux ne sont certainement pas des nageurs très rapides. Chez la forme juvénile, c'est la partie postérieure de la tête, très allongée, qui fonctionne en flotteur grâce à l'accumulation de chlorure d'ammonium, alors que chez l'adulte, c'est surtout le tégument des bras ventraux qui assure cette fonction (DENTON et GILPIN-BROWN, 1973). *C. veranyi* (Férussac, 1835) est connu de l'Atlantique aussi bien que du Pacifique, à des profondeurs allant de 150 m jusqu'à plus de 2 000 m.

3. *HISTIOTEUTHIS* SP.

Le genre *Histioteuthis*, remarquable par la taille très différente des deux yeux ainsi que par le grand nombre de photophores tégumentaires, est représenté par un seul spécimen de petite taille appartenant probablement à *H. bonnellii* (Férussac, 1835). Cette espèce est très répandue en Atlantique et en Méditerranée (CLARKE, 1966 ; VOSS, 1969). Comme chez les formes précédentes, il s'agit de nageurs assez lents que l'on capture en règle générale à partir d'une profondeur de 100 m, jusqu'à 800 m dans le cas de *H. bonnellii*.

4. OEUFS DE CIRRATA

Deux échantillons contiennent des œufs que l'on peut identifier grâce à la présence d'un embryon. Parmi les œufs des échantillons BG 6-CP 13, 16, 20, 21 ; BG 11-CP 36, KG 203, certains pourraient bien appartenir à une ou plusieurs espèces de cirrate, mais en l'absence d'embryon reconnaissable, il n'est pas indiqué de tenter l'identification dès maintenant. Les deux seuls spécimens identifiés ont déjà été décrits (BOLETZKY, 1982, BOLETZKY, 1978-79), et nous nous limiterons ici à un bref rappel des données accompagné de quelques figures.

CÉPHALOPODES

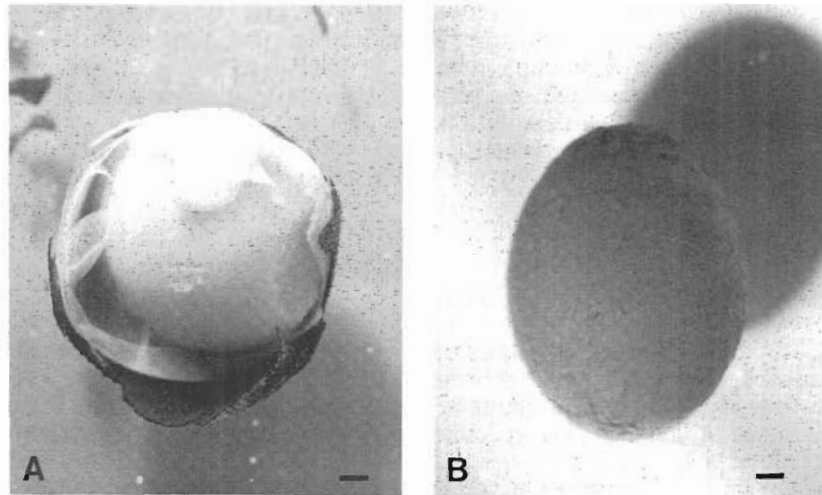


Fig. 1. — Œufs d'octopodes cirrates. A : spécimen provenant de BG 5-CV 40. B : spécimen provenant de BG 6-DS 81, montrant la coque rigide encore intacte.

Le spécimen provenant de BG 5-CV 40 est un œuf dont la coque externe, brune, a été brisée ; ses dimensions originelles ne peuvent qu'être estimées de manière approximative (diamètre entre 12 et 15 mm). La surface de la coque est finement sculptée (fig. 1A), avec un réseau de crêtes formant un dessin hexagonal se terminant en crêtes confluentes du côté du seul pôle conservé de la coque (fig. 2). L'embryon est couché sur la masse vitelline (sac vitellin externe) encore très volumineuse, d'un diamètre de près de 10 mm (fig. 1A). Le corps de l'embryon mesure environ 4 mm en longueur, les bras sont très courts (1 mm), mais présentent chacun une rangée d'ébauches de ventouses sous forme de bourrelets. La nageoire gauche qui seule est conservée mesure 3 mm, avec une longueur antéro-postérieure de 2 mm à sa base. A l'heure actuelle, il est impossible de déterminer le genre et l'espèce à laquelle appartient ce spécimen.

Le spécimen provenant de BG 6-DS 81 est très bien conservé. La coque intacte (fig. 1B), de forme ovoïde et de couleur beige, mesure 12 × 9 mm. Les deux extrémités sont marquées par des crêtes disposées de manière irrégulière. Le sac vitellin externe de l'embryon mesure environ 10 mm (fig. 3). L'embryon proprement dit mesure 6 mm en longueur totale, le manteau ayant une longueur d'environ 5 mm.

Les bras de l'embryon ont une longueur d'environ 1,5 mm. Ils présentent chacun une rangée d'ébauches de ventouses sous forme de bourrelets (fig. 4). La transparence des tissus du manteau permet de voir le sac vitellin interne unilobé (fig. 3, 4) et le complexe des organes groupés du côté ventral : les branchies situées de part et d'autre de l'intestin, les cœurs branchiaux, ainsi qu'une masse centrale contenant le cœur artériel et les organes de digestion. L'envergure des nageoires est relativement grande. Comme dans le cas du spécimen précédent, une identification au niveau du genre et de l'espèce n'est pas encore possible.

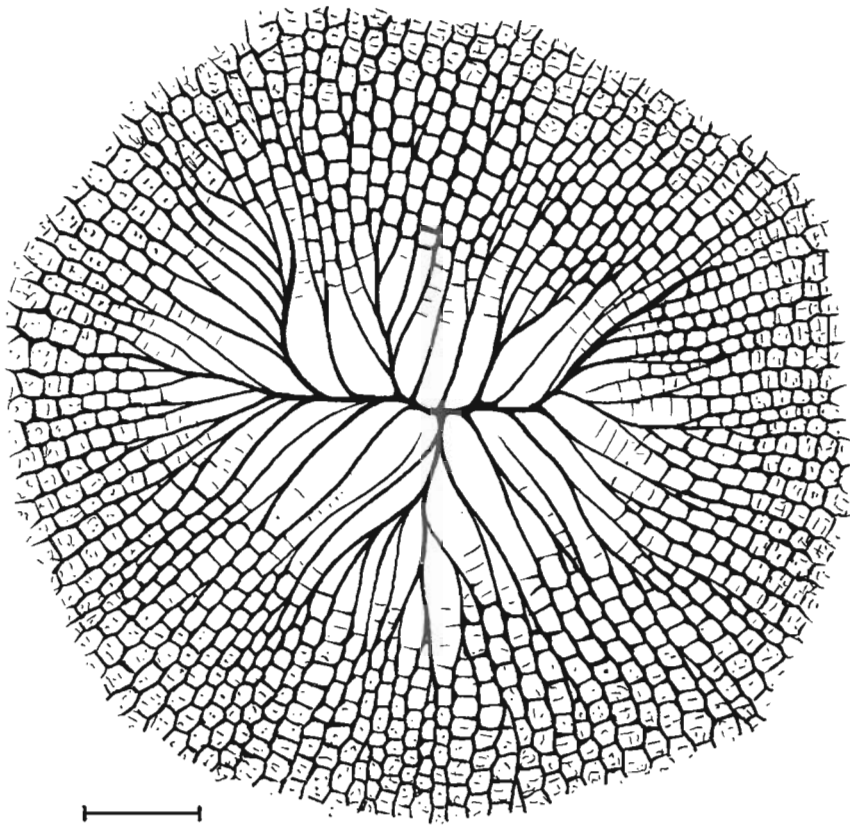


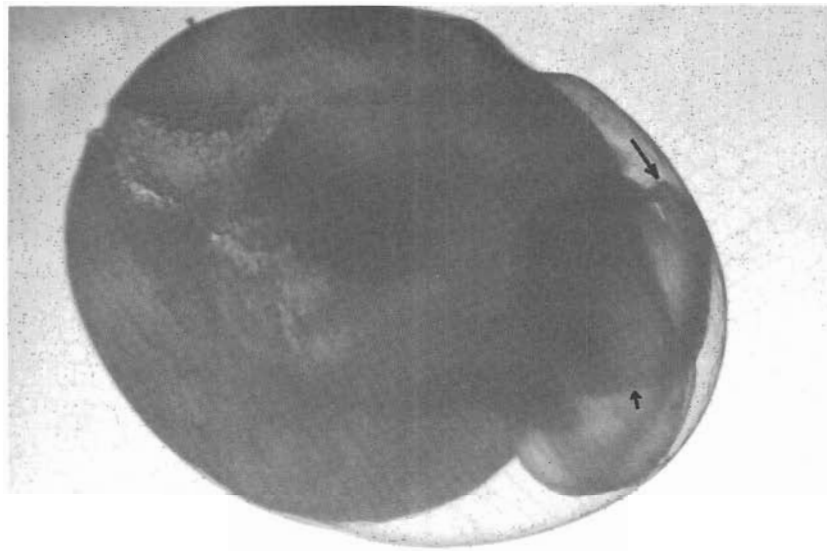
Fig. 2. — Détail du dessin des crêtes sur la coque du spécimen de la figure 1A.

2. DISCUSSION

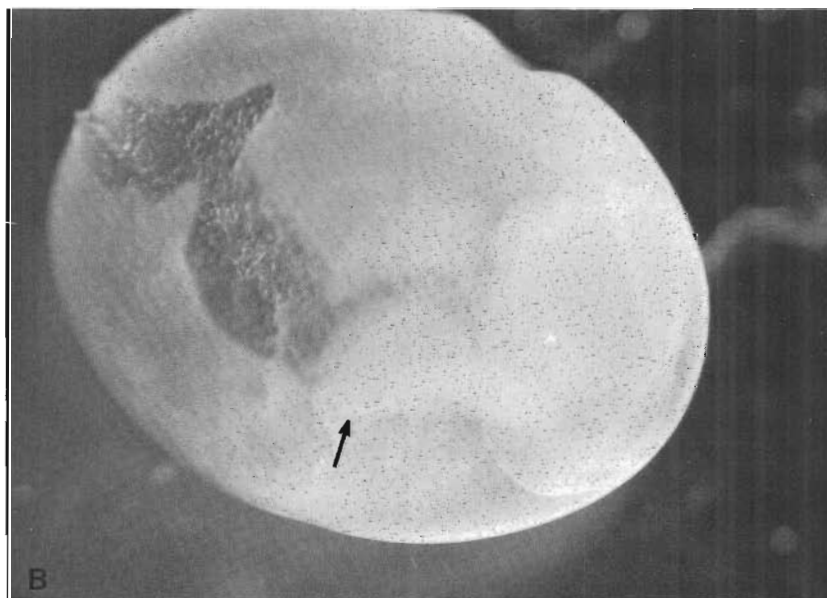
Les calmars oegopsides récoltés au cours des campagnes BIOGAS représentent une faune méso- et bathypélagique relativement bien connue. L'identification des espèces pose néanmoins des problèmes lorsque les spécimens sont incomplets ou mal conservés. Ce matériel exige une préparation souvent difficile qui commence dès le tri du matériel à bord du bateau et se poursuit pendant la fixation des spécimens qu'il faut protéger autant que possible contre les déformations irréversibles. Dans le cadre de prélèvements de routine, ce type de préparation est difficile à réaliser.

Ce problème se pose moins régulièrement lorsqu'il s'agit de spécimens plus résistants tels que les œufs des cirrates qui sont protégés par une coque rigide. Celle-ci peut en revanche ralentir la pénétration d'un liquide de fixation. Une perforation pratiquée dans la coque peut améliorer cette

CÉPHALOPODES



A



B

Fig. 3. — L'œuf présenté dans la figure 1B, après l'enlèvement de la coque rigide, photographié sous lumière transmise (A) et sous lumière incidente (B). Le chorion est éclaté et laisse entrevoir la masse vitelline fendue. La petite flèche indique le sac interne, les grandes flèches indiquent les nageoires.

pénétration, mais implique le risque de la destruction de certaines structures superficielles de l'embryon. Le bon état de conservation du spécimen de BG 6-DS 81 qui a été fixé au formol sans que la coque ait été perforée, montre la valeur de cette méthode (rappelons qu'il est indiqué d'utiliser du formol neutre à une concentration de 4 %).

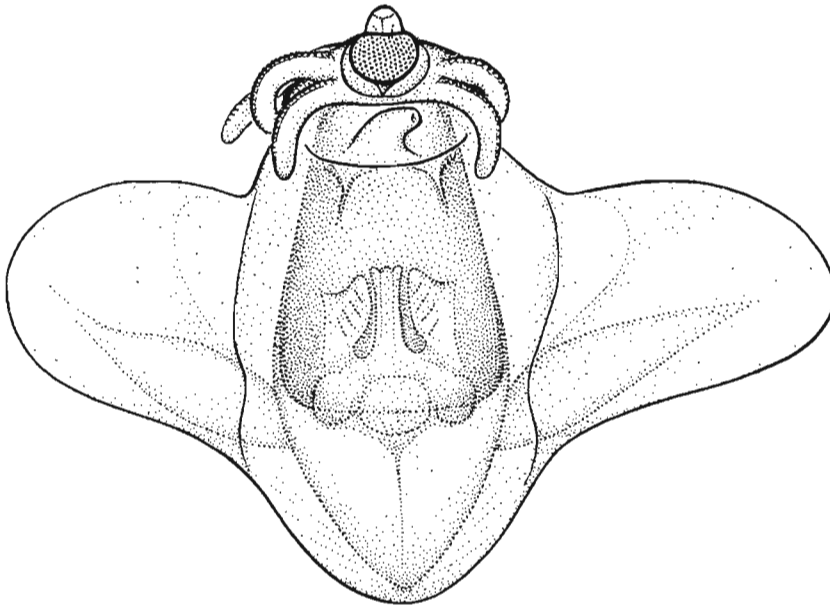


Fig. 4. — Vue ventrale de l'embryon présenté dans la figure 3, séparé de son sac vitellin externe. mb = masse buccale, v = vitellus (en section), ev = ébauches de ventouses, e = entonnoir, svi = sac vitellin interne, i = intestin, b = branchie, cb = cœur branchial, n = nageoire. Echelle = 1 mm.

Quant à l'identification de ces œufs, j'ai déjà insisté sur la nécessité d'éliminer d'entrée tout ce qui pourrait appartenir à des gastéropodes. Seule la présence d'un embryon de céphalopode reconnaissable peut servir de confirmation en ce qui concerne l'identification de la classe. Étant donné la présence d'une coque rigide chez l'œuf de certains décapodes (*Rossia*), il reste à savoir si l'embryon observé présente bien les caractéristiques d'un octopode cirrate, notamment une couronne brachiale typique, avec huit bras clairement différenciés. L'aspect des nageoires, à lui seul, peut être trompeur, comme l'exemple des problèmes rencontrés chez un autre sépiolidé (*Heteroteuthis*) l'a montré (BOLETZKY, 1978). Dans l'état actuel de nos connaissances sur la distribution bathymétrique des sépiolidés, et plus particulièrement des Rossiinae, d'une part, et des cirrates de l'autre, le mélange des deux dans une même zone de profondeur paraît peu probable.

CÉPHALOPODES

De plus, la forme globulaire des œufs des sépiolidés connus jusqu'ici est assez distincte de la forme ovoïde, parfois très allongée, des œufs de cirrates déjà observés (BOLETZKY, 1982). Mais tant que nous ne connaissons pas toutes les variations possibles dans les deux groupes, il est préférable d'envisager certains dangers de confusion qui seront d'autant plus réels que l'état de conservation du matériel étudié sera mauvais.

En conclusion, les deux spécimens embryonnaires représentant le groupe des octopodes cirrates ont déjà fourni des renseignements très importants sur certains aspects du développement embryonnaire et de la biologie de reproduction de ces formes encore peu connues, renseignements que l'on peut exploiter dans l'étude comparative à peine ébauchée (BOLETZKY, 1982) qui sera poursuivie afin d'intégrer les données fournies par d'autres campagnes de prospection.

- ADAM, W. - 1952 - Céphalopodes. *Résult. scient. Expéd. océanogr. Belg.* (1948-49), 3, 3, p. 1-142.
- ANKEL, W. E. - 1969 - *Doratopsis vermicularis* (Rüppell 1844) - Bericht und Betrachtung. *Natur und Museum*, 99, p. 230-243.
- BOLETZKY, S. v. - 1979 - Premières données sur le développement embryonnaire du sépiolidé *Heteroteuthis* (Mollusca, Cephalopoda). *Haliotis*, 9, p. 81-84.
- BOLETZKY, S. v. - 1978-79 - Nos connaissances actuelles sur le développement des octopodes. *Vie Milieu*, 28-29 (1 AB), p. 85-120.
- BOLETZKY, S. v. - 1982 - On eggs and embryos of cirromorph octopods. *Malacologia*, 22, p. 197-204.
- CHUN, C. - 1910 - Die Cephalopoden. *Wiss. Ergebn. dt. Tiefsee-Exped. « Valdivia »*, 18, p. 1-552.
- CLARKE, M. R. - 1966 - A review of the systematics and ecology of oceanic squids. *Adv. mar. Biol.*, 4, p. 91-300.
- DENTON, E. J. et GILPIN-BROWN, J. B. - 1973 - Floatation mechanisms in modern and fossil cephalopods. *Adv. mar. Biol.*, 11, p. 197-268.
- DILLY, P. N. et NIXON, M. - 1976 - Growth and development of *Taonius megalops* (Mollusca : Cephalopoda), and some phases of its life cycle. *J. Zool., Lond.*, 179, p. 19-83.
- JOUBIN, L. - 1933 - Notes préliminaires sur les céphalopodes des croisières du DANA (1921-1922). 4^e partie. *Ann. Inst. Océanogr.*, 13, p. 1-49.
- VOSS, N. A. - 1969 - A monograph of the Cephalopoda of the N. Atlantic. The family Histiotuthidae. *Bull. Mar. Sci.*, 19, p. 713-867.
- VOSS, N. A. - 1980 - A generic revision of the Cranchiidae (Cephalopoda : Oegopsida). *Bull. Mar. Sci.*, 30, p. 365-412.

31.

PRELIMINARY REPORT ON MYODOCOPINE OSTRACODA (CYPRIDINOIDEA)

L. S. KORNICKER (*)

RÉSUMÉ. — Sur les dix-huit espèces d'Ostracodes Cypridinoida citées dans ce travail préliminaire, trois sont identifiées ; les quinze restantes sont rapportées à un genre sans être nommées. Le nombre d'espèces diminue avec la profondeur. Quelques espèces sont parasitées par des Isopodes.

ABSTRACT. — Of the 18 species of cypridinoid Ostracods in this preliminary report, 3 are identified ; the remaining 15 are referred to genera but otherwise are left in open nomenclature. The number of species decreases with depth of collecting. Some specimens are parasitized by isopods.

ostracoda, cypridinoidea, bathyal, abyssal, golfe de Gascogne.
ostracoda, cypridinoidea, bathyal, abyssal, bay of Biscay.

The Cypridinoid comprises 5 families of which 3 are represented in the collections. The 2 unrepresented families are usually sparse or absent at bathyal and abyssal depths. A relatively large number of species (18) are in the collections (Table 1, Appendix I). The number decreases with depth : 10 species between 1 000-2 000 m ; 8 species between 2 000-3 000 m ; 4 species between 3 000-4 000 m ; and 4 species between 4 000-5 000 m. No Cypridinoid were collected below 4 825 m.

Of the 3 species referred to known species, *Prionotoleberis pax* collected at 100 m has previously been reported off Mauritania at 96-338 m (KORNICKER and CARAION, 1974 : 37). *Azygocypridina imperialis* is widespread in the N. Atlantic at bathyal depths (ATHERSUCH, 1980 : 141). *Gigantocypris muelleri* has been collected frequently in midwater trawls at bathyal and abyssal depths in the N. and S. Atlantic (POULSEN, 1962 : 17).

Two of the genera represented are given considerable range extensions. *Hadacypridina*, in the present collections at 3 250-3 742 m, has been reported previously only at 5 340-6 000 m in the S. Pacific (KORNICKER, 1975 : 126). An unusual species, in the present collections at 1 980-2 338 m, is referred questionably to *Archasterope*. That genus has been reported previously only from 180 m southeast of Australia (POULSEN, 1965 : 339).

(*) National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C.

Table 1
Taxa and depth range

Taxon		Depth range m
Cypridinidae		
1.	<i>Gigantocypris muelleri</i>	1 970-4 721
2.	<i>Azygocypridina imperialis</i>	1 913-2 828
3.	<i>Paradoloria</i> species A	1 031-2 147
4.	<i>Paradoloria</i> species B	2 147
5.	<i>Metavargula</i> species A	1 560-4 228
6.	<i>Vargula</i> ? species A	4 125-4 825
7.	<i>Hadacypridina</i> species A	3 250-3 742
Philomedidae		
8.	<i>Philomedes</i> species A	1 560-2 847
9.	<i>Philomedes</i> species B	1 031
10.	<i>Angulorostrum</i> species A	1 980-2 006
Cylindroleberididae		
11.	<i>Archasterope</i> ? species A	1 980-2 338
12.	<i>Parasterope</i> species A	1 560
13.	<i>Parasterope</i> species B	3 250-3 742
14.	<i>Synasterope</i> species A	4 125-4 715
15.	<i>Synasterope</i> species B	2 165-2 906
16.	<i>Synasterope</i> species C	2 147
17.	<i>Prionotoleberis</i> species A	1 845-1 913
18.	<i>Prionotoleberis pax</i>	100

Cyproniscid isopods have been reported as parasites of ostracodes elsewhere (KORNICKER, 1975 : 56). Their distribution in the present collections is as follows :

Sample	Host Ostracoda
DS-41	<i>Metavargula</i> species A, <i>Parasterope</i> species B
DS-57	<i>Synasterope</i> species B
DS-60	<i>Parasterope</i> species B
DS-75	<i>Parasterope</i> species B
CP-23a	<i>Metavargula</i> species A, <i>Archasterope</i> ? species A
CP-37	<i>Philomedes</i> species A

In the final report some of the species now left in open nomenclature may be referred to previously known species. Even so, it is already evident that the BIOGAS collections will add materially to our knowledge of Cypridinoid in the N. Atlantic.

The material analyzed in this study has been sorted by the Centre national de tri d'océanographie biologique (CENTOB).

ATHERSUCH, J. - 1980 - The genus *Azygocypridina* Sylvester-Bradley (Crustacea : Ostracoda with particular reference to *A. imperialis* (Stebbing, 1901). *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)* 39 (3) : 139-160.

KORNICKER, L. S. - 1975 - Antarctic Ostracoda (Suborder Myodocopina). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 163 : 720 pages.

KORNICKER, L. S. and CARAION, Fr. El. - 1974 - W. African Myodocopid Ostracoda (Cylindroleberididae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 179 : 78 pages.

POULSEN, E. M. - 1962 - Ostracoda-Myodocopa, 1 : Cypridiniformes-Cypridinidae. *Dana Reports*, 57 : 414 pages.

POULSEN, E. M. - 1965 - Ostracoda-Myodocopa, 2 : Cypridiniformes-Rutidermatidae, Sarsiellidae and Asteropidae. *Dana Reports*, 65 : 484 pages.

OSTRACODES (MYODOCOPINES)

Appendix I. Table 2

*Number of specimens of each species in samples from BIOGAS I-IX
(For names of species assigned to numbers see Table 1)*

Cruise and Sample number	Depth M	Species																	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
STATION 1																			
DS-11	2 205				5			1											
DS-13	2 165		1		10			31								1			
DS-32	2 138				26			1			1								
DS-35	2 226				10			14											
DS-36	2 147		350	1	4			80										3	
DS-37	2 110				35						1								
DS-38	2 138				15			1											
DS-62	2 175				39			11											
DS-63	2 126		1		84			2			1								
DS-64	2 156				17														
DS-71	2 194				40			1											
KR-37	2 205							1											
CP-01	2 245				1														
CP-02	2 177	1																	
CP-08	2 177				3			3											
CP-08a	2 177				5			1											
CP-09	2 171				3			51											
CP-09a	2 171				5			64											
CP-28	3 380	1																	
CP-32	2 170	2																	
CP-33	2 115	2																	
CP-34	1 970	1			12														
CP-37	2 175				7			3											
KG-144	2 225							1											
KG-145	2 170							1											
KG-147	2 190										1								
KG-148	2 170				3			4											
KG-149	2 165										1								
KG-151	2 205		1																
KG-156	2 207							2											
KG-157	2 227							4											
KG-158	2 167				1			1											
STATION 2																			
DS-31	2 813		15		1			17											
DS-41	3 548		6										2						
DS-57	2 906		1															1	
DS-60	3 742				2	1						2							
DS-73	2 805	1			1														
DS-74	2 777		2					1											
DS-75	3 250				1		1						1						
NA-04(2)	2 794		2																
NA-05(3)	4 160				82														
NA-20	2 700		1																
CV-38	2 695		1																
CP-12	2 925	1																	
KG-172	2 820		1																
KG-173	2 740		1																
KG-176	2 807		1																
KG-178	2 770		2																
KG-180	2 847							1											
KG-185	2 826		1																

OSTRACODES (MYODOCOPINES)

Cruise and Sample number	Depth M	Species																	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
STATION 3																			
DS-55	4 125						1						1						
DS-76	4 228					2	6												
DS-77	4 240					3													
CP-13	4 134		2																
STATION 4																			
DS-78	4 706																	2	
DS-79	4 715	1						1										1	
CP-15	4 715	1																	
CP-16a	4 825							1											
CP-17	4 706	2																	
CP-18	4 721	1																	
STATION 5																			
DS-48	4 203					1													
DS-53	4 425							2											
CP-21	4 453	1																	
CP-21a	4 453	1																	
CP-22	4 475	1																	
STATION 6																			
DS-49	1 845						8												1
DS-50	2 124			1			62												
DS-51	2 430		3															1	
DS-52	2 006						167		1		4								
DS-87	1 913		3				110		1										1
DS-88	1 894						1												
CV-33	2 963	1																	
CP-23a	1 980						103				15	2							
CP-24	1 995						2												
CP-24a	1 995						36												
Hors-ZONE																			
DS-05	2 250			7			28		1										
DS-06	2 090						11												
DS-07	2 170						10												
DS-14	1 560			8			4		1					7					
DS-33	2 338						9		1			2							
DS-34	1 031			15							24								
KR-128																			
Grande Vasière	101																		1
KR-131																			
Grande Vasière	101																		1
KR-137																			
Grande Vasière	101																		1

32.

THE INCIDENCE AND DISTRIBUTION OF CLADOCOPINE, PLATYCOPINE AND PODOCOPINE OSTRACODA IN CERTAIN BIOGAS AND INCAL SAMPLES TAKEN FROM THE DEEPER WATERS OF THE N.E. ATLANTIC.

J. W. NEALE (*)

RÉSUMÉ. — La faune des Ostracodes profonds de l'Atlantique N.E. est caractérisée par les *Polycope*, *Cytherella*, *Bairdoppilata*, *Macrocypris*, *Krithe*, *Cytheropteron* et les podocopines ornées. Les Platycopina (*Cytherella*) sont les plus importants entre 1 000 et 3 000 m mais deviennent très rares au-delà de 3 000 m. Dans ces prélèvements les podocopines ornées ont été trouvées à plus de 3 000 m et *Cytheropteron* seulement à plus de 4 000 m. Les Krithidae représentent la famille dominante d'Ostracodes.

ABSTRACT. — *The deep sea ostracods of the N.E. Atlantic are characterised by Polycope, Cytherella, Bairdoppilata, Macrocypris, Krithe, Cytheropteron and ornate podocopines. The Platycopina (Cytherella) are more important between 1 000 and 3 000 m. than at lower depths where they are very rare. In the present samples the ornate podocopines are only found at depths greater than 3 000 m and Cytheropteron only below 4 000 m. The Krithidae are the dominant ostracod family.*

ostracodes, mer profonde, Atlantique, golfe de Gascogne, répartition, abondance.
ostracods, deep sea, Atlantic, bay of Biscay, distribution, abundance.

INTRODUCTION

In connection with the BIOGAS Project the ostracods (excluding Mydocopina) from BIOGAS IV, V, VI, VII, VIII, and XI were examined, together with those from seven INCAL samples. The faunas present proved of very great interest and give a good picture of the living deep sea faunas which considerably advances our knowledge of their abundance and distribution. The material will enable us to describe many species fully for the first time and also a number of new species which will be described when the necessary dissections and analysis have been completed. Many difficult taxonomic problems arise and so for the purposes of this preliminary report reference is confined to genera and higher categories. The species will be dealt with in detail on a later occasion.

(*) University of Hull, United Kingdom.

OSTRACODES

It has long been known that there is a considerable difference in the ostracods that make up the faunas of the shelf regions and shallower seas compared with those of the deep ocean. The continental shelf faunas are very well known (particularly in Europe) and in the bay of Biscay area have been the subject of reports by various authors including the study of YASSINI (1969) and the check list of McKENZIE *et al.* (1979). In contrast the deep water faunas are only poorly and patchily known. The most detailed work has been carried out by BENSON who has investigated the taxonomy of the ornate deep water Trachyleberididae and Hemicytheridae in a series of papers (BENSON *et al.*, 1972). This has been concerned largely with the evolution of these forms in the late Mesozoic and Tertiary, rather than the distribution of the living faunas in detail. Most of the work was done on the carapace morphology and not the soft parts and appendages although the work is invaluable as an aid in their study. More recently PEYPOUQUET (1977) has made a very detailed and useful study of ostracod faunas and their relationship to depth in which he paid particular attention to the genus *Krithe*.

Other work takes the form of record of individual samples or faunas such as those covered in the "Challenger" Report of BRADY (1880), the paper by TRESSLER (1942) on the ostracods found in deep sea cores taken in an Atlantic traverse and a few other papers. These are almost all based exclusively on the valves and carapaces without the soft parts and appendages and it is difficult to be certain that the material described is indeed living and not sub-fossil. In addition numerous taxonomic problems have been introduced which need detailed work for their solution. The present material allows the clear distinction of living species and the resolution of some of the taxonomic difficulties. The various samples are dealt with briefly below before the general conclusions are given.

THE SAMPLES

The samples contain varying numbers of ostracods and were collected by a number of different methods. In view of this and the small numbers of specimens involved in some instances too much importance should not be attached to some of the numerical data. Nevertheless, it is possible to see certain very notable trends. One set of samples stands very much apart from the others and is dealt with first.

Fourteen of these samples from BIOGAS VII came from a depth of 101 metres and typical of the shallow seas of the continental shelf. They are useful in confirming the pattern that we already know so well from the work of YASSINI (1969). The assemblage consists of 68 specimens (all Podocopina) in which the heavily ornamented species characteristic of shallow water ostracod faunas are well represented. The fauna of these 15 samples consists of *Krithe* 28 specimens (41.2%), *Costa* 25 (36.8%), *Loxoconcha* 6 (8.8%), *Carinocythereis* 3 (4.4%), *Xiphichilus* 2 (2.9%), *Pterygocythereis* 1 (1.5%) and 3 indeterminate specimens. This provides a striking contrast to the rest of the samples examined.

Seven samples of the INCAL material were examined and differ in a number of respects from the BIOGAS material. A larger number of

specimens occurred per sample but this was partly due to the fact that a considerable number of valves and empty carapaces had been picked out. The samples were also taken at somewhat greater depths than the ones above and ranged from 4 796 to 4 829 m. 387 specimens were available giving an average of 55.3 specimens per sample (range 2-142). This may be compared with the BIOGAS samples where the average specimens per sample and variation are respectively VIII-4.3. (1-10) at 2 160 to 2 207 m and XI-10.8 (2-24) at 4 100-4 200 m. Similarly the number of species present in the INCAL material is generally higher than previously with an average of 8.7 (range 2-15). This compares with the BIOGAS samples which are respectively VIII-2.4 (1-4) and XI-4.3 (1-8).

In the INCAL fauna Platycopina are absent but the Cladocopina are well developed with 51 specimens (13.2%). Bairdiacea are important with 28 specimens (7.2%) but the Krithidae are much reduced with only 33 specimens making up 8.5% of the fauna. The ornate podocopids show a big increase in the proportion of the fauna which they provide with 165 specimens (42.5%). *Cytheropteron* reaches its maximum with 36 specimens (9.3%) and *Bythocypris* is similarly important with 47 (12.1%).

SAMPLES GROUPED ACCORDING TO DEPTH

Attention has already been drawn to the 15 samples of BIOGAS VII from 101 m which differ from all the others and contain a typical continental shelf fauna of the region. Arranging the samples in their various depth categories and highlights some of the variations with depth.

1 000 TO 2 000 M

The six samples in this category provided 103 specimens. Of these the Platycopina provide 22.3% and the Cladocopina 7.8%. Among the Podocopina the Bairdiacea account for 27.1%, the Krithidae for 26.2% and *Macrocypris* makes up the remaining 14.5%. No ornate podocopids were found in these samples.

2 000 TO 3 000 M

The 25 samples in this depth range yielded 186 specimens. The proportion of Platycopina has fallen to 8.1% and the Cladocopina reach their maximum importance and make up 39.8% of the fauna. Among the Podocopina the Bairdiacea are reduced to 14.0%, Krithidae to 21.0%, *Macrocypris* to 10.2% and the ornate podocopids are not represented.

3 000 TO 4 000 M

Only two samples with ostracods were obtained in this depth range and contained 58 specimens. No Platycopina were found and the Cladocopina

OSTRACODES

make up only 6.9 % of the fauna. Bairdiacea are reduced further to 8.6 %, but the Krithidae and *Macrocypris* reach their maximum developments with 58.6 % and 17.2 % respectively. Ornate podocopids appear for the first time and account for 3.4 % of the fauna.

4 000 TO 5 000 M

The 36 samples in this category yielded 623 specimens. Platycopina are present but only as a single specimen making up 0.16 % of the fauna and the Cladocopina account for 9.8 %. In the Podocopina the proportion of Bairdiacea is further reduced to 5.1 % and *Macrocypris* to 3.0 %. The Krithidae remain dominant at 42.4 %. Main attention focusses on the ornate podocopids, however, and these now become important and form 15.37 % of the fauna. *Cytheropteron* also occurs for the first time and makes up 1.8 % of the fauna. Bythocypridae also form an important element as 5.1 % and the two unplaced cypridacid genera account for 9.5 % of the specimens. Single specimens of *Semicytherura* and *Rockallia* make up the remainder of the fauna.

INCAL SAMPLES 4 796 TO 4 829 M

These seven samples fall into the above category and have already been noted. They differ principally in the low incidence of Krithidae (8.5 %) and the very high incidence of ornate podocopids (42.5 %) and *Cytheropteron* (9.3 %). Bythocypridae also account for 12.1 % of the fauna.

Platycopina are absent, the Cladocopina show a slight increase to 13.2 % and the Bairdiacea to 7.2 %.

The fairly high proportion of single valves included in the INCAL samples has already been noted and because of the small number of samples and specimens (only two samples and 58 specimens between 3 000 and 4 000 m) too much should not be read into the above figures. The picking of material is also susceptible to variation because of the human factor. However, certain tentative conclusions can be drawn.

The material confirms the importance of the Cladocopina (*Polycope*) and the Krithidae in these deep water faunas. Platycopina form an important part of the fauna between 1 000 and 3 000 m but are much rarer below that level. *Cytheropteron* on the other hand has only been found below 4 000 m in these samples. Since *Cytheropteron* is a very diverse and abundant genus in shelf seas and has obviously adapted here to the deep ocean, its apparent absence between 1 000 and 4 000 m emphasises the necessity of treating the statistical data obtained from these samples with considerable caution. The ornate podocopids such as *Echinocythereis*, *Poseidonamicus*, *Bradleya* and *Agrenocythere* have only been found below 3 000 m and reach their greatest abundance below 4 000, again with the above provisos. The Bairdiacea form a consistent element in the fauna. These are principally a warm water group which are found in shallow tropical waters, but there is a consistent deep water group which is widely distributed and reaches a considerable size - here usually 1 450 to 1 550 μm but occasionally larger.

Two comments may be made on other aspects of the fauna. Firstly the

various species often reach a large size compared with their counterparts on the shelf. *Cytheropteron*, for example, reaches a length of 1 550 μm , and even 1 590 μm in the case of one specimen whilst members of the genus on the shelf are generally some 50 % smaller than this. In these samples *Krithe* commonly reaches 1 220 μm and *Macrocypris* as much as 3 820 μm . *Polycope* are generally small and this applies to the majority of specimens in this material but a length of 1 050 μm was recorded in at least one case.

Secondly *Bythocypris* which reaches 1 750 μm shows considerable susceptibility to parasitisation. Over 90 % of the population appears to be affected and since this is seen in young individuals as well as adults it appears to be an *in vivo* development and not an opportunistic *post-mortem* phenomenon. The parasite has not yet been identified and whilst it affects a majority of the *Bythocypris* population it is not entirely confined to the genus having been occasionally observed in specimens of *Krithe*.

Altogether these interesting samples confirm the impression of a rather cosmopolitan deep sea fauna and work is proceeding on the detailed taxonomy and further elucidation of the significance of the material.

BENSON, R. H. - 1972 - The *Bradleya* Problem, with descriptions of two new psychrospheric ostracode genera, *Agrenocythere* and *Poseidonamicus* (Ostracoda : Crustacea). *Smithsonian Contr. Paleobiology* 12, 138 pp., 14 pls.

BRADY, G. S. - 1980 - Report on the Ostracoda dredged by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. Reports of the Voyage of H.M.S. Challenger, Zoology, 1, 1-184, 43 pls.

McKENZIE, K. G., DUCASSE, O., DUFOUR, E. and PEYPOUQUET, J. P. - 1979 - Monographie bibliographique, stratigraphique et paléocéologique sur les Ostracodes cénozoïques du bassin d'Aquitaine et du golfe de Gascogne. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine*, Num. Spéc. 195 pp.

PEYPOUQUET, J. P. - 1977 - Les Ostracodes et la connaissance des paléomilieux profonds. Application au Cénozoïque de l'Atlantique Nord-Oriental. Thèse de Doctorat d'Etat ès Sciences, Université de Bordeaux, I, 443 pp.

TRESSLER, W. L. - 1942 - Geology and Biology of N. Atlantic Deep-Sea Cores between Newfoundland and Ireland. Part. 4. Ostracoda. Pp.95-106, pl. 19 In Bradley, W. H. *et al.*, *U.S. Dept. Interior Prof. Paper* 196, 163 pp.

YASSINI, I. - 1969 - Ecologie des Associations d'Ostracodes du bassin d'Arcachon et du Littoral Atlantique. Application à l'Interprétation de quelques Populations du Tertiaire Aquitain. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine* 7, 288 + XXIV pp. 39 pls.

33.

RÉPARTITION DU GENRE *PONTOSTRATIOTES*
(COPEPODA HARPACTICOIDA)

A. DINET (*)

RÉSUMÉ. — L'étude de la répartition du genre *Pontostratiotes* (Copepoda, Harpacticoida) sur deux radiales du golfe de Gascogne concernant les profondeurs de 2 000 à 4 700 m a permis de mettre en évidence certaines associations spécifiques et de préciser l'extension bathymétrique des formes dominantes. Le principal changement faunistique intervenant au sein des peuplements considérés est un renouvellement des espèces entre 2 000 et 3 000 m, fait qui est en accord avec des analyses parallèles effectuées, dans la même zone, sur divers taxons d'invertébrés benthiques.

ABSTRACT. — A study of the distribution of the genus *Pontostratiotes* (Copepoda, Harpacticoida) has been made on two transects covering the depths between 2 000 and 4 700 m in the bay of Biscay. Some specific assemblages characterizing these communities as well as the bathymetric extension of the dominant species were pointed out. The main faunal change observed is a renewal of species occurring between 2 000 and 3 000 m, this fact being in agreement with others studies made in the same area on different taxa of benthic invertebrates.

copépodes Harpacticoïdes, abyssal, répartition, golfe de Gascogne.
harpacticoid copepods, deep-sea, distribution, bay of Biscay.

INTRODUCTION

Les dragages et chalutages profonds effectués entre 1972 et 1974 dans le golfe de Gascogne (LAUBIER et SIBUET, 1977) ont permis de récolter d'importantes collections d'organismes benthiques parmi lesquels les copépodes harpacticoïdes sont largement représentés. L'étude systématique de ces animaux a révélé l'appartenance de la plupart des individus (92 %) au genre *Pontostratiotes* Brady, 1883 (famille des Cerviniidae). Sur les 17 espèces recensées, 12 d'entre-elles ont fait l'objet de descriptions systématiques antérieures (DINET, 1977, 1981). L'exceptionnelle adaptation du genre au milieu abyssal, mise en évidence par POR (1964), s'est depuis trouvée confirmée par la très vaste répartition géographique de certaines de ses formes, ainsi que par la découverte de nombreuses espèces qui semblent

(*) Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins, Faculté des Sciences de Luminy - Marseille, France.

Nouvelle adresse : Centre de Recherche en Ecologie Marine et l'Aquaculture de l'Houmeau, Case 5, 17137 Nieul-sur-Mer, France.

COPEPODES

former, dans des aires océaniques relativement restreintes, des associations constituant la base des peuplements copépodologiques profonds (POR, 1964, DINET, 1977, ITO, 1982). À partir du matériel prélevé sur deux radiales couvrant l'intervalle de profondeur 2 000-4 700 m, une analyse de la similarité faunistique des prélèvements ainsi que de l'affinité cœnotique des espèces a permis de préciser leur extension bathymétrique et de dégager certaines associations spécifiques.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les prélèvements analysés contenaient en moyenne 20 individus et 3 espèces. Une importante partie du produit des dragages et chalutages était fortement endommagée en raison de la rudesse des moyens de récolte mis en œuvre et, de ce fait, elle n'a pu être exploitée.

L'étude des affinités faunistiques entre prélèvements a été effectuée par la méthode de SANDERS, 1960 et WIESER, 1960, dont le principe est le suivant : si l'on considère deux prélèvements A et B ayant une espèce commune dont l'abondance relative (ou dominance) dans chacun des prélèvements est respectivement de p_A et p_B , l'affinité entre A et B sera égale à p_A si $p_A < p_B$ et, inversement, à p_B si $p_B < p_A$. Si A et B ont n espèces en commun, leur affinité sera égale à la somme des plus faibles dominances enregistrées, dans A ou B, pour chacune des n espèces communes.

Le défaut majeur de cette méthode, qui est à la fois qualitative et quantitative, est de supposer l'égalité de représentativité des échantillons ce qui, dans le cas de dragage et chalutage, est notoirement incertain. C'est la raison pour laquelle les 15 prélèvements les plus riches (moyenne de 54 individus et de 5 espèces par échantillon) ont été seuls considérés dans l'analyse dont les résultats ont été présentés sous forme de diagrammes-treillis. L'efficacité de la méthode a cependant été comparée à celle d'autres techniques utilisant le critère d'absence-présence des espèces ; l'indice de Kulzinski-2 a ainsi été également calculé.

La recherche d'éventuelles associations spécifiques a été faite par le calcul du coefficient de communauté de Jaccard. On pourra se reporter à l'étude de BLANC *et al.*, 1976, pour connaître les formulations ainsi que la valeur relative de ces différents indices.

RÉSULTATS

La figure 1 fait très nettement apparaître 4 unités de peuplement liées aux facteurs bathymétrique et géographique. Les aires A et B individualisent les peuplements des profondeurs supérieures à 4 200 m et ceux de la pente du talus continental. À l'intérieur de l'ensemble A, une discontinuité faunistique assez nette isole les peuplements profonds du S. (zone c) de

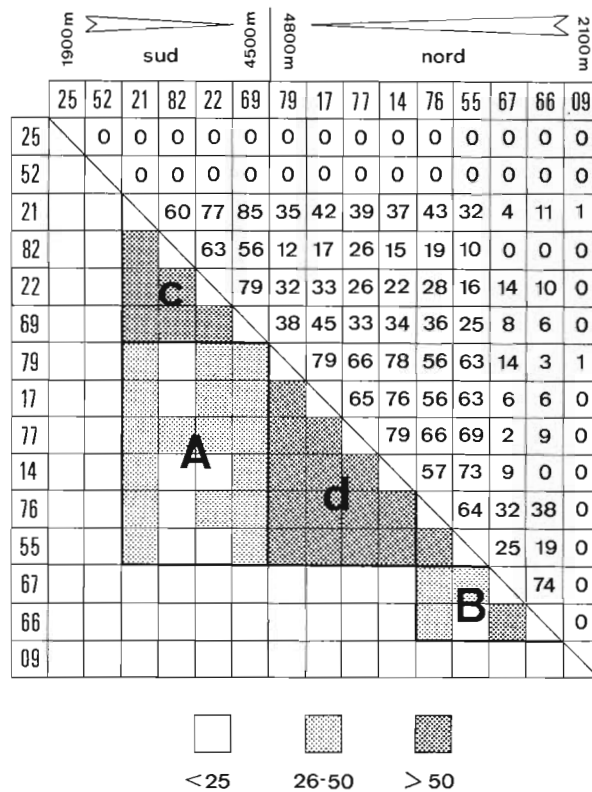


Fig. 1. — Affinité faunistique entre prélèvements riches (dragages) du golfe de Gascogne. Diagramme-treillis construit par la méthode de SANDERS, 1960 et WIESER, 1960.

ceux du N. (zone d). L'intérêt de l'analyse semiquantitative est précisément de mettre en évidence cette séparation géographique qui n'apparaît pas lorsqu'on utilise une métrique qualitative telle que l'indice de Kulzinski.

L'étude des associations spécifiques mesurées par l'indice de Jaccard a permis de construire le diagramme-treillis de la figure 2. Celui-ci permet de dégager 3 cas d'affinité cœnotique caractérisée :

— Le groupe *P. horrida*, *P. scotti*, *P. sp.18* représente l'association la plus nette ; il caractérise les fonds de 2 000 m du S. Gascogne.

— Un autre lot de 3 espèces, *P. abyssicola*, *P. barnetti*, *P. pubescens* semble constituer le fond des peuplements de la pente continentale (4 200 m-3 400 m) du N. Gascogne.

— L'ensemble *P. lubricus*, *P. cecilae*, *P. minor*, *P. vitielloi*, *P. vivierae*, *P. vasconiensis* paraît caractéristique de la plaine abyssale proprement dite (4 200-4 700 m).

On pourrait, à la suite, discerner un quatrième ensemble regroupant les deux derniers cités mais la faible affinité cœnotique de certaines espèces (*P.*

COPÉPODES

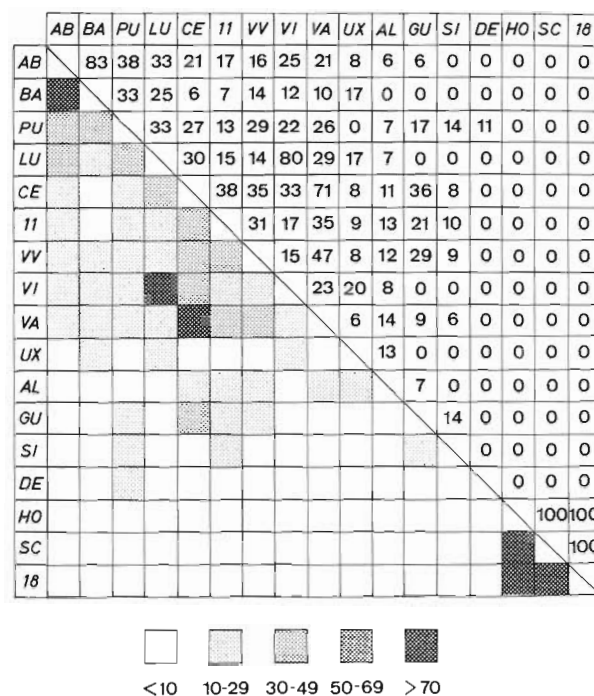


Fig. 2. — Affinité cœnotique des Pontostratiotes (*Copépodes Harpacticoides*) dans le golfe de Gascogne. L'analyse qualitative, utilisant le coefficient de Jaccard, tient compte des 46 prélèvements réalisés. AB = *P. abyssicola* - BA = *P. barnetti* - PU = *P. pubescens* - LU = *P. lubricus* - CE = *P. ceciliae* - II = *P. minor* - VV = *P. vivierae* - VI = *P. vitielloi* - VA = *P. vasconiensis* - UX = *P. uxoris* - AL = *P. alatus* - GU = *P. gladius* - SI = *P. sixtorum* - DE = *P. denticulatus* - HO = *P. horrida* - SC = *P. scotti* - 18 = *P. sp.*

barnetti, *P. ceciliae*, *P. minor*) ou encore leur caractère sténobathe (*P. vitielloi*, *P. vasconiensis*, *P. ceciliae*, *P. minor*) ne semble pas justifier ce rapprochement. Un examen détaillé de la répartition des espèces montre que la proportion des sténobathes (12 espèces) est analogue à celle des sténotopes (11 espèces) et que seuls *P. alatus* et *P. vivierae* sont ubiquistes.

CONCLUSION

Le golfe de Gascogne représente un champ d'observation tout à fait privilégié pour l'étude de la zonation verticale des peuplements benthiques puisque, depuis le travail précurseur de LE DANOIS, 1948, les nombreuses prospections qui y ont été menées ont fait de cette région l'une des mieux connues du monde en ce qui concerne la faune profonde.

Les études biocœnotiques portant sur les tuniciers (MONNIOT, et MONNIOT, 1977), les échinodermes (SIBUET, 1977), les isopodes asellotes (CHARDY, 1975) et les nématodes libres (DINET et VIVIER, 1979) rejoignent les conclusions de la présente analyse et confirment la zonation bathymétrique proposée par LE DANOIS, 1948. Pour chacun de ces groupes zoologiques, comme pour celui qui est ici considéré, on remarque un changement faunistique bien marqué intervenant entre 2 000 et 3 000 m. Cette discontinuité, correspondant à la limite inférieure du bathyal (PÈRES et PICARD, 1964), est ici assez floue, fait qui a déjà été constaté dans d'autres régions (SANDERS et HESSLER, 1969, GARDINER et HAEDRICH, 1978). L'une des explications possibles à l'imprécision de cette limite est que la « résurgence polaire » de la faune abyssale signalée par MENZIES *et al.*, 1973 ne s'effectue pas uniformément pour l'ensemble de la faune et conduit ainsi à l'apparition de zones de transition où les formes abyssales de certains groupes côtoient les formes bathyales de certains autres.

De nombreuses espèces du genre *Pontostratiotes* semblent avoir une très vaste répartition géographique. Ainsi, *P. scotti* et *P. sixtorum* sont-ils signalés dans les trois principaux océans. *P. abyssicola*, *P. horrida* et *P. minor* ⁽¹⁾ sont quant à eux présents dans le Pacifique W. et dans la zone Biogas. La faune du golfe de Gascogne possède en commun *P. scotti*, *P. pubescens*, *P. alatus*, *P. sixtorum* et *P. horrida* avec celle de l'océan Indien (POR, 1964). Ces remarques font penser que les formes citées représentent le contingent faunistique le plus archaïque et que des phénomènes de spéciation ont abouti à une grande diversification du genre telle qu'elle est observée dans le N.E. Atlantique.

⁽¹⁾ Dans un article récent ITO, 1982 décrit une sous-espèce de *P. sixtorum* ainsi qu'une nouvelle forme *P. unisetosus* qui ne possède pas de différence marquante avec *P. minor* Dinet, 1981.

BLANC, F., CHARDY, P., LAUREC, A., REYS, J. P. - 1976 - Choix des métriques qualitatives en analyse d'inertie. Implications en écologie marine benthique. *Mar. Biol.*, 35, p. 49-68.

CHARDY, P. - 1975 - Les Isopodes Asellotes de la plaine abyssale Atlantique. Exploitation mathématique des données. Biogéographie. Ecologie. *Thèse Doct. ès-Sci.*, Univ. Pierre et Marie Curie, Paris.

DINET, A. - 1977 - Le genre *Pontostratiotes* Brady, 1883 dans l'étage abyssal du golfe de Gascogne (Copepoda, Harpacticoida). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 348, p. 1165-1199.

DINET, A. - 1981 - Description de deux nouvelles espèces abyssales de *Pontostratiotes* (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 106, p. 201-211.

DINET, A., VIVIER, M.-H. - 1979 - Le méiobenthos abyssal du golfe de Gascogne. II. Les peuplements de nématodes et leur diversité spécifique. *Cah. Biol. mar.*, 20, p. 109-123.

COPÉPODES

- GARDINER, F. P., HAEDRICH, R. L. - 1978 - Zonation in the deep benthic megafauna. Application of a general test. *Oecologia*, 31, p. 311-318.
- ITO, T. - 1982 - Harpacticoid Copepods from the Pacific abyssal off Mindanao. I. Cerviniidae. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, Zool., 23, p. 63-127.
- LAUBIER, L., SIBUET, M. - 1977 - Résultats des campagnes Biogas. 3 août 1972 - 2 novembre 1974. Résultats des campagnes à la mer n° 11, CNEXO Ed., Paris, 77 p.
- LE DANOIS E. - 1948 - Les profondeurs de la mer. Trente ans de recherches sur la faune sous-marine au large des côtes de France. Payot, Paris, 303 p.
- MENZIES, R. J., GEORGE, R. Y., ROWE, G. T. - 1973 - Abyssal environment and ecology of the world oceans. J. Wiley, New York, 488 p.
- MONNIOT, C., MONNIOT, F. - 1977 - Tuniciers benthiques profonds du N.E. Atlantique. Résultats des campagnes Biogas. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 323, p. 695-719.
- PERES, J. M., PICARD, J. - 1964 - Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Recl Trav. Stn. mar. Endoume*, 31, p. 1-137.
- POR, F. D. - 1969 - Deep-sea Cerviniidae (Copepoda : Harpacticoida) from the western Indian ocean, collected with R/V Anton Bruun in 1964. *Smith. Contr. Zool.*, 29, p. 1-60.
- SANDERS, H. L. - 1960 - Benthic studies in Buzzard Bay. III. The structure of the soft bottom community. *Limnol. Oceanogr.*, 5, p. 138-153.
- SANDERS, H. L., HESSLER, R. R. - 1969 - Ecology of the deep-sea benthos. *Science*, 163, p. 1419-1424.
- SIBUET, M. - 1977 - Répartition et diversité des Echinodermes (Holothurides, Asterides) en zone profonde dans le golfe de Gascogne. *Deep-Sea Res.*, 24, p. 549-563.
- WIESER, W. - 1969 - Benthic studies in Buzzard Bay. II. The meiofauna. *Limnol. Oceanogr.*, 5 p. 121-137.

34.

BIOGÉOGRAPHIE ET COMPOSITION TAXINOMIQUE
DU PEUPLEMENT ABYSSAL DE MYSIDACÉS

J. P. LAGARDÈRE (*)

RÉSUMÉ. — Le peuplement abyssal de Mysidacés du golfe de Gascogne comprend 22 espèces appartenant à 11 genres. Il est scindé en deux grands groupes :
— un groupe d'espèces bathypélagiques soit cosmopolites soit d'origine boréale.
— un groupe d'espèces benthiques, à caractère endémique, dont l'un des apports génériques principaux émane de la marge continentale.

ABSTRACT. — *The abyssal population of Mysidacea in the bay of Biscay (2 000-4 500 m) deals with 22 species belonging to 11 genus. It is divided in two large groups : — a group of bathypelagic species ; they may be cosmopolitan or from a boreal origin. — a group of benthic species with endemic characteristics. One of the main generic contributions originates from the continental margin.*

mysidacés, répartition, golfe de Gascogne.
mysidacea, distribution, bay of Biscay.

INTRODUCTION

Bien que les engins de prélèvement utilisés lors des campagnes du programme Biogas se soient avérés mal adaptés à la capture des Mysidacés, le matériel réuni apporte de précieuses indications sur la colonisation des fonds abyssaux du golfe de Gascogne par ce groupe de Crustacés.

Ce premier inventaire des populations abyssales de Mysidacés a permis de dénombrer 22 espèces appartenant à 11 genres (cf. liste systématique (*)). Il réunit arbitrairement deux groupes d'espèces dont l'écologie et par voie de conséquence la distribution spatiale sont fondamentalement différentes.

(*) Station Marine d'Endoume, Antenne de la Rochelle, CREO, allée des Tamaris, 17000 La Rochelle.

Nouvelle adresse : Centre de Recherche en Ecologie marine et Aquaculture de l'Houmeau Case 5, 17137 Nieul-sur-Mer.

(*) Les espèces appartenant aux genres *Thalassomysis* et *Mysimenzies*, ainsi que *Dactylerythrops gracilura*, n'ont été rencontrées que dans les prélèvements de la campagne INCAL, soit légèrement plus N. que le secteur géographique couvert par le programme BIOGAS.

MYSIDACÉS

Ordre des MYSIDACEA

Famille des LOPHOGASTRIDAE

<i>Gnathophausia gigas</i>	Willemoës-Suhm, 1873
<i>Gnathophausia zoea</i>	Willemoës-Suhm, 1873

Famille des EUCOPIIDAE

<i>Eucopia hanseni</i>	Nouvel, 1942
<i>Eucopia grimaldii</i>	Nouvel, 1942
<i>Eucopia major</i>	Hansen, 1910
<i>Eucopia sculpticauda</i>	Faxon, 1893

Famille des PETALOPHTHALMIDAE

<i>Hansenomysis abyssalis</i>	Lagardère, 1983
<i>Hansenomysis atlantica</i>	Lagardère, 1983
<i>Hansenomysis nouveli</i>	Lagardère, 1983
<i>Hansenomysis pseudofyllae</i>	Lagardère, 1983

Famille des MYSIDAE

— Sous-famille des Boreomysinae

<i>Boreomysis microps</i>	G. O. Sars, 1883
<i>Boreomysis scyphops</i>	G. O. Sars, 1879
<i>Boreomysis tridens</i>	G. O. Sars, 1870
<i>Boreomysis</i> sp.	

— Sous-famille des Thalassomysinae

Thalassomysis sp.

— Sous-famille des Mysinae

<i>Amblyops</i> sp.	
<i>Amblyopsoides</i> sp.	
<i>Dactylerythroptrops gracilura</i>	W. Tattersall, 1907
<i>Dactylerythroptrops</i> sp.	
<i>Michthyops parva</i>	(Vanhöffen, 1897)
<i>Mysimenzies</i> sp.	
<i>Paramblyops bidigitata</i>	W. Tattersall, 1911
<i>Paramblyops rostrata</i>	Holt et Tattersall, 1905
<i>Parerythroptrops</i> sp.	
<i>Teraterythroptrops</i> sp.	

1. GROUPE DES ESPÈCES BATHYPÉLAGIQUES

C'est assurément le groupe le mieux échantillonné par les moyens mis en œuvre durant le programme Biogas. Ceci permet de constater que, qualitativement, on retrouve toutes les composantes de ce groupe aussi bien au N. qu'au S. du golfe de Gascogne. Entre 2 000 et 4 000 m de profondeur, ces espèces colonisent la couche d'eau profonde qui recouvre les étendues sédimentaires du bas de la pente continentale et de la plaine abyssale. Ce groupe rassemble des espèces d'origine biogéographique distincte :

— des espèces cosmopolites : *Gnathophausia gigas*, *G. zoea*, *Eucopia hanseni*, *E. major*, *E. sculpticauda*, *Boreomysis microps* qui sont présentes dans les trois grands océans (STEPHENSEN, 1933, FAGE, 1941, 1942, BIRSTEIN et TCHINDONOVA, 1958).

— des espèces d'origine boréale : *Eucopia grimaldii*, *Boreomysis tridens*, *B. scyphops* que l'on rencontre dans tout l'Atlantique N. (FAGE, 1942, NOUVEL, 1943, WIGLEY et BURNS, 1971).

2. GROUPE DES ESPÈCES SUPRABENTHIQUES

Sous nos latitudes, il constitue indiscutablement le noyau original du peuplement abyssal de ce groupe de Crustacés. Il se caractérise par :

— *un apport vertical* lié à la colonisation progressive des grands fonds par certains représentants de la tribu des Erythropini. Dans le golfe de Gascogne, cette tribu de Mysinae s'épanouit très largement au niveau supérieur du talus continental (200-1 300 m) où elle regroupe 12 genres et 17 espèces (NOUVEL et LAGARDÈRE, 1977). Sa participation au peuplement des fonds abyssaux est de 7 genres totalisant 8 espèces environ. Parmi ces 7 genres, 4 d'entre eux (*Amblyops*, *Dactylerythro*, *Paramblyops* et *Parerythro*) se retrouvent dans les deux niveaux avec des renouvellements spécifiques. Quant aux 3 autres (*Amblyopsoides*, *Michthyops* et *Teraterythrops*), il est difficile de ne pas les faire dériver de formes plus superficielles même si leur localisation paraît se situer nettement en dessous de 2 000 m.

La colonisation abyssale de ces formes originaires du haut de la pente continentale reste néanmoins limitée comme en témoigne la disparition, au-delà de 1 000 m de profondeur, de très nombreux genres appartenant principalement aux diverses sous-familles de Mysidae. Ainsi, dans le golfe de Gascogne, en se fondant sur les travaux de NOUVEL et LAGARDÈRE (1977, 1980a, et 1980b), on constate, au-delà des profondeurs mentionnées, l'extinction des genres suivants :

Sous-famille des Siriellinae,	genre <i>Siriella</i>	400 m
Sous-famille des Gastrosaccinae,	genre <i>Gastrosaccus</i>	450 m
	genre <i>Anchialina</i>	450 m
Sous-famille des Mysinae,		
— tribu des Leptomysini,	genre <i>Bathymysis</i>	1 100 m
	genre <i>Leptomysis</i>	400 m
	genre <i>Mysidetes</i>	1 100 m
	genre <i>Mysideis</i>	450 m
— tribu des Mysini,	genre <i>Hemimysis</i>	450 m
— tribu des Heteromysini,	genre <i>Heteromysis</i>	400 m
— tribu des Erythropini,	genre <i>Erythro</i>	400 m
	genre <i>Hypererythro</i>	650 m
	genre <i>Atlanterythro</i>	750 m
	genre <i>Dactylamblyops</i>	1 500 m
	genre <i>Pseudomma</i>	1 500 m
	genre <i>Parapseudomma</i>	1 100 m
	genre <i>Euchaetomera</i>	1 800 m
	genre <i>Chunomysis</i>	1 800 m
Sous-famille des Mysidellinae,	genre <i>Mysidella</i>	750 m

— *L'apparition d'une famille nouvelle*, celle des Petalophthalmidae, particulièrement bien adaptée à la vie abyssale comme le prouve le genre *Hansenomysis*. Ce dernier manifeste en effet une étonnante diversité spécifique qui s'accompagne souvent d'une certaine abondance numérique. Avec quatre espèces nouvelles : *Hansenomysis abyssalis*, *H. atlantica*, *H.*

MYSIDACÉS

nouveli et *H. pseudofyllae*, il atteint dans la zone tempérée N. atlantique (LAGARDÈRE, 1983) une diversité qui rejoint celle déjà signalée en divers points du Pacifique par BIRSTEIN et TCHINDONOVA, 1970 (fosse des Kouriles-Kamchatka, 3 espèces) et par BACESCU, 1971 (fosse du Pérou, 7 espèces). Dans ces secteurs de l'Atlantique et du Pacifique, la localisation verticale des espèces d'*Hansenomysis* est toujours profonde, au-delà de 2 000 m. Par contre, dans les régions antarctique (mer de Ross) et subantarctique (Falkland) on observe une répartition beaucoup plus superficielle, les trois espèces connues ayant été recueillies entre 200 et 400 m de profondeur (O. S. TATTERSALL 1961).

— *un très fort endémisme de ses constituants* qui tend à imposer l'image de leur évolution spécifique au sein d'une aire géographique restreinte. Cette première impression doit cependant être nuancée par le fait que notre connaissance des peuplements abyssaux est encore très fragmentaire et que leur échantillonnage, tout au moins en ce qui concerne les Mysidacés, demeure très imparfait.

Ainsi, dans le golfe de Gascogne, les Mysidacés colonisent à la fois les étendues sédimentaires de la plaine abyssale et la masse d'eau qui les recouvre. Ce schéma de colonisation paraît s'appliquer à l'ensemble des profondeurs océaniques du globe. Tout aussi général, le double apport des Petalophthalmidae (formes primitives) et des Erythropini (formes évoluées) se dessine comme la caractéristique majeure de leur composante supra-benthique abyssale.

- BACESCU, M. - 1971 - Contributions to the mysid Crustacea from the Peru-Chile Trench (Pacific Ocean). *Anton Bruun Rep.*, 7, p. 3-24.
- BIRSTEIN, J. A. et TCHINDONOVA, J. G. - 1958 - Les Mysidacés abyssaux de la région nord-occidentale de l'océan Pacifique. *Trudy Inst. Okeanol.*, 27, p. 258-355.
- BIRSTEIN, J. A. et TCHINDONOVA, J. G. - 1970 - Nouveaux Mysidacea de la fosse des Kouriles-Kamchatka. *Trudy Inst. Okeanol.*, 86, p. 277-291.
- FAGE, L. - 1941 - Mysidacea. Lophogastrida - *Dana Rep.*, 19, p. 1-52.
- FAGE, L. - 1942 - Mysidacea. Lophogastrida - II. *Dana Rep.*, 23, p. 1-67.
- LAGARDÈRE, J. P. - 1983 - Les Mysidacés de la plaine abyssale du golfe de Gascogne. I. Familles des Lophogastridae, Eucopiidae et Petalophthalmidae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, n° sér. 5, section A, n° 3 : 809-843.
- LAGARDÈRE, J. P. et NOUVEL, H. - 1980a - les Mysidacés du talus continental du golfe de Gascogne. II. Familles des Lophogastridae, Eucopiidae et Mysidae (Tribu des Erythropini exceptée). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 2, p. 375-412.
- LAGARDÈRE, J. P. et NOUVEL, H. - 1980b - Les Mysidacés du talus continental du golfe de Gascogne. II. Familles des Lophogastridae, Eucopiidae et Mysidae (Tribu des Erythropini exceptée) (suite et fin). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 3, p. 845-887.
- NOUVEL, H. - 1943 - Mysidacés provenant des campagnes du Prince Albert 1^{er} de Monaco. *Rés. Camp. sci. Prince Albert 1^{er} de Monaco*, 105, p. 1-128.
- NOUVEL, H. et LAGARDÈRE, J. P. - 1977 - Les Mysidacés du talus continental du golfe de Gascogne. I. Tribu des Erythropini (genre *Erythropis* excepté). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 414, p. 1243-1324.
- STEPHENSEN, K. - 1933 - Schizopoda. The Godthaab Expedition 1928. *Meddr. Grønland*, 79, p. 1-20.
- TATTERSALL, O. S. - 1961 - Report on some Mysidacea from the deeper waters of the Ross Sea. *Proc. zool. Soc. London*, 137, p. 553-571.
- WIGLEY, R. L. et BURNS, B. R. - 1971 - Distribution and biology of Mysids (Crustacea, Mysidacea) from the Atlantic coast of the United States in the NMFS Woods Hole collection. *Fish. Bull.*, 69, p. 717-746.

35.

DISTRIBUTION OF THE CUMACEA

N. S. JONES (*)

RÉSUMÉ. — Environ 183 espèces de cumacés ont été recueillies à des profondeurs supérieures à 200 m dans le golfe de Gascogne. 95 (52 %) d'entre elles n'étaient pas décrites. Les descriptions de 29 espèces ont été publiées et 26 autres descriptions sont en préparation. La répartition verticale est décrite, et, entre certaines zones de profondeur, les espèces qui ont été définitivement identifiées sont énumérées. La répartition horizontale des espèces du Golfe dans l'Atlantique est comparée à leur présence dans les bassins océaniques majeurs et les mers voisines.

ABSTRACT. — *Possibly 183 species of Cumacea from depths exceeding 200 m have been collected in the Biscay area. 95 (25 %) were previously undescribed. Descriptions of 29 of these have now been published and a further 26 are in the press. Their vertical distribution is discussed and lists are given of definitely identified species within certain depth ranges. The known horizontal range of the Biscay species in the Atlantic is discussed in terms of their occurrence in the major ocean basins and surrounding seas.*

cumacés, golfe de Gascogne, répartition.
cumacea, bay of Biscay, distribution.

INTRODUCTION

More hauls had probably been taken in deep water in the bay of Biscay than in any other part of the oceans but in 1970 only 25 cumacean species had been recorded there from depths exceeding 200 m. However, although not examined until after 1970, a fairly small number of stations at which collections were made with an epibenthic sledge from R. V. « SARSIA » during 1967 yielded a further 43 species of which 16 were undescribed. In 1983 the number of species recorded has risen to an estimated 183 of which possibly 95 (52 %) were undescribed prior to the « Thalassa » and BIOGAS cruises. Descriptions of 29 of these have now been published (JONES, 1973, 1974 ; REYSS, 1974a, 1974b, 1978 ; BISHOP, 1980, 1981a, 1981b) and a further 26 are in the press, leaving perhaps 40 species yet to be described. The greatly increased number of species found is partly due to increased effort but mainly to improved collecting methods and gear.

(*) Department of Marine Biology — University of Liverpool, Port-Erin Isle of Man — United Kingdom.

CUMACÉS

Since 40 species have not yet been compared critically with one another they are omitted from the discussion of distribution that follows but they are included in Table 1. They comprise 3 from the Bodotriidae, 6 from the Leuconidae, 11 from the Lampropidae, 1 probably of the Pseudocumatidae and 19 from the Diastylidae. Only in the Nannastacidae and Ceratocumatidae have descriptions been prepared or published of all the species found at present in the area.

VERTICAL DISTRIBUTION

Some estimate of the variation of distribution with depth may be obtained from Table I, showing mean numbers of specimens and species per station from hauls containing more than 50 individuals, mainly those obtained with an epibenthic because of the small number of stations.

Table I

Depth (m)	No. of specimens	No. of species	No. of stations
280-1 000	169.7	16.0	3
1 000-2 000	336.5	26.3	10
2 000-3 000	271.6	25.3	25
3 000-4 000	377.5	36.0	2
4 000-5 000	137.5	17.4	10

Compared with the figures for similar depths generally in the N. Atlantic (JONES and SANDERS, 1972) the mean numbers of species are much higher in depths over 1 000 m.

Although descriptions of all the new species in the Nannastacidae are in the press they are allotted letter combinations to avoid *nomina nuda*. Species found to be distributed almost exclusively within certain depth ranges include *Bodotria arenosa* Goodsir, 1843, *Iphinoe serrata* Norman, 1867, *Epileucon pusillus* Bishop, 1981, *Eudorella truncatula* (Bate, 1856), *Campylaspis bonetti* Băcescu and Muradian, 1972, *Campylaspis macrophthalmalma* Sars, 1879, *Diastylodes biplicata* (Sars, 1865) and *Diastylis cornuta* (Boeck, 1864) in 280-1 000 m, *Leucon robustus* Hansen, 1920, *Epileucon ensis* Bishop, 1981, *Cumella* sp. n. KC and *Campylaspides grandis* Fage, 1929 in 1 000-2 000 m, *Cumella* sp. n. AH, *Cumella* sp. n. KE, *Cumella* sp. n. KF, *Campylaspis costata* Sars, 1865, *Cimmerius reticulatus* Jones, 1973, *Makrokyllindrus costatus* (Bonnier, 1896), *M. myriamae* Reys, 1974, *Leptostylis ampullacea* (Lilljeborg, 1856) and *L. grandis* Hansen, 1920 in 2 000-3 000 m, *Procampylaspis* sp. n. JL in 3 000-4 000 m and *Bathycuma elongatum* Hansen, 1895, *Cumella* sp. n. 10, and *Leptostylis zimmeri* in 4 000-5 000 m.

Between 280 and 2 000 m were found *Vaunthompsonia cristata* Bate, 1858, *Campylaspis laevigata* Jones, 1974, *C. sulcata* Sars, 1870, *Diastylodes*

serrata Sars, 1900 and *D. scabra* Hansen, 1920. Between 280 and 3 000 m *Leucon tener* Hansen, 1920, *Eudorella parvula* Hansen, 1920, *Cumella* sp. n. ZQ, *Procampylaspis armata* Bonnier, 1896, *P. bituberculata* Hansen, 1920, *Campylaspis glabra* Sars, 1879, *C. verrucosa* Sars, 1865, *Hemilamprops uniplicata* (Sars, 1872), *H. normani* Bonnier, 1896, *Platysympus typicus* (Sars, 1869), *Diastylis hastata* Hansen, 1920, *Makrokyllindrus josephinae* (Sars, 1871) *M. spiniventris* Hansen, 1920 and *Leptostylis macrura* Sars, 1869. Between 280 and 4 000 m *Cumella gracillima* Calman, 1905, *Procampylaspis* sp. n. AX, *Campylaspis valleculeata* Jones, 1974 and *Hemilamprops cristata* (Sars, 1870). Between 280 and 5 000 m *Bathycuma brevis* (Norman, 1879), *Cyclaspis longicaudata* Sars, 1864, *Leucon siphonatus* Calman, 1905, *Campylaspis mansa* Jones, 1974, *Makrokyllindrus longicaudatus* (Bonnier, 1896) and *Leptostylis longimana* (Sars, 1865).

Between 1 000 and 3 000 m *Epileucon spiniventris* (Hansen, 1920), *E. longirostris* (Sars, 1871), *Cumella vema* (Băcescu, 1972), *Campylaspis rubicunda* (Lilljeborg, 1855), *C. nitens* Bonnier, 1896, *C. intermedia* Hansen, 1920, *Ceratocuma horridum* Calman, 1905, *Hemilamprops assimilis* Sars, 1882 and *Platytyphlops lathierae* Reyss, 1978. Between 1 000 and 4 000 m *Hypocuma serratifrons* Jones, 1973, *Leucon profundus* Hansen, 1920, *Cumella egregia* Hansen, 1920, *Cumellopsis helgae* Calman, 1905, *Platycuma holti* Calman, 1905 and *Campylaspis alba* Hansen, 1920. Between 1 000 and 5 000 m *Cyclaspoides sarsi* Bonnier, 1896, *Leucon homorhynchus* Bishop, 1981, *Cumella* sp. n. BK, *Atlantocuma* sp. n. A, *Procampylaspis* sp. n. KN, *P. macronyx* Hansen, 1920, *Campylaspis squamifera* Fage, 1929 and *Makrokyllindrus mystacinus* (Sars, 1887).

Between 2 000 and 4 000 m *Campylaspis selvakumarani* (Băcescu and Muradian, 1974), *Campylaspis globosa* Hansen, 1920 and *Paralamprops semiornata* Fage, 1929. Between 2 000 and 5 000 m *Paraleucon? hiscens* Bishop, 1981, *Eudorella intermedia* Hansen, 1920, *Cumella* sp. n. KD, *Cumella* sp. n. HA, *Cumellopsis* sp. n. DG, *Platycuma sandersi* Jones, 1973, *P. hessleri* Jones, 1973, *Procampylaspis* sp. n. ZD, *Chalarostylis elegans* Norman, 1879, *Paralamprops girardi* Reyss, 1981, *Diastylis atlantica* Reyss, 1974 and *Makrokyllindrus tubulicauda* (Calman, 1905). Between 3 000 and 5 000 m *Epileucon craterus* Bishop, 1981, *E. socius* Bishop, 1981, *Cumella* sp. n. KH, *Cumella* sp. n. IV, *Platycuma* sp. n. KM and *Diastylis richardi* Fage, 1929.

HORIZONTAL DISTRIBUTION

Table II shows the percentage numbers of species in common between the Bay of Biscay area and the nearer major ocean basins and their surrounding slopes. Obviously the remainder of the W. European and Iceland Basins show by far the greatest number in common, followed by the N. America Basin. The percentage in common decreases with distance southwards through the Canaries and Cap Verde Basins to the Angola and Cape Basins together but even there about 14 % of the Biscay species have been collected. The Mediterranean, although adjacent, has only about 17.5 % of the Biscay species (see also REYSS, 1973).

CUMACÉS

Table II

West Europe and Iceland	Canaries	Mediterranean	North America	Cap Verde	Angola and Cape
73.0	24.8	17.5	38.7	17.5	13.9

8 species (5.8 %) have not yet been found outside the Biscay region and may be endemic to it. These are *Epileucon tenuirostris* form A Bishop, 1981, *Cumella* sp. n. KF, *Cumella* sp. n. 10, *Cumella* sp. n. IV, *Procampylaspis* sp. n. JL, *Campylaspis* sp. n. IS, *Ceratocuma cyrtum* Bishop, 1980 and *Diastylis richardi*.

Species confined to the W. Europe and Iceland Basins with their surrounding seas, some of which also occur in the Mediterranean, include *Bodotria arenosa*, *Iphinoe serrata*, *Eudorella truncatula*, *E. intermedia*, *Cumella* sp. n. AH, *Cumella* sp. n. KE, *Procampylaspis bituberculata*, *P. macronyx*, *Campylaspis macrophthalma*, *C. laticarpa* Hansen, 1920, *C. sulcata*, *C. undata* Sars, 1865, *C. affinis* Sars, 1870, *Hemilamprops rosea* (Norman, 1863), *H. assimilis*, *Chalarostylis elegans*, *Diastylodes biplicata*, *D. scabra*, *Diastylis tumida* (Lilljeborg, 1855), *D. cornuta*, *Makrokyllindrus insignis* (Sars, 1871), *M. spiniventris* and *M. myriamae*. Those found in Biscay and the Mediterranean only include *Vaunthompsonia cristata*, *Procampylaspis bonnieri* Calman, 1906, *Campylaspis horridoides* Fage, 1929 and *Hemilamprops normani*. These two categories include almost all the species found mainly on the shelf. Species extending only to the N. American Basin include *Cyclaspis longicaudata*, *Eudorella abyssis* Sars, 1887, *E. hispida* Sars, 1871, *E. parvula*, *Cummellopsis helgae*, *Procampylaspis* sp. n. KN, *Campylaspis rubicunda*, *C. selvakumarani*, *C. mansa*, *C. intermedia*, *C. squamifera*, *Hemilamprops uniplicata*, *C. cristata*, *Mesolamprops abyssalis* Reyss, 1978, *Platysympus tricarinatus*, *Paralamprops orbicularis* (Calman, 1905), *Diastylis hastata*, *Makrokyllindrus longicaudatus*, *M. mystacinus*, *M. tubulicauda*, *Leptostylis villosa*, *L. macrura*, *L. ampullacea*, *L. longimana*, *L. zimmeri* and *L. grandis*.

Species extending to the Canaries Basin include *Hypocuma serratifrons*, *Epileucon pusillus*, *Cumella* sp. n. KC, *Cummellopsis* sp. n. DG, *Campylaspis rostrata*, *C. bonetti*, *C. mauritanica* Băcescu and Muradian, 1972, *Campylaspides* sp. n. KL and Nannastacidae gen. et sp. n. DF. *Epileucon spiniventris*, *E. longirostris*, *E. ensis*, *Cumella* sp. n. KD, *Cumella* sp. n. ZQ, *Campylaspis paeneglabra* Stebbing, 1912, and *Ceratocuma horridum* extend as far as the Angola and/or Cape Basins while a fairly large number of species have even wider distributions, being found on both sides of the Atlantic and N. and S. of the equator. Some but not all of these extend as far as the Argentine Basin. They include *Bathycuma brevirostris*, *Leucon tener*, *L. profundus*, *L. homorhynchus*, *Paraleucon? hiscens*, *Epileucon craterus*, *Cumella gracillima*, *C. egregia*, *C. vema*, *Cumella* sp. n. HA, *Cumella* sp. n. BK, *Cumella* sp. n. KH, *Cumella* sp. n. YM, *Cumella* sp. n. ZO, *Atlantocuma* sp. n. A, *Cummellopsis* sp. n. CE, *Platycuma holti*, *P. sandersi*, *Procampylaspis armata*, *Procampylaspis* sp. n. AW, *Campylaspis nitens*, *C. valleculata*, *C. bicarinata* Jones, 1974, *C. spinosa* Calman, 1906, *Cimmerius reticulatus*, *Paralamprops grimaldii* Fage, 1929, *P. girardi* and *Platysympus typicus*.

- BISHOP, J. D. D. - 1980 - Notes on the genus *Ceratocuma* (Crustacea, Cumacea) with a description of *C. cyrtum* sp. nov. *J. nat. Hist.* 14, p. 373-388.
- BISHOP, J. D. D. - 1981a - A revised definition of the genus *Epileucon* Jones (Crustacea, Cumacea), with descriptions of species from the deep Atlantic. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 291, p. 353-409.
- BISHOP, J. D. D. - 1981b - Two new leuconids (Peracarida, Cumacea) of widespread occurrence in the deep Atlantic. *Crustaceana*, 40, p. 144-159.
- JONES, N. S. - 1973 - Some new Cumacea from deep water in the Atlantic. *Crustaceana*, 25, p. 297-319.
- JONES, N. S. - 1974 - *Campylaspis* species (Crustacea : Cumacea) from the deep Atlantic. *Bull. British Mus. (Nat. Hist.), Zool.* 27, p. 248-300.
- JONES, N. S. and SANDERS, H. L. - 1972 - Distribution of Cumacea in the deep atlantic. *Deep-Sea Res.* 19, p. 737-745.
- REYSS, D. - 1973 - Distribution of Cumacea in the deep Mediterranean. *Deep-Sea Res.* 20, p. 1119-1123.
- REYS, P. - 1974a - Contribution à l'étude des Cumacés de profondeur de l'Atlantique N. : le genre *Makrokylindrus* Stebbing. *Crustaceana*, 26, p. 5-28.
- REYSS, D. - 1974b - Contribution à l'étude des Cumacés de profondeur en Atlantique : le genre *Diastylodes* Sars, 1900. *Crustaceana*, 27, p. 285-293.
- REYSS, D. - 1978 - Cumacés de profondeur de l'Atlantique N. Famille des Lampropidae. *Crustaceana*, 35, p. 1-21.

36.

APSEUDOIDEA (CRUSTACÉS, TANAIDACEA)

M. BĂCESCU (*)

RÉSUMÉ. — Neuf espèces d'Apseuidoidea ont été identifiées à partir de 114 échantillons récoltés par les missions BIOGAS I, IV, VII, VIII et XI, dans le golfe de Gascogne. L'espèce la plus fréquente à une profondeur de 2 000 m est *Sphyrapus malleolus*, présente dans 74 prélèvements. Parmi les quatre espèces du genre *Leviapseudes* identifiées, les plus communes sont *L. segonzaci* et *L. zenkevichioides* décrites d'après le seul matériel BIOGAS. Le genre *Carpoapseudes* est représenté aussi par quatre espèces dont deux sont décrites de BIOGAS : *C. kudinovae* et *C. curticarpus*. Des comparaisons biogéographiques sont faites avec la répartition horizontale et verticale des espèces récoltées par d'autres campagnes océanographiques françaises.

ABSTRACT. — *Nine species of Apsuidoidea have been identified in 114 samples collected during BIOGAS cruises I, IV, VII, VIII and XI in the Bay of Biscay. The most frequent species at 2 000 meters, present in 74 samples is Sphyrapus malleolus. Among the four species belonging to the genus Leviapseudes, the most common are L. segonzaci et L. zenkevichioides, which are only found in the bay of Biscay. The genus Carpoapseudes also comprises four species, two of which have been described from the BIOGAS samples : C. kudinovae and C. curticarpus. Zoogeographical comparisons are made with the vertical and horizontal distribution of species collected during other french oceanographic cruises.*

tanaidacea, apseuidoidea, systématique, répartition, golfe de Gascogne.
tanaidacea, apseuidoidea, taxonomy, distribution, bay of Biscay.

Six zones, ou stations au sens large, ont été étudiées à différents mois de l'année pour étudier les variations saisonnières du benthos. Les stations 1 à 4 ont été placées au N.W. du Golfe à 2 000 -3 000 -4 400 et 4 800 m, tandis que les stations 5 et 6 sont placées à l'extrémité S.E. du Golfe à 2 000 et 4 400 m.

Nous avons pu étudier ainsi les Apseudoidés de 114 prélèvements ; par la suite nous allons nous référer au matériel de ces prélèvements et, de façon occasionnelle, à celui d'autres campagnes dont nous avons étudié environ 70 prélèvements. Les espèces identifiées sont données dans le tableau synoptique suivant, par station, par prélèvement avec l'indication du nombre d'exemplaires (tabl. 1).

(*) Musée d'Histoire Naturelle « Grigore Antipa », Kiseleff 1, Bucuresti 79744, Romania.

TANAÏDACÉS APSEUDOÏDÉS

	Station 1	Station 2	Station 3	Station 4	Station 5	Station 6	Hors zon
<i>Sphyrapus malleolus</i> Norm. et Stebb., 1886	KR et KG 43:1-96:2 97:2-99:2 141:2-142:1 144:7-145:3 147:2-148:4 149:5-150:3 152:4-153:1 155:1-157:23 158:24-160:12 CV et CP 8:18-9:24 26:2-37:nb DS 11:4-15:184 16:195-17:290 32:155-35:80 37:176-38:148 61:1-62:132 63:124-64:188 71:74				DS 53:104	CP 23:23-24:37 25:19 DS 25:341-26:312 49:157-50:90 51:21-52:167 70:1-86:849 87:951-88:230	CV 29:1 DS 05:14-06:1 07:7-09:7 33:6
<i>Leviapseudes segonzaci</i> Bacescu, 1981	DS 12:1-13:17 15:3-16:7	CP 12:2	KG 212:1-218:fr. DS 22:5-30:2 fr. 42:3	CP 15:4-16:1 17:1 DS 54:1-78:8 79:4	DS 84:1	CP 24:3-25:1 DS 87:1	DS 08:1
<i>Leviapseudes n. sp.</i>			KG 203:1				
<i>Leviapseudes zenkevitchoides</i> Bacescu, 1981		CP 10:4-12:1 DS 41:4-75:1					
<i>Leviapseudes hanseni</i> Lang, 1968, emend Bac., 1981						DS 50:1	
<i>Leviapseudes longissimus</i> Bacescu, 1982	DS 71:1						
<i>Leviapseudes indéterminables</i>	KG 147:2 DS 17:1-18:1 35:1-36:fr. 61:fr.	DS 58:2-60:2 66:2	KG 211:18-214:1 207:1-215:1 DS 45:4-76:1	CP 35:1		DS 51:2	
<i>Carpapseudes kudinovae</i> Bacescu, 1980	DS 15:1-16:2 18:3-37:4 38:1-71:1		DS 21:3-22:1	DS 23:1		DS 50:1-87:2	
<i>Carpapseudes serratispinosus</i> Lang, 1968	DS 18:1-37:1						
<i>Carpapseudes simplicirostris</i> N. et St., 1886	KG 158:1-160:1 CP 01:3 DS 62:6-63:2 64:1	CP 30:1					
<i>Carpapseudes curticarpus</i> Bacescu, 1982	DS 16:2				DS 48:2	DS 25:1-26:1 49:1	DS 02:1-C 14:f
<i>Carpapseudes indéterminables</i>	KG 147:1 DS 10:1-13:1 18:1-32:2 35:2-64:1	DS 60:3		DS 23:29		DS 25:1-86:1 87:2	DS 1

D'après le tableau (où manquent les Dikonophora dominants et les plus largement répandus des Tanaïdacés), parmi les Apseuidoidea l'espèce *Sphyrapus malleolus* Norman et Stebb., 1886 domine en nombre et par sa

diffusion. Elle est présente dans 73 des 114 prélèvements de BIOGAS contenant des Apseuidoidea soit 64 %. Toujours présent entre 2 000-2 227 m, l'espèce domine numériquement tous les Peracarides. Dans la station DS 87, par exemple, au S. du golfe de Gascogne on a pu compter près de 1 000 exemplaires et des centaines dans les stations DS 17, DS 25, DS 26 de la partie N. à l'W. de Brest. Les résultats sont les mêmes pour les campagnes BIOGAS II et BIOGAS IV.

Dans la plupart des prélèvements, la cénose à *S. malleolus* inclut aussi au moins une ou deux espèces du genre *Typhlotanais* (notamment *T. grandis*), l'espèce *Neotanais americanus* et quelques espèces de *Makrokylin-drus* parmi les Cumacés (REYSS, 1974). dans quelques prélèvements cette cénose inclut également *Carpoapseudes kudinovae* Băc. (DS 15, DS 16 ; DS 38 par exemple) ou *Leviapseudes segonzaci* Băc. (DS 15, DS 61, KG 147). Dans quelques prélèvements l'espèce est le seul représentant des Tanaïdacés (DS 05, DS 32, DS 33). Certes la présence massive de *S. malleolus* dans les stations 1 et 6 doit être déterminée par d'autres facteurs que la profondeur optimale : 1 700 à 2 300 m, tels que la nature du fond, les courants locaux, etc. pour lesquels nous n'avons pas de données. L'espèce est absente de tous les échantillons prélevés à des profondeurs dépassant 2 500 m ou situés au-dessus de 1 800 m. On n'observe pas de variations saisonnières chez les populations de *S. malleolus*, ni en ce qui concerne la reproduction, ni pour le sex ratio. Dans toutes les stations nous avons trouvé les deux types de mâles : celui avec la pince étendue le long du corps (le dernier stade de préadulte = le stade de precopula), et celui à pince en forme de marteau, au propus fixé latéralement chez les mâles reproducteurs. Les femelles ovigères sont en général en nombre plus réduit. Cette espèce est nommée dans les échantillons de la « Thalassa », mais elle manque dans les prélèvements d'INCAL. Un fait intéressant est sa présence sur le plateau de Demerara.

La deuxième espèce fréquemment rencontrée est *Leviapseudes segonzaci* Băcescu, trouvée dans 22 prélèvements (19,3 %), mais toujours en petit nombre — généralement 1 ou 2 individus, rarement 8 (BIOGAS VI, DS 78) et plus rarement 17 exemplaires (BIOGAS I, DS 13). Même dans les prélèvements où ne se trouvent que des fragments ou des juvéniles de *Leviapseudes* indéterminables, on compte rarement plus de 2 ou 3 individus.

Nous avons trouvé *L. zenkevitchoides* Băcescu dans quatre prélèvements seulement, mais 20 prélèvements contenaient des fragments ou des juvéniles de *Leviapseudes*, la présence des deux espèces doit être notablement plus large.

Ces deux nouvelles espèces de *Leviapseudes* ont été décrites à partir du matériel de BIOGAS. L'étude de ce vaste matériel renforce la valeur du genre qui aurait bien une aire de répartition abyssale, alors que pas une seule espèce du genre *Aapseudes* ne vit sur le plateau du golfe de Gascogne.

Il faut noter l'absence de quelques espèces qui vivent dans des régions proches : *Leviapseudes auritochelae* Kudinova-Pasternak et *Francapeudes* Băcescu, 1981 qui vivent plus au S. et plus au N. *L. gracillimus* (POLYMÈDE I et INCAL). *L. hansenii* n'est présent que dans un prélèvement de la station 6. Son absence dans les autres stations est surprenante puisqu'il apparaît dans 17 prélèvements de la campagne Incal de 2 500 à 4 786 m de profondeur entre 5° et 12°W. au N. de 47°57'N. Sa fréquence est plus grande

TANAÏDACÉS APSEUDOÏDÉS

entre 3 000 et 3 500 m de profondeur, il dépasse rarement 4 000 m. Cette espèce est localisée dans la partie supérieure de la zone abyssale (BĂCESCU, 1982, b).

Les représentants du genre *Carpoapseudes* montrent un phénomène inverse. Deux espèces nouvelles ont été décrites à partir du matériel BIOGAS : *Carpoapseudes kudinovae* et *C. curticarpus*. *C. kudinovae* est présent dans 12 prélèvements BIOGAS et 6 prélèvements INCAL seulement (BĂCESCU, 1982, 2). *C. laubieri* manque ici, mais est représenté dans 11 prélèvements de POLYMÈDE II (BĂCESCU, 1981, a) ; cette espèce est pourtant eurybathe : 236 à 4 203 m. *C. curticarpus* figure dans 9 prélèvements BIOGAS mais *C. serratispinosus* et *C. simplicirostris* ne sont représentés respectivement que dans 2 et 5 prélèvements. Dans 13 autres prélèvements des *Carpoapseudes* apparaissent par des juvéniles, des fragments ou des exemplaires mutilés indéterminables.

C. kudinovae trouvé à plus de 4 000 m dans deux prélèvements (POLYGAS DS 21 et DS 22) est plus fréquent entre 2 000 et 2 300 m. *C. curticarpus* trouvé à 1 296 m (DS 42) mais aussi à 4 203 m vit le plus souvent entre 2 076 et 2 096 m.

Il convient de remarquer le fait que dans les carottages de la station 3 (BIOGAS XI) les Dikonophora dominent du point de vue numérique (elles ne manquent que dans 2 des 18 prélèvements), alors que les Apsuidoidea apparaissent seulement dans 9 prélèvements (1-2 dans chaque). Bien que les Apsuididae soient moins nombreux que les Dikonophora dans les stations BIOGAS, ils semblent être plus variés. L'écosystème abyssal du golfe de Gascogne se présente comme un centre actif de spéciation pour eux : les zones de profondeur pour les genres *Leviapseudes* et *Carpoapseudes* ; la pente du plateau continental pour le genre *Apsuodes*, allant jusqu'à l'individualisation de genres (*Francapeudes* par exemple).

Le matériel varié que nous avons étudié nous a permis d'apporter d'importants éclaircissements sur le statut des genres *Carpoapseudes* et *Leviapseudes* (syn. *Leiopos* Beddard, 1886), dont la validité générique avait été mise en doute. Le même matériel a permis de corriger et de compléter la diagnose de quelques espèces (*Leviapseudes hanseni*, *L. gracillimus*), du genre *Carpoapseudes*, et la description du « sexe inconnu » d'autres espèces (*L. hanseni* et *L. ricinus*) ainsi que l'identification de certaines espèces décrites au siècle dernier par WILLEMÖES-SUHM, 1879, BEDDARD, 1886, NORMAN et STEBBING, 1886 et BONNIER, 1896.

Nous avons pu établir l'aire de répartition de quelques espèces dans l'écosystème abyssal du golfe de Gascogne ou la localisation stricte d'autres dans les profondeurs de l'océan Atlantique.

D'après l'étude d'autres campagnes françaises (« Thalassa » Demeraby, Walvis) nous pouvons affirmer que la composition des populations de Tanaïdacés dans la zone abyssale du golfe de Gascogne et de la mer Celtique diffère beaucoup des autres bassins de l'Atlantique, en particulier du bassin de Demerara (N.E. du cône de l'Amazone). Deux espèces seulement sont communes : *Sphyrapus malleolus* (avec une population de taille plus réduite à Demerara) et un *Leviapseudes* qui semble appartenir à l'espèce *L. segonzaci*. Les espèces de *Carpoapseudes* manquent dans le bassin de Demerara ce qui est curieux puisque *C. bacescui* Gutu vit dans la fosse du Pérou. Trois espèces nouvelles de *Leviapseudes* *L. demerarae* Băcescu, 1984, *L. preamazonica* Băcescu, 1984 et *L. longispina* Băcescu,

1983 ne sont présentes que dans les prélèvements de Demeraby. Les différences observées de chaque côté de la ride médio-atlantique existent aussi entre le N. et le S. de l'Atlantique E. Bien que la distance entre les stations 1 et 4 de BIOGAS ne dépasse pas deux degrés de longitude, la différence entre les populations d'Apseuideoidea est importante et doit être mise en relation avec la différence de profondeur.

Finalement, on peut tirer la conclusion que les missions BIOGAS ont été particulièrement fructueuses et riches en nouvelles données concernant l'inventaire faunistique du golfe de Gascogne et la répartition spatiale des espèces sur certains fonds abyssaux. Cela permet des délimitations zoogéographiques claires dans l'écosystème abyssal, l'éclaircissement de quelques aspects de l'origine et de l'évolution de la faune abyssale ainsi que certaines caractérisations des cycles biologiques des organismes abyssaux.

Les Tanaïdacés récoltés en profondeur (2 000 à 4 000 m) dans le golfe de Gascogne, qui nous ont été confiés pour étude, ont été triés par le Centre national de tri d'océanographie biologique (CENTOB). Ils proviennent des missions BIOGAS : I : 3/8-10/8 1972 ; IV : 18/10-2/11 1974 ; VII : 13/7-25/7 1978 ; VIII : 21/5-8/6 1979 et XI : 11/10-4/11 1981).

BĂCESCU, M. - 1981 - Nouvelle contribution à la connaissance de la faune d'Apseuideoidea Leach 1914 (Crustacea) des eaux profondes du N.E. de l'Atlantique. *Trav. Mus. Hist. nat. « Gr. Antipa »*, 23 ; p. 33-71.

BĂCESCU, M. - 1982 - *Carpoapseudes kudinovae* n. sp. in the French Waters of the Atlantic. *Rev. Roum. Biol. - Biol. anim.* 26 (1) : 8-14.

BĂCESCU, M. - 1982 - *Carpoapseudes laubieri* sp. n. et *C. curticarpus* sp. n. de l'Atlantique du N.E. (Bassin W. - Européen) et quelques détails nouveaux sur la valabilité du genre. *Trav. Mus. Hist. nat. « Gr. Antipa »*, 24, 55-68.

BĂCESCU, M. - 1982 - Sur la position systématique de *Leviapseudes hanseni* (Lang, 1968) emend. Băcescu. *Trav. Mus. Hist. nat. « Gr. Antipa »*, 24, 69-77.

BĂCESCU, M. - 1983 - Nouvelle contribution à l'étude des Apseuideoidea : *Leviapseudes longissimus* sp. n. des eaux S.W. africaines. *Rev. Roum. Biol. - Biol. anim.*, 27, 1, 5-9.

BĂCESCU, M. - 1984 - Deux espèces nouvelles d'Apseuideoidea (Tanaidacea) de la zone abyssale du N.E. du Cône de l'Amazonie : *Leviapseudes demerarae* sp. n. et *L. preamazonica* sp. n., *Trav. Mus. Hist. nat. « Gr. Antipa »*, 25, 79-89.

BEDDARD, F. E. - 1886 - Report on the Isopoda Collected by H. M. S. Challenger during the years 1873-1876. *The Voyage of H. M. S. Challenger. Zoology.* vol. XVII, 109-135.

BONNIER, J. - 1896 - Edriophthalmes. Rés. Sci. Campagne « Caudan » dans le golfe de Gascogne. *Ann. Univ. Lyon*, 26, p. 527-689.

GUTU MOD - 1975 - *Carpoapseudes bacescui* n. sp. and *C. menziesi* n. sp. (Crustacea - Tanaidacea) from the Peru-Chile Trench. *Rev. Roum. Biol.* 20, 2, 93-100.

HANSEN, H. J. - 1913 - Crustacea Malacostraca II. 4. The Order Tanaidacea. *Danish Ingolf Exp.*, Kopenhagen, III, 3, 1-145.

KUDINOVA-PASTERNAK, R. K. - 1983 - A description of a male of *Apseudes vitjazi* and discussion of systematic status of the groups *Leopus* and *Carpoapseudes*. *Zool J.* 62 (2), 207-214.

TANAÏDACÉS APSEUDOÏDÉS

- LAGARDÈRE, J. P. - 1983 - Les Mysidacés de la plaine abyssale du golfe de Gascogne I. Familles des Lophogastridae, Eucopiidae et Petalophthalmidae. *Bull. Mus. natn. Hist. Nat.*, Paris., 4^e sér., 5, Sect. A 3, 809-843.
- LANG, K. - 1968 - Deep-Sea Tanaidacea. *Galathea Rep.*, 9, 23-209.
- NIERSTRASZ, H. T. - 1913 - Die Isopoden der Siboga-Expedition. I. Isopoda Chelifera. *Vitk. Zool. Bot. Ocean. Geol. Gebiet. Nederland. Oost-Indie a/b Siboga 1899-1900. Monogr.* 32a, Leyden.
- NORMAN, A. M. et STEBBING, T. R. R. - 1886 - On the Crustacea Isopoda of the « Lightning », « Porcupine » and « Valorous » Expeditions. *Trans. Zool. Soc. London.* 12 (4): 77-141.
- REYSS, D. - 1972 - Contribution à l'étude des Cumacés de profondeur de l'Atlantique N. : le genre *Makrokyllindrus* Stebbing, *Crustaceana*, 26, 1, 5-28.
- WILLEMÖES-SUHM, R. - 1879 - On some Atlantic Crustacea from the Challenger Expedition. *Trans. Linn. Soc. Lond. ser. 2, Zool.* 1, 23-59.

37.

A PRELIMINARY REPORT ON 'DIKONOPHORAN'
TANAIDS (CRUSTACEA)

D. M. HOLDICH and G. J. BIRD(*)

RÉSUMÉ. — Un total de 93 espèces de tanaïdacés (« dikonophora ») ont été trouvées dans les prélèvements bathybenthiques par BIOGAS III, VI, VII, VIII et IX aux profondeurs de 101-4 720 m. Le nombre des espèces est plus élevé entre 2 000 et 3 000 m. La faune du golfe de Gascogne est plus diverse que celle des mers littorales en Europe occidentale. Il y a deux grandes différences entre les faunes des stations au N. et au S. du golfe de Gascogne, et aussi en fonction de la profondeur, tout au moins sur la terrasse de Mériadzek.

ABSTRACT. — A total of 93 'dikonophoran' tanaid taxa are recorded from bathybenthic samples collected by BIOGAS III, VI, VII, VIII and IX at depths of 101-4 720 m. Species diversity is highest between 2 000 and 3 000 m. The tanaid fauna of the bay of Biscay is much more diverse than that from coastal waters in Western Europe. There is a high level of distinctiveness between the fauna of stations in the N. and S. of the bay of Biscay, and also with depth, on the Meriadzek Terrace at least.

tanaïdacés, diversité, bathybenthique, golfe de Gascogne.
tanaids, diversity, bathybenthic, bay of Biscay.

INTRODUCTION

Tanaid crustaceans have been shown to form a consistent component of bathybenthic macrofaunal samples — in some cases being one of the more common taxa (WOLFF, 1977, GAGE, 1979). In the last major publication on N. Atlantic Tanaidacea 70 'Dikonophora' species were recorded (HANSEN, 1913). HANSEN commented that many more species would probably be discovered in deep waters of more southerly latitudes. To some extent this has been borne out by recent studies (GARDINER, 1975, BĂCESCU, 1981a, b); however, the extent of the material studied by these workers was rather limited. The samples from certain BIOGAS expeditions examined by the present authors were more extensive and provided an opportunity to assess the diversity and biogeographic relationships of tanaids in a more southerly area of the N. Atlantic than that sampled by HANSEN.

(*) Department of Zoology, The University, Nottingham NG7 2RD, United Kingdom.

TANAIDACÉS DIKONOPHORES

MATERIAL

The material examined consisted solely of the tanaid suborders Tanaidomorpha and Neotanaidomorpha (SIEG, 1980) (together previously known as the Dikonophora Lang); the Apseudomorpha Sieg (= Monokophora) having been retained by Dr. M. BĂCESCU.

The following samples were examined:

- BIOGAS III: DS 35-38 (Station 1), 41 (St. 2), 42-45 (St. 3), 46 (St. 5), 49 (St. 6); CV 22, CV 29 (St. HZ).
BIOGAS VI: DS 74, 75 (St. 2), 76, 77 (St. 3), 80, 81 (St. 4), 86, 87 (St. 6).
BIOGAS VII: KR 95, 96 (St. 1), 120, 122-138 (Grand Vasière).
BIOGAS VIII: KG 141, 142, 144-153, 155-158, 160 (St. 1); CP 30.
BIOGAS IX: KG 167-185 (St. 2); CP 34 (St. 1).

(DS = Sanders' dredge; CP = Beam trawl; CV = Blake's trawl; KG = USNEL box-corer; KR = Reineck box-corer).

For the purpose of constructing a table the data from the individual samples were pooled according to their station code.

RESULTS

The taxa recorded and their distribution among the stations are summarized in Table 1. The stations are arranged, as far as possible, in order of increasing depth, however, Station 2 is subdivided into two distinct depth divisions, i.e. a and b.

A total of 93 tanaid taxa are recorded representing 12 genera and 5 families. The majority of the taxa (78.5%) belong to the Leptognathiidae, and in particular to the genera *Leptognathia* (including the synonyms *Leptogniella* Hansen, *Tanaella* Norman and Scott, and *Cryptocope* Sars (in part)) with 36 taxa, and *Typhlotanais* with 25 taxa. 44% of the taxa belong to known species and, whilst some of the remainder may also prove to be known species upon more detailed examination, many are undoubtedly species new to science. Furthermore, although many of these 'new' taxa are provisionally ascribed to *Leptognathia* it may well be found on closer examination that some belong to related genera.

The highest diversity, or species richness, occurs at Station 2 (2 730-2 885 m) where 40 taxa are recorded, followed by Station 1 (1 970-2 227 m) with 34 taxa. Above and below these depths there appears to be a decline in tanaid diversity and this is very apparent at the shallowest station, i.e. Grande Vasière (101 m), with only 3 taxa. One of these, *Pseudotanais mediterraneus*, is numerically dominant comprising 87% of the tanaid fauna. In contrast, few taxa are so dominant in the samples from greater depths, although some are present in relatively large proportions, e.g. *Agathotanis ingolfi* (St. 1 and 6-26 and 17.5%), *Paranarthrura insignis* (St. 2-24%), *Collettea cylindrata* (St. 1-11%), and several *Typhlotanais* spp. —

TANAIDACÉS DIKONOPHORES

TABLE 1 - TANAIDACEA FROM BIOGAS

Key: ● > 10%
● 1-10%
○ < 1% of total

TAXA

Suborder Neotanaidomorpha Sieg, 1980
Family Neotanaidae Lang, 1956

Station by depth

	Grand Vasière: 101 m	HZ (CV22): 1331 m	Station 6: 1845-1950 m	Station 1: 1970-2227 m	Station 2a: 2730-2885 m	CP30: 3100 m	Station 2b: 3250-3548 m	Station 3: 3992-4260 m	HZ (CV29): 4158 m	Station 5: 4203-4230 m	Station 4: 4521-4720 m
<i>Neotanais americanus</i> Beddard, 1886					○					●	
" <i>hastiger</i> (Norman & Stebbing, 1886)	●										
" <i>laevispinosus</i> (N. & S., 1886)										●	
" <i>micromopher</i> Gardiner, 1975					○			●		●	
" <i>peculiaris</i> Gardiner, 1975			●	○							
" <i>sandersi</i> Gardiner, 1975				●				○			
Suborder Tanaidomorpha Sieg, 1980 Family Agathotanaidae Lang, 1971											
<i>Agathotanais ingolfi</i> Hansen, 1913		●	●	●							
<i>Paragathotanais typicus</i> Lang, 1971		●	●	○			●	○			
Family Anarthruridae Lang, 1971											
<i>Anarthruopsis</i> sp. A			○								
<i>Paranarthrura insignis</i> Hansen, 1913			○	●	●			●			●
" <i>similis</i> Lang, 1970				○	●						
Family Leptognathiidae Sieg, 1976											
<i>Collettea cylindrata</i> (Sars, 1882)			●	●	●			○			
" <i>minima</i> (Hansen, 1913)			○								
" sp. A				●	○						
" sp. B				○			●				
" sp. C					○						
" sp. D			○		●						
" sp. E			○								
<i>Filitanais rebaini</i> Kudinova-Pasternak, 1975				●	○			●			
" sp. A				●							
" sp. B					○						
<i>Leptognathia abyssii</i> (Hansen, 1913)											●
" <i>acanthifera</i> Hansen, 1913				●							
" <i>alba</i> Hansen, 1913							●			●	
" <i>arctophylax</i> (N. & S., 1886)				●			●	●			●
" <i>armata</i> Hansen, 1913	●	●								●	

TANAIDACÉS DIKONOPHORES

TABLE 1 - TANAIDACEA FROM BIOGAS (suite)

Key: ● > 10%
 ● 1-10%
 ○ < 1% of total

TAXA

	Station by depth	Grand Vasières: 101 m	HZ (CV22): 1331 m	Station 6: 1845-1950 m	Station 1: 1970-2227 m	Station 2a: 2730-2865 m	CP30: 3100 m	Station 2b: 3250-3548 m	Station 3: 3992-4260 m	HZ (CV29): 4158 m	Station 5: 4203-4230	Station 4: 4521-4720 m
Family Leptognathiidae (continued)												
<i>Leptognathia brachiata</i> Hansen, 1913					○							●
" <i>breviremis</i> (Lilljeborg, 1864)		●		○	●			●	○			
" <i>gracilis</i> (Krøyer, 1842)		●			●							
" <i>longiremis</i> (Lilljeborg, 1865)			○	●								
" <i>polita</i> Hansen, 1913				●	●	●						
" <i>subaequalis</i> Hansen, 1913									○			
" <i>tenella</i> Hansen, 1913												
" <i>unguicillata</i> (N. & S., 1886)												
" <i>ventralis</i> Hansen, 1913												●
" <i>zezinae</i> (?) Kud.-Past., 1973			●	●	○			●				
" sp. A			○	●	●							
" sp. B				●								●
" sp. C				●	○							
" sp. D					○	●						
" sp. E					●							
" sp. F			○	●								
" sp. G				○	●							
" sp. H				●								
" sp. I					○							
" sp. J					●							
" sp. K					●							
" sp. L					○							
" sp. M								●				
" sp. N											●	●
" sp. O			○					●			●	
" sp. P					○						●	
" sp. Q								●				
" sp. R								●				
" sp. S			○									
" sp. T			○									
" sp. U			○									

TANAÏDACÉS DIKONOPHORES

TABLE 1 - TANAÏDACEA FROM BIOGAS (suite)

Key: ● > 10%
● 1-10%
○ < 1% of total

TAXA

Stations by depth

	Grand Vasières: 101 m	HZ (GY22): 1331 m	Station 6: 1845-1950 m	Station 1: 1970-2227 m	Station 2a: 2730-2885 m	CP30: 3100 m	Station 2b: 3250-3548 m	Station 3: 3992-4260 m	HZ (GY29): 4158 m	Station 5: 4203-4230 m	Station 4: 4521-4720 m
Family Leptognathiidae (continued)											
<i>Leptognathia</i> sp. V			○								
<i>Macrinella clavipes</i> (Hansen, 1913)			●				●				
<i>Typhlotanais grandis</i> Hansen, 1913											
" <i>inaequipes</i> Hansen, 1913				○	●		●				
" <i>mucronatus</i> Hansen, 1913								●			
" <i>profundus</i> Hansen, 1913							●				
" <i>pulcher</i> Hansen, 1913				○							
" <i>tenuicornis</i> Sars, 1882			●								
" sp. A				○							
" sp. B						●	●				
" sp. C						●	●	●			
" sp. D			○	●		●	●	●		●	
" sp. E				○	○		●	●			
" sp. F			○	●			●				
" sp. G			○	●			●				
" sp. H				○							
" sp. I							●				
" sp. J							●	○			●
" sp. K							●	●			
" sp. L							●				
" sp. M		●					●	●			
" sp. N				○							
" sp. O							●				
" sp. P				○							
" sp. Q							●				
" sp. R								○			
" sp. S								○			
Family Pseudotanaidae Sieg, 1976											
<i>Cryptocopoides arctica</i> (Hansen, 1887)			○	●							
<i>Pseudotanais abyssi</i> Hansen, 1913				●			●	○			
" <i>affinis</i> Hansen, 1887		●	●				●	●	●	●	●

TANAIDACÉS DIKONOPHORES

TABLE 1 - TANAIDACEA FROM BIOGAS (suite)

TAXA	Stations by depth										
	Grand Vasièrs: 101 m	HZ (CV22): 1331 m	Station 6: 1845-1950 m	Station 1: 1970-2227 m	Station 2a: 2730-2885 m	CP30: 3100 m	Station 2b: 3250-3548 m	Station 3: 3992-4260 m	HZ (CV29): 4158 m	Station 5: 4203-4230 m	Station 4: 4521-4720 m
Family Pseudotanaidae (continued)											
<i>Pseudotanaïs longisetosus</i> Sieg, 1977			●	○				○			
" <i>mediterraneus</i> Sars, 1882	●										
" sp. A				○							
" sp. B				○							
Total number of taxa	3	1	28	33	40	4	28	22	1	13	7
Total number of individuals	250	1	306	206	240	5	69	172	1	39	10

C (St. 3-13 %), D (St. 3-21.5 %), K (St. 3-21.5 %), and M (St. 6 and 3-40 % and 25 %).

Many of the taxa have a wide depth distribution, the most extreme being *Leptognathia breviremis* (101-4 228 m), whilst others are restricted to a narrow depth band, e.g. *Agathotanaïs ingolft* (1 845-2 774 m) and *Leptognathia polita* (1 970-3 100 m). Tube construction is seen in a number of *Typhlotanaïs* species. Considerable differences in composition and structure are apparent, which may prove to be of taxonomic value. Tubes consist of a mucus lining covered in either silt particles, foraminiferan tests, or spicules.

On the basis of similarity indices (MENZIES *et al.* 1973) there appears to be a high level in the distinctiveness (i.e. 74-94 %) of the tanaid fauna with latitude (i.e. between stations in the N. and S. of the bay of Biscay at similar depths). With respect to depth, on the Meriadzek Terrace for instance, there is a 70 % level of distinctiveness between Stations 1 and 2a (1 970-2 227 m and 2 730-2 885 m respectively), 87 % between Stations 2a and 2b (2 730-2 885 m and 3 250-3 548 m), and 80 % between Stations 2b and 3 (3 250-3 548 m and 3 992-4 260 m). However, one must bear in mind the different methods used for collecting the samples when considering such differences. The Sanders' dredge samples contained, on average, 1.5 times as many taxa and 3.3 times as many individuals as samples from the USNEL box-corer.

DISCUSSION

It is apparent that the tanaid fauna of the bay of Biscay is extremely diverse, although at any one station no more than half the total number of taxa were ever recorded. The diversity of this region has been found to be greater than that recorded by HANSEN (1913) in the northern N. Atlantic, and also much higher than that in shallow (< 200 m) waters of Western Europe (HOLDICH and JONES, 1983). Our results agree with the point made by GREY (1981) about deep-sea diversity, i.e. that species diversity tends to be higher in the depth zone between 2 000 and 3 000 m.

Many of the identified taxa from the present study were also recorded by HANSEN (1913), but *Leptognathia zezinae*, *Filitanais rebainsi*, and *Pseudotanaïs longisetosus* were previously only known from high latitudes in the gulf of Alaska, the S. Atlantic, and the Indian ocean. As HANSEN (1913) predicted, more bathybenthic tanaid species have been found at more southerly latitudes; in addition, the species composition is also rather different from that found in the northeastern N. Atlantic. Of the 70 'dikonophoran' tanaid species recorded by HANSEN, 30 were found in the BIOGAS samples and, in addition, 63 other species were present, many of which appear to be new to science. Work is in progress to study the tanaid fauna of the Rockall Trough, and more southerly and northerly deep-sea locations. It will be interesting to see how the species composition differs from that of the BIOGAS samples, and how it compares with HANSEN's data.

BĂCESCU, M. - 1981a - *Carpoapseudes kudinovae* n. sp. in the French waters of the Atlantic. *Rev. roum. Biol. - Biol. anim.*, 26, 1, pp. 9-14.

BĂCESCU, M. - 1981b - Nouvelle contribution à la connaissance de la faune d'Apseuidoidea Leach, 1914 (Crustacea, Tanaidacea) des eaux profondes du N.E. de l'Atlantique. *Trav. Mus. Hist. nat. « Grigore Antipa »*, 23, pp. 33-71.

GAGE, J. D. - 1979 - Macrobenthic community structure in the Rockall Trough. *Ambio Special Report* 6, pp. 43-46.

GARDINER, L. F. - 1975 - The systematics, postmarsupial development, and ecology of the deep-sea family Neotanaida (Crustacea : Tanaidacea). *Smithson. Cont. Zool.*, 170, pp. 1-265.

GREY, J. S. - 1981 - *The ecology of marine sediments*. C.U.P. : Cambridge, 185 pp.

HANSEN, H. J. - 1913 - Crustacea Malacostraca. II. IV, The order Tanaidacea. In *Danish Ingolf Expedition*, 3 (3). H. Hagerup : Copenhagen, 145 pp.

HOLDICH, D. M. and JONES, J. A. - 1983 - The distribution and ecology of British shallow-water tanaid crustaceans (Peracarida, Tanaidacea). *J. nat. Hist.* (in press).

MENZIES, R. J., GEORGE, R. Y. and ROWE, G. T. - 1973 - *Abyssal environment and ecology of the world oceans*. J. Wiley and Sons : London, 488 pp.

SIEG, J. - 1980 - Sind die dikonophora eine polyphyletische gruppe ? *Zool. Anz.*, 205, pp. 401-416.

WOLFF, T. - 1977 - Diversity and faunal composition of the deep-sea benthos. *Nature, Lond.*, 267, pp. 780-785.

38.

ISOPODES ANTHURIDES (CRUSTACEA, ISOPODA, ANTHURIDEA)

I. NEGOESCU (*)

RÉSUMÉ. — La collection des Isopodes Anthurides des campagnes BIOGAS contient 6 espèces, dont l'une est nouvelle : *Leptanthura victori*. L'espèce *Leptanthura* cf. *truncata* est décrite ; ses caractères de morphologie externe font qu'elle ressemble à *L. truncata* décrite par RICHARDSON des eaux mauritaniennes. La description incomplète de cette dernière oblige à une certaine prudence pour considérer *Leptanthura* cf. *truncata* comme une espèce nouvelle.

ABSTRACT. — *The collection of Anthuridean Isopods from the « BIOGAS » campaigns includes 6 species, one of which is new, i.e. Leptanthura victori. The species Leptanthura cf. truncata is described ; its external morphological characters make it resemble L. truncata described by RICHARDSON from the waters of Mauritania. The incomplete description of the latter obliges to a certain prudence as concerns the description of Leptanthura cf. truncata as a new species.*

anthurides, isopodes, golfe de Gascogne.
anthuridean, isopods, bay of Biscay.

MATÉRIEL ET RÉSULTATS

La collection d'isopodes anthuridés étudiés provient des campagnes BIOGAS (III, IV, VI, VIII, IX et XI) réalisées par le Centre océanologique de Bretagne (COB, Brest) dans la zone du golfe de Gascogne.

Dans 29 stations, ont été capturés 193 exemplaires appartenant à 6 espèces, dont l'une nouvelle (*Leptanthura victori*).

Dans le tableau I, nous présentons la liste des stations, en précisant pour chacune d'elles les espèces identifiées avec le nombre d'exemplaires pour chaque sexe et le total.

Fam. Anthuridae Menzies et Glynn, 1968

Malacanthura truncata (Hansen, 1916)

Matériel : Stations 1 et 2 (2 194-3 548 m) 9 exemplaires (3 ♂♂, 6 juvs).

Discussion. Capturée pour la première fois dans des secteurs plus nordiques du golfe de Gascogne et à des profondeurs qui dépassent celles connues (3 548 m).

(*) Muséum d'Histoire naturelle « Grigore Antipa », Bucaresti, Romania.

ISOPODES ANTHURIDÉS

	<i>Malacanthura truncata</i>				<i>Lepanthura affinis</i>				<i>Leptanthura cf. truncata</i>				<i>Leptanthura victori</i>				<i>Pseudanthura sp.</i>				<i>Valoranthura abyssorum</i>								
	♂	♀	j	t	♂	♀	j	t	♂	♀	j	t	♂	♀	j	t	♂	♀	j	t	♂	♀	j	t					
Station 1																													
DS 61			3	3																									
DS 63						1		1																					
DS 64					1	1		2																					
DS 71		1		1																									
CP 37						1		1																					
KR 39						1		1																					
KG 142						1	1	2																					
KG 155								1	1																				
Station 2																													
DS 41		1		1																					2	2			
DS 57			1	1																									
CP 10		1		1																									
CP 30			1	1																									
KG 180			1	1																									
Station 3																													
DS 43																									1	1	1		
DS 56																									1	1	2		
DS77																									1	1	1		
KG 203																									1	1	1		
KG 206																									1	1	1		
KG 218																									1	1	1		
Station 4																													
DS 54									1			1																	
Station 6																													
DS 50									1	4		5																	
DS 51									1	1	3	5																	
DS 52									12	60	19	91																	
DS 86									7	10	2	19	2	4		6													
DS 87										4	4	8	3	4	1	8													
DS 88									1	5	2	8	1	3	1	5													
CP 23												1									1	1	2						
CP 24										7		7																	
CP 25									1			1																	

Fam. Paranthuridae Menzies et Glynn, 1968

Leptanthura affinis (Bonnier, 1896)

Matériel : Station 1 (2 125-2 187 m) 7 exemplaires (1 ♂, 5 ♀♀, 1 juv.).

Discussion. Nous signalons comme nouvelle la présence de cette espèce au N.W. du golfe de Gascogne.

Leptanthura cf. truncata Richardson, 1911

Leptanthura truncata a été décrite par RICHARDSON(1911) d'après 5 exemplaires (dont 2 ♂♂) capturés (« Talisman », 1893) sur les côtes atlantiques ouest-africaines, Mauritanie (N. du banc d'Arguin) à 888 m de profondeur, sur un substrat de sable vaseux verdâtre. Cette espèce n'a pas été signalée jusqu'à présent. La description de RICHARDSON est malheureusement incomplète et dépourvue de figures. Les exemplaires étudiés par nous peuvent appartenir à cette espèce, mais tout aussi bien à une espèce nouvelle. Jusqu'au moment où nous serons en possession des types de l'espèce de RICHARDSON, nous décrivons notre matériel comme appartenant à *Leptanthura cf. truncata*.

Matériel : Stations 4 et 6 (1894-4659 m) 146 exemplaires (25 ♂♂, 91 ♀♀, 30 juvs).

Description du ♂ adulte (fig. 1, 2)

Proportions relatives du corps : $C \leq I = II = III < IV = V = VI > VI < \text{pléon} > \text{telson}$. La longueur du céphalothorax à peu près égale à la largeur ; rostre petit, pointu. Yeux absents. Ventralement, sur le péréionite VII, une paire de processus antérieurs. Le pléonite 1 est le plus long ; dorsalement postérieurement, au bord du pléonite 6, une incision médiane. Telson linguiforme, à apex large, arrondi tronqué, à 4 soies courtes, simples, fixées dans un léger sinus. La largeur et la forme du telson peuvent varier d'un individu à l'autre. A la base du telson, une large vésicule du statocyste. Le flagelle de l'antennule de 12 (10, 11, 13) articles avec des bouquets de longues esthétasques. Le flagelle de l'antenne de 4 (3, 5) articles, avec des bouquets d'esthétasques ; les articles 4 et 5 du pédoncle, proximatement extérieurement, avec une touffe de soies simples. L'article 3 du palpe de la mandibule petit, étroit, avec une soie apicale courte, fine. L'endite latéral de la maxille 1 avec 15 (13) indentations. Le maxillipède avec 3 articles libres, le dernier minuscule. Le péréiopode I, distalement, sur le bord interne du carpe, avec 2 épines flagellées ; proximatement, sur le bord interne, concave du propode, une proéminence triangulaire ; sur le bord interne du propode 8 (10, 11) épines flagellées et sur celui du dactyle 5 sétules sensorielles. Péréiopodes II et III similaires, avec 2 épines flagellées disto-internes sur le carpe triangulaire ; propode ovoïde allongé, plus petit qu'au péréiopode I, dépourvu de proéminence triangulaire et sur le bord interne avec 6 (4, 5, 7, 8) épines flagellées. Péréiopodes IV et VII avec une épine disto-interne sur le carpe petit, triangulaire ; péréiopode IV à 2 épines flagellées sur le bord interne du propode rectangulaire et péréiopode VII à 4 (2) épines flagellées ; péréiopode VII pourvu du plus long propode (4 fois plus long que large). Le dactyle des péréiopodes II-VII allongé, grêle, tout aussi long que le propode et 8 fois plus long que l'unguis. Pléopodes 1 et 2 avec 4 rétinales ; l'exopodite du pléopode 1 presque tout aussi long que l'endopodite. Le nombre des soies marginales, barbulées, varie ; l'exopodite du pléopode 1 avec 20 (18, 24) et l'endopodite avec 14 (11, 16) ; l'exopodite du pléopode 2 avec 17 (13, 14, 16) et l'endopodite avec 8. Appendix masculina, presque tout aussi long que l'endopodite du pléopode 2, est pourvu d'un apex simple, arrondi. Les exopodites des uropodes s'infléchissent sur le telson et se chevauchent au milieu ; ils sont largement ovoïdes, bordés de quelques soies courtes, simples. L'endopodite de l'uropode allongé, piriforme, est plus court que le sympodite qui a environ la même largeur que celle de la base de l'endopodite ; sur le bord interne de l'endopodite, des soies barbulées et apicalement, une touffe de soies simples. L'endopodite de l'uropode dépasse beaucoup la longueur du telson.

Description de la ♀ adulte (fig. 3, 4)

Pléon moins développé que chez le ♂. Telson aux bords parallèles jusque près de l'apex ; l'apex est large, légèrement arrondi, sans excavation ; 4 soies apicales, simples. Dans la vésicule du statocyste peuvent être observées des soies sensorielles et des particules fines de substrat. Flagelle de l'antennule à 4 articles, avec 3 esthétasques apicales. Flagelle de l'antenne à 3 articles. Les épines du propode sont plus compliquées que chez le ♂ et les péréiopodes présentent un nombre bien plus grand de soies que chez le ♂. Le propode du péréiopode I est bordé de 7 (8) épines digitiformes et le carpe avec 2 épines à franges. Le propode des péréiopodes II et III est ovoïde, plus élargi que chez le ♂, avec 5 (6, 8) et respectivement

ISOPODES ANTHURIDÉS

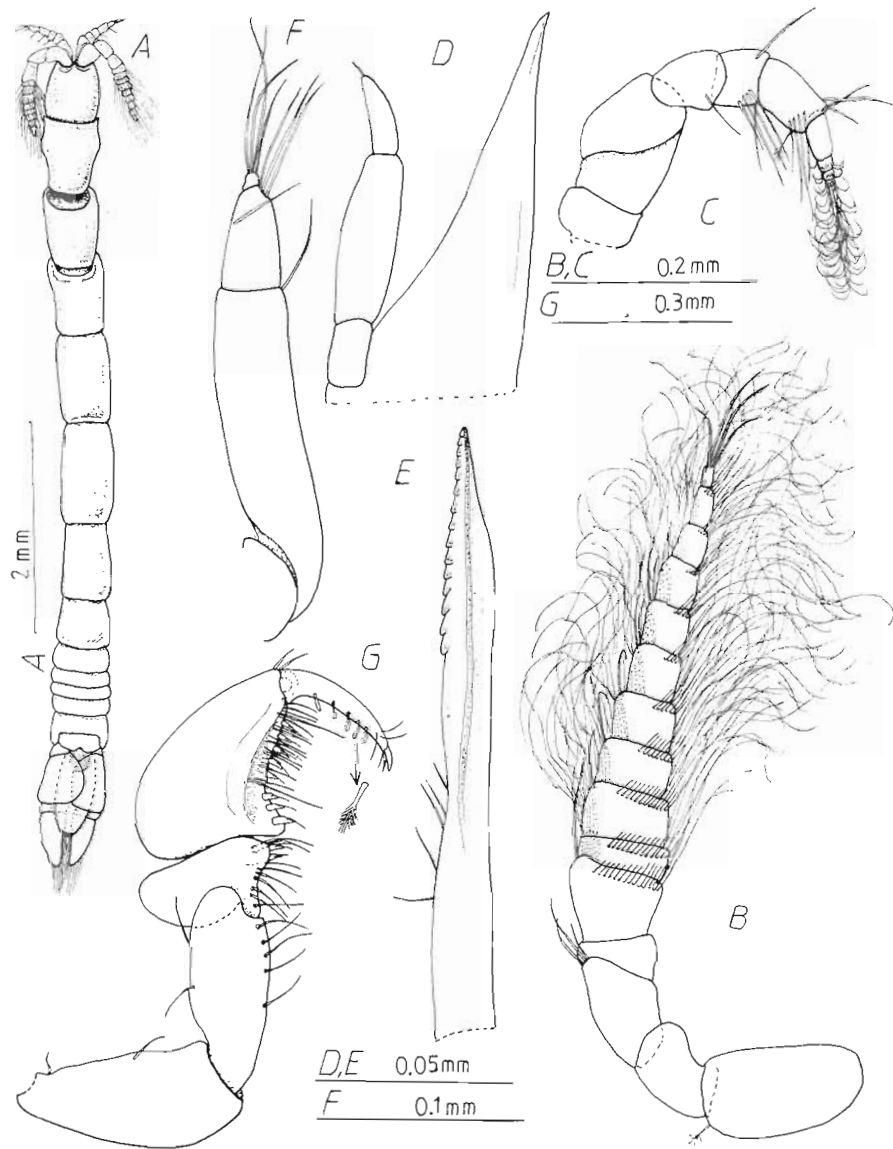


Fig. 1. — *Leptanthura cf. truncata* (♂, « Biogas » IV, St. 6, DS 52). A, vue dorsale ; B, antennule (dr.) ; C, antenne (dr.) ; D, mandibule ; E, maxille I ; F, maxillipède ; G, péréiopode I (dr.).

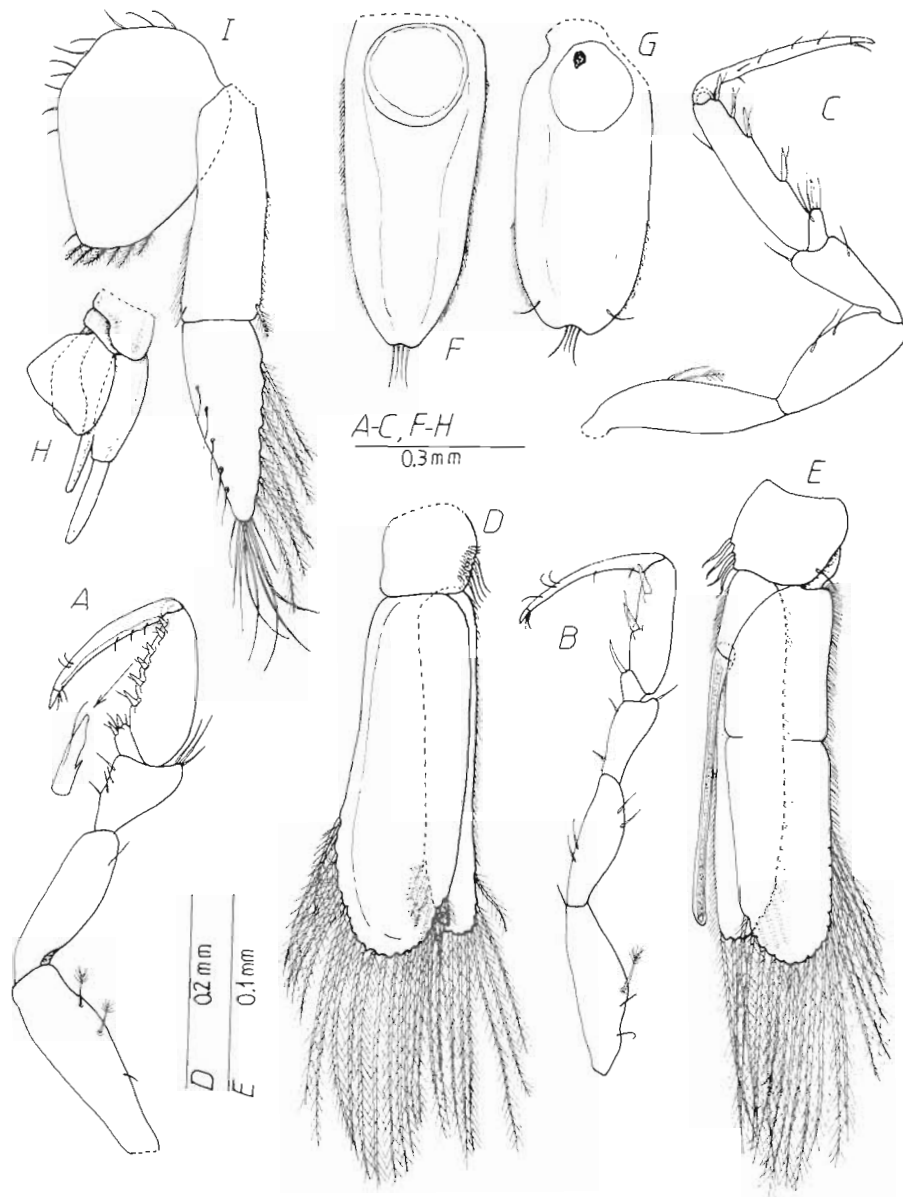


Fig. 2. — *Leptanthura* cf. *truncata* (« Biogas » IV, St. 6, DS 52). A, péréiopode II (dr.); B, péréiopode IV (dr.); C, péréiopode VII (dr.); D, pléopode I (dr.); E, pléopode 2 (g.); F, telson (♂, « Norailante », St. 109, BO 15); G, telson; H, uropodes, vues latérales; I, uropode (g.).

ISOPODES ANTHURIDÉS

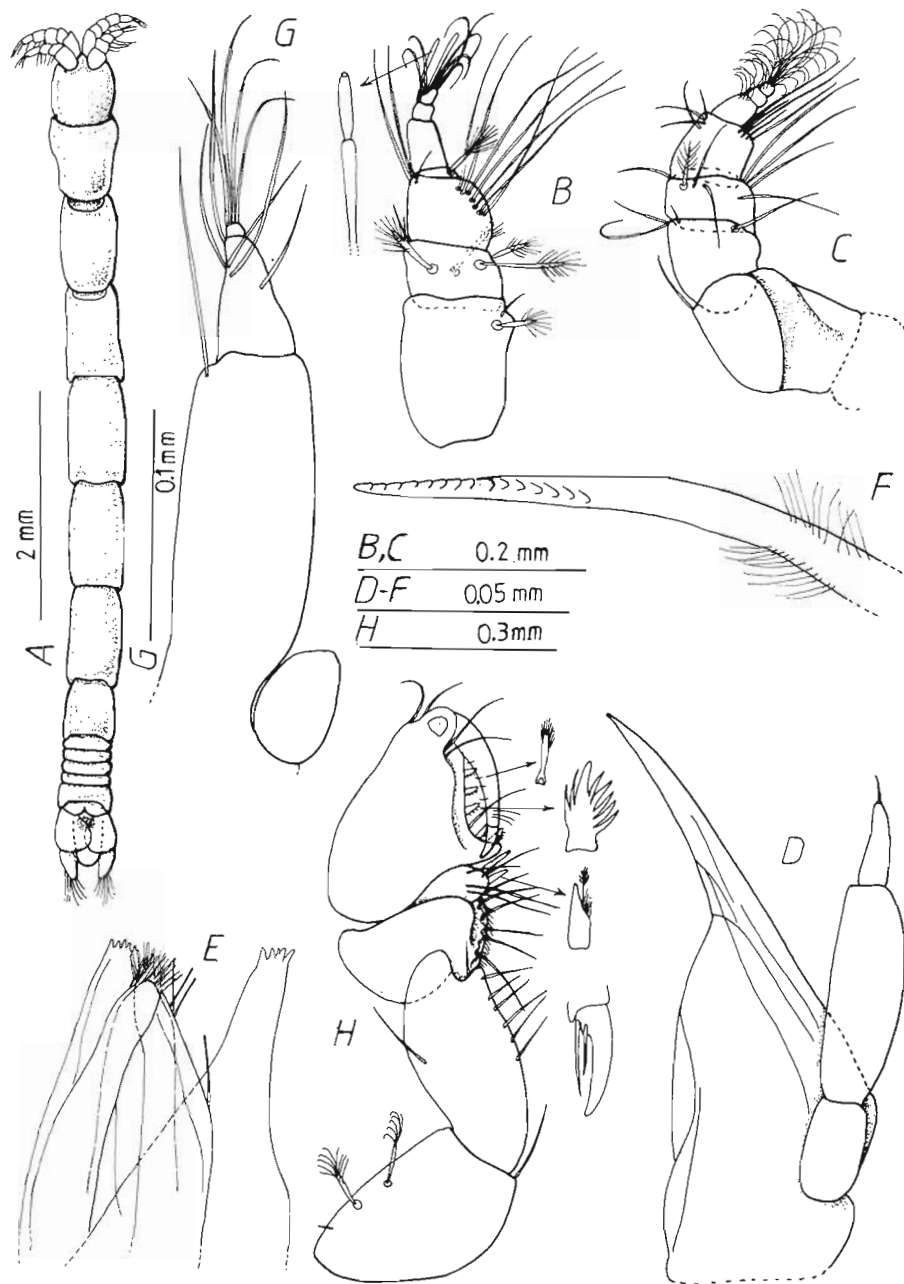


Fig. 3. — *Leptanthura cf. truncata* (♀, « Biogas » IV, St. 6, DS 52). A, vue dorsale ; B, antennule (dr.) ; C, antenne (dr.) ; D, mandibule ; E, hypopharynx ; F, maxille 1 ; G, maxillipède ; H, péréiopode 1 (dr.).

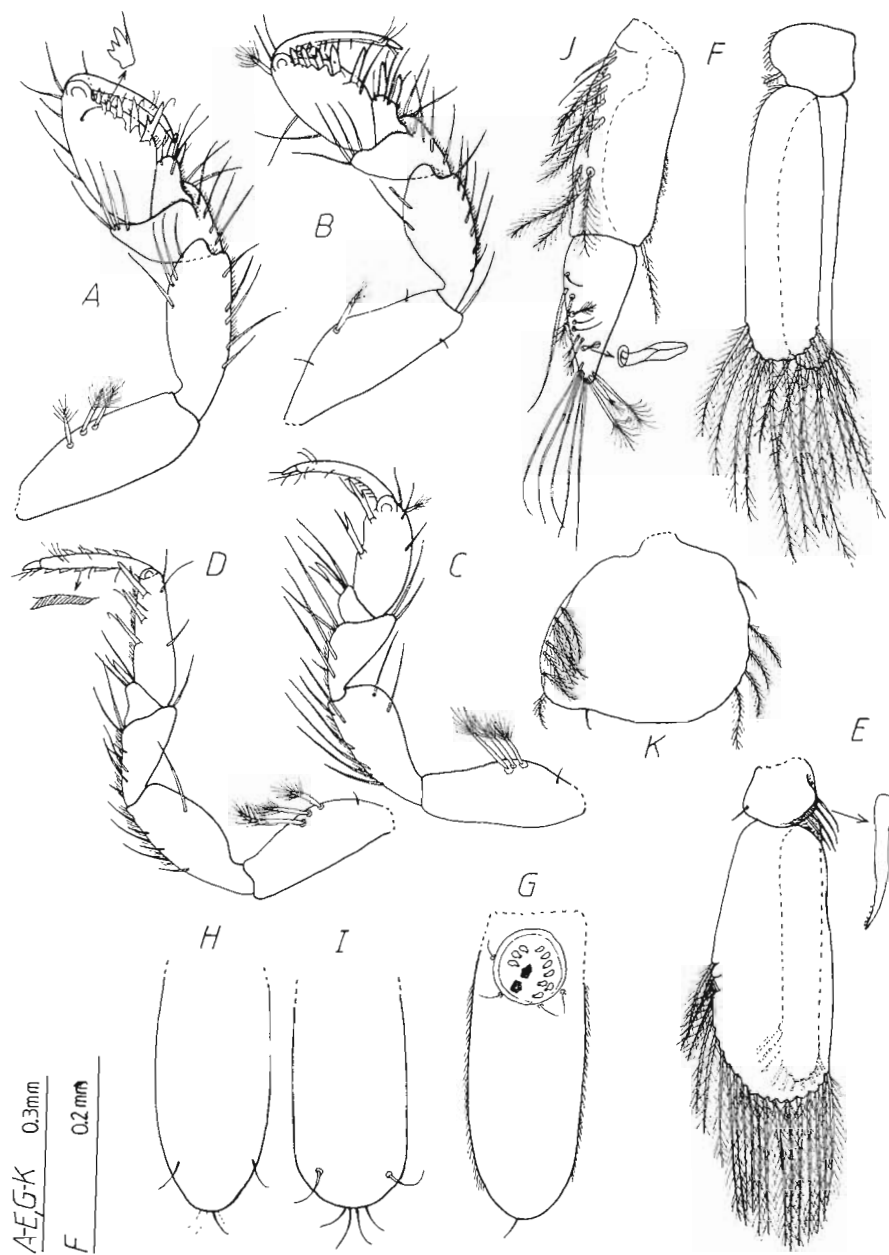


Fig. 4. — *Leptanthura cf. truncata* (♀, « Biogas » IV, St. 6, DS 52). A, péréiopode II (dr.); B, péréiopode III (dr.); C, péréiopode IV (dr.); D, péréiopode VII (dr.); E, pléopode 1; F, pléopode 2 (g.); G, telson; H, telson (autre ♀); I, telson (♀, « Biogas » III, St. 6, DS 50); J, endopodite de l'uropode; K, exopodite de l'uropode.

ISOPODES ANTHURIDÉS

5 (4, 6, 7) épines ; le propode du péréiopode IV est ovoïde, plus élargi que chez le ♂, avec 2 épines flagellées ; le propode du péréiopode VII ovoïde-allongé, mais plus court que chez le ♂, bordé de 3 épines flagellées. Le dactyle du péréiopode VII est bordé de lobules fins, hyalins ; le dactyle de tous les péréiopodes est plus court que chez le ♂. Le nombre des soies marginales, barbulées, varie : l'exopodite du pléopode 1 avec 19 (18, 21) et l'endopodite avec 10 (7, 9) ; l'exopodite du pléopode 2 avec 10 et l'endopodite avec 6. L'endopodite de l'uropode, piriforme, plus court que le sympodite, dépourvu de la rangée marginale interne de soies barbulées.

Dimensions : ♂, ♀ adulte 5-8 mm de long.

Discussion. Comparant nos exemplaires avec l'espèce *Leptanthura truncata* Richardson, 1911 on remarque quelques différences de morphologie externe : *L. truncata* présente chez le ♂, sur chacun des 3 derniers péréionites, 2 paires (antérieure et postérieure) de processus ventraux. Le flagelle de l'antennule, chez le ♀, est formé de 4 articles chez les deux espèces, mais la longueur des articles est différente ; chez le ♂, le flagelle de l'antennule est formé, chez nos exemplaires, de 10-12 articles, alors qu'il compte chez *truncata* 15 articles. Chez *L. cf. truncata*, l'apex du telson est large, arrondi (chez certains exemplaires ♂♂ ou ♀♀) ; chez le ♂, il présente une légère excavation. En ce qui concerne le telson de *truncata* : « le segment terminal est large à son extrémité, laquelle est tronquée d'une manière arrondie. » (RICHARDSON, 1911, p. 522). L'interprétation de cette description est difficile en l'absence des figures. La même chose est valable pour la description des uropodes faite par RICHARDSON : « La branche interne des uropodes dépasse de la moitié de sa longueur l'extrémité de l'abdomen ; elle est large, avec le sommet aigu. Les branches externes sont très larges, elles s'infléchissent sur le segment terminal et chevauchent au milieu. » (RICHARDSON, op. cit., p. 522). En ce qui concerne les dimensions, il semble que l'espèce *truncata* est environ 2 fois plus longue que *cf. truncata*. *L. cf. truncata* se distingue par son telson de *L. affinis* (Bonnier, 1896) à laquelle elle ressemble par antennes, péréiopodes et uropodes. Certains exemplaires, par l'aspect du telson, se rapprochent de *L. argentinæ* Kensley, 1982. De même, morphologiquement l'espèce est fort voisine de *L. victori* sp. n., avec laquelle elle a été trouvée dans les mêmes stations : par l'aspect du flagelle de l'antennule, les pièces buccales, les péréiopodes (excepté les épines), les pléopodes et l'appendix masculina.

Dans notre matériel, nous avons constaté une variabilité tant entre les individus de la même population que chez un même individu (par exemple, la variation du nombre d'épines sur les péréiopodes du côté droit et du côté gauche), ainsi qu'entre des individus de populations différentes (stations différentes). Ces variations se manifestent par la forme du telson, le nombre et l'aspect des épines des péréiopodes, le nombre d'articles du flagelle de l'antennule chez le ♂, le nombre d'indentations de la maxille 1. Par exemple, nous avons constaté la variation de la forme du telson chez les ♀♀ des 2 dragues du S.E. du golfe de Gascogne ; DS 50 et DS 52 (fig. 4 G, H, I) et chez les ♂♂ de la même zone (DS 52) comparativement à des exemplaires de la campagne NORATLANTE (44°07,3'N.-04°09,3'W.) (fig. 2, F, G).

Leptanthura victori sp. n.

Matériel : Station 6 (1 894-1 950 m) 19 exemplaires (6 ♂♂, 11 ♀♀, 2 juvs).

Types : Holotype ♂ adulte déposé au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) ; allotype ♀ ovigère et 6 paratypes (2 ♂♂, 6 ♀♀, 1 postmanca) déposés au Muséum d'Histoire naturelle « Grigore Antipa » (Bucarest.)

Localité type : S.E. golfe de Gascogne, Biogas VI, St. 6, DS 87, 44°05'2"N., 04°19'4"W., 1 913 m.

Diagnose. Telson légèrement rétréci depuis le tiers distal vers l'apex, qui est arrondi. Le flagelle de l'antennule chez le ♂ est formé de 9 (10) articles et chez la ♀, de 3 ; le flagelle de l'antenne, chez le ♂, de 3 (14) articles, chez la ♀, de 3. L'article 3 du palpe de la mandibule petit, étroit, avec une soie apicale fine, courte. Le propode des péréiopodes IV-VII rectangulaire, allongé avec 4 (5) épines internes, flagellées et pourvues de franges ; 4 rétinacles sur les sympodites des pléopodes. Appendix masculina avec l'apex simple, arrondi. L'exopodite de l'uropode très étroit, triangulaire, ne s'infléchit pas sur le telson.

Description du ♂ adulte (fig. 5, 6)

Proportions relatives du corps : $C < I \approx II = III < IV = V = VI > VII < \text{pléon} > \text{telson}$. La longueur du céphalothorax à peu près égale à la largeur ; les lobes antérolatéraux ne dépassent pas le petit rostre. Yeux absents. Pléon plus long que n'importe lequel des péréionites ; les pléonites 1 et 2 sont les plus longs. Le telson se rétrécit légèrement depuis le tiers distal vers l'apex qui est arrondi, avec 4 soies apicales, celles médianes étant barbulées au bout. A la base du telson, la vésicule très développée du statocyste. Flagelle de l'antennule formé de 9 (10) articles, avec des bouquets de longues esthétasques. Flagelle de l'antenne de 3 (?4) articles, les deux derniers articles minuscules, avec des bouquets d'esthétasques. L'article 3 du palpe de la mandibule, le plus petit, étroit, présente une soie apicale fine, courte. L'endite latéral de la maxille 1 à 15-14 indentations. Hypopharynx, (fig. 5 E). Le maxillipède à 3 articles libres, le dernier minuscule. Sur le bord interne du carpe et du propode du péréiopode 1, 2, et respectivement 8 épines flagellées ; le bord interne du propode droit, proximale avec une proéminence triangulaire. Péréiopodes II et III à 2 épines flagellées sur le bord interne du carpe ; propode ovoïde, bordé intérieurement de 6 (8) épines flagellées, avec des franges (5 épines aux péréiopodes du côté gauche) ; dactyle tout aussi long que le propode, étroit, sur le bord interne avec des soies fines, courtes, spatulées ; unguis très court, représentant 1/9 de la longueur du dactyle. Péréiopodes IV-VII à carpe petit, triangulaire, avec 2 épines flagellées sur le bord interne ; propode rectangulaire, allongé et étroit, sur le bord interne avec 4 (5) épines flagellées et avec des franges ; les épines des péréiopodes VII sont flagellées et bidentées ; dactyle long et étroit, un peu plus court que le propode, au péréiopode VII, sur le bord interne, avec des lobules fins hyalins. L'exopodite du pléopode 1 forme un opercule. Pléopodes 1 et 2 avec 4 rétinacles denticulés. L'endopodite du pléopode 1 un peu plus court que l'exopodite ; l'exopodite et l'endopodite avec 22, respectivement 17 soies barbulées. L'exopodite du pléopode 2 avec 21 soies barbulées, et l'endopodite avec 10. Appendix masculina avec apex simple, arrondi. L'exopodite de l'uropode ne s'infléchit pas sur le telson ; il est très étroit, triangulaire, distalement rétréci et bordé de quelques soies simples et barbulées. L'endopodite de l'uropode piriforme, allongé et étroit, distalement avec une touffe de soies longues, simples ; l'endopodite est plus étroit et plus court que le sympodite et dépasse le telson en longueur.

ISOPODES ANTHURIDÉS

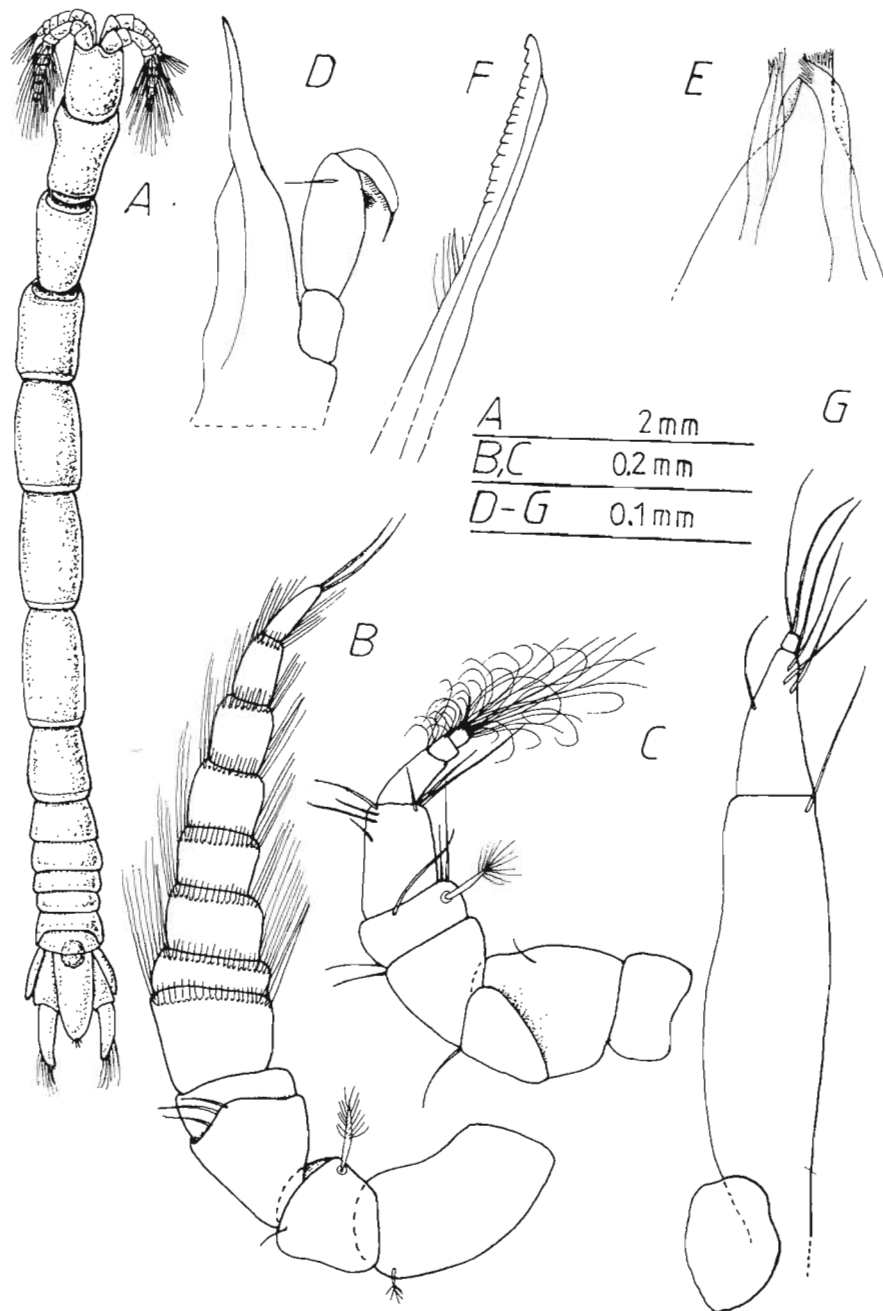


Fig. 5. — *Leptanthura victori* sp. n. (♂, holotype). A, vue dorsale ; B, antennule ; C, antenne ; D, mandibule ; E, hypopharynx ; F, maxille 1 ; G, maxillipède.

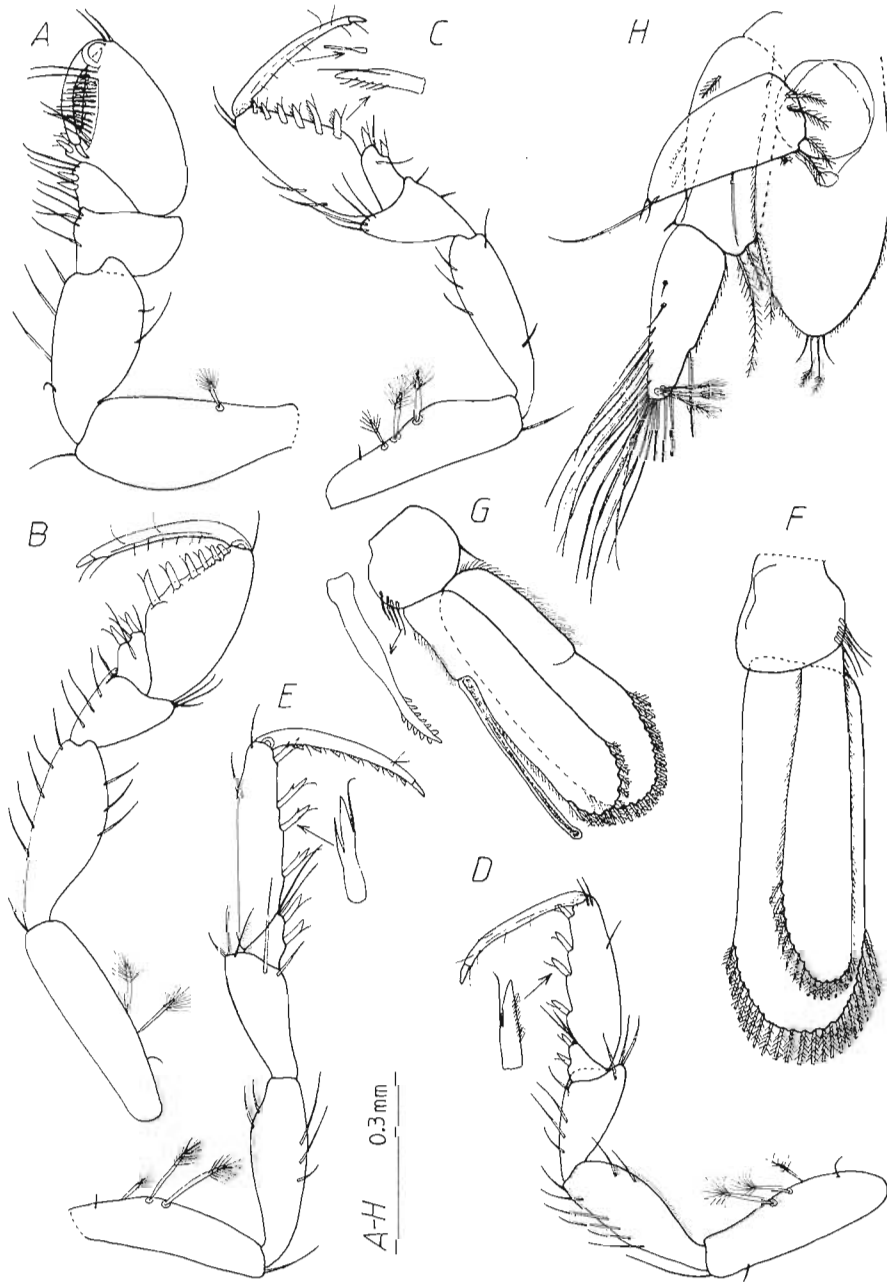


Fig. 6. — *Leptanthura victori* sp. n. (♂, holotype). A, péréiopode I (dr.); B, péréiopode II (dr.); C, péréiopode III (dr.); D, péréiopode IV (dr.); E, péréiopode VII (dr.); F, pléopode 1' (dr.); G, pléopode 2 (dr.); H, telson et uropode.

ISOPODES ANTHURIDÉS

Description de la ♀ adulte (fig. 7, 8)

Telson légèrement plus allongé et plus étroit que chez le ♂. Flagelle de l'antennule formé de 3 articles ; le premier article minuscule ; apicalement, 3 esthétaques. Flagelle de l'antenne formé de 3 articles. Propode des péréiopodes II et III légèrement plus élargi que chez le ♂, avec 7 épines flagellées et bidentées, semblables à celles du péréiopode VII du ♂. Péréiopode III gauche plus petit que celui droit, probablement en régénération. Péréiopodes IV-VII semblables à ceux du ♂ ; les épines seules diffèrent en ce qui concerne l'aspect. L'exopodite et l'endopodite du pléopode 1 distalement avec 14, respectivement 11 soies barbulées, et le pléopode 2 avec 10, respectivement 6 soies barbulées. Uropodes semblables à ceux du ♂, mais un peu plus étroits.

Dimensions : ♂, ♀ adulte 8 mm de long.

Derivatio nominis. L'espèce est dédiée à mon père, Victor NEGOESCU.

Discussion. La forme de l'exopodite de l'uropode distingue nettement *Leptanthura victori* des autres espèces du genre. Les espèces dont l'exopodite de l'uropode ont un aspect proche de celui de notre espèce sont : *agulhensis* Kensley, 1975, *hendili* Wolff, 1956, *micrura* Kensley, 1982, *muelleri* Negoescu, 1980 et *nunana* Poore, 1978. *L. victori* ressemble beaucoup à *L. cf. truncata* (avec laquelle elle a été trouvée dans les mêmes stations) en ce qui concerne l'aspect du flagelle de l'antenne, les pièces buccales, les péréiopodes (excepté la phanérotaxie), les pléopodes et l'appendix masculina. Par la forme du telson, l'endopodite de l'uropode et l'appendix masculina, l'espèce se rapproche aussi de *L. affinis* (Bonnier, 1896).

Peuplant le même biotope que *L. cf. truncata*, l'espèce *victori* pourrait vivre dans le substrat, creusant des galeries, *L. cf. truncata* étant probablement plutôt tubicole. Un indice de ce mode de vie serait la forme de l'exopodite de l'uropode, celui étroit chez *L. victori* étant caractéristique pour les espèces hypogées.

Pseudanthura sp.

Matériel : 1 980 m ; 2 exemplaires (1 ♀ immature, 1 manca).

Discussion. L'identification de l'espèce est difficile à cause du matériel insuffisant à notre disposition.

Valoranthura abyssorum (Norman et Stebbing, 1886).

Matériel : « Biogas » III (St. 2, DS 41 ; St. 3, DS 43), IV (St. 3, DS 56), VI (St. 3, DS 77), XI (St. 3, KG 203 ; St. 3, KG 206 ; St. 3, KG 218) ; 3 548-4 240 m ; 9 exemplaires (1 ♂, 4 ♀♀, 4 juvs).

Discussion. Les localités de capture représentent des points nouveaux dans l'aire de répartition de l'espèce, dans l'E. de l'Atlantique du N.

CONCLUSION

Le matériel d'isopodes anthuridés collecté pendant les campagnes BIOGAS dans les zones N.W. et S.E. du golfe de Gascogne nous a permis de présenter des données nouvelles dans la systématique et la répartition de ce groupe de crustacés.

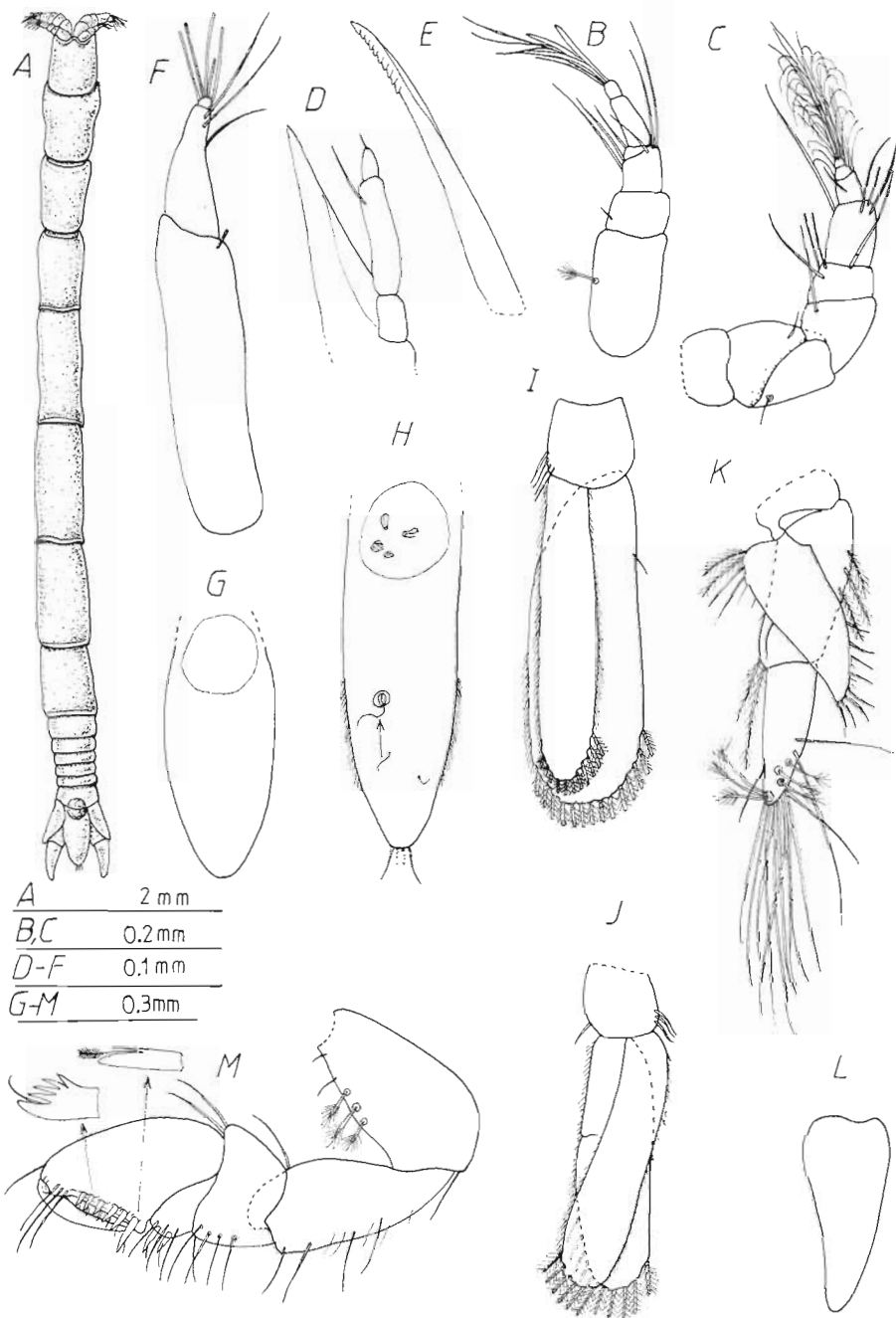


Fig. 7. — *Leptanthura victori* sp. n. (♀, A-F, H-M, allotype ; G, paratype). A, vue dorsale ; B, antennule ; C, antenne ; D, mandibule ; E, maxille 1 ; maxillipède ; F, maxille 2 ; G, H, telson ; I, pléopode 1 (dr.) ; J, pléopode 2 (g.) ; K, uropode ; L, exopodite de l'uropode ; M, péréiopode 1 (dr.).

ISOPODES ANTHURIDÉS

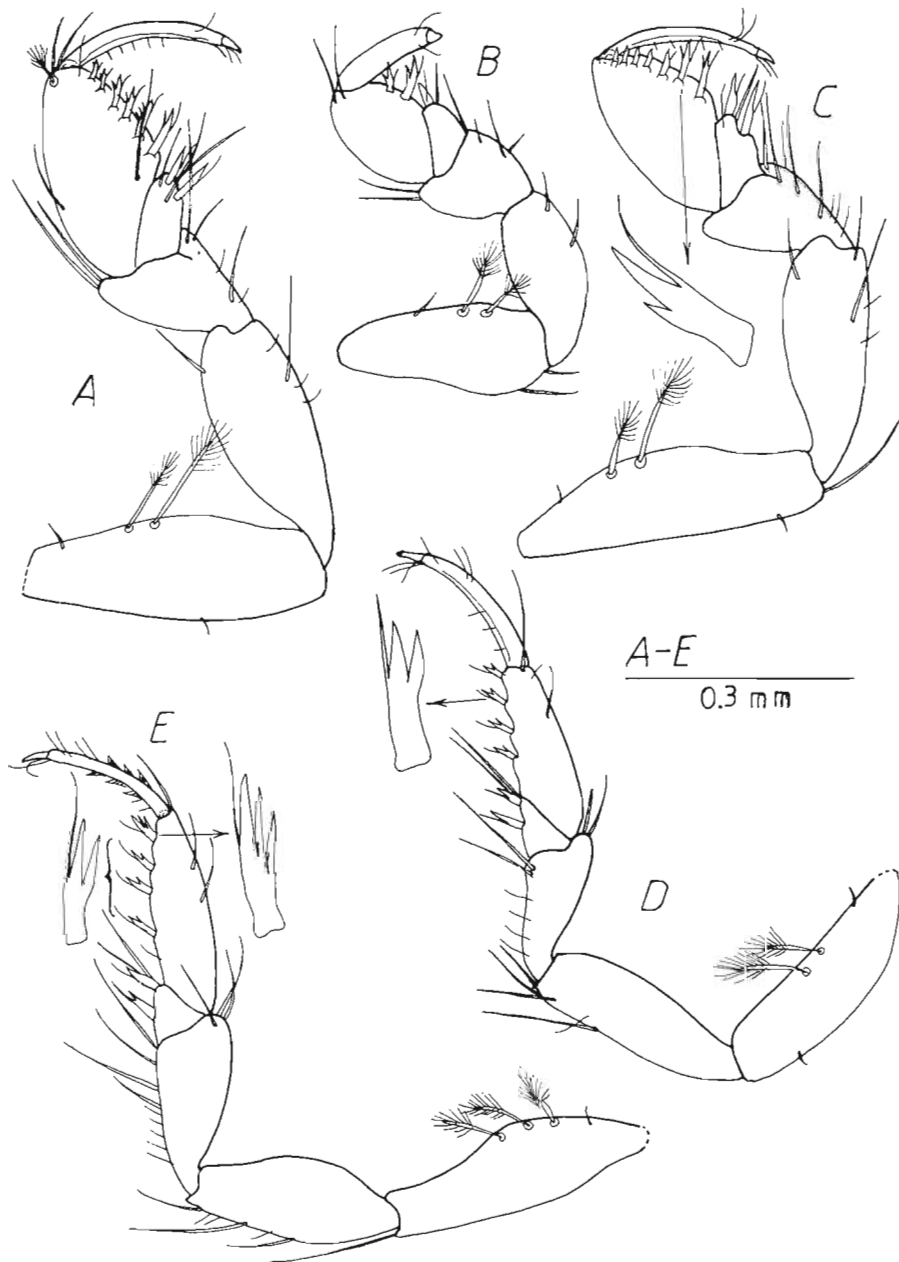


Fig. 8. — *Leptanthura victori* sp. n. (♀, allotype). Périopodes. A, II (dr.); B, III (g.); C, III (dr.); D, IV (dr.); E, VII (dr.)

Parmi les 193 exemplaires, l'espèce la plus richement représentée (146 exemplaires) ressemble, par ses caractères de morphologie externe, à *Leptanthura truncata* décrite par RICHARDSON (1911) des côtes ouest africaines (Mauritanie). La description incomplète de RICHARDSON nous a obligée à une certaine prudence, nous décrivons notre espèce comme *Leptanthura* cf. *truncata*.

De même, nous décrivons une espèce nouvelle, *Leptanthura victori* trouvée dans les mêmes stations que *L.* cf. *truncata* (S.E. du golfe de Gascogne). Cette espèce est proche, par ses caractères morphologiques externes, des espèces est-atlantiques *affinis* (Bonnier) et cf. *truncata* Richardson ; par l'aspect de l'exopodite de l'uropode elle est proche des espèces ouest-atlantique *micrura* Kensley, sud-africaine *agulhasensis*, Kensley, méditerranéenne *muelleri* Negoescu et sud-ouest-pacifique *hendili* Wolff et *nunana* Poore. La forme de l'exopodite de l'uropode de cette nouvelle espèce indiquerait la vie dans le substrat, dans des galeries.

Chez les espèces *Leptanthura* cf. *truncata* et *L. victori*, nous avons constaté tant dans des populations différentes (de différentes stations) ainsi qu'au sein de la même population et même au niveau individuel (entre le côté droit et celui gauche du corps) une variabilité manifestée par un nombre variable d'articles au flagelle de l'antennule, le nombre de serrations de la maxille 1, le nombre et la forme des épines des péréiopodes, le nombre de soies barbulées des pléopodes, la forme du telson.

Nous signalons de nouvelles localités dans l'aire de répartition des espèces *Leptanthura affinis* (Bonnier), *Malacanthura truncata* (Hansen), et *Valoranthura abyssorum* (Norman et Stebbing) à l'est de l'Atlantique N.

Nous adressons nos remerciements sincères à la direction du Centre national de tri d'océanographie biologique (CENTOB, Brest) et particulièrement à M. SEGONZAC, d'avoir envoyé pour étude cette collection de crustacés anthuridés au Muséum d'Histoire naturelle « Grigore Antipa ». En même temps, nous exprimons toute notre gratitude au Prof. Mihai BĂCESCU, le directeur du Muséum qui nous a confié le matériel et nous a accordé toujours son appui et ses conseils.

KENSLEY, B. - 1982 - Deep-water Atlantic Anthuridea (Crustacea : Isopoda). *Smithson. Contr. Zool.*, n° 346, p. 1-60.

NEGOESCU, I., WAGELE, J. W. - 1983 - World list of the Anthuridean Isopods (Crustacea, Isopoda, Anthuridea). *Trav. Mus. Hist. nat. « Grigore Antipa »*, vol. 25.

RICHARDSON, H. - 1911 - Les crustacés isopodes du « Travailleur » et du « Talisman », formes nouvelles. *Bull. Mus. Hist. nat.*, n° 7, p. 519-534.

39.

THE DISTRIBUTION OF EURYCOPID SPECIES COMPLEXES (CRUSTACEA : ISOPODA : ASELOTA)

G. D. F. WILSON (*)

RÉSUMÉ. — Deux complexes d'espèces d'Isopodes de la famille des Eurycopidae ont été récemment décrits dans le golfe de Gascogne et des régions voisines : le complexe *Eurycope complanata* et le complexe *E. longiflagrata*. Le complexe *E. complanata* a pour origine une « espèce » dont la distribution s'étendait sur tout l'Atlantique N. Actuellement, cette « espèce » a éclaté en une douzaine d'espèces différentes ayant chacune une distribution beaucoup plus réduite. Dans le golfe de Gascogne, existent trois espèces du complexe *E. complanata* et deux espèces du complexe *E. longiflagrata*. Les nouvelles connaissances sur les complexes d'espèces chez les Eurycopidae et dans d'autres taxons modifient les concepts en matière de biogéographie en mer profonde.

ABSTRACT. — *Two species complexes in the Isopod Crustacean family Eurycopidae have been recently described which occur in the bay of Biscay and adjacent regions : the Eurycope complanata complex and the E. longiflagrata complex. The complanata complex is based on a species once thought to have a distribution spanning the North Atlantic Ocean ; it is now split into 12 different species, each having a much more restricted distribution. Three species of the complanata complex, and two species of the longiflagrata complex occur in the Biscayan region. Increased knowledge of species complexes in the Eurycopidae and in other taxa may change our views of deep-sea biogeography.*

isopode, eurycopide, complexe spécifique, répartition, golfe de Gascogne.
isopoda, eurycopidae, species complexes, distribution, bay of Biscay.

The Biscayan distribution of eurycopid species complexes is an important aspect of our studies on deep-sea biogeography. Isopods of the family Eurycopidae are a dominant component of deep-sea communities and thus provide much comparative data between diverse sampling programs and areas. Eurycopids are natatory epibenthonts which, as a group, are primarily detritivores. This family is found in all parts of the deep sea and, at high latitudes, has a few shallow water representations. At the generic level, eurycopids also tend to be cosmopolitan (HESSLER and WILSON, 1983). In contrast, species of this family range from very restricted to cosmopolitan distributions (WOLFF, 1962). According to the literature (e.g., WOLFF, 1962 ; MENZIES, 1962 ; HAUGSNES and HESSLER, 1979 ; THISTLE and HESSLER, 1977) the exceedingly widespread species also have variation that remains unexplained. If this variation heralds the presence of

(*) Scripps Institution of Oceanography, University of California, San Diego (C) USA.

ISOPODES ASELOTES

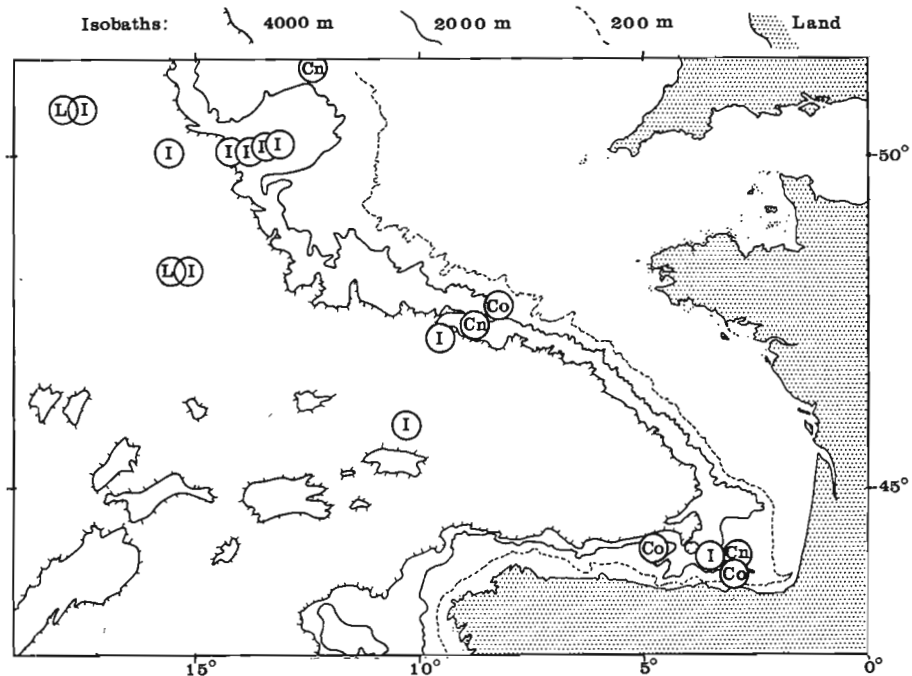


Fig. 1. — The distribution of the complanata complex and the longiflagrata complex in the bay of Biscay and adjacent areas. Co = *Eurycope complanata*; Cn = *E. centobi*; I = *E. iphthima*; L = species of the longiflagrata complex.

sibling species groups or species complexes under one name, then the elucidation of these new species and their distributions could alter our views of deep-sea biogeography.

In a survey of deep-sea eurycopids of the genus *Eurycope* (WILSON and HESSLER, 1980), some large distribution species actually proved to be complexes of nearly indistinguishable species. One such species complex is the numerically dominant *complanata* complex (WILSON, 1983a). This complex consists of 12 species, once collectively known as *Eurycope complanata* Bonnier, 1896. The *complanata* complex is entirely restricted to the N. Atlantic, and the component species have very distinct ranges.

In the bay of Biscay and adjacent areas which yielded densest concentration of samples from cruises conducted by COB, Woods Hole Oceanographic Institution and others, three species of the *complanata* complex are found: *Eurycope complanata* Bonnier, 1896, *E. centobi* Wilson 1983a, and *E. iphthima* Wilson, 1981 (fig. 1). These three species seem to have adjacent but non-overlapping ranges. *E. complanata* was first collected by the « CAUDAN » during an 1895 expedition in the southeastern part of the bay of Biscay at 950 m. Since then the « SARSIA » collected it in a nearby area at 860 m, and the « GALATHEA » retrieved a single specimen near the Meriadzek Terrace at 1920 m, the deepest record known for this species. *E. complanata* has not been collected recently because of a lack of

sampling effort in its known depth range. *E. centobi* is a mid-bathyal species known from 1 739 m in the southeastern part of the bay of Biscay, from 2 165 to 2 815 m around the Meriadzek Terrace, and from 1 495 m off southwest Ireland. It is also found in the Rockall Trough. *E. centobi* parallels the distribution of *E. complanata* except that the former species is found deeper. *E. iphthima* is a more widespread species, characteristically found in most abyssal regions of the N. Atlantic. In the Biscay region, *E. iphthima* occurs shallower than in other parts of its range, from the abyssal plain up to 2 379 m, compared to below 4 000 m elsewhere.

All three Biscayan species of the *complanata* complex are found at the shallowest depths in the southeastern part of the bay, as compared to the Meriadzek area. This rise in the vertical distributions of the three species is not well characterized because samples have been only studied from two restricted localities within the bay of Biscay.

The Biscayan populations of *Eurycope iphthima* show distinct clinal variation in an important morphological character and in its population structure (WILSON, 1983b). This variation is strongly correlated with depth, perhaps reflecting changes in the slope environment over the range of the species. The cline may be evidence for incipient speciation in the differing populations of *E. iphthima*. Significantly, the same depth range on the western side of the Atlantic is occupied by four species of the *complanata* complex.

Another species complex which occurs in the Biscay area is the unusual *E. longiflagrata* complex (WILSON, 1983c). This complex is at the other end of the abundance spectrum from the *complanata* complex, being extremely rare in the deep-sea samples. The *longiflagrata* complex consists of 3-4 species also restricted to the N. Atlantic, and has two species in the Biscay region: *E. errabunda* and *E. sp.* The latter is too poorly known to have a formal taxonomic designation. Both species are found only on the abyssal plain, and can co-occur in the samples (fig. 1). *E. errabunda*'s distribution spans the N. Atlantic, while *E. sp.* is restricted to the Biscay region.

Research in this laboratory is continuing on eurycopid species complexes. In the Biscay area, other such groups occur which are presently classified under the following species: *Eurycope brevis* Hansen, 1916, *E. vicaris* Vanhöffen, 1914, *E. glabra* Kensley, 1978, *Muneurycope nodifrons* (Hansen, 1916).

Restricted distributions are characteristic of these species complexes, except for those species which inhabit the abyssal plains, like *Eurycope iphthima* and *E. errabunda*. Because these latter widespread species also contain significant unresolved variation (WILSON, 1983a; 1983c), they may possibly consist of sibling species or subspecies with smaller, adjacent distributions. If species complexes are common in other taxa as they are in the Eurycopidae, then biogeographic inferences about the deep-sea environment must be drawn with caution.

BONNIER, J. - 1896 - Edriophthalmes. In « Resultats scientifiques de la campagne du 'Caudan' dans le golfe de Gascogne, août-septembre 1893 » by R. KOEHLER, *Ann. Univ. Lyon*, fasc. III, 1895, p. 527-689.

HANSEN, H. J. - 1916 - Crustacea Malacostraca III. V. The order Isopoda. *Danish Ingolf Expedition* 3, p. 1-262.

ISOPODES ASELOTES

- HESSLER, R. R., and WILSON, G. - 1983 - The origin and biogeography of malacostracan crustaceans in the deep sea. In : « Evolution, Time, and Space : The Emergence of the Biosphere, » edited by SIMS, R. W., PRICE, J. H. and WHALLEY, P. E. S., *Systematics Association*, Spec. Vol. no. 23, p. 227-254.
- HAUGSNES, J. A., and HESSLER, R. R. - 1979 - A revision of the subfamily Syneurycopinae (Isopoda : Asellota : Eurycopidae) with a new genus and species (*Bellibos buzwilsoni*). *Transactions of the San Diego Society of Natural History* 19, 10, p. 121-151.
- KENSLEY, B. - 1978 - The South African Museum's Meiring Naude cruises. Part 7, Marine Isopoda. *Annals of the South African Museum* 74, 5, p. 125-158.
- MENZIES, R. J. - 1962 - The Isopods of abyssal depths in the Atlantic Ocean. *Abyssal Crustacea, Vema Research Series*, Columbia Univ. (New York) 1, p. 79-206.
- THISTLE, D. and HESSLER, R. R. - 1977 - A revision of *Betamorpha* (Isopoda, Asellota) in the world ocean with three new species. *Zoological Journal of the Linnean Society* 60, p. 275-295.
- WILSON, G. - 1981 - Taxonomy and postmarsupial development of a dominant deep-sea eurycopid isopod (Crustacea). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 94, 1, p. 276-294.
- WILSON, G. - 1983a - Systematics of a species complex in the deep-sea genus *Eurycope*, with a revision of six previously described species (Crustacea, Isopoda, Eurycopidae). *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography* 25, p. 1-64.
- WILSON, G. - 1983b - Variation in the deep-sea isopod, *Eurycope iphthima* (Asellota, Eurycopidae): Depth related clines in rostral morphology and in population structure. *Journal of Crustacean Biology* 3, p. 127-140.
- WILSON, G. - 1983c - An unusual species complex in the genus *Eurycope* (Crustacea : Isopoda : Asellota) from the deep N. Atlantic Ocean. *Proceedings of the Biological Society of Washington*. In Press.
- WILSON, G. and HESSLER, R. R. - 1980 - Taxonomic characters in the morphology of the genus *Eurycope* (Crustacea, Isopoda) with a redescription of *E. cornuta* Sars, 1864. *Cahiers de Biologie Marine* 21, p. 241-263.
- WOLFF, T. - 1962 - The systematics and biology of bathyal and abyssal Isopoda Aselotta. *Galathea Report* 6, p. 1-320.
- VANHÖFFEN, E. - 1914 - Die Isopoden der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. *Deutschen Südpolar-Expedition* 20, Zoologie, 7, p. 449-598.

40.

REMARQUES SUR LA DISTRIBUTION DES CRUSTACÉS DÉCAPODES

M. de SAINT-LAURENT (*)

RÉSUMÉ. — Les Crustacés Décapodes de profondeur recueillis au cours du programme BIOGAS appartiennent à 39 espèces ou sous-espèces, réparties en deux groupes écologiques principaux, formes bathypélagiques d'une part, benthiques ou épibenthiques d'autre part. Une brève analyse de leur répartition géographique et bathymétrique est donnée ici. Le groupe bathypélagique (10 spp.) est représenté par un petit nombre d'espèces d'un vaste ensemble atlantique, et sa pauvreté spécifique s'accroît dans la région S. du Golfe. En ce qui concerne la faune benthique (29 spp. ou sspp.), un appauvrissement parallèle s'observe au S., alors qu'au N., sa richesse spécifique est comparable à celle du reste de l'Atlantique.

ABSTRACT. — *This includes a brief analysis of the horizontal and vertical distribution of the 39 species or subspecies of Crustacea Decapoda collected during the BIOGAS project in deep waters of the bay of Biscay. The species have been separated into two main groups, bathypelagic in the one hand, benthic or epibenthic on the other. The bathypelagic group (10 sp.) comprises a few amongst a large atlantic assemblage, and its poor specific diversity is accentuated in the southern part of the Bay. A parallel impoverishment of the benthic group (29 spp. or sspp.) is observed in the S., whereas in the N., the specific richness of these benthic forms is roughly similar to that of other parts of the Atlantic ocean.*

golfe de Gascogne, crustacea decapoda, biogéographie.
bay of Biscay, crustacea decapoda, biogeography.

INTRODUCTION

Les Crustacés Décapodes récoltés au cours de l'ensemble des campagnes BIOGAS, entre 1 900 et 4 750 mètres de profondeur, se répartissent en 39 espèces ou sous-espèces, la plupart des spécimens provenant d'opérations de chalutage. Comparée à la grande richesse et à la diversité des formes littorales et bathyales jusqu'à 1 500 m, cette faune de profondeur apparaît comme très pauvre ; ces résultats ne sont pas propres au golfe de Gascogne, comme nous le verrons ci-dessous, mais peuvent être généralisés à l'ensemble des océans, le nombre d'espèces de Décapodes signalés de fonds supérieurs à 2 000 mètres n'excédant pas une centaine, soit moins de 1 % du nombre total des espèces décrites.

(*) Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue de Buffon, 75005, Paris, France.

DÉCAPODES

Les trois principaux sous-ordres de Décapodes, Dendrobranchiata, Caridea et Reptantia, sont représentés dans cette faune de profondeur, mais restreints pour chacun d'eux à un petit nombre de familles et de genres. Deux groupes écologiques doivent par ailleurs être distingués : *formes bathypélagiques*, relativement eurybathes et susceptibles d'importantes migrations verticales d'une part ; *formes benthiques ou épibenthiques*, soumises à des exigences bathymétriques relativement précises, d'autre part. Les premières sont prédatrices d'organismes planctoniques de petite taille, mais peuvent éventuellement descendre sur le fond pour y rechercher un complément de nourriture, les secondes, carnivores prédatrices ou détritivores, se nourrissent toujours aux dépens du fond.

Ces deux groupes ont été analysés séparément dans le texte qui suit, lequel comporte pour chacun d'eux des remarques sur la répartition géographique des espèces présentes, une comparaison des peuplements en fonction des niveaux bathymétriques explorés, et en fonction de leur localisation au N. ou au S. du golfe de Gascogne. Les résultats globaux des récoltes sont résumés dans deux tableaux, correspondant aux deux groupes, et indiquent par station, par espèce et par type d'engin, le nombre d'individus recueillis. Les quelques spécimens des genres *Gennadas* et *Sergestes*, appartenant pour la plupart à des espèces planctoniques de surface ou de moyenne profondeur, n'ont pas été inclus dans cette analyse.

1. DÉCAPODES BATHYPÉLAGIQUES

Les Décapodes bathypélagiques sont uniquement représentés par les sous-ordres des Dendrobranchiata et des Caridea, les Reptantia étant absents. Les engins utilisés au cours des campagnes étaient surtout destinés à la capture d'animaux benthiques ou épibenthiques, et les récoltes de crevettes pélagiques pourraient presque être qualifiées d'accessoires ; à la pauvreté relative des effectifs s'ajoute l'incertitude du niveau bathymétrique exact des prises, celles-ci pouvant avoir lieu pendant la remontée des engins à une distance plus ou moins grande du fond, voire même au voisinage de la surface. Mais l'absence ou la rareté dans les récoltes d'éléments de la faune bathypélagique habituellement rencontrés par moins de 2 000 m dans le golfe de Gascogne ou ses parages permet de supposer que la majorité des spécimens récoltés l'ont été à proximité du fond et dans la zone bathyale profonde. Cette hypothèse admise, quelques observations sur la répartition des crevettes bathypélagiques du golfe de Gascogne paraissent suffisamment intéressantes pour qu'il en soit fait mention dans ce travail.

1.1. RÉPARTITION HORIZONTALE

— Famille des Opolophoridae

Cette famille compte dans l'Atlantique une cinquantaine d'espèces offrant pour la plupart une large répartition amphiatlantique, voire même cosmopolite. Huit espèces seulement figurent dans les récoltes BIOGAS ;

comparée à celle d'autres régions atlantiques, cette faune d'Oplophoridae apparaît comme très pauvre : CHACE (1940) signale par exemple 24 espèces dans la région des Bermudes ; SIVERTSEN et HOLTHUIS (1956), en mentionnent 18 de l'expédition nord-atlantique du « MICHAËL SARS », et CROSNIER et FOREST (1973) 25 de l'Atlantique oriental intertropical. Il convient de noter que des formes signalées de 2 000 m ou plus au large des Canaries, du Portugal, ou des côtes occidentales de l'Irlande [*Acanthephyra stylostratis* (Bate), *A. microphthalma* Smith, *A. gracilipes* (Chace), *Meningodora mollis* (Smith), *M. vesca* (Smith), *Ephyrina benedicti* (Smith), *Oplophorus spinosus* (Brullé), *Notostomus distirus* Chace, *N. longirostris* Bate : cf. SIVERTSEN et HOLTHUIS, 1956] ne figurent pas dans la région explorée. A titre d'exemple également, la campagne NORATLANTE, avec les mêmes méthodes de pêche, a fourni au moins cinq espèces supplémentaires d'Oplophoridae, et des espèces ne figurant pas dans les récoltes BIOGAS ont été capturées au cours de la campagne INCAL au large de l'Irlande ou dans la plaine abyssale de Porcupine.

Il faut par ailleurs mentionner la capture intéressante d'une espèce uniquement connue, jusqu'à présent, par son spécimen-type, originaire de l'océan Indien, *Acanthephyra valdiviae* Balss, 1914 : deux individus figurent dans le matériel BIOGAS, l'un de la station 1, sur fond de 2 350 m, l'autre a été capturé hors zone (CV 07) dans un chalutage à 2 190 m.

— Famille des Pasiphaeidae

Cette famille de crevettes bathypélagiques est beaucoup moins nombreuse que celle des Oplophoridae, et les espèces qui s'y rattachent fréquentent en général des eaux moins profondes. Elle n'est représentée dans les récoltes BIOGAS que par 11 spécimens de *Parapasiphae sulcatifrons* Smith, espèce à très large répartition atlantique, sur des fonds de 500 à 5 400 m (SIVERTSEN et HOLTHUIS, 1956), et par un individu unique du genre *Pasiphaea*, appartenant sans doute à une espèce nouvelle.

On peut noter l'absence dans les prélèvements de *Pasiphaea tarda* Kroyer, de *P. multidentata* Esmark et de *P. cristata* Chace, toutes trois signalées dans l'Atlantique nord-oriental et sur les fonds supérieurs à 2 000 mètres.

1.2. RÉPARTITION VERTICALE

Aucune différence significative n'apparaît dans la répartition des espèces en fonction des niveaux bathymétriques explorés (tabl. 1). Une remarque peut cependant être faite en ce qui concerne la répartition relative des deux espèces *Acanthephyra pelagica* et *Acanthephyra purpurea* : la première est présente à toutes les stations, avec un total de 44 individus pour l'ensemble des prises ; la seconde n'est représentée que par 3 spécimens ; ceci confirme certaines données antérieures indiquant que *pelagica* préfère des eaux plus profondes, et montre qu'en fait elle peut se tenir sur des fonds supérieurs à 2 000 mètres. Les prises très rares de *purpurea* ont pu avoir lieu plus près de la surface, lors de la remontée du chalut.

DÉCAPODES

1.3. COMPARAISON ENTRE LE N. ET LE S. DU GOLFE DE GASCOGNE

Le tableau 1 met en évidence la différence importante dans la diversité spécifique entre la zone N. et la zone S. du Golfe. La pauvreté de la zone S. est particulièrement nette au niveau des stations les moins profondes : 9 espèces ont été capturées à la station 1 (N.), 3 espèces seulement à la station 6 (S.). Même si l'on tient compte du nombre très inférieur d'opérations de chalutages (prélèvements ayant fourni la très grande majorité des formes bathypélagiques) à cette station 6, sa faune apparaît qualitativement beaucoup plus pauvre que celle de la station 1.

Tableau I

Espèces bathypélagiques présentes aux différentes stations

Espèces	Station 1 1920-2360 m	Station 2 2775- 3800 m	Station 3 3992-4260 m	Station 4 4500-4734 m	Station 5 4200-4510 m	Station 6 1845-2430 m
<i>Acantheephyra pelagica</i>	1 CV (1) 4 CP (11) 12	1 DS (1) 1 CV (1) 3 CP (5) 7	4 CP (5) 1 WS (1) 6	1 CV (1) 4 CP (6) 7	1 CV (1) 3 CP (6) 7	2 CP (5) 5
<i>Acantheephyra purpurea</i>			1 CP (1) I	1 CP (1) I		1 CP (1) I
<i>Acantheephyra valdiviae</i>	1 CV (1) I					
<i>Systellaspis debilis</i>	1 DS (1) I	1 CP (2) 2	1 CP (1) I	5 CP (6) 6		
<i>Systellaspis braueri</i>	3 CP (4) 4	1 CP (1) I			1 CP (1) I	
<i>Hymenodora gracilis</i>	2 CP (3) 3	1 CV (1) 1 CP (1) 2	2 WS (2) 1 CP (1) 3	1 CP (2) 2		
<i>Hymenodora glacialis</i>				1 CP (1) I	1 CP (2) 2	
<i>Ephyrina bifida</i>	2 CP (2) 2	1 DS (1) I		1 CP (1) I		
<i>Ephyrina figueirai</i>	1 CP (1) I	1 CP (1) I		1 CP (1) I	2 CP (3) 3	
<i>Parapasiphaea sulcatifrons</i>	1 DS (1) 2 CP (3) 4	3 CP (3) 3	1 CP (1) I	2 CP (2) 2		1 CP (1) I
<i>Pasiphaea sp.</i>	1 CP (1) I					
Nombre d'espèces	9	7	5	8	4	3
Nombre d'individus.	29	17	10	21	13	7

Pour chaque station et pour chaque espèce, l'abréviation de l'engin utilisé est précédée du nombre d'opérations ayant fourni l'espèce ; le nombre entre parenthèses correspond au total des individus récoltés avec ce type d'engin, et celui en italiques grasses au nombre total des spécimens recueillis à la station considérée.

Aux niveaux les plus profonds explorés, le nombre des individus récoltés est trop faible pour que la différence entre la zone N. (station 4 et 5 : 8 espèces, 21 individus) et la zone S. (station 5 : 4 espèces, 13 individus) puisse être considérée comme significative.

2. DÉCAPODES BENTHIQUES ET ÉPIBENTHIQUES

Ils comprennent deux espèces de Dendrobranchiata Penaeidea, diverses Caridea Nematocarinidae, Hippolytidae, Bathypalaemonellidae, Crangonidae et Glyphocrangonidae, et des Reptantia appartenant pour la plupart à des familles ou à des genres cantonnés dans les eaux bathyales profondes ou abyssales. La majorité des espèces présentes ont une large répartition amphiatlantique.

2.1. RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

2.1.1. Sous-ordre des Dendrobranchiata

Les deux seules espèces figurant dans les récoltes sont *Plesiopenaeus armatus* Bate, forme le plus souvent rencontrée à des profondeurs supérieures à 2 000 mètres, aussi bien dans l'Atlantique que dans « l'Indo-Ouest-Pacifique » (CROSNIER et FOREST, 1973), et *Benthescymus brasiliensis* Bate, dont la répartition est amphiatlantique.

Les Pénéides benthiques susceptibles d'être rencontrées à des profondeurs supérieures à 2 000 mètres sont assez rares, et une dizaine d'espèces seulement ont été signalées jusqu'à présent dans l'Atlantique. ROBERTS et PEQUEGNAT (1970) en mentionnent six espèces du golfe du Mexique, qui ont toutes une plus large répartition dans l'Atlantique occidental, mais dont deux seulement ont été recueillies dans la partie orientale de cet océan. CROSNIER et FOREST, de leur côté, citent également six espèces de l'Atlantique oriental, dont cinq ne dépassent pas au N. la latitude du Maroc ou des Açores, une seule, *Benthescymus iridescens* Bate, atteignant 45°N.

La faune des Pénéides abyssaux semblait donc cantonnée dans les régions tropicales ou tempérées chaudes. Les résultats des campagnes BIOGAS montrent l'extension jusqu'au N. du golfe de Gascogne au moins des deux espèces *Plesiopenaeus armatus* et *Benthescymus brasiliensis*.

2.1.2. Sous-ordre des Caridea

La plupart des espèces benthiques de ce groupe de Décapodes fréquentent des eaux littorales ou bathyales, jusqu'à des profondeurs n'excédant pas 1 500 mètres. Les formes signalées à plus de 2 000 mètres sont peu nombreuses : de rares Pandalidae, quelques Nematocarinidae et Hippolytidae, épibenthiques ; des Crangonidae et Glyphocrangonidae, plus ou moins fouisseuses.

Les campagnes BIOGAS ont fourni neuf espèces, soit plus de la moitié de celles signalées dans tout l'Atlantique à des profondeurs excédant 2 000 mètres : 2 espèces sur 4 du genre *Nematocarcinus*, 3 espèces sur 6 de *Glyphocrangon*, et 2 sur 3 de *Pontophilus*. Il faut y ajouter une espèce probablement nouvelle de *Bythocaris*, genre d'Hippolytidae à répartition essentiellement boréale, et *Gasconella parvula*, nouvelle espèce d'un genre nouveau de Bathypalaemonellidae, petite famille tropicale dont aucune espèce n'avait encore été signalée au-delà de 1 500 mètres.

DÉCAPODES

Les éléments de cette faune benthique de Caridea donnent lieu aux remarques suivantes :

— en ce qui concerne les *Nematocarcinus* et *Gasconella*, il s'agit de l'extension vers le N. et en profondeur de familles mieux représentées dans la zone intertropicale,

— *Bythocaris* représente au contraire l'extension vers le S. d'un genre propre à l'Atlantique boréal,

— Les *Pontophilus* et les *Glyphocrangon* appartiennent typiquement à la faune abyssale atlantique : parmi ces deux genres se trouvent les plus profondes des espèces de Caridea et même de décapodes.

Il faut souligner l'absence des Pandalidae, famille en général bien représentée dans les eaux bathyales : c'est aux environs de 2 000 mètres que se situe la limite de leur répartition verticale.

2.1.3. Sous-ordre des Reptantia

L'adaptation des Reptantia — sous-ordre de loin le plus nombreux de tous les Décapodes — aux grandes profondeurs est limitée à quelques genres des familles des Polychelidae (Eryonidea), Parapaguridae et Galatheidae (Anomala), auxquels s'ajoutent une espèce de Lithodidae et quelques rares Brachyoures.

Les 17 espèces ou sous-espèces récoltées dans le golfe de Gascogne au cours des campagnes BIOGAS constituent une fraction importante (les deux tiers environ) de l'ensemble des espèces de Reptantia signalées de tout l'Atlantique aux profondeurs explorées. A l'exception de quatre d'entre elles (*Stereomastis nana*, *Munidopsis curvirostris*, *M. rostrata* et *Parapagurus pilosimanus*), représentées dans les captures par un nombre relativement important d'individus, la plupart des espèces récoltées l'ont été en nombre très faible, surtout aux profondeurs supérieures à 3 500 mètres, ce qui dénote des populations très clairsemées.

Sauf pour deux espèces présumées nouvelles (*Polycheles* sp. et *Munidopsis* sp.), dont la répartition en dehors de la zone étudiée n'est pas connue, toutes les formes observées ont une large répartition amphiatlantique.

Le seul Brachyoure récolté, en un seul exemplaire, est *Ebalia nux*, Leucosiidae assez eurybathe, déjà signalé aux environs de 2 500 mètres dans l'Atlantique oriental (*). On constate l'absence des Brachyoures profonds du genre *Ethusina*, dont deux espèces habitent les eaux atlantiques profondes, au large du Maroc et des Açores à l'E. et dans la région caraïbe à l'W.

Le fait que pour ce groupe des Reptantia, une bonne partie des espèces connues des grandes profondeurs de l'Atlantique aient été recueillies au cours des campagnes BIOGAS montre bien que les peuplements du golfe de Gascogne font partie intégrante d'un ensemble faunistique abyssal atlantique.

(*) Cet unique spécimen proviendrait d'un chalutage, station 2 (CP 28), à 3 480 mètres, niveau exceptionnel pour cette espèce, habituellement rencontrées de 450 à 800 mètres, encore que le « Talisman » l'ait récoltée à 2 400-2 500 mètres (A. MILNE-EDWARDS et BOUVIER, 1900). L'on peut se demander si le spécimen de BIOGAS provient réellement de 3 480 mètres. Il est possible qu'il ait été capturé lors du chalutage précédent (CP 27, 1 920 mètres) et qu'il soit demeuré dans les mailles du filet jusqu'à l'opération suivante.

Tableau II

Espèces benthiques ou épibenthiques présentes aux différentes stations

Espèces	Station 1 1920-2360 m	Station 2 2775-3800 m	Station 3 3992-4260 m	Station 4 4500-4734 m	Station 5 4200-4510 m	Station 6 1845-2430 m
<i>Benthesicymus brasiliensis</i>			1 CV (1) 1 CP (4) 5	1 CV (1) 1		
<i>Plesiopeanaeus armatus</i>			1 CV (1) 1 WS (2) 3	2 CP (2) 2		
<i>Nematocarcinus exilis</i>	6 CV (11) 5 CP (26) 37					2 CV (6) 2 CV (6) 12
<i>Nematocarcinus ensifer</i>		1 CV (2) 2 CP (4) 6	1 CV (1) 1			
<i>Gasconella parvula</i>	1 CV (1) 1					
<i>Bythocaris</i> sp.	1 CV (1) 2 CP (3) 4					
<i>Pontophilus talismani</i>	2 DS (2) 2	2 CV (7) 2 CP (2) 9				
<i>Pontophilus abyssii</i>			1 CP (2) 1 WS (2) 4		2 CP (4) 4	
<i>Glyphocrangon sculpta</i>	1 CV (1) 1	1 CP (1) 1				
<i>Glyphocrangon longirostris</i>	3 CV (3) 5 CP (12) 15					1 CV (1) 3 CP (10) 11
<i>Glyphocrangon atlantica</i>					1 CP (2) 2	
<i>Stereomastis nana</i>	1 DS (1) 6 CV (6) 4 CP (10) 17					2 DS (3) 3 CV (30) 4 CP (20) 101
<i>Polycheles validus</i>	1 CP (1) 1	1 CV (2) 2				
<i>Polycheles</i> sp.	2 CV (3) 1 CP (1) 4					1 CV (1) 1
<i>Willemoesia leptodactyla</i>			1 CV (1) 1		1 CP (1) 1	
<i>Parapagurus pilosimanus pil.</i>	6 CV (42) 5 CP (63) 105	1 CV (2) 2 CP (9) 11				2 DS (4) 1 CV (11) 4 CP (86) 101
<i>Parapagurus pilos. nudus</i>	5 DS (11) 4 CV (8) 5 CP (28) 47	1 DS (2) 1 CV (1) 5 CP (19) 22				2 DS (3) 2 CV (10) 1 CP (11) 24
<i>Parapagurus pilos. scaber</i>			1 DS (1) 1 CV (2) 5 CP (17) 20	2 CP (2) 2	1 CP (3) 3	
<i>Neolithodes grimaldii</i>	1 CP (1) 1	1 CV (1) 1				1 DS (1) 2 CP (4) 5
<i>Munida sanctipaulii</i>	2 CP (6) 6					
<i>Munidopsis curvirostris</i>	1 DS (1) 3 CV (6) 4 CP (12) 19					6 DS (73) 3 CV (44) 4 CP (95) 212
<i>Munidopsis rostrata</i>	1 DS (1) 2 CV (8) 6 CP (49) 58	1 CP (1) 1				
<i>Munidopsis subsquamosa</i>		1 CV (2) 2	1 CV (1) 1 CP (1) 2			
<i>Munidopsis crassa</i>			1 WS (1) 1		2 CP (5) 5	
<i>Munidopsis antonii</i>			1 CV (1) 1		1 CP (1) 1	
<i>Munidopsis bairdi</i>			1 CP (1) 1			
<i>Munidopsis parfaiti</i>			1 CV (1) 1 CP (1) 2		2 CP (5) 5	
<i>Munidopsis</i> sp.					1 CP (1) 1	
<i>Ebalia nux</i>		1 CP (1) 1				
Nombre d'espèces	15	10	11	3	8	8
Nombre d'individus	318	56	32	5	22	418

Pour chaque station et pour chaque espèce, l'abréviation de l'engin utilisé est précédée du nombre d'opérations ayant fourni l'espèce ; le nombre entre parenthèses correspond au total des individus récoltés avec ce type d'engin, et celui en italiques grasses au nombre total des spécimens recueillis à la station considérée.

DÉCAPODES

2.2. RÉPARTITION VERTICALE

Le tableau II met en évidence l'existence de zones bathymétriques dans la distribution des espèces benthiques : 16 des 18 espèces obtenues aux stations 1, 2 et 6 de 1 960 à 3 800 mètres, sont différentes des 13 espèces récoltées aux stations 3, 4 et 5, et, en fait, on peut même préciser que presque tous les spécimens recueillis à la station 2 proviennent de profondeurs inférieures ou égales à 3 000 mètres (à l'exception du spécimen du *Glyphocrangon sculpta*, et peut-être d'*Ebalia nux* (cf. note page précédente) provenant de 3 480 mètres). On observe donc un changement total de la faune spécifique lorsque l'on passe de la zone bathyale profonde (jusqu'à 3 000 mètres), à la plaine abyssale (au-delà de 3 800 mètres).

Une exception doit être faite dans le genre *Nematocarcinus*, épibenthique, dont les deux espèces, *N. exilis* (Bate) et *N. ensifer* Smith ont des exigences bathymétriques distinctes ; la première a été récoltée uniquement aux stations 1 et 6, donc à moins de 2 400 mètres, et la seconde à la station 2, de 2 695 à 3 056 mètres, et à la station 3, à 4 134 mètres. Ceci confirme par ailleurs la validité de ces deux espèces, auparavant confondues, et rétablies par CROSNIER et FOREST (1973). Cependant leurs limites bathymétriques respectives se trouvent ici légèrement différentes de celles observées par ces deux auteurs dans l'Atlantique oriental intertropical, où *N. ensifer* peut être rencontré à partir de 1 800 mètres.

Dans le genre *Munidopsis*, on note également le chevauchement d'une espèce, *M. subsquamosa* Henderson, entre la zone bathyale profonde (station 2, CV 40, 2 860 mètres) et la zone abyssale (station 3, CV 18, 4 120 mètres, CP 14, 4 237 mètres). La révision systématique des espèces est-atlantiques n'est cependant pas terminée, et il n'est pas exclu que les spécimens des deux niveaux appartiennent à des formes distinctes.

La zone bathyale profonde, jusqu'à 3 000 mètres, a fourni 17 espèces, la zone abyssale, stations 3, 4 et 5 réunies, 13 espèces. La diversité spécifique est donc, en gros, comparable aux deux niveaux, mais il faut noter que, chez les Reptantia au moins, la diversité générique décroît vers le niveau abyssal, et que la diversification spécifique est due, en grande partie, à l'augmentation du nombre des espèces du genre *Munidopsis*.

On remarque enfin que le nombre d'individus récoltés est, dans tous les cas, et comparativement à d'autres groupes zoologiques, faible. Certaines espèces apparaissent cependant dominantes au niveau bathyal profond (*Nematocarcinus exilis*, *Glyphocrangon longirostris*, *Stereomastis nana*, *Parapagurus pilosimanus*, *Munidopsis curvirostris*, *M. rostrata*) la plupart des autres n'étant représentées pour l'ensemble des opérations que par moins de 10 individus.

Au niveau abyssal, la très faible densité des populations est la règle : la plupart des espèces ne figurent, avec rarement plus de 3 ou 4 individus, que dans un petit nombre de prélèvements.

2.3. COMPARAISON ENTRE LE N. ET LE S. DU GOLFE DE GASCOGNE

L'examen du tableau II montre encore très clairement, comme pour la faune bathypélagique, une nette différence dans la diversité spécifique entre

les stations 1 (N.) et 6 (S.) : au niveau bathyal profond, la moitié seulement des formes présentes au N. ont été récoltées au S., toutes celles récoltées dans le S. se trouvent aussi dans le N.

Cette différence s'atténue au niveau abyssal. Sur les 13 espèces de l'ensemble des stations 3, 4 et 5, 6 sont communes à la zone N. et à la zone S., 5 ont été recueillies au N. seulement, et 2 au S. seulement. Compte tenu de la faible densité des peuplements, et du nombre beaucoup plus restreint de prélèvements dans la zone S., l'on ne peut tirer de conclusions valables sur la diversité spécifique relative entre les deux zones.

Par contre, en ce qui concerne la densité des peuplements de la faune bathyale profonde, les effectifs sont plus nombreux au S. (station 6) qu'au N. (station 1) ; l'ensemble des prélèvements a fourni un total de 318 individus de Décapodes benthiques ou épibenthiques à la station 1, au large de Brest contre 419 à la station 6, où les prélèvements ont été, en moyenne, trois fois moins nombreux. Cette densité relativement beaucoup plus abondante des peuplements concerne surtout les espèces ou sous-espèces suivantes : *Stereomastis nana*, *Parapagurus pilosimanus pilosimanus* et *Munidopsis curvirostris*.

CONCLUSION

L'ensemble du programme BIOGAS permet d'apporter une contribution non négligeable à la connaissance de la répartition de la faune profonde des Crustacés Décapodes du golfe de Gascogne. Certes, il n'est pas possible de comparer cette faune à celle d'autres régions atlantiques, faute de données précises sur ces dernières. Cependant les quelques observations et remarques exposées ici donnent une idée qualitative et quantitative des espèces présentes aux différents niveaux au N. et au S. de la région considérée, et pourront être utilisées pour des comparaisons ultérieures avec d'autres régions. Il faut aussi rappeler que l'étude du matériel a conduit à reconnaître cinq espèces nouvelles et à étendre au golfe de Gascogne la répartition de plusieurs autres. Ces espèces seront prochainement décrites dans des notes de faunistique consacrées à l'étude systématique du matériel BIOGAS.

Quant à la diversité, il convient de distinguer la faune bathypélagique, fraction très importante des Décapodes abyssaux, et les formes benthiques ou épibenthiques. La première serait pauvre, comparée à celle de l'ensemble de l'Atlantique, mais cette hypothèse, basée sur des récoltes pratiquées avec des engins essentiellement benthiques, devrait être vérifiée ou corrigée par l'utilisation de filets pélagiques.

La faune benthique ou épibenthique du N. du golfe de Gascogne apparaît, au contraire, relativement riche comparée à l'ensemble de l'Atlantique. La répartition verticale de la faune benthique confirme l'existence d'un niveau bathyal profond, de 1 850 (au moins) à 3 000 mètres, et d'un niveau abyssal, au-delà de 3 500 mètres, dont les peuplements sont distincts sur le plan de la composition spécifique. La comparaison entre le N. et le S. du golfe de Gascogne met en évidence un appauvrissement manifeste de la richesse spécifique dans la faune bathyale profonde de la

DÉCAPODES

zone S. En ce qui concerne les espèces benthiques, certaines d'entre elles paraissent par contre être représentées par des populations plus importantes.

- CHACE, F. A. - 1940 - The bathypelagic Caridean Crustacea. Plankton of the Bermuda Oceanographic Expedition. IX. *Zoologica*, 25 (11) : 117-209, fig. 1-64.
- CROSNIER, A. et FOREST, J. - 1973 - Les Crevettes profondes de l'Atlantique oriental tropical. In : Faune Tropicale XIX. ORSTOM, p. 1-409, fig. 1-121.
- MILNE-EDWARDS, A. et BOUVIER, E. L. - 1900 - Crustacés Décapodes. Première partie. Brachyures et Anomoures. In : Expéditions scientifiques du « Travailleur » et du « Talisman » pendant les années 1880, 1881, 1882, 1883. Paris, Masson : 1-396, pl. 1-32.
- ROBERTS, T. W. et PEQUEGNAT, W. E. - 1970 - Deep-water Decapod shrimps of the family Penaeidae. *Texas A and M Univ. oceanogr. Stud.* I. *Contributions on the biology of the gulf of Mexico*. 3 : 21-57, fig. 3-1 à 3-3.
- SAINTLAURENT, M. de - Description de *Gasconella parvula* gen. nov., sp. nov. (Crustacea, Decapoda, Bathypalaemonellidae fam. nov.) (en préparation).
- SIVERTSEN, E. et HOLTHUIS, L. B. - 1956 - Crustacea Decapoda (The Penaeidae and Stenopodidea excepted). *Rep. scient. Results Michael Sars N. Atlant. deep Sea Exped. 1910*. 5 (12) : 1-54, fig. 1-32, pl. 1-4.

41.

LES CRINOÏDES PÉDONCULÉS (ECHINODERMES) DE L'ATLANTIQUE N.E. : INVENTAIRE, ÉCOLOGIE ET BIOGÉOGRAPHIE

M. ROUX (*)

RÉSUMÉ. — Les Crinoïdes pédonculés de l'Atlantique N.E. sont inventoriés. Leur distribution bathymétrique, leur localisation et leur écologie sont examinées grâce aux informations recueillies par les campagnes récentes notamment celles réalisées avec la soucoupe plongeante française « CYANA ». L'importance des upwellings et des ressources trophiques relativement élevées pour un environnement profond peut expliquer la richesse et l'abondance en Crinoïdes pédonculés du golfe de Gascogne jusqu'à plus de 2 700 m de profondeur.

ABSTRACT. — *Stalked crinoids from the N.E. Atlantic are listed with considerations on their ecology, their location and their bathymetric range. Data are from recent cruises including observations with the french submersible « CYANA ». The importance of upwellings and relatively rich food supply in deep sea environment could explain richness and abundance of stalked crinoids in the gulf of Biscay up to a depth of 2 700 m.*

crinoïdes, golfe de Gascogne, répartition.
crinoids, bay of Biscay, distribution.

La faune de Crinoïdes pédonculés de l'Atlantique du N.E. comprend 12 espèces réparties en 9 genres. Elle est limitée aux domaines bathyal et abyssal. La moitié de ces espèces ont été décrites, au cours de la dernière décennie, à la faveur des campagnes du « DISCOVERY » (A.-M. CLARK, 1973) et de la « THALASSA » (ROUX, 1977). Ces dernières années le regain d'intérêt pour les faunes profondes a permis de multiplier les prélèvements et les observations écologiques et de préciser la distribution des différentes espèces. Un premier bilan a été établi par A.-M. CLARK (1980). Il sera ici largement complété non seulement grâce aux données nouvelles recueillies lors du programme BIOGAS mais aussi grâce aux résultats des campagnes ABYPLAINE, CYMOR, CYAGOR et CYBÈRE menées, pour ces trois dernières, à l'aide de la soucoupe plongeante « CYANA » sur les marges armoricaines et ibériques.

(*) Département des Sciences de la Terre, Paléocéologie océanique, Université Lyon I et L.A. 11 CNRS, 69622 Villeurbanne Cedex France.

CRINOÏDES

I. INVENTAIRE DES ESPÈCES ET LOCALISATION

La classification des crinoïdes pédonculés actuels a été précisée et discutée précédemment (ROUX, 1978). Nous n'y reviendrons pas ici.

Les espèces de l'Atlantique N.E. se répartissent dans les quatre grandes familles de Crinoïdes pédonculés actuels suivantes : Pentacrinidae (*Diplocrinus wyvillethomsoni*), Bourgueticrinidae (*Conocrinus cabiochi*, *C. cherbonnieri*, *C. lofotensis*, *Democrinus parfaiti*, *Phorphyrocrinus incrassatus*, *P. thalassae*), Bathyrcrinidae (*Bathyrcrinus gracilis*, *Monachocrinus recuperatus*, *Zeuctocrinus gisleni*), Hyocrinidae (*Anachalypsicrinus nefertiti*, *Hyocrinus grimaldii*).

A. *Diplocrinus (Annacrinus) wyvillethomsoni* (Jeffreys, 1871) est la seule Pentacrine connue dans l'Atlantique N.E. de 1 246 m à 2 070 m entre 49°N. et 25°N. Un bilan des stations a été dressé récemment avec une analyse des photographies prises lors du programme BIOGAS qui a permis de préciser l'écologie et la microdistribution de l'espèce. Elle vit en populations relativement denses sur des fonds variés : vase, cailloutis, substrat rocheux. Elle se fixe sur le substratum par le verticille distal de cirres, peut rompre son pédoncule et se déplacer, ce qui lui permet de survivre sur des fonds relativement instables du point de vue sédimentaire ou hydrodynamique (CONAN, ROUX et SIBUET, 1981).

B. *Conocrinus cabiochi* Roux, 1976, n'était connu que par un seul exemplaire adulte dragué par la « Thalassa » légèrement plus au N. que la zone BIOGAS entre 1 975 m et 2 070 m de profondeur. La station 1 BIOGAS a fourni par 2 250 m un spécimen juvénile. Un fragment distal de pédoncule fixé par un disque sur une roche a été prélevé par la soucoupe « CYANA » (campagne CYAGOR) entre 2 300 m et 2 700 m (36°41'N.-11°35'W.).

C. *Conocrinus cherbonnieri* Roux, 1976, est une espèce de petite taille qui a été recueillie par la « Thalassa » entre 330 m et 511 m, soit à des profondeurs nettement inférieures à celles explorées dans la zone BIOGAS où elle est absente. La partie distale du pédoncule et donc son mode de fixation sont inconnus.

D. *Conocrinus lofotensis* (Sars, 1868), est une espèce nordique qui descend jusqu'au large de l'Irlande (A.-H. CLARK, 1923 ; GAGE *et al.*, 1983) vers 53°N. L'espèce a été signalée entre 140 m et 3 135 m mais l'ensemble du matériel mérite d'être réétudié. Des spécimens juvéniles d'autres espèces ont pu être confondus avec *C. lofotensis*.

E. *Democrinus parfaiti* (Perrier, 1883), est l'espèce la plus fréquemment rencontrée dans le golfe de Gascogne à des profondeurs allant de 610 m (ROUX, 1977) à 2 250 m (station 1, BIOGAS). Cette espèce ayant souvent été confondue avec d'autres (*C. cabiochi*, *C. lofotensis*, *C. rawsoni*) les citations dépourvues de description précise ou de figuration méritent confirmation. Néanmoins, elle présente une large répartition géographique entre 24°N. et 50°N., de la marge continentale aux Açores. Dans cette dernière localité, plusieurs stations sont connues, sans ambiguïté, entre 1 150 m et 1 665 m (KOEHLER, 1909 ; A.-M. CLARK, 1977 ; campagne BIACORES, station 79, inédit). Ce crinoïde est adapté à la fixation sur

substrat meuble par le développement d'un dense réseau de rhizoïdes distaux.

F. *Bathycrinus gracilis* (Wyville Thomson, 1872), est le crinoïde pédonculé le plus abyssal (de 4 330 m à 5 320 m) dans l'Atlantique du N.E.). Dans la zone BIOGAS, il est limité à la station 4, la plus profonde. Depuis la synthèse de A.-M. CLARK (1980), la campagne ABYPLAINE a permis de préciser sa répartition géographique entre le golfe de Gascogne et Madère et de confirmer sa localisation bathymétrique (DUCO et ROUX, en préparation). Les stations se répartissent entre 34°N. et 50°N. Des rhizoïdes distaux permettent l'ancrage de ce crinoïde sur un fond sédimentaire meuble.

G. *Monachocrinus recuperatus* (Perrier, 1885), est probablement l'espèce sur laquelle les dragages dans la zone BIOGAS nous apportent le plus de données nouvelles. Prélevée dans les stations 2, 3, 4 et 6 BIOGAS, sa répartition bathymétrique se situerait entre 2 170 m et 4 850 m, soit un créneau bathymétrique assez distinct de celui de *B. gracilis*. Si l'on considère que *M. perrieri* est synonyme de *M. recuperatus*, ce crinoïde se rencontre sur la marge continentale entre 49°N. et 30°N. ainsi qu'au cœur de la plaine abyssale et même au N.W. des Açores. Le mode de fixation est identique à celui de *B. gracilis*.

H. *Zeuctocrinus gisleni* (A.-M. Clark, 1973), est un Bathycrinidae fixé sur fond dur (ou sur des graviers et cailloux). Par dragage, il a été récolté entre 2 000 m et 2 584 m de profondeur entre 41°N. et 54°N. Des clichés photographiques de la campagne CYMOR semblent indiquer qu'il pourrait atteindre 2 773 m de profondeur.

I. *Porphyrocrinus thalassae* (Roux, 1977), est une grande espèce très abondante sur fonds durs ou caillouteux (fig. 1) et aisément reconnaissable sur les clichés photographiques pris lors de la campagne CYMOR II. Sa distribution bathymétrique paraît comprise entre 1 700 m et 2 750 m. Les stations connues sont situées entre 41°N. et 49°N. sur les marges ibérique et armoricaine mais sa répartition latitudinale est probablement plus large.

J. *Porphyrocrinus incrassatus* (Gislen, 1933) est au contraire une très petite forme qui n'a été récoltée jusqu'ici qu'entre 48°N. et 49°N. entre 1 300 m et 1 700 m de profondeur. Sa découverte dans le golfe de Gascogne par les campagnes de la « Thalassa » a été confirmée lors de la campagne CYMOR II. Ce crinoïde est fixé sur le rocher, des cailloux ou même de petits graviers.

K. *Hyocrinus (Gephyrocrinus) grimaldii* (Koehler et Bather, 1902), vit fixé sur des substrats rocheux entre 1 420 m et 1 968 m sur la marge continentale entre 27°N. et 49°N. Des clichés de la campagne CYMOR II laissent à penser que sur la marge armoricaine, ce crinoïde pourrait atteindre 2 445 m et peut-être même plus puisqu'un fragment de pédoncule attribué à l'espèce (ROUX, 1980a) avait été dragué sur la dorsale par le « Challenger », vers 3 330 m.

L. *Anachalypsicrinus nefertiti* (A.-M. Clark, 1973), est probablement la plus grande et la plus belle espèce. Elle est fixée sur fond dur entre

CRINOÏDES

2 150 m et 2 800 m sur la marge continentale et sur la dorsale médio-atlantique. Elle n'a été draguée qu'à une seule station au N. du golfe de Gascogne (A.-M. CLARK, 1973). Sur photographies, elle a été reconnue dans la zone FAMOUS au large des Açores (ROUX, 1980b) et dans toute la zone CYMOR II (fig. 2 et 3). Sa dispersion géographique est probablement assez large dans la province considérée.

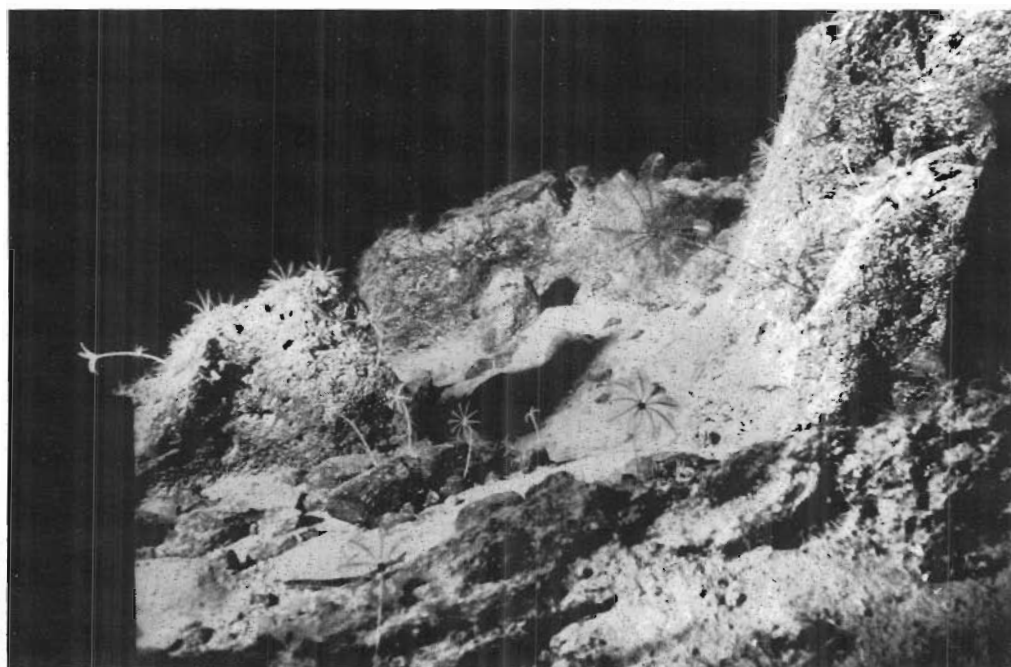


Fig. 1. — Association de crinoïdes pédonculés dominée par *Porphyrocrinus thalassae*. Golfe de Gascogne, campagne CYMOR II, éperon AUSTELL, 2 451 m. La hauteur des plus grands pédoncules (entre 30 et 50 cm) donne l'échelle.

II. ÉCOLOGIE ET BIOGÉOGRAPHIE

Les crinoïdes pédonculés sont des filtreurs passifs très performants qui captent les particules nutritives en suspension dans l'eau grâce à leur couronne brachiale (fig. 3 et 4). Leur récolte par dragage est relativement rare du fait de la difficulté des opérations classiques de prélèvement sur les fonds rocheux très accidentés balayés par des courants de faible énergie qu'ils affectionnent. Les clichés photographiques pris par une troïka équipée d'une caméra (BIOGAS) ou les observations directes à partir de la

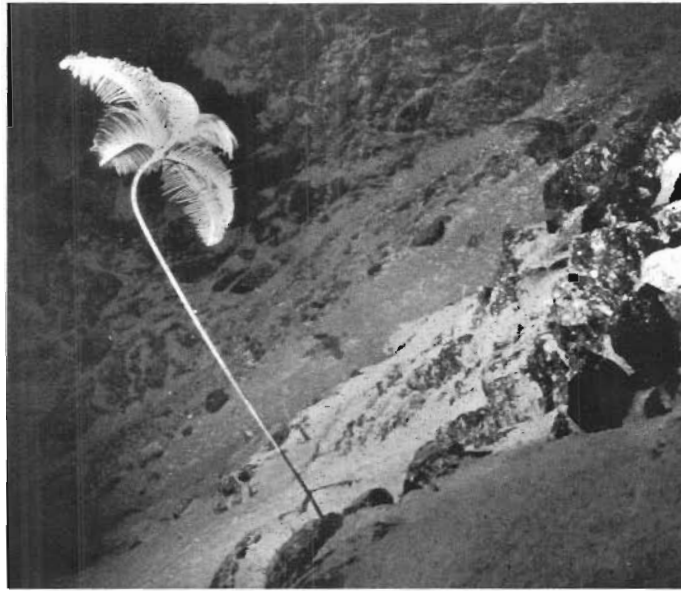


Fig. 2. — *Vue générale d'un spécimen orienté dans un courant ascendant.*



Fig. 3. — *Détail de la couronne de bras. La hauteur du pédoncule (environ 50 cm) donne l'échelle.*

Fig. 2 et 3. — *Anachalypsicrinus nefertiti. Golfe de Gascogne, campagne CYMOR II, Château du Roi Arthur, 2 465 m.*

CRINOÏDES

soucoupe plongeante « CYANA » (campagne CYMOR II) ont montré leur abondance parfois élevée dans le golfe de Gascogne (fig. 1). La pentacrine *D. wyvillethomsoni* entre 1 200 et 1 700 m et *Porphyrocrinus thalassae* entre 2 200 et 2 700 m sont les espèces dominantes. Localement leur densité est fréquemment de 5 à 7 individus par m² et peut atteindre exceptionnellement 10 individus par m².

Lors de la campagne CYMOR II, nous avons pu observer avec précision le comportement des crinoïdes pédonculés. Dans les aires où le substrat est relativement régulier (parois subverticales, dalles), tous les spécimens sont orientés de la même manière, la couronne brachiale recourbée à contre courant. Ils mettent ainsi en évidence l'existence de courants ascendants dans toute la zone CYMOR (fig. 2). Toutes les espèces se rencontrent dans ces conditions. En revanche, lorsque le substrat est très irrégulier (surfaces karstifiées, anfractuosités, arêtes rocheuses), les turbulences locales induisent des orientations très variables des individus. C'est le biotope de prédilection de *Porphyrocrinus thalassae*, espèce qui semble particulièrement bien adaptée à une telle instabilité hydrodynamique. Les peuplements

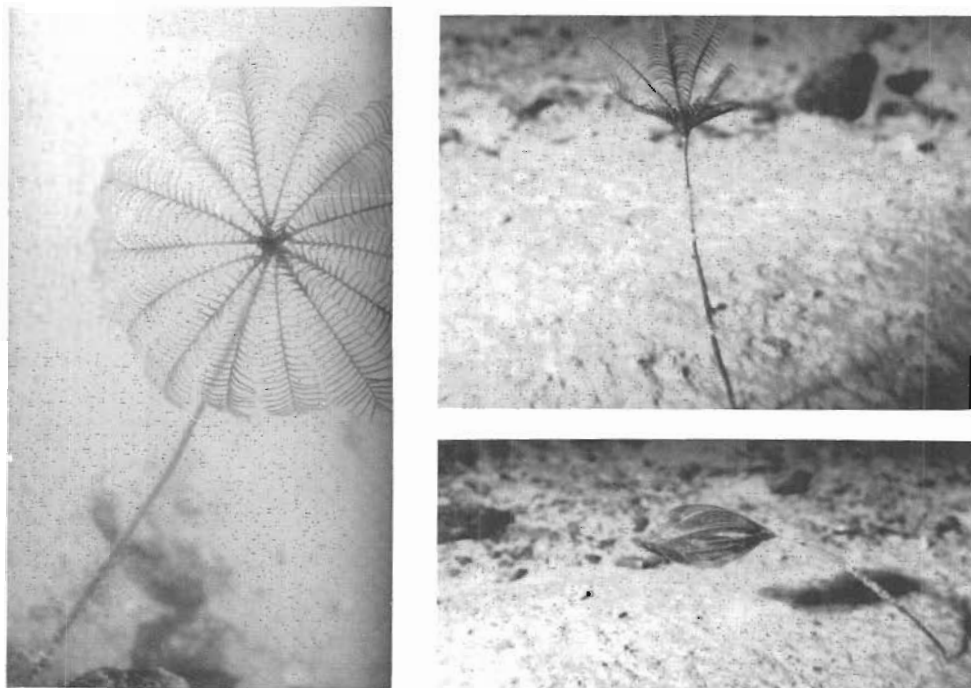


Fig. 4. — *Porphyrocrinus thalassae*, golfe de Gascogne, campagne CYMOR II, Château du Roi Arthur, 2 350 m. a) couronne de bras étalée, vue prise à contre courant ; b) couronne refermée après perturbation hydrodynamique artificielle, vue prise de profil ; c) couronne en cours de réouverture et s'élevant de nouveau au-dessus du fond, vue prise dans le sens du courant. Explications dans le texte. La hauteur du pédoncule (environ 30 cm) donne l'échelle.

les plus denses de cette espèce s'observent dans des sortes de cuvettes karstiques (fig. 1) ou au débouché de crevasses affectant les parois subverticales. Avec le bras de « CYANA », à plusieurs reprises nous avons perturbé des individus bien orientés dans le courant et dont la couronne brachiale était largement ouverte (fig. 4a). La première réaction est de rabattre les bras et de les regrouper en un fuseau au profil très hydrodynamique (fig. 4b). Le pédoncule réagit de manière très souple et l'animal se balance dans toutes les directions au gré des turbulences artificiellement créées. Lorsque celles-ci s'arrêtent, la couronne de bras s'entrouvre (fig. 4c), l'animal se stabilise dans une orientation conforme au courant naturel local, puis la couronne de bras se redéploie largement et se creuse à contre courant. Tous ces mouvements sont très lents. *P. thalassae* s'adapte très bien à des perturbations hydrodynamiques. Néanmoins, la turbulence ne peut être trop forte sans risquer de plaquer l'animal sur le fond, comme l'indique sa forte inclination vers le bas lorsque les bras sont regroupés (fig. 4b). Les Hyocrinidae paraissent avoir une souplesse de réaction bien plus faible, limitée par une évidente rigidité du pédoncule en dehors de sa partie proximale (fig. 2). Ces caractères morphofonctionnels influent donc clairement sur la microdistribution des espèces. Je soulignerai aussi la grande fréquence observée de bras cassés ou en cours de régénération notamment chez *P. thalassae*. L'intervention de poissons prédateurs est très probable, comme cela a été montré pour la pentacrine *D. wyvillethomsoni* à plus faible profondeur (CONAN, ROUX et SIBUET, 1981).

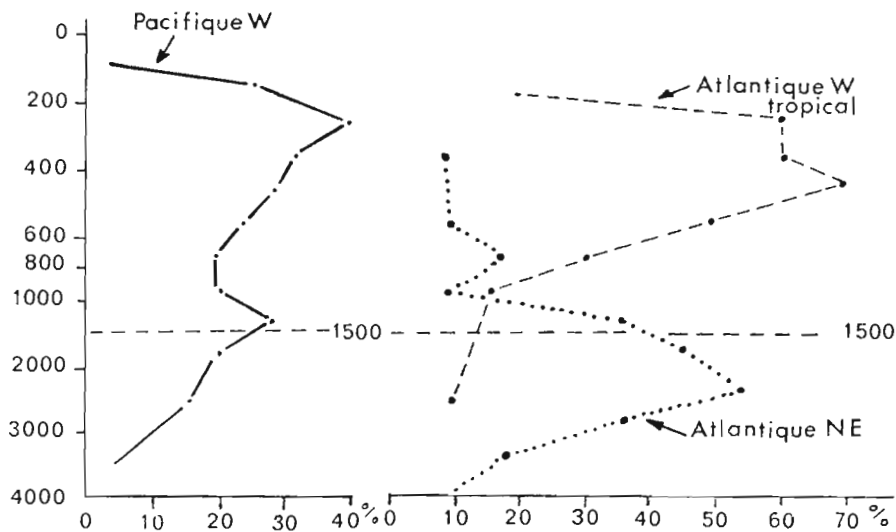


Fig. 5. — Nombre d'espèces de crinoïdes pédonculés en fonction de la profondeur dans les trois grandes provinces biogéographiques actuelles mettant en évidence le cas particulier de l'Atlantique N.E. Les valeurs par tranche bathymétrique sont exprimées en pourcentage du nombre global d'espèces au sein de la province considérée (d'après ROUX, 1982).

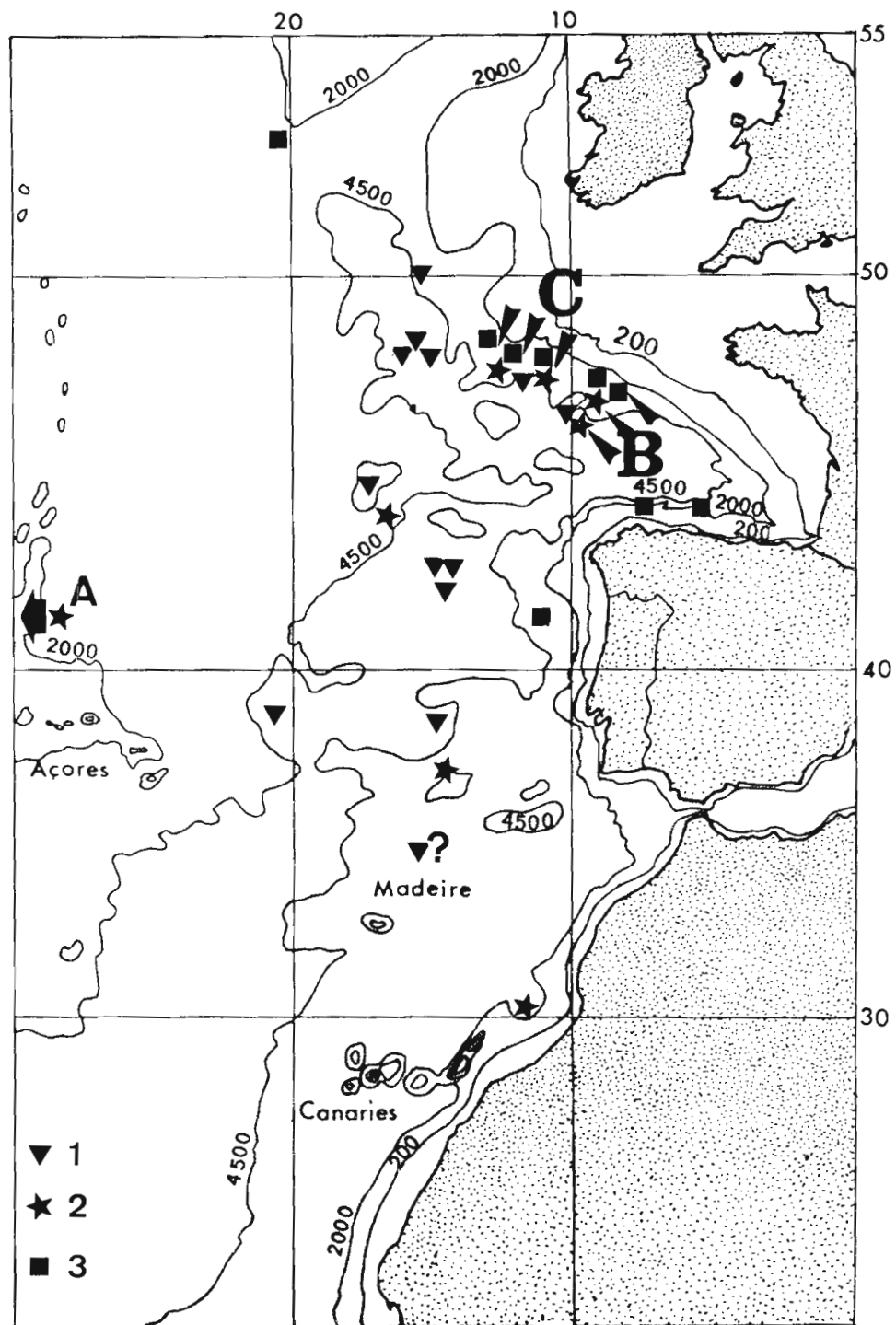


Fig. 6. — Distribution géographique des Bathyrinidae dans l'Atlantique du N.E. 1 : *Bathyrinus gracilis*; 2 : *Monachocrinus recuperatus*; 3 : *Zeuctocrinus gisleni*; A : spécimen trouvé au N.W. des Açores par 4 540 à 4 600 m de fond et 40°35'N.-35°52'W. (GISLEN, 1951), hors des limites de la figure; B : zone BIOGAS; C : zone CYMOR.

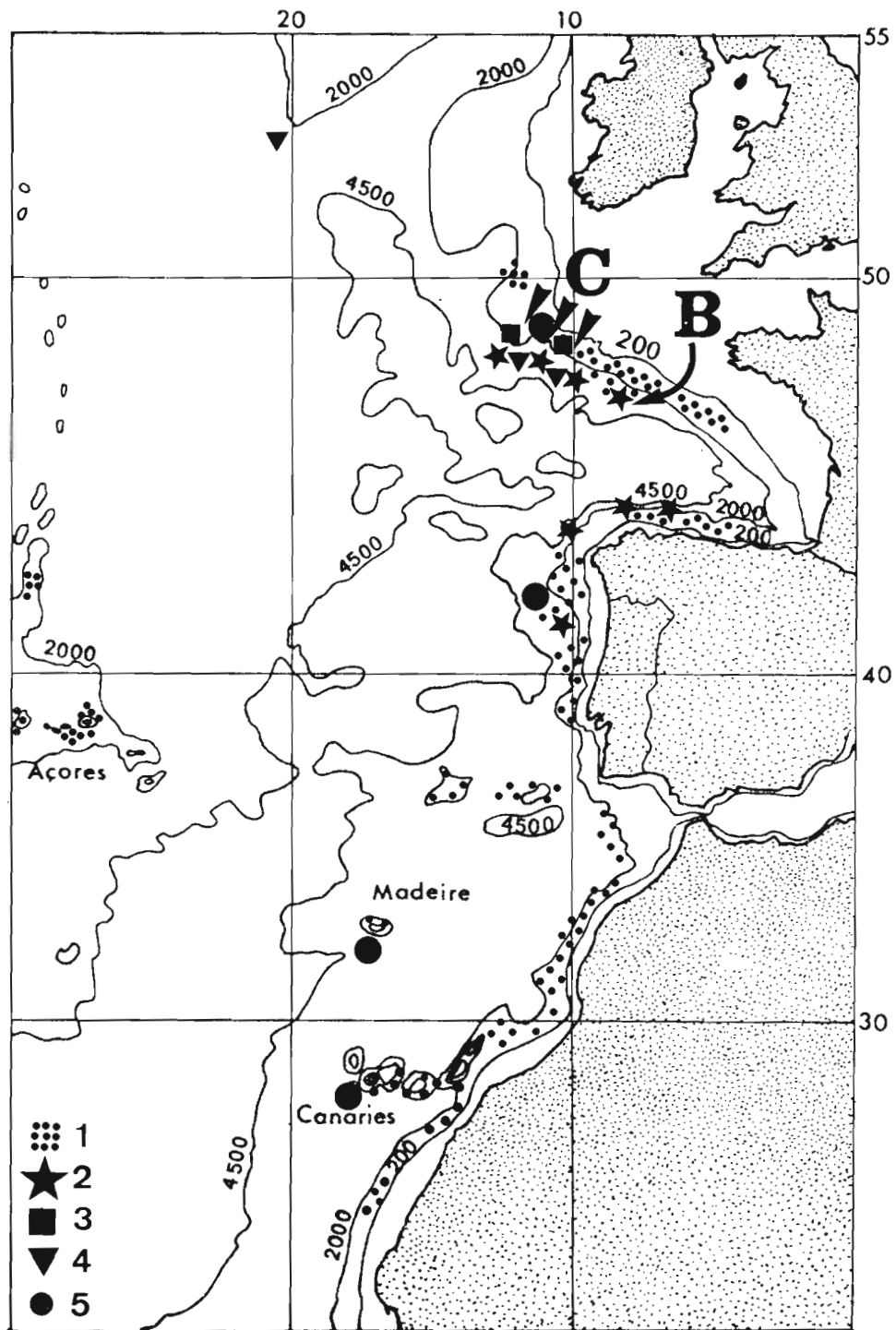


Fig. 7. — Distribution géographique des principales espèces de Bourgetocrinidae et des deux espèces de Hyocrinidae dans l'Atlantique du N.E. 1 : *Democrinus parfaiti* ; 2 : *Porphyrocrinus thalassae* ; 3 : *P. incrassatus* ; 4 : *Anachalypsicrinus nefertiti* ; 5 : *Gephyrocrinus grimaldii* ; B : zone BIOGAS ; C : zone CYMOR.

CRINOÏDES

Dans l'Atlantique N.E., les crinoïdes pédonculés sont présents de 330 m jusqu'aux plus grandes profondeurs. La diversité spécifique est maximale entre 1 500 m et 3 000 m. Dans l'Atlantique W. tropical, celle-ci est atteinte entre 200 m et 500 m (fig. 5). Cette particularité a été discutée récemment (ROUX, 1982). Dans le golfe de Gascogne, la richesse en particules nutritives en suspension jusqu'au pied de la marge permet une abondance et une diversité élevée en profondeur, tandis que les upwellings provoquent des perturbations hydrodynamiques défavorables au développement des crinoïdes pédonculés en haut de marge.

La plupart des espèces vivent dans une tranche bathymétrique relativement bien définie, se relayant selon un étagement assez bien ordonné.

On constate une certaine unité faunistique entre 28°N. et 53°N. (fig. 6 et 7). de nombreuses espèces sont localisées à la marge continentale. Trois espèces, *D. parfaiti*, *M. recuperatus* et *A. nefertiti* se rencontrent aussi autour des Açores sur la dorsale médio-atlantique. *B. gracilis* est cantonné aux bassins abyssaux d'une profondeur supérieure à 4 300 m.

III. CONCLUSION

Descendant de l'ancienne faune mésogéenne (ROUX, 1978) le stock d'espèces de l'Atlantique N.E. est issu d'une évolution dans des conditions écologiques particulières : zone de production primaire planctonique élevée alimentant un flux particulière important vers les grandes profondeurs ; présence d'upwellings saisonniers. Ainsi, les formes vivant à plus de 2 000 m de profondeurs y sont-elles plus abondantes et plus diversifiées que dans les autres provinces et notamment celle de l'Atlantique W. tropical. En revanche, la faune est pauvre en formes vivant à plus faible profondeur et seule une espèce de pentacrine subsiste à partir de 1 200 m alors que ce groupe est habituellement bien diversifié entre 200 m et 500 m. C'est en fait cette particularité de la province de l'Atlantique N.E., la mieux connue, qui a entretenu l'image selon laquelle les Crinoïdes pédonculés actuels seraient des formes « réfugiées dans les grandes profondeurs de l'océan », image qui ne peut, en aucun cas, s'appliquer ni à la province de l'Atlantique W. tropical ni à la province Indo-Pacifique.

Le matériel et la documentation photographique qui ont servi de base à cet article ont pu être étudiés grâce à l'amabilité de Myriam SIBUET, Léo PASTOURET et toute l'équipe du CENTOB. Les photographies ont été prises par l'équipe technique de la soucoupe plongeante « CYANA » qui a mis à notre disposition des clichés d'une exceptionnelle qualité.

DUCO, A. et ROUX, M. - (en préparation) - Bathycrinidae (Echinodermata, Crinoidea) de la Mer de Norvège et de l'Atlantique du N.E. : ontogenèse et évolution. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*

CLARK, A.-M. - 1973 - Some new taxa of recent stalked Crinoidea. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 25 : 267-288.

- CLARK, A.-M. - 1977 - Notes on deep water Atlantic Crinoidea. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 31 : 157-186.
- CLARK, A.-M. - 1980 - Crinoidea collected by the Meteor and Discovery in the N.E. Atlantic. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 38 : 187-210.
- CONAN, G., ROUX, M. et SIBUET, M. - 1981 - A photographic survey of a population of the stalked crinoid *Diplocrinus (Annacrinus) wyvillethomsoni* (Echinodermata) from the bathyal slope of the bay of Biscay.
- GAGE, J. D., PEARSON, M., CLARK, A.-M., PATERSON, G. L. J. et TYLER, P. A. - 1983 - Echinoderms of the Rockall Trough and adjacent areas. I. Crinoidea, Asteroidea and Ophiuroidea. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 45 : 263-308.
- KOEHLER, R. - 1909 - Echinodermes provenant des campagnes du yacht « Princesse Alice ». *Résult. Camp. Scient. Prince Albert 1^{er} Monaco*, 34 : 1-317.
- ROUX, M. - 1977 - Les Bourgueticrinina (Crinoidea) recueillis par la « Thalassa » dans le golfe de Gascogne : anatomie comparée des pédoncules et systématique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. (Zool.)*, sér. 3, 426 : 425-484.
- ROUX, M. - 1978 - Ontogenèse et évolution des crinoïdes pédonculés depuis le Trias. Implications océanographiques. *Thèse doct. Etat. Sciences*, Univ. Paris XI : 1-167.
- ROUX, M. - 1980a - Les articulations du pédoncule des Hyocrinidae (Echinodermes, Crinoïdes pédonculés) : intérêt systématique et conséquences. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. (Zool.)*, sér. 4, 2 : 31-57.
- ROUX, M. - 1980b - Les Crinoïdes pédonculés (Echinodermes) photographiés sur les dorsales océaniques de l'Atlantique et du Pacifique. Implications biogéographiques. *C.R. Acad. Sci. Paris*, sér. D, 291 : 901-904.
- ROUX, M. - 1982 - De la biogéographie historique des océans aux reconstitutions paléobiogéographiques : tendances et problèmes illustrés par des exemples pris chez les Echinodermes bathyaux et abyssaux. *Bull. Soc. géol. France*, sér. 7, 24 : 907-916.

42.

THE OPHIUROIDEA FAUNA OF THE BAY OF BISCAY : ITS DISTRIBUTION AND DIVERSITY

G. L. J. PATERSON (*), P. J. D. LAMBSHEAD (*), M. SIBUET (**)

RÉSUMÉ. — Une collection importante d'ophiures abyssales provenant du golfe de Gascogne a permis d'étudier la diversité des peuplements et la distribution des espèces dans cette région et dans l'océan Atlantique Nord.

La diversité spécifique (méthode de dominance k) tend à décroître en fonction de la profondeur et dans les stations du S. par rapport à celles du N. Ceci peut être dû aux différences de conditions physiques rencontrées au S.

Les peuplements d'Ophiures sont riches en espèces par rapport à d'autres régions abyssales. De nombreuses espèces ont une répartition verticale étendue. Pourtant la répartition quantitative des espèces permet de confirmer l'hypothèse que pour de nombreuses espèces il y a une zone de profondeur préférentielle et de démontrer la dominance croissante des espèces détritivores (famille des Ophiuridae essentiellement) en fonction de la profondeur.

ABSTRACT. — *Large collections of abyssal ophiuroids from the bay of Biscay made it possible to study their diversity and distribution both within this area and with other parts of the N. Atlantic.*

Diversity, estimated using the k-dominance method, decreased both with depth and from the northern the southern Biscay stations. This latter result may be linked to the differing physical conditions found in the south.

The ophiuroid fauna was rich in species compared with other regions. Many species had a wide vertical distribution but the data from the BIOGAS collections appeared to support the theory that there is a preferred depth range for many species and also to demonstrate the increasing dominance of the detritivores species (family Ophiuridae mainly) with depth.

ophiurides, golfe de Gascogne, diversité, dominance k, biogéographie, répartition bathymétrique.

ophiuroida, bay of Biscay, diversity, k-dominance, zoogeography, bathymetric distribution.

INTRODUCTION

The BIOGAS cruises were initiated to study the abyssal environment of the bay of Biscay. In the course of this programme six permanent stations were intensively sampled. The stations were situated between 2 000 m and

(*) Department of zoology, British Museum (Natural History), London SW7 5BD, U.K.

(**) IFREMER, Centre de Brest, B.P. 337, 29273 Brest Cedex, France.

Contributions IFREMER, 19.

OPHIURES

Table 1
Ophiuroids collected by the BIOGAS investigations
 (ES - epibenthic sledge, T - trawl,
 s - suspension feeders, as - amphiuroid suspension feeders,
 d - deposit, opportunistic scavenger feeders)

BIOGAS stations	North								South			
	1		2		3		4		5		6	
	ES	T	ES	T	ES	T	ES	T	ES	T	ES	T
<i>Species</i>												
GORGONOCEPHALIDAE												
<i>Gorgonocephalus caputmedusae</i>	s	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Astrochele lymani</i>	s	—	28	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ASTERONYCHIDAE												
<i>Asteronyx loveni</i>	s	—	22	—	1	—	—	—	1	—	—	1
<i>Astrodia tenuispina</i>	s	—	1	7	5	—	—	—	—	—	—	—
ASTEROSCHEMATIDAE												
<i>Asteroschema inornatum</i>	s	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17
OPHIOMYXIDAE												
<i>Ophioscolex</i> sp.	?d	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—
OPHIACANTHIDAE												
<i>Ophiacantha aristata</i>	s	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiacantha aculeata</i>	s	—	—	7	121	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiacantha bideniata</i>	s	73	229	2	8	—	—	3	4	—	20	46
<i>Ophiacantha crassidens</i>	s	1	20	—	—	—	—	—	—	—	—	3
<i>Ophiacantha simulans</i>	s	31	141	—	—	—	1	—	—	—	—	5
<i>Ophiacantha smitti</i>	s	—	43	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiacantha veterna</i>	s	—	14	—	—	—	—	—	—	—	—	2
<i>Ophiocymbium cavernosum</i>	s?	—	—	—	1	10	—	1	—	—	—	1
<i>Ophiolebes bacata</i>	s	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiolebes relecta</i>	s	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiolimna bairdi</i>	s	5	11	—	—	—	—	—	—	—	4	6
<i>Ophiomitrella clavigera</i>	s	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiotoma coriacea</i>	s	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiotrema alberti</i>	s	—	2	—	—	—	3	1	—	—	—	—
<i>Ophiomyces grandis</i>	s?	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
OPHIACTIDAE												
<i>Ophiactis abyssicola</i>	s	138	343	1	3	—	—	—	1	—	2	132
<i>Histampica duplicata</i>	s	11	28	—	—	—	—	—	—	—	2	72
AMPHIURIDAE												
<i>Amphiura oteri</i>	as	1	2	—	—	—	—	1	—	—	75	4
<i>Amphioplus daleus</i>	as	—	1	2	1	—	—	—	—	—	1	—
<i>Silax verrilli</i>	as	—	—	—	—	1	3	—	4	—	—	—
<i>Amphilepis ingolfiana</i>	as	11	2	—	2	13	1	—	1	—	10	4
OPHIÖCHITONIDAE												
<i>Ophiochiton ternispinus</i>	d?	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
OPHIURIDAE (OPHIURINAE)												
<i>Ophiura concreta</i>	d	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiura</i> sp. nov.	d	—	6	—	—	—	—	—	—	—	1	14
<i>Ophiura irrorata</i>	d	—	—	—	2	—	1	—	—	—	—	—
<i>Ophiura ljunghmani</i>	d	364	1394	1874	34	127	—	—	—	4	1001	117
<i>Ophiura mundata</i>	d	—	6	—	1	—	—	—	—	—	1	—
<i>Amphiophiura bullata</i>	d	—	—	—	—	—	—	57	—	—	1	—
<i>Amphiophiura saurura</i>	d	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Anthophiura ingolfi</i>	d	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
<i>Homalophiura tessellata</i>	d	1	5	3	26	10	1	—	1	—	—	—
<i>Ophiocien hastatum</i>	d	316	618	135	24	108	—	—	578	295	22	53
<i>Ophiophycis mirabilis</i>	d	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
<i>Ophiopleura inermis</i>	d	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Perlophiura profundissima</i>	d	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
<i>Siegophiura macrathra</i>	d	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
(OPHIOLEPIDINAE)												
<i>Ophiomusium lymani</i>	d	76	970	2	19	—	—	—	—	—	344	1180
<i>Ophiopalma planum</i>	d	—	—	—	19	—	—	29	—	16	—	—
(OPHIOLEUCINAE)												
<i>Ophiuernus vallynicola</i>	d	—	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—

4 700 m, four in the N. and two in the S. The numerous ophiuroids (1, 1 559 individuals) collected by beam trawl, epibenthic sledge and box corer, enabled a detailed study of their ecology and distribution to be made. Moreover, the environmental effects on the diversity and abundance of this group can begin to be assessed. In particular, differences are investigated between the southern stations, located near the Adour Canyon considered to be more affected by terrigenous organic matter, and those of the N. located near the Meriadzek Terrace.

1. ECOLOGY

1.1. OPHIUROID FAUNA OF THE BAY OF BISCAY

Table 1 summarises the ophiuroid species and numbers collected by the two main types of collecting gear. The numbers presented were pooled from the individual samples made at each station.

Samples vary because of differing fishing conditions (see MENZIES, GEORGE and ROWE, 1973 ; GAGE *et al.*, 1980) and because of inherent inefficiencies in the collecting gear as demonstrated by RICE *et al.* (1981). Hence the results and conclusions presented here should be treated cautiously.

The trawl samples are generally richer in species than the epibenthic sledge samples (fig. 1, 2 and 3) and tended to collect more epifaunal species such as ophiacanthids and ophiactids. This difference may be due both to the greater area sampled by the trawl and to the different ways the gears fish : trawls being hauled over the surface while the epibenthic sledge planes off the surface layer (GAGE, 1975). It is, therefore, necessary when comparing different stations to use data obtained by the same type of collecting gear.

Within the Biscay area the abundance of ophiuroids varied both with the station and the collecting gear used (Table 1). They were usually less abundant than polychaets, molluscs (bivalves in particular), crustaceans (especially tanaids, cumaceans and isopods) and sometimes holothurians (SIBUET and SEGONZAC [7]).

Values obtained with the Reineck corer showed the lowest percentage occurrence of ophiuroids : 0.2-0.5 % of the total fauna collected, while the trawl and epibenthic sledge values ranged from 0.4-22.9 % of the fauna. Numbers of individuals and percentage representation of ophiuroids in the samples decreased with depth except at Stations 2 and 5 where the percentage occurrence was particularly high. At Station 2 this was due to large numbers of *Ophiura ljungmani* (recorded from one epibenthic sledge haul). The deep abyssal station in the S. of Biscay, Station 5, also had a large number of ophiuroids notably the species *Ophiocten hastatum*. Interestingly LAUBIER and SIBUET (1979) noted that other faunal elements were reduced. It may be that the ophiuroids were attracted by the large amounts of plant debris found there. JUMARS (1976) mentioned that the same species congregated around organic matter of animal origin in the basins off California. The species identified by JUMARS as *Ophiocten*

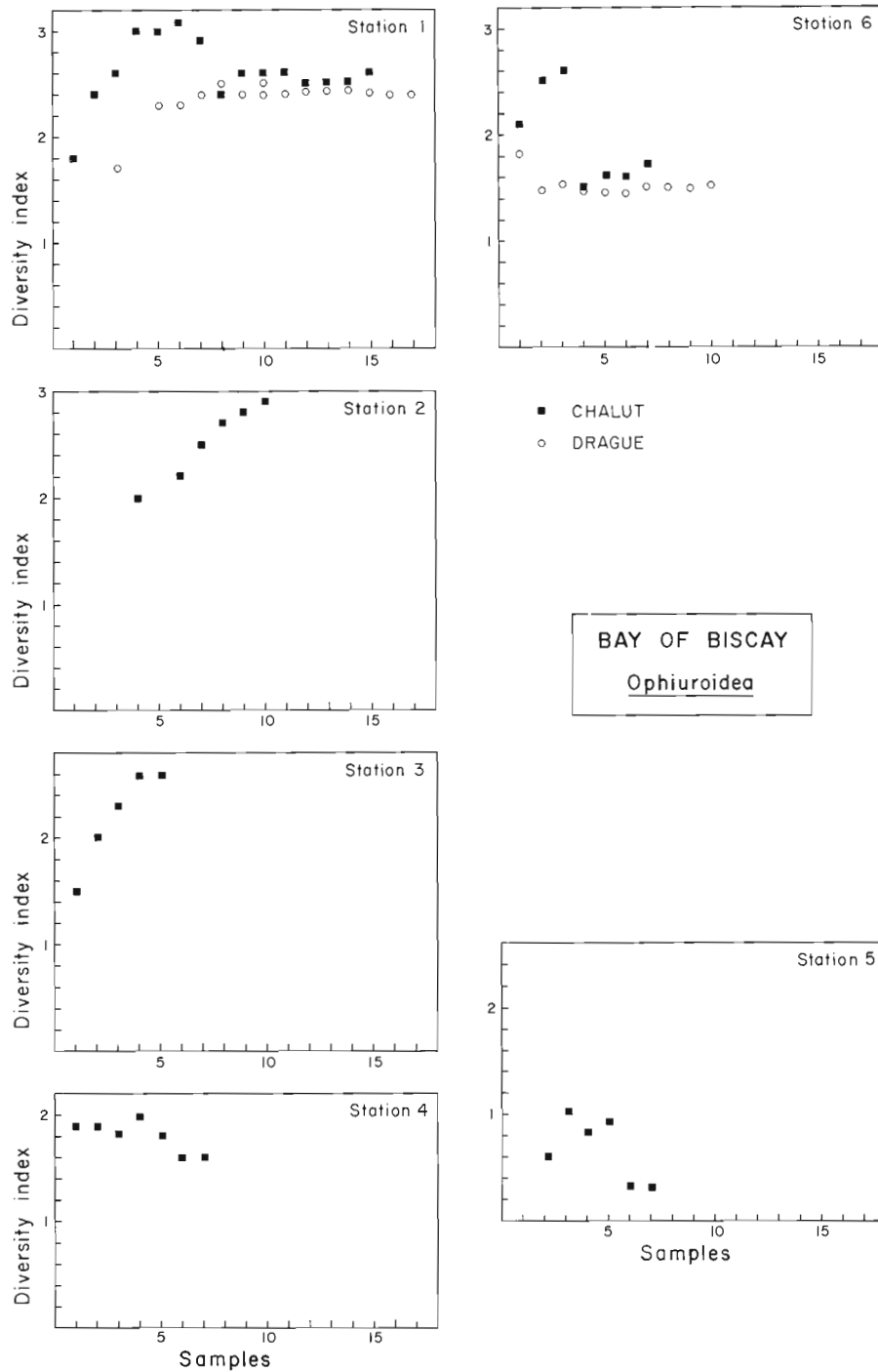


Fig. 1. — A measure of the sampling efficiency estimated by plotting species diversity (indicated by Shannon's index, H') against the progressive addition of samples. The black circles are values calculated from the trawl, the open circles from the epibenthic sledge.

pacificum has subsequently been referred to *Ophiocten hastatum* (Paterson, Tyler and Gage, 1982).

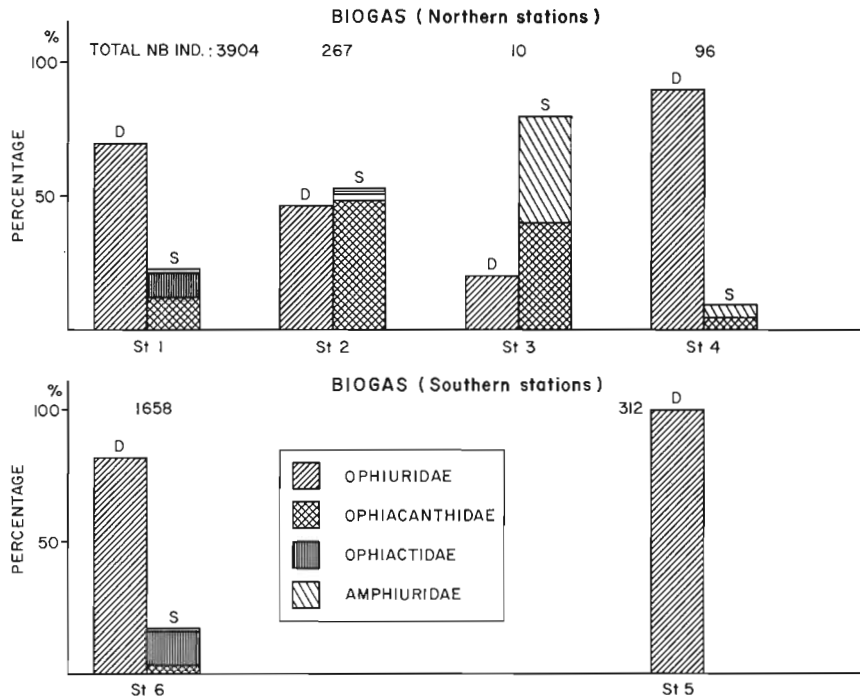


Fig. 2. — The percentage abundance of the major feeding categories collected at each station. D = detritivore, S = suspension feeders.

The efficiency of the sampling technique can be estimated by plotting a value of the species richness (in this case assessed using Shannon's index, H') against the progressive addition of samples (fig. 1). Two aspects of this treatment should be noted: the shape of the graph — in particular, whether it approaches asymptote, and the last value of the graph — an indication of the species richness of all the samples. Where the graph approaches asymptote then adequate samples have been taken which when combined give an indication of the theoretical species richness of the area. If the graph fails to approach asymptote it suggests that insufficient samples have been taken.

In figure 1 most values were obtained by trawl, although in Stations 1 and 6 epibenthic sledge values were available and are similar to the trawl. The graphs for Stations 1, 2, 6, suggest that they had been adequately sampled, but the graphs for Stations 3 and 4 suggests that more sampling is

OPHIURES

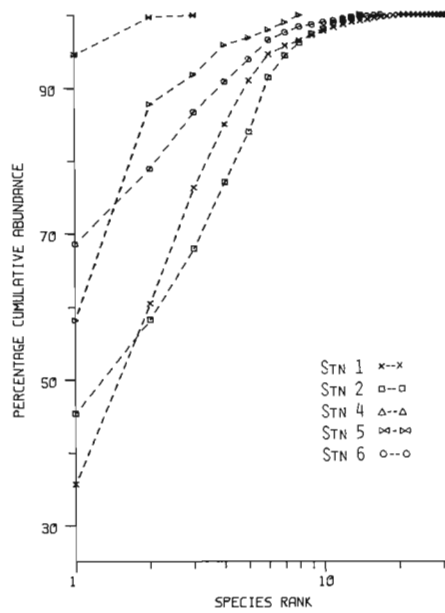


Fig. 3a. — The k-dominance curves for the trawl results. There is no curve for Station 3 as the sample size was too small. N.B. Stations with the highest diversity have the lowest dominance i.e. curves nearest the x-axis.

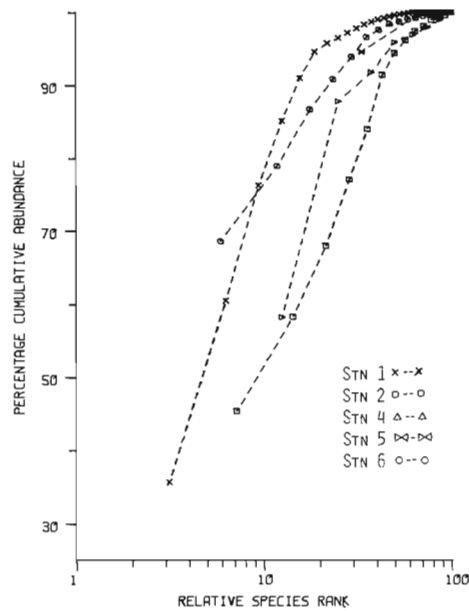


Fig. 3b. — The Lorenz curves for the trawl results. Stations with the highest equitability show the lowest dominance i.e. curves nearest the x-axis.

OPHIURES

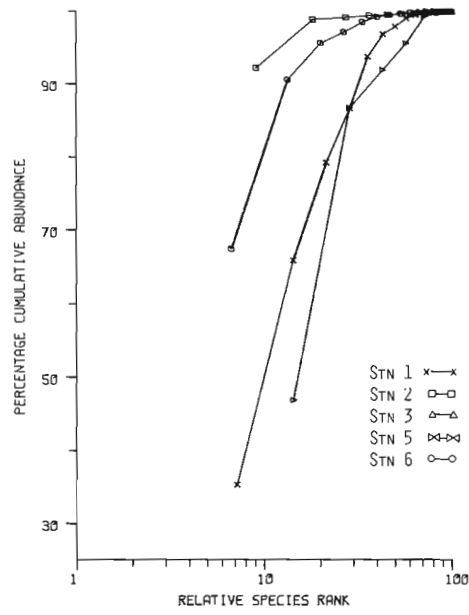


Fig. 4a. — The k-dominance curves for the epibenthic sledge results. There is no curve for Station 4 as the sample size was too small.

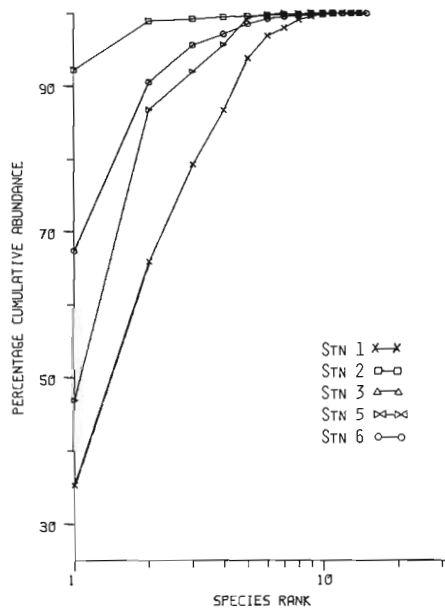


Fig. 4b. — The Lorenz curves for the epibenthic sledge results.

OPHIURES

required. The values for Station 5 vary greatly due to the low number of species (Table 1) again suggesting that sampling was inadequate, in contrast to the findings of SIBUET (1977) for asteroids.

1.2. OPHIUROID DENSITY

Calculating the density of widely dispersed deep-sea macrofauna presents problems. While the only truly quantitative measure is that obtained by a corer, sampled obtained only with this gear would give an inadequate assessment of the species present. A method is required to determine the change in the density with depth. As the techniques for monitoring the fishing performance of the beam trawl can give an accurate value of the area fished, we have decided to use the trawl density as a measure of the true density. Of course, these values are not as accurate as corer values. Only samples where the trawl performed well were considered. (SIBUET and SEGONZAC [7]). As might be expected generally there was a drop in numbers with increasing depth, and a large reduction in the numbers in the southern upper abyssal station (Station 6) compared with the northern station (Station 1). One possible explanation may be that the high organic input, fine sediment and increased turbidity currents make this region unsuitable for many ophiuroids to maintain high population numbers (Table 3).

What is surprising is that Station 5, the deep abyssal station, had such a high trawl density, more than the shallower Station 6 and more than Stations 3 and 4, both at comparable depths. Again its location near the

Table 2

The densities of ophiuroids from different regions sampled using a U.S.N.E.L. box or Reineck corer

Region	Average No./m ²	% of fauna	Depth
I. Reineck Corer			
BIOGAS I-VI Stn 1	6.0	0.5	2 000 m
Laubier and Sibuet Stn 2	4.0	0.2	3 200 m
(1979) Stn 3	4.0	0.4	4 200 m
II. U.S.N.E.L. Corer			
Rockall Trough	73.6	3.5	1 880-2 900 m
Gage (1977, 1979)	41.6	2.3	2 875 m
BIOGAS VIII (STN 1)	6.4	?	2 162-2 227 m
BIOGAS IX (STN 2)	0.5	?	2 700-2 885 m
Vema fracture zone	1.52	0.7	5 100 m
Khripounoff <i>et al.</i> (1980)			
N. E. Pacific	0.8	0.7	5 500 m
Hessler and Jumars (1974)			
Californian Basins	292.0	2.59	1 230 m
Jumars (1976)	236.0	2.51	1 130 m

Adour Canyon make it tempting to ascribe this to the influence of terrigenous organic matter, which while higher than the northern stations was less than Station 6, and therefore, possibly not as inhibiting to species like *Ophiocten hastatum*.

The values for Station 3 apparently show very low numbers but this is probably due to a lack of successful trawls at this station (Table 1 and 3).

Two types of corer were used during the BIOGAS investigations: initially a Reineck corer, then latterly a 0.25 m² USNEL box corer. Results from the former are given in Table 1 and were taken from LAUBIER and SIBUET (1979). Samples collected at a depth of 2 200 m with the USNEL box corer during the BIOGAS VIII cruise suggest an average density of 6.4 ind./m² with a range of 0-20 individuals. Most of these specimens were very small (disk diameter less than 1 mm), often too small to identify. Results from the BIOGAS IX cruise, using the same type of corer give densities of 0.5 ind/m² with a range of 0-8 individuals, at a depth of 3 000 m.

In Table 2 the BIOGAS densities are compared with studies using the USNEL box or similar corer. The table shows that there was a drop in both the density and the percentage occurrence of ophiuroids with depth and with distance from the continental margin. Densities in the bay of Biscay lay between the high values of the shallower Californian basins and the lower densities of the mid-oceanic areas, but Biscay had a lower percentage occurrence of ophiuroids. The most striking difference is between the values from the Rockall Trough (GAGE 1977, 1978) and the bay of Biscay. The main reason for this appears to be a seasonal influx of *Ophiocten gracilis* post larvae, an event not recorded in the Biscay region. Values for BIOGAS IX were similar to those of the central Pacific which was unexpected given that the latter were from a deeper sampling area. We can offer no explanation for this at present.

1.3. DISTRIBUTION OF FEEDING TYPES

The different categories are assumed from both morphological evidence and comparison with related shallow-water species which is possible because there appears to be no morphological specialisations associated with a deep-sea habit.

Table 3

A summary of species and individuals sampled by the principal collecting gear. Only samples from successful trawls were used to calculate Trawl Density. The abundance of suspension feeders is also given

	Stn 1		Stn 2		Stn 3		Stn 4		Stn 5		Stn 6	
	T	ES	T	ES	T	ES	T	ES	T	ES	T	ES
No. of Trawls/Dredges	18	20	12	12	*	9	7	*	6	9	7	10
Total No. of Species	32	14	15	10	*	7	8	*	4	3	17	14
Total No. of Individuals	3 804	1 031	267	2 034	*	270	97	*	313	583	1 644	1 485
Trawl Density (Ind/Hectare)	354		97		9		21		52		34	
No. of Suspension Feeding Species	22	9	8	5	*	4	4	*	0	0	12	8
% of Suspension Feeding Ind.	23.5	26	53	0.9	*	9.5	10	*	0	0	17.7	7.7
Depth (mean value)	2 100 m		3 000 m		4 200 m		4 700 m		4 500 m		2 000 m	

OPHIURES

Fig. 5. — The percentage abundance of the detritivore species; ranking of the species follows their percentage abundance at Station 1.

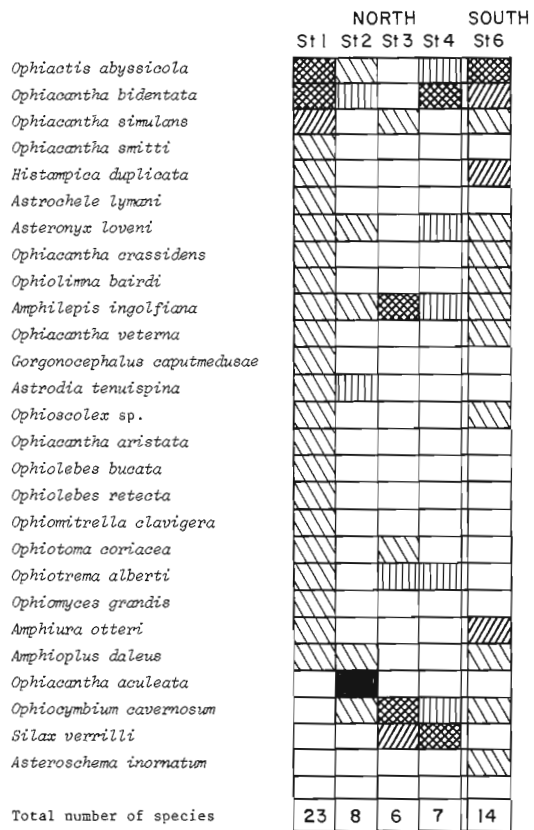
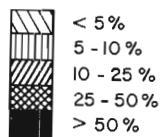
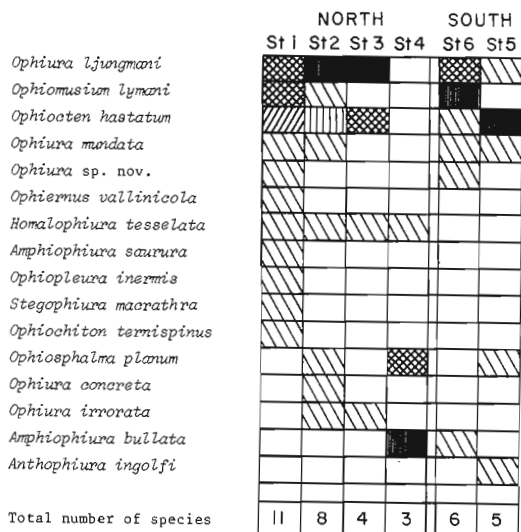


Fig. 6. — The percentage abundance of the suspension feeding species; ranking of the species follows their percentage abundance at Station 1.



The feeding category of each species is noted in Table 1. Detritivores mostly belong to the Family Ophiuridae. The main suspension feeding families are the Ophiacanthidae, Ophiactidae and the Amphiuridae. The amphiuroids are considered to be suspension feeders, like the shallow-water species which lie with the disk buried and the arms protruding through the sediment into the water column (BUCHANAN, 1964). Deep-sea species may do the same although they may not be so deeply buried. Ophiacanthids and ophiactids by contrast remain on or above the surface and are frequently found on other sessile benthos as well as suitable inorganic vantage-points such as rocks and mounds.

Figure 2 summarises the percentage of detritivores and suspension feeders found at each station. Detritivores dominate at all stations except Station 2 and 3, and become increasingly abundant with depth (Fig. 5). At Station 5 there are only detritivores. The numbers collected at Station 3 were too low to be considered reliable. Station 2 has the most heterogeneous sediments and is the most influenced by currents — ripple marks were often seen in bottom pictures from this station. Such conditions favour rheophilic suspension feeders like ophiacanthids (DEARBORN, 1977).

Table 3 and figure 6 shows a decrease in suspension feeders with depth and in their percentage occurrence in the southern station. The abundance of suspension feeders may be linked to two interrelated factors: presence of currents, as mentioned above and an increase in the numbers of rheophilic sessile benthos, such as sea-fans, sea-pens, and sponges, creating a diversity of habitats which could be exploited by active suspension feeders like the ophiacanthids, ophiactids and euryalids.

The lower abundance of suspension feeders noted at Station 6 may be related to the input of terrigenous material coupled with bottom currents causing too turbid an environment.

1.4. OPHIUROID DIVERSITY

The methods used here to assess diversity and equitability are the graphical *k*-dominance and Lorenz curves suggested by LAMBSHEAD, PLATT and SHAW (1983). These methods conform with the definition of 'intrinsic diversity' of PATIL and TAILLE (1979) and have the advantage of distinguishing between samples which are comparable and those which are not, by this definition.

A number of diversity indices, including Simpson's and Shannon's, conform with this definition and so will rank assemblages in the same order as *k*-dominance curves — provided the assemblages are comparable. Incomparability is indicated by the *k*-dominance curves crossing.

Figure 3a shows the *k*-dominance curves for the trawl sample data. It can be seen that Stations 1 and 2, although incomparable with each other, had the highest diversity, followed by Station 4 and 6 which are also incomparable with each other. Station 5 had a considerably lower diversity. Figure 3b shows the relevant Lorenz (equitability) curves. It is interesting to note that Stations 4 and 5 are not particularly inequitable, suggesting that their low diversity is due to low numbers of species. Since the numbers of individuals collected at these stations were relatively large it would appear

OPHIURES

that this low diversity is an accurate reflection of the composition of the ophiuroid fauna in these areas.

Analysis of the diversity and equitability of the sledge samples (Fig. 4a, b) confirms that Station 1 had a higher diversity than Station 6 and suggests that Station 3 had a similar diversity to Station 6, although strictly speaking these stations are incomparable. However sledge samples suggested that Station 2 had a much lower diversity than that indicated by trawl samples. It is suggested that this is due to a single sledge haul which, heavily dominated by *Ophiura ljungmani*, biased the pooled data. Indeed, this one sample contained more individuals than all the other samples made at this station put together. The Lorenz curves for this data demonstrate that this station had an exceptionally low equitability.

It is unlikely that this bias was due to large numbers of newly metamorphosed *O. ljungmani*, as was found by GAGE and TYLER (1981) in the Rockall trough, because the sample, in common with BIOGAS samples generally, had few individuals with disk diameter less than 1.5 mm. It is thought that this bias was probably due to aggregation rather than to differences in the fishing efficiency of the sledge. The COB version of the equitability.epibenthic sledge would appear to be as efficient as the SMBA sledge used by GAGE and TYLER (1981) when comparing catch returns made during the INCAL cruise (G. L. J. PATERSON pers. obs.). It may, therefore, be valid to exclude the epibenthic sledge results of Station 2. Nevertheless it should be noted that the low diversity of the station may be due to the low number of species, only half as many as in Station 2 trawl.

It may be concluded that there was a reduction in diversity from the upper and meso-abyssal stations, 1,6 and 2 respectively, to the lower abyssal zone stations, 3, 4 and 5.

A second trend is also apparent in figures 3 and 4. The upper and meso-abyssal stations in the N. of the bay of Biscay (1 and 2) had a higher diversity than the upper abyssal Station 6 in the S. Similarly, the lower abyssal stations in the N. (3 and 4) have a higher diversity than Station 5 the lower abyssal zone station in the S.

The decrease is not clearly linked with species composition. There were fewer species at Station 6 than Station 1, particularly suspension feeding species. But this is not so at Station 2 which was more diverse than either and had fewer species than Station 1 but approximately the same number as Station 6.

SIBUET (1977) noted that holothurians had a lower diversity at Station 6 than Station 1 or 2 although their density was higher. Holothurian samples showed no difference in diversity between the lower abyssal zone stations of the N. and S. Asteroids, by contrast, showed a higher diversity at Station 6 but a lower density. Both groups showed a decline in diversity with depth.

Our results are similar to those of CHARDY (1979) working on asellot isopods. He found that Station 6 had a lower diversity than Station 1 or 2, which could be linked to richness of organic compounds in the sediment and the lower grain size composition of the sediment. His results showed that Station 4 was more diverse than Stations 3 and 5 something suggested in figure 3a but of which we are uncertain because of the relatively low numbers of individuals.

It seems likely that the reduced diversity of ophiuroids at Station 6 is

also linked to the high input of terrigenous matter noted by CHARDY and also SIBUET.

Rarefaction curves (calculated using SIMBERLOFF, 1972, correction of SANDERS's, 1968, method) were generated from the data. So far as could be determined they gave a similar diversity ranking as *k*-dominance.

2. ZOOGEOGRAPHY

2.1. ZOOGEOGRAPHICAL COMPONENTS OF THE OPHIUROID FAUNA

The ophiuroid fauna comprises four distinct elements : i) cosmopolitan species in most of the World Ocean, ii) species found throughout the warm water region of the N. Atlantic, iii) endemic eastern Atlantic species and iv) species of possible Arctic origin. Table 4 lists the species under their appropriate heading.

Table 4

Ophiuroids collected by the BIOGAS cruises arranged in zoogeographical groups

Cosmopolitan species	N. Atlantic Cosmopolitan	E. Atlantic Endemic
<i>Asteronyx loveni</i>	<i>Astrochele lymani</i>	<i>Gorgonocephalus caputmedusae</i>
<i>Ophiocymbium cavernosum</i>	<i>Astrodia tenuispina</i>	<i>Astroschema inornatum</i>
<i>Amphiplus daleus</i>	<i>Ophiacantha abyssicola</i>	<i>Ophiacantha aristata</i>
<i>Amphiura otteri</i>	<i>Ophiacantha crassidens</i>	<i>Ophiacantha smitti</i>
<i>Histampica duplicata</i>	<i>Ophiacantha aculeata</i>	<i>Ophiacantha veterna</i>
<i>Amphiophiura bullata</i>	<i>Ophiacantha simulans</i>	<i>Ophiolebes bacata</i>
<i>Ophiocten hastatum</i>	<i>Ophiomitrella clavigera</i>	<i>Ophiotrema alberti</i>
<i>Ophiura irrorata</i>	<i>Ophiotoma coriacea</i>	<i>Ophiactis abyssicola</i>
<i>Ophiomusium lymani</i>	<i>Amphilepis ingolfiana</i>	<i>Ophiophycis mirabilis</i>
<i>Perlophiura profundissima</i>	<i>Silax verrilli</i>	<i>Ophiura mundata</i>
<i>Ophiura concreta</i>	<i>Amphiophiura saurura</i>	
<i>Ophiernus vallinicola</i>	<i>Ophiochiton ternispinus</i>	
	<i>Anthophiura ingolfiana</i>	
	<i>Homalophiura tessellata</i>	
	<i>Ophiopleura aurantiaca</i>	
	<i>Ophiosphalma armigerum</i>	
	<i>Ophiura ljungmani</i>	
	<i>Siegophiura macrарtha</i>	
	Arctic	
	<i>Ophiacantha bidentata</i>	
	<i>Ophiolimna bairdi</i>	
	<i>Ophioscolex glacialis</i>	

OPHIURES

The BIOGAS investigations were particularly rich in species and the collections have formed the basis for a taxonomic revision of the N. Atlantic deep-sea ophiuroids (G. L. J. PATERSON, in preparation). Although no undescribed species were recorded, two rarely recorded species were collected for the first time in the bay of Biscay. *Perlophiura profundissima* was previously recorded from the Pacific, Indian and Southern oceans (BELYAEV and LITVINOVA, 1972), from the Caribbean (LITVINOVA, 1975) and off Cap Blanc in the eastern Atlantic (A. L. RICE, pers. comm.). The second species is *Ophiocymbium cavernosum* previously only recorded from Antarctic seas by « CHALLENGER », it has proved to be relatively common in the lower abyssal zone stations sampled during the INCAL cruise.

2.2. THE BAY OF BISCAY COMPARED WITH OTHER AREAS IN THE N. ATLANTIC

The bay of Biscay appears to be faunistically richer than the Rockall Trough or the Gay Head-Bermuda transect. Comparisons between the upper abyssal zone stations of Biscay, 1 and 6, and the SMBA permanent station and Station " M ", both from the Rockall Trough, confirm this view. At Station 1, 32 species were collected from 37 samples while 22 species were collected from 17 samples at Station 6. By contrast, 8 species were collected from 20 samples at the SMBA permanent station and 11 species from 18 samples at station " M " (GAGE *et al.*, 1983).

A comparison with the Gay Head-Bermuda transect is difficult because the transect covered a large area and range of depths and secondly there was little repetitive sampling. But only 13 species were noted by HESSLER and SANDERS's (1967).

2.3. OPHIUROID ZONATION

Ophiuroids are generally considered to have a eurybathic distribution within the deep-sea. Certainly they do not show the narrow bathymetric ranges associated with isopods (MENZIES, GEORGE and ROWE, 1973; WOLFF, 1962) and gastropods (REX, 1977). Figures 5 and 6 shows the percentage occurrence of the detritivore and suspension feeding species and it can be seen that many species are present at all depths — supporting this view. But ophiuroids do appear to have some zonation relating to depth.

Bathymetric zonation can be shown by the percentage abundance of each species at each station. *Ophiura ljungmani* is a dominant species in the upper abyssal zone stations but its abundance decreases with depth and it is scarce or absent from deeper stations. Similarly *Ophiomusium lymani* gradually tapers off in abundance with increasing depth and in some stations is apparently replaced by *Ophiosphalma armigerum*, a closely related species which may be its trophic equivalent in deeper water. ROWE and MENZIES (1969), MENZIES, GEORGE and ROWE (1973) and GRASSLE *et al.* (1975) recorded similar findings off the Carolinas. They noted that the numbers of *Ophiomusium lymani*, observed from photographs and also directly from the submersible « ALVIN », were greatest between 1 800 m

and 2 000 m. GRASSLE *et al.* (1975) also reported that results from the epibenthic sledge hauls on the Gay Head-Bermuda transect indicated that *O. armigerum* was a more constant faunal constituent at the deeper stations, overlapping slightly with the bathymetric range of *O. lymani*. Figure 6 shows that most suspension feeding species appear to be restricted to the shallower stations.

The graph given by ROWE and MENZIES (1969, also cited in MENZIES, GEORGE and ROWE, 1973) illustrated that the optimum depth effect holds for other groups even those with a more restricted bathymetric range. It is likely that the optimum depth will vary within the overall bathymetric range according to local conditions, for example absence of persistent currents may result in a reduced abundance of certain suspension feeders.

There is steady decrease in the species persisting from the shallower to the deeper stations. Only in the trawl results from Station 4 was the dominant species, *Amphiophiura bullata*, not one of those commonly found in the upper abyssal zone stations. In lower abyssal zone samples from other areas of the world this species or closely related ones dominate the ophiuroid fauna (MENZIES, GEORGE and ROWE, 1973 ; LITVINOVA, 1971 ; G. L. J. PATERSON personal observations on the COB collections from the Vema Fracture Zone and the Demeraby Abyssal Plain). Station 4 was more similar to those abyssal areas than to Station 5. This latter station was dominated by *Ophiocten hastatum*, a species also present in the upper abyssal zone. Station 5 was closer to the continental margin so perhaps was more influenced by terrigenous matter such as plant debris.

Several other species appear to be endemic to the lower abyssal zone : *Silax verrilli*, *Ophiocymbium cavernosum*, *Perlophiura profundissima* and *Ophiosphalma armigerum*. All occurred in low abundance and are cosmopolitan elements of the Biscay fauna. The bathymetric ranges of these species overlapped with those from the upper and meso-abyssal zones so except where mentioned there was no marked discontinuity in species composition with depth.

CONCLUSIONS

A lack of comparable studies from other areas that these conclusions can only reliably be applied to the Biscay region. Caution must be exercised in trying to extrapolate these findings into general theories.

a) The diversity of ophiuroids in the shallower stations of northern Biscay was higher than Station 6 in the S., as has also been found for holothurians and isopod crustaceans. Tentatively, this can be linked with terrigenous organic input and fine sediment characteristics, factors which appeared to depress the local diversity of these groups. Station 5 was less diverse than the equivalent northern deep abyssal possibly for the same reasons.

b) The bay of Biscay is a faunally rich area of the N. Atlantic. Its ophiuroid fauna is apparently richer, at equivalent depths, than the Rockall Trough and the Gay Head-Bermuda transect regions.

OPHIURES

c) Species numbers and diversity declined with depth due to a gradual "drop out" of species, particularly the suspension feeders. The greatest number of species and individuals of this group centred around Station 1 and 2, with a marked reduction in numbers at Station 6. This may also be due to differing physical conditions between N. and S. Biscay.

d) Detritivores appeared to be most common at nearly all the stations and became dominant with increasing depth. Most belonged to one family the Ophiuridae.

e) Many species are found throughout the abyssal province in Biscay but their percentage abundance in the samples indicates that many have a "preferred" depth range.

f) Station 4, the lower abyssal zone station in the N. of Biscay, is more akin in species composition to deeper mid-oceanic regions than to Station 5, which is faunistically more similar to the upper abyssal zone stations.

g) The BIOGAS investigations have greatly added to our taxonomic knowledge and has advanced our understanding of the ecology of ophiuroids in the deep-sea.

We would like to thank the following colleagues for their helpful comments of this paper: Miss. A. M. CLARK, Dr P. F. S. CORNELIUS, Miss K. M. SHAW (BMNH); Dr J. D. GAGE (SMBA), Dr. P. A. TYLER (University College of Swansea); V. MARTIN (COB) for the illustrations of this paper; M. SEGONZAC, J. GALERON, P. BRIAND (CENTOB-COB) for sorting and dispatching the BIOGAS material.

- BELYAEV, G. M. and LITVINOVA, N. M. - 1972 - New genera and species of deep-sea Ophiuroidea. *Byulleten' Mosk. Obshch. Ispyt. (Otd. Biol.)* 3: 5-20.
- BUCHANAN, J. B. - 1964 - A comparative study of some features of the biology of *Amphiura filiformis* and *Amphiura chiajei* considered in relation to their distribution. *J. mar. biol. Ass. UK* 44: 565-576.
- CHARDY, P. - 1979 - Structure of the deep-sea Asellota assemblages in the bay of Biscay; relationships with the abyssal environment. *Ambio Special Report* 6: 79-82.
- DEARBORN, J. H. - 1977 - Foods and feeding characteristics of Antarctic asteroids and ophiuroids. *Proceedings of the Third SCAR Symposium on Antarctic Biology*. pp. 293-326.
- GAGE, J. D. - 1975 - A comparison of the deep-sea epibenthic sledge and the anchor box corer with the van Veen grab and hand coring by diver. *Deep-Sea Res.* 22: 693-702.
- GAGE, J. D. - 1977 - Structure of the abyssal macrobenthic community in the Rockall Trough. In *Biology of Benthic Organisms*. B. E. Keegan, P. O. Ceidigh and P. J. S. Boaden. Eds. Oxford, Pergamon Press. pp. 247-260.
- GAGE, J. D. - 1978 - Animals in deep-sea sediments. *Proc. R. Soc. Edinburgh. Sect. B.* 76: 77-93.
- GAGE, J. D. - 1979 - Macrobenthic structure in the Rockall Trough. *Ambio Special Report* 6: 43-46.
- GAGE, J. D., LIGHTFOOT, R. H., PEARSON, M., TYLER, P. A. - 1980 - An introduction to a sample time series of abyssal macrobenthos: methods and principle sources of variability. *Oceanol. Acta* 3: 169-176.
- GAGE, J. D. and TYLER, P. A. - 1981 - Re-appraisal of age composition, growth and survivorship of the deep-sea brittle star *Ophiura ljunghmani* from size structure in a sample time series from the Rockall Trough. *Mar. Biol.* 64: 163-172.

- GAGE, J. D., PEARSON, M., CLARK, A. M., PATERSON, G. L. J. and TYLER, P. A. - 1983 - Echinoderms of the Rockall Trough. Pt. 1. Crinoids, asteroids and ophiuroids. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)* 45 (5) : 263-308.
- GRASSLE, J. F., SANDERS, H. L., HESSLER, R. R., ROWE, G. T. and McLELLAN, T. - 1975 - Pattern and zonation : a study of the bathyal megafauna using the research submersible *Alvin*. *Deep-Sea Res.* 22 : 457-481.
- HESSLER, R. R. and SANDERS H. L. - 1967 - Faunal diversity in the deep-sea. *Deep-Sea Res.* 14 : 65-78.
- HESSLER, R. R. and JUMARS, P. A. - 1974 - Abyssal community analysis from replicated box cores in the central N. Pacific. *Deep-Sea Res.* 21 : 185-209.
- JUMARS, P. A. - 1976 - Deep-Sea diversity : does it have a characteristic scale ? *J. Mar. Res.* 34 : 217-246.
- KHRIPOUNOFF, A., DESBRUYÈRES, D., CHARDY, P. - 1980 - Les peuplements benthiques de la faille Vema : données quantitatives et bilan d'énergie en milieu abyssal. *Oceanol. Acta* 3 (2) : 187-198.
- LAMBSHEAD, P. J. D., PLATT, H. M. and SHAW, K. M. - 1983 - Detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity. *J. nat. Hist.* 17 : 857-874.
- LAUBIER, L. and SIBUET, M. - 1977 - Campagnes BIOGAS. Publications du CNEXO. *Résultats des campagnes à la mer.* 11.
- LAUBIER, L. and SIBUET, M. - 1979 - Ecology of the benthic communities of the deep N.E. Atlantic. *Ambio Special Report* 6 : 37-42.
- LITVINOVA, N. M. - 1971 - The brittlestars of the genus *Amphiophiura* of the Pacific and Indian oceans collected by Soviet expeditions on R/V *Vityaz* and *Academic Kurchatov*. *Trudy Inst. Oceanol.* 100 : 196-204.
- LITVINOVA, N. M. - 1975 - Ophiuroids of the Caribbean and Gulf of Mexico collected during the 14th cruise of the r/v *Akademik Kurchatov*. *Trudy Inst. Oceanol.* 100 : 196-204.
- MENZIES, R. J., GEORGE, R. Y. and ROWE, G. T. - 1973 - *Abyssal environment and ecology of the World ocean*. New York. John Wiley. 488 pp.
- PATERSON, G. L. J., TYLER, P. A. and GAGE, J. D. - 1982 - The taxonomy and zoogeography of the genus *Ophiocten* (Echinodermata : Ophiuroidea) in the N. Atlantic ocean. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool)* 43 : 109-128.
- PATIL, G. P. and TAILLIE, C. - 1979 - An overview of diversity. In *Ecological diversity in theory and practice*. J. F. Grassle, G. P. Patil, W. Smith and C. Taillie, EDS. Fairland, USA. International Co-operative Publishing House. pp. 3-28.
- REX, M. A. - 1977 - Zonation in deep-sea gastropods : the importance of biological interactions to rates of zonation. In *Biology of benthic organisms*. B. E. Keegan, P. O. Ceidigh and P. J. S. Boaden, EDS. Oxford. Pergamon Press. pp. 521-530.
- RICE, A. L., ALDRED, R. G., DARLINGTON E. and WILD, R. A. - 1982 - The quantitative estimation of the deep-sea megabenthos ; a new approach to an old problem. *Oceanol. Acta* 5 : 63-72.
- ROWE, G. T. and MENZIES, R. J. - 1969 - Zonation of large benthic invertebrates in the deep-sea off the Carolinas. *Deep-Sea Res.* 16 : 531-537.
- SANDERS, H. L. - 1968 - Marine benthic diversity : a comparative study. *Am. Nat.* 102 : 243-282.
- SIBUET, M. - 1977 - Répartition et diversité des échinodermes (Holothurides-Astérides) en zone profonde dans le golfe de Gascogne. *Deep-Sea Res.* 24 : 549-563.
- SIBUET, M. and SEGONZAC, M. - 1984 - Abondance et Répartition de l'épifaune mégabenthique, in *Peuplements profonds du golfe de Gascogne*, IFREMER [7].
- SIMBERLOFF, D. - 1972 - Properties of the rarefaction diversity measurement. *Am. Nat.* 106 : 414-418.
- WOLFF, T. - 1962 - The systematics and biology of bathyal and abyssal Isopoda Asellota. *Galathea Rep.* 6 : 380 pp.

43.

DISTRIBUTION ET DIVERSITÉ DES ÉCHINIDES

B. DAVID (*) et M. SIBUET (**)

RÉSUMÉ. — Les récoltes effectuées dans les six stations prospectées entre 2 000 et 4 700 m de profondeur dans le golfe de Gascogne au cours des missions BIOGAS ont permis d'étudier une collection de 1 085 échinides. Dix espèces ont été recensées et correspondent à une faune typique de l'océan Atlantique nord, à l'exception de deux espèces d'échinides irréguliers connus dans tout l'océan Atlantique. L'étagement bathymétrique des peuplements d'échinides est mis en évidence tant par une diminution de la densité totale des échinides en fonction des profondeurs croissantes que par l'alternance de dominance des échinides réguliers jusqu'à 3 000 m et celle des échinides irréguliers (Aeropsidae) au delà de 4 000 m. La diversité spécifique est la plus élevée aux stations situées respectivement à 2 000 m au sud du Golfe et à 4 000 m au nord au pied de la pente continentale où les ressources nutritives sont significatives. Mais l'indice de Shannon est généralement faible par rapport à d'autres peuplements d'échinodermes (Holothurides, Astérides, Ophiurides).

ABSTRACT. — *The samples obtained within the six sites located between 2 000 m and 4 700 m of water depth in the bay of Biscay during the BIOGAS cruises allow us to study 1 085 specimens of Echinoidea. Ten species has been identified, 8 of them correspond to the typical North Atlantic fauna, and two irregular echinoidea are known in the whole Atlantic Ocean. The bathymetric zonation of the Echinoidea population is evidenced by the density decrease in function of increasing depths and by the presence of regular echinoidea above 3 000 m and of irregular echinoidea (Aeropsidae) below 4 000 m. The highest values of species diversity are obtained at sites located at 2 000 m in the Southern bay of Biscay and at 4 000 m at the foot of the Northern bay of Biscay continental slope, where the nutrition resources are significant. Nevertheless the Shannon index is generally lower with respect to other echinoderm population (Holothuroidea, Asteroidea, Ophiuroidea).*

échinides, systématique, densité, diversité spécifique, répartition, golfe de Gascogne, abyssal.
echinoidea, systematic, density, species diversity, distribution, bay of Biscay, abyssal.

(*) Laboratoire Associé au CNRS n° 157, Institut des Sciences de la Terre, 6, boulevard Gabriel, 21100 Dijon, France.

(**) IFREMER Centre de Brest, BP 337, 29273 Brest Cedex, France.
Contribution IFREMER 20.

ÉCHINIDES

1. INTRODUCTION

La prospection intensive au cours des campagnes BIOGAS de six stations situées entre 2 000 et 4 700 m de profondeur sur deux radiales au N. et au S. du golfe de Gascogne, permet de décrire de façon significative les peuplements d'échinides. Les récoltes abondantes, par dragages et chalutages, de plus de 1 000 individus d'échinides réguliers et irréguliers ont été analysées afin de préciser la répartition spécifique et les variations quantitatives des populations en fonction de la profondeur et des caractéristiques de l'environnement.

Il est possible de tester l'effet de l'environnement dans des situations nettement distinctes choisies pour le programme BIOGAS. Quatre stations sont situées sur une radiale qui débute à 400 km des côtes bretonnes sur la marge N. du golfe de Gascogne sur la terrasse de Mériadzek ; deux autres stations sont localisées à une distance plus proche des côtes au droit du canyon de l'Adour et soumises à des influences continentales plus marquées.

2. LE MATÉRIEL RÉCOLTÉ

Le matériel étudié correspond à l'ensemble des récoltes effectuées lors des missions BIOGAS (CNEXO-COB) au chalut double perche Blake, au chalut à perche unique en bois, à la drague épibenthique type Sanders et dans de rares cas au carottier USNEL. Les séries intensives de prélèvements réalisées révèlent l'existence d'échinides dans toutes les stations prospectées. Les échantillons ont été triés et fixés à bord, puis au Centre National de Tri (CENTOB).

1 085 échinides ont été prélevés dans les six stations du golfe de Gascogne au cours de 72 dragages et de 52 chalutages échelonnés sur 10 campagnes du programme BIOGAS : POLYGAS, BIOGAS 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 11. Ils appartiennent à 10 espèces et se répartissent en 84 % de réguliers (915 individus - 4 espèces) et 16 % d'irréguliers (170 individus - 6 espèces) (tabl. 1).

Remarque sur les modes de prélèvement :

Les échinides sont essentiellement récoltés par dragage et chalutage (leur prélèvement par carottage est exceptionnel), mais la nature de l'engin (drague ou chalut) est sélective vis-à-vis des deux grands types morphologiques rencontrés (tabl. 2). La drague Sanders assure une meilleure récolte des irréguliers qui sont fouisseurs ou laboureurs, elle est en particulier très efficace pour la récolte des formes jeunes très fragiles. À l'inverse les chaluts qui travaillent plus en surface récoltent davantage les échinides réguliers au comportement épibenthique. Il conviendra donc d'aborder avec prudence l'interprétation des comptages fauniques et de ne toujours comparer que ce qui est objectivement comparable.

3. DESCRIPTION DES ESPÈCES

3.1. ÉCHINIDES RÉGULIERS

1) Famille des Echinothuridae

Cette famille est principalement composée d'espèces abyssales au corps mou et aplati.

Trois espèces sont présentes dans les collections provenant du golfe de Gascogne : *Phormosoma placenta* considérée comme espèce typique du N.E. Atlantique mais pourtant rare dans les prélèvements réalisés dans le Golfe, *Araeosoma hystrix* très irrégulièrement récoltée, et enfin *Sperosoma grimaldii* remarquable par sa taille et son abondance.

Phormosoma placenta Wyv. Thomson
(fig. 1 a-b)

Synonymie :

Phormosoma placenta : Thomson W., 1872, p. 493-494, pl. 62-63 ; 1873, p. 171 et pl. 459 ; 1874, p. 732, pl. X, fig. 23, pl. XVIII, fig. 7 et 11 ; Agassiz A., 1888, p. 95, fig. 360 ; Bernard M. F., 1895, p. 208 ; Koehler R., 1896, p. 91 ; Agassiz, A., 1904 ; Doederlein L., 1905, 1906 ; Mortensen T., 1907, p. 172 ; Koehler R., 1909, p. 218 ; Clark H. L., 1923, p. 374-375 ; Grieg J. A., 1932, p. 40 ; Mortensen T., 1935, p. 125-135, pl. I - figs 1-5, pl. II-1-19, pl. 24, fig. 1-6, 19 ; Madsen J., 1947, p. 14 ; Mortensen T., 1951, p. 295-296, Chesher R., 1966, p. 211-214 ; Cherbonnier G., 1969a, p. 348 ; 1969b, p. 1267 ; Mironov A. N., 1975, p. 206 ;

Phormosoma placenta africana : Mortensen, T., 1935, p. 132-133, pl. II, fig. 10 ; Clark A. M. and J. Courtman-Stock, 1976, p. 221.

Cette espèce au corps aplati de couleur rouge brunâtre se caractérise notamment par la présence de tubes ambulacraires disposés en une seule rangée, d'un large peristome couvert de plaques imbriquées et de grands piquants primaires renflés à l'extrémité.

Matériel BIOGAS :

Sept individus seulement ont été récoltés aux stations 1, 2 et 6, et ceci semble surprenant d'après les nombreuses références qui mentionnent son existence dans le golfe de Gascogne. Certains caractères se reconnaissent aisément : l'importance du peristome, l'alignement de grandes aéroles des plaques ambulacraires et interambulacraires, la rangée unique de podias. Le caractère spécifique des piquants primaires enveloppés d'un tégument charnu et renflé à l'extrémité ne se remarque que sur un seul individu. En alcool les individus sont blanchâtres. Le diamètre des individus est de 5 à 7 cm.

Mode de vie :

Vivant à l'interface eau-sédiment et se nourrissant de sédiment superficiel, cette espèce est susceptible de se déplacer aisément à l'aide des podias et vit en agrégats d'après les observations faites par submersible dans le N.W. Atlantique (Gay Head Bermuda Transect), où elle est très bien représentée (J. F. GRASSLE *et al.*, 1975).

ÉCHINIDES

Araeosoma hystrix (Wyville Thomson) (fig. 1 e-f)

Synonymie :

Calveria hystrix : Wyville Thomson, 1873, p. 445, 1874, p. 738, p. 64 et 65.

Asthenosoma hystrix : Agassiz A., 1883, p. 29, pl. 12, 14, 1888, p. 95, fig. 359 ; Bell J., 1892, p. 520, p. 24-25 ; Koehler R., 1896, p. 90 ; Mortensen T., 1903, p. 70, pl. 3, 11, 12, 13, 14, 191, p. 20, 21.

Calveria hystrix : Koehler R., 1927, p. 24.

Araeosoma hystrix : Mortensen T., 1927a, p. 282 ; Grieg J. A., 1932, p. 40.

D'une belle couleur rouge même en alcool, cette espèce d'assez grande taille possède des piquants ventraux terminés par des petits capuchons blancs, de gros tubercules alignés bordant l'aire interambulacraire, des pédicellaires tridactyles à valves involutées, et trois séries de tubes ambulacraires.

Matériel BIOGAS :

34 individus très aplatis de cette espèce très reconnaissable ont été récoltés dans trois prélèvements effectués dans la partie orientale de la station 1. Leur diamètre varie de 12 à 22 cm.

Mode de vie :

A l'interface eau-sédiment, les individus ont un corps bombé dorsalement, et peuvent se déplacer aisément comme tous les échinothurides. La récolte de cette espèce en assez grand nombre dans un faible nombre de chalutages tend à montrer leur tendance à vivre en agrégats.

Sperosoma grimaldii Koehler (fig. 1 c-d)

Synonymie :

Sperosoma grimaldii : Koehler R., 1897, p. 302 ; 1898, p. 16-21, pl. II, fig. 2, pl. III, fig. 3 et 4, pl. IV, fig. 8, pl. IX, fig. 48 ; Mortensen T., 1927a, p. 287-288, fig. 163, fig. 156 ; Grieg J. A., 1932, p. 40-41 ; Mortensen T., 1935, p. 184, pl. 8, fig. 1-2, text fig. 107, 108 ; Madsen J., 1947, p. 14 ; Chesher R. H., 1966, p. 214.

Cette espèce se caractérise par un corps fragile fortement aplati, une différence entre la face dorsale et ventrale, la présence de 3 paires de rangées de pores, chaque paire étant portée par une plaque distincte dans la zone ambulacraire et l'existence de piquants primaires très longs courbés pourvus d'un cône blanc terminal.

Matériel BIOGAS :

Les nombreux spécimens récoltés d'un violet sombre sont aplatis ; leur test est cassant. Peu d'individus ont conservé leurs longs et forts piquants primaires courbés terminés par un capuchon blanc. Les plaques porifères des ambulacres ventraux sont plus ou moins bien individualisées, mais on remarque les bandes sombres assez larges formées par les séries de tubes ambulacraires. Les individus sont de taille variable. L'histogramme de fréquence de taille établi pour certaines populations montre une distribution unimodale autour d'un diamètre moyen de 11 cm. Les juvéniles inférieurs à

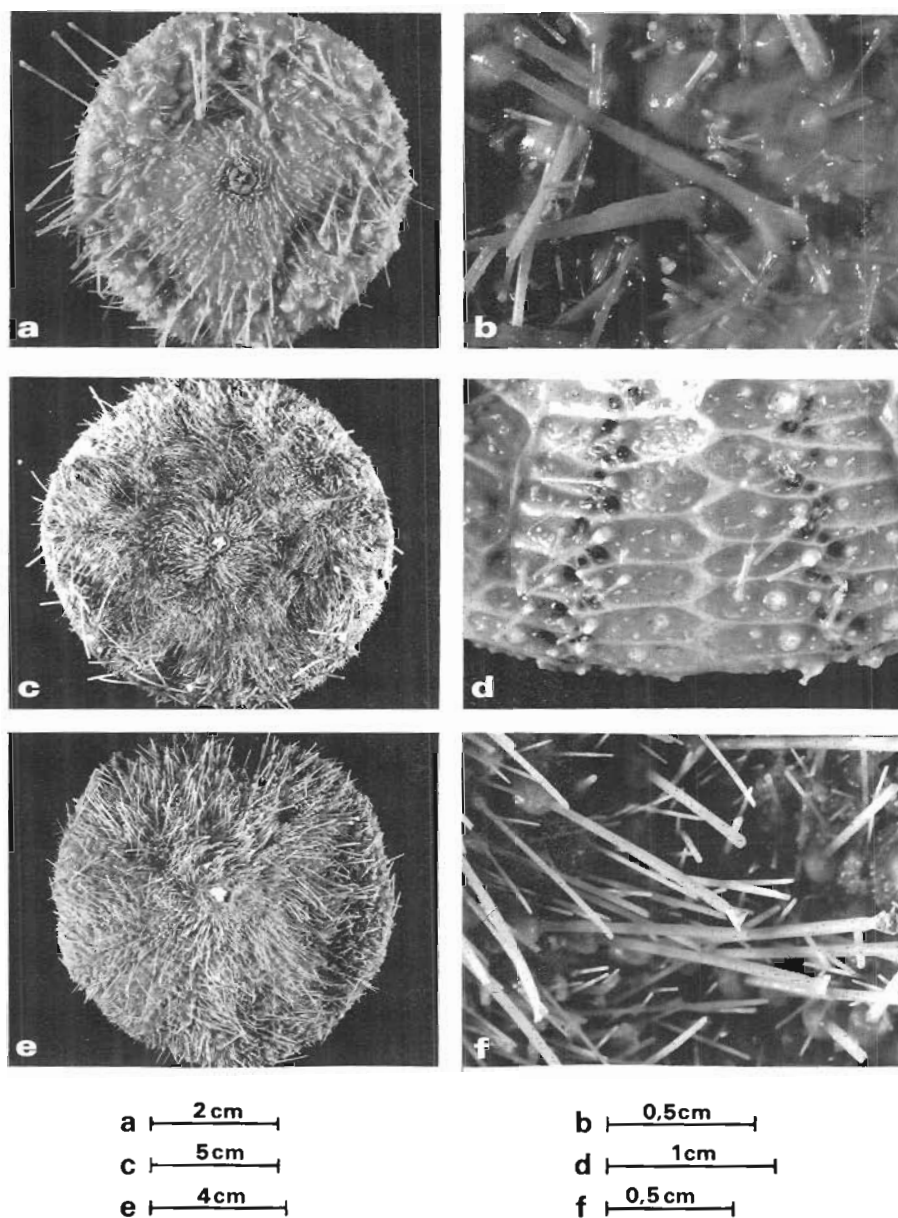


Fig. 1. — *a* *Phormosoma placenta* face ventrale.
b Détail piquant primaire.
c *Spermoma grimaldii* face ventrale.
d Détail plaques et pores ambulacraires.
e *Araeosoma hystrix* face ventrale.
f Détails piquants primaires.

ÉCHINIDES

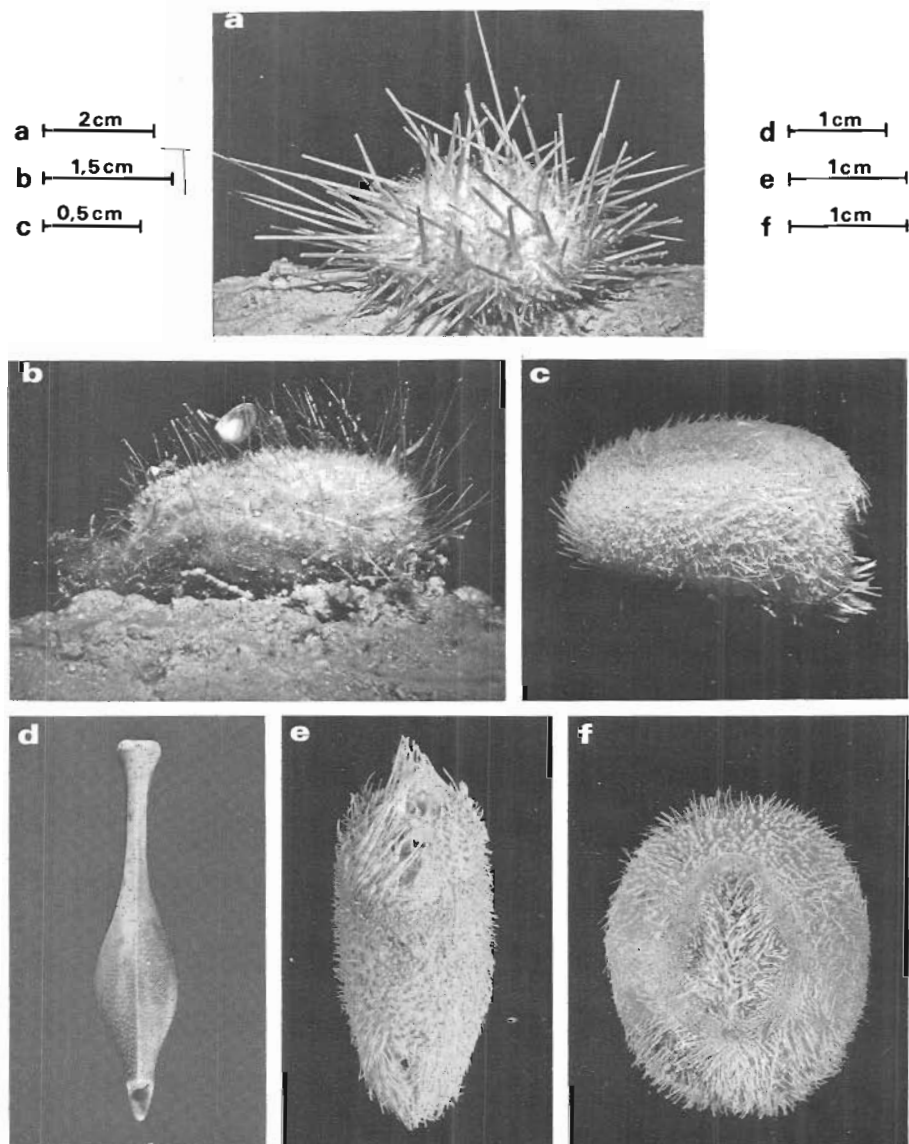


Fig. 2. — *a* *Echinus alexandri*.
b *Pourtalesia miranda*.
c *Plexechinus hirsutus*.
d *Echinogira paradoxa*.
e *Aeropsis rostrata*.
f *Hemiaster expergitus*.

6 cm et les adultes supérieurs à 15 cm sont rares. Le plus grand individu mesure 20 cm.

Mode de vie :

Cette espèce vit à l'interface eau-sédiment. Elle est fréquente sur les prises de vues du fond obtenues dans le golfe de Gascogne à l'aide de la troïka. Les individus peuvent se déplacer aisément et même rapidement (1 à 2 mètres par minute) à l'aide de leurs longs piquants primaires d'après de récentes observations par M. SIBUET à l'aide du submersible « CYANA » lors de la mission BIOCYAN en 1983 sur la terrasse de Mériadzek. Il n'y a pas de trace évidente sur le sédiment qui marque le passage de cet échinide. Le tube digestif long et fin est généralement rempli de sédiment plus ou moins fragmenté comme un chapelet.

2) *Famille des Echinidae*

Cette famille est connue à toute profondeur. Le genre *Echinus* d'assez grande taille (10 cm de diamètre) est représenté dans les collections BIOGAS du golfe de Gascogne par une seule espèce.

Echinus alexandri Danielssen et Koren
(fig. 2 a)

Synonymie :

Echinus alexandri : Danielssen D. C. et J. Koren, 1883, p. 294, pl. 3-4, Danielssen, D. C., 1892, p. 1-5, pl. 1 ; Koehler R., 1896, p. 92-97, fig. 4, 18, 19 ; 1909, p. 230 ; Mortensen T., 1927, p. 204-305, fig. 172-173 ; Grieg J. A., 1932, p. 42.

Des exemplaires de cette espèce, récoltés lors de la campagne du « CAUDAN » dans le golfe de Gascogne, ont permis à KOEHLER (1896) de préciser l'ensemble des caractères spécifiques notamment les trois types de pédicellaires tridactyles, ophicéphales et foliacés et l'organisation en rangées régulières des gros tubercules primaires.

Matériel BIOGAS :

Les 551 spécimens récoltés, de teinte rosée à la capture mais blancs en alcool ont un corps massif légèrement aplati dorsalement. Le test rigide présente des tubercules disposés régulièrement et surmontés de piquants primaires dressés longs et forts. Les individus ont un diamètre qui varie de 3 cm à 9 cm.

Mode de vie :

Cet échinide épibenthique particulièrement abondant dans le Golfe possède un tube digestif fin, plus ou moins rempli de sédiment. Il ne semble pas vivre en populations denses d'après les prises de vues du fond et est probablement sédentaire comme *Echinus affinis* observé dans le N.W. Atlantique (GRASSLE *et al.*, 1975).

3.2. ECHINIDES IRRÉGULIERS

1) *Famille des Pourtalesiidae*

Deux espèces de cette famille essentiellement abyssale ont été récoltées dans le golfe de Gascogne.

ÉCHINIDES

Pourtalesia miranda Agassiz (fig. 2 b)

Synonymie :

Pourtalesia miranda : Agassiz A., 1869, p. 272 ; 1872, p. 152, p. 345, pl. 18 ; 1883, p. 52 ; 1904, p. 139, fig. 202 à 205.

Pourtalesia wandeli : Mortensen T., 1905, p. 241 ; 1907, p. 63, pl. 5, fig. 1-7, 11-12 ; pl. 8, fig. 1-3, 7 ; pl. 11, fig. 1, 13-14, 18-20, 23, 34-37, 40-41.

Pourtalesia miranda : Clark H. L., 1917, p. 129 ; Lambert J. et P. Thiery, 1924, p. 423.

Pourtalesia wandeli : Lambert J. et P. Thiery, 1924, p. 424 ; Mortensen T., 1927a, p. 346, fig. 207.

Pourtalesia miranda : Mortensen T., 1950, p. 144 ; Rice A. L. *et al.*, 1979, tabl. 2.

Discussion systématique :

La détermination spécifique des *Pourtalesia* du golfe de Gascogne pose le problème de l'identité des espèces *P. wandeli* et *P. miranda*. *P. miranda*, A. Agassiz, 1869, correspond à une forme de petite taille de la région des Antilles (Indes occidentales), possédant un rostre subanal à extrémité relevée (MORTENSEN, 1950).

P. wandeli a été créée pour une forme de plus grande taille, à rostre subanal non relevé, largement répandue dans les eaux chaudes de l'Atlantique N. des Caraïbes (Indes Occidentales), au S. de l'Islande et à l'Europe.

En réalité, le caractère « profil du rostre » n'est pas vraiment distinctif puisque T. MORTENSEN (1907) détermine comme *P. wandeli* l'individu à rostre relevé figuré par A. AGASSIZ (1904) sous le nom de *miranda*. Malgré ces ambiguïtés, T. MORTENSEN a longtemps considéré ces deux formes comme des espèces distinctes. Puis, suivant l'avis de H. L. CLARK (1917), il les a finalement réunies dans sa monographie en 1950, tout en insistant sur la possibilité qu'il puisse s'agir de deux espèces cohabitant sur une partie de leur aire de répartition (*op. cit.*, p. 145).

Plus récemment D. S. M. BILLET (comm. pers.) a suggéré d'utiliser la nature et la répartition des pédicellaires pour tenter de distinguer les deux formes : pédicellaires ophicéphales nombreux et répartis sur tout le test chez *P. miranda*, clairsemés et associés à des tridentés chez *P. wandeli*. Cependant l'observation d'un oursin dragué par l'« INGOLF » en 1896 à l'W. du Groenland (station 36) et possédant de nombreux pédicellaires ophicéphales tout en étant de grande taille et en ayant une morphologie générale de *P. wandeli*, montre la coexistence des caractères des deux espèces. D. S. M. BILLET n'exclut d'ailleurs pas la possibilité que *P. miranda* corresponde simplement à un stade jeune de *wandeli*.

En fait, le problème n'est pas résolu et devant l'ambiguïté des critères de distinction utilisés et la nature ponctuelle du matériel BIOGAS, cette question taxinomique reste encore en suspens et il est préférable du point de vue zoogéographique de considérer *P. miranda* comme une espèce à forte variabilité incluant les formes de type *wandeli*.

Matériel BIOGAS :

Les *Pourtalesia* du golfe de Gascogne sont assez proches du type *wandeli*, en particulier par la nature et la répartition de leurs pédicellaires.

Les 69 exemplaires récoltés proviennent uniquement de la station 6. La faune est composée en grande majorité de jeunes, souvent en excellent état

de conservation et les tailles varient de moins de 2 mm à 21 mm de longueur.

Mode de vie :

Contrairement à ce qu'a affirmé MIRONOV (1975), les *Pourtalesia* sont vraisemblablement des organismes épibenthiques comme le montrent les observations photographiques qui ont été réalisées (RICE *et al.*, 1979 et SOUTHWARD *et al.*, 1976). Ces oursins labourent la partie superficielle du sédiment riche en matière organique, tout en étant suffisamment enfouis pour qu'au fil du déplacement leur profonde invagination buccale canalise le sédiment vers le péristome (BILLET, comm. pers.). Ils doivent également s'aider des radioles spatulés qui tapissent les parois de l'invagination pour guider et pousser le sédiment (SMITH, 1980) et ils laissent derrière eux un sillage superficiel (photos de SOUTHWARD *et al.*, 1976).

Echinosigra paradoxa (Mortensen)
(fig. 2 d)

Synonymie :

Pourtalesia paradoxa : Mortensen T., 1905, p. 243.

Echinosigra (Pourtalesia) paradoxa : Mortensen T., 1907, p. 72, pl. 6, fig. 3-6, 17-21 ; pl. 7, fig. 5, 10, 16, 18 ; pl. 11, fig. 2-3, 5-6, 17, 21, 24-25, 27-29, 32, 42-44.

Echinosigra paradoxa : Clark H. L., 1917, p. 132 ; Lambert J. et P. Thiery, 1924, p. 425 ; Mortensen T., 1927a, p. 349, fig. 210 ; 1950, p. 153.

Matériel BIOGAS :

52 exemplaires d'*E. paradoxa* ont été récoltés sur la bordure N. du golfe de Gascogne (stations 1 et 2). Les tailles varient de 15 à environ 50 mm et la majorité des individus sont adultes. Ces oursins sont particulièrement fragiles et se brisent à l'endroit où leur test forme un col long et mince. Aussi, les exemplaires complets sont rares et le plus souvent seuls, l'extrémité antérieure et une partie du « col » sont conservées.

Mode de vie :

La bouche des *E. paradoxa* s'ouvre généralement au fond d'une profonde invagination et l'on peut supposer que leur mode de vie est voisin de celui des *Pourtalesia* (formes épibenthiques laboureuses).

2) *Famille des Urechinidae*

A l'exception d'une espèce antarctique, cette famille a une répartition exclusivement bathyale et abyssale. Une seule forme a été rencontrée dans le golfe de Gascogne.

Plexechinus hirsutus Mortensen
(fig. 2 c)

Synonymie :

Plexechinus hirsutus : Mortensen T., 1905, p. 242 ; 1907, p. 54 ; pl. 6, fig. 8, 9, 12-16 ; pl. 7, fig. 9, 19-20 ; pl. 10, fig. 2, 15-17, 19, 21, 23, 27, 31, 32, 34, 36-38 ; Lambert J. et P. Thiery, 1924, p. 421 ; Mortensen T., 1927a, p. 341, fig. 202 ; 1950, p. 120.

ÉCHINIDES

Matériel BIOGAS :

Trois exemplaires parfaitement conservés ont été dragués dans la station 1. Ils sont de petite taille (11 à 15 mm), mais les quelques individus antérieurement récoltés ne sont pas très grands et le plus gros exemplaire connu n'atteint que 20 mm de longueur.

3) *Famille des Aeropsidae*

Cette famille est exclusivement bathyale et abyssale et ne comprend que deux genres, tous deux présents dans le golfe de Gascogne.

Aeropsis rostrata (Wyville Thomson) (fig. 2 e)

Synonymie :

Aerope rostrata : Norman A. M., 1876, p. 212 ; Thomson Wyv., 1877, p. 380, fig. 99 ; Agassiz A., 1881, p. 192, pl. 33, fig. 6-12 ; pl. 33a, fig. 8-12 ; pl. 39, fig. 23 ; pl. 41, fig. 7, 8 (pars).

Aeropsis rostrata : Mortensen T., 1907, p. 90, pl. 5, fig. 8-10, 15, 20, 22 ; pl. 15, fig. 1-2, 5, 8, 13, 19-21, 29, 37, 40, 43, 52 ; Clark H. L., 1917, p. 135.

Oeropsis rostrata : Lambert J. et P. Thiery, 1924, p. 430.

Aeropsis rostrata : Nobre A., 1931, p. 124 ; Mortensen T., 1950, p. 328.

Remarque : Pour l'historique de l'attribution de l'espèce à WYVILLE THOMSON, nous renvoyons aux explications de T. MORTENSEN (1950, p. 328).

Matériel BIOGAS :

25 *Aeropsis rostrata* ont été dragués au cours du programme BIOGAS. Toutes les classes d'âge sont représentées depuis les formes juvéniles (moins de 5 mm) jusqu'aux adultes (le plus gros mesure 32 mm). Les plus petits exemplaires sont souvent en excellent état ; les adultes se présentent plus fréquemment sous forme de fragments.

Mode de vie :

Aucune observation directe n'a été faite sur le mode de vie d'*Aeropsis rostrata*, mais ces oursins possèdent des podias dorsaux de l'ambulacre III très différenciés, qui ont été étudiés en détail par A. B. SMITH (1980). Ces podias assez longs se terminent par un disque palmé armé de longs spicules rayonnants reliés entre eux par une membrane ; le disque est capable de s'ouvrir et de se fermer. La fonction de ces pieds ambulacraires est inconnue. Cependant, ils sont assez proches des podias ramoneurs (« funnel-building tube feet ») de nombreux spatangues fouisseurs (*op. cit.*). D'autre part, ils sont associés à un fasciole péripétale ce qui suggère un mode de vie endobenthique pour *A. rostrata*. Il est également vraisemblable que ces oursins construisent une cheminée de communication entre l'eau libre et leur terrier, comme les *Echinocardium* ou les *Brissopsis*.

Aceste sp.

Cette forme n'est représentée que par un fragment de l'ambulacre III d'un adulte tout à fait caractéristique du genre. Il est néanmoins probable

que ce fragment soit rapportable à *A. bellidifera*, seule espèce connue de l'Atlantique et qui serait ainsi signalée pour la première fois dans le N.E. de l'Atlantique.

4) Famille des Hemiasteridae

Hemiaster expergitus Loven (fig. 2 f)

Synonymie :

Hemiaster expergitus : Loven S., 1874, p. 13, pl. 5, fig. 46-47 ; pl. 11, fig. 93-94 ; pl. 13, fig. 114-120 ; pl. 26.

Hemiaster zonatus : Agassiz A., 1879, p. 211.

Hemiaster mentzi : Agassiz A., 1880, p. 83.

Hemiaster zonatus : Agassiz A., 1881, p. 186, pl. 20, fig. 1-4.

Hemiaster mentzi : Agassiz A., 1883, p. 66.

Hemiaster expergitus : Loven S., 1883, pl. 10, fig. 92, pl. 18, fig. 222.

Hemiaster zonatus : Doederlein, L., 1907, p. 247, pl. 50, fig. 5.

Hemiaster expergitus : Mortensen T., 1907, p. 97, pl. 2, fig. 1, 4, 18, 20 ; pl. 4, fig. 6-8, 10-12 ; pl. 15, fig. 9, 16-18, 24, 26, 30-31, 35, 38, 44-45, 47-48, 50.

Hemiaster (Integraster) expergitus : Lambert J. et P. Thiery, 1924, p. 504.

Hemiaster (Integraster) zonatus : Lambert J. et P. Thiery, 1924, p. 505.

Hemiaster expergitus : Mortensen T. ; 1927a, p. 323, fig. 186-187 ; 1927b, p. 32 ; 1950, p. 387 et pour complément de synonymie.

Matériel BIOGAS :

29 exemplaires, la plupart en bon état, ont été récoltés. Les tailles s'échelonnent de moins de 3 mm à 25 mm et tous les stades sont bien représentés (à titre de comparaison, le type mesure 22 mm et le plus gros exemplaire connu 37 mm).

Mode de vie :

H. expergitus a toutes les caractéristiques d'une forme fousseuse : fasciole péripétale ; podias de la partie dorsale de l'ambulacre III différenciés pour une fonction de ramonage (SMITH, 1980). Son mode de vie est certainement endobenthique et il est très probable qu'il élabore une cheminée dans le sédiment.

4. RÉPARTITION BATHYMÉTRIQUE DES ÉCHINIDES

La répartition bathymétrique des faunes était un des objectifs majeurs du programme BIOGAS articulé autour de 2 radiales : une radiale N. (stations 1-2-3-4) et une radiale S. (stations 6-5). Au N., le cas de la station 2 doit toutefois être analysé à l'échelle du prélèvement car son relief est assez tourmenté : les dénivelés y atteignent 1 100 m (de 2 700 m à 3 800 m) et le substratum y est très hétérogène (AUFFRET, [4]).

Tableau 1

Répartition quantitative des espèces d'échinides réguliers et irréguliers dans les six stations BIOGAS

Station	Station 1			Station 2			Station 3			Station 4		Station 5	Station 6		
	2 200 m			2 800 à 3 800 m			4 100 m			4 700 m		4 400 m	2 100 m		
Profondeur	Nbre ind. récoltés	Nbre ind./10 ⁴ m ²	Dominance en %	Nbre ind. récoltés	Nbre ind./10 ⁴ m ²	Dominance en %	Nbre ind. récoltés	Nbre ind./10 ⁴ m ²	Dominance en %	Nbre ind. récoltés	Nbre ind./10 ⁴ m ²	Nbre ind. récoltés	Nbre ind. récoltés	Nbre ind./10 ⁴ m ²	Dominance en %
Echinides réguliers															
<i>Phormosoma placenta</i>	4	0,4	0,55	1	0,22	2	3	0,5	50				2	0,48	1,6
<i>Araeosoma hystrix</i>	34	3,3	4,6												
<i>Sperosoma grimaldii</i>	141	14	19,3	49	11	96	3	0,5	50				100	24,3	80
<i>Echinus alexandri</i>	551	54,4	75,5	1	0,22	2	3	0,5	50	3	0,34		23	5,6	18,4
Echinides irréguliers															
<i>Pourtalesia miranda</i>													69	16,8	77,5
<i>Echinosigra paradoxa</i>	50	4,9	89,3	2	0,44	40									
<i>Plexechinus hirsutus</i>	3	0,29	5,3												
<i>Aeropsis rostrata</i>	1	0,1	1,8	3	0,67	60	18	3	72	2	0,22	1			
<i>Aceste</i> sp.												1			
<i>Hemiaster experginus</i>	2	0,2	3,6				7	1,17	28				20	4,8	22,5
Nombre total d'espèces	8			5			4			2		2	5		
Nombre total d'individus récoltés	786			56			31			5		2	214		
Densité totale		77,6			12,53			5,17			0,56			52,1	

ÉCHINIDES

4.1. RÉPARTITION QUANTITATIVE DES ÉCHINIDES

Une estimation quantitative de la densité des peuplements d'échinides a été réalisée en tenant compte de la surface échantillonnée par la totalité des opérations réalisées dans chacune des stations. Cette estimation est rendue possible par le grand nombre d'opérations effectuées avec un contrôle du parcours au fond, bien que les engins trainants n'assurent pas de prélèvement rigoureusement quantitatif. L'analyse des densités ainsi évaluées est également justifiée par l'amplitude des variations interstations.

La densité globale diminue en fonction de la profondeur (tabl. 1 et fig. 3). Les échinides réguliers dominent les peuplements dans les stations les moins profondes, 93 % en station 1, 91 % en station 2, 58 % en station 6. Cette opposition dans la distribution des deux sous-classes d'échinides provient de la distribution verticale plus limitée des échinides réguliers qui

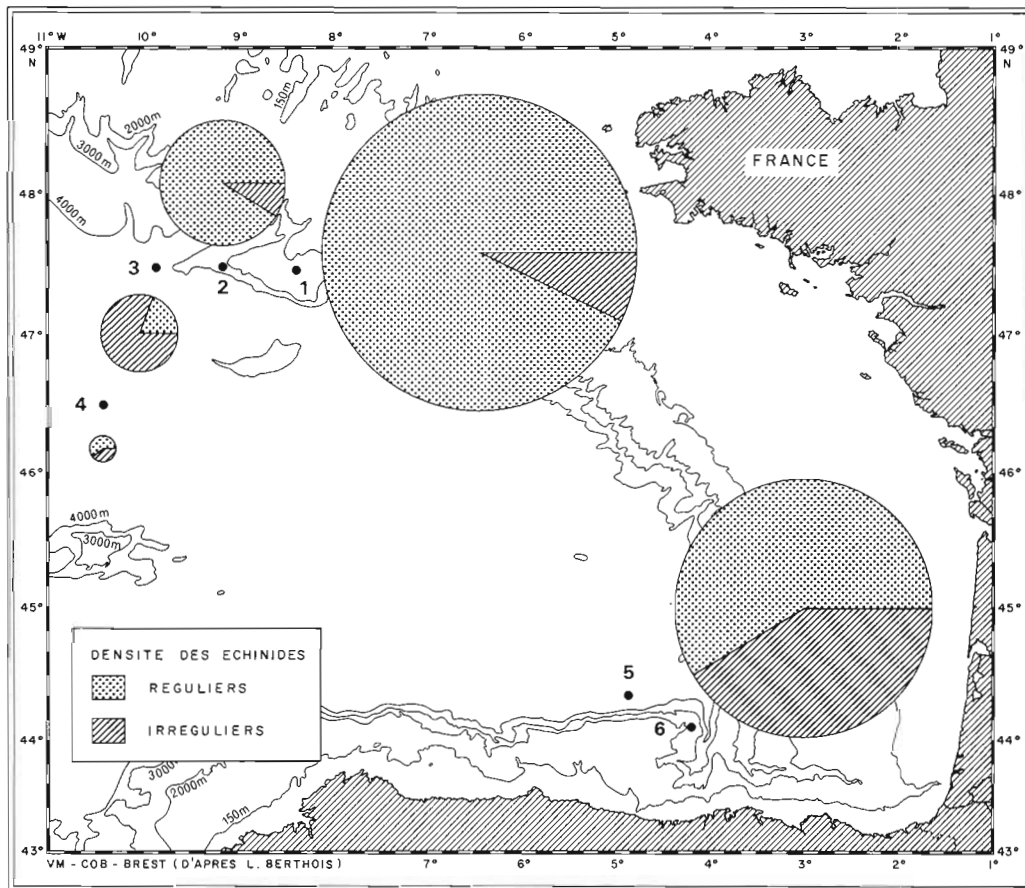


Fig. 3. — Répartition quantitative des échinides réguliers et irréguliers. La surface de chaque cercle est proportionnelle aux densités estimées à chaque station BIOGAS.

STATION	STATION 1			STATION 2			STATION 3			STATION 4		STATION 5	STATION 6		
	2 200 m			2 800 à 3 800 m			4 100 m			4 700 m		4 400 m	2 100 m		
PROFONDEUR	Nbre ind. récoltés	Nbre ind./10 ⁴ m ²	Dominance en %	Nbre ind. récoltés	Nbre ind./10 ⁴ m ²	Dominance en %	Nbre ind. récoltés	Nbre ind./10 ⁴ m ²	Dominance en %	Nbre ind. récoltés	Nbre ind./10 ⁴ m ²	Nbre ind. récoltés	Nbre ind. récoltés	Nbre ind./10 ⁴ m ²	Dominance en %
<u>ECHINIDES RÉGULIERS</u>															
<i>Phormosoma placenta</i>	4	0,4	0,55	1	0,22	2	3	0,5	50				2	0,48	1,6
<i>Araeosoma hystrix</i>	34	3,3	4,6												
<i>Sperosoma grimaldii</i>	141	14	19,3	49	11	96							100	24,3	80
<i>Echinus alexandri</i>	551	54,4	75,5	1	0,22	2	3	0,5	50	3	0,34		23	5,6	18,4
<u>ECHINIDES IRRÉGULIERS</u>															
<i>Pourtalesia miranda</i>													69	16,8	77,5
<i>Echinosigra paradoxa</i>	50	4,9	89,3	2	0,44	40									
<i>Plexechinus hirsutus</i>	3	0,29	5,3												
<i>Aeropsis rostrata</i>	1	0,1	1,8	3	0,67	60	18	3	72	2	0,22	1			
<i>Aceste sp.</i>												1			
<i>Hemiaster expergitus</i>	2	0,2	3,6				7	1,17	28				20	4,8	22,5
Nombre total d'espèces	8			5			4			2		2	5		
Nombre total d'individus récoltés	786			56			31			5		2	214		
Densité totale Nbre/10 ⁴ m ²	77,6			12,53			5,17			0,56			52,1		

TABLEAU 1 Répartition quantitative des espèces d'échinides réguliers et irréguliers dans les six stations BIOGAS.

semblent moins bien adaptés à vivre par plus de 3 000 m. Ceci peut être corrélé avec leur mode de vie et leurs exigences trophiques. En effet, les échinides réguliers (Echinothuridae, Echinidae) sont épibenthiques, rampants, détritivores. L'installation de peuplements assez denses a été observée à l'aide de prises de vue et en plongée à l'aide de la soucoupe « CYANA » sur le site BIOGAS 1. Ces organismes vivent notamment dans des secteurs assez proches du continent où les ressources nutritives potentielles sont plus significatives.

4.2. RICHESSE ET DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE. COMPARAISON AVEC LES AUTRES CLASSES D'ÉCHINODERMES

Le tableau 1 montre l'existence d'un total de 10 espèces dans le golfe de Gascogne. Dans la station 1, la plus riche, huit espèces sont présentes. A même profondeur dans le S. du Golfe il y a cinq espèces. On note une diminution progressive du nombre d'espèces en fonction de l'augmentation de la profondeur ; aux stations 4 et 5 seules deux espèces ont été récoltées.

La richesse spécifique dans les six stations est estimée à partir d'un nombre suffisant d'opérations de chalutages et de dragages. Des courbes cumulatives montrent que les derniers prélèvements n'apportent plus de renseignements supplémentaires et que les deux types d'engins utilisés sont complémentaires.

La diversité spécifique n'a été évaluée à l'aide de l'indice de Shannon que pour les stations 1, 2, 3 au N. et 6 au S. du Golfe, la faune étant trop rare en stations 4 et 5. Les courbes obtenues par cumul de prélèvements (SIBUET, 1977) montrent une tendance asymptotique pour les stations 1, 3 et 6, assurant une certaine confiance dans la valeur de l'indice recherché (fig. 6). La station 2 est hétérogène et s'explique par la complexité du milieu et de la topographie, AUFFRET, [4]. Les stations 6 et 3 ont les indices les plus élevés respectivement. Ceci peut être expliqué par les sources variées d'apports trophiques reconnues dans ces sites. L'influence continentale plus marquée a déjà été soulignée pour la station du S. du golfe de Gascogne. Le rôle d'apports latéraux au débouché du canyon en station 3 est à noter car il explique d'autres résultats concernant l'évaluation d'apports trophiques estimés à l'aide de pièges à particules. En effet en station 3 le flux organique, de 4,28 mg/carbone/m²/jour, est plus élevé qu'en station 1 où il

Tableau 2

Répartition des récoltes des échinides réguliers et irréguliers dans les dragues et chaluts

	Dragues :		Chaluts :		Nombre dragages avec Echinides/ Total dragages effectués	Nombre chalutages avec Echinides/ Total chalutages effectués
	Nombre individus récoltés	%	Nombre individus récoltés	%		
Echinides réguliers	51	6 %	864	94 %	15/72	45/52
Echinides irréguliers	116	66 %	60	44 %	21/72	20/52

ÉCHINIDES

est de 2,92 mg/carbone/m²/jour (KHRIPOUNOFF *et al.*, [5]). Une comparaison avec les autres classes d'échinodermes montre que ces résultats diffèrent de ceux obtenus pour les astérides et les holothurides (SIBUET, 1977) et pour les ophiurides (PATERSON *et al.*, [42]). L'indice de Shannon varie de 1,7 à 0,6 pour les échinides. Il est faible par rapport aux indices obtenus pour les autres classes. Il n'y a pas de loi générale d'après l'étude de ces sites, quant aux variations de cet indice et de la richesse spécifique pour ces quatre classes (tabl. 3). En effet la diversité est la plus élevée à la station 1 pour les astérides (2, 85), à la station 2 pour les holothurides (3, 25) et les ophiurides (2, 99) aux stations 6 et 3 pour les échinides (respectivement 1, 7 et 1, 64). Dans les stations profondes la diversité est généralement faible, avec une exception pour les holothurides, notamment en station 5. La complexité des environnements dans ces stations sur la marge armoricaine, dont les variations sédimentaires (AUFFRET, [4]), hydrodynamiques (VANGRIESHEIM, [3]) et trophiques (KHRIPOUNOFF *et al.*, [5]) restent mal cernées, explique l'hétérogénéité de nos résultats et met en évidence l'importance des variations spatiales en milieu profond.

Tableau 3

Comparaison de la diversité spécifique des cinq classes d'échinodermes dans les six stations BIOGAS.

Nombre d'espèces Indice de diversité (Shannon)	BIOGAS					
	NORD				SUD	
	Station 1	Station 2	Station 3	Station 4	Station 6	Station 5
Crinoïdes	6	0	1	2	2	0
Holothurides	15 1,92	29 3,25	15 2,64	12 1,87	12 1,96	14 2,66
Astérides	16 2,85	13 2,51	9 2,15	7 2,21	13 2,64	4 1,49
Echinides	8 1,17	5 0,63	4 1,64	2 0	5 1,70	2 1
Ophiurides	34 2,61	16 2,99	10 2,58	10 1,66	20 1,70	5 0,32

4.3. DISTRIBUTION QUALITATIVE DES ESPÈCES

4.3.1. Echinides réguliers

Les échinides réguliers présents dans toutes les stations à l'exception de la station 5 au S. du Golfe sont dominants dans les stations les moins profondes. Leur abondance semble nettement contrôlée par un facteur bathymétrique et les caractéristiques trophiques du milieu. Les Echinidae

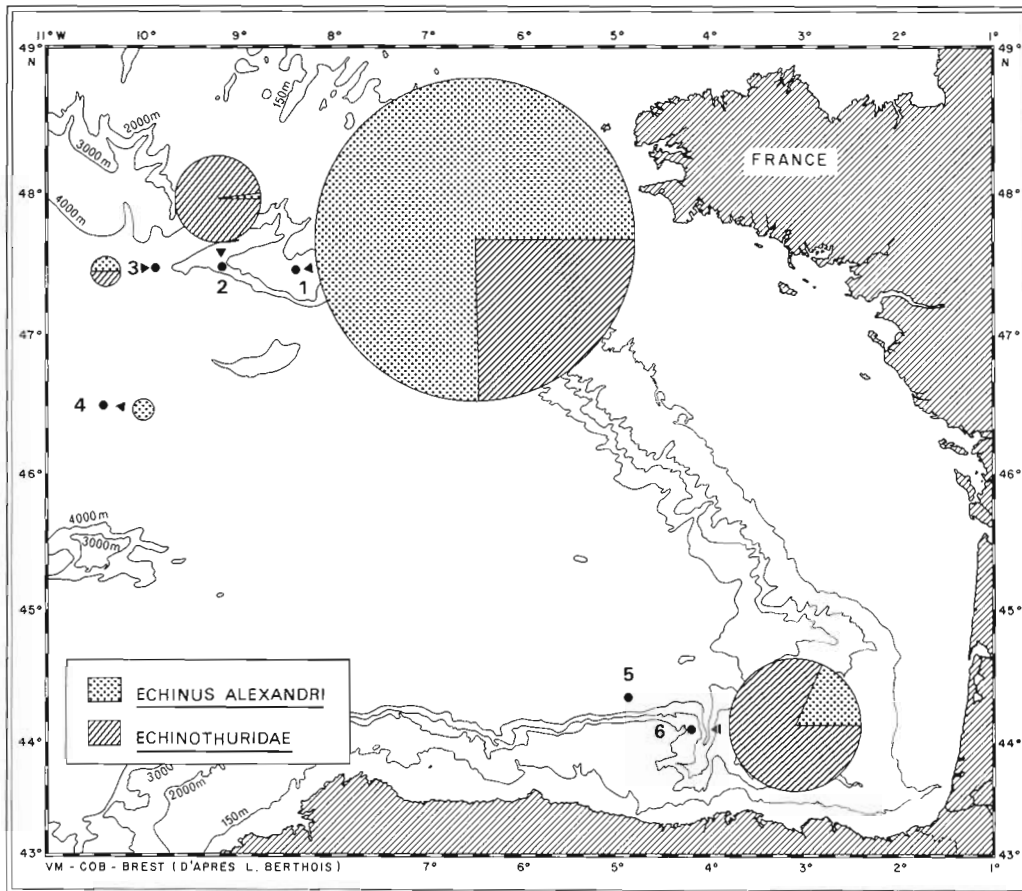


Fig. 4. — Répartition des espèces d'échinides réguliers récoltés. La surface de chaque cercle est proportionnelle aux effectifs de chaque station BIOGAS. *Sperosoma grimaldii* est l'espèce dominante des Echinothuridae.

représentés par l'espèce *Echinus alexandri* sont plus abondants au N. qu'au S. où les Echinothuridae notamment *Sperosoma grimaldii* représentent 81 % des populations d'échinides réguliers (fig. 4).

LE DANOIS (1948) a présenté la distribution bathymétrique des échinides dans le golfe de Gascogne et situait vers 2 000 m la limite de présence des quatre espèces : *Araeosoma hystrix*, *Phormosoma placenta*, *Sperosoma grimaldii*, *Echinus alexandri*.

La fréquence d'apparition de ces espèces dans les différents sites BIOGAS montre en effet cette zonation des espèces tout en étendant les limites bathymétriques pour cette région du N.E. Atlantique.

ÉCHINIDES

4.3.2. Irréguliers

L'opposition entre Pourtalesiidae et Aeropsidae domine la répartition bathymétrique des échinides irréguliers dans le golfe de Gascogne (fig. 5).

Les Pourtalesiidae, représentés par *Echinosisgra* au N. et *Pourtalesia* au S., sont limités aux stations les moins profondes. On les trouve essentiellement dans les stations 1 et 6, quant aux exemplaires de la station 2, ils se conforment à cette répartition et proviennent de prélèvements parmi les moins profonds de la station (2 906 et 3 380 m). Cette limitation bathymétrique à l'extension des Pourtalesiidae au-delà de 3 000 m, bien que déjà rencontrée en mer de Norvège chez *Pourtalesia jeffreysi* (DAVID, 1983), semble particulière au golfe de Gascogne et à son contexte. En effet, *P. miranda* a déjà été récolté à 5 850 m et les Pourtalesiidae en général sont des formes qui atteignent souvent de très grandes profondeurs : on a dragué des *Pourtalesia* à plus de 7 000 m (7 340 m pour *P. heptneri* en mer de Banda).

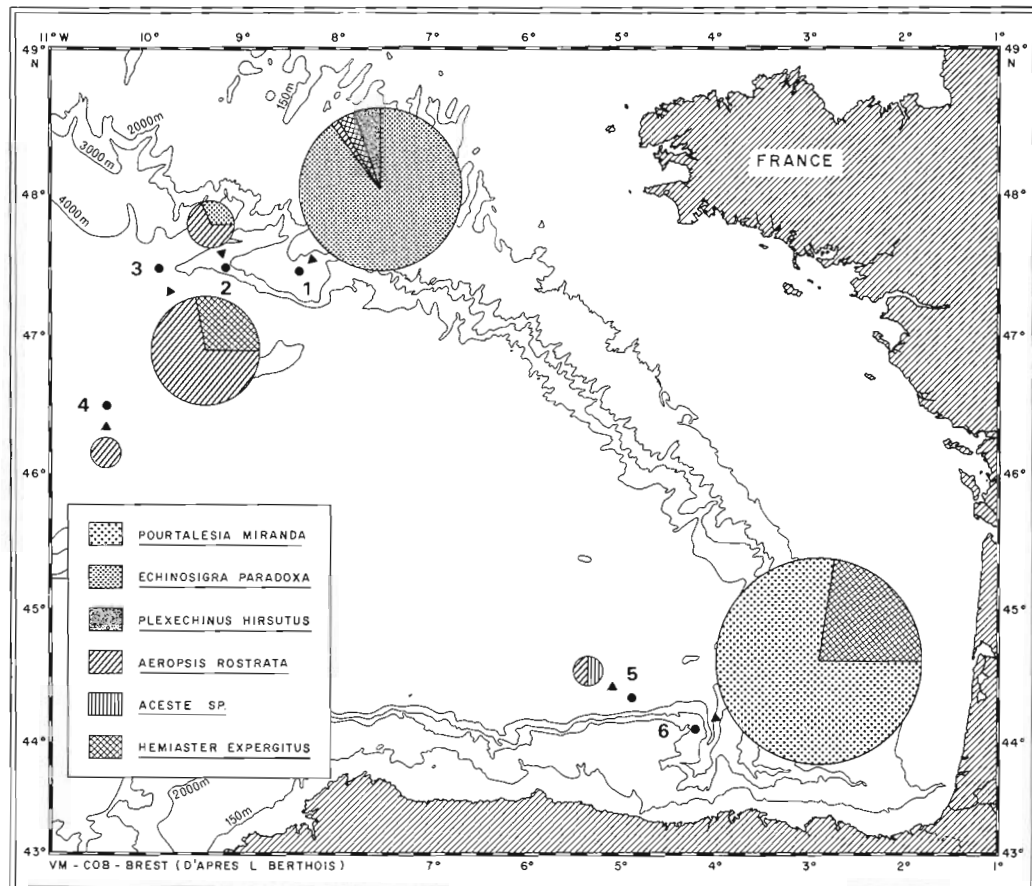


Fig. 5. — Répartition des espèces d'échinides irréguliers récoltés. La surface de chaque cercle est proportionnelle aux effectifs de chaque station BIOGAS.

A l'opposé, les *Aeropsidae* dominent dans les stations les plus profondes. A ce titre, le cas d'*Aeropsis rostrata* est tout à fait remarquable. Cet oursin est présent partout à l'exception de la station 6, mais sa répartition et en particulier son abondance semblent contrôlées par un facteur bathymétrique. Sa prédilection pour les profondeurs supérieures à 3 000-3 500 m est particulièrement nette le long de la radiale N. (fig. 5) où :

— l'espèce est présente en un seul exemplaire dans la station 1, soit 1,8 % de la faune à 2 100 m ;

— représente 60 % de la faune dans la station 2, mais les 3 exemplaires proviennent tous de la partie profonde de la station ;

— constitue 72 % de la faune de la station 3 à 4 100 m et est exclusive dans la station 4 où le petit nombre d'exemplaires (2) ne permet cependant pas d'être trop affirmatif.

Faut-il voir dans cette opposition entre *Aeropsidae* et *Pourtalesiidae* l'expression d'un phénomène de concurrence entre deux morphologies ? La réponse passe sans doute par une étude plus exhaustive qui intégrera toutes les connaissances sur la répartition bathymétrique et zoogéographique de ces deux familles.

Plexechinus hirsutus occupe une position bathymétrique, à 2 100 m dans la station 1, en accord avec ce que l'on connaît de l'espèce.

Hemiaster expergitus a une large répartition dans le golfe de Gascogne où il est présent jusqu'à 4 100 m (station 3).

5. CARACTÉRISTIQUES DES PEUPELEMENTS : RÉPARTITION SPATIALE ET ZOOGÉOGRAPHIQUE

5.1. RÉPARTITION LOCALE

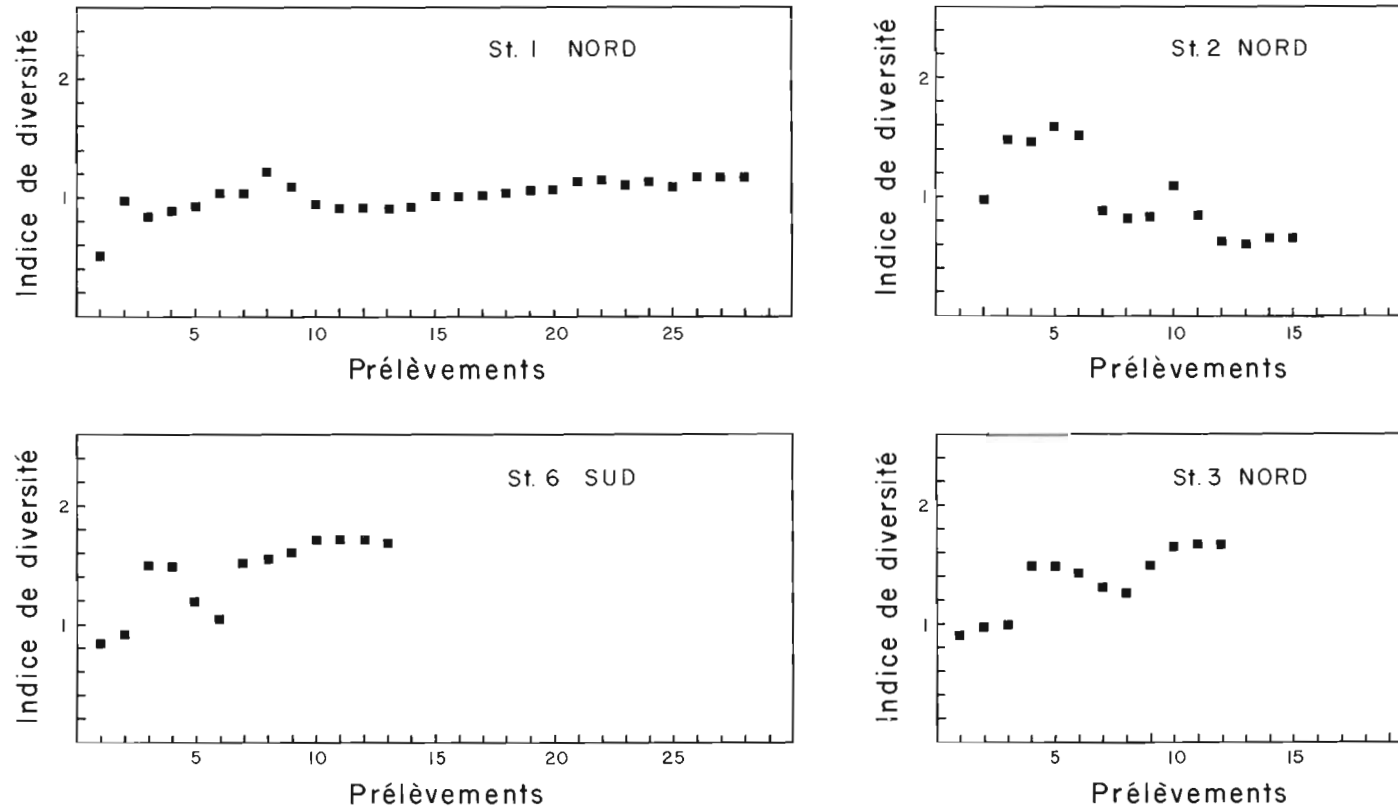
La fréquence variable des récoltes dans les chaluts de certaines espèces, notamment *Sperosoma grimaldii* et *Echinus alexandri* rend compte d'une répartition hétérogène des peuplements au sein d'une station. En effet, à la station 1, la récolte de ces deux espèces dans 15 chalutages est très irrégulière allant de 1 à 118 individus, ce qui reflète une tendance à vivre en agrégats. Le caractère aléatoire de résultats déduits de chalutages est toutefois atténué par un nombre suffisant d'échantillons et par la grande quantité des individus prélevés. Par ailleurs, les résultats de recensement de l'espèce *Sperosoma grimaldii* photographiée *in situ* au cours d'un trait de troïka équipé d'une caméra et d'un flash, montre une répartition dense de cette espèce dans certaines localités. A l'E. de la station 1 la densité déduite des séries de prises de vues atteint 100 individus/hectare, alors que la densité moyenne déduite des chalutages est dix fois plus faible.

5.2. OPPOSITION N.S. DANS LE GOLFE DE GASCOGNE

L'étude de la répartition des faunes d'échinides illustre particulièrement bien un autre objectif du programme BIOGAS qui était la comparaison de stations en situations très différentes dans les secteurs N. et S. du golfe de

GOLFE DE GASCOGNE - ECHINIDES

ÉCHINIDES



528

Fig. 6. — Diversité spécifique des échinides calculée à chaque station d'après l'indice de Shannon par cumul des différents prélèvements.

Gascogne. L'opposition entre les deux secteurs affecte uniquement les stations les moins profondes (1, 2 et 6), mais elle se marque à plusieurs titres, aussi bien au niveau de la répartition des grands types morphologiques qu'à l'échelle de certains genres. Ainsi, les oursins réguliers qui prédominent largement dans les stations 1 et 2 où ils représentent plus de 90 % des échinides, semblent moins bien s'accommoder de l'environnement plus riche en apports terrigènes de la station 6 où ils ne représentent plus que 58 % des échinides (fig. 3).

Parmi les échinides réguliers une densité presque équivalente des peuplements de *Sperosoma grimaldii* est constatée au N. et au S. du Golfe, tandis que l'espèce *Echinus alexandri* n'est très abondante qu'en station 1 sur la terrasse de Mériadzek (fig. 4).

Au sein de la famille des Pourtalesiidae, l'opposition entre les environnements des deux secteurs s'exprime particulièrement nettement avec *Echinostigma paradoxa* qui n'est présent qu'au N. alors que *Pourtalesia miranda* n'a été rencontré qu'au S. (fig. 5).

Les échinides semblent donc très sensibles à la nature de leur environnement et ils enregistrent bien les différences de contexte qui existent entre les deux régions prospectées du Golfe.

5.3. RÉPARTITION ZOOGÉOGRAPHIQUE

A l'échelle de l'Atlantique, l'extension zoogéographique des différentes espèces du golfe de Gascogne est très variable. Les formes les plus largement répandues s'étendent à tout cet océan, tandis que les plus endémiques sont restreintes à sa partie N.E. (bassin européen, M. SIBUET, 1979). Aucune n'est connue en dehors de l'Atlantique.

1) Espèces atlantiques

Ce sont les espèces les plus profondes et principalement les représentants de la famille des Aeropsidae qui ont la plus large répartition. Pour T. MORTENSEN (1950), la répartition géographique d'*Aeropsis rostrata* se limitait au N.W. de l'Atlantique, du détroit de Davis au large de la côte des Etats-Unis et il considérait sa présence, signalée par l'expédition du « CHALLENGER », dans le golfe de Gascogne et au large du Portugal, comme douteuse. En réalité, il semble que cette forme s'étende à une grande partie de l'Atlantique, puisqu'elle est effectivement présente dans le golfe de Gascogne et qu'elle a également été récoltée au large de la Namibie lors d'une campagne du « JEAN CHARCOT », (WALDA, 1971). A titre de comparaison, *Aceste bellidifera* a également une extension géographique qui recouvre presque tout l'Atlantique.

2) Espèces de l'Atlantique N.

Phormosoma placenta a été signalée pour la première fois dans le golfe de Gascogne par 650 et 1 220 m lors de l'expédition du « CAUDAN » (KOEHLER, 1896). Elle est largement répandue dans l'Atlantique N.E. D'après J. A. GRIEG (1932), la forme typique de *Phormosoma placenta* est distribuée des îles Faéroé et de l'Islande, 62°58N., jusqu'au Cameroun, 3°10N. ; seules des variétés sont présentes dans l'Atlantique W., telles que *sigsbei* jusqu'aux Caraïbes et *africana* dans l'Atlantique S. (CLARK, 1976).

ÉCHINIDES

J. F. GRASSLE *et al.* (1975) mentionnent la grande densité de *P. placenta* observée fréquemment en soucoupe vers 1 300 m près des côtes américaines entre Gay Head et les Bermudes. Dans le golfe de Gascogne, les stations explorées se situent probablement au-delà de la limite de distribution bathymétrique de cette espèce puisqu'elle n'a pas été récoltée en grand nombre.

Echinus alexandri d'abord découvert en mer de Norvège par 980 m puis récolté lors de l'expédition du « CAUDAN » dans le golfe de Gascogne (KOEHLER, 1896) est répandu dans l'Atlantique N.W. de 800 à 3 200 m d'après MORTENSEN (1927) et GRIEG (1932). Des populations clairsemées de cette espèce ont été observées de la soucoupe « ALVIN » vers 1 800 m dans l'Atlantique N.W. (J. F. GRASSLE *et al.*, 1975). Dans le golfe de Gascogne cette espèce vit jusqu'à 4 700 m et est particulièrement abondante vers 2 000 m sur la terrasse de Mériadzek.

Pourtalesia miranda (au sens de T. MORTENSEN, 1950, adopté ici) est une forme très commune, connue dans toutes les eaux chaudes de l'Atlantique N., depuis les Caraïbes et le large du Sahara au S., jusqu'à l'Islande et au Groenland (cap Farewell) au N. Elle est remplacée par *P. jeffreysi* en mer de Norvège.

Hemiaster expergitus est également bien connu et a sensiblement la même répartition géographique que *P. miranda*.

3) Espèces endémiques du N.E. Atlantique

Deux espèces d'échinides réguliers et deux espèces d'échinides irréguliers ont une répartition restreinte :

Sperosoma grimaldii est une espèce typique de l'océan Atlantique N.E. où elle vit entre 300 et 2 300 m du S. de l'Islande jusqu'au golfe de Guinée, d'après CHESHER (1966). Les récoltes des campagnes BIOGAS indiquent pour la première fois l'existence de peuplements denses de cette espèce dans une localité particulière et en montre l'extension bathymétrique par la présence d'un petit nombre d'individus jusqu'à 4 100 m.

Aerosoma hystrix est distribuée dans l'océan Atlantique N.E. où elle vit entre 180 et 1 800 m du S. de l'Islande jusqu'aux îles Canaries, d'après J. GRIEG (1932) ; sa récolte par 2 000 m dans le golfe de Gascogne étend sensiblement sa distribution bathymétrique.

Echinosigra paradoxa, découverte au S.W. de l'Islande et déjà connue dans le bassin de Rockall, est recueillie pour la première fois dans le golfe de Gascogne. Son aire de répartition géographique s'étend vraisemblablement à l'Atlantique N. Elle est surtout présente dans le bassin européen et mentionnée dans le bassin du Labrador.

Plexechinus hirsutus est connu dans le détroit du Danemark et au S.W. de l'Islande, ainsi qu'au N. du Bassin de Rockall. Comme *Echinosigra paradoxa*, c'est la première fois qu'il est signalé dans le golfe de Gascogne. Sa répartition est identique.

CONCLUSION

L'exploration intensive du golfe de Gascogne au cours des 12 campagnes BIOGAS a abouti à identifier 10 espèces d'échinides qui représentent pour la première fois un inventaire exhaustif de la faune échinologique d'un bassin profond précis. Ces 10 espèces correspondent à une faune assez typique de l'océan Atlantique N., toutefois les deux espèces les plus profondes ont une répartition qui s'étend à tout l'océan Atlantique. L'ensemble des observations menées sur les échinides du golfe de Gascogne conduit à rappeler deux éléments majeurs du contrôle de la distribution des faunes : le rôle de la bathymétrie et l'influence de l'environnement.

L'étagement bathymétrique se manifeste aussi bien au niveau de la densité des peuplements qu'à celui de leur composition spécifique. La densité diminue très fortement entre 2 000 et 4 700 m puisqu'elle passe de 78 individus/hectare à 0,34 individu/hectare. Le changement qualitatif des peuplements est essentiellement marqué par la dominance successive d'espèces, de familles, voire de sous-classes. C'est donc, au sein des populations, les proportions respectives de chacune des formes rencontrées et la taille des populations qui révèlent les principales différences de distribution : les échinides réguliers ne sont fréquents que jusqu'à 3 000 m de profondeur ; les *Aeropsidae* s'épanouissent au-delà de 3 000 m où *P. miranda* et *E. paradoxa* sont absents.

Les différences d'exigences et de comportement trophiques peuvent également expliquer un changement de distribution bathymétrique, notamment pour les échinides réguliers qui trouvent des ressources nutritives plus importantes sur la terrasse de Mériadzek et à proximité des apports continentaux dans le S. du Golfe.

A l'échelle du golfe de Gascogne, une distinction peut s'établir entre les peuplements d'échinides rencontrés au N. et au S. du Golfe. Elle traduit essentiellement les divergences d'environnement qui existent entre les deux secteurs et s'exprime par une différence de répartition quantitative des espèces qui va jusqu'à la présence unique au S. de genres d'échinides irréguliers tels que *Pourtalesia* et *Aceste*. L'influence d'apports terrigènes plus conséquents au S. semble favorable à l'installation de peuplements plus denses qu'au N. de certaines espèces telles que *Sperosoma grimaldii* ou *Hemiaster expérgitus*. Elle ne contribue toutefois pas à une plus forte densité globale.

AGASSIZ, A. - 1869 - Preliminary report on the Echini and Star-fishes dredged in deep water between Cuba and the Florida reef. *Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll.*, Cambridge, (Mass.), vol. 1, n° 9, pp. 253-308.

AGASSIZ, A. - 1872 - Revision of the Echini in « *Illus. Catal. Museum Comp. Zool. Harvard* », *Univ. Press. Edit.*, Cambridge, n° 7, 762 p. 94 pl.

AGASSIZ, A. - 1879 - Preliminary report on the Echini of the exploring expedition of H. M. S. « *Challenger* », Sir C. Wyville Thomson chief of civilian staff. *Proc. amer. Acad. Arts. Sc.*, Boston, vol. 14 (nelle série, vol. 6), pp. 190-212.

AGASSIZ, A. - 1880 - Preliminary report on the Echini of the « *Blake* ». *Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll.*, Cambridge (Mass.), vol. 8.

ÉCHINIDES

- AGASSIZ, I. - 1881 - Report on the Echinoidea dredged by H. M. S. « Challenger », during the years 1873-1876. In « *Rep. Scient. Results Voy. H. M. S. Chall.* », Zoology, vol. 3, 321 p., 45 pl.
- AGASSIZ, A. - 1883 - Reports on the results of dredging in the Gulf of Mexico (1877-1879) and along the Atlantic coast of the United States (1880) by the U.S. coast survey steamer « Blake ». N° 24, part. 1: Report on the Echini. *Mem. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll.*, Cambridge (Mass.), vol. 10, n° 1, 94 p., 28 pl.
- AGASSIZ, A. - 1888 - Three cruises of the U.S. coast and geodetic survey steamer « Blake » in the Gulf of Mexico in the Caribbean Sea and along the Atlantic coast of the U.S. from 1877 to 1880. Vol. II, *Sampson low, Martson Scarle Rivington, London*, 220 p.
- AGASSIZ, A. - 1904 - The panamic deep sea Echini. *Mem. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll.*, Cambridge (Mass.), vol. 31, 243 p., 312 fig. + 1 atlas, 110 pl.
- AUFFRET, G. A. - 1985 - Environnement morphologique et sédimentologique. In *Peuplements profonds du golfe de Gascogne*, IFREMER [4].
- BELL, F. J. - 1892 - On the Echinoderms collected by the S. S. « Fingal » in 1890 and by the S. S. « Harlequin » in 1891 off the West coast of Ireland. *Proc. R. Soc. Dublin VII*, pp. 520-529.
- BERNARD, M. J. - 1895 - Liste des échinides recueillis pendant les croisières du « Travailleur » et du « Talisman ». *Bull. Mus. Hist. Nat.*, pp. 207-209.
- CHERBONNIER, G. - 1969a - Echinodermes récoltés par la « Thalassa » au large des côtes W. de Bretagne et du golfe de Gascogne, 3-12 août 1967. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2° sér., t. 41, vol. 1, pp. 343-361.
- CHERBONNIER, G. - 1969b - Echinodermes récoltés par la « Thalassa » au large des côtes d'Espagne et du golfe de Gascogne. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2° sér., t. 41, vol. 5, pp. 1266-1277.
- CHESHER, R. H. - 1966 - Report on the Echinoidea collected by R. V. « Pillsbury » in the gulf of Guinea in the R. V. « Pillsbury » Deep Sea Biological Expedition to the gulf of Guinea 1964-1965. *Studies in tropical oceanography*. N° 4, part. 1, (publi. by the University of Miami), *Parker Printing Florida, USA*, pp. 209-233.
- CLARK, H. L. - 1917 - Hawaiian and other pacific Echini. *Mem. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll.*, Cambridge (Mass.), vol. 46, n° 2, pp. 25-283, pl. 144-161.
- CLARK, H. L. - 1923 - The Echinoderm fauna of South Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, vol. 13, pp. 221-435.
- CLARK, A. M. and COURTMAN-STOCK, J. C. - 1976 - The Echinoderms of Southern Africa. *British Museum (Natural History)*, London, 277 p.
- DANIELSSEN, D. C. et KOREN, J. - 1883 - Fra den norske Nordhaves Expedition. *Nyt. Mag Naturvid.*, vol. 27.
- DANIELSSEN, D. C. - 1892 - Echinida. *The Norwegian N. Atlantic Expedition, 1876-1878*, pp. 1-9, 1 pl.
- DAVID, B. - 1983 - Isolement géographique de populations benthiques abyssales : les *Pourtalesia jeffreysi* (Echinoidea, Holasteroidea) en mer de Norvège. *Oceanol. Acta*, Paris, vol. 6, n° 1, pp. 13-20.
- DOEDERLEIN, L. - 1905 - Arktische seeigel, fauna arctica, Bd. IV, Iena.
- DOEDERLEIN, L. - 1906 - Die Echinoiden der deutschen tiefsee Expedition. *Wiss. Ergebn. dt Tiefsee-Exped. « Valdivia »*, vol. 5, n° 2, pp. 61-290, 42 pl.
- GRASSLE, J. F., SANDERS, H. L., HESSLER, R. R., ROWE, G. T. and Mc LELLAN, T. - 1975 - Pattern and zonation: a study of the bathyal megafauna using the research submersible « Alvin ». *Deep-Sea Res.*, n° 22, pp. 457-481.
- GRIEG, J. A. - 1932 - Echinodermata from the « Michael Sars » N. Atlantic deep sea expedition 1910. *Report on the scientific results of the « Michael Sars » N. Atlantic deep-sea expedition 1910*. Vol. III, part. II, pp. 1-47, pl. 1-V.
- KHRIPOUNOFF, A., CRASSOUS, P., DESBRUYÈRES, D. et LE COZ, J. R. - 1985 - Le flux organique particulaire et ses transformations à l'interface eau-sédiment in *Peuplements profonds du golfe de Gascogne*, IFREMER [5].
- KOEHLER, R. - 1896 - Résultats scientifiques de la campagne du « Caudan » dans le golfe de Gascogne. Echinodermes. *Ann. Univ. Lyon*, fasc. 1, pp. 33-129.

- KOEHLER, R. - 1897 - Nouveau genre d'Echinothurides. *Zool. Anzeiger*, vol. 20, Leipzig, p. 302.
- KOEHLER, R. - 1898 - Echinides et Ophiures provenant des campagnes du yacht l'« Hironnelle » (golfe de Gascogne, Terre-Neuve, Açores). *Rep. Camp. Sci. Pr. Monaco*. Fasc. 12, pp. 1-78, pl. I-IV.
- KOEHLER, R. - 1909 - Echinodermes provenant des campagnes du yacht « Princesse Alice » (Astéries, Ophiures, Echinides et Crinoïdes). *Rep. Camp. Sci. Pr. Monaco*, fasc. 34, pp. 1-317, pl. I-XXXII.
- KOEHLER, R. - 1927 - Les Echinodermes des mers d'Europe. *Encyclopédie scientifique, Doin éd.*, Paris, t. 2, 339 p., pl. X-XVIII.
- LAMBERT, J. et THIERY, P. - 1909-1925 - Essai de nomenclature raisonnée des Echinides. *Ferrière L. libr.*, Chaumont, 607 p., 15 pl.
- LE DANOIS, E. - 1948 - Les profondeurs de la mer. *Payot édit.*, Paris, 303 p.
- LOVEN, S. - 1874 - Etudes sur les Echinoidées. *Kongl. Svensk. Vetensk. Akad. Handling.*, Stockholm, t. 11, n° 7, 91 p. + 1 atlas (1875), 53 pl.
- LOVEN, S. - 1883 - On *Pourtalesia* a genus of Echinoidea. *Kongl. Svensk. Vetensk. Akad. Handling.*, Stockholm, vol. 19, n° 7 (1881), 95 p., 21 pl.
- MADSEN, F. J. - 1947 - The Echinoderms collected by the « Skagerak » expedition in the eastern atlantic 1946. I - Asteroidea, Ophiuroidea, Echinoidea and Holothuroidea. *Göteborgs Kungl. Vetenskaps- och Witterhets: Samhälles Handlingar. Statte Följden*, ser. B, Band 5, n° 7, 16 p.
- MIRONOV, A. N. - 1975 - Mode of life of Pourtalesidae. *Trudy Instituta Okeanologii*, n° 103, pp. 281-288.
- MIRONOV, A. N. - 1975 - Deep-sea urchins (Echinodermata, Echinoidea) collected during the 14th cruise of the R/V « Akademik Kurchatov » in scientific studies Caribbean Sea, gulf of Mexico and adjacent waters. *Trans. PP. Shirshov Institute of Oceanology*, vol. 100, pp. 206-214.
- MORTENSEN, T. H. - 1903 - Echinoidea (part. 1). *Danish Ingolf Expedition*. Vol. 4 part. 1 : 193 p., 21 pl., 12 text-fig.
- MORTENSEN, T. - 1905 - Some new species of Echinoidea. *Wid. Medd. Naturh. Foren. Kovenhavn*.
- MORTENSEN, T. - 1907 - Echinoidea (part. 2). *Danish Ingolf Expedition*, vol. 4, part. 2, 200 p., 19 pl., 27 fig.
- MORTENSEN, T. - 1927a - Handbook of the Echinoderms of the british isles. *Oxford Univ. Press.*, 471 p., 269 fig.
- MORTENSEN, T. - 1927b - Sur les Echinides recueillis par l'expédition du « Travailleur » et du « Talisman ». *Arch. Mus. Hist. nat. Paris*, 6^e sér., vol. 2, pp. 21-34, pl. 1-2.
- MORTENSEN, T. - 1935 - A monograph of the Echinoidea. Bothriocidaroidea, Melonechinoidea, Lepidocentroida and Stirodonta. *Reitzel édit.*, Copenhagen, 647 p., 89 pls., 377 text-fig.
- MORTENSEN, T. - 1950-1951 - A monograph of the Echinoidea. Spatangoida. *Reitzel édit.*, Copenhagen, t. 5, vol. 1 (1950), 432 p., 25 pl., 315 fig. ; vol. 2 (1951), 593 p., 64 pl., 286 fig.
- MORTENSEN, T. - 1951 - Report on the Echinoidea collected by the « Atlantide » expedition. *Atlantide Report n° 2 - Scientific Results of the Danish Expedition to the Coasts of Tropical W. Africa*, pp. 293-302, 2 pl.
- NOBRE, A. - 1930 - Echinodermes de Portugal. *Inst. Zool. Univ. Porto, Edit.*, Porto, 176 p., 74 fig., 14 pl.
- NORMAN, A. M. - 1876 - Crustacea, Tunicata, Polyzoa, Echinodermata... biology of the « Valorous » cruise to Davis strait 1875. *Proc. Roy. Soc.*, London, n° 25.
- PATERSON, G. L. J., LAMBSHEAD, P. J. D. and SIBUET, M. - 1985 - The ophiuroidea fauna: its distribution and diversity. In *Peuplements profonds du golfe de Gascogne*, IFREMER [42].
- RICE, A. L., ALDRED, R. G., BILLET, D. S. M. and THURSTON, M. H. - 1979 - The combined use of an epibenthic sledge and a deep-sea camera to give quantitative relevance to macro-benthos samples. *Ambio, Spec. Report.*, n° 6, pp. 59-72, 10 pl.

ÉCHINIDES

- SIBUET, M. - 1977 - Répartition et diversité des Echinodermes (Holothurides-Astérides) en zone profonde dans le golfe de Gascogne. *Deep-Sea Res.*, n° 24, pp. 49-563.
- SIBUET, M. - 1979 - Distribution and diversity of asteroids in Atlantic abyssal basins. *Sarsia*, Bergen, n° 64, pp. 85-91.
- SMITH, A. B. - 1980 - The structure, function and evolution of tube feet and ambulacral pores in irregular echinoids. *Paleont.*, Londres, vol. 23, part. 1, pp. 39-83, pl. 1-6.
- SOUTHWARD, A. J. - 1976 - An improved stereocamera and control system for close up photography of the fauna of the continental slope and outer shelf. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, n° 56, pp. 247-257, 1 pl.
- THOMSON, W. - 1872 - On the Echinoidea of the « Porcupine » deep-sea dredging expeditions. *Proc. Roy. Soc.*, pp. 491-497.
- THOMSON, W. - 1873 - The depths of the sea. 527 p.
- THOMSON, W. - 1874 - Report on the Echinoidea of the « Porcupine » deep-sea dredging expedition. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, vol. 164, pp. 719-756, pl. 59-71.
- THOMSON, W. - 1877 - The Atlantic. A preliminary account of the exploring voyage of the H. M. S. « Challenger » during the years 1873 and the early part of the year 1876. London, vol. 2, 396 p.
- VANGRIESHEIM, A. - 1985 - Hydrologie et circulation profonde de la zone BIOGAS. in *Peuplements profonds du golfe de Gascogne*, IFREMER [3].

44.

TUNICIERS BENTHIQUES

Cl. MONNIOT et F. MONNIOT (*)

RÉSUMÉ. — La répartition géographique des cinquante espèces de Tuniciers benthiques connus du bassin N.E. atlantique est précisée. Sur la pente continentale les Tuniciers sont moins variés et moins abondants que sur la plaine abyssale. 50 % des Tuniciers vivant sur la pente sont macrophages. La plupart des espèces endémiques du bassin vivent entre 1 500 et 3 500 m de profondeur. A plus de 3 500 m la proportion des espèces cosmopolites augmente sensiblement.

ABSTRACT. — *The geographic distribution of the 50 species known in the North Eastern Atlantic basin is given. Along the continental slope the tunicates are less varied and abundant than in the abyssal plain. Fifty per cent of the tunicates living on the slope are macrophageous. The most part of endemic species in the basin lives between 1 500 and 3 500 m depth. Deeper than 3 500 m the ratio of cosmopolitan species clearly increases.*

tunicata, abyssal, diversité, répartition, golfe de Gascogne.
tunicata, abyssal, diversity, distribution, bay of Biscay.

Quarante-deux espèces de Tuniciers benthiques, Ascidiacés et Sorbéracés, ont été récoltées par les campagnes BIOGAS dans le golfe de Gascogne sur un total de cinquante espèces connues dans le bassin N.E. atlantique. Les huit autres espèces vivent autour des Açores et surtout dans la partie N. du bassin à l'W. de l'Irlande et dans la région de Rockall.

Le bassin N.E. atlantique apparaît comme la zone la plus riche en espèces de tuniciers abyssaux. Les autres bassins atlantiques ont pourtant été explorés avec les mêmes engins. Le nombre de prélèvements plus important dans le golfe de Gascogne que partout ailleurs ne suffit pas à expliquer cette différence.

Le tableau I rassemble les résultats des dragues et chaluts des campagnes jusqu'à BIOGAS VI. Il montre que la répartition des Tuniciers est très hétérogène. Les stations de la radiale N. sont beaucoup plus riches que celles de la radiale S. La diversité et la densité des tuniciers croît avec la profondeur et atteint un maximum à la station 3 au pied de la pente continentale. Plus au large, station 4, densité et diversité diminuent mais dans une proportion bien moindre que pour les autres groupes zoologiques.

Cette raréfaction des Tuniciers dans la zone de profondeur comprise entre 1 000 et 3 000 m est un phénomène général observé dans tous les

(*) Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie, 55, rue de Buffon, 75005 Paris, France.

TUNICIERS

Relations faunistiques entre les stations Tuniciers

Stations	Nombre d'espèces	1	2	3	4	5	6
1	9		6	7	5	4	2
2	18	50 %		15	12	4	5
3	35	49 %	63 %		29	9	5
4	32	36 %	52 %	87 %		8	4
5	9	44 %	33 %	50 %	57 %		1
6	7	25 %	49 %	43 %	35 %	13 %	

océans. Elle est quand même un peu plus accentuée dans le golfe de Gascogne que dans d'autres régions du globe y compris dans la région W. de l'Irlande (d'après les campagnes INCAL et CHAIN 106).

En ce qui concerne la diversité spécifique on remarque : (tableau 2)

- de fortes affinités faunistiques (87 %) relient les stations 3 et 4.
- ces affinités restent supérieures à 50 % entre toutes les stations dont la profondeur dépasse 4 000 m.
- les affinités entre stations voisines sur la radiale N. de Biogas 1 et 2, et 2 et 3 dépassent 50 %.
- il n'existe que peu d'affinités (13 %) entre les deux stations de la radiale S.
- entre les deux stations 1 et 6 situées à la même profondeur 2 000 m mais l'une au N., l'autre au S. du golfe de Gascogne, l'affinité faunistique n'est que de 25 %.
- la station 6 a 49 % d'affinité avec la station 2.

Répartition horizontale des Tuniciers du bassin nord-est de l'Atlantique

	1 500-2 000	2 500-3 500	3 500-4 500	Plus de 4 500
Nombre total d'espèces	31	35	39	37
Nombre d'espèces dont le maximum de densité se trouve à cette profondeur	9	8	23	9
Nombre d'endémiques du bassin nord-est atlantique	6	4	4	1
Pourcentage d'endémiques	66 %	50 %	17 %	11 %
Nombre d'espèces connues d'un autre océan	1	0	8	5
Proportion de ces espèces cosmopolites	11 %	0 %	34 %	55 %

Si l'on considère la répartition quantitative des différentes familles de tuniciers en profondeur (fig. 1) on constate que chaque famille possède un comportement différent. La répartition des familles semble liée à leur comportement trophique. En station 1 la faune est dominée par les Octacnemidae, Ascidiés macrophages à comportement d'animaux pièges. Cette famille est présente dans toutes les stations mais avec un très faible effectif. Ce sont les seules Ascidiés réellement bathyales. Les Sorbéracés elles aussi macrophages représentent un effectif très important sur et au pied de la pente (station 2 et 3). Sur la pente, ces deux groupes non filtreurs représentent plus de 50 % de l'ensemble des tuniciers. Leur abondance peut être en relation directe avec l'abondance de la faune des autres groupes susceptibles de leur servir de proie.

Les autres familles voient leurs effectifs augmenter brusquement en bas de la pente et se maintenir au centre de la plaine (station 4). Toutes, sauf les Styelidae, sont presque inconnues de la pente continentale. Elles correspondent à de véritables Ascidiés abyssales appartenant à des genres connus exclusivement ou principalement des zones profondes : *Araneum*, *Pseudodiazona*, Agnesiidae, *Bathypyura*, *Culeolus*, *Minipera* et *Molguloides*.

Chez les Styelidae on assiste à un renouvellement de la faune avec la profondeur. Sur la pente l'essentiel de la population est constitué par des *Polycarpa* alors que plus profondément le genre *Bathystyeloides* domine.

Dans le golfe de Gascogne on se trouve donc en présence de deux faunes distinctes : une faune de la pente et une faune de la plaine. Ces deux populations se mêlent au pied de la pente, ce qui explique l'exceptionnelle richesse de cette région.

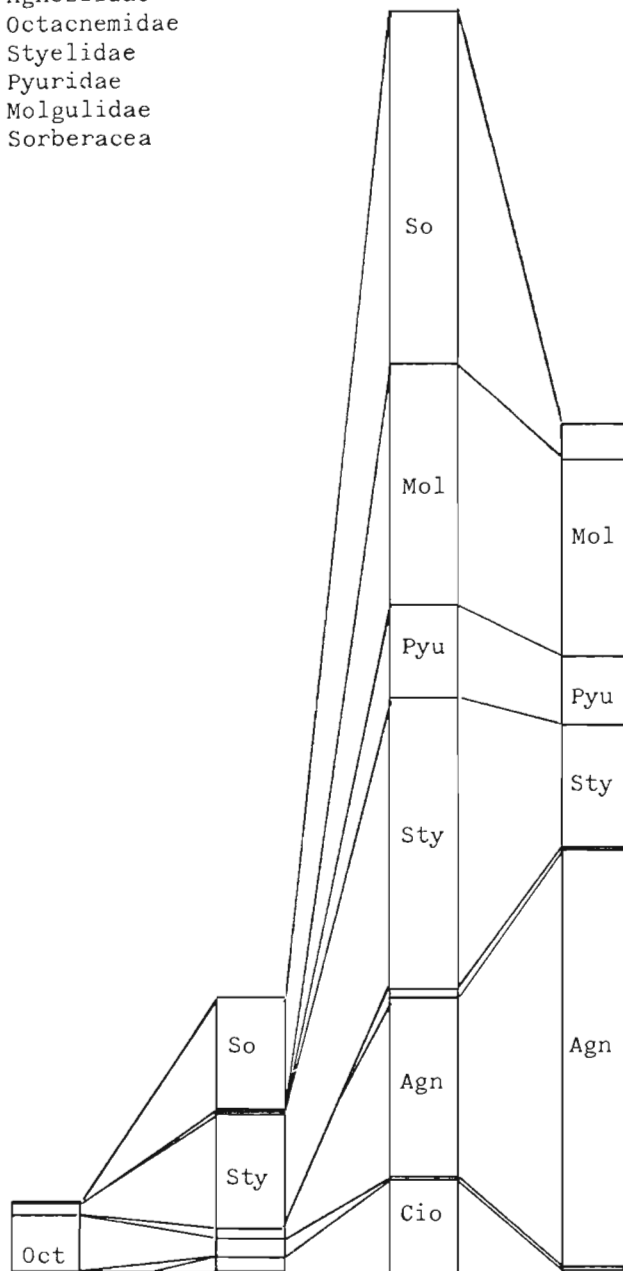
Si on examine l'extension géographique des 50 espèces de tuniciers répertoriées dans le bassin N.E. atlantique en fonction de la profondeur préférentielle de chaque espèce (tabl. 3), on constate que les 2/3 des espèces endémiques du bassin vivent sur la pente continentale. Plus la profondeur augmente, plus l'endémisme diminue. 66 % des espèces ayant leur densité maximale à 2 000 m sont endémiques alors que cette proportion tombe à 11 % au-delà de 4 500 m. De même à 2 000 m on ne compte que 11 % d'espèces dont la répartition dépasse non seulement le bassin mais l'ensemble de l'Atlantique alors qu'à plus de 4 500 m la proportion des espèces cosmopolites s'élève à 55 %.

Ceci permet de penser que les tuniciers abyssaux du golfe de Gascogne sont composés de deux groupes d'espèces ayant des origines différentes : un groupe d'espèces profondes à très vaste répartition dans l'Atlantique sinon dans l'océan mondial et un second groupe d'espèces, vivant plutôt sur la pente continentale ou au pied de celle-ci et qui aurait subi une spéciation sur place. Une partie des endémiques du bassin N.E. atlantique appartiennent à des genres représentés dans la faune littorale d'Europe : *Cratostigma*, *Bolteniopsis*, *Microcosmus*, *Polycarpa*. Dans ce dernier genre une véritable adaptation progressive à la vie en milieu profond a été mise en évidence (MONNIOT C. et F. MONNIOT, 1977). La nouvelle espèce décrite par MILLAR, 1980 de Rockall *P. rockallensis* s'inscrit dans la série.

L'exceptionnelle richesse et l'homogénéité de la faune des tuniciers de l'E. et du N. de l'atlantique mises en évidence par F. MONNIOT, 1979 trouve son point culminant dans le bassin européen et le golfe de Gascogne. Cette richesse pourrait être due à la superposition à la faune cosmopolite d'une faune ayant une origine locale et probablement plus récente.

TUNICIERS

Cio Cionidae
 Agn Agnesiidae
 Oct Octacnemidae
 Sty Styelidae
 Pyu Pyuridae
 Mol Molgulidae
 So Sorberacea



Répartition en profondeur des différentes familles de Tuniciers

TUNICIERS

Espèces	Biogas st. 1	Biogas st. 2	Biogas st. 3	Biogas st. 4	Biogas st. 5	Biogas st. 6	Autres bassins Atlantiques	Autres Océans
<u>Aplidium enigmaticum</u>							Rk - Az	
<u>Pseudodiazona abyssa</u>		10 - 4	31 - 13	1 - 1			Su - GA - C	
<u>Araneum sigma</u>		10 - 2	102 - 19	6 - 3		1 - 1	N - Su - Ar	
<u>Ciona imperfecta</u>			18 - 4					
<u>Dicopia antirrhinum</u>	89 - 14	2 - 2	1 - 1			3 - 2		
<u>Situla lanosa</u>	1 - 1	13 - 7					La - Az	
<u>Octacnemus ingolfi</u>	1 - 1	2 - 1	1 - 1	3 - 2			La - Az - Ar	
<u>Frognesia depressa</u>		7 - 4	50 - 19	35 - 11	18 - 4		La Am Su GA C	Pacif Ind
<u>Agnesia atlantica</u>			1 - 1				La Rk Az Cv	
<u>Agnesia celtica</u>	2 - 1		138 - 20	91 - 3	1 - 1		La - Ar	
<u>Adagnesia charcoti</u>		1 - 1	30 - 13	6 - 3			La - Az - Su	
<u>Adagnesia rigosa</u>			52 - 14	6 - 5			C	
<u>Agnesiopsis translucida</u>		1 - 1	20 - 8	301 - 7	21 - 2			Méd
<u>Abyssascidia millari</u>			12 - 8	3 - 2			Az - Br	
<u>Dicarpa pacifica</u>	1 - 1		10 - 5	2 - 2	1 - 1		Cv - GA - C	Pacif
<u>Polycarpa biscayensis</u>	16 - 7	100 - 3				5 - 1	Az	
<u>Polycarpa itera</u>							Rk	
<u>Polycarpa pseudoalbatrossi</u>		16 - 4	89 - 20	30 - 11	10 - 4		La Am Az GA C	
<u>Polycarpa rockallensis</u>							Rk	
<u>Cnemidocarpa bathyphila</u>							Az - GA	Ind
<u>Cnemidocarpa bythia</u>				11 - 6			La Az GA C	Antarct
<u>Cnemidocarpa devia</u>			2 - 1	2 - 1				
<u>Cnemidocarpa digonas</u>	1 - 1	7 - 4	8 - 6				La Am Az C	Antarct
<u>Cnemidocarpa sp.</u>			7 - 5	1 - 1				
<u>Styela calva</u>				7 - 3			Rk - GA	Ind
<u>Styela chalmi</u>			6 - 3	2 - 2	4 - 2	5 - 3	Am - Ar	
<u>Styela charcoti</u>			27 - 15	19 - 8			La Az GA C	
<u>Styela crinita</u>			4 - 1	8 - 5			Az	
<u>Styela loculosa</u>			5 - 4	4 - 4			La Am Az GA C	Antarct
<u>Styela similis</u>			1 - 1		6 - 1		La - Az - GA	Antarct
<u>Bathystyloides enderbyanus</u>	3 - 1		195 - 27	31 - 10	2 - 1		Am Az Su Cv GA C	Antarct Pacif Ind
<u>Bathystyloides dubius</u>			50 - 15	2 - 1				
<u>Bathystyloides laubieri</u>			57 - 19	11 - 2				
<u>Bathyoncus mirabilis</u>		2 - 1	6 - 3				C	Antarct
<u>Bathypyura celata</u>			114 - 23	2 - 2			Am	
<u>Cratostigma simplex</u>							Rk	
<u>Boltenia pilosa</u>				1 - 1			GA	
<u>Bolteniopsis sessilis</u>						8 - 2	La - Am - Az	
<u>Microcosmus hernius</u>							Az	
<u>Culeolus summi</u>	1 - 1		34 - 13	71 - 13			La Am Az Su	Ind
<u>Minipera pedunculata</u>			7 - 5	2 - 1			Su - GA	Ind
<u>Minipera papillosa</u>	1 - 1		367 - 26	38 - 13		3 - 2	La - Su - GA	Pacif
<u>Protomolgula triangularis</u>							Rk	
<u>Egyrosoides borealis</u>		2 - 2					Rk	
<u>Parapsyrioides chardyi</u>			7 - 5	12 - 3			Rk - Az	
<u>Molguloides crenatum</u>			3 - 3	160 - 10			La - Rk	
<u>Molgula dextrocarpa</u>							La - Rk	
<u>Hexacrobylus arcticus</u>		19 - 7	75 - 15	9 - 4		1 - 1	Ar La Am Az GA	
<u>Gasterascidia tyra</u>	1 - 1	98 - 8	333 - 27	24 - 9	4 - 2		La Az GA C	Ind
<u>Sorbera unigomas</u>		1 - 1	169 - 18	3 - 3			La Br GA C	Ind
Nombre d'espèces (50)	9	18	35	32	9	7		
Nombre d'individus	115	293	2026	908	67	26		
Nombre moyen d'individus par prélèvement	3,5	13,3	61,3	41,2	3,9	1,5		
Diversité globale	0,84	1,62	2,73	2,32	1,72	1,35		

MILLAR, R. H. - 1982 - Ascidians from the Rockall Trough area of the Northeast Atlantic. *J. Nat. Hist.*, 16 : 165-182.
 MONNIOT, C. et MONNIOT, F. - 1977 - Tuniciers benthiques profonds du Nord-Est Atlantique. Résultats des campagnes BIOGAS. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 3^o Sér. 466, Zool., 323 : 695-719.
 MONNIOT, F. - 1979 - Faunal affinities among abyssal Atlantic basins. *Sarsia*, 64 : 93-95.

45.

LES MACROURIDAE (TÉLÉOSTÉENS, GADIFORMES)

P. GEISTDOERFER (*)

RÉSUMÉ. — Quatre espèces de Macrouridae ont été pêchées par des chaluts et des nasses dans le golfe de Gascogne. Leur étude permet de préciser leur position systématique et leur distribution.

ABSTRACT. — *Four Macrourid species was recolted in Biscay Bay. Their systematic position and their distribution is studied.*

poissons, grandes profondeurs, Macrouridae, Atlantique.
fishes, deep-sea, Macrourid, Atlantic.

Au cours des six campagnes BIOGAS VI à XI (1974-1981) des « traicts » de chalut (chalut à perche) et des nasses, effectués dans le golfe de Gascogne, ont rapporté des poissons benthiques et pélagiques, notamment des Macrouridae.

Ces Macrouridae appartiennent à quatre espèces de la sous-famille des Macrourinae : *Coryphaenoides guentheri* (Vaillant, 1888), *Nematonurus armatus* (Hector, 1875), *Chalinura mediterranea* Giglioli, 1893, *Chalinura profundicola* Nybelin, 1957.

I. CORYPHAENOIDES GUENTHERI (Vaillant, 1888)

Huit exemplaires de *Coryphaenoides guentheri* ont été récoltés par des chaluts ;

2 lors de la campagne « BIOGAS » VII (47°29,5N.-9°03,5'W.) à 3 380 mètres de profondeur.

6 lors de la campagne « BIOGAS » IX (47°33'N.-8°38'W.) à 2 115 mètres de profondeur.

BIOGAS VII : longueurs, 228 mm (queue coupée) et 340 mm (queue coupée)

BIOGAS IX : longueurs standards, 313 mm, 327 mm, 355 mm, 312 mm, 271 mm, 285 mm.

(*) C.N.R.S. Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, Muséum national d'Histoire naturelle. 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

POISSONS

Ces *C. guentheri* correspondent à la description donnée par MARSHALL (1973b). Si la présence de cette espèce dans le golfe de Gascogne correspond à la distribution connue de l'espèce. Elle a été signalée également en Méditerranée jusqu'à 2 830 mètres de profondeur (GEIST-DOERFER et RANNOU, 1970 (1971), 1972). Les profondeurs de pêche sont supérieures à celles que fournissent MARSHALL (1973a) et MARSHALL et IWAMOTO (1973), 1 200 à 2 600 mètres.

II. NEMATONURUS ARMATUS (Hector, 1875)

51 exemplaires de *Nematonurus armatus* ont été récoltés par des chaluts ou, surtout par des nasses posées sur le fond.

Station	Engin de capture	Profondeur en mètres	Longueur standard en millimètres
1	CP 25	1 894	350
1	Nasse	2 225	615-645-650-665
1	Nasse	2 225	613
2	CP28	3 380	420
2	Nasse	2 700	343 (coupé)-410 (coupé)-525
2	CP30	3 100	451-489-491-516
2	PA01	2 730	361-560
2	PA02	2 720	494 (coupé)-678 (coupé)
2	PA03	2 797	685
2	Na42	2 718	467-537-542-525-606
2	Na43	2 780	405-441-450-476-479-521-550-687
2	Na44	2 722	375 (coupé)-459-531 (coupé)-553-558-565-583 (coupé)
2	Na45	2 730	490-512
2	Na46	2 715	507-532-549
3	Nasse	4 090	749-643
3	PA08	4 250	720
3	Na48	4 260	785-789-848
3	Na54	4 200	708

Ces exemplaires correspondent à la description que donne de l'espèce MARSHALL (1973b). Bien que certains auteurs (IWAMOTO et STEIN, 1974) regroupent le genre *Nematonurus* Günther, 1887, dans le genre *Coryphaenoides* Gunner, 1765, de même que le genre *Chalinura* Goode et Bean, 1883, car effectivement les 3 genres *Coryphaenoides*, *Nematonurus* et *Chalinura* sont très proches les uns des autres, ces mêmes auteurs reconnaissent de fait la distinction de ces trois genres puisqu'ils créent les sous-genres *Coryphaenoides (Coryphaenoides)*, *Coryphaenoides (Nematonurus)* et *Coryphaenoides (Chalinura)*: aussi nous nous en tenons (GEIST-DOERFER, sous presse a, b) à la position de MARSHALL (1973, a, b) en maintenant les 3 genres distincts.

N. armatus est connu pour sa vaste répartition géographique et bathymétrique (MARSHALL, 1973a), entre 282 et 4 700 mètres, dans les océans Atlantique, Indien et Pacifique, c'est une des plus grandes espèces de poissons de la plaine abyssale. Le fait que les exemplaires capturés soient de grande taille (longueurs standards supérieures à 40 centimètres) correspond à ce que l'on sait de la répartition verticale de cette espèce (Mc LELLAN, 1977) : les exemplaires les plus jeunes (de longueurs inférieures à 30 centimètres) vivent sur le talus continental à des profondeurs moindres que 1 800 mètres ; le seul de nos exemplaires qui soit de petite taille (35 centimètres) a, en effet, été pêché à 1 894 m de profondeur.

N. armatus est peu représenté dans les chalutages (et ce sont les exemplaires les moins grands) mais est capturé régulièrement par les nasses, et est de plus le seul Macrouridae que nous avons obtenu par cette technique de pêche ; c'est un prédateur très vagile qui, de plus, s'éloigne du fond et est attiré par les appâts (DESBROYÈRES *et al.*, [13]). Son abondance sur la plaine abyssale est également confirmée par nos observations de caméras boîtées, puisque plusieurs dizaines d'exemplaires ont pu être observées simultanément autour de celles-ci (DESBROYÈRES *et al.*, [13]) ce qui confirme ce qui a été signalé par d'autres auteurs (ISAACS et SCHWARTZLOSE, 1975 ; ROWE et STARESINIC, 1979).

III. *CHALINURA MEDITERRANEA* Giglioli, 1893

Un exemplaire de *Chalinura mediterranea* a été capturé lors d'un chalutage à 2 175 mètres (BIOGAS XI-47°34,10'N.-8°40,5'W.) ; sa longueur est de 84 millimètres (queue coupée). Cet exemplaire correspond à la description que donnent de l'espèce MARSHALL (1973b) et GEISTDOERFER et RANNOU, 1970 (1971), ceux-ci mettant en synonymie *Chalinura mediterranea* Giglioli, 1893 et *Chalinura europea* Nybelin, 1948. Comme nous l'avons fait pour le genre *Nematonurus*, nous maintenons la validité du genre *Chalinura*.

C. mediterranea vit dans l'océan Atlantique (des Hébrides aux Açores) et en Méditerranée occidentale, entre 1 200 mètres (MARSHALL, 1973a) et 2 830 mètres (GEISTDOERFER et RANNOU, 1970 (1971)).

IV. *CHALINURA PROFUNDICOLA* Nybelin, 1957

Un *Chalinura profundicola* a été capturé lors d'un chalutage à 4 720 mètres (BIOGAS XI, 46°34,36'N.-10°23,06'W.) ; sa longueur standard est de 263 millimètres. Notre exemplaire correspond à la description qu'en donne NYBELIN (1957) ; l'espèce a été capturée dans le golfe de Gascogne et au large des îles Canaries, entre 4 255 et 4 867 mètres.

POISSONS

- DESBRUYÈRES, D., GEISTDOERFER, P., INGRAM, C. L., KRIPOUNOFF, A. et LAGARDÈRE, J. P. - 1985 - Répartition des populations de l'épibenthos carnivore dans l'étage profond du golfe de Gascogne. *In* Peuplements profonds du golfe de Gascogne, IFREMER [13].
- GEISTDOERFER, P. (sous presse, a), Macrouridae, *in* : Check-list of the Fishes of the Eastern Tropical Atlantic (CLOFETA), UNESCO.
- GEISTDOERFER, P. (sous presse, b), The family Macrouridae, *In* : Fishes of the northeastern Atlantic and Mediterranean, (FNAM), UNESCO.
- GEISTDOERFER, P. et RANNOU, M. - 1970-(1971) - A propos des *Chalinura* méditerranéens (Téléostéens, Macrouridae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 2^e sér., 42 (5) : 1009-1018.
- GEISTDOERFER, P. et RANNOU, M. - 1972 - Poissons benthiques récoltés en Méditerranée occidentale par le N.O. « Jean Charcot ». *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 3^e sér., 25, Zoologie, 19 : 101-110.
- ISAACS, J. D. and SCHWARTZLOSE, R. A. - 1975 - Active animals of the deep-sea floor. *Scientific American*, 233 (4) : 85-91.
- IWAMOTO, T. and STEIN, D. L. - 1974 - A systematic review of the rattail fishes (Macrouridae : Gadiformes) from Oregon and adjacent waters. *Occ. Papers Calif. Acad. Sc.*, 111 : 79.
- MARSHALL, N. B. - 1973a - Macrouridae. *In* : CLOFNAM, J. C. Hureau et Th. Monod, UNESCO, Paris : 287-299.
- MARSHALL, N. B. - 1973b - Family Macrouridae. *Mem. Sears Found. mar. Res.*, 1 (6) : 496-537.
- MARSHALL, N. B. and IWAMOTO, T. - 1973 - Genus *Coryphaenoides*. *In* : Family Macrouridae, N. B. Marshall, *Mem. Sears Found. Mar. Res.*, 1 (6) : 565-580.
- McLELLAN, T. - 1977 - Feeding strategies of the Macrourids — *Deep-Sea Res.*, 24 : 1019-1036.
- NYBELIN, O. - 1957 - Deep-Sea bottom-fishes. *Rep. Swedish deep-sea Exp. 1947-1948*, 2, Zoology (20) : 249-345.
- ROWE, G. T. and STARESINIC, N. - 1979 - Sources of organic matter to the deep-sea benthos. *Ambio*, Spec. Rep. 6 : 19-23.

46.

LES MÉDUSES (CNIDARIA) DES CAMPAGNES BENTHIQUES DANS L'ATLANTIQUE

J. GOY(*)

RÉSUMÉ. — Des méduses ont été pêchées lors de la remontée des chaluts. Leur étude permet de retrouver les grandes lignes de la biogéographie des espèces bathypélagiques à répartition bipolaire.

ABSTRACT. — *Some Medusae, recolted by methods for studying the Benthos, are observed in deep water. A lot of them have a bathypelagic distribution with bipolarity.*

méduses, cnidaria, atlantique, zone bathypélagique.
medusae, cnidaria, atlantic ocean, bathypelagic zone.

Le thème des missions BIOGAS : comparaison de communautés abyssales de fonds meubles sur des stations choisies avec ou sans influence continentale dans le golfe de Gascogne, paraît peu compatible avec une étude systématique des méduses, où abonde, lors de ces missions, le seul genre *Atolla*. D'où l'idée d'annexer, à ce lot d'échantillons, ceux provenant d'autres campagnes en Atlantique (1). Si cette étude n'apporte qu'une contribution marginale et inattendue, du moins révèle-t-elle l'importance de ces organismes dans le réseau trophique par leur densité, leur dispersion, leur prédation mais également leur décomposition qui enrichit les couches profondes où se situe le benthos.

Récoltées avec des méthodes inhabituelles pour des animaux pélagiques, de nombreuses méduses sont pêchées lors de la remontée des engins : dragues et surtout chaluts. Leur présence dans les collections finales tient aussi aux techniques de tri car leur aspect gélatineux ajouté aux dommages que leur causent les mollusques, échinodermes ou autres organismes, n'incitent pas à une conservation méthodique pour une étude future. Ces deux restrictions mentionnées limitent l'exploitation des données à une liste faunistique assortie de quelques précisions biogéographiques pour l'ensemble des missions effectuées en Atlantique.

(*) Ichtyologie générale et appliquée Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, F 75231 Paris Cedex 05, France.

(1) Liste des campagnes : Charcot-Muséum 1968, au large de Brest ; INCAL du 9 VII au 9 VIII 1976, 46° à 56°N. et 16° à 10°W. ; NORBI du 17 VIII au 12 IX 1975, 64° à 77°N. et 14°W. à 11°E. ; WALDA du 26 V au 24 VIII 1971, 5°N. à 23°S. et 4°W. à 14°E. ; WALVIS du 28 XII 1978 à 15 I 1979, 26° à 34°S. et 0° à 14°E.

MÉDUSES

ESPÈCES OBSERVÉES

Diagnose et bibliographie dans KRAMP (1961) à la page indiquée.

Catablema vesicarium (A. Agassiz, 1862) ; Kramp, 1961 : 96.

INCAL : 50°15N. et 13°16W., 2 659 m : 5 spécimens pêchés à la limite de l'aire de répartition.

Bythotiara murrayi Günther, 1903 ; Kramp, 1961 : 118.

INCAL : 55°00N. et 12°30W., 2 890 m : 2 spécimens. Répartition limitée à la Méditerranée et à la partie orientale de l'Atlantique.

Botrynuma brucei Browne, 1908 ; Kramp, 1961 : 244.

INCAL : 46°09N. et 10°19W., 4 796 m : 1 spécimen. Répartition bipolaire avec submergence équatoriale.

Halicreas minimum Fewkes, 1882 ; Kramp, 1961 : 245.

INCAL : 55°03N. et 12°46W., 2 895 m : 1 spécimen ; 55°00N. et 12°29W., 2 884 m : 1 spécimen ; 50°15N. et 13°13W., 2 644 m : 1 spécimen ; 46°09N. et 10°19W., 4 796 m : 3 spécimens. BIOGAS : 46°30N. et 10°30W., 4 721 m : 1 spécimen. WALDA : 17°30S. et 9°27E., 4 335 m : 2 spécimens. WALVIS : 33°53S. et 5°6E., 5 040 m : 3 spécimens.

Charcot-Muséum, 68 : 57°23N et 6°4W., 2 300 m : 3 spécimens.

Par 50°N. les spécimens sont pêchés dès 2 500 m de profondeur, entre 45°N. et 33°S. ils proviennent de pêches effectuées sur des fonds supérieurs à 4 000 m. Ceci confirme les conclusions de KRAMP (1959) sur la biogéographie de cette espèce superficielle dans les stations nordiques et bathypélagiques sous les faibles latitudes avec submergence équatoriale.

Haliscera conica Vanhöffen, 1902 ; Kramp, 1961 : 246.

INCAL : 46°02N. et 10°19W., 4 796 m : 6 spécimens. Répartition dans les zones bathypélagiques des trois océans.

Aglantha digitale (O.F. Müller, 1776) ; Kramp, 1961 : 248.

INCAL : 46°02N. et 10°19W., 4 796 m : 63 spécimens. NORBI : 73°28N. et 9°50W., 2 941 m : 1 spécimen. Très largement répandue dans toutes les couches d'eaux des zones boréale et arctique.

Colobonema sericeum Vanhöffen, 1902 ; Kramp, 1961 : 255.

INCAL : 46°02N. et 10°19W., 4 796 m : 18 spécimens. WALDA : 2°49N. et 4°25E., 3 694 m : 2 spécimens ; 14°32N. et 9°46E., 3 975 m : 2 spécimens ; 18°48S. et 10°59E., 1 285 m : 2 spécimens. WALVIS : 26°59S. et 1°07E., 5 220 m : 1 spécimen ; 33°21S. et 2°36E., 4 575 m : 4 spécimens. Charcot-Muséum 68 : 47°40N. et 8°05W., 11 spécimens ; 47°06N. et 8°16W., 5 spécimens ; 47°23N. et 6°40W. : 17 spécimens ; 47°45N. et 7°55W. : 8 spécimens. Espèce bathypélagique dans les trois océans, sa présence sur une station à 18°S., dès 1 200 m, est peut-être liée aux remontées d'eaux antarctiques intermédiaires situées vers 800 m le long de la côte S.W. africaine.

Crossota rufobrunnea (Kramp, 1913) ; Kramp, 1961 : 256.

NORBI : 69°05N. et 4°42E., 3 213 m : 15 spécimens ; 73°33N. et 7°38E., 3 210 m : 7 spécimens ; 77°01N. et 0°58E., 3 193 m : 2 spécimens. Espèce bathypélagique dont l'aire est restreinte aux zones boréale et arctique.

- Pantachogon haeckeli* Maas, 1895 ; Kramp, 1961 : 259.
 INCAL : 46°02N. et 10°19W., 4 796 m : 6 spécimens. WALVIS : 27°S. et 1°07E., 5 220 m : 1 spécimen. Répartition bipolaire illustrée par ces deux captures.
- Aegina citrea* Eschscholtz, 1829 ; Kramp, 1961 : 266.
 INCAL : 46°02N. et 10°19W., 4 796 m : 1 spécimen. Charcot-Muséum 68 : 47°39N. et 8°05W., 1 190 m : 2 spécimens. Largement distribuée dans les trois océans.
- Aeginura grimaldii* Maas, 1904 ; Kramp, 1961 : 268.
 INCAL : 48°26N. et 15°15W., 4 823 m : 4 spécimens. Espèce bathypélagique dans les trois océans.
- Lucernaria quadricornis* O.F. Müller, 1776 ; Kramp, 1961 : 295.
 NORBI : 64°24N. et 1°44E., 2 615 m : 1 spécimen ; 65°15N. et 0°02W., 2 904 m : 1 spécimen ; 73°31N. et 13°40W., 2 502 m : 9 spécimens. Répartition restreinte aux zones boréale et arctique de l'Atlantique.
- Nausithoe globifera* Broch, 1914 ; Kramp, 1961 : 315.
 INCAL : 48°26N. et 15°15W., 4 823 m : 1 spécimen. Répartition limitée du Portugal à l'Islande.
- Periphylla periphylla* (Péron et Lesueur, 1810) ; Kramp, 1961 : 320.
 BIOGAS : 47°33N. et 8°44W., 2 171 m : 1 spécimen ; 46°31N. et 10°19W., 4 706 m : 1 spécimen. INCAL : 56°28N. et 11°12W., 2 503 m : 1 spécimen ; 55°08N. et 12°53W., 2 897 m : 1 spécimen. Commune dans les trois océans.
- Cyanea capillata* (Linné, 1758) ; Kramp, 1961 : 331.
 WALVIS : 33°22S. et 2°36E. 4 550 m : 1 spécimen réduit à l'exombrelle. Cosmopolite.
- Aurelia aurita* (Linné, 1758) ; Kramp, 1961 : 337.
 WALDA : 10°39S. et 13°27E., 90 m : 1 spécimen.
 Espèce très commune dans la zone néritique.
- Rhizostoma luteum* (Quoy et Gaimard, 1827) ; Kramp, 1961 : 378.
 WALDA : 4°55N. et 3°21W., 82 m ; 1 spécimen.
 Connue depuis le détroit de Gibraltar jusqu'au golfe de Guinée.
- Atolla* spp. Kramp, 1961 : 311.
 Plus de 400 spécimens récoltés par tous les engins utilisés à chaque mission. La détermination des 4 espèces du genre *Atolla* repose sur la position d'un tentacule hypertrophié très difficile à observer sur des animaux si endommagés par leur séjour dans les poches de chaluts.
- Compte tenu du nombre et de la profondeur des chaluts, on constate que la plus forte densité se situe au-dessus de fonds entre 2 000 et 3 000 m. L'espèce *A. wyvillei* Haeckel, 1880 est cosmopolite, *A. russelli* Repelin, 1962 est connue sur les côtes d'Afrique, *A. parva* Russell, 1958 dans le golfe de Gascogne, *A. vanhoeffeni* Russell, 1957 du Portugal à l'Irlande (Repelin, 1966).

MÉDUSES

CONCLUSION

La plupart des grandes missions océanographiques ont emprunté un trajet traversant le golfe de Gascogne et les méduses y sont depuis longtemps recensées (THIRIOT, 1976). Le mérite de ces nouvelles observations tient d'une part à la grande profondeur des pêches — rarement les couches en dessous de 3 000 m sont prospectées par les engins pélagiques — et, d'autre part, à la dispersion des stations dans tout l'Atlantique.

On retrouve ainsi :

— la richesse et la diversité spécifique des zones tempérées et froides : missions INCAL et NORBI ;

— La constance des espèces bathypélagiques : *Botrynema brucei*, *Halicreas minimum*, *Colobonema sericeum* et *Pantachogon haeckeli*, toutes holoplanctoniques ;

— et surtout la grande densité des *Atolla* qui peuvent jouer un rôle non négligeable dans le réseau trophique.

KRAMP, P. L. - 1959 - The Hydromedusae of the Atlantic ocean and adjacent waters. *Dana Rep.*, 46 : 1-283.

KRAMP, P. L. - 1961 - Synopsis of the Medusae of the world. *J. mar. Biol. Assoc. U.K.*, 40 : 1-469.

REPELIN, R. - 1966 - Scyphoméduses Atollidae du bassin de Guinée. *Cah. ORSTOM, ser. Océanogr.*, 4 (4) : 21-33.

THIRIOT, A. - 1976 - Zooplancton et Micronecton du golfe de Gascogne, bibliographie commentée. *Publ. CNEXO, sér. Résult. Camp. mer*, 9 : 63-126.

47.

LES THÉCOSOMES D'UNE THANATOCÈNOSE DU N.W. DU GOLFE DE GASCOGNE

J. RAMPAL (*)

Les thécosomes dont nous faisons l'inventaire ont été récoltés lors d'un chalutage épibenthique (chalut à perche) réalisé sur la frange N.W. du golfe de Gascogne ⁽¹⁾ au cours de la campagne océanographique BIOGAS XI.

Cette mission ayant pour but de recenser les formes de vie qui peuplent la plaine abyssale du golfe de Gascogne et leur répartition sur le fond, l'inventaire suivant n'entre pas exactement dans le cadre de ce projet. En effet, le chalut n'a ramené que des coquilles vides, c'est-à-dire des spécimens ayant sédimenté après leur mort.

On sait que les Thécosomes sont des organismes typiquement planctoniques. Néanmoins l'étude des spécimens récoltés dans les couches superficielles des sédiments présente un certain intérêt du point de vue biogéographique, leur excellente conservation autorisant une analyse au niveau subsppécifique.

Les 972 Thécosomes identifiés dans ce prélèvement sont représentés par 5 espèces :

- *Diacria trispinosa* (886 spécimens),
- *Cavolinia inflexa* (74 spécimens),
- *Clio pyramidata* (9 spécimens),
- *Peraclis triacantha* (2 spécimens),
- *Clio cuspidata* (1 spécimen).

Ils figurent parmi les 17 espèces de Thécosomes déjà dénombrés dans le golfe de Gascogne par différents auteurs.

On notera la forte prédominance d'une espèce à très large répartition mondiale, *Diacria trispinosa*, avec plus de 90 % de l'effectif. *Cavolinia inflexa* et *Clio pyramidata* ne représentent respectivement que 7,5 et moins de 1 % de cet effectif alors que les auteurs les comptent parmi les plus abondantes du Golfe. Nous ne pourrions pas conclure au plan quantitatif à partir de ce seul échantillon mais pouvons ajouter *Diacria trispinosa* aux espèces dominantes dans le N.W. du golfe de Gascogne, tout au moins dans le passé.

Entre autres espèces, l'absence des *Limacina*, et plus particulièrement de l'espèce boréale *Limacina retroversa* déjà citée dans le secteur, peut s'expliquer par le fait que ces Thécosomes de petite taille n'ont pas été retenus par le chalut à perche.

(*) Biologie animale (Plancton) Université de Provence, 13331 Marseille Cedex 3.

(1) Station 1 : 47°33'8"N., 8°39'2"O.-47°34'27"N., 8°41'5"O. Prélèvement CP 37 effectué le 11-10-1981, à 9 heures sur des fonds de 2 175 m.

THÉCOSOMES

En ce qui concerne les espèces typiquement thermophiles, leur absence est due à la position septentrionale du prélèvement (elles dépassent rarement les côtes portugaises). Ce fait est corroboré par la présence des formes septentrionales de Thécosomes à large répartition géographique : *Clio pyramidata pyramidata*, qui remplace *C.p. lanceolata* au N. du 45^e parallèle ; *Cavolinia inflexa inflexa* accompagnée, il est vrai, de *C.i. imitans*, la sous-espèce à large répartition.

En conclusion, la composition de cette thanatocœnose, différente de celle de la faune actuelle (forte proportion de *Diacria trispinosa*) reflète des conditions écologiques autres que celles d'aujourd'hui.

48.

LES EUPHAUSIACÉS

B. CASANOVA (*)

Les Euphausiacés récoltés lors des campagnes BIOGAS I à VII comprennent 382 spécimens (196 adultes et 186 larves) représentant 0,2 % du total de spécimens ramenés par les chalutages épibenthiques ; c'est relativement peu car il s'agit d'engins de captures non appropriés aux éléments essentiellement planctoniques que sont les Euphausiacés. Si l'on doit nécessairement négliger tout aspect quantitatif dans ces prélèvements, il est cependant intéressant de les étudier, car, d'une part, la zone épibenthique n'est certainement pas désertée, au moins par certaines espèces qui trouvent dans la filtration des boues un élément de nourriture, comme l'atteste l'étude de leur contenus stomacaux (B. CASANOVA, 1974) ; d'autre part, la comparaison qualitative avec les campagnes précédentes dans le Golfe apporte quelques précisions sur la physionomie du peuplement et sur l'écologie de certaines espèces.

1. RENDEMENT DES ENGINS DE CAPTURE

Trois engins benthiques ont ramené des Euphausiacés dans 35 % des prélèvements ; il s'agit du chalut à perche (rendement : 50 %), de la drague Sanders (26 %) et du chalut Blake (12 %). Le manque de fermeture de ces engins implique que la capture a pu, dans la plupart des cas, s'effectuer également pendant la remontée, celle-ci durant de 1 h à 2 h suivant les pêches.

2. INVENTAIRE ET RÉPARTITION DES EUPHAUSIACÉS

Huit espèces ont été reconnues dans ces récoltes, à savoir : *Euphausia krohnii*, *Nematoscelis megalops*, *Meganctiphanes norvegica*, *Nematobrachion boopis*, *Stylocheiron longicorne* forme longue, *Thysanopoda acutifrons*, *Stylocheiron maximum* et *Thysanopoda cornuta*, la dernière étant nouvelle pour le secteur. Seules les cinq premières figuraient dans la campagne POLYGAS (THIRIOT, 1976).

(*) Biologie animale (Plancton) Université de Provence Centre St-Charles, 13331 Marseille Cedex 3, France.

EUPHAUSIACÉS

Il n'y a pas de différences fondamentales dans la répartition des espèces entre les zones N. (stations HZ, 1 à 4) et S. (stations 5 et 6) ⁽¹⁾ du Golfe, ni entre les prélèvements situés sur la pente continentale et ceux sur les fonds de 4 720 m.

Si les trois premières se trouvent régulièrement dans les chalutages en février, août et octobre-novembre, de jour comme de nuit, les autres sont nettement plus accidentelles ; cela n'est pas surprenant lorsqu'on sait qu'elles sont les espèces dominantes du Golfe avec *Stylocheiron longicorne*, mal échantillonné ici en raison de sa petite taille. Cette remarque s'applique également aux larves qui ne sont représentées que par des stades âgés, des post-larves principalement les stades furcilia n'étant généralement pas retenus par les mailles du filet, ce qui n'autorise aucune conclusion quant aux périodes de reproduction. En revanche, la présence régulière de spermatozoaires portés par les femelles d'*Euphausia krohnii* à la fin octobre indique que cette espèce se reproduit dans le Golfe au début de l'hiver.

⁽¹⁾ Voir tableau 1 l'inventaire des espèces par station.

Tableau 1
Inventaire des Euphausiacés par station

	<i>Thysanopoda cornuta</i>	<i>Thysanopoda acutifrons</i>	<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	<i>Euphausia krohnii</i>	<i>Nematobrachion boopis</i>	<i>Nematoscelis megalops</i>	<i>Nematoscelis</i>	<i>Stylocheiron longicorne</i> forme longue	<i>Stylocheiron maximum</i>
Hors zone CV 04 CW 01			1♀ 4♀			1♀			1♀
Station 1 DS 16 CV 10 DS 35 DS 38 CP 03 DS 71 CP 09 a		1♀	1♂	1♀ 1j♀ 2♀ 4♀ 2♂ 2♀ 1♀		1♂ 2♀ 1♂ 1♀			
Station 2 DS 74 CP 10 CP 10 a CP 28	1♀		1♀	1♀ 2♀		2♀			

EUPHAUSIACÉS

	<i>Thysanopoda cornuta</i>	<i>Thysanopoda acutifrons</i>	<i>Meganyciaphanes norvegica</i>	<i>Euphausia krohnii</i>	<i>Nematobrachion boopis</i>	<i>Nematoscelis megalops</i>	<i>Nematoscelis</i>	<i>Stylocheiron longicorne</i> forme longue	<i>Stylocheiron maximum</i>
Station 3 CV 13 DS 76 DS 77 CP 14 CP 14 a CP 14 a			1♀ 2♀ 1♂	1♀ 2♀ 5 larves 4♀ 53 larves	2♀ 1♀	1♀ 2♀ 4 larves	1 larve		
Station 4 CV 30 CV 35 DS 68			2♀ 10 larves	3♀ 1♀ 1♀ 30 larves		4♀			
Station 4 DS 78 DS 79 DS 80 CP 16 CP 16 a CP 17 CP 17 a CP 18			3♀ 3♀	2♀ 3♀ 4 larves 1♂ 2♀ 1♀ 3♂ 5♀ 4j♀ 18 larves 2♂ 1♀	1♀ 1♂	2♀ 7j♀ 10 larves 23 larves	20 larves	1♀	
Station 5 DS 53 CV 34 DS 69 DS 82 DS 83 CP 21 CP 21 a CP 22		1♂ 1♀	2♀	2♀ 2♂ 15♀ 3 larves 2♂ 2♀ 2♀ 3♂ 2♀ 3♀		1♀ 5 larves 1♀	1♀	1♀ 1♀	
Station 6 DS 70 DS 86 DS 87 DS 88 CP 23 a CP 24 a			2♀ 1♀	2♂ 3♀ 2♂ 1♀ 4♂ 4♀ 1♀ 2♂ 3♀ 7♂ 5♀		3♀ 3♀ 5♀			

EUPHAUSIACÉS

3. BIOGÉOGRAPHIE

L'espèce tempérée *Euphausia krohnii* est de loin la plus abondante, avec 118 spécimens (85 femelles et 33 mâles), suivie par *Nematoscelis megalops* (35 spécimens).

Les espèces boréales sont au nombre de deux, il s'agit de *Meganyctiphanes norvegica* et *Thysanopoda acutifrons*. La première est relativement mieux échantillonnée par les chaluts épibenthiques qu'elle ne l'était pas les filets à larves des campagnes POLYGAS, les boues en suspension du fond étant filtrées par cette espèce, dont le régime alimentaire est à la fois détritophage, phytophage et zoophage. Quant à *Thysanopoda acutifrons*, elle se trouve dans le Golfe à la limite méridionale de son aire. Une troisième forme boréale fait défaut : *Nyctiphanes couchii*, alors qu'elle est commune sur le plateau continental, son caractère néritique la maintenant en dehors des prospections.

Aucune espèce subtropicale n'a été trouvée dans ces récoltes ; il est vrai que, d'une part elles sont rares et, d'autre part, elles ne se rencontrent, toujours accidentellement, que dans le secteur S.W. du Golfe où elles parviennent à la faveur d'un transport par les eaux chaudes du courant lusitanien (cas de *Thysanopoda aequalis* dans les récoltes du « Thor », RUUD, 1936).

La capture de *Thysanopoda cornuta* (1 femelle de 82 mm), à 3 380 m de profondeur près de la station 2 (47°29'N.-9°3'W.), est intéressante. Dans l'Atlantique, les données sur cette espèce bathypélagique géante sont peu nombreuses : si, à l'W., elle est mentionnée jusqu'à 38°N. (HANSEN, 1915), à l'E., elle est connue près des Açores (de BAKER in BRINTON, 1962) et des Canaries (HANSEN, 1905 ; J. P. CASANOVA, 1971). C'est donc une première mention dans le golfe de Gascogne de cette grande forme qui affectionne les pentes continentales et insulaires et que sa taille exceptionnelle destine à être capturée par les chaluts pélagiques ou benthiques, comme l'indique d'ailleurs la majorité de ses prises, plutôt que par les filets planctoniques classiques.

Ces données, ajoutées à celles des auteurs, portent à 14 le nombre des espèces connues dans le Golfe. Cela confirme bien l'individualité du peuplement du golfe de Gascogne, érigé en sous-province indépendante au sein de la province atlanto-méditerranéenne (J. P. CASANOVA, 1971, 1977), par comparaison avec les secteurs adjacents, pour la faune pélagique tout au moins. D'une part, il est différent de celui de la sous-province ibéro-marocaine au S., comprise entre les caps Finistère et Juby, où le nombre d'espèces d'Euphausiacés s'élève à une trentaine, avec une majorité d'espèces tropicales et subtropicales ; cependant, 13 espèces sont communes aux deux sous-provinces, seules les proportions entre elles varient considérablement. D'autre part, il est fondamentalement différent de celui de la province boréale au N. ; la Manche constituant une limite infranchissable méridionale pour les espèces boréales strictes (ex : *Thysanoëssa longicaudata*) et septentrionale pour les subtropicales (ex : *Stylocheiron abbreviatum*).

En résumé, le peuplement des Euphausiacés de la pente continentale du golfe de Gascogne consiste en un petit nombre permanent d'espèces tempérées et boréales, avec des apports épisodiques de formes subtropicales, plus rarement tropicales, en provenance du S.

- BRINTON, E. - 1962 - The distribution of Pacific euphausiids. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* 8, p. 51-270.
- CASANOVA, B. - 1974 - Les Euphausiacés de Méditerranée (Systématique et développement larvaire. Biogéographie et Biologie). *Thèse Doct. Etat, Univ. Provence, Marseille.* 380 p.
- CASANOVA, J. P. - 1971 - Considérations sur les peuplements d'Euphausiacés de l'Atlantique eurafricain (de la Bretagne au Rio de Oro). *Cons. int. Explor. Mer, C.M./L* : 8.
- CASANOVA, J. P. - 1977 - La faune pélagique profonde (Zooplancton et micronecton) de la province Atlanto-méditerranéenne. *Thèse Doct. Etat, Univ. Provence, Marseille.* 455 p.
- HANSEN, H. J. - 1905 - Preliminary report on the Schizopoda collected by H. S. H. Prince Albert of Monaco during the cruise of the « Princesse Alice » in the year 1904. *Bull. Mus. océanogr. Monaco.* 30, p. 1-32.
- HANSEN, H. J. - 1915 - The Crustacea Euphausiacea of the United States Museum. *Proc. U.S. nat. Mus.* 48, p. 59-114.
- RUUD, J. T. - 1936 - Euphausiacea. *Rep. Dan. oceanogr. Exped. 1908-1910, Médit. a. adj. seas.* 11 (6), 86 p.
- THIRIOT, A. - 1976 - Zooplancton et micronecton. *Publ. CNEXO, Résult. camp. Mer.* 9, p. 63-126.

V. ANNEXES

- 1 - CAMPAGNES, MOYENS À LA MER ET PERSONNEL EMBARQUÉ
- 2 - TABLEAUX RÉCAPITULATIFS DES PRÉLÈVEMENTS RÉALISÉS AUX DIFFÉRENTES STATIONS, AVEC INDICATION DES COORDONNÉES GÉOGRAPHIQUES ET BATHYMÉTRIQUES
- 3 - TECHNIQUES DE PRÉLÈVEMENT
Y. GUENNEGAN, V. MARTIN
- 4 - TECHNIQUE D'ANALYSE DE LA MATIÈRE ORGANIQUE DANS LES SÉDIMENTS
J. R. LE COZ

A -- Liste des navires utilisés au cours des campagnes BIOGAS et des moyens de positionnement et de levé bathymétrique

CAMPAGNE	DEBUT	FIN	NAVIRE	POSITIONNEMENT	SONDEUR	NAVIGATION ACOUSTIQUE	CHEF DE MISSION
BIOGAS I	3.08.72	10.08.72	La Perle	Decca Navigator	?	-	P. CHARDY
POLYGAS ⁽¹⁾	23.10.72	4.11.72	Jean Charcot	Satellite Transit ITT	EDO 12KHZ	-	L. LAUBIER
BIOGAS II	17.04.73	21.04.73	Jean Charcot	Satellite Transit ITT	EDO 12KHZ	-	D. REYSS
BIOGAS III	23.08.73	3.09.73	Jean Charcot	Satellite Transit ITT	EDO 12KHZ	-	L. LAUBIER
BIOGAS IV	16.02.74	27.02.74	Jean Charcot	Satellite Transit ITT	EDO 12KHZ	-	P. CHARDY
BIOGAS V	14.06.74	22.06.74	Cryos	Decca Navigator MK12	SIMRAD EH2E	-	L. LAUBIER
BIOGAS VI	18.10.74	2.11.74	Jean Charcot	Satellite Transit ITT	EDO 12KHZ	-	L. LAUBIER
INCAL ⁽¹⁾	2.07.76	12.08.76	Jean Charcot	Satellite Transit ITT	EDO 12KHZ	-	L. LAUBIER
BIOGAS VII	12.07.78	26.07.78	Cryos	Decca Navigator MK12	SIMRAD EH2E	-	D. DESBRUYERES
BIOGAS VIII	18.05.79	30.05.79	Le Noroit	Satellite Transit CERCI/CSEE/SAT	EDO 12KHZ	Navis Autocal	D. DESBRUYERES
BIOGAS IX	9.05.80	21.05.80	Le Capricorne	Satellite Magnavox 1112	TIEFSEELLOT ATLAS	CSF1	D. DESBRUYERES
BIOGAS X	16.07.80	30.07.80	Cryos	Satellite Magnavox MX 1107R	SIMRAD EH2E	CSF1	D. DESBRUYERES
BIOGAS XI	23.09.81	13.10.81	Jean Charcot	Satellite Magnavox MX 1107R	SEA BEAM	Oceano - Instrument ATNAV	D. DESBRUYERES
ECOGAS ⁽¹⁾	3.09.82	10.09.82	Le Suroit	Satellite Magnavox CERCI n°1	EDO 12KHZ	Oceano - Instrument	D. DESBRUYERES

(1) Campagnes du CNEXO n'appartenant pas au programme "BIOGAS" mais dont une partie ou la totalité des prélèvements ont été effectuées dans des stations étudiées dans le cadre de ce programme.

B — Liste du personnel embarqué au cours des missions du programme BIOGAS

		CAMPAGNES BIOGAS											
		1	P*	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
AUFFRET	Gérard	Chercheur	Géologue	CNEXO-COB					X				
AUFFRET	Guy	Technicien	Physique	CNEXO-COB					X				
BOUCHET	Philippe	Chercheur	Biologiste	MNHN					X				
BRIAND	Patrick	Technicien	Biologiste	CNEXO-COB						X	X	X	X
CAPRAIS	Marie-Paule	Technicien	Chimie	CNEXO-COB						X			
CHARDY	Pierre	Chercheur	Biologiste	CNEXO-COB	X	X	X	X	X				
CORTES	Norbert	Technicien	Instrumentation	CNEXO-COB									X
CRASSOUS	Philippe	Technicien	Biologiste	CNEXO-COB									X
DAHL	Eric	Chercheur	Biologiste	Professeur à l'Université de Lund - Suède			X						
DANIEL	Jean-Yves	Technicien	Biologiste	CNEXO-COB									X
DAVID	Bruno	Chercheur	Biologiste	CNRS - Université de Dijon									X
DEMING	Jody	Chercheur	Microbiologiste	Université du Maryland - U.S.A.									X
DESBUYERES	Daniel	Chercheur	Biologiste	CNEXO-COB					X	X	X	X	X
DEUFF	Albert	Technicien	Instrumentation	CNEXO-COB									X
DINET	Alain	Chercheur	Biologiste	CNRS - Université d'Aix-Marseille	X	X		X	X		X		X
DUPONT	Jacques	Technicien	Instrumentation	CNEXO-COB						X			X
ECHARDOUR	André	Technicien	Instrumentation	CNEXO-COB					X			X	X
GAILL	Françoise	Chercheur	Biologiste	CNRS - Centre de Cytologie - Ivry		X	X	X	X				
GALERON	Joëlle	Technicien	Biologiste	CNEXO-COB								X	
GENTIL	Frank	Chercheur	Biologiste	Université - Station Biologique de Roscoff		X	X	X	X				
GUENNEGAN	Yvon	Technicien	Biologiste	CNEXO-COB		X	X	X	X	X			X
HUGUEN	Jacqueline	Technicien	Biologiste	CNEXO-COB					X	X			X
KHRIPOUNOFF	Alexis	Chercheur	Biologiste	CNEXO-COB					X				X
LAGARDERE	Jean-Paul	Chercheur	Biologiste	CNRS - CREO - La Rochelle				X	X	X			
LAUBIER	Lucien	Chercheur	Biologiste	CNEXO	X	X	X	X	X				
LE COZ	Jean-René	Technicien	Biologiste	CNEXO-COB				X	X	X		X	
LE GUELLEC	Anne-Marie	Technicien	Chimiste	CNEXO-COB					X	X			
MARTIN	Violaine	Dessinatrice		CNEXO-COB									X
MASSIN	Claude	Chercheur	Biologiste	Université de Bruxelles		X	X	X	X	X	X		X
MAUPIEL	Anne	Chercheur	Géologue	UBO							X	X	
MONNIOT	Claude	Chercheur	Biologiste	MNHN	X		X	X					
MORNIOT	Françoise	Chercheur	Biologiste	MNHN - CNRS			X	X	X				
RAER	Yves	Technicien	Instrumentation	CNEXO-COB								X	
RAVNOU	Michel	Chercheur	Biologiste	CNRS - Montpellier	X	X	X	X					
REYSS	Daniel	Chercheur	Biologiste	CNEXO-COB	X	X	X	X					
POUX	Michel	Chercheur	Géologue	Université de Lyon							X		
SEGONZAC	Michel	Chercheur	Biologiste	CNEXO-COB				X	X	X			
SIBUET	Myriam	Chercheur	Biologiste	CNEXO-COB	X	X		X	X	X			
STROMBERG	Jarl	Chercheur	Biologiste	Université de Lund - Suède			X	X	X	X			
VAN RAET	Michel	Chercheur	Biologiste	MNHN							X		X
VIANNA DORA	Eduardo	Chercheur	Microbiologiste	Université de Provence									X
WILTKE	Richard	Technicien	Biologiste	Brookhaven National Laboratory - U.S.A.									X

(*) Campagne POLYGAS.

ANNEXE 2.

TABLEAUX RÉCAPITULATIFS DES PRÉLÈVEMENTS RÉALISÉS AU COURS DES MISSIONS BIOGAS AUX DIFFÉRENTES STATIONS AVEC INDICATION DES COORDONNÉES GÉOGRAPHIQUES ET BATHYMÉTRIQUES

CAROTTAGES

MISSION	STATION	PRELEVEMENTS	LATITUDE N	LONGITUDE W	PROFONDEUR
POLYGAS	1	KR01	47°34'	8°41,5'	2 270 m
	H.Z.	KR02	47°27,7'	8°46'	2 288 m
	2	KR03	47°34,6'	9°02'	3 039 m
	3	KR04	47°30,5'	9°43'	4 180 m
	3	KR05	47°29,3'	9°44,3'	4 225 m
	4	KR06	46°29,8'	10°17,5'	4 706 m
	6	KR07	44°07,2'	4°15,5'	1 982 m
	6	KR08	44°06,4'	4°14,2'	1 995 m
	5	KR09	44°29,3'	4°48'	4 400 m
BIOGAS II	2	KR11	47°31,2'	9°04,2'	2 726 m
	1	KR12	47°31,1'	8°36,2'	2 110 m
	H.Z.	KR13	47°38,3'	8°06,3'	1 369 m
BIOGAS III	H.Z.	KR15	47°29,8'	8°19'	1 992 m
	1	KR16	47°34,5'	8°41'	2 157 m
	1	KR17	47°31'	8°32,8'	2 085 m
	2	KR18	47°31,9'	9°06,4'	2 756 m
	H.Z.	KR19	47°32,6'	9°21,2'	3 354 m
	3	KR20	47°32,4'	9°36'	4 256 m
	3	KR21	47°31,5'	9°34,6'	4 250 m
	4	KR22	46°31,8'	10°22,5'	4 705 m
	5	KR23	44°24,7'	4°49,9'	4 315 m
	6	KR24	44°07,6'	4°17,7'	1 969 m
BIOGAS IV	6	KR26	44°10,7'	4°15'	2 480 m
	6	KR27	44°04,6'	4°19,2'	1 912 m
	3	KR31	47°37'	9°41,6'	4 097 m
	3	KR32	47°33,6'	9°40,6'	4 130 m
	2	KR33	47°30,4'	9°06,9'	2 963 m
	2	KR35	47°26'	9°08,7'	4 140 m
	1	KR37	47°33,8'	8°38,6'	2 205 m
	1	KR38	47°34,8'	8°38,3'	2 235 m
	1	KR39	47°33,8'	8°36,4'	2 125 m
	1	KR40	47°34,4'	8°37,6'	2 136 m
	1	KR41	47°32,1'	8°34'	2 091 m
	1	KR42	47°32'	8°34'	2 111 m
	BIOGAS V	1	KR43	47°33'	8°41,5'
1		KR44	44°33'	8°44,5'	2 080 m
2		KR45	47°33,5'	9°05,5'	2 864 m
2		KR47	47°31'	9°04,8'	2 920 m
3		KR48	47°36,2'	9°35,8'	4 300 m
3		KR49	47°38'	9°34,5'	4 220 m
4		KR50	46°33,5'	10°23,3'	4 750 m
4		KR51	46°33,5'	10°22'	4 550 m
6		KR53	44°07'	4°17,2'	1 920 m
6		KR54	44°07'	4°17,2'	1 920 m

ANNEXE 2

MISSION	STATION	PRELEVEMENTS	LATITUDE N	LONGITUDE W	PROFONDEUR
BIOGAS VI	1	KR56	47°32,5'	8°36,8'	2 156 m
	2	KR57	47°28,3'	9°04,3'	3 025 m
	2	KR58	47°20,3'	9°02,9'	2 765 m
	2	KR59	47°29,6'	9°03,9'	2 853 m
	3	KR60	47°32,3'	9°37,2'	4 220 m
	3	KR61	47°32,8'	9°35,6'	4 225 m
	3	KR62	47°36'	9°35,4'	4 180 m
	4	KR63	46°28,7'	10°19,9'	4 680 m
	4	KR64	46°30,8'	10°20,8'	4 700 m
	4	KR65	46°30,2'	10°21,7'	4 586 m
	4	KR66	46°31,7'	10°27,4'	4 700 m
	5	KR67	44°30,5'	4°53,1'	4 429 m
	5	KR68	44°25,5'	4°54,4'	4 445 m
	5	KR69	44°22,5'	4°49,5'	4 460 m
	6	KR70	44°07,1'	4°17,7'	1 957 m
	6	KR71	44°07'	4°17,2'	1 920 m
BIOGAS VII	1	KR74	47°30,8'	8°36'	2 092 m
	1	KR75	45°31,8'	8°35'	2 086 m
	1	KR76	47°32'	8°36'	2 076 m
	1	KR77	47°30,9'	8°35,1'	2 080 m
	1	KR78	47°31,9'	8°35,7'	2 088 m
	1	KR79	47°31,2'	8°37'	2 088 m
	1	KR80	47°30,4'	8°37,4'	2 100 m
	1	KR81	47°32,3'	8°35,5'	2 080 m
	1	KR82	47°31'	8°36,4'	2 080 m
	1	KR84	47°32,2'	8°34,8'	2 090 m
	1	KR85	47°31'	8°34,8'	2 120 m
	1	KR88	47°30'	8°35,7'	2 090 m
	1	KR89	47°30,8'	8°36,5'	2 090 m
	1	KR90	47°29,8'	8°36,2'	2 090 m
	1	KR92	47°30,7'	8°36,2'	2 080 m
	1	KR93	47°31,8'	8°33,8'	2 080 m
	1	KR94	47°30,5'	8°35,9'	2 090 m
	1	KR95	47°30,5'	8°35,9'	2 090 m
	1	KR96	47°31'	8°35,5'	2 070 m
1	KR97	47°30,2'	8°35,6'	2 120 m	
1	KR98	47°30,4'	8°35,7'	2 090 m	
1	KR99	47°28'	8°37'	2 140 m	
	Grande Vasière	KR101 à 138	47°40,9'	4°20,3'	101 m
BIOGAS VIII	1	KG140	47°33,45'	8°40,30'	2 198 m
	1	KG141	47°33,65'	8°40,15'	2 204 m
	1	KG142	47°33,40'	8°39,65'	2 182 m
	1	KG143	47°34,15'	8°39,90'	2 222 m
	1	KG144	47°34,20'	8°40,30'	2 225 m
	1	KG145	47°32,85'	8°39,05'	2 170 m
	1	KG146	47°33,10'	8°39,05'	2 170 m
	1	KG147	47°33,40'	8°40,70'	2 190 m
	1	KG148	47°33,05'	8°40,30'	2 170 m
	1	KG149	47°32,60'	8°39,10'	2 165 m
	1	KG150	47°33,10'	8°39,75'	2 176 m

MISSION	STATION	PRELEVEMENTS	LATITUDE N	LONGITUDE W	PROFONDEUR
BIOGAS VIII	1	KG151	47°33,95'	8°39,15'	2 205 m
	1	KG152	47°32,45'	8°39,90'	2 160 m
	1	KG153	47°32,65'	8°40,80'	2 142 m
	1	KG154	47°33,40'	8°38,55'	2 192 m
	1	KG155	47°33,50'	8°39,10'	2 187 m
	1	KG156	47°33,80'	8°39,65'	2 207 m
	1	KG157	47°34,35'	8°39,75'	2 227 m
	1	KG158	47°32,80'	8°39,65'	2 167 m
	1	KG159	47°33,10'	8°39,90'	2 172 m
	1	KG160	47°32,80'	8°40,15'	2 162 m
BIOGAS IX	1	KG161	47°31,30'	8°36,26'	2 115 m
	1	KG162	47°31,04'	8°36,69'	2 117 m
	1	KG163	47°31,19'	8°37,19'	2 123 m
	1	KG164	47°31,66'	8°37,51'	2 145 m
	2	KG165	47°32,40'	9°05,28'	2 790 m
	2	KG166	47°31,72'	9°06,42'	2 835 m
	2	KG167	47°32,03'	9°05,97'	2 825 m
	2	KG168	47°31,93'	9°05,47'	2 798 m
	2	KG169	47°32,25'	9°06,12'	2 815 m
	2	KG170	47°32,30'	9°05,85'	2 810 m
	2	KG171	47°32,42'	9°05,55'	2 798 m
	2	KG172	47°32,08'	9°05,77'	2 820 m
	2	KG173	47°31,57'	9°04,22'	2 740 m
	2	KG174	47°32,53'	9°05,47'	2 885 m
	2	KG175	47°31,55'	9°05,75'	2 825 m
	2	KG176	47°31,82'	9°05,82'	2 807 m
	2	KG177	47°31,80'	9°04,82'	2 738 m
	2	KG178	47°32,07'	9°05,18'	2 770 m
	2	KG179	47°32,18'	9°04,52'	2 730 m
	2	KG180	47°32,05'	9°05,97'	2 847 m
2	KG181	47°31,53'	9°06,37'	2 811 m	
2	KG182	47°31,72'	9°05,28'	2 810 m	
2	KG183	47°31,52'	9°05,07'	2 748 m	
2	KG184	47°32,30'	9°05,33'	2 805 m	
2	KG185	47°31,97'	9°06,27'	2 828 m	
BIOGAS XI	4	KG186	46°34,07'	10°27,49'	4 715 m
	4	KG187	46°32,44'	10°24,06'	4 719 m
	4	KG188	46°32,55'	10°28,55'	4 723 m
	4	KG195	46°32,99'	10°26,04'	4 732 m
	4	KG196	46°34,48'	10°28,08'	4 718 m
	3	KG197	47°34,99'	9°38,61'	4 190 m
	3	KG198	47°34,36'	9°38,07'	4 210 m
	3	KG203	47°34,89'	9°39,83'	4 130 m
	3	KG204	47°34,57'	9°41,59'	4 130 m
	3	KG205	47°35,59'	9°35,73'	4 140 m
	3	KG206	47°35,19'	9°39,54'	4 130 m
	3	KG207	47°35,29'	9°38,52'	4 135 m
	3	KG208	47°34,97'	9°40,01'	4 130 m

ANNEXE 2

MISSION	STATION	PRELEVEMENTS	LATITUDE N	LONGITUDE W	PROFONDEUR
BIOGAS XI	3	KG209	47°34,36'	9°38,91'	4 190 m
	3	KG210	47°35,24'	9°39,16'	4 135 m
	3	KG211	47°34,74'	9°39,10'	4 170 m
	3	KG212	47°34,88'	9°39,26'	4 130 m
	3	KG213	47°34,69'	9°39,00'	4 150 m
	3	KG214	47°34,65'	9°39,44'	4 125 m
	3	KG215	47°34,82'	9°39,89'	4 110 m
	3	KG216	47°34,96'	9°38,54'	4 200 m
	3	KG217	47°34,98'	9°39,22'	4 130 m
	3	KG218	47°34,78'	9°40,33'	4 170 m
	1	KG219	47°33,03'	8°40,18'	2 172 m

KR : carottier REINECK
 KG : carottier USNEL

CHALUTAGES

MISSION	STATION	PRELEVEMENTS	LATITUDE N	LONGITUDE W	PROFONDEUR
BIOGAS I	H.Z.	CW01	47°55,8'	7°40'	280 m
	H.Z.	CW02	47°28,6'	8°20,8'	2 160 m
	H.Z.	CW03	47°30,6'	8°17,5'	2 090 m
	H.Z.	CM01	47°44,3'	8°51'	1 010 m
	H.Z.	CV04	47°29,3'	8°18,7'	2 090 m
	H.Z.	CV05	47°26,1'	8°18,8'	2 350 m
	H.Z.	CV06	47°31'	8°16'	2 200 m
	H.Z.	CV07	47°33'	8°12,8'	2 190 m
	1	CV08	47°34,5'	8°34,2'	2 180 m
POLYGAS	1	CV09	47°31,4'	8°43,6'	2 119 m
	1	CV10	47°30,7'	8°40,6'	2 108 m
	H.Z.	CV11	47°29,1'	8°16,1'	2 141 m
	2	CV12	47°32,5'	9°06,2'	2 775 m
	3	CV13	47°31,8'	9°34,2'	4 252 m
	3	CV14	47°32'	9°35,7'	4 232 m
	4	CV15	46°32,2'	10°28,4'	4 700 m
	6	CV16	44°06,5'	4°16,9'	1 909 m
BIOGAS II	3	CV18	47°32,2'	9°36,5'	4 120 m
	2	CV19	47°36,5'	9°04,3'	3 300 m
	1	CV20	47°37,5'	8°33,7'	2 282 m
	H.Z.	CV21	47°42,5'	8°03,2'	994 m
BIOGAS III	H.Z.	CV22	47°41,8'	8°18,7'	1 331 m
	1	CV23	47°32,7'	8°34,2'	2 034 m
	1	CV24	47°33,7'	8°34,3'	2 025 m
	1	CV25	47°32,9'	8°32,8'	1 985 m
	2	CV26	47°33,9'	9°05,3'	2 822 m
	3	CV27	47°34,2'	9°32,4'	4 023 m
	3	CV28	47°35,3'	9°35,9'	4 023 m
	H.Z.	CV29	47°26,3'	9°38,2'	4 158 m
	4	CV30	46°32,8'	10°20'	4 158 m
	5	CV31	44°20,9'	4°52,8'	4 293 m
	6	CV32	44°07,6'	4°15,8'	1 895 m
	BIOGAS IV	1	CP01	47°34,6'	8°38,8'
1		CP02	47°33,2'	8°41,4'	2 177 m
1		CP03	47°32,7'	8°34'	2 119 m
6		CV33	44°04,6'	4°18,1'	1 913 m
5		CV34	44°27,2'	4°49,1'	4 406 m
4		CV35	46°30,6'	10°30'	4 721 m
3		CV36	47°34,1'	9°38,5'	4 209 m
2		CV37	47°33,5'	9°14'	3 000 m
2	CV38	47°30,9'	8°59,5'	2 695 m	

ANNEXE 2

MISSION	STATION	PRELEVEMENTS	LATITUDE N	LONGITUDE W	PROFONDEUR
BIOGAS V	1	CV39	47°33,5'	8°45'	2 350 m
	2	CV40	47°33,1'	9°01,9'	2 860 m
	H.Z.	CV41	47°27'	9°01'	3 800 m
	3	CP04	47°35,1'	9°31,2'	4 200 m
	4	CP05	46°29'	10°20'	3 850 m
	5	CP06	44°20'	4°54,3'	4 460 m
	6	CP07	44°09,8'	4°16,4'	2 170 m
BIOGAS VI	1	CP08	47°33,2'	8°38,5'	2 177 m
	1	CP09	47°33'	8°44,1'	2 171 m
	2	CP10	47°29,6'	9°04,5'	2 878 m
	2	CP11	47°30'	9°07,4'	3 056 m
	2	CP12	47°32,5'	9°11,6'	2 925 m
	3	CP13	47°34,4'	9°38'	4 134 m
	3	CP14	47°32'	9°35,9'	4 237 m
	4	CP15	46°32,2'	10°28,5'	4 715 m
	4	CP16	46°27,3'	10°25,8'	4 825 m
	4	CP17	46°30,8'	10°19,5'	4 706 m
	4	CP18	46°30,5'	10°26'	4 721 m
	5	CP19	44°24,9'	4°51,3'	4 434 m
	5	CP20	44°23,2'	4°51,4'	4 459 m
	5	CP21	44°21,2'	4°49,3'	4 453 m
	5	CP22	44°22,9'	4°54,8'	4 475 m
	6	CP23	44°04,6'	4°21,4'	1 980 m
6	CP24	44°08,1'	4°16,2'	1 995 m	
6	CP25	44°05'	4°17'	1 894 m	
BIOGAS VII	1	CP26	47°32,8'	8°33,5'	2 115 m
	1	CP27	47°33,4'	8°25,9'	1 920 m
	2	CP28	47°29,5'	9°03,5'	3 380 m
BIOGAS VIII	2	CP29	47°31'	9°03,9'	2 690 m
	2	CP30	47°29,6'	9°06,1'	3 100 m
BIOGAS IX	1	CP31	47°35'	8°41'	2 310 m
	1	CP32	47°29'	8°31'	2 170 m
	1	CP33	47°33'	8°38'	2 115 m
	1	CP34	47°32'	8°25'	1 970 m
BIOGAS XI	4	CP35	46°34,36'	10°23,06'	4 720 m
	3	CP36	47°33,39'	9°39,03'	4 190 m
	1	CP37	47°34,10'	8°40,5'	2 175 m

H.Z. : hors zone

CM : chalut Marinovich à panneaux

CV : chalut double perche type Blake de 3 m d'ouverture

CW : chalut double perche type Blake entièrement doublé d'un filet de 5 mm de vide de maille

CP : chalut à perche unique en bois de 6 m de longueur

DRAGUES EPIBENTHIQUES

MISSION	STATION	PRELEVEMENTS	LATITUDE N	LONGITUDE W	PROFONDEUR	
BIOGAS I	H.Z.	DS02	47°56,5'	7°40,15'	400 m	
	H.Z.	DS04	47°42,9'	8°03,5'	1 100 m	
	H.Z.	DS05	47°27'	8°22,9'	2 210 m	
	H.Z.	DS06	47°30,5'	8°18,5'	2 090 m	
	H.Z.	DS07	47°30,5'	8°15,5'	2 170 m	
	H.Z.	DS08	47°27,6'	8°17'	2 210 m	
	H.Z.	DS09	47°30,2'	8°16'	2 130 m	
	1	DS10	47°36'	8°33,9'	2 240 m	
	1	DS11	47°35,5'	8°33,7'	2 205 m	
	1	DS12	47°28,5'	8°35,5'	2 180 m	
	1	DS13	47°33,7'	8°39,9'	2 165 m	
	H.Z.	DS14	47°39'	8°11,8'	1 560 m	
	POLYGAS A	1	DS15	47°35,2'	8°40,1'	2 246 m
		1	DS16	47°36,1'	8°40,5'	2 325 m
1		DS17	47°32'	8°45,5'	2 103 m	
1		DS18	47°32,2'	8°44,9'	2 138 m	
2		DS19	47°33,7'	9°03,5'	2 865 m	
3		DS20	47°33'	9°36,7'	4 226 m	
3		DS21	47°31,5'	9°40,7'	4 190 m	
3		DS22	47°34,1'	9°38,4'	4 144 m	
4		DS23	46°32,8'	10°21'	4 734 m	
6		DS25	44°08,2'	4°15,7'	2 096 m	
6		DS26	44°08,2'	4°15'	2 076 m	
5		DS27	44°25,3'	4°44,5'	4 411 m	
5		DS28	44°23,8'	4°47,5'	4 413 m	
BIOGAS II		3	DS30	47°38,3'	9°33,9'	4 106 m
	2	DS31	47°32,5'	9°04,2'	2 813 m	
	1	DS32	47°32,2'	8°35,3'	2 138 m	
	H.Z.	DS33	47°39,7'	8°05,5'	2 338 m	
	H.Z.	DS34	47°42,4'	8°03,4'	1 031 m	
BIOGAS III	1	DS35	47°34,4'	8°40,7'	2 226 m	
	1	DS36	47°32,7'	8°36,5'	2 147 m	
	1	DS37	47°31,8'	8°34,6'	2 110 m	
	1	DS38	47°32,5'	8°35,8'	2 138 m	
	2	DS40	47°36,4'	9°04,2'	3 345 m	
	2	DS41	47°28,3'	9°07,2'	3 548 m	
	3	DS42	47°32,1'	9°35,6'	4 104 m	
	3	DS44	47°33,2'	9°42'	3 992 m	
	3	DS45	47°33,9'	9°38,4'	4 260 m	
	4	DS46	46°28,6'	10°23'	4 521 m	
	5	DS47	44°26,8'	4°50,7'	4 230 m	
	5	DS48	44°29'	4°54'	4 203 m	
	6	DS49	44°05,9'	4°15,6'	1 845 m	
	6	DS50	44°08,9'	4°15,9'	2 124 m	

ANNEXE 2

MISSION	STATION	PRELEVEMENTS	LATITUDE N	LONGITUDE W	PROFONDEUR
BIOGAS IV	6	DS51	44°11,3'	4°15,4'	2 430 m
	6	DS52	44°06,3'	4°22,4'	2 006 m
	5	DS53	44°30,4'	4°56,3'	4 425 m
	4	DS54	46°31,1'	10°29,2'	4 659 m
	3	DS55	47°34,9'	9°40,9'	4 125 m
	3	DS56	47°32,7'	9°28,2'	4 050 m
	2	DS57	47°30,8'	9°07,6'	2 906 m
	2	DS58	47°31,1'	9°08,2'	2 775 m
	2	DS59	47°31,7'	9°06,2'	2 790 m
	2	DS60	47°26,8'	9°07,2'	3 742 m
	1	DS61	47°34,7'	8°38,8'	2 250 m
	1	DS62	47°32,8'	8°40'	2 175 m
	1	DS63	47°32,8'	8°35'	2 126 m
	1	DS64	47°29,2'	8°30,7'	2 156 m
BIOGAS V	1	DS65	47°36,1'	8°40,5'	2 360 m
	2	DS66	47°28,2'	9°	3 480 m
	3	DS67	47°31'	9°35'	4 150 m
	4	DS68	46°26,7'	10°23,9'	4 550 m
	5	DS69	44°21,9'	4°52,4'	4 510 m
	6	DS70	44°08,8'	4°17,4'	2 150 m
BIOGAS VI	1	DS71	47°34,3'	8°33,8'	2 194 m
	1	DS72	47°38,6'	8°36,1'	2 250 m
	2	DS73	47°32,1'	9°06'	2 805 m
	2	DS74	47°33'	9°07,8'	2 777 m
	2	DS75	47°28,1'	9°07,8'	3 250 m
	3	DS76	47°34,8'	9°33,3'	4 228 m
	3	DS77	47°31,8'	9°34,6'	4 240 m
	4	DS78	46°31,2'	10°23,8'	4 706 m
	4	DS79	46°30,4'	10°27,1'	4 715 m
	4	DS80	46°29,5'	10°29,5'	4 720 m
	4	DS81	46°28,3'	10°24,6'	4 715 m
	5	DS82	44°25,4'	4°52,8'	4 462 m
	5	DS83	44°22,4'	4°51'	4 453 m
	5	DS84	44°30'	4°53,9'	4 466 m
5	DS85	44°23,2'	4°50,8'	4 462 m	
6	DS86	44°04,8'	4°18,7'	1 950 m	
6	DS87	44°05,2'	4°19,4'	1 913 m	
6	DS88	44°05,2'	4°15,7'	1 894 m	

ANNEXE 2

PRELEVEMENT ET OBSERVATION DES CARNIVORES ET DES NECROPHAGES EPIBENTHIQUES :
NASSES ET CAMERAS APPATEES

MISSION	STATION	PRELEVEMENTS	LATITUDE N	LONGITUDE W	PROFONDEUR
BIOGAS III	H.Z. 3	Na01	47°32,7'	8°38,6'	2 194 m
		Na02	47°32,3'	9°36,0'	4 256 m
BIOGAS IV	2	Na04	47°32'	9°11,7'	2 700 m
BIOGAS V	2	Na05	47°31'	9°04,8'	2 800 m
BIOGAS VI	2	NASCA 1	47°29,3'	9°06,03'	3 376 m
	3	NASCA 2	47°32,8'	9°37,7'	4 218 m
	4	NASCA 3	46°27,7'	10°29,2'	4 727 m
	5	NASCA 4	44°23,8'	4°54,4'	4 470 m
	6	NASCA 5	44°07,2'	4°17,3'	1 980 m
BIOGAS VII	1	NA1	47°30,8'	8°35'	2 051 m
	1	NA2	47°32,0'	8°36'	2 076 m
	1	NA3	47°30,5'	8°35,6'	2 080 m
	1	NA4	47°30,7'	8°35,0'	2 100 m
	1	NA5	47°30,7'	8°35,0'	2 100 m
	1	NA6	47°30'	8°35'	2 080 m
	1	NA7	47°30,6'	8°35'	2 080 m
	1	NA8	47°30'	8°35'	2 090 m
	1	NA9	47°30'	8°35'	2 090 m
	1	NA10	47°30,3'	8°35,8'	2 090 m
	1	NA11	47°30,3'	8°35,8'	2 090 m
	1	NA12	47°30'	8°35'	2 124 m
	1	NA13	47°30'	8°35'	2 124 m
	A	NA14	47°37,7'	8°20'	1 620 m
	A	NA15	47°37,7'	8°20'	1 620 m
	A	NA16	47°38,2'	8°19,3'	1 500 m
	A	NA17	47°37,5'	8°10'	1 560 m
	2	NA18	47°33,8'	9°15'	3 144 m
	2	NA19	47°33,8'	9°15'	3 150 m
	2	NA20	47°32'	8°56'	2 700 m
	2	NA21	47°32'	8°56'	2 700 m
	D	NA22	47°55,7'	7°47,7'	230 m
	C	NA23	47°48,2'	7°55'	500 m
	B	NA24	47°41'	8°10'	1 205 m
	3	NA25	47°35,2'	9°35'	4 090 m
	3	NA26	47°35,2'	9°35'	4 090 m
	3	NA27	47°35,2'	9°35'	4 090 m

ANNEXE 2

MISSION	STATION	PRELEVEMENTS	LATITUDE N	LONGITUDE W	PROFONDEUR
BIOGAS VIII	1	NA28	47°32,30'	8°38,30'	2 225 m
	1	NA29	à 47°34,30'	à 8°41'	2 225 m
	1	NA30	"	"	2 225 m
	1	NA31	"	"	2 225 m
	1	NA32	"	"	2 225 m
	1	NA33	"	"	2 225 m
	1	NA36	"	"	2 225 m
	1	NA37	"	"	2 225 m
	1	NA38	"	"	2 225 m
	1	NA39	"	"	2 225 m
	1	NA40	"	"	2 225 m
1	NA41	"	"	2 225 m	
BIOGAS IX	2	NA42	47°31,58'	9°04,25'	2 718 m
	2	NA43	47°31,62'	9°04,22'	2 780 m
	2	NA44	47°31,57'	9°04,27'	2 722 m
	2	NA45	47°31,68'	9°04,35'	2 730 m
	2	NA46	47°31,62'	9°04,03'	2 715 m
	2	PA01	47°30'	9°05'	2 730 m
	2	PA02	47°31,53'	9°05,40'	2 720 m
	2	PA03	47°31,57'	9°04,22'	2 797 m
	2	PA04	47°31,47'	9°04,22'	2 732 m
	2	PA05	47°31,62'	9°04,20'	2 750 m
	2	PA06	47°31,62'	9°04,50'	2 770 m
2	PA07	47°31,62'	9°04,03'	2 710 m	
BIOGAS X	3	PA08	47°35,47'	9°39,57'	4 250 m
	3	NA47	47°33,15'	9°36,57'	4 240 m
	3	NA48	47°33,13'	9°36,57'	4 260 m
	3	NA49	47°33,13'	9°35,71'	4 250 m
	3	NA50	47°33,13'	9°35,67'	4 250 m
	3	NA51	47°35,19'	9°39,56'	4 250 m
	3	NA52	47°35,32'	9°39,57'	4 250 m
BIOGAS XI	4	CAMERATON 1	46°32,85'	10°21,57'	4 700 m
	4	CAMERATON 2	46°32,93'	10°21,65'	4 700 m
	4	NA53	46°32,97'	10°21,75'	4 700 m
	3	CAMERATON 3	47°35,56'	9°35,80'	4 200 m
	3	NA54	47°36,74'	9°35,57'	4 200 m
	3	CAMERATON 4	47°35,67'	9°35,82'	4 195 m
	3	NA55	47°36,54'	9°35,42'	4 200 m
	3	CAMERATON 5	47°35,59'	9°35,73'	4 203 m
ECOGAS	1	CAMERATON 6	47°33,62'	8°40,93'	2 200 m
	1	NA56	47°33,32'	8°40,79'	2 190 m
	1	NA57	47°33,31'	8°41,15'	2 195 m
	1	CAMERATON 7	47°33,22'	8°42,70'	2 200 m
	2	NA58	47°32,90'	8°59,03'	2 700 m
		NA59			

Na : nasses PVC sur orin.

NASCA : nasse caméras autonomes rappelées à la surface au moyen d'un largueur acoustique.

NA : nasses autonomes passives commandées par un largueur au magnésium.

CAMERATON : caméra "Benthos" photographiant un appât à intervalles réguliers.

PA : nasses autonomes fermantes.

ANNEXE 3.**TECHNIQUES DE PRÉLÈVEMENT****Y. GUENNEGAN et V. MARTIN (*)**

Au cours des treize campagnes à la mer du programme BIOGAS, de nombreux moyens techniques furent utilisés pour prélever ou observer la faune benthique et épibenthique ou pour mesurer les paramètres écologiques. Certaines de ces techniques sont originales ; d'autres ont été mises au point par les laboratoires nord-américains de WOODS HOLE (WHOI) et de SAN DIEGO (SIO). Le but de cette annexe est de décrire les caractéristiques techniques des différents engins utilisés dans ces campagnes de biologie abyssale ainsi que de souligner certains problèmes de mises en œuvre. Les différents points considérés sont les suivants :

— **Arts traînants**

- a) Drague épibenthique.
- b) Chalut à perche.
- c) Moyens de positionnement des arts traînants.

— **Engins ponctuels de prélèvement**

- a) Engins sur câble.
 - Carottiers Reineck et USNEL.
- b) Engins autonomes.
 - Nasses.
 - Pièges à particules.

— **Moyens d'observation**

- a) Troïka.
- b) RAIE.
- c) Caméra appâtée.

— **Expérimentation « in situ »**

Le module autonome de colonisation.

(*) IFREMER - Centre de Brest, BP 337, 29273 Brest Cedex, France.
Contribution IFREMER 17.

ANNEXE 3

1. ARTS TRAÎNANTS

1.1. DRAGUE ÉPIBENTHIQUE (HESSLER et SANDERS, 1967)

La drague utilisée au cours des missions du programme BIOGAS est celle décrite par HESSLER et SANDERS (1967). C'est une drague à patins de 2 m de longueur, 1,20 m de largeur et 0,40 m de hauteur. Grâce à sa symétrie dans le plan horizontal, elle peut travailler sur l'une ou l'autre de ses faces (fig. 1). L'ouverture rectangulaire (0,80 × 0,25 m) est équipée de couteaux orientables qui permettent de régler la profondeur de pénétration dans la couche superficielle. Des couteaux verticaux en position latérale protègent l'ouverture du refoulement de vase par les patins.

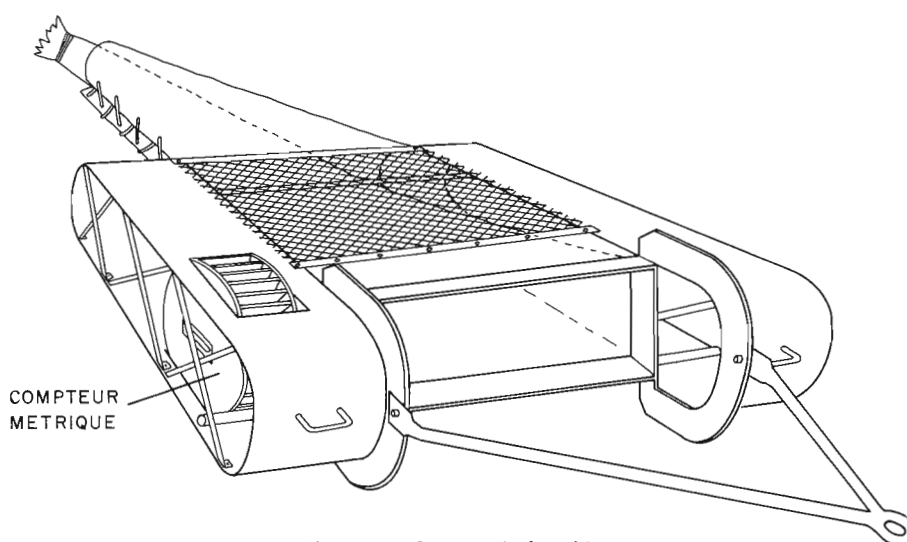


Fig. 1. — Drague épibenthique
(d'après HESSLER et SANDERS, 1967)

— Modifications effectuées

La poche de prélèvement est composée de deux parties de maillages différents. Ces deux parties sont réunies par un anneau métallique rigide sur lequel sont cerclées les deux parties de cette poche. La partie antérieure est constituée d'une soie nylon de 1 mm de vide de maille alors que la partie postérieure est constituée d'une poche de nylon de 0,5 mm de vide de maille. L'extrémité est fermée par un bouchon.

Afin d'éviter la contamination des prélèvements par la faune pélagique et de diminuer l'effet de lavage durant la remontée et lors de la récupération, l'entrée de la drague peut être fermée lorsqu'elle quitte le fond. La fermeture de la porte est actionnée par un accumulateur de pression (fig. 2). Avant la descente de la drague, la vessie (2) contenue dans l'accumulateur hydropneumatique (1) est gonflée à l'azote (pression de

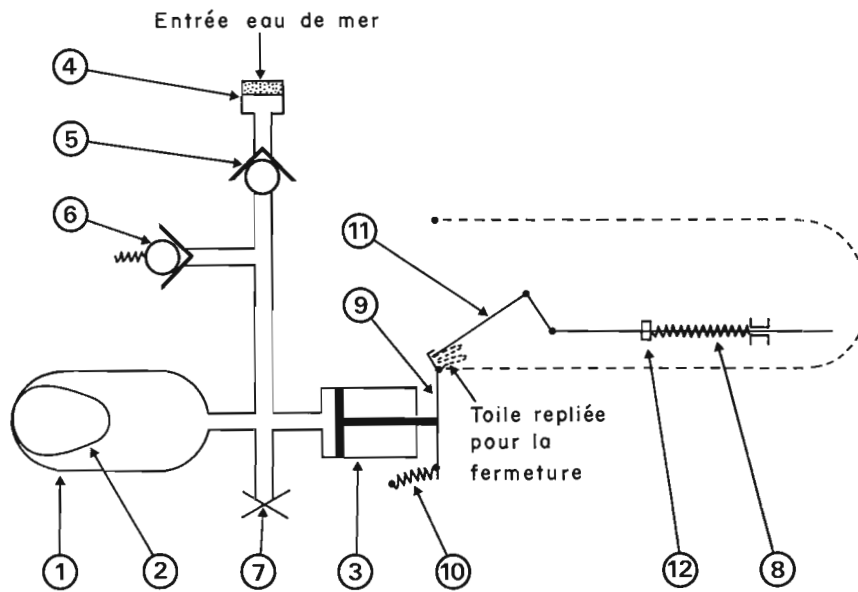
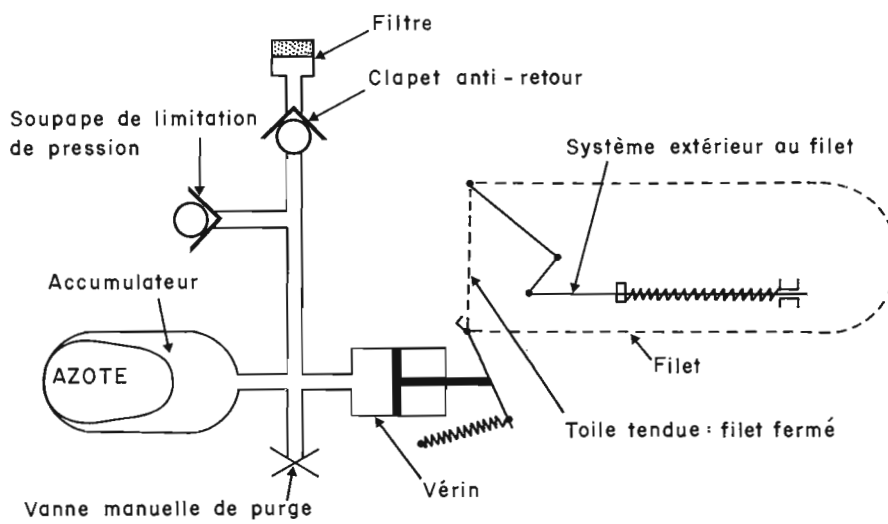
AVANT FERMETUREAPRES FERMETURE

Fig. 2. — Drague Sanders : système de fermeture de la porte

ANNEXE 3

gonflage 0-170 bars). Lors de la descente, l'eau pénètre dans le circuit à travers la crépine (4) et le clapet anti-retour (5), mettant ainsi en charge l'accumulateur. L'ensemble étant en équipression, le piston du vérin (3) demeure en position de repos. Dès que la remontée est amorcée, la différence de pression provoque le déplacement du piston lorsque cette différence est suffisante pour vaincre la force du ressort (10) ; il en résulte une fermeture du volet (11). La soupape de limitation de pression (6), tarée de 50 à 100 bars, permet de décharger l'accumulateur en lui évitant d'avoir à subir une pression critique. Lors du retour à bord, une vanne de purge manuelle permet de ramener la pression intérieure du circuit à la pression atmosphérique.

1.2. CHALUT À PERCHE

Au cours du programme BIOGAS, deux types de chaluts ont été employés successivement :

— *Le chalut BLAKE*

C'est un chalut double perche métallique symétrique de 3 m d'ouverture (VOSS, 1967). La poche du chalut est constituée d'un filet de 2 cm de vide de maille ; elle est terminée par un cul de 0,5 cm de vide de maille.

— *Le chalut à perche type HONFLEUR*

Il est utilisé sur les côtes françaises pour la pêche à la crevette et à la sole (fig. 3). La perche de bois, de section carrée (20 cm d'arête) mesure 6 m de longueur ; elle reçoit à chacune de ses extrémités un manchon en acier inoxydable sur lequel se fixe le patin métallique d'une hauteur de 0,50 cm ou 1 m. La poche est constituée de deux faces identiques dont l'inférieure est doublée (fig. 4). La taille des mailles décroît d'avant en arrière passant de 20 à 10 mm de vide de maille. La corde de dos est fixée à la perche par un transfilage. Sur la corde de ventre est fixée une chaîne qui traîne sur le fond, et sert de lest à l'engin. Un tablier de cuir épais est fixé sous le cul du chalut afin de le protéger de l'usure. A l'avant, et à la base des patins est maillée une patte d'oie de 16 m de côté. Un lest de 750 à 1 500 kg, suivant la profondeur d'immersion désirée, est fixé sur un câble de 50 m devant le chalut.

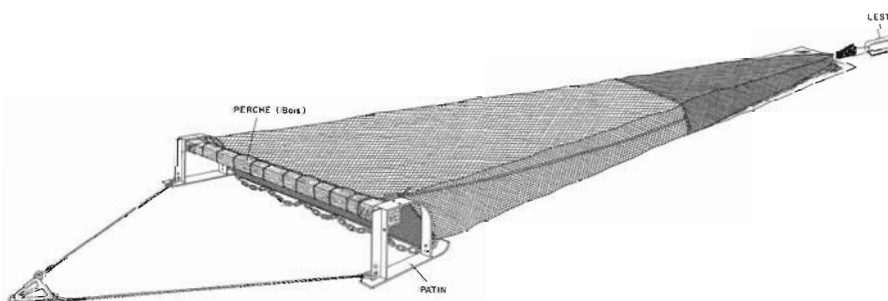


Fig. 3. — Chalut à perche

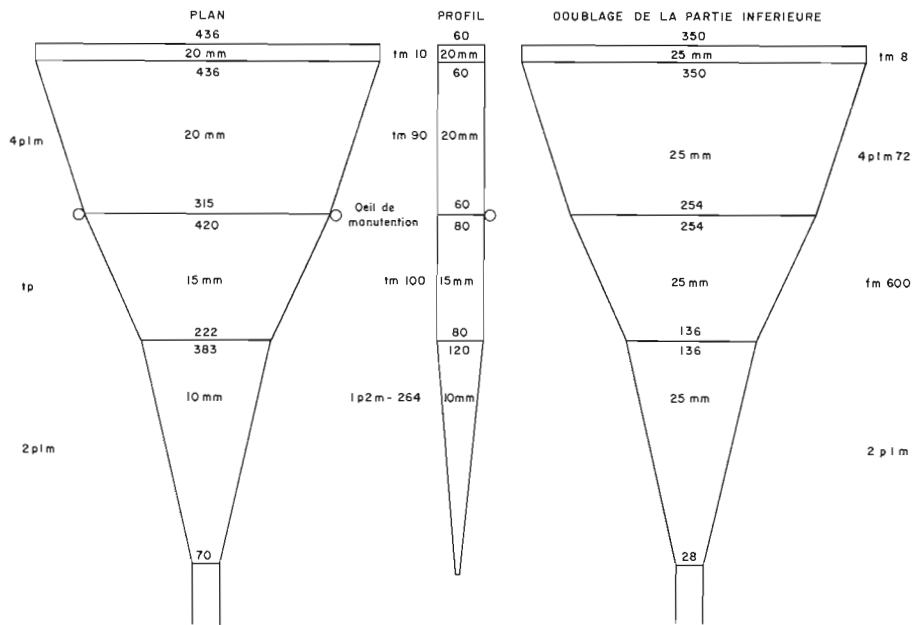


Fig. 4. — Plan du chalut

1.3. MOYENS DE POSITIONNEMENT DES ARTS TRAÎNANTS PAR RAPPORT AU FOND

— Le pingueur

La technique de dragage par grandes profondeurs pose de nombreux problèmes en particulier la connaissance des positions relatives de l'engin, du bateau et du fond. Le pinger, balise émettrice ultra sonore, placée sur le câble à proximité du lest ou de l'engin, fournit un signal unidirectionnel qui gagne la surface selon deux trajets, l'un direct, l'autre après réflexion sur le fond. La connaissance des temps de propagation (donc des distances) est obtenue par le calcul graphique à partir de l'enregistrement sur le sondeur. A partir de ces deux distances, et en faisant appel à une construction graphique simple, on peut tracer une série de points représentant le trajet dans l'eau puis sur le fond. La théorie de ce moyen de navigation a été exposée, par ailleurs, par LAUBIER *et al.* (1971).

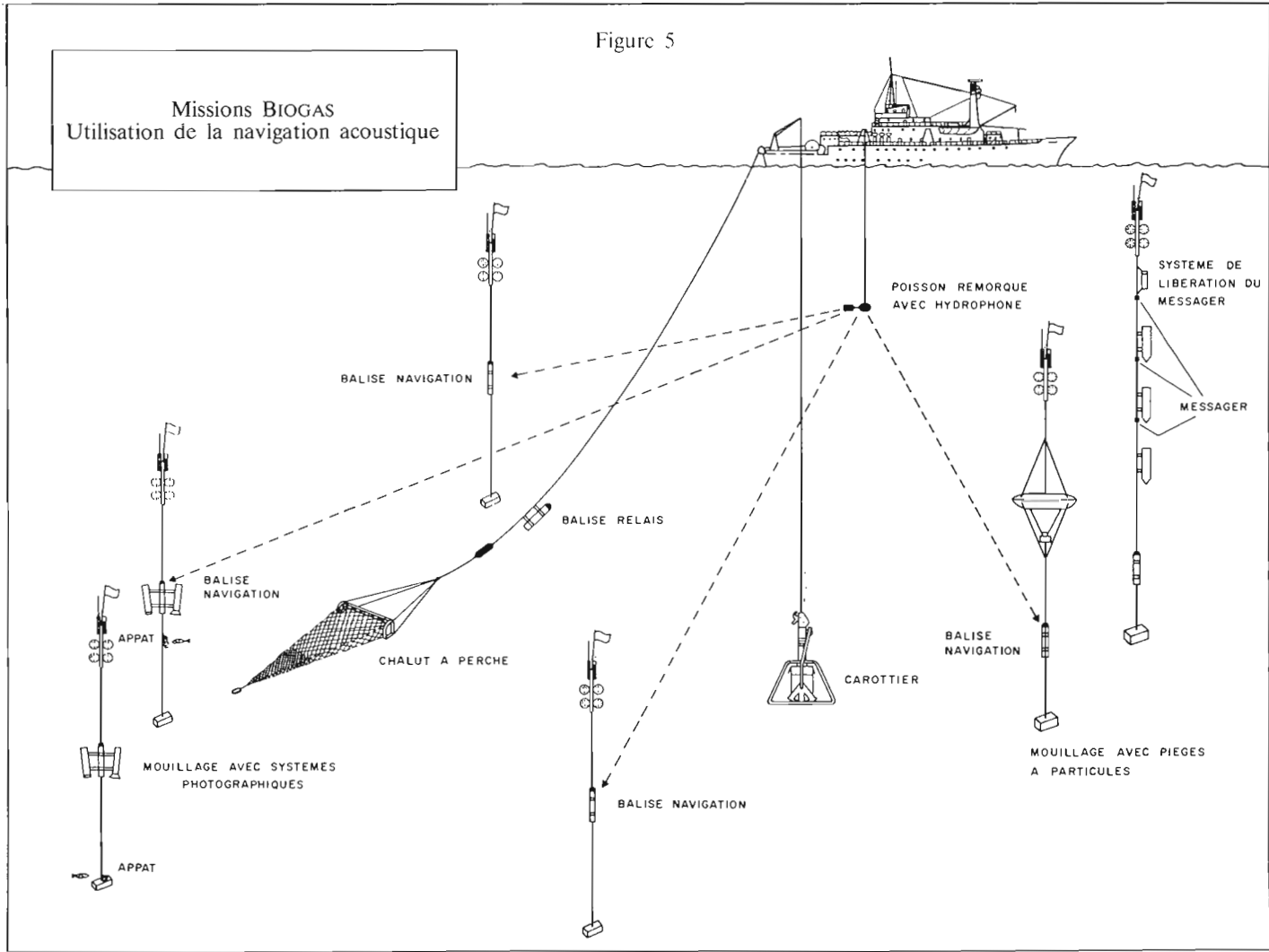
— La navigation acoustique (fig. 5)

a) Principe général

Un champ d'au moins trois balises acoustiques est mouillé à proximité du fond selon une géométrie définie en fonction du relief. Un interrogateur, situé sur le navire, émet une onde acoustique sinusoïdale très brève et

Missions BIOGAS
Utilisation de la navigation acoustique

Figure 5



perçoit celles émises en réponse par les autres balises. Le temps écoulé entre l'émission par le bateau et la réception de l'onde émise par la balise et la vitesse moyenne de propagation du son dans l'eau sont les deux paramètres qui permettent de déterminer la distance entre le bateau et la balise. La détermination d'au moins trois distances permet de localiser précisément le navire à tout instant (1 à 5 m dans le cas du NAVIS AUTOCAL).

b) *Mise en œuvre*

Après avoir mouillé le champ de balises (Systèmes autonomes), on effectue dans un premier temps une calibration permettant de déterminer précisément la distance entre chaque balise et leurs immersions ; ces paramètres sont mis en mémoire dans le calculateur de bord. Dans un deuxième temps, on effectue l'orientation du système qui permet de situer l'ensemble par rapport au N. géographique. Le navire est alors positionné dans le champ de balises et son déplacement est suivi sur une table traçante. En temps différé, la position absolue de chaque balise est obtenue par un recalage des balises en fonction de l'ensemble des données « satellite » collectées pendant les opérations. Une balise « engin » placée à proximité de l'engin de prélèvement permet de suivre son trajet en temps réel sur la table traçante.

Au cours du programme BIOGAS, trois systèmes différents ont été utilisés : NAVIS AUTOCAL, CSF 1 et OCEANO INSTRUMENTS.

2. ENGINES PONCTUELS DE PRÉLÈVEMENT

2.1. ENGINES SUR CÂBLE

L'étude de la répartition de la faune de petite taille et de sa distribution, ainsi que celle de la matière organique et de la bioturbation ont nécessité l'emploi d'engins ponctuels de prélèvement : les carottiers REINECK (REINECK, 1958) et USNEL (HESSLER et JUMARS, 1974) ont été largement utilisés au cours des missions BIOGAS. Les deux engins sont fondés sur un principe de fonctionnement très voisin mais différent par la surface de prélèvement : 600 cm² pour le premier, 2 500 cm² pour le second. La description effectuée ici est commune aux deux appareils par contre seul le principe de la mise en œuvre de l'USNEL sera développé ici.

a) *Description du préleveur* (fig. 6)

Il est constitué de deux parties principales : le bâti (1) et la colonne (2). Le bâti est formé d'un trépied permettant de reposer l'ensemble sur le pont et d'un système à la cardan permettant la jonction avec la colonne. Celle-ci est composée de trois éléments : dans sa partie supérieure, le système de déclenchement (3), dans sa partie médiane, le tronc de la colonne (2) contenant le lest et coulissant dans le cardan du trépied, enfin, dans sa partie inférieure, la boîte de prélèvement (4) sur laquelle s'articule un couteau (5) qui la clôt lors de la fermeture après le prélèvement.

ANNEXE 3

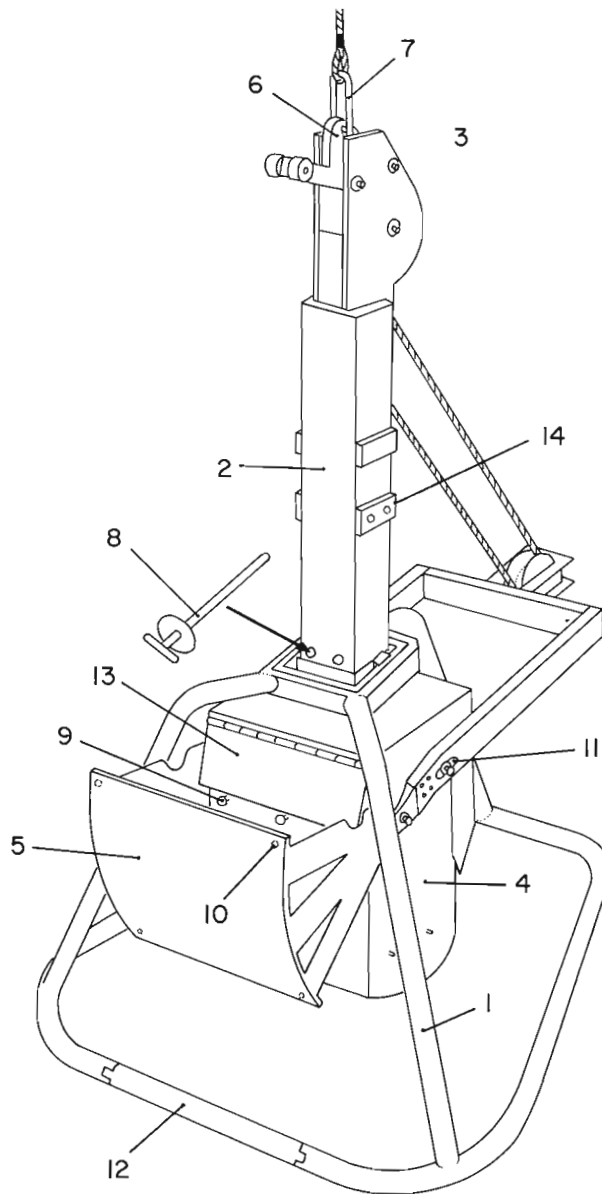


Fig. 6. — Carottier USNEL

b) *Principe de l'appareil* (fig. 7, 1 à 4)

Le carottier, suspendu au câble, est descendu en position ouverte, le levier du couteau (fig. 6, 5) étant à l'horizontale. A l'arrivée sur le fond (fig. 7, 2), la traction de la maille (fig. 6, 7) sur le crochet basculant (fig. 6, 6) s'annule et celui-ci pivote. La colonne et donc la boîte de prélèvement s'enfoncent dans le sédiment. La mise en tension au câble (fig. 7, 3 et 4) permet la fermeture de la boîte.

c) *Modifications effectuées*

- Le système de déclenchement original a été simplifié et remplacé par un crochet basculant lors de l'annulation de la tension.
- Le couvercle de fermeture de la boîte qui était à l'origine glissé entre le couteau et la boîte a été rendu solidaire du couteau par quatre vis.
- Le trépied a été modifié par l'ouverture d'un de ses côtés (fig. 6, 12) permettant ainsi l'approche d'un chariot élévateur hydraulique.

2.2 ENGINES AUTONOMES

— *Les nasses*

L'utilisation des arts traînants ne permet pas une capture efficace des animaux épibenthiques. En effet, chaluts et dragues sont très sélectifs du fait des phénomènes d'évitement et peu efficaces à cause des faibles densités rencontrées. Depuis les campagnes de l'« Hironnelle » du Prince ALBERT de MONACO, des nasses sont utilisées pour l'étude des animaux carnivores en grande profondeur.

a) On peut citer pour mémoire ici, les nasses sur orin employées au cours des missions BIOGAS III, IV et V : il s'agit de casiers prismatiques de 2 m d'arête, inspirés de ceux du prince ALBERT de MONACO. L'armature est constituée de tubes en PVC et est recouverte par un filet de 14 mm de vide de maille (RANNOU et NOUGIER, 1974). Ce type de nasse est mouillé sur un orin de nylon de Ø 14 mm qui est matérialisé en surface par un flotteur.

- *Inconvénients* : Les opérations de mouillage et de récupération sont longues : 6 à 8 heures pour une profondeur de 3 000 m. La nasse peut être traînée sur le fond par action de courants, même faible sur l'orin. Ainsi, au cours de la mission BIOGAS III, une nasse a collecté une grande quantité d'animaux sessiles (ascidies, annélides, bryozoaires, hydraires).

Ces inconvénients nous ont conduit à réaliser des systèmes autonomes de capture.

b) *Nasse caméra autonome* (fig. 8)

Une nasse cubique en alliage léger, d'un volume de 8 m³, est équipée d'un largueur acoustique (AMF) et d'un système de prises de vues photographiques (EDGERTON). Le largueur acoustique peut libérer un lest de descente sur ordre acoustique de la surface. Le lest, formé d'un bloc d'acier, est relié à une chaîne de 100 kg qui freine la descente lors de l'approche du fond. La flottabilité de l'ensemble est assurée par 40 sphères de pyrex résistant à la pression et de 6 l de flottabilité (CORNING GLASS). Cette flottabilité permet une vitesse de remontée de l'ensemble de 0,6 m/s

ANNEXE 3

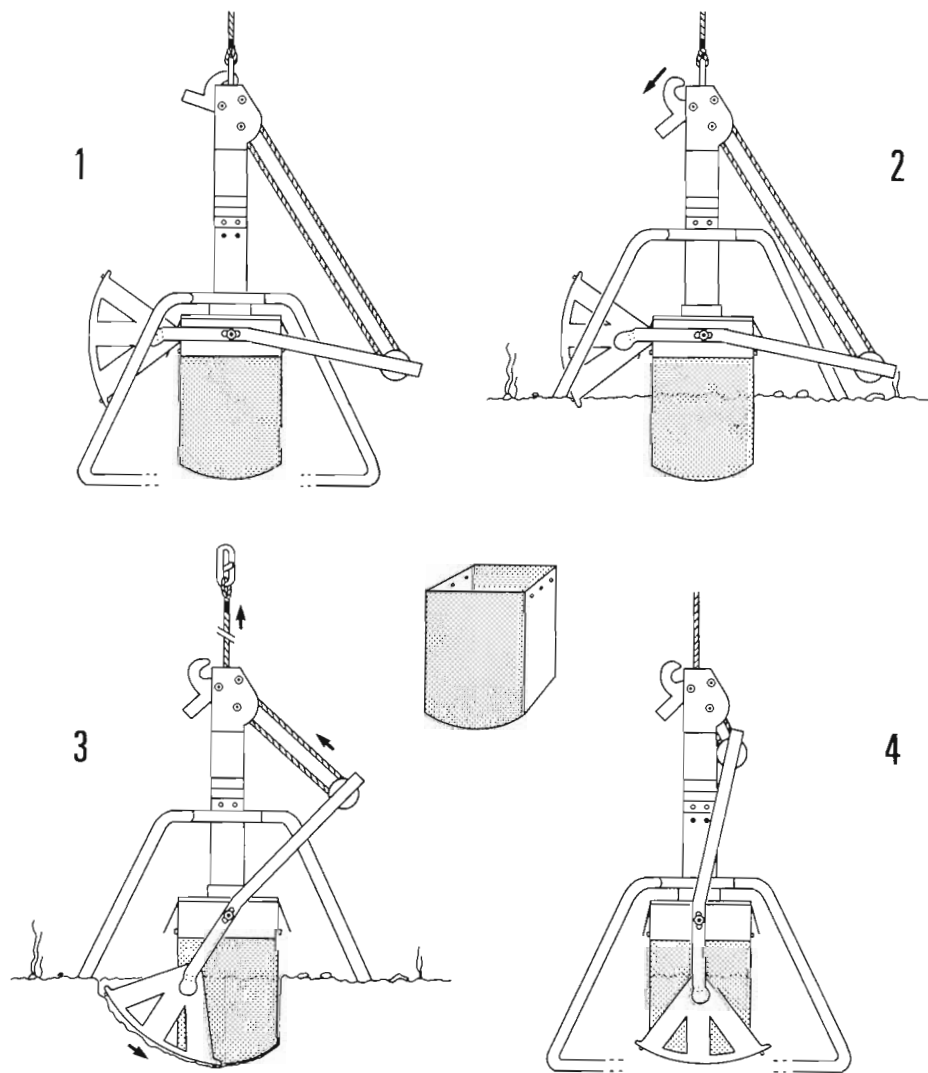


Fig. 7. — Principe de fonctionnement du carottier USNEL

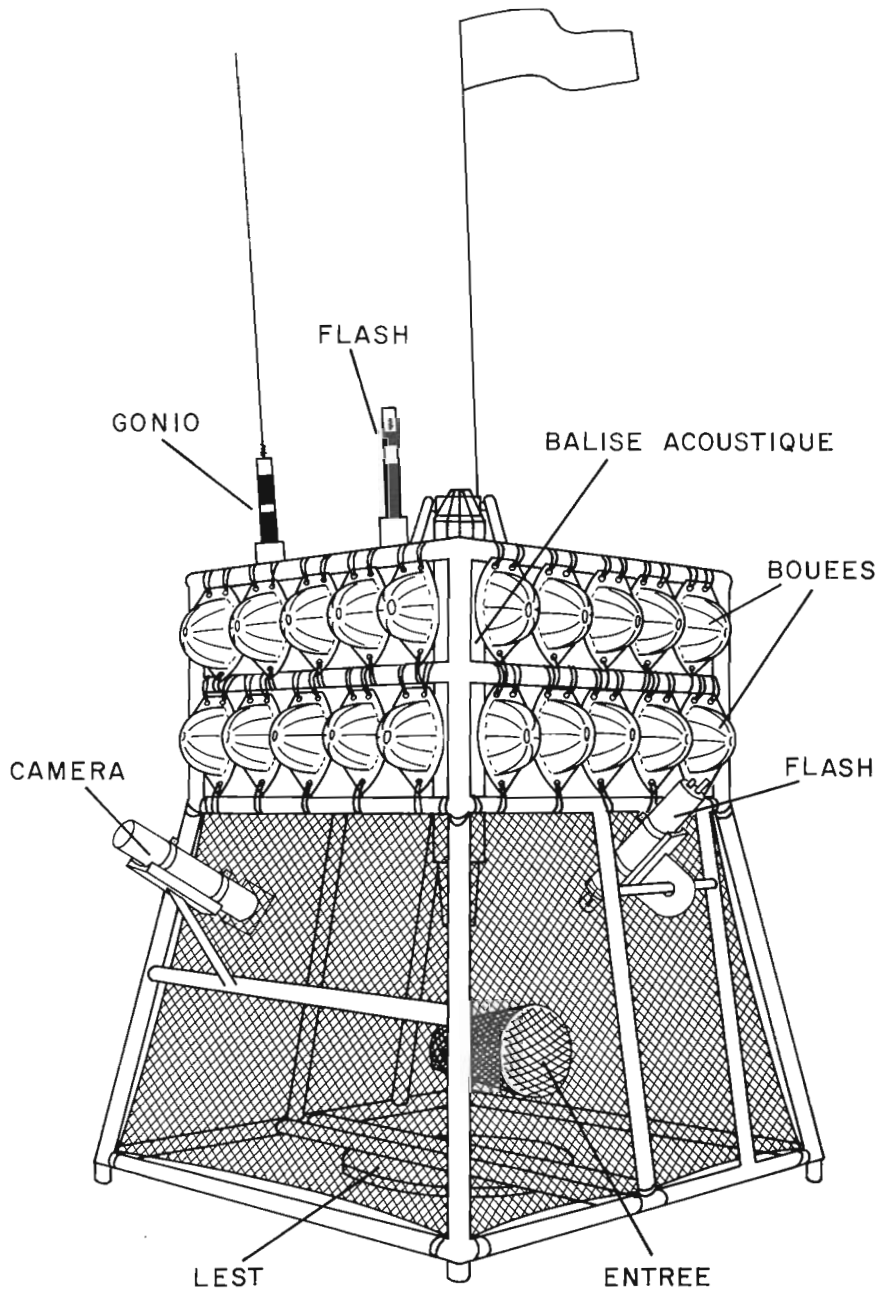


Fig. 8. — Nasse caméra

ANNEXE 3

après largage du lest. Le bâti, en tubes « AG4 » est doublé d'une nappe de filet de maille 20 mm. Une entrée unique, tronconique, d'un diamètre intérieur de 24 cm est placée au centre d'une des faces de la nasse. Sur le côté est fixé l'appareil photographique, associé à un flash, qui permet de réaliser une série de 500 clichés en couleur de l'entrée et d'une partie de la nasse. Les photographies sont prises avec une fréquence d'une vue toutes les trois minutes. A l'intérieur de cette grande nasse sont disposées des petites nasses constituées de bouteille au goulot inversé et permettant la capture de carnivores de petite taille.

- *Inconvénients* : Coût élevé et mise en œuvre complexe diminuent les possibilités de réplication des opérations.

c) *Nasses autonomes sur largueur « magnésium »*

Le modèle décrit dans la figure 9 est de plus petite taille que le précédent (1 m³) mais, comme lui, il est réalisé en AG4 ; il est en forme de pyramide tronquée. Le largage du lest est assuré par la lyse d'un barreau de magnésium au cours du temps. Ce barreau retient l'extrémité d'un piston qui est poussée par un ressort (fig. 10). L'autre extrémité du piston retient la partie distale d'un bras de levier qui assure la rétention du lest (fig. 11). Au contact de l'eau de mer, l'électrolyse diminue la résistance du barreau jusqu'à ce que le piston puisse le briser, libérant ainsi le lest. Dans les conditions d'utilisation du programme BIOGAS, ce temps est d'environ 15 heures. Les autres caractéristiques de la nasse (filet, ouverture, nasses accessoires...) sont comparables à celles de la nasse caméra autonome. La flottabilité placée 10 m au-dessus de la nasse est assurée par deux flotteurs (CORNING GLASS) de 24 l chacun. Une balise goniométrique, un flash (OAR) ainsi qu'un pavillon rouge permettent une localisation aisée en surface.

d) *Piège autonome*

Un autre type de trappe a été développé pour permettre le libre accès des carnivores vers l'appât (fig. 12). Cette trappe est de forme parallélépipédique d'un volume de 0,8 m³. Lorsque la trappe est ouverte, le filet est replié sur lui-même. La fermeture de la trappe se réalise sous l'action de quatre sandows lors de la rupture du barreau de magnésium selon la séquence décrite plus haut.

e) *Nasses orientables à Amphipodes* (INGRAM et HESSLER, sous presse)

Un dernier type de nasse a été utilisé au cours des missions BIOGAS XI et ECOGAS pour la capture des Amphipodes carnivores ou nécrophages (fig. 13). Ce modèle a été mis au point à la SCRIPPS INSTITUTION of OCEANOGRAPHY et a été employé sans aucune transformation.

— *Pièges à particules*

Ces appareils servent à l'étude du flux particulaire vertical provenant de la zone photique et provoquant un apport organique important dans les fonds abyssaux. Il s'agit d'un ensemble autonome (fig. 14), mouillé pour des durées de quelques jours à plusieurs mois. La méthode de prélèvement est fondée sur la concentration par une structure conique de la matière

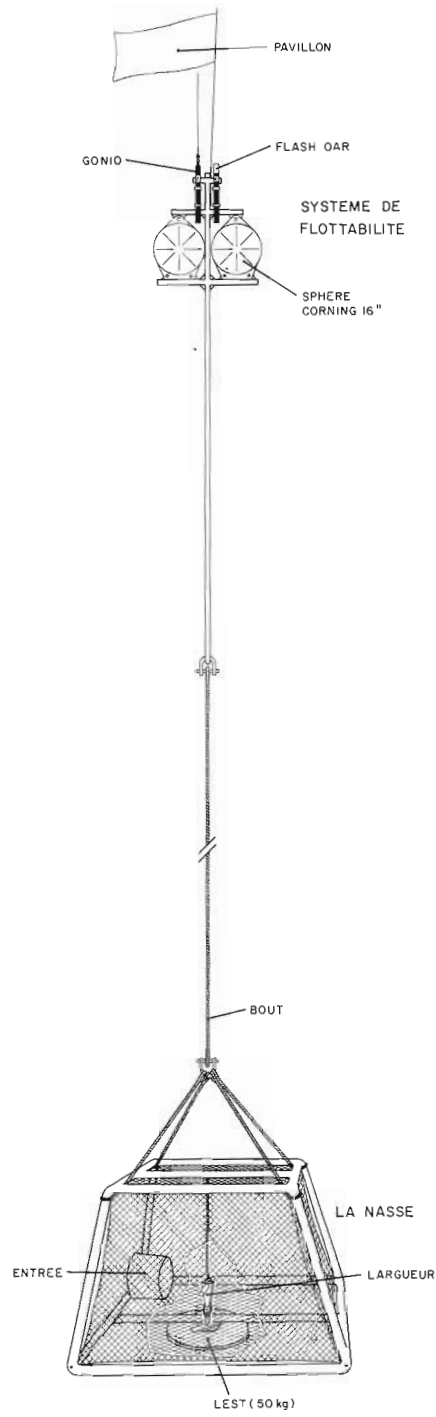


Fig. 9. — Nasse autonome sur largeur de magnésium

ANNEXE 3

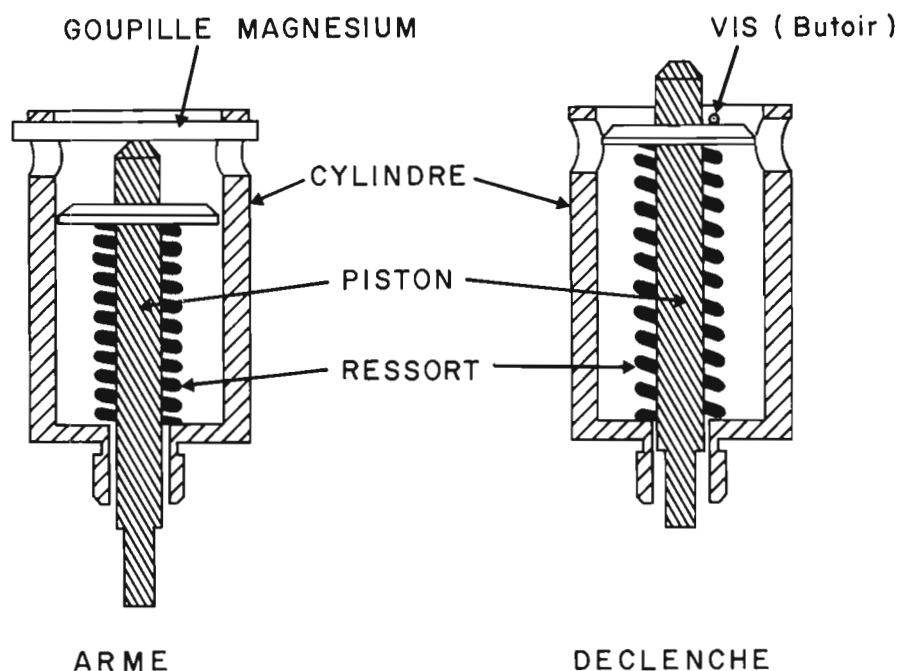


Fig. 10. — Système de déclenchement au magnésium

particulière à l'intérieur d'un collecteur. Chronologiquement, trois versions de piège à particule se sont succédées.

a) La première (fig. 15) est constituée par un disque lenticulaire en AG de 2 m de diamètre afin de diminuer les turbulences au niveau du bord d'attaque pour des courants horizontaux inférieurs à 50 cm/s. Un nid d'abeille en aluminium prévient les remises en suspension des particules collectées. A la descente, le piège est rempli d'eau de mer filtrée sur $45 \mu\text{m}$ afin de diminuer la contamination par les particules de surface. A la fin de l'opération, un vérin pyrotechnique commandé par horloge (fig. 16) libère les deux portes semi-circulaires qui assurent la fermeture du piège. L'ordre de largage du lest est indépendant de la fermeture des portes.

b) Dans la deuxième version (fig. 17), la structure du piège est réalisée en résine polyester et le nid d'abeille en PVC. L'ouverture supérieure du piège est de forme carrée (1 m^2). La dimension des cellules du nid d'abeille est de 5 cm d'arête et de 20 cm de profondeur. La fermeture du piège, placée sous le nid d'abeille est constituée d'un ensemble de volets métalliques (fig. 17). Un vérin pyrotechnique, actionné par une horloge (fig. 16), déclenche simultanément la fermeture de la porte et du récipient collecteur par un bouchon conique (fig. 18). Comme précédemment, lors du mouillage, le piège est rempli d'eau filtrée.

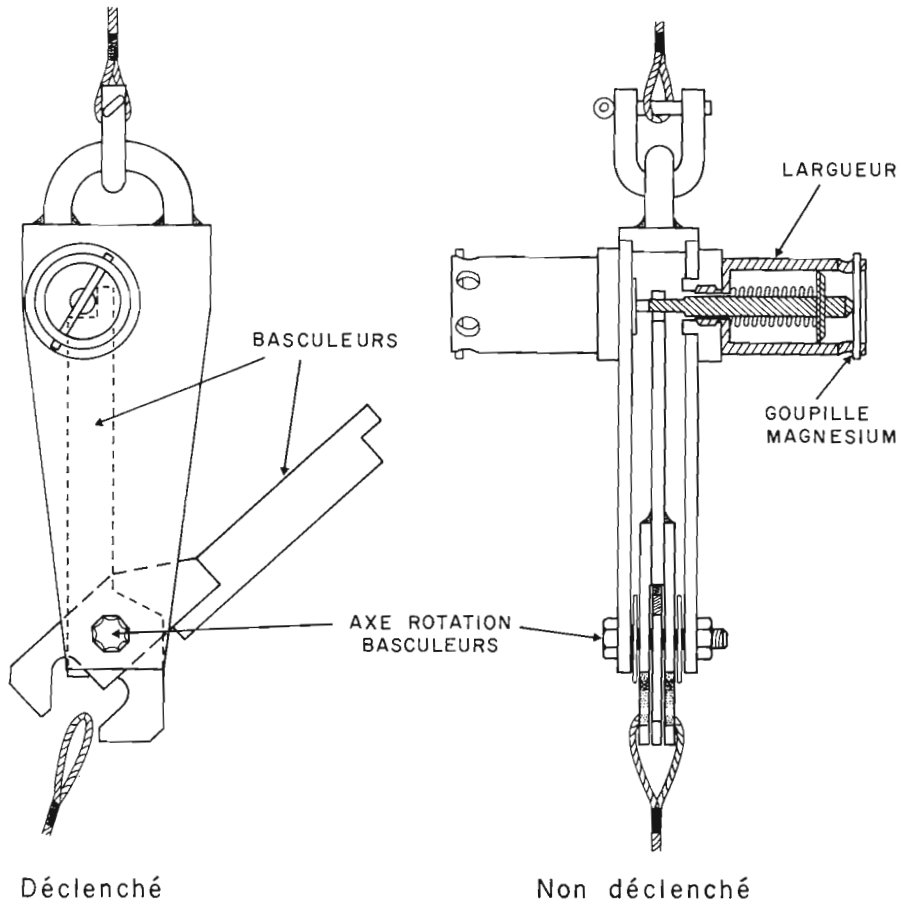


Fig. 11. — *Système de largage du lest des nasses autonomes*

ANNEXE 3

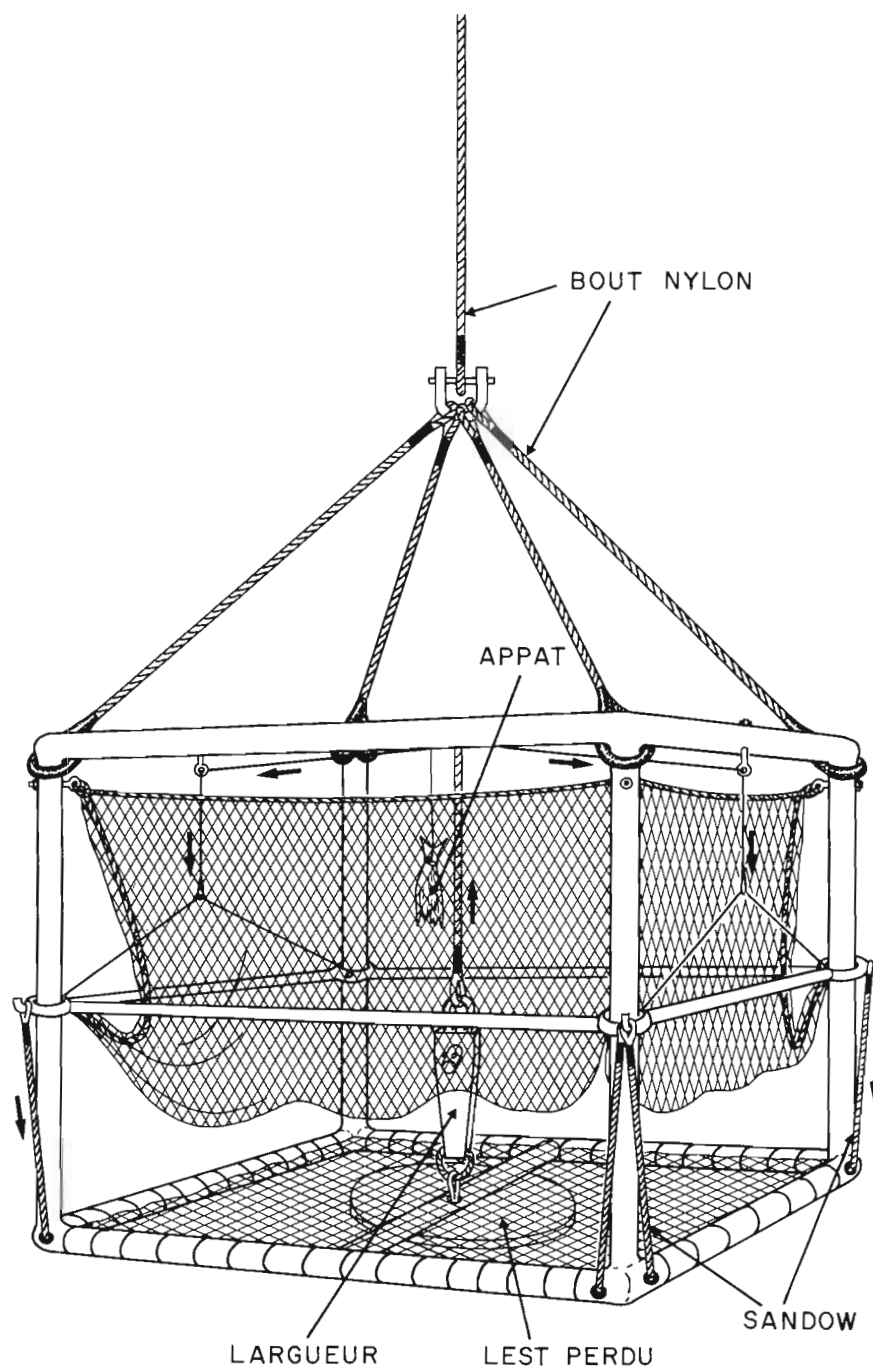


Fig. 12. — Nasse fermante

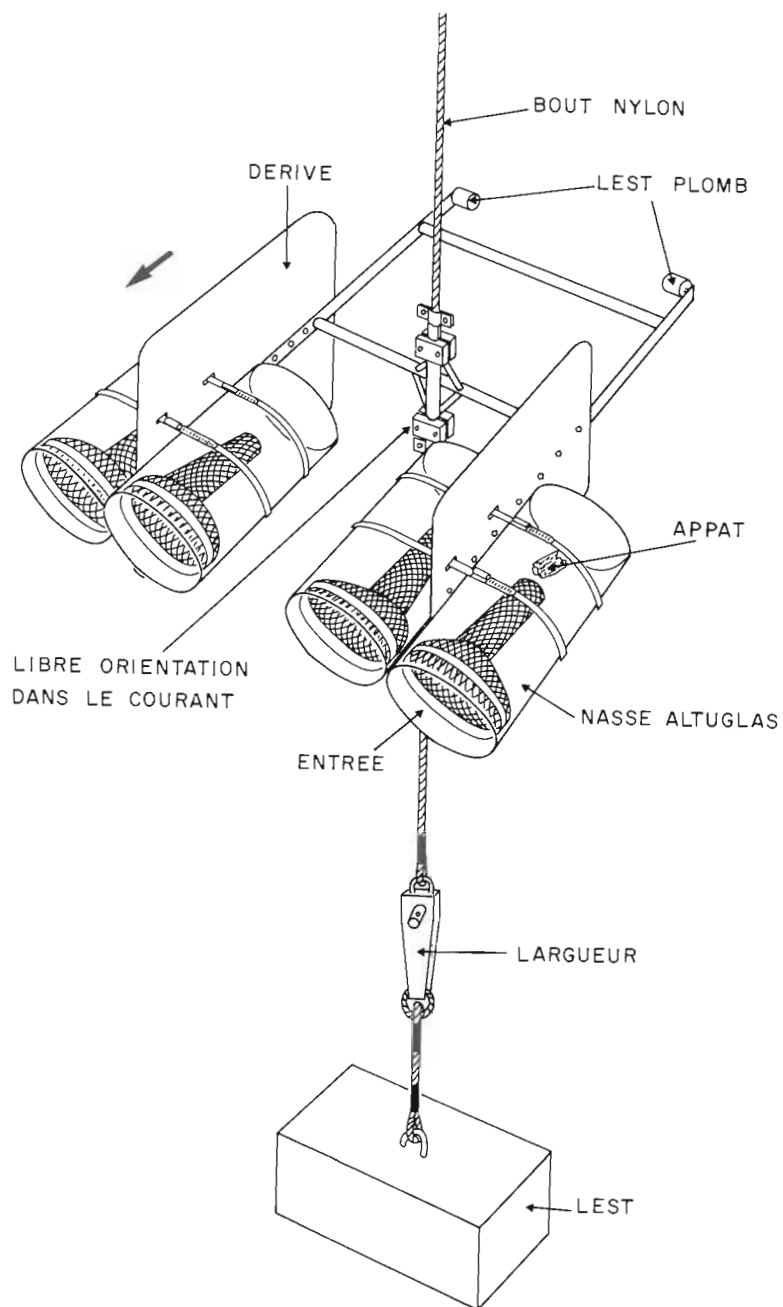


Fig. 13. — Nasse S.I.O.
(d'après C. INGRAM)

ANNEXE 3

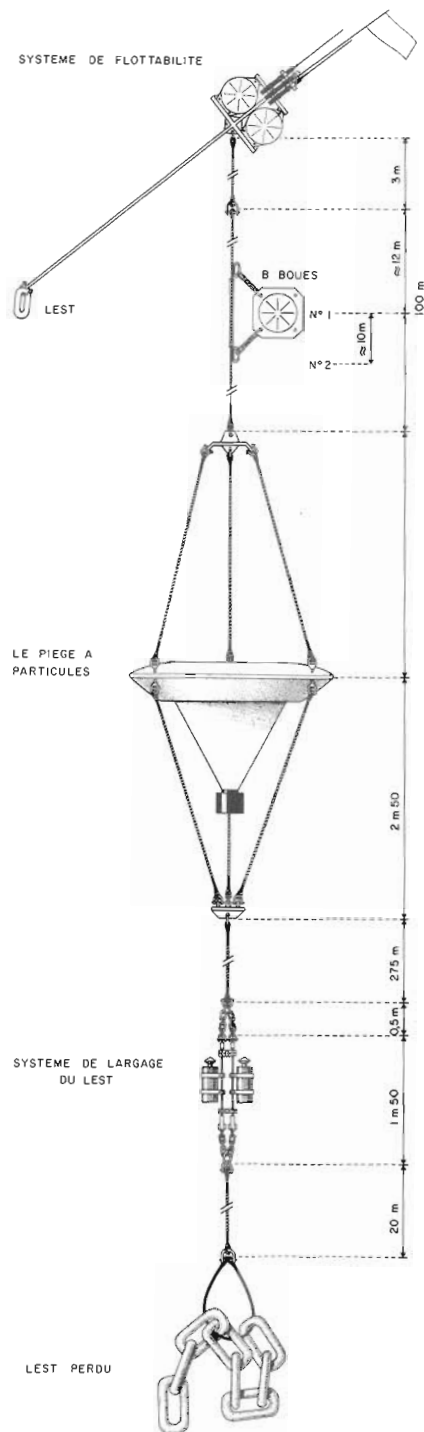


Fig. 14. — Piège à particules

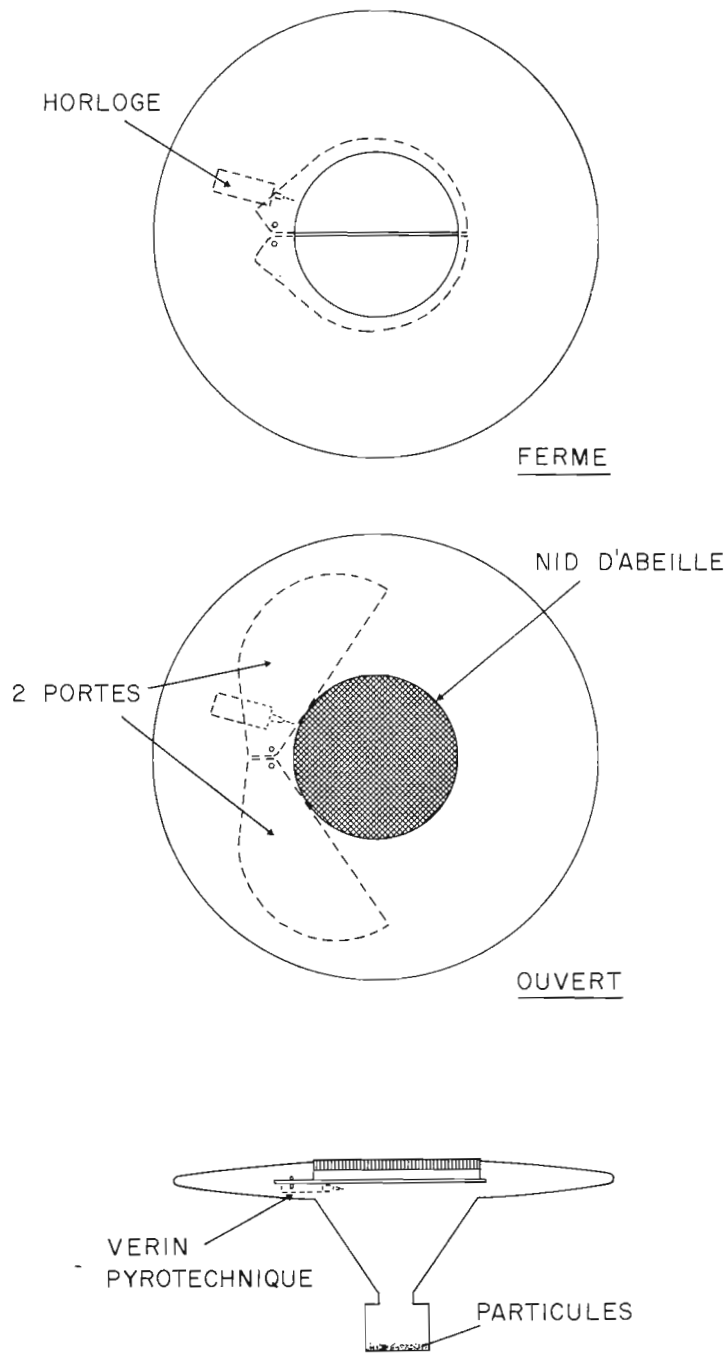


Fig. 15. — Piège à particules (1^{re} version)

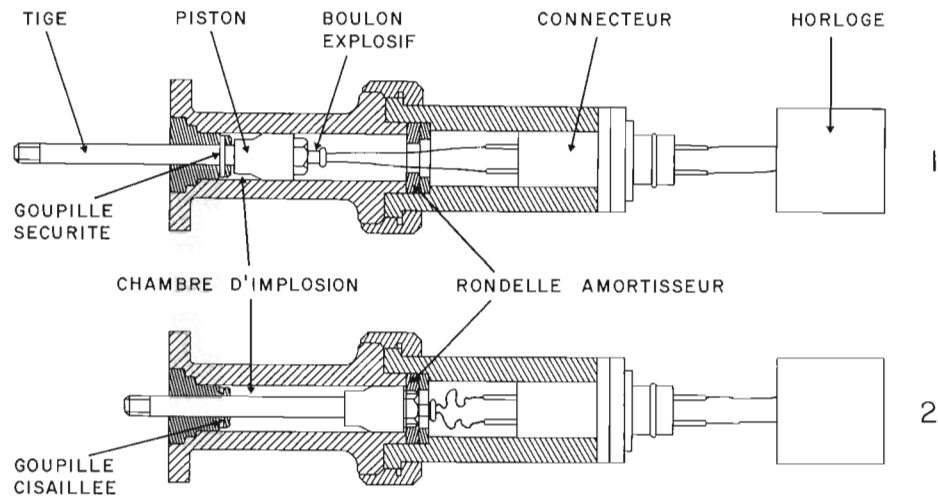


Fig. 16. — Vérin pyrotechnique (1 : armé - 2 : déclenché)

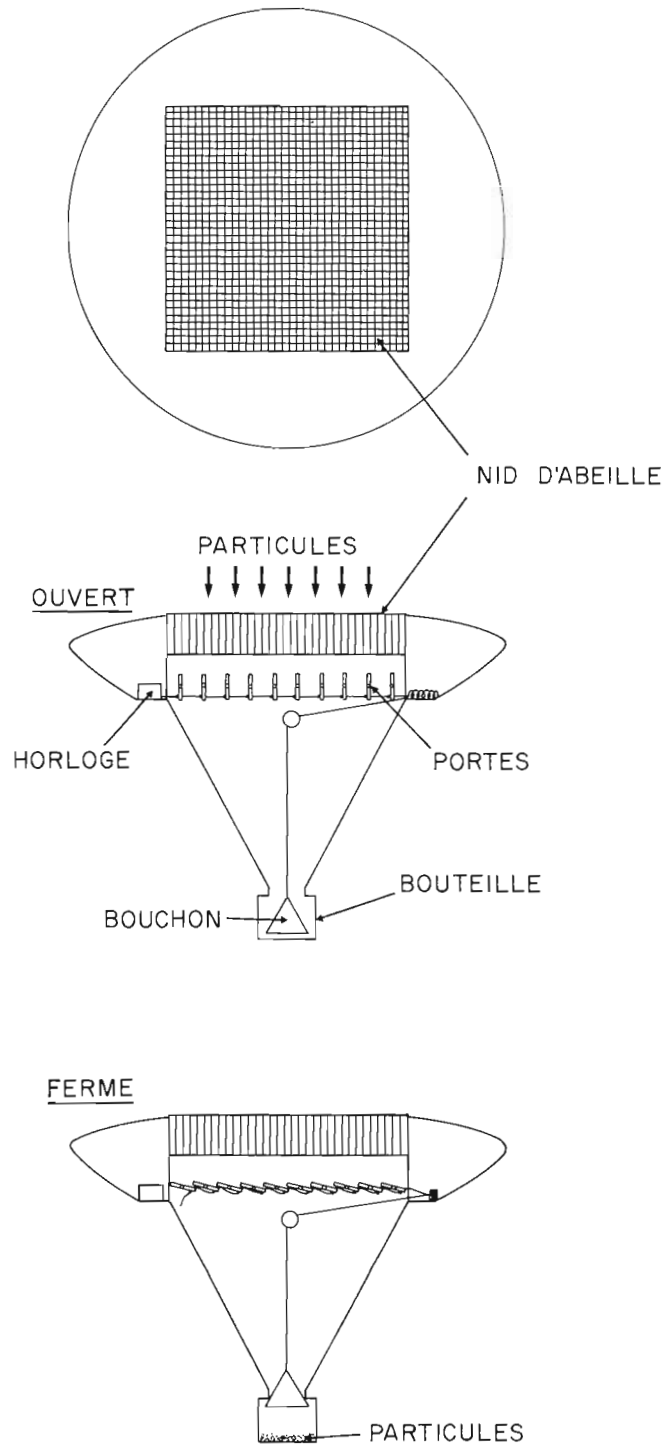


Fig. 17. — Piège à particules (2^e version)

ANNEXE 3

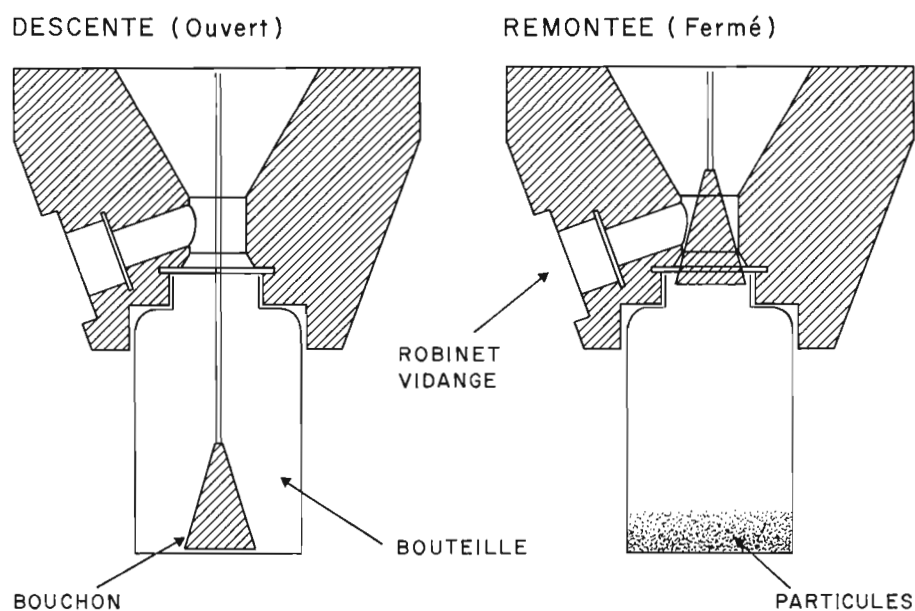


Fig. 18. — Piège à particules : (2^e version)
Système de fermeture du collecteur

c) La *troisième version* conserve les caractéristiques générales de la deuxième excepté la fermeture à volets (fig. 19). La fermeture est assurée dans ce cas par un déplacement séquentiel du récipient collecteur selon trois positions le long d'une glissière (fig. 20). A la mise à l'eau, et au cours de la descente, le récipient est décalé par rapport à l'entonnoir et l'eau circule librement de part et d'autre de l'engin (fig. 20, position 1). Sur le fond, après une résidence de quelques heures, un barreau de magnésium libère le récipient qui, sous l'action d'un tendeur, vient se placer à l'extrémité de l'entonnoir (fig. 20, position 2). Avant la remontée, au temps programmé sur l'horloge, le déclenchement du vérin pyrotechnique permet le glissement du collecteur en position fermée (fig. 20, position 3). Le prélèvement est ainsi isolé et ne peut être ni contaminé, ni lavé. La mise à l'eau de ce type de piège se fait sans remplissage préalable d'eau.

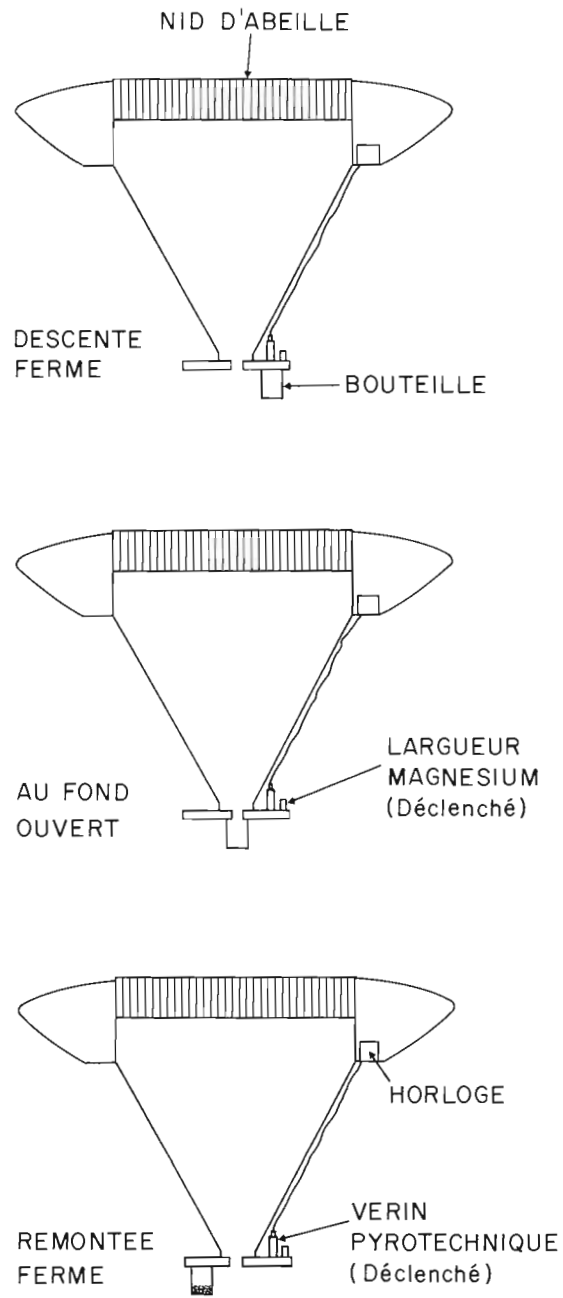


Fig. 19. — Piège à particules : (3^e version)

ANNEXE 3

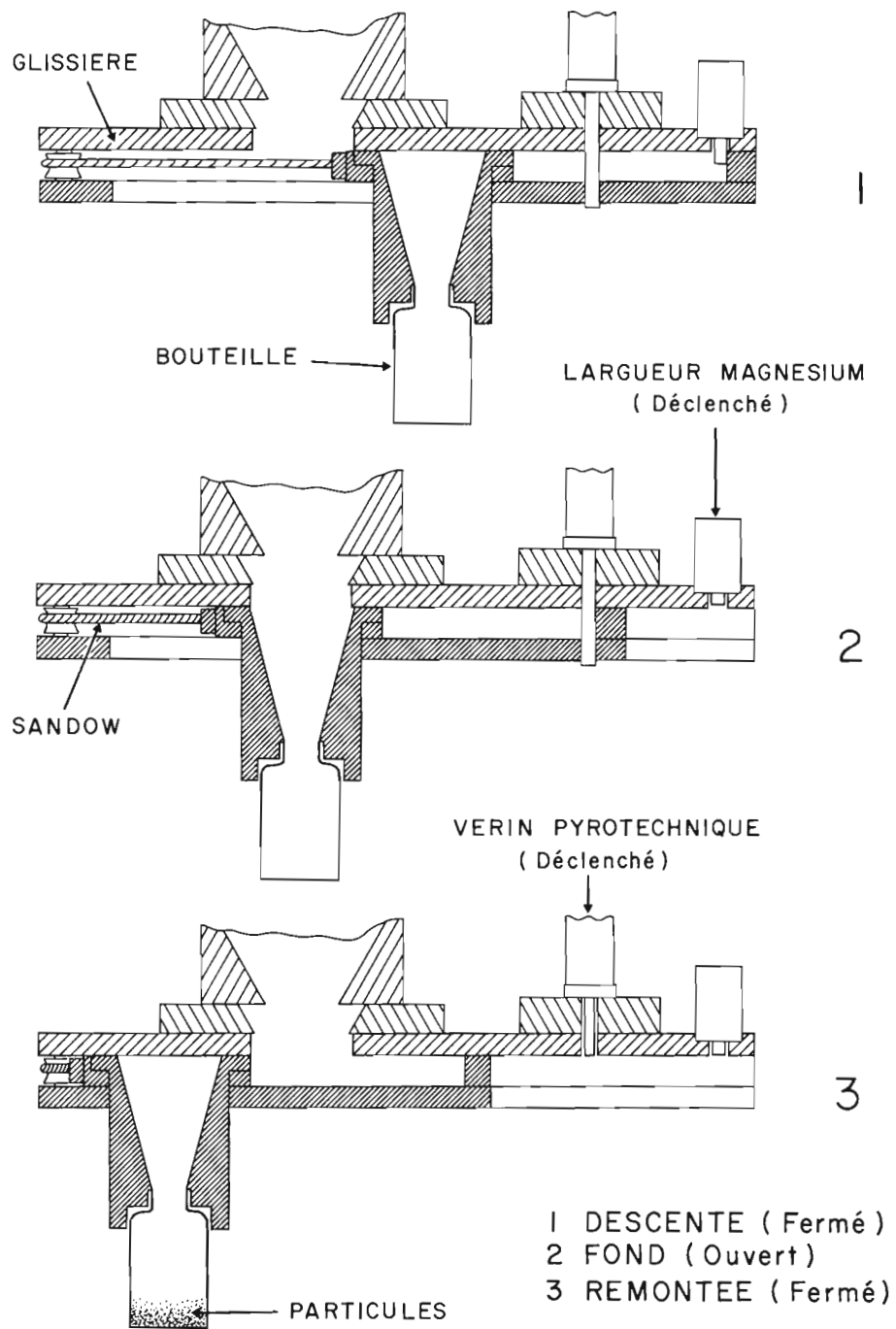


Fig. 20. — Piège à particules : (3^e version)
Système de fermeture du collecteur

3. MOYENS D'OBSERVATION

3.1. TROÏKA

La photographie des fonds sous-marins connaît depuis quelques années, un développement important. Elle permet l'observation de la faune épigée, des faciès sédimentaires, des figures de bioturbations...

La troïka est un traîneau équipé d'un système de prise de vues automatique et d'un flash. Il a été imaginé par COUSTEAU et EDGERTON, utilisé avec succès sur les laves chaotiques de la dorsale médio-atlantique et brièvement décrit par LABAN, PÉRÈS et PICARD (1963). D'un poids de 600 kg, il est tracté sur le fond à des vitesses de l'ordre d'un nœud. La caméra et le flash électronique sont placés à l'avant de la troïka (fig. 21) et

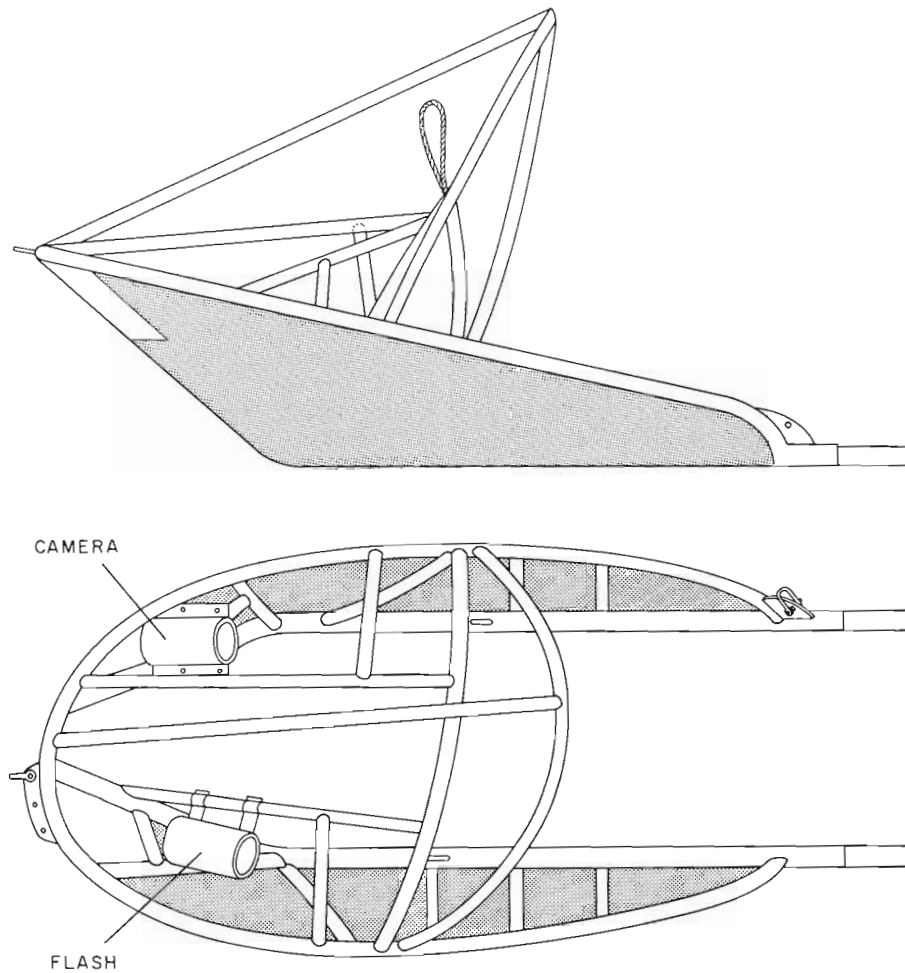


Fig. 21. — Troïka

ANNEXE 3

sont protégés par des arceaux métalliques d'éventuels chocs. La forme du traîneau a été conçue pour éviter l'accrochage ; de plus, l'arceau asymétrique supérieur permet le retour à la position normale en cas de retournement. Le point de traction est décentré afin que le câble ne soit pas dans le champ de la caméra. En cas de croche, une bosse cassante maillée entre le point de traction et la fune peut céder ; un câble est maillé entre celle-ci et le patin arrière droit permettant ainsi de dégager la troïka. Les caméras EDGERTON et BENTHOS ont été employées successivement. La prise de vue est oblique ; la mise au point de la caméra est faite à 3,50 m et la surface photographiée peut être estimée à 5 m². Une inclinaison plus forte de la caméra restreint le champ photographié (2,50 m²) mais, met bien en évidence les micro-reliefs. Cette configuration a été employée au cours des campagnes BIOGAS VIII et BIOGAS X.

3.2. LE POISSON RAIE II

L'étude de la distribution quantitative de la mégafaune sessile ou peu mobile ainsi que l'analyse des figures de bioturbation ont nécessité une prise de vue dont la surface était mieux définie que dans le cas de la troïka. C'est pourquoi, au cours de la mission BIOGAS XI, le poisson RAIE (Remorquage Abyssal d'Instruments d'Exploration) équipé d'un ensemble « sondeur + système de prise de vues » a été préféré à la troïka (fig. 22). Le châssis en acier, stabilisé en moyenne à 3 m du fond, est équipé d'un ensemble photographique BENTHOS (caméra 377, 2 flashes 383). A chaque prise de vue est associée une chambre de données numériques à 16 chiffres qui indiquent l'heure, le jour de l'année, le numéro de la photographie, l'altitude en mètres par rapport au fond. La connaissance de l'altitude de la prise de vue permet d'estimer la surface photographiée. La prise de vue est sub-verticale (fig. 22), la caméra étant inclinée de 10°. Pour une altitude de 3 m, la surface photographiée est de 7 m². L'altitude du poisson RAIE, par rapport au fond, est contrôlée en temps réel de la surface grâce à la réception de l'émission PINGER.

3.3. CAMÉRA APPÂTÉE

Afin d'essayer de quantifier les populations de poissons carnivores et d'étudier leur comportement, un système de prise de vues automatique a été associée à un appât selon la technique proposée par SESSIONS *et al.* (1968). Le châssis (fig. 23) est une structure tubulaire en aluminium réalisée par l'assemblage de deux cadres parallèles. Ce châssis supporte la caméra et le flash («BENTHOS»), le largueur acoustique (AMF ou Océano-Instruments) doublé par un système de sécurité constitué d'une horloge et d'un vérin pyrotechnique (fig. 16). Un compas, associé à un encodeur peut être associé pour orienter chaque prise de vue. Le système photographique («BENTHOS» modèle 372 et 382) permet la prise d'environ 1 500 vues pour un film support mince. Ceci permet un enregistrement durant 60 heures avec une cadence d'une photographie toutes les 2 minutes. A chaque photographie est associée une chambre de données 16 digits permettant de visualiser le temps (H, M, S), le jour, le n° du film, le cap.

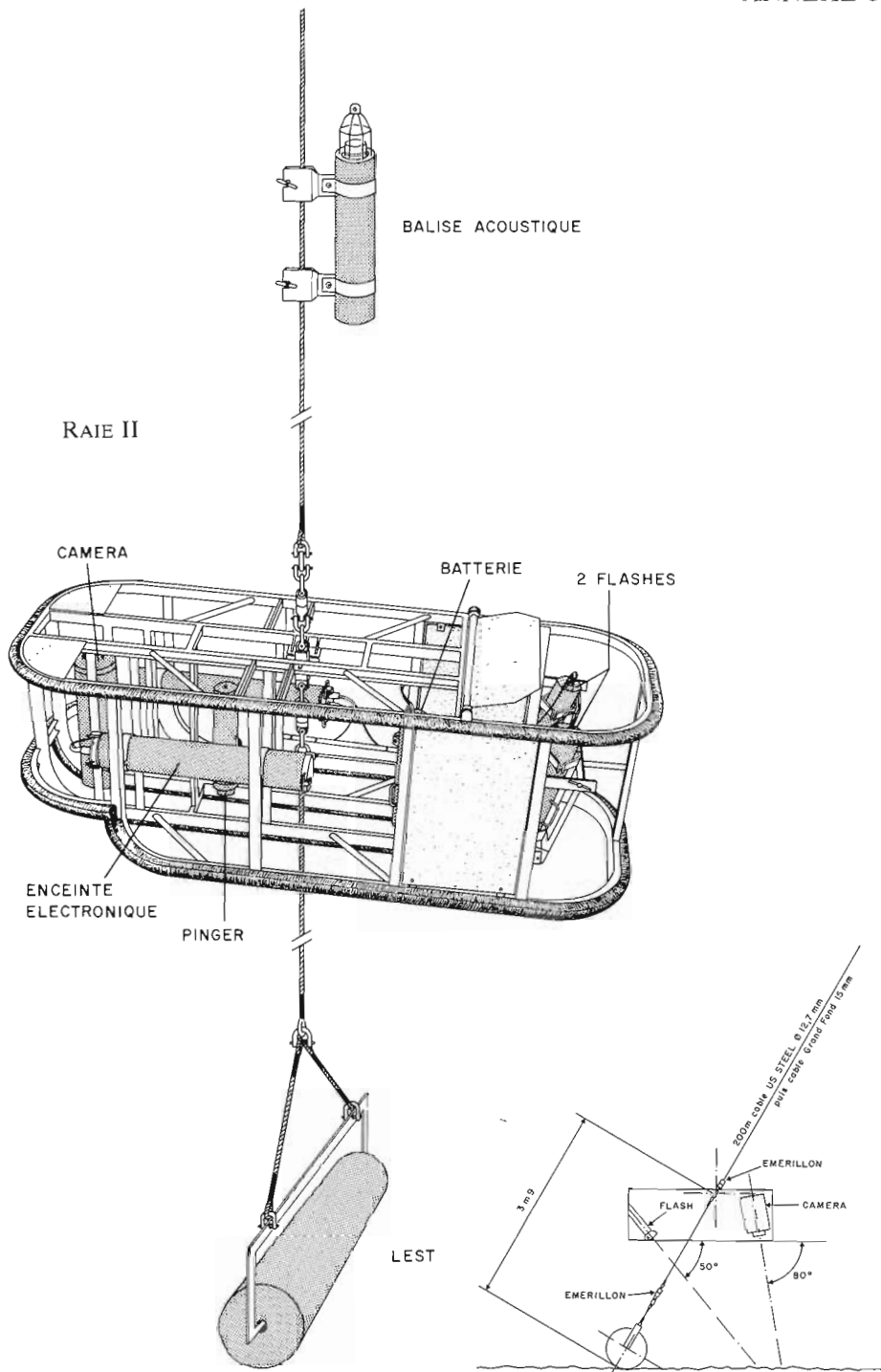


Fig. 22. — Position théorique du RAIE par rapport au fond

ANNEXE 3

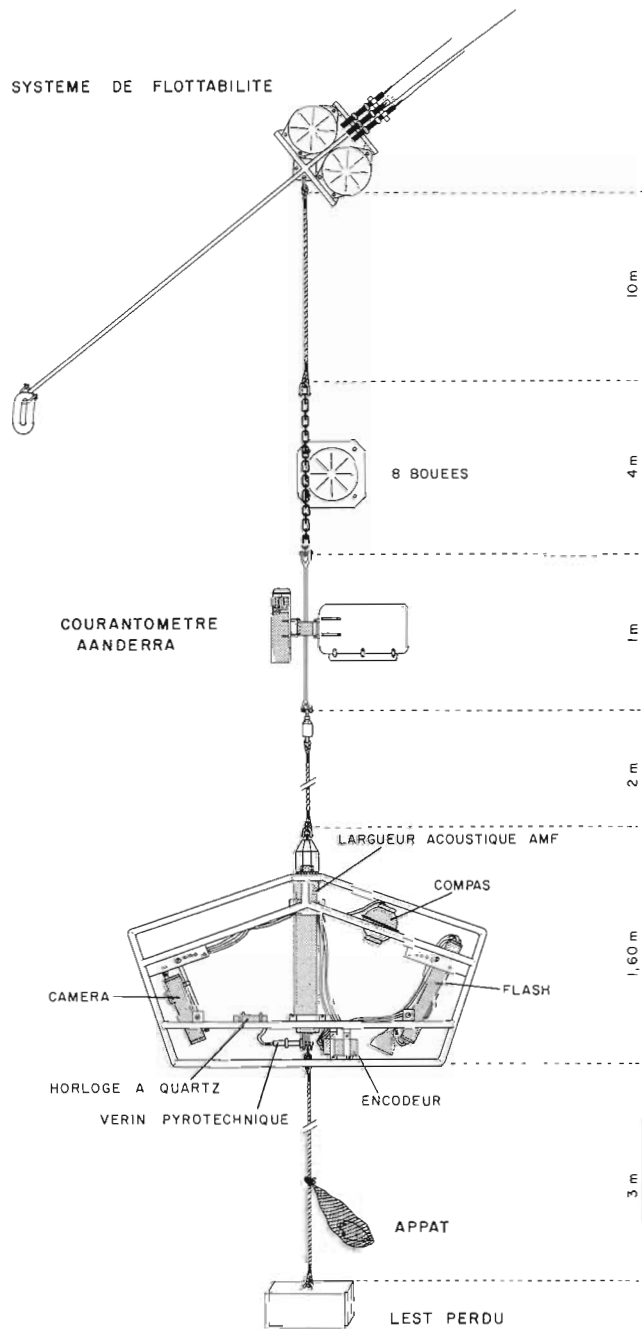


Fig. 23. — Module caméra autonome

4. EXPÉRIMENTATION *in situ*

Le module autonome de colonisation (DESBRUYÈRES *et al.*, 1980).

Afin d'étudier l'installation des peuplements benthiques en zone abyssale ainsi que leur évolution temporelle, des expériences de recolonisations ont été effectuées au cours du programme BIOGAS. Le module de recolonisation (fig. 25) est composé de 4 sous-ensembles identiques, intégrés dans une structure réalisée en alliage léger. Chacun de ces quatre éléments se présente sous la forme d'un disque de PVC de 800 mm de diamètre et de 130 mm de hauteur. La partie supérieure est équipée d'un plateau perforé par quatre ouvertures circulaires. Chacune de ces ouvertures correspond à un logement destiné à recevoir le milieu de culture (agar, sédiment, billes de verre...). Le module complet offre une surface totale de 0,5 m² (16 alvéoles de 314 cm²). En position de descente (fig. 26, 1), la plaque perforée, retenue par le largueur au magnésium (L) obture l'alvéole contenant le sédiment (S). En position d'incubation, après électrolyse du barreau de magnésium, la plaque perforée soumise à l'action du ressort (R) a tourné d'un quart de tour. La butée (B) vient en contact de l'équerre (A) qui repose sur le lest (W). L'ouverture de la plaque perforée coïncide alors avec l'alvéole contenant le sédiment (S). En position de remontée, après libération du lest par le largueur acoustique, le module s'élève sous l'action de la flottabilité, l'équerre (A) qui n'est plus retenue a basculé autour de son axe libérant ainsi la plaque perforée qui, par rotation de 45°, obture l'alvéole contenant le sédiment (S).

Un double système est prévu pour le largage du lest, l'un est acoustique, l'autre pyrotechnique est commandé par une minuterie électronique (fig. 16). Un ensemble de sept sphères BENTHOS assure une vitesse ascensionnelle de 0,35 m·s⁻¹. Le repérage en surface est assuré par deux balises HF, un flash et un pavillon. Le module équipé du lest est garni de sédiment a un poids dans l'air de 350 kg (à l'exclusion de la ligne de mouillage).

La conception des engins de prélèvements a été réalisée en grande partie par le bureau d'étude du département « Technologie et Développement Industriel » du Centre océanologique de Bretagne sous la direction de Messieurs A. DOBIGEON et J. Y. BERVAS.

ANNEXE 3

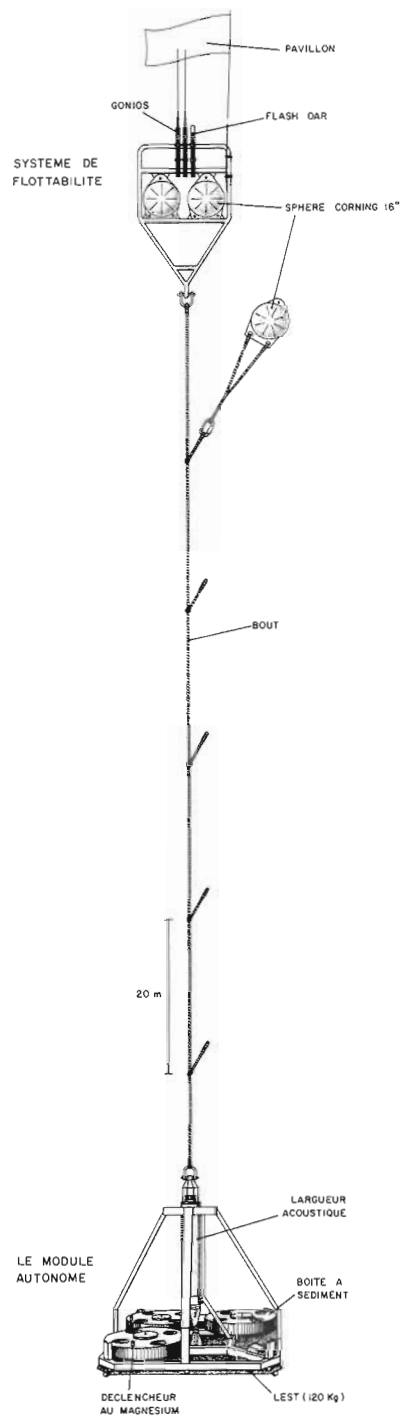


Fig. 24. — Module autonome de colonisation

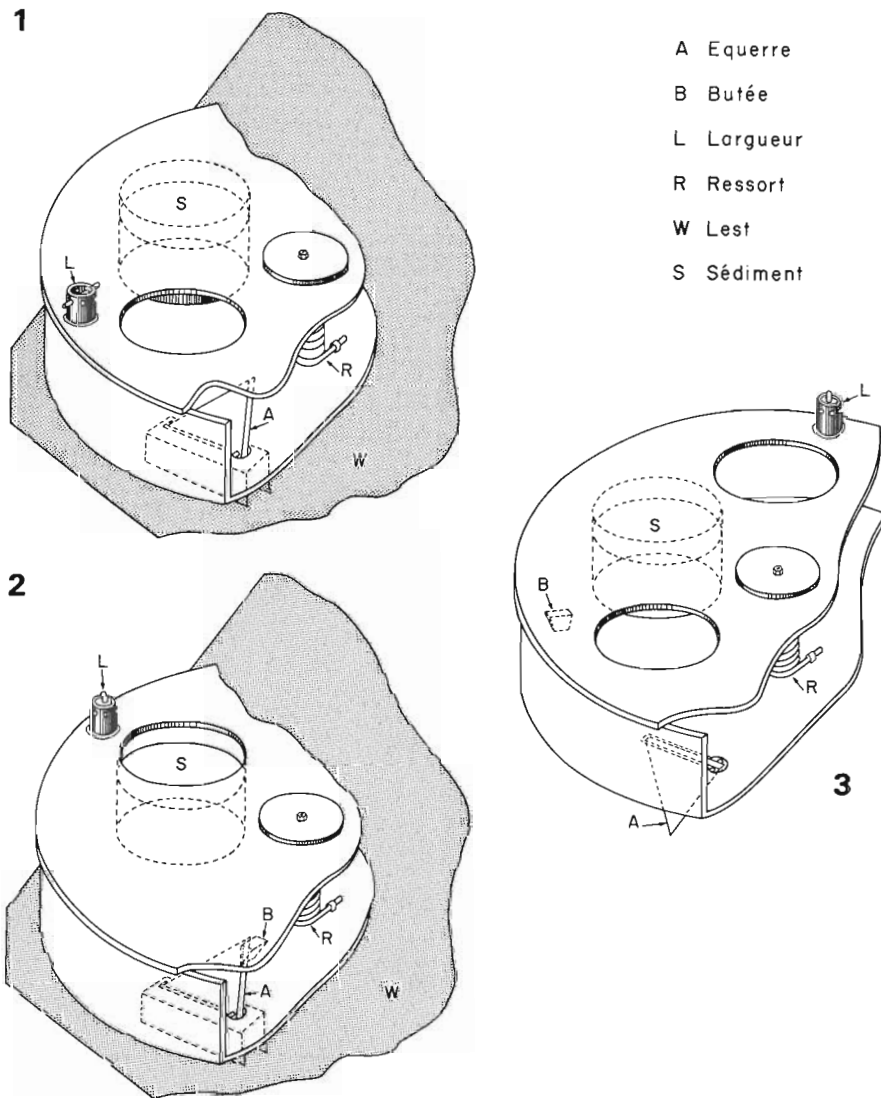


Fig. 25. — Module autonome de colonisation
système de fermeture des boîtes

ANNEXE 3

- DESBRUYÈRES, D., BERVAS, J. Y. et KHRIPOUNOFF, A. - 1980 - Un cas de colonisation rapide d'un sédiment profond. *Oceanol. Acta*, 3, 3, 285-291.
- HESSLER, R. R. et JUMARS, P. A. - 1974 - Abyssal community analysis from replicate box cores in the central north Pacific. *Deep-sea Res.*, 21 : 185-209.
- HESSLER, R. R. et SANDERS, H. L. - 1967 - Faunal diversity in the deep-sea. *Deep-sea Res.*, 14 : 67-78.
- INGRAM, C. L. et HESSLER, R. R. (sous presse). Distributional and behavioral patterns of scavenging amphipods from the central N. Pacific. *Deep-sea Res.*
- LABAN, A., PÉRÈS, J. M. et PICARD, J. - 1963 - La photographie sous-marine profonde et son exploitation scientifique. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, vol. 60, n° 1258.
- LAUBIER, L., MARTINAIS, J. et REYSS, D. - 1971 - Opérations de dragages en mer profonde. Optimisation du traict et détermination des trajectoires grâce aux techniques ultrasonores. Publ. CNEXO, *Rap. sc. et techn.*, 3 : 1-26.
- RANNOU, M. et NOUGIER, J. - 1974 - Pêches abyssales aux casiers. *Ann. Inst. océanogr.*, Paris, 50 (2) : 139-143.
- REINECK, H. E. - 1958 - Kastengreifer und Lotröhre « Schnepfe » Geräte zur Entnahme ungestörter orientierter Meeresgrundproben. *Senckenberg. leth.*, 39 (1/2) : 45-48.
- SESSIONS, M. H., ISAACS, J. D. et SCHWARTZLOSE, R. A. - 1968 - A camera system for the observation of deep-sea marine life. In : *Underwater Photooptical Instrumentation Seminar*, San Diego, Calif.
- VOSS, G. L. - 1967-1966 - Biological collecting gear and its use aboard R. V. Pillsbury. *Stud. Trop. Oceanog. Miami*, 4 (1) : 61-81.

ANNEXE 4.**TECHNIQUES D'ANALYSE DE LA MATIÈRE ORGANIQUE DANS LES SÉDIMENTS****J. R. LE COZ (*)**

Devant le nombre croissant d'utilisateurs désirant effectuer des analyses de la matière organique contenue dans les sédiments, il est apparu nécessaire de rassembler les différentes techniques de dosage utilisées depuis quelques années dans notre laboratoire. Il ne s'agit pas de méthodes originales ou nouvelles, mais d'une adaptation de techniques connues de dosage aux sédiments abyssaux.

Ces techniques se sont avérées indispensables dans le cadre d'un programme d'écologie abyssale développé au COB, dès 1972. La matière organique contenue dans le sédiment a été considérée comme un facteur explicatif majeur de la distribution de la faune benthique limivore (CHARDY, 1975 ; LAUBIER et SIBUET, 1979). Durant ce programme, un protocole de dosage plus complet a été développé, permettant de rendre compte des qualités nutritives du sédiment pour les organismes benthiques (KHRIPOUNOFF, 1981). Les techniques ont été sélectionnées en fonction de leur facilité d'emploi, de leur précision et des échantillons prélevés. Chacune de ces analyses peut évidemment être modifiée ultérieurement afin d'améliorer la sensibilité ou de simplifier le protocole.

Le but de ces analyses est de quantifier les trois états principaux de la matière organique dans le sédiment :

- les éléments solubles dans l'eau interstitielle,
- les éléments particuliers solubles (labiles),
- les éléments engagés dans des combinaisons complexes insolubles.

Chacun de ces états de la matière organique a été classé suivant ses possibilités de mise en solution par des solvants chimiques de force croissante.

1. PRÉLÈVEMENT ET CONSERVATION

Les échantillons de sédiments destinés à l'analyse de la matière organique sont prélevés à l'aide de carottiers type Reineck ou USNEL. A l'intérieur de la carotte un sous-échantillonnage est effectué à l'aide de tubes de 3 cm de diamètre. Le sous-échantillon est ensuite sectionné en strates à l'aide d'une spatule afin d'étudier la répartition de la matière organique en

(*) IFREMER, Centre de Brest, B.P. 337, 29273 Brest Cedex - France.
Contribution IFREMER 18.

ANNEXE 4

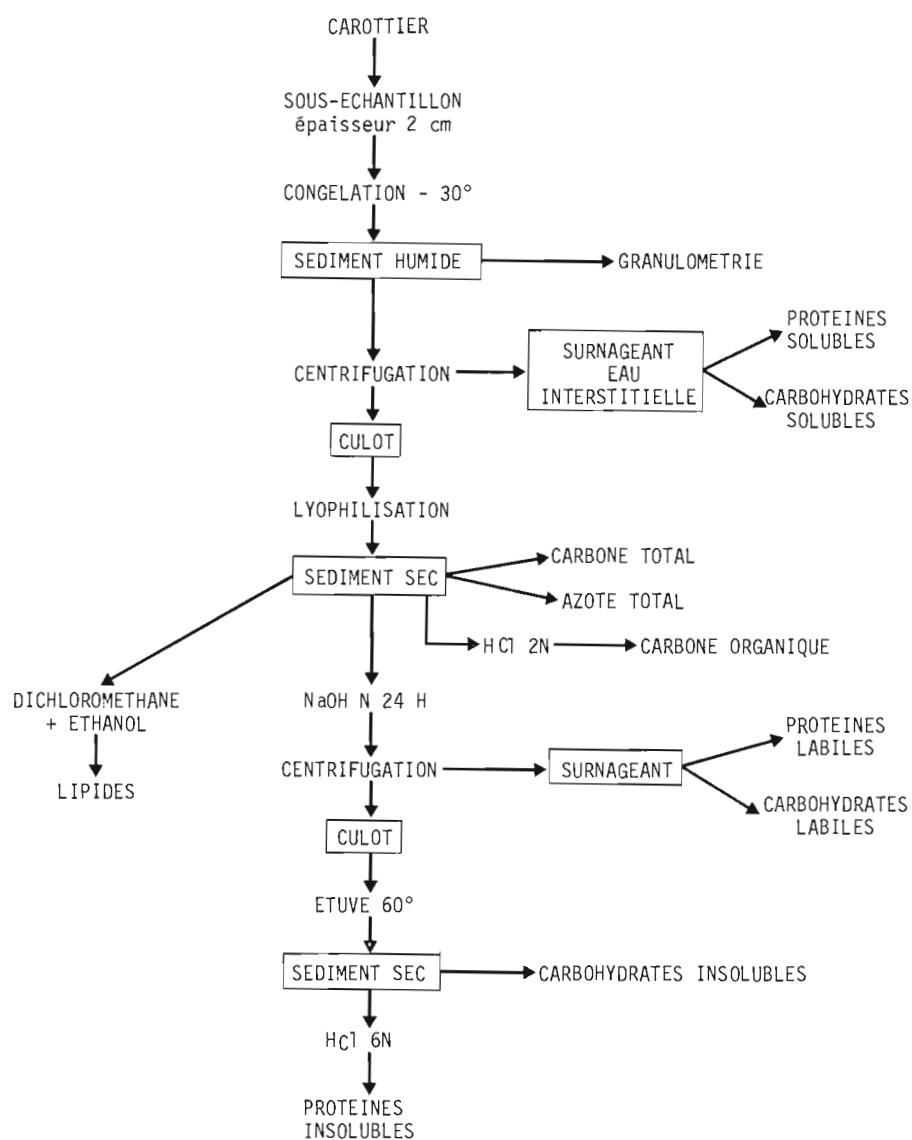


FIGURE 1 : Séquences d'extraction et de dosage des différents constituants de la matière organique du sédiment.

fonction de la profondeur. Dans cette étude seuls les deux premiers centimètres de surface du sédiment seront conservés. Le tube de prélèvement est muni de bouchons aux extrémités et stocké au congélateur à -30° . Il peut ainsi être conservé plusieurs mois avant les dosages.

2. PRÉPARATION DE L'ÉCHANTILLON

Au laboratoire, après décongélation et soustraction de la faune sous loupe binoculaire, le sédiment est introduit dans des tubes à centrifugation de 10 ml gradués et tarés. Après centrifugation à 2 500 t/mn pendant 15 mn, le volume total (sédiment + surnageant) est relevé. Le tube est pesé puis le surnageant est prélevé ; il sera consacré aux analyses de la matière organique soluble. Le culot est lyophilisé et pesé. Il est ensuite broyé finement en une poudre bien homogène.

Les tubes contenant les échantillons sont ensuite placés dans un dessiccateur pour éviter toute humidification. Après la série de dosage, le reliquat de sédiment sec est placé dans des petits flacons fermés sous vide et scellés de façon à le conserver en vue d'éventuelles analyses ultérieures.

3. PLAN D'ANALYSE (fig. 1)

La séquence d'extraction est conduite en vue de minimiser les quantités de sédiment nécessaires. La quantité minimale nécessaire pour cette série d'analyses, ainsi que les contrôles extérieurs, est de 3 à 4 g de sédiment sec : vingt à quarante mg sont consacrés au dosage du carbone total et de l'azote, deux cent cinquante mg au carbone organique, la même quantité pour les protéines et les carbohydrates. Enfin, deux grammes sont consacrés au dosage des lipides. Il est possible d'utiliser le culot restant après extraction des lipides pour d'autres analyses à condition d'y joindre la phase méthanol et d'évaporer l'ensemble.

4. TECHNIQUES D'ANALYSES

4.1. CARBONE TOTAL ET AZOTE

Les analyses de carbone total et d'azote sont effectuées par chromatographie en phase gazeuse (analyseur CHN 185 B Hewlett Packard).

— Principe de la méthode

L'échantillon est brûlé dans un four de combustion à $1\,100^{\circ}\text{C}$ garni d'oxyde de cuivre en présence de bioxyde de manganèse. Les produits de combustion sont entraînés par de l'hélium à travers un four de réduction à 500° garni de cuivre. Ils sont ensuite séparés sur une colonne de chromato-

ANNEXE 4

graphie. La détection à la sortie de la colonne est fondée sur le principe de déséquilibre d'un pont de Wheatstone. Le signal obtenu est enregistré graphiquement. Chacun des constituants se présente sous forme d'un pic sur le graphique d'enregistrement. La surface de ces pics, calculée par un intégrateur, est proportionnelle à la concentration en azote, carbone et hydrogène.

— Technique

L'appareil est étalonné en pesant et brûlant des produits purs contenant des quantités connues de carbone et d'azote (Acetanilide ou Cystine). Les gammes étalon (surface en fonction du carbone et de l'azote) sont linéaires jusqu'à environ 5 mg de carbone et 1 mg d'azote. Les taux d'azote dans les sédiments étant très faibles, 30 à 40 mg de sédiment sont nécessaires pour une bonne précision. La durée d'une analyse est d'environ 20 minutes. La limite de détection de cette méthode est d'environ 5 µg d'azote avec une précision de 1 µg et de 20 µg de carbone avec une précision de 5 µg.

La teneur en hydrogène n'a pas été retenue ici du fait des problèmes de réhydratation.

Remarque : Les cannes d'injection fournies par le constructeur ont dû être modifiées pour tenir compte de l'importance de la quantité de sédiment à injecter. Des porte-nacelles de 3 cm de long se vissant au bout des cannes standard ont été fabriquées ; le porte-nacelle est réalisé en acier inoxydable résistant à haute température et contenant chrome, nickel, molybdène et titane (normes AFNOR Z6 CNDT 17-12). De cette façon il est aisé de disposer la quantité de sédiment nécessaire dans deux nacelles en aluminium fournies par le constructeur de l'appareil.

— Autres techniques

Pour le dosage du carbone, il est possible d'utiliser l'analyseur LECO (voir carbone organique) avec une précision identique.

Pour le dosage de l'azote, il est également possible d'utiliser un analyseur de type COLEMAN 29 B^R. Son intérêt par rapport au CHN réside dans sa capacité pondérale plus grande (500 mg) permettant ainsi de travailler sur des échantillons pauvres en azote. L'échantillon est brûlé dans un tube de quartz contenant de l'oxyde de cuivre puis entraîné par du gaz carbonique dans un four réducteur au cuivre et dans un flacon de potasse à 50 %. Celle-ci absorbe le gaz carbonique et l'eau. Le volume d'azote dégagé est mesuré avec précision dans une seringue volumétrique. Du fait des faibles quantités mesurées, il est nécessaire de prendre de grandes précautions, en particulier au niveau de la pureté de l'oxyde de cuivre pour obtenir un « blanc » régulier et suffisamment faible. La précision de cette méthode est sensiblement équivalente à celle du CHN mais l'analyse est plus longue, plus délicate et demande plus de sédiment. De plus, il est nécessaire de régénérer souvent les réactifs : potasse, oxyde de cuivre, mercure ; ceci tend à augmenter le nombre des manipulations. Enfin, pour un temps d'analyse plus court, le CHN donne simultanément les teneurs en carbone et en azote.

4.2. CARBONE ORGANIQUE

Etant donnée la faible teneur en carbone organique par rapport au carbone total, il est préférable d'éliminer la fraction minérale du sédiment

en acidifiant l'échantillon, ce qui transforme le carbonate en gaz carbonique volatil.

— *Appareillage*

L'analyse du carbone est faite dans un analyseur LECO WR12. Dans cet appareil l'échantillon est brûlé dans un courant d'oxygène. Les gaz de combustion sont filtrés afin d'éliminer eau et sulfures. Le gaz carbonique dégagé par la combustion du carbone est piégé dans un tamis moléculaire et mesuré sur un détecteur à pont de Wheastone.

— *Mode opératoire*

L'attaque acide se fait directement dans les creusets d'analyse du LECO. Ainsi sont évités tous les risques de perte de matériel et de pollution au cours des transvasements. L'attaque est réalisée en versant de l'acide chlorhydrique 2N sur environ 250 mg de sédiment sec. L'acide chlorhydrique est choisi pour l'acidification, car il est le plus volatil des acides usuels et peut donc être employé en excès.

Il est nécessaire d'opérer avec précautions car la violence de la réaction due à l'abondance de carbonate peut provoquer une perte d'échantillon : il faut verser par fraction d'environ 500 μ l l'acide et agiter si possible à l'aide d'une fine canne de verre. L'échantillon est ensuite séché une nuit à l'étuve ventilée à 60°.

L'analyse d'un échantillon dure 3 minutes. L'étalonnage de l'appareil se fait à l'aide de petits anneaux d'acier fournis par le constructeur et contenant des quantités connues de carbone.

La précision de la méthode est de 20 μ g de carbone, ce qui correspond sur un échantillon de 250 mg à 0,01 %. Il est possible de faire des mesures de 10 μ g à 50 mg de carbone.

— *Autre technique*

Une autre technique de dosage du carbone organique a été utilisée : la méthode de WALKEEL et RILEY. Le principe de cette méthode est fondé sur l'oxydation du carbone organique par du bichromate de potassium en milieu acide sulfurique. La quantité de bichromate utilisée par la transformation du carbone en gaz carbonique est mesurée par un dosage en retour au thiosulfate de sodium. Après plusieurs essais, cette technique, appliquée au sédiment, n'a pas donné de résultat satisfaisant.

4.3. PROTÉINES SOLUBLES ET LABILES — EXTRACTION ET DOSAGE

— *Techniques d'extraction*

a) *Protéines solubles dans l'eau*

Les protéines solubles sont dosées dans l'eau surnageante après centrifugation du sédiment humide. Du fait de la faible concentration en protéines, le dosage étant effectué à l'autoanalyseur Technicon, il est préférable de travailler sur l'amplification 3 du colorimètre. L'enregistrement graphique de cette analyse est perturbé par les précipités d'hydroxydes métalliques dus à l'alcalinité du milieu réactionnel. L'erreur imputable à cette perturbation correspond à une concentration d'environ 3 μ g/mg dans les conditions du dosage. La gamme de dosage s'étend à 0 à 0,1 mg/ml.

ANNEXE 4

b) *Protéines labiles*

L'analyse des protéines solubles dans la soude se fait en ajoutant à environ 250 µg de sédiment sec, 3 ml de soude normale. L'échantillon est incubé 24 heures dans la soude à 4 °C avec agitation périodique. Les protéines dissoutes dans la soude sont analysées dans le surnageant après centrifugation. La gamme étalon d'albumine doit être réalisée dans une solution de soude normale pour tenir compte de la modification du temps de réaction dû à l'augmentation du pH. En dosage automatique, la concentration en protéines est dans la plupart des cas suffisante pour pouvoir travailler sur l'amplification 1. La gamme étalon est réalisée pour des concentrations variant entre 0 et 0,2 mg/ml. Avant de passer le premier échantillon, il est nécessaire de faire circuler de la soude normale dans le circuit d'analyse pendant quelques minutes.

— *Méthode de dosage*

Le dosage des protéines solubles dans l'eau ou dans la soude a été réalisé selon la méthode de LOWRY (1951).

— *Principe de la méthode*

Les protéines en solution sont dosées par le réactif au phénol de Folin en milieu alcalin et en présence d'ions cuivriques. Ce réactif réagit avec les résidus tyrosine et tryptophane en formant des composés colorés.

— *Mode opératoire*

Dans un tube sont versés successivement : 500 µl d'échantillon, 1 ml de réactif de Lowry, puis après 10 minutes d'attente, 1 ml de réactif de Folin. La lecture se fait au spectrophotomètre à une longueur d'onde de 750 nm après 30 minutes de développement de la coloration.

N.B. : Il est nécessaire d'agiter immédiatement le tube au moment de l'addition du réactif de Folin. La gamme étalon doit impérativement être dosée dans les mêmes conditions.

— *Réactifs*

+ Réactif de Lowry : Mélanger 100 ml de tampon carbonate pH 13 ($\text{Na}_2\text{C}_2\text{O}_3$ 0,9 M + NaOH 0,45 M) avec 5 ml de tartrate de sodium et de potassium 7,1.10 M (20 g/l) et 5 ml de sulfate de cuivre 4.10^{-2} M (10 g/l).

+ Réactif de Folin-Ciocalteus : Solution Merck^R du commerce diluée au 1/3. Le tampon carbonate du réactif de Lowry a été concentré de façon à rendre négligeables les variations de pH.

— *Automatisation*

Cette technique a été automatisée sur auto-analyseur Technicon selon le diagramme décrit dans la figure 2.

La cadence du passeur d'échantillons est habituellement de 40 à l'heure : un prélèvement de 30 secondes suivi d'un lavage d'une minute ; cependant pour une meilleure individualisation des pics sur l'enregistreur graphique, il est préférable d'injecter seulement 20 échantillons à l'heure : un prélèvement de 30 secondes suivi d'un lavage de 2 minutes 30 secondes. Le lavage se fait à l'eau distillée.

Les gammes d'étalonnage sont faites avec de l'albumine de sérum de bœuf Merck^R lyophilisée (BSA). La gamme de concentration varie de 0,01 à

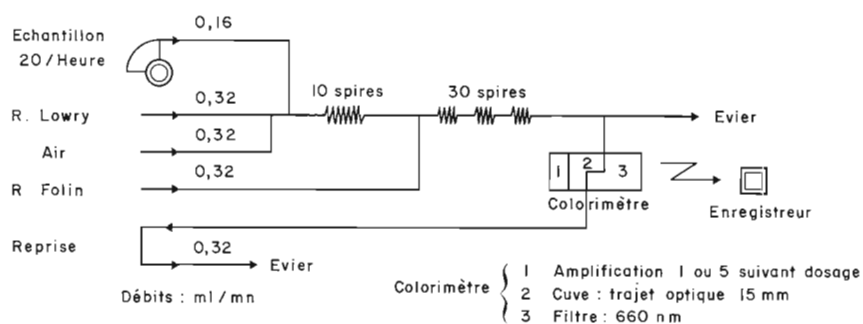


Fig. 2. — Diagramme d'analyse des protéines.

0,5 mg/litre. Suivant le dosage, la dilution est réalisée dans de l'eau distillée ou de la soude normale. La précision de la méthode est de 2 μ g.

Remarque : Préparation de l'albumine de sérum de bœuf lyophilisée dans la soude normale : dissoudre au préalable l'albumine dans l'eau puis rajouter de la soude 10N de façon à obtenir une solution d'albumine dans de la soude normale. Le résidu de la centrifugation est lavé à l'eau distillée puis séché de façon à doser ultérieurement protéines et carbohydrates insolubles.

4.4. PROTÉINES INSOLUBLES

Les protéines non solubilisées par de la soude normale sont analysées sous forme d'acides aminés par hydrolyse acide.

— Technique d'hydrolyse

L'analyse est réalisée sur 50 à 100 mg de sédiment sec obtenu après extraction sodique. Le sédiment est hydrolysé dans 10 ml d'acide chlorhydrique 6N à 110° pendant 17 heures dans un tube bouché hermétiquement par un bouchon muni d'un joint téflon. Après centrifugation, le surnageant est évaporé sous vide à 40°. L'extrait sec est repris par 5 ml d'eau distillée.

— Elimination de l'ammoniaque

La solution obtenue précédemment est portée à pH 11 par addition de soude 5N puis placée à 100 °C pendant 10 minutes et évaporée sous vide jusqu'à environ 2 ml. Il est ensuite nécessaire d'y ajouter de l'HCl 6N jusqu'à dissolution des hydroxydes métalliques qui se forment en milieu basique. La solution est ensuite ajustée à 10 ml par de l'eau distillée.

— Techniques d'analyse

Pour le dosage des acides aminés, deux techniques ont été utilisées : une méthode colorimétrique à la ninhydrine (STEVENSON et CHENG, 1970) et une méthode fluorimétrique à la fluorescamine (STEIN *et al.*, 1972).

ANNEXE 4

a) Technique à la ninhydrine

Pour cette technique il est nécessaire d'utiliser l'échantillon débarrassé de l'ammoniaque, celui-ci donnant une réaction très positive à la ninhydrine.

— Réactifs :

— R₁ - Citrate de sodium 0,4 M (dissoudre 117,6 g de C₆H₅Na₃O₇, 2 H₂O dans 1 l d'eau distillée).

— Solution de ninhydrine (dissoudre 4 g de ninhydrine Merck dans 100 ml de méthyl cellosolve (éther monométhyle de l'éthylène glycol). Cette solution est à conserver à l'abri de la lumière et si possible sous azote pour éviter toute oxydation.

— Tampon acétate de sodium 4 M à pH 5,5 (dissoudre 544 g de CH₃COONa, 3 H₂O dans 1 l d'eau distillée et ajuster à pH 5,5 par de l'acide acétique).

— R₂ - Solution de travail de ninhydrine (mélanger 25 ml de tampon acétate de sodium avec 50 ml de ninhydrine, 25 ml d'eau distillée et 80 g de chlorure stanneux SnCl₂, 2 H₂O). Le chlorure stanneux est destiné à réduire la ninhydrine. La solution de travail est à préparer immédiatement avant emploi, la ninhydrine réduite étant instable. La solution de travail, dans le cas du dosage automatique, doit être conservée dans un flacon à l'abri de la lumière.

— Mode opératoire :

A 0,5 ml d'échantillon, rajouter 0,5 ml de réactif R₁ (dont le rôle est de complexer les ions métalliques qui pourraient nuire à la réaction) puis 2 ml de réactif R₂. Boucher le tube hermétiquement. Ce mélange est ensuite placé dans un bain-marie à 100° pendant 30 minutes puis refroidi.

La densité optique est mesurée au spectrophotomètre à 570 nm. La courbe d'étalonnage est obtenue à partir de standards de leucine de 0 à 10 mg/litre. La précision de la méthode est de 0,2 µg/ml de leucine. Cette technique a été automatisée sur un autoanalyseur Technicon suivant le diagramme d'analyse de la figure 3.

La température de réaction est de 80° au lieu de 100° par commodité. En effet, à 100° le flux n'est plus régulier. Pour les échantillons habituellement analysés dans notre laboratoire, la lecture se fait à une amplification de 2 dans une cuve de 5 cm. Pour les échantillons plus faibles, il est aisé d'amplifier le signal, ceci ne nuisant pas à la régularité de l'enregistrement

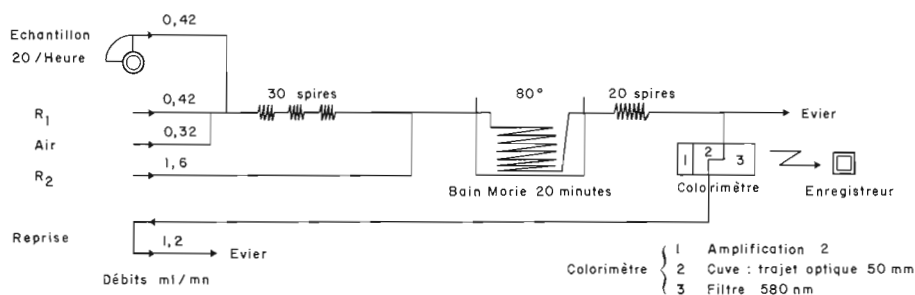


Fig. 3. — Diagramme d'analyse des acides aminés.

graphique. La séquence de prise d'échantillon se fait à une cadence de 20 à l'heure (un prélèvement de 30 secondes suivi de 150 secondes de lavage à l'eau distillée).

Remarque : Malgré les précautions prises dans la préparation de l'échantillon, il est difficile de chasser totalement l'ammoniaque. Pour affiner la méthode, il est nécessaire de faire parallèlement un dosage d'ammoniaque sur chaque échantillon. La méthode choisie est celle au bleu d'indophénol (KOROLEFF, 1970), celui-ci ne réagissant pas à l'urée ni aux acides aminés. Cette technique peut aussi être automatisée sur « Technicon ». Une gamme étalon d'ammoniaque par la ninhydrine permet de connaître la part due à l'ammoniaque du résultat « acides aminés » de l'échantillon.

b) *Technique à la fluorescamine*

Il existe une autre technique d'utilisation plus récente et qui devrait remplacer avantageusement la technique à la ninhydrine car cette méthode, également très sensible, permet d'éviter le dosage de l'ammoniaque, la fluorescamine ne réagissant pas à l'ammoniaque ni à l'urée.

— Théorie :

Les acides aminés en solution produisent en présence de fluorescamine des fluorophores dont la quantité est mesurable par fluorimétrie (fig. 4). La réaction sur l'acide aminé est instantanée. L'excès de réactif est détruit par l'eau. Le pH idéal de la réaction pour la leucine est 9. La préparation de l'échantillon est celle décrite précédemment. Il est inutile d'appliquer toute la procédure d'élimination de l'ammoniaque, celui-ci ne réagissant pas, mais il est nécessaire de neutraliser l'échantillon avec contrôle au pHmètre après évaporation de l'HCl 6N : ajouter goutte à goutte de la soude N puis repasser en milieu légèrement acide de façon à dissoudre les hydroxydes métalliques.

— Réactifs :

— Tampon Borate 0,25 M (dissoudre 7,6 g de H_3BO_3 dans 500 ml d'eau distillée puis ajuster à pH = 9 par de la soude N).

— Fluorescamine (dissoudre 7,5 mg dans 50 ml d'acétone - ce réactif doit être préparé quotidiennement, la fluorescamine en solution étant instable).

— Mode opératoire :

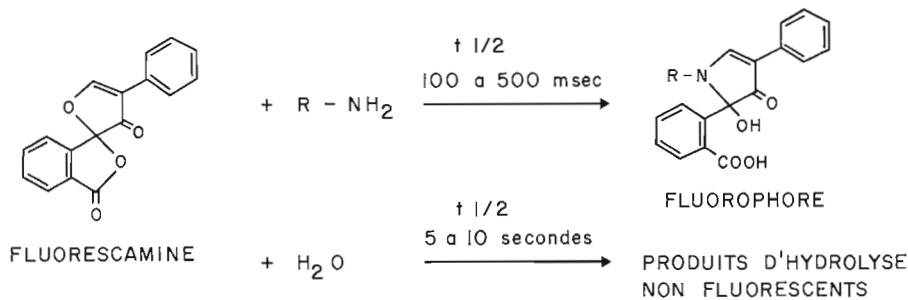


Fig. 4. — Séquences d'extraction et de dosage des différents constituants de la matière organique du sédiment.

ANNEXE 4

La gamme étalon est faite à partir de solutions de leucine à des concentrations de 0,5 à 5 µg/ml. Il est possible de doser des échantillons de 0,1 µg/ml avec une précision de 0,01 µg.

Dans un tube à hémolyse, rajouter successivement 0,5 ml d'échantillon, 1,5 ml de tampon borate puis 0,5 ml de solution de fluorescamine. Agiter très rapidement le tube après l'addition de la fluorescamine, ce réactif s'hydrolysant très rapidement.

L'acétone produit un précipité qui n'interfère pas avec la réaction. Pour l'éliminer, il suffit de centrifuger le tube 10 minutes à 2 000 tours. Les fluorophores sont stables pendant au moins 2 heures. La lecture se fait sur un spectrofluorimètre PERKIN-ELMER aux longueurs d'onde : excitation 395 nm, émission 485 nm. Les quantités relativement fortes d'acides aminés contenues dans les sédiments permettent de travailler à une amplification de 0 ou $\times 2$.

Remarque : La technique fluorimétrique à la fluorescamine, bien que non automatisée est plus rapide et plus facile à mettre en œuvre que la technique colorimétrique à la ninhydrine.

4.5. CARBOHYDRATES

Les carbohydrates sont analysés selon la méthode de DUBOIS (1956) adaptée aux sédiments par LIU *et al.*, (1973).

— Extraction

Pour les carbohydrates solubles, l'analyse est réalisée sur l'eau interstitielle prélevée sur le même échantillon que pour les protéines solubles. Pour les carbohydrates labiles, l'extraction à la soude est la même que pour les protéines. Les sucres réfractaires sont mesurés sur 20 à 30 mg du résidu sec de l'extraction à la soude auquel est rajouté 1 ml d'eau distillée.

— Mode opératoire

La gamme d'étalonnage est réalisée avec du glucose pour des concentrations de 0 à 200 µg/ml. L'analyse est effectuée sur 1 ml d'échantillon auquel sont ajoutés 1 ml de phénol à 5 % puis 5 ml d'acide sulfurique concentré. La mesure est effectuée au spectrophotomètre à une longueur d'onde de 490 nm. Le temps de refroidissement après l'addition de l'acide permet le développement total de la coloration. Celle-ci est stable plusieurs heures.

Pour l'échantillon des sucres réfractaires, il est nécessaire de centrifuger avant la mesure. L'échantillon restant légèrement trouble, il est possible d'apporter une correction en faisant un blanc sur quelques échantillons. Il faut prendre la même quantité de matière, rajouter 1 ml d'eau distillée à la place du phénol puis 5 ml d'H₂SO₄. La moyenne des densités optiques obtenues est déduite des valeurs trouvées.

Remarque : Immédiatement après l'addition de l'acide sulfurique, il faut boucher hermétiquement le tube pour éviter l'évaporation qui pourrait être provoquée par le grand dégagement de chaleur. Pour cette analyse, des tubes pyrex avec des bouchons à vis munis de joints téflon sont utilisés. Pour

éviter tout risque de pollution, ces tubes sont brûlés à 550° avant utilisation. Cette technique permet de doser des échantillons d'une concentration de 5 µg/ml avec une précision de 0,05 µg.

4.6. LIPIDES

L'analyse des lipides est réalisée par la technique gravimétrique après extraction selon la méthode de BLIGH and DYER (1959).

— *Extraction*

L'extraction est réalisée sur 1 à 2 g de sédiment sec auquel est rajouté un mélange dichlorométhane-éthanol (60 %-40 %). L'ensemble est placé pendant une heure dans un bac à ultrasons. Cette extraction est répétée 3 fois. Le volume du solvant rajouté est équivalent en ml à deux fois le poids de sédiment.

Pour purifier les lipides, il faut séparer les phases éthanol et dichlorométhane en rajoutant de l'eau distillée à la concentration de 20 %. L'éthanol passe ainsi dans la phase aqueuse. La phase dichlorométhane contenant les lipides est récupérée à l'aide d'une pipette et évaporée à sec à 30° sous courant d'azote.

L'extrait sec est redissous dans une petite quantité de dichlorométhane et transvasé dans une nacelle de téflon préalablement tarée. L'échantillon est ensuite évaporé sous vide dans une étuve à 40°. La remise à la pression atmosphérique de l'étuve se fait par de l'azote de façon à éviter une oxydation par l'air des lipides.

— *Mesure*

La nacelle est pesée sur une microbalance type Mettler M3 dont la précision est 1 µg.

— *Autre méthode*

Il existe une autre technique de dosage par brûlage (MARSH et WEINSTEIN, 1966) dans le cas où l'on ne dispose pas de balance suffisamment précise. Après avoir fait l'extraction des lipides de la même manière que précédemment, l'échantillon repris dans le dichlorométhane est évaporé dans un tube à vis. A l'extrait sec sont rajoutés 2 ml d'acide sulfurique concentré. Ce tube est fermé par un bouchon muni d'un joint téflon puis placé très précisément à 200 °C. La densité optique lue au spectrophotomètre à 375 nm est fonction de la concentration en lipides. Pour cette méthode, la gamme d'étalonnage est faite à l'aide de lipides extraits préalablement d'une grosse quantité de sédiment. Il est possible également d'utiliser de l'acide palmitique. L'inconvénient de cette technique est la destruction de l'échantillon.

4.7. TABLEAU RÉCAPITULATIF

L'ensemble de ces analyses peut être récapitulé dans un tableau donnant les gammes et précision des différentes méthodes utilisées.

ANNEXE 4

Analyse	Appareillage	Gamme de mesures	Sensibilité précision	Quantité de sédiment nécessaire	Teneurs sédimentaires rencontrées
Carbone total	CHN	> 20 µg	5 µg	5 mg	3,8 %
Azote total	—	> 5 µg	1 µg	30 à 40 mg	0,02 → 0,1 %
Azote total	Coleman	> 500 µg	50 µg	500 mg	—
Carbone organique	Leco	100 µg à 50 mg	20 µg	250 mg	0,1 à 1 %
Protéines solubles	Technicon	10 à 500 µg/ml de BSA	10 µg/ml	Eau interstitielle	—
Protéines labiles	—	—	—	250 mg	0,02 à 0,1 %
Protéines insolubles	—	0 à 10 µg/ml de leucine	0,2 µg/ml	50 à 100 mg	0,2 à 0,5 %
Protéines insolubles	Fluorimètre	0 à 10 µg/ml de leucine	0,01 µg/ml	50 mg	—
Carbohydrates	Spectrophotomètre	0 à 200 µg/ml de glucose	0,05 µg/ml	30 mg	—
Lipides	Balance	10 µg → 150 mg	2 µg	2 mg	0,1 à 0,5 %

CONCLUSION

Le protocole d'analyses mis au point pour la matière organique contenue dans un sédiment sec permet avec une quantité relativement faible (2 g) de doser les composants organiques (protéines, glucides, lipides, azote et carbone organiques) dans les fractions soluble et particulaire. C'est notamment la fraction considérée comme assimilable et disponible pour les organismes benthiques (protéines et glucides solubles dans l'eau et la soude) qui a permis d'aborder l'étude de la sélection et de l'assimilation de la matière organique par des organismes benthiques abyssaux plus particulièrement sur les holothuries détritivores (KHRIPOUNOFF, SIBUET, 1980). Cet ensemble de méthodes constitue une base technique applicable à tout matériel particulaire et peut servir également à la détermination du flux d'apports particuliers qui joue un rôle prépondérant dans l'installation de la faune benthique. Les données obtenues par ces dosages peuvent s'exprimer en unités énergétiques sachant que la valeur calorifique moyenne des protéines, carbohydrates et lipides est respectivement 5 650 cal/g, 4 100 cal/g, 9 450 cal/g (BRODY, 1945).

BLIGH, E. G. and DYER, W. J. - 1959 - Rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology*, vol. 37.

BRODY, S. - 1945 - Bioenergetics and growth. New York Hafner Publications, 1 023 p.

CHARDY, P. - 1975 - Les isopodes asellotes de la plaine abyssale atlantique. Exploitation mathématique des données. *Thèse de Doctorat d'Etat ès Sciences Naturelles*, Université Pierre et Marie Curie.

- DUBOIS, M., GILLES, K. A., HAMILTON, J. K., REBERS, P. A. and SMITH, F. - 1956 - Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem.*, 28 : 350-356.
- KHRIPOUNOFF, A., DESBRUYÈRES, D., CHARDY, P. - 1980 - Les peuplements benthiques de la faille Vema : données quantitatives et bilan d'énergie en milieu abyssal. *Oceanologica Acta*, vol. 3, n° 2.
- KHRIPOUNOFF, A. et SIBUET, M. - 1980 - La nutrition d'Echinodermes abyssaux. I- Alimentation des Holothuries. *Marine Biology*, 60 : 17-26.
- KOROLEFF, F. - 1970 - Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. *Cons. Int. Explor. Mer*, Information on techniques and methods for seawater analysis (an interlaboratory report) n° 3.
- LAUBIER, L. et SIBUET, M. - 1979 - Ecology of the benthic communities of the deep N.E. Atlantic. *Ambio*, Special Report, n° 6.
- LIU, D., WONG, P. T. S. and DUTKA, B. J. - 1973 - Determination of carbohydrates in lake sediment by a modified phenol sulfuric acid method. *Water Res.*, Pergamon Press, 7 : 741-746.
- LOWRY, O. H., ROSENBROUGH, R. J., FARR, L., RANDAL, R. J. - 1951 - Protein measurements with the folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.*, 193 : 265-275.
- MARSH, B. J. and WEISTEIN, D. B. - 1966 - Simple charring method for determination of lipids. *Journal of Lipid Research*, Vol. 7.
- SAMAIN, J. F., DANIEL, J. Y., LE COZ, J. R. - 1977 - Trypsine, amylase et protéines du zooplancton : dosage automatique et manuel. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, vol. 29 : 279-289.
- SIBUET, M., KHRIPOUNOFF, A., DEMING, J., COLWELL, R., DINET, A. - 1982 - Modification of the gut contents in digestive tract of abyssal holothurians. In : Echinoderms. Proceedings of the First International Conference, Tampa Bay. J. M. Lawrence, Editor (A. A. Bakelma, Rotterdam, 1982).
- STEIN, S., BÖHLEN, P., STONE, J., DAIRMAN, W. and UNDERFRIEND, S. - 1973 - Amino acid analysis with fluorescamine at the picomole level. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 155 : 202-212.
- STEVENSON, F. J. and CHENG, C. N. - 1970 - Amino acids in sediments : recovery by acid hydrolysis and quantitative estimation by a colorimetric procedure. *Geochemica and Cosmochemica Acta*, vol. 34, pp. 70-88.

VI. BIBLIOGRAPHIE

PUBLICATIONS RELATIVES AU PROGRAMME BIOGAS

- ALLEN, J. A., MORGAN, R. E. - 1981 - The functional morphology of Atlantic deep-water species of the families Cuspidariidae and Poromyidae (Bivalvia) : an analysis of the evolution of the septibranch condition. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, Vol. 294, n° 1073, pp. 413-546.
- ALLEN, J. A., SANDERS, H. L. - 1982 - Studies on the deep-sea Protobranchia ; the sub-family Spinulinae (family Nuculanidae). *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 150 (1) : 1-30.
- ARIMA, S., MARCHAND, M., MARTIN, J. L. - 1979 - Pollutants in deep-sea organisms and sediments. *Ambio*, Special Report, n° 6, pp. 97-100.
- AUFFRET, G. A. - 1979 - Essai de caractérisation de quelques régimes sédimentaires ayant prévalu sur la marge N. du golfe de Gascogne depuis le début du Cénozoïque. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 21 (5) : 575-584.
- AUFFRET, G. A., PASTOURET, L. - 1977 - Sur les modalités de la sédimentation profonde actuelle dans le golfe de Gascogne. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 19 (2) : 243-248.
- AUFFRET, G. A., PASTOURET, L., KERBRAT, R. - 1975 - Dynamique sédimentaire au bas de la marge continentale armoricaine exemple de la ride Aegis. *IX^e Congrès de Sédimentologie*, Nice, 1975.
- AUFFRET, G. A., SICHLER, B., COLENO, B. - 1981 - Deep-sea sediments texture and magnetic fabric indicator of bottom currents regime. *Oceanol. Acta*, Vol. 4, 4 : 475-488.
- BĂCESCU, M. - 1981 - *Carpoapseudes kudinovae* n. sp., in the french waters of the Atlantic. *Rev. Roum. Biol. Anim.*, 26 (1) : 9-14.
- BĂCESCU, M. - 1981 - Nouvelle contribution à la connaissance de la faune d'*Apseuideoidea* Leach, 1914 (Crustacea, Tanaidacea) des eaux profondes du N.E. de l'Atlantique. *Trav. Mus. Natn Hist. Nat. « Gr. Antipa »*, Bucuresti, Vol. XXIII, pp. 33-71.
- BARTSCH, I. - 1978 - Halacaridae (Acari) aus der Tiefsee des atlantischen ozeans. *Cah. Biol. mar.*, 19 : 47-62.
- BISHOP, J. D. D. - 1981 - Two new Leuconids (Peracarida, Cumacea) of widespread occurrence in the deep Atlantic. *Crustaceana*, 40 (2) : 144-159.
- BISHOP, J. D. D. - 1981 - A revised definition of the genus *Epileucon* Jones (Crustacea, Cumacea) with descriptions of species from the deep Atlantic. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B 291 : 353-409.
- BOLETZKY, S. Von - 1982 - On eggs and embryos of cirromorph Octopods. *Malacologia*, 22 (1-2) : 197-204.
- BOUCHET, P. - 1976 - Mise en évidence de stades larvaires planctoniques chez des Gastéropodes Prosobranches des étages bathyal et abyssal. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, 3^e série, 400 : 947-972.
- BOUCHET, P. - 1976 - Mise en évidence d'une migration de larves véligères entre l'étage abyssal et la surface. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 283 (D) : 821-824.
- BOUCHET, P. - 1977 - Opisthobranches de profondeur de l'océan Atlantique, II-Notaspidea et Nudibranchiata. *J. Moll. Stud.*, 43 : 28-66.
- BOUCHET, P., LÜTZEN, J. - 1976 - *Pisolamia*, nouveau genre de Gastéropode, parasite de l'Holothurie *Oneirophanta mutabilis*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 282 (D) : 1013-1016.

BIBLIOGRAPHIE

- BOUCHET, P., LÜTZEN, J. - 1980 - Deux Gastéropodes parasites d'une Holothurie abyssale. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, 4 (2) : 59-75.
- BOUCHET, P., FONTES, J. C. - 1981 - Migrations verticales des larves de Gastéropodes abyssaux : arguments nouveaux dus à l'analyse isotopique de la coquille larvaire et postlarvaire. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 292, série III : 1005-1008.
- BOUCHET, P., WAREN, A. - 1980 - Revision of the N.E. Atlantic bathyal and abyssal Turridae (Mollusca, Gastropoda). *J. Moll. Stud.*, Supp. 8 : 1-119.
- BOURDON, R. - 1981 - Bopyriens nouveaux pour la faune européenne de l'Atlantique (Isopoda, Epicaridae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4 (3) : 615-634.
- BOZIC, B. - 1979 - *Bradya (Parabradya) bodini* n. sp. du golfe de Gascogne (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4^e série, sect. A, n° 4, pp. 1109-1113.
- CHARDY, P. - 1975 - Les Isopodes Asellotes de la plaine abyssale atlantique. *Thèse de Doctorat d'Etat ès-Sciences Naturelles*. Univ. Pierre et Marie Curie, Paris VI.
- CHARDY, P. - 1975 - Isopodes nouveaux des campagnes « Biaçores » et « Biogas 4 » en Atlantique N. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 3^e série, 303 : 689-708.
- CHARDY, P. - 1977 - La famille des Haplomiscidae (Isopodes Asellotes) : discussion systématique et phylogénique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 3^e série, 476, Zool., 333 : 889-906.
- CHARDY, P. - 1979 - Structure of deep-sea Asellota assemblages in the bay of Biscay ; relationship with the abyssal environment. *Ambio*, Special Report, 6 : 79-82.
- CONAN, G., ROUX, M. et SIBUET, M. - 1981 - A photographic survey of a population of the stalked crinoid *Diplocrinus (Annacrinus wyvillethomsoni)*. *Deep-Sea Res.*, 28, A (5) : 441-453.
- COOPER, G. A. - 1981 - Brachiopoda from the gulf of Gascogne, France (recent). *Smithson. Contrib. Paleobiol.*, n° 44.
- CUTLER, E. B., CUTLER, N. J. - 1980 - Deep-water Sipuncula from the gulf of Gascogne *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 60 : 449-459.
- DATTAGUPTA, A. K. - 1981 - Atlantic Echiurans. Part I : report on twenty-two species of deep-sea Echiurans of the N. and the S. Atlantic Ocean. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4^e série, 3 : 353-378.
- DESBRUYÈRES, D. - 1980 - Sphaerodoridae (Annélides Polychètes) profonds du N.E. Atlantique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4^e série, 2 : 110-128.
- DESBRUYÈRES, D., BERVAS, J. Y. et KHRIPOUNOFF, A. - 1980 - Un cas de colonisation rapide d'un sédiment profond. *Oceanol. Acta*, 3 (3) : 285-291.
- DESBRUYÈRES, D., LAUBIER, L. - 1977 - *Noanelia hartmanae* gen. sp. n. Ampharetidae (Annélides Polychètes) abyssal du golfe de Gascogne : 279-287. in *Essays on Polychaetous Annelids in Memory of Dr. Olga Hartman*. D. J. Reish and K. Fauchald Edit., Los Angeles, California, 604 p.
- DINET, A. - 1977 - Le genre *Pontostratotes* Brady, 1883, dans l'étage abyssal du golfe de Gascogne (Copepoda, Harpacticoida). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 3^e série, 499 : 1165-1199.
- DINET, A. - 1981 - Description de deux nouvelles espèces abyssales de *Pontostratotes* (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida). *Bull. Soc. Zool., Fr.*, 106 (2) : 201-211.
- DINET, A., KHRIPOUNOFF, A. - 1979 - Rapports quantitatifs entre le méiobenthos et la matière organique sédimentaire en zone abyssale. Colloque CNRS — Biogéochimie de la matière organique à l'interface eau-sédiments marins. *Actes Colloques*, 293 : 319-324.
- DINET, A., VIVIER, M. H. - 1977 - Le méiobenthos abyssal du golfe de Gascogne. I - Considérations sur les données quantitatives. *Cah. Biol. mar.*, 18 : 85-97.
- DINET, A., VIVIER, M. H. - 1979 - Le méiobenthos abyssal du golfe de Gascogne. II - Les peuplements de Nématodes et leur diversité spécifique. *Cah. Biol. mar.*, 20 : 109-123.

- DINET, A., VIVIER, M. H. - 1981 - Ajustement de la loi de Motomura aux peuplements nématologiques abyssaux du golfe de Gascogne. *Tethys*, 10 (2) : 141-148.
- ERSEUS, C. - 1983 - Deep-sea *Phalodrilus* and *Bathydrilus* (Oligochaeta, Tubificidae) from the Atlantic Ocean, with descriptions of ten new species. *Cah. Biol. mar.*, 24 : 125-146.
- GAILL, F. - 1979 - Digestive structure of abyssal Tunicates. *Sarsia*, 64 (1-2) : 93-96.
- GEISTDOERFER, P. - 1978-1979 - Connaissances nouvelles sur la biologie de la famille des Macrouridae (Téléostéens, Gadiformes). *Vie et Milieu*, 28-29, fasc. 2, sér. A-B : 323-351.
- GRASSHOFF, M. - 1981 - Die Gorgonaria, Pennatularia und Antipatharia des Tiefwassers der Biscaya (Cnidaria, Anthozoa). Ergebnisse der französischen Expeditionen Biogas, Polygas, Geomanche, Incal, Noratlante, une Fahrten der « Thalassa ». I - Allgemeiner Teil. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4^e série, 3 : 731-766.
- GRASSHOFF, M. - 1981 - Die Gorgonaria, Pennatularia und Antipatharia des Tiefwassers der Biscaya (Cnidaria, Anthozoa). II - Taxonomischer Teil. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4^e série, 3 : 941-978.
- GRASSHOFF, M., ZIBROWIUS, H. - 1983 - Kalkkrusten ans Auchsen von Hornkorallen, rezend und fossil. *Senckenbergiana marit.* 15 (4/6) : 111-145.
- GRYGIER, M. - 1983 - An endoparasitic Lamippid Copepod in *Acanella* from the North-Atlantic. *Crustaceana*, 45 (2) : 176-182.
- GUENEGAN, Y., RANNOU, M. - 1979 - Semi-diurnal rythmic activity in deep-sea benthic fishes in the bay of Biscay. *Sarsia*, 64 : 113-116.
- HAYWARD, P. J. - 1978 - Bryozoa from the W. European continental slope. *J. Zool., Lond.*, 184 : 207-224.
- HAYWARD, P. J. - 1978 - The morphology of *Euginoma vermiformis* Jullien (Bryozoa, Cheilostomata). *J. nat. Hist.*, 12 : 97-106.
- HAYWARD, P. J. - 1979 - Deep-water Bryozoa from the coasts of Spain and Portugal. *Cah. Biol. mar.*, Tome XX, pp. 59-75.
- d'HONDT, J. L., HAYWARD, P. J. - 1981 - Nouvelles récoltes de Bryozoaires Cténostomes bathyaux et abyssaux. *Cah. Biol. mar.*, tome XXII : 267-283.
- HUREAU, J. C., NIELSEN, J. G. - 1981 - Les Poissons ophidiiformes des campagnes du N.O. « Jean Charcot » dans l'Atlantique et la Méditerranée. *Cybius*, 5 (3) : 3-28.
- JONES, N. S. - 1984 - The family Nannastacidae (Crustacea = Cumacea) from the deep Atlantic. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*. Zoology series, vol. 46, 3 : 207-289.
- KAAS, P. - 1979 - On a collection of Polyplacophora (Mollusca, Amphineura) from the bay of Biscay. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4^e série, 1 : 13-31.
- KHRIPOUNOFF, A. - 1979 - Relations trophiques dans l'écosystème benthique abyssal atlantique : descriptions et bilan énergétique. *Thèse 3^e Cycle*, Université Pierre et Marie Curie, 132 p.
- KHRIPOUNOFF, A., DESBRUYÈRES, D., CHARDY, P. - 1980 - Les peuplements benthiques de la faille Vema, données quantitatives et bilan d'énergie en milieu abyssal. *Oceanol. Acta*, 3 (2) : 187-198.
- KHRIPOUNOFF, A., SIBUET, M. - 1980 - La nutrition d'Echinodermes abyssaux. I - Alimentation des Holothuries. *Mar. Biol.*, 60 : 17-26.
- LAGARDÈRE, J. P. - 1983 - Les Mysidacés de la plaine abyssale du golfe de Gascogne. I : Familles des Lophogastridae, Eucopiidae et Petalophthalmidae. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat.*, Paris, 4^e ser., 5, sect. A, 3 : 809-843.
- LAUBIER, L. - 1974 - *Chauvinelia biscayensis* gen. sp. nov. Un Flabelligeridae (Annélide Polychète sédentaire) aberrant de l'étage bathyal du golfe de Gascogne. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 99 (3) : 391-399.
- LAUBIER, L. - 1978 - *Ophelicola drachi*, gen. sp. n., un nouveau Copépode cyclopoïde abyssal ectoparasite d'Annélides Polychètes opheliidae. *Archs Zool. exp. gén.*, 119, pp. 39-50.
- LAUBIER, L., BOUCHET, P. - 1976 - Un nouveau Copépode parasite de la cavité

BIBLIOGRAPHIE

- palléale d'un Gastéropode bathyal dans le golfe de Gascogne *Myzotheridion sequenziae* gen. sp. n. *Archs Zool. exp. gén.*, 117 (4) : 469-484.
- LAUBIER, L., SIBUET, M. - 1977 - Résultats de campagnes Biogas, 3 août 1972-12 novembre 1974. *Publ. CNEXO, Résult. Camp. Mer*, 11.
- LAUBIER, L., SIBUET, M. - 1979 - Ecology of the benthic communities of the deep N.E. Atlantic. *Ambio*, Special Report, 6 : 37-42.
- LAWRENCE, J., SIBUET, M. - 1979 - Numbers and biomass of abyssal Holothurids (Echinodermata) from the bay of Biscay. *Amer. Zool.*, 19 : 1009-1010.
- MASSIN, C., JANGOUX, M., SIBUET, M. - 1978 - Description d'*Ixoreis psychropotae*, nov. gen., nov. sp., Coccidie parasite du tube digestif de l'Holothurie abyssale *Psychropotes longicauda* Théel. *Protistologica*, tome XIV, 3 : 253-259.
- MAUVIEL, A. - 1982 - La bioturbation actuelle dans le milieu abyssal de l'Atlantique N. *Thèse de 3^e Cycle*. Univ. Bretagne occidentale, Brest.
- MAUVIEL, A. et coll. - 1982 - Etude des variations des taux de bioturbation par la spectrométrie gamma non destructive (GeHP), dans trois zones sédimentaires de l'Atlantique N., à 2 000 m et à plus de 4 000 m de profondeur. Actes Colloques International CNRS, Bordeaux, sept. 81, *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine*, Bordeaux, n° 31, pp. 257-274.
- MIURA, T. - 1980 - Lumbrineridae (Annélides Polychètes) abyssaux récoltés au cours des campagnes du Centre Océanologique de Bretagne dans l'Atlantique et la Méditerranée. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4^e série, 2 (4) : 1019-1058.
- MONNIOT, C. - 1979 - Adaptations of benthic filtering animals to the scarcity of suspended particles in deep water. *Ambio*, 73-74.
- MONNIOT, F. - 1979 - Faunal affinities among abyssal Atlantic basins. *Sarsia*, 64 (1-2) : 93-96.
- MONNIOT, C., MONNIOT, F. - 1974 - Ascidies abyssales de l'Atlantique récoltées par le « Jean-Charcot » (campagnes Noratlante, Walda, Polygas A). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 3^e série, 226, zool. 154 : 721-786.
- MONNIOT, C., MONNIOT, F. - 1975 - An ecological paradox, abyssal Tunicates. *Ann. Inst. Océanogr.*, 51 (1) : 99-129.
- MONNIOT, C., MONNIOT, F. - 1975 - Feeding behaviour of abyssal Tunicates. *Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp.*, pp. 357-362.
- MONNIOT, C., MONNIOT, F. - 1977 - Tuniciers benthiques profonds du N.E. Atlantique. Résultats des campagnes Biogas. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 3^e série, 466, Zool. 323 : 695-720.
- MONNIOT, C., MONNIOT, F. - 1978 - Recent work on the deep-sea Tunicates. *Oceanogr. mar. Biol. ann. Rev.*, 16 : 181-228.
- MONNIOT, C., MONNIOT, F., GAILL, F. - 1975 - Les Sorberacea : une nouvelle classe de Tuniciers. *Archs. Zool. exp. gén.*, 116 (1) : 77-122.
- MONNIOT, C., MONNIOT, F., MILLAR, R. H. - 1976 - An account of six species of abyssal Styelidae (Asciadiacea), three of which are new species. *Deep-Sea Res.*, 23 : 1186-1197.
- MOYSE, J. - 1983 - *Isidascus bassindalei* gen. nov. sp. nov. (Ascothoracida : Crustacea) from N.E. Atlantic with a note on the origin of barnacles. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 63 : 161-180.
- NIELSEN, J. G., HUREAU, J. C. - 1980 - Revision of the Ophidiid genus *Spectrunculus* Jordan et Thompson, 1914, a senior synonym of *Parabassogigas* Nybelin, 1967 (Pisces Ophidiiforms) - *Steenstrupia*, 6 (11) : 149-169.
- NOSHKIN, V. E. - 1983 - Fallout concentrations in sediments and some biota from regions of the N.E. Atlantic. *Nuclear energy agency organisation for economic cooperation and development*, pp. 119-124.
- OLIVER, G., ALLEN, J. A. - 1980 - The functional and adaptive morphology of the deep-sea species of the Arcacea (Mollusca : Bivalvia) from the Atlantic. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B 291 : 45-76.
- OLIVER, G., ALLEN, J. A. - 1980 - The functional and adaptive morphology of the deep-sea species of the family Limopsidae (Bivalvia : Arcoida) from the Atlantic. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B 291 : 77-125.

- PETTER, A. J. - 1980 - Une nouvelle famille de Nématodes parasites d'invertébrés marins, les Benthimermithidae. *Annl. Paras.*, Paris, T. ss, 2 : 209-224.
- PETTER, A. J. - 1981 - Description des mâles de trois nouvelles espèces de Nématodes de la famille des Benthimermithidae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4^e série, 3 : 455-465.
- RANNOU, M. - 1975 - Recherches écologiques sur les Poissons bathyaux et abyssaux. *Thèse d'Etat*. Univ. Sc. et Techn. Languedoc, Montpellier.
- RANNOU, M. - 1976 - Clés pour la détermination des Macrouridés de l'Atlantique et de la Méditerranée. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 3^e série, 394, Zool. 276 : 923-943.
- RANNOU, M. NOUGUIER, J. - 1974 - Pêches abyssales aux casiers. *Annl. Inst. océanogr.*, 50 (2) : 139-143.
- RANNOU, M., NOUGUIER, J. - 1974 - Fermeture par commande programmée d'un filet à plancton. Université de Montpellier, Laboratoire d'Hydrobiologie, Travaux du Laboratoire, n° 16, USTL, Montpellier.
- RANNOU, M., THIRIOT-QUIÉVREUX, C. - 1975 - Structure des otolithes d'un Macrouridae (Poissons Gadiformes) bathyal. Etude au microscope électronique à balayage. *Annl. Inst. océanogr.*, 51 (2) : 195-201.
- RENAUD-MORNANT, J. - 1983 - Tardigrades abyssaux nouveaux de la sous-famille des Euclavartinae n. subf. (Arthrotardigrada, Halechiniscidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4^e sér., 5 : 201-219.
- RIEMANN-ZURNECK, K. - 1979 - Two disc-shaped deep-sea Anthozoa from the gulf of Biscay, with a survey of adaptation types in the Actinaria. *Zoomorphologie*, 93 : 227-243.
- SIBUET, M. - 1974 - *Cherbonniera utriculus* gen. sp. nov., petite Holothurie (Molpadonia Molpadiidae) des vases abyssales du N.E. Atlantique. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 279 : 1443-1445.
- SIBUET, M. - 1975 - Etude écologique des Astérides et Holothuries abyssales dans le golfe de Gascogne. Congrès des Echinodermes. *Thalassia Yugoslavia*, 12 (1) : 335-336.
- SIBUET, M. - 1976 - Le genre *Hymenaster* (Astérides) dans l'océan Atlantique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 3^e série, 368/256 : 305-324.
- SIBUET, M. - 1977 - Répartition et diversité des Echinodermes (Astérides et Holothuries) en zone profonde dans le golfe de Gascogne. *Deep-Sea Res.*, 24 : 549-563.
- SIBUET, M. - 1978 - Distribution and diversity of Asteroids in Atlantic abyssal basins. *Sarsia*, 64 (1-2) : 85-92.
- SIBUET, M. - 1978 - *Synallactes longipapillata* nov. sp. nouvelle espèce d'Holothurie d'un genre rarement représenté dans l'océan Atlantique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris.
- SIBUET, M. - 1980 - Connaissances générales sur les communautés benthiques abyssales dans l'Atlantique N.E. *Rapport CNEOX-COB*, 97 p.
- SIBUET, M. - 1980 - Adaptation des Echinodermes à la vie abyssale. In M. Jangoux Ed. : *Echinoderms present and past*, Balkema Publ., Rotterdam, pp. 233-240.
- SIBUET, M., CHERBONNIER, G. - 1972 - Description de stades juvéniles de *Plutonaster bifrons* (Wyville Thomson). *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 275 : 2515-2518.
- SIBUET, M., LAWRENCE, J. - 1981 - Organic and energetic content of abyssal holothuroids (Echinodermata) from the Bay of Biscay. *Mar. Biol.*, 65 : 143-147.
- SOUTHWARD, E. C. - 1978 - A new species of *Lamellisabella* (Pogonophora) from the N. Atlantic. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 58 : 713-718.
- SOUTHWARD, E. C. - 1979 - Horizontal and vertical distribution of Pogonophora in the Atlantic ocean. *Sarsia*, 63 (1-2) : 51-55.
- STOCK, J. H. - 1978 - Abyssal Pycnogonids from the North-Eastern Atlantic basin. Part I. *Cah. Biol. mar.*, 19 (1) : 189-219.
- STOCK, J. H. - 1978 - Abyssal Pycnogonida from the North-Eastern Atlantic basin. Part II. *Cah. Biol. mar.*, 19 (2) : 397-413.

BIBLIOGRAPHIE

- STOCK, J. H. - 1984 - Deep-water Pycnogonida of the Incal, Biogas, Géomanche and Safari cruises. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 743-749.
- TENDAL, O. - 1980 - Xenophyophorae from the french expeditions « Incal » and « Biovema » in the Atlantic ocean. *Cah. Biol. mar.*, XXI, pp. 303-306.
- TENDAL, O., HESSLER, H. R. - 1977 - An introduction to the biology and systematics of Komokiacea (Textulariinae Foraminifera). *Galathea Rep.*, 14 : 165-194.
- VAN PRAET, M. - 1983 - Fluctuations d'activités enzymatiques digestives chez les actinies abyssales : indices d'une nutrition particulière. *Oceanol. Acta*, N° SP : 197-200.
- WAREN, A., SIBUET, M. - 1981 - *Ophiculima* (Mollusca, Prosobranchia) a new genus of Ophiuroid parasites. *Sarsia*, 66 : 103-107.
- WILSON, G., HESSLER, R. - 1981 - A revision of the genus Eurycope (Isopoda, Asellota) with descriptions of three new genera. *J. crust. Biol.*, 1 (3) : 401-423.
- WILSON, G. - 1981 - Taxonomy and postmarsupial development of a dominant deep-sea eurycopid Isopod (Crustacea). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 94 (1) : 276-294.
- WILSON, G. - 1983 - Systematics of a species complex in the deep-sea genus Eurycope, with a revision of six previously described species (Crustacea, Isopoda, Eurycopidae). *Bull. Scripps Instit. Oceanogr.*, 25.
- WILSON, G. - 1983 - Variation in the deep-sea Isopod *Eurycope ipthima* (Asellota, Eurycopidae) : depth related clines in rostral morphology and in population structure. *J. Crust. Biol.*, 3 (1) : 127-140.
- ZIBROWIUS, H. - 1980 - Les Scléractiniaux de la Méditerranée et de l'Atlantique nord-oriental. *Mém. Inst. océanogr., Monaco*, n° 11, 1-284, 107 pl.
- ZIBROWIUS, H., SOUTHWARD, E. C., DAY, J. H. - 1975 - New observations on a little known species of *Lumbrineris* (*Polychaeta*) living on various Cnidarians, with notes on its recent and fossil Scleractinian hosts. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 55 (1) : 83-108, 5 pl.

PARTICIPANTS AU PROGRAMME BIOGAS

- ALLEN, John - University Marine Biological Station Millport, Isle of Cumbrae, Scotland KA 28, OEG, G.B.
- ANGEL, Martin - Institute of Oceanographic Sciences, Brook Road, Wormley, Surrey GU8 5UB, G.B.
- AUFFRET, Gérard - Centre océanologique de Bretagne, Département « Géologie-Géophysique-Géochimie », BP 337, 29273 Brest Cedex, France.
- BĂCESCU, Mihaï - Musée Grigore Antipa, 1, Chaussée Kisselef, Bucuresti III, Roumanie.
- BARTSCH, Ilse - Biologische Anstalt Helgoland, Nothest 31, 2000 Hamburg 52, R.F.A.
- BATISSE, Adrien - Laboratoire de Cytophysologie des Protozoaires, 105 boulevard Raspail, 75006 Paris, France.
- BERVAS, Jean-Yves - Centre Océanologique de Bretagne, Département « Technologie et Développement Industriel », BP 337, 29273 Brest Cedex, France.
- BIANCHI, Armand - Ecologie et Biochimie Microbiennes du Milieu Marin, Université de Provence, 3, place Victor Hugo, 13331 Marseille Cedex, France.
- BOLETZKY, Sigurd, Von - Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France.
- BOUCHER, Jean - Centre océanologique de Bretagne, Département « Etudes Océaniques », BP 337, 29273 Brest Cedex, France.
- BOUCHET, Philippe - Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie, 55, rue Buffon, 75005 Paris, France.
- BOURDON, Roland - Station Biologique, 29211 Roscoff, France.
- BOZIC, Bernard - Laboratoire de Carcinologie, 61, rue Buffon, 75005 Paris, France.
- BURDON-JONES, C. - School Biological Sciences, James Cook University, Q 4811 N. Queensland, Australie.
- CALS, Philippe - Laboratoire d'Histophysologie, 12, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France.
- CASANOVA, Bernadette - Laboratoire de Biologie Animale, Place Victor Hugo, 13003 Marseille Cedex, France.
- CHARDY, Pierre - Centre océanologique de Bretagne, Département « Environnement Littoral et Gestion du Milieu Marin », BP 337, 29273 Brest Cedex, France.
- COOPER, Arthur - Smithsonian Institution, Washington D.C. 20560, U.S.A.
- CUTLER, Edward - Utica College, Burrstone Road, Utica, N.Y. 13502, U.S.A.
- DAHL, Erik - Zoologiska Institutionen, Lunds Universitets, 22362 Lund, Suède.
- DATTAGUPTA, Anil - Zoology Department, Kurukshetra University, Kurukshetra 132 119, Inde.
- DAVID, Bruno - Institut des Sciences de la Terre, 6, boulevard Gabriel, 21100 Dijon, France.
- DECRAEMER, Wilfrida - Institut Royal des Sciences Naturelles, 31, rue Vautier, 1040 Bruxelles, Belgique.
- DEEVEY, Georgiana - The Florida State Museum, Gainesville 32611, U.S.A.
- DEMING, Jody - Johns Hopkins University, Chesapeake Bay Institute, 4800 Atwell Road, Shady Side, Maryland 20764, U.S.A.
- DEMIRHINDI, Ulker - Radiobiologie Kürsüsü, Fen Fakultesi Vezneciler, Istanbul, Turquie.
- DESBRUYÈRES, Daniel - Centre océanologique de Bretagne, Département « Etudes Océaniques », BP 337, 29273 Brest Cedex, France.
- DINET, Alain - Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins, Case 901, Faculté des Sciences de Luminy, 70, route Léon Lachamp, 13288 Marseille Cedex 9, France.

PARTICIPANTS AU PROGRAMME BIOGAS

- DOUMENC, Dominique - Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France.
- EMSCHERMANN, Peter - Institut für Biologie, Schänzlest 9-11, 7800 Freiburg, R.F.A.
- ERSEUS, Christer - Department of Zoology, University of Göteborg, Box 25059, 4 031 Göteborg, Suède.
- EUZET, Louis - Laboratoire de Parasitologie Comparée, Place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex, France.
- FATTON, Elisabeth - Laboratoire de Pétrologie Sédimentaire et Paléontologie, Bâtiment 504, 91405 Orsay Cedex, France.
- FOREST, Jacques - Laboratoire de Carcinologie, 61, rue Buffon, 75005 Paris, France.
- GAGE, John - Dunstaffnage Marine Research Laboratory, P.o. Box 3, Oban, Argyll PA34 4AD, G.B.
- GAILL, Françoise - Centre de Cytologie Expérimentale, 67, rue Maurice Gunsbourg, 94200 Ivry-sur-Seine, France.
- GEISTDOERFER, Patrick - Laboratoire d'Ichtyologie, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France.
- GENTIL, Frank - Station Biologique, 29211 Roscoff, France.
- GIBSON, Ray - Department of Biology, Liverpool Polytechnic, Byron Street, Liverpool L3 3AF, G.B.
- GRASSHOFF, Manfred - Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberganlage 25, 600 Frankfurt 1, R.F.A.
- GRUNER, Hans - Zoologisches Museum, Invalidenstr. 43, 104 Berlin, D.D.R.
- GUENEGAN, Yvon - Centre océanologique de Bretagne, Département « Environnement Littoral et Gestion du Milieu Marin », BP 337, 29273 Brest Cedex, France.
- HAYWARD, Peter - Department of Zoology, University College, Singleton Park, Swansea SA2 8PP, G.B.
- HOLDICH, David - Zoology Department, University Nottingham, Nottingham N97 2RD, G.B.
- D'HONDT, Jean-Loup - Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins, 55, rue Buffon, 75005 Paris, France.
- HUREAU, Jean-Claude - Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Ichtyologie, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France.
- INGRAM, Camilla - Scripps Institution of Oceanography, A-002, La Jolla, 92093 California, U.S.A.
- JONES, N. - Department of Marine Biology, Port Erin, Isle of Man, G.B.
- KAAS, Piet - Ryksmuseum van Natuurlijke Historie, Raamsteeg 2, P.B. 9517, 2300 Ra Leiden, Pays-Bas.
- KHRIPOUNOFF, Alexis - Centre océanologique de Bretagne, Département « Etudes Océaniques », BP 337, 29273 Brest Cedex, France.
- KOLMER, Dan - Institut für Zoologie der Universität Wien, Währinger Strasse 17/VI, A-1090 Wien, Autriche.
- KORNICKER, Louis - Smithsonian Institution, Washington D.C. 20560, U.S.A.
- LAGARDÈRE, Jean-Paul - C.R.E.O., allée des Tamaris, 17001 La Rochelle, France.
- LAMBERT, Claude - C.N.R.S., Centre des Faibles Radioactivités, 91190 Gif-sur-Yvette, France.
- LAUBIER, Lucien - Centre National pour l'Exploitation des Océans, 66, avenue d'Iéna, 75116 Paris, France.
- LAUBITZ, Diana - Division Zoologie des Invertébrés, National Museums, Ottawa, K1A 0M8, Canada.
- LAURIN, Bernard - Institut des Sciences de la Terre, 6, boulevard Gabriel, 21100 Dijon, France.
- LE COZ, Jean-René - Centre océanologique de Bretagne, Département « Etudes Océaniques », BP 337, 29273 Brest Cedex, France.
- MANNING, Raymond - Smithsonian Institution, Washington D.C. 20560, U.S.A.
- MARTIN, Jean-Louis - Centre Océanologique de Bretagne, Département « Environnement Littoral et Gestion du Milieu Marin », BP 337, 29273 Brest Cedex, France.

PARTICIPANTS AU PROGRAMME BIOGAS

- MASSIN, Claude - Institut Royal des Sciences Naturelles, 31, rue Vautier, 1040 Bruxelles, Belgique.
- MASSIN, Claude - Institut Royal des Sciences Naturelles, 31, rue Vautier, 1040 Bruxelles, Belgique.
- MAUVIEL, Anne - C/O Centre océanologique de Bretagne, Département « Etudes Océaniques », BP 337, 29273 Brest Cedex, France.
- METIVIER, Bernard - Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins, 55, rue Buffon, 75005 Paris, France.
- MIURA, Tomo - Ocean Research Institute, University of Tokyo, 15-1, Minamidai-1, Nakamo-ku, Tokyo 164, Japon.
- MOAL, Jeanne - Centre océanologique de Bretagne, Département « Etudes Océaniques », BP 337, 29273 Brest Cedex, France.
- MONNIOT, Claude - Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie, 55, rue Buffon, 75005 Paris, France.
- MONNIOT, Françoise - Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie, 55, rue Buffon, 75005 Paris, France.
- MOYSE, John - Department of Zoology, University College, Singleton Park, Swansea SA2 8PP, G.B.
- MUUS, Bent - Zoological Laboratory, Universitetsparken 15, 2100 Copenhagen, Danemark.
- NEALE, John - Department of Geology, The University Cottingham Road, Hull HU6 7RX, G.B.
- NEGOESCU, Ileana - Musée Grigore Antipa, 1, Chaussée Kisselef, Bucuresti III, Roumanie.
- O'CONNOR, Brendan - Department of Zoology, University College, Galway, Irlande.
- PATERSON, Gordon - Department of Zoology, British Museum, London SW7 5BD, G.B.
- PETTER, Annie - Laboratoire de Zoologie, Vers, 61, rue Buffon, 75231 Paris Cedex 05, France.
- PRAËT, Michel Van - Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France.
- RAIBAUT, André - Laboratoire d'Ichtyologie et Parasitologie, Place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex, France.
- RENAUD-MORNANT, Jeanne - Laboratoire de Zoologie, Vers, 61, rue Buffon, 75005 Paris, France.
- RICE, Tony - I.O.S., Brook Road, Wormley, Surrey, GU8 5UB, G.B.
- RIEMANN-ZURNECK, Karin - Institut für Meeresforschung, Am Handelshaffen 12, 285 Bremerhaven 1, R.F.A.
- ROUX, Michel - Université Claude Bernard, Département des Sciences de la Terre, Boulevard du 11 novembre, 69622 Villeurbanne Cedex, France.
- RYLAND, John - University College, Department of Zoology, Swansea SA2 8PP, G.B.
- SAINT-LAURENT, Michèle (de) - Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Carcinologie, 61, rue Buffon, 75005 Paris, France.
- SHELTEMA, Amélie - Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole, MA 02543, U.S.A.
- SEGONZAC, Michel - Centre National de Tri d'Océanographie Biologique, C.O.B., BP 337, 29273 Brest Cedex, France.
- SIBUET, Myriam - Centre océanologique de Bretagne, Département « Etudes Océaniques », BP 337, 29273 Brest Cedex, France.
- SOUTHWARD, A. - The Laboratory, Citadell Hill, Plymouth PL1 8PB, G.B.
- SOUTHWARD, Eve - The Laboratory, Citadell Hill, Plymouth PL1 8PB, G.B.
- STOCK, Jan - Instituut voor Taxonomische Zoölogie, Zoölogisch Museum, P.B. 20125, 1000 Hc Amsterdam, Pays-Bas.

PARTICIPANTS AU PROGRAMME BIOGAS

- TENDAL, Ole - Zoological Museum, Universitetsparken 15, 2100 Copenhagen, Denmark.
- THIEL, Hjalmar - Institut für Hydrobiologie, Universität Hamburg, Zeiseweg 9, 2000 Hamburg 50, R.F.A.
- THURSTON, Michael - Institut of Oceanography Sciences, Brook Road, Wormley, Surrey GU8 5UB, G.B.
- VANGRIESHEIM, Annick - Centre océanologique de Bretagne, Département « Etudes Océaniques », BP 337, 29273 Brest Cedex, France.
- VAN DER LAND, Jan - Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Raamsteeg 2, P.B. 9517, 2300 Ra Leiden, Pays-Bas.
- VENEC-PEYRÉ, Marie-Thérèse - Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon, 75005 Paris, France.
- VERVOORT, Willem - Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Raamsteeg 2, Postbus 9517, 2300 Ra Lieden, Pays-Bas.
- VITIELLO, Pierre - Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins, Case 901, Faculté des Sciences de Luminy, 70, route Léon Lachamp, 13288 Marseille Cedex 9, France.
- VIVIER, Marie-Hélène - Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins, Case 901, Faculté des Sciences de Luminy, 70, route Léon Lachamp, 13288 Marseille Cedex 9, France.
- WAREN, Anders - Department of Zoology, Fack, 40033 Göteborg 33, Suède.
- WILSON, George - Marine Biological Research Division, Scripps Institution of Oceanography, A-002, La Jolla, California 92093, U.S.A.
- ZIBROWIUS, Helmut - Station Marine d'Endoume, Rue de la Batterie des Lions, 13007 Marseille, France.

LISTE ALPHABÉTIQUE DES CHERCHEURS

LISTE ALPHABÉTIQUE DES CHERCHEURS AYANT CONTRIBUÉ A L'ÉTUDE DU MATÉRIEL RECUEILLI AU COURS DES CAMPAGNES « BIOGAS »

A	ALLEN J.	(G.B.)	Bivalves
	ANGEL M.	(G.B.)	Ostracodes planctoniques
	AUFFRET G.	(C.O.B.)	Sédimentologie
B	BACESCU M.	(Roumanie)	Tanaïdacs
	BARTSCH I.	(R.F.A.)	Acariens
	BOLETZKY S.v.	(Arago)	Céphalopodes
	BOUCHET P.	(Muséum)	Gastéropodes
	BOURDON R.	(Roscoff)	Isopodes parasites
	BOZIC B.	(Muséum)	Harpacticoïdes
	BRUNTON H.	(G.B.)	Brachiopodes
	BURDON-JONES C.	(Australie)	Entéropeustes
C	CALS Ph.	(Paris)	Isopodes Gnathidés
	CAMPOY A.	(Espagne)	Polychètes
	CASANOVA B.	(Marseille)	Euphausiacés
	CHARDY P.	(C.O.B.)	Isopodes
	COOPER A.	(U.S.A.)	Brachiopodes
	CUTLER E.	(U.S.A.)	Sipunculien
D	DAHL E.	(Suède)	Amphipodes
	DAVID B.	(Nancy)	Echinides irréguliers
	DATTAGUPTA A.	(Inde)	Echiuriens
	DECRAEMER W.	(Belgique)	Nématodes Desmoscolécidés
	DEEVEY G.	(U.S.A.)	Ostracodes planctoniques
	DEMITHINDI V.	(Turquie)	Cladocères
	DESBRUYÈRES D.	(C.O.B.)	Polychètes
	DINET A.	(Endoume)	Harpacticoïdes
	DOUMENC D.	(Muséum)	Hexacoralliaires
E	EMSCHERMANN P.	(R.F.A.)	Kamptozoaires
	ERSEUS C.	(Suède)	Oligochètes
	EUZET L.	(Montpellier)	Parasites
F	FATTON E.	(Paris)	Bivalves, Pectinidés
	FOREST J.	(Muséum)	Décapodes

LISTE ALPHABÉTIQUE DES CHERCHEURS

G	GAILL F.	(C.N.R.S.)	Ascidies
	GEISTDOERFER P.	(Muséum)	Poissons
	GIBSON D.	(G.B.)	Parasites
	GIBSON R.	(G.B.)	Némertes
	GOTTO V.	(Irlande)	Copépodes parasites
	GRASSHOFF M.	(R.F.A.)	Octocoralliaires
	GRUNER H.	(D.D.R.)	Amphipodes planctoniques
	GRYGIER M.	(U.S.A.)	Copépodes parasites
H	HAYWARD P. J.	(G.B.)	Bryozoaires
	HIGGINS R.	(U.S.A.)	Kinorhynques
	HOLDICH D. M.	(G.B.)	Tanaïdacés
	D'HONDT J. L.	(Muséum)	Bryozoaires
	HUREAU J. C.	(Muséum)	Poissons
I	INGRAM C.	(G.B.)	Amphipodes
J	JONES N. S.	(G.B.)	Cumacés
K	KAAS P.	(Pays-Bas)	Polyplacophores
	KHRIPOUNOFF A.	(C.O.B.)	Biochimie des sédiments
	KNUDSEN J.	(Danemark)	Bivalves xylophages
	KOLMER D.	(Autriche)	Polychètes
	KOHLMEYER J.	(U.S.A.)	Champignons marins
	KORNICKER L.	(U.S.A.)	Ostracodes
L	LAGARDÈRE J. P.	(La Rochelle)	Mysidacés
	LAUBIER L.	(C.N.E.X.O.)	Polychètes
	LAUBITZ D.	(Canada)	Amphipodes
	LE CALVEZ Y.	(Muséum)	Foraminifères
M	MANGOLD C.	(Arago)	Céphalopodes
	MANNING R.	(U.S.A.)	Décapodes
	MAUVIEL A.	(C.O.B.)	Bioturbation
	MÉTIVIER B.	(Muséum)	Scaphopodes
	MIURA T.	(Japon)	Polychètes
	MONNIOT C.	(Muséum)	Tuniciers
	MONNIOT F.	(Muséum)	Tuniciers
	MOYSE J.	(G.B.)	Cirripèdes
	MUUS B.	(Danemark)	Céphalopodes
N	NEALE J.	(G.B.)	Ostracodes
	NEGOESCU H.	(Roumanie)	Isopodes
P	PATERSON G.	(G.B.)	Ophiures
	PETERSEN K. W.	(Danemark)	Hydrozoaires
	PETTER A.	(Muséum)	Nématodes parasites
	PRAËT M. V.	(Muséum)	Hexacoralliaires

LISTE ALPHABÉTIQUE DES CHERCHEURS

R	RAIBAUT A.	(Montpellier)	Copépodes parasites
	RAMPAL J.	(Marseille)	Ptéropodes
	RANNOU M.	(Montpellier)	Poissons
	RICE T.	(G.B.)	Décapodes
	RIEMANN-ZURNECK K.	(R.F.A.)	Hexacoralliaires
	ROUX M.	(Villeurbanne)	Crinoïdes
	RYLAND J. S.	(G.B.)	Bryozoaires
S	SAINT-LAURENT M. de	(Muséum)	Décapodes
	SHELTEMA A.	(U.S.A.)	Aplacophores
	SIBUET M.	(C.O.B.)	Holothurides, Astérides
	SOUTHWARD E.	(G.B.)	Pogonophores
	SOUTHWARD	(G.B.)	Pogonophores
	STOCK J.	(Pays-Bas)	Pycnogonides
T	TENDAL O.	(Danemark)	Protozoaires
	THIRIOT C.	(Villeneuve)	Hétéropodes
	THURSTON M.	(G.B.)	Amphipodes
	TURQUIER Y.	(Paris)	Cirripèdes acrothoraciques
V	VAN DER LAND J.	(Pays-Bas)	Priapuliers
	VEILLET A.	(Nancy)	Parasites
	VENEC-PEYRÉ M. T.	(Paris)	Foraminifères
	VERVOORT W.	(Pays-Bas)	Hydrozoaires
	VITIELLO P.	(Endoume)	Nématodes
	VIVIER M. H.	(Endoume)	Nématodes
W	WAREN A.	(Suède)	Gastéropodes
	WILSON G.	(U.S.A.)	Isopodes
Z	ZIBROWIUS H.	(Endoume)	Scléactiniaires, Polychètes, Serpulidés

IFREMER - SDP
Centre de BREST
Bibliothèque
B.P. 337 - 29273 BREST CEDEX

Imprimé en France. — JOUVE, 18, rue Saint-Denis, 75001 PARIS
N° 59721 Dépôt légal : Mai 1985
