

Canyons sous-marins et advection vers le talus continental du plancton néritique

Plancton
Canyons
Advection
Mysidacés
Isopodes

Plankton
Canyons
Advection
Mysidacea
Isopoda

Claude MACQUART-MOULIN et Gilbert PATRITI

Centre d'Océanologie de Marseille, Université d'Aix-Marseille II, UA CNRS N°41, Campus de Luminy, case 901, 13288 Marseille Cedex 9, France.

Reçu le 20/10/92, révisé le 3/03/93, accepté le 5/03/93.

RÉSUMÉ

La distribution nocturne de crustacés migrants benthohyponeustoniques (mysidacés et isopodes) a été étudiée au-dessus du plateau et du talus continental, dans l'axe et de part et d'autre de trois canyons sous-marins de la marge de Méditerranée nord-occidentale (Toulon, Cassis, Marseille). Les trois sites sont régulièrement exposés à de forts coups de vent soufflant du littoral. Deux pêches planctoniques, l'une horizontale, en surface, l'autre verticale, du fond à la surface, étaient successivement réalisées au-dessus de chaque profondeur, de l'isobathe 50 m à plus de 1000 m, au cours de la partie centrale de la nuit.

Les résultats mettent en évidence l'existence d'une diffusion importante des mysidacés *Anchialina agilis*, *Haplostylus lobatus*, *Siriella clausii*, *Siriella norvegica* et *Leptomysis gracilis*, et de l'isopode *Eurydice truncata*, vers le talus continental, bien au-delà des limites de leur biotope benthique. Cette diffusion se fait essentiellement dans l'axe des thalwegs, les bords latéraux du canyon restant peu fréquentés.

L'origine du transfert est à rechercher dans un transport passif, reflet tout à la fois de la courantologie spécifique aux canyons côtiers et de la courantologie locale. Le régime courantologique usuel dans les canyons consiste en une alternance des courants de fond montant et descendant, avec prédominance du courant descendant. Dans les canyons étudiés, le courant descendant est renforcé par un reflux de la veine littorale du courant liguro-provençal, et par fort vent de Nord-Nord-Ouest, par le courant de décharge de l'upwelling de compensation. La prévalence du courant de fond descendant tend à prévenir le retour diurne sur le plateau des animaux transférés durant la nuit sur le talus, lors de leur migration en surface.

L'établissement d'un bilan énergétique de ces transferts plateau-large est soumis à la connaissance précise : 1) des conditions hydrologiques locales ; 2) de la physiologie, du comportement et de la possibilité de survie de ces animaux littoraux déplacés en milieu pélagique, ou soumis aux fortes pressions hydrostatiques régnant dans les fonds bathyaux.

Oceanologica Acta, 1993. 16, 2, 179-189.

ABSTRACT

Submarine canyons and offshore advection of neritic plankton

Increased offshore advection of migratory neritic plankton may occur by the pathway of nearshore submarine canyons.

The nocturnal distribution of migratory benthohyponeustonic crustacea was investigated in the axis and on both sides of three submarine canyons, over the

continental shelf and slope of the northwestern Mediterranean. The three canyons are frequently exposed to strong northerly and northwesterly winds blowing seaward. A horizontal surface haul and a vertical haul from bottom to surface were successively achieved with an OMORI plankton net over each depth, from the isobath 50 m to more than 1000 m, in the middle of the night.

The Mysidacea *Anchialina agilis*, *Haplostylus lobatus*, *Siriella clausii*, *Siriella norvegica* and *Leptomysis gracilis*, and the Isopoda *Eurydice truncata* dispersed offshore along the axis of the canyons, far from the limits of their benthic habitat. In the three canyons, an accumulation of animals occurred over the top of the talweg (bottom line of a canyon), above 300 and 500 m. Animals were scarce on the shelf edge (200 m), above the lateral sides of the canyons.

This accumulation in the canyons probably results from passive transport that depends on both the specific current regime of the nearshore canyons and the local hydrodynamism. The usual current regime in canyons consists of up and down flow near the floor with a prevalence of the down-canyon current. In the provençal canyons, the normal down-canyon current is strengthened by a refluxing current of the littoral vein of the EW Liguro-Provençal and, by strong northerly winds, by a discharge current. The prevalence of the down-canyon current tends to prevent animals transferred offshore at night from being carried back over the continental shelf during the day.

In a northerly and northwesterly wind regime, the landward subsuperficial compensation current can induce an inshore transfer. Nevertheless, this transfer occurs solely during the morning and evening vertical migrations of the animals; it cannot compensate for the nocturnal surficial and diurnal near-bottom offshore transfers.

The determination of the energetic balance of these shelf-margin transfers depends on accurate knowledge of: a) the local hydrodynamic conditions; b) the physiology, behaviour and survival ability of the benthic neritic species subject to pelagic conditions or strong bathyal hydrostatic pressures; c) the precise offshore diurnal vertical distribution of the species within the water column.

Oceanologica Acta, 1993. 16, 2, 179-189.

INTRODUCTION

Les transferts horizontaux consécutifs aux migrations et accumulations nocturnes en surface des animaux planctoniques sont susceptibles d'aboutir à un enrichissement du talus continental en matière organique. Deux processus sont à envisager : transfert des faunes bathy- et mésopélagiques du large vers le talus, aboutissant à des descentes matinales d'organismes pélagiques vers un biotope benthique de faible profondeur, transfert vers le talus de la faune benthopélagique du plateau continental, avec pour conséquence une descente matinale d'organismes benthiques dans un biotope pélagique profond. Dans les deux cas se produira dans la zone de la marge une concentration d'animaux fragilisés par un déplacement hors de leur biotope d'origine. L'un ou l'autre des processus sera prédominant en fonction du sens et de l'intensité des courants advectifs dominant sur la zone.

Dans les deux perspectives, les canyons sous-marins profondément insérés dans le plateau continental devraient jouer le rôle d'un véritable piège à organismes pélagiques migrants : refuge pour la faune du large déplacé vers le plateau, trappe pour la faune benthique néritique déplacée sur les fonds bathyaux. Koslow et Ota (1981) ont pu mettre ainsi en évidence la concentration d'espèces pélagiques

dans le canyon de La Jolla et relier l'intensité de cette concentration à l'activité migratoire des organismes. L'effet de trappe des canyons sur les espèces benthopélagiques devrait être plus particulièrement marqué dans les zones régulièrement exposées à des vents soufflant du littoral, telle la partie nord-occidentale de la Méditerranée, régulièrement soumise à de forts vents de Nord et Nord-Ouest, Mistral et Tramontane. De clairs indices sur l'existence d'un tel effet dans cette zone ont pu être recueillis après deux études effectuées dans les eaux du canyon de Toulon : l'une se rapportant aux foraminifères récoltés dans les pièges à particules (Blanc-Vernet et Le Campion, 1990 ; Degiovanni *et al.*, 1992), l'autre aux migrations d'un isopode benthohyponeustonique (Macquart-Moulin, 1992).

La présente étude a été effectuée au-dessus du plateau continental et du talus, dans l'axe et de part et d'autre de trois canyons de la côte provençale de Méditerranée nord-occidentale. Les crustacés migrants dont la répartition a été étudiée constituent de bons modèles pour l'étude des transferts superficiels nocturnes. Benthiques durant la journée, ces espèces deviennent en effet hyponeustoniques durant la nuit, et sont donc particulièrement exposées à des déplacements rapides sous l'influence des courants superficiels. Leurs comportements migratoires, particulièrement en ce qui concerne les heures de migrations et la distribu-

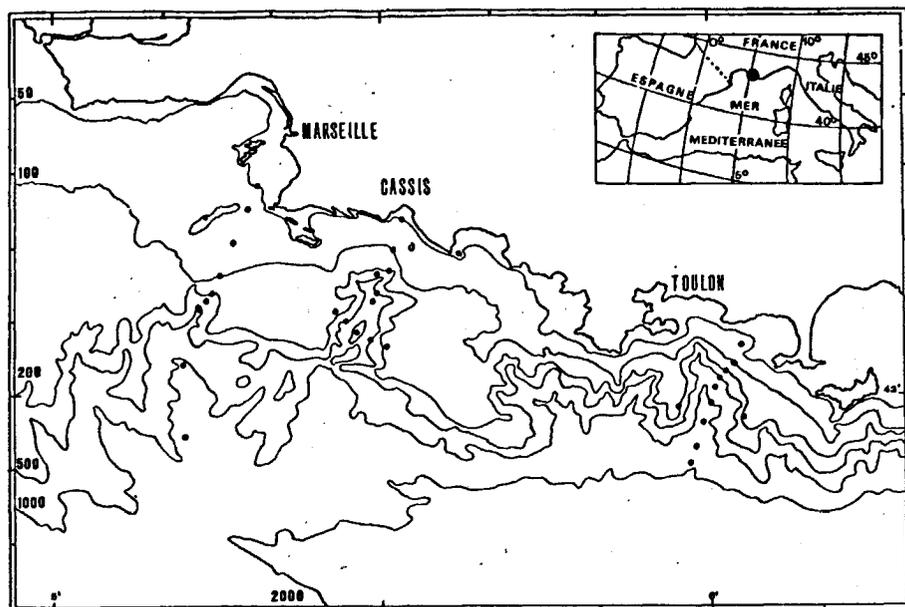


Figure 1

Situations des stations prospectées sur les canyons de Toulon, Cassidaigne (Cassis) et Planier (Marseille).

Station positions over the Toulon, Cassidaigne (Cassis) and Planier (Marseille) canyons.

tion nocturne dans la colonne d'eau sont précisément connus (Champalbert et Macquart-Moulin, 1970 ; Macquart-Moulin, 1975 ; Tully et O'Ceidigh, 1987). Au sein de quelques genres coexistent dans la zone étudiée des espèces benthopélagiques et pélagiques : la possibilité d'une comparaison de ces distributions des deux types d'espèces présentait un intérêt particulier.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les résultats sont extraits de quatre séries de pêches planctoniques nocturnes effectuées selon diverses radiales, dans l'axe et de part et d'autre des canyons de Toulon et de Cassidaigne (Cassis), dans l'axe du canyon de Planier (Marseille), au-dessus des divers isobathes, entre 50 et 2000 m (fig. 1). Les deux canyons orientaux sont de grands canyons étroits et abrupts profondément insérés dans le plateau continental. Le canyon occidental, branche nord du canyon de Marseille, est beaucoup plus largement ouvert au sud, seule la partie supérieure du talweg (ligne de fond d'un canyon), entre 600 et 200 m, est étroitement inséré dans le plateau. Les trois canyons sont orientées NNE-SSW, transversalement au courant E-O liguro-provençal, courant dominant sur la zone.

En chaque station des radiales, une pêche de dix minutes était effectuée en surface à 2,5 noeuds environ, le filet (ouverture rectangulaire de 100 sur 150 cm ; longueur : 8 m ; vide de maille : 330 μ m), coupant cette dernière de manière à prélever les animaux s'accumulant au niveau de l'hyponeuston. Dans les stations des radiales de Cassis et de Marseille, une pêche verticale, effectuée du fond à la surface, était ajoutée à chaque pêche de surface (filet de type Omori gréé pour pêches verticales ; ouverture : 2 m² ; longueur : 8 m ; vide de maille : 330 μ m). Les volumes filtrés étaient relevés par volucompteurs modèles Hydrobios et General Oceanic.

Les radiales de Toulon ont été explorées durant la nuit du 18 au 19 janvier 1991, par temps calme, consécutif à une période de vent modéré de secteur Est ; celles de Cassis du 29 au 30 janvier 1992 par vent de secteur N-NW de 10 à 15 noeuds, consécutif à une période de vent fort de secteur E ; celle de Marseille durant la nuit du 11 au 12 février 1992, par temps calme faisant suite à une période de vent modéré à fort de secteur NW. Trois stations, respectivement situées sur 100, 200 et 500 m, dans l'axe du canyon de Cassis, ont par ailleurs été explorées en mars 1991. Au cours des différentes sorties, la lune était soit absente (Toulon et Cassis) soit réduite et presque entièrement masquée (Marseille).

Seuls les résultats des pêches effectuées au cours de la période centrale de la nuit, plus de deux heures après le crépuscule et plus d'une heure avant l'aube, ont été mentionnés. La plupart des espèces concernées par cette étude appartiennent à l'hyponeuston nocturne permanent, dont la présence est constante en surface durant la totalité de la nuit (Macquart-Moulin, 1975 ; 1984 ; 1991 ; 1992) ; les erreurs d'interprétation pouvant survenir par suite de confusions entre variations spatiales et variations temporelles de concentration en surface ont été de ce fait minimisées. Sur les trois sites, les stations situées à proximité de la rupture de pente ont été explorées en milieu de nuit, dans le laps de temps le plus court possible.

Seuls les résultats des pêches superficielles ont été pris en compte pour rendre compte des variations de distribution sur les radiales. Les captures réalisées dans les pêches verticales fond-surface ne représentent qu'un pourcentage infime, généralement inférieur à 1 % de la récolte totale effectuée en chaque station. Pour les espèces migratrices qui se stratifient à un niveau précis, les captures des pêches verticales représentent la biomasse correspondant à la surface du filet (2 m² dans nos pêches), cela quel que soit le volume filtré, donc la hauteur de la colonne d'eau. Pour les espèces hyponeustoniques, les pêches superficielles fournissent un échantillon correspondant à une surface beaucoup plus considérable.

RÉSULTATS

Mysidacés benthiques

Anchialina agilis

La distribution nocturne des adultes au-dessus des trois canyons apparaît figure 2. Les récoltes effectuées sur les isobathes 50 et 100 m à Cassis sont composées respectivement de 98 et 89 % de mâles. Les heures de ces pêches correspondaient assez exactement aux heures de stratification maximale en surface de cette catégorie de la population sur

ces profondeurs. Dans toutes les autres stations et sur les trois sites, les deux sexes sont à peu près également représentés. Les animaux sont présents en abondance sur l'axe des trois canyons, de l'isobathe 50 à plus de 750 m, l'abondance maximale se situant entre 200 et 1000 m. Les pêches réalisées de part et d'autre du Canyon, à Toulon, sur 200 m, et à Cassis, sur 500 et 180 m, n'ont fourni que très peu d'individus. La distribution des juvéniles (fig. 3) dans l'axe et de part et d'autre des canyons présente les mêmes caractéristiques que celles des adultes. La concentration maximale est notée à Toulon sur des profondeurs plus importantes (1000 m) qu'à Marseille (100 m) et Cassis (350 m).

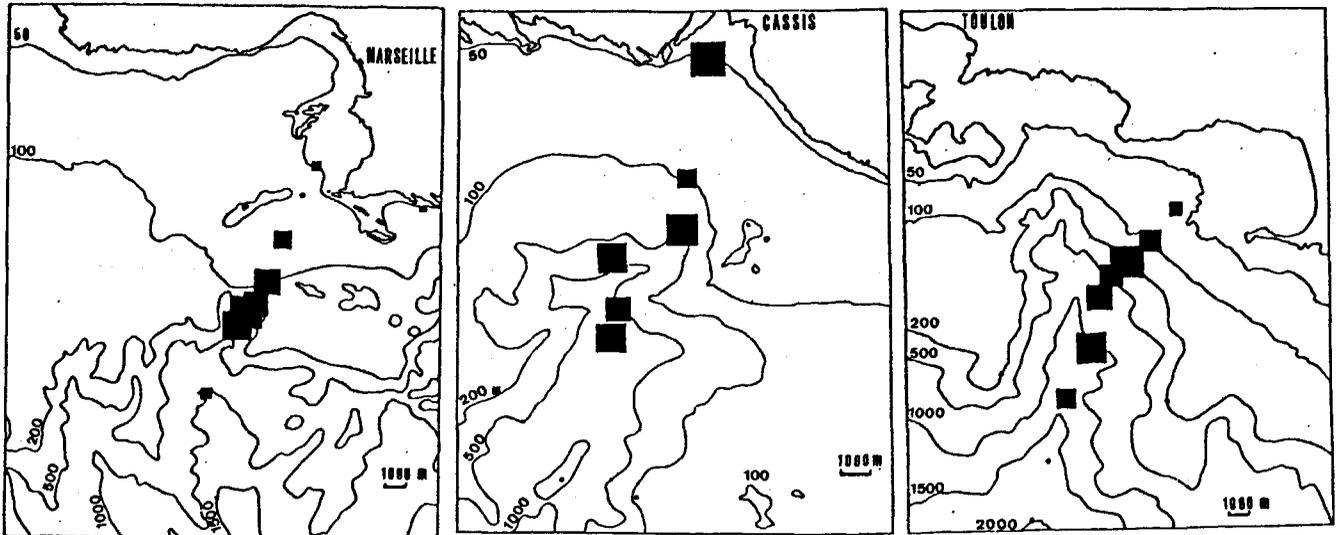


Figure 2

Distribution de *Anchialina agilis* adultes. Abondances en surface au-dessus des divers isobathes, dans l'axe et de part et d'autre des canyons de Toulon et Cassis, dans l'axe du canyon de Planier (Marseille). Les carrés indiquent l'emplacement des stations prospectées où les pêches se sont révélées positives, et représentent, par leur surface, l'abondance notée dans la station correspondante, relativement à l'abondance maximale constatée sur le site (100 %). Les stations non productives sont indiquées par un cercle. Abondances maximales : Toulon : 325, Cassis : 330, Marseille : 350 ind.1000 m⁻³.

Distribution of *Anchialina agilis* adults. Densities at the surface in the axis and on both sides of the Toulon and Cassis canyons, in the axis of the Planier (Marseille) canyon. The squares indicate the station positions with positive samplings. Their surface represent the densities recorded at the station, relatively to the highest density recorded on the area (100 %). Non productive station are indicated by a circle. Highest densities: Toulon: 325, Cassis: 330, Marseille: 350 ind.1000 m⁻³.

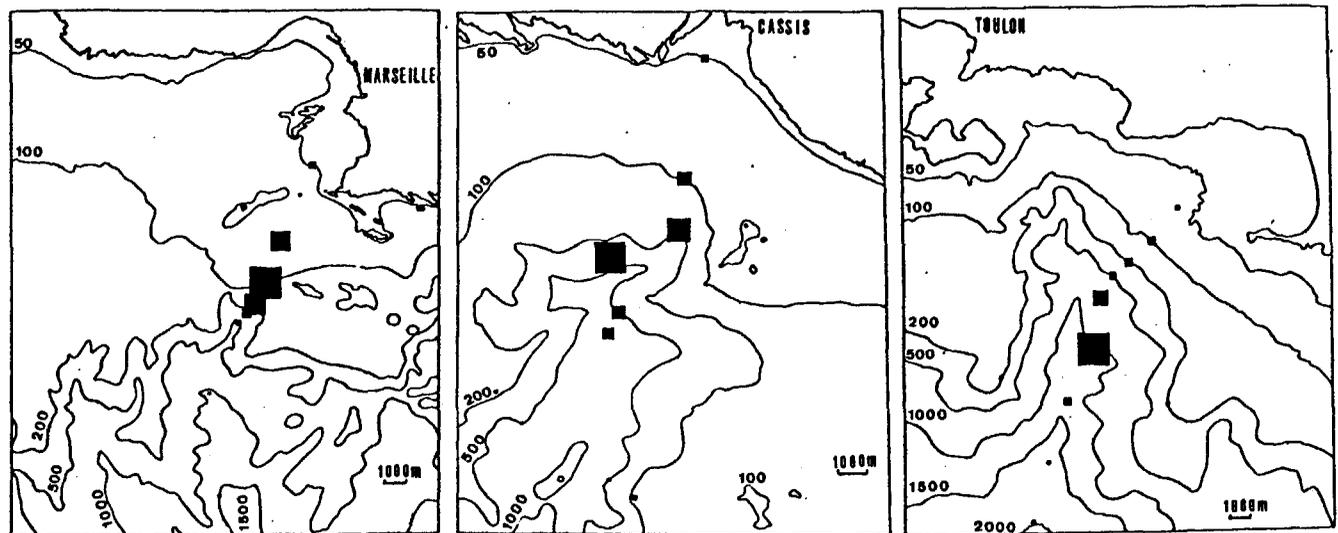


Figure 3

Distribution de *Anchialina agilis* juvéniles. Abondances maximales : Toulon : 1210, Cassis : 1930, Marseille : 3450 ind.1000 m⁻³. Légende : voir figure 2

Distribution of *Anchialina agilis* juveniles. Highest densities: Toulon: 1210, Cassis: 1930, Marseille: 3450 ind.1000 m⁻³. Legend: see Figure 2.

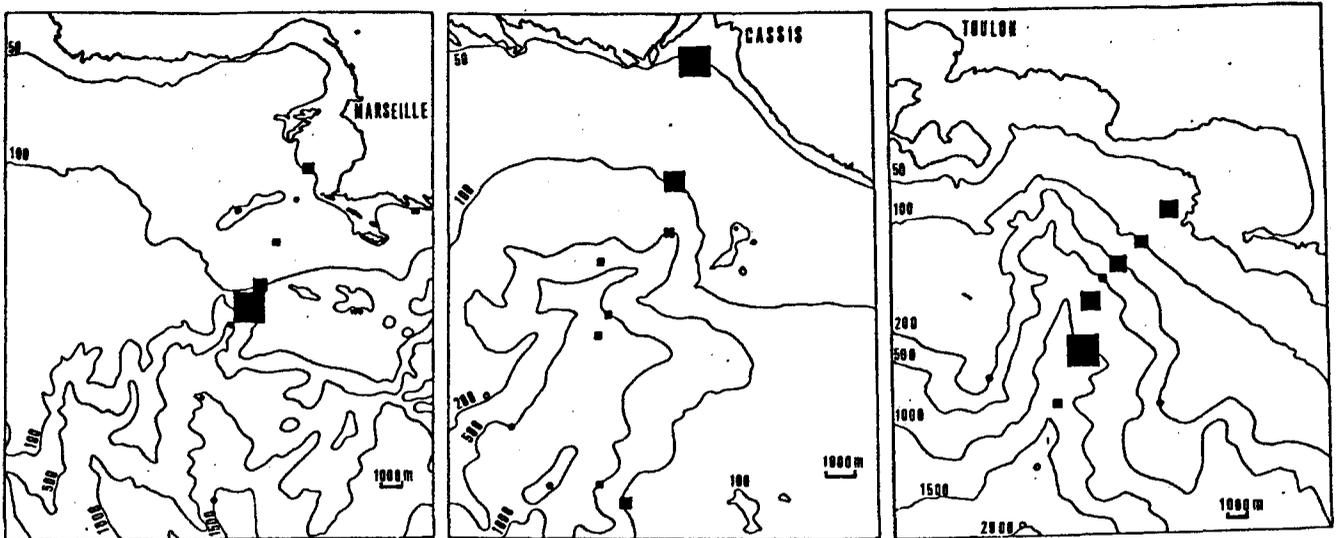


Figure 4

Distribution de *Haplostylus lobatus* adultes. Abondances maximales : Toulon : 100, Cassis : 30, Marseille : 70 ind.1000 m⁻³. Légende : voir figure 2.

Distribution of *Haplostylus lobatus* adults. Highest densities: Toulon: 100, Cassis: 30, Marseille: 70 ind.1000 m⁻³. Legend: see Figure 2.

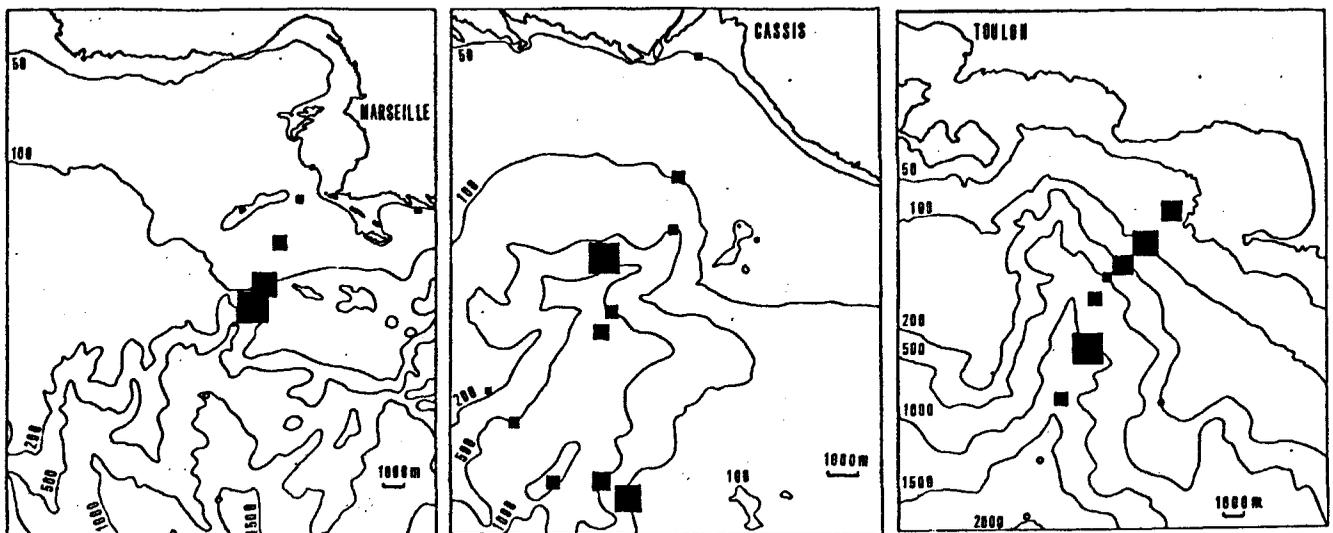


Figure 5

Distribution de *Haplostylus lobatus* juvéniles. Abondances maximales : Toulon : 440, Cassis : 550, Marseille : 3680 ind.1000 m⁻³. Légende : voir figure 2.

Distribution of *Haplostylus lobatus* juveniles. Highest densities: Toulon: 440, Cassis: 550, Marseille: 3680 ind.1000 m⁻³. Legend: see Figure 2.

Haplostylus lobatus (*Gastrosaccus lobatus*)

L'espèce est présente sur les trois sites, de 50 à plus de 750 m. La distribution des adultes (fig. 4) apparaît différente sur les trois canyons. A Cassis, la densité maximale est notée sur le plateau, sur 50 et 100 m ; le rebord, le centre et la pente est du canyon ne sont fréquentés que par quelques individus, la pente ouest est désertée. La densité maximale est déplacée à Marseille sur la limite du plateau, entre 200 et 300 m, et à Toulon sur 1000 m. Seules les stations situées sur l'axe de ce dernier canyon sont fréquentées, les stations latérales, sur 200 m, sont entièrement désertées. La distribution des juvéniles (fig. 5) est très voisine de celle des adultes sur les radiales de Toulon et de Marseille. A Cassis, la densité maximale est enregistrée sur le canyon, au dessus de 350 m ; un second maximum est noté sur le rebord est du plateau, sur 180 m, un gradient de concentration E-O s'établissant selon la radiale transverse au thalweg.

Siriella clausii adultes (fig. 6)

Absents de la radiale de Marseille, les animaux sont largement présents sur l'axe du Canyon de Toulon, de 50 à 1000 m, la densité maximale étant observée sur 750 m. Le nombre des captures réalisées sur 200 m, de part et d'autre du thalweg, est insignifiant. A Cassis, l'espèce n'est représentée en abondance qu'à proximité de son biotope naturel, au-dessus de 50 m ; sa présence est toutefois enregistrée sur tout le site, un second maximum étant noté au centre du thalweg, sur 500 et 750 m.

Siriella norvegica adultes (fig. 7)

Les animaux sont présents sur les trois canyons jusqu'au dessus des profondeurs supérieures à 500 m. A Toulon et Cassis, seul l'axe du canyon est fréquenté, la densité maximale est observée entre 200 et 1000 m. A Marseille, cette densité

Figure 6

Distribution de *Siriella clausii* adultes. Abondances maximales : Toulon : 100, Cassis : 12 ind.1000 m⁻³. Légende : voir figure 2.

Distribution of *Siriella clausii* adults. Highest densities: Toulon:100, Cassis: 12 ind.1000 m⁻³. Legend: see Figure 2.

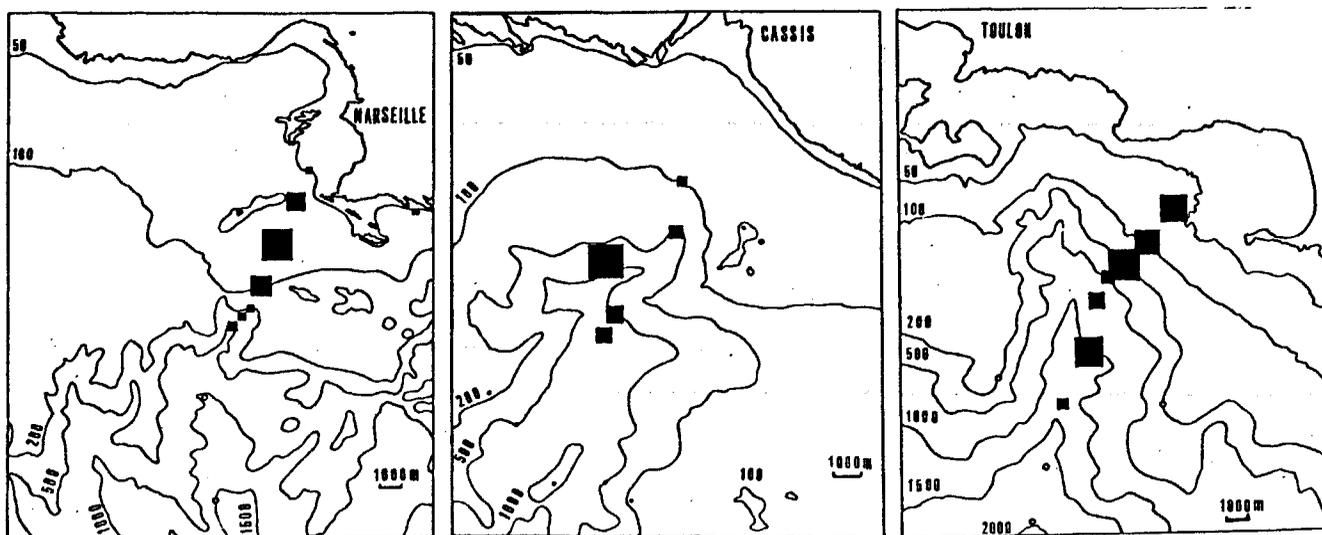
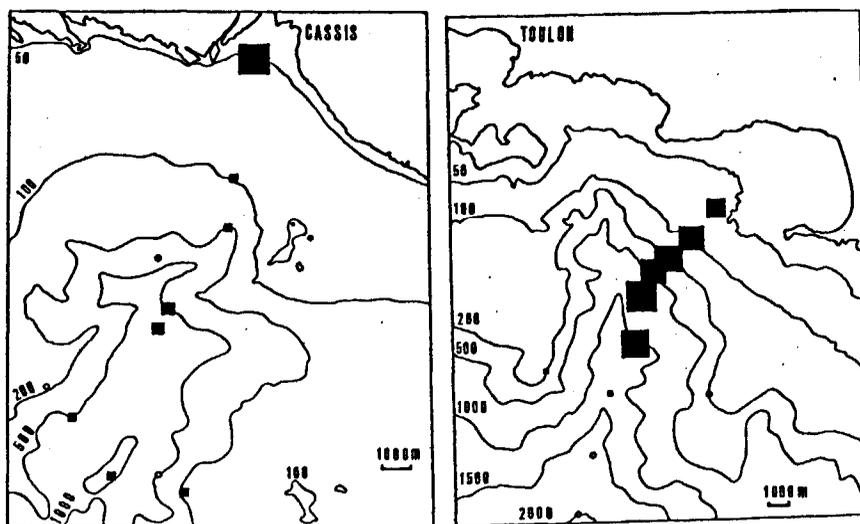


Figure 7

Distribution de *Siriella norvegica* adultes. Abondances maximales : Toulon : 25, Cassis : 60, Marseille : 45 ind.1000 m⁻³. Légende : voir figure 2.

Distribution of *Siriella norvegica* adults. Highest densities: Toulon: 25, Cassis: 60, Marseille: 45 ind.1000 m⁻³. Legend: see Figure 2.

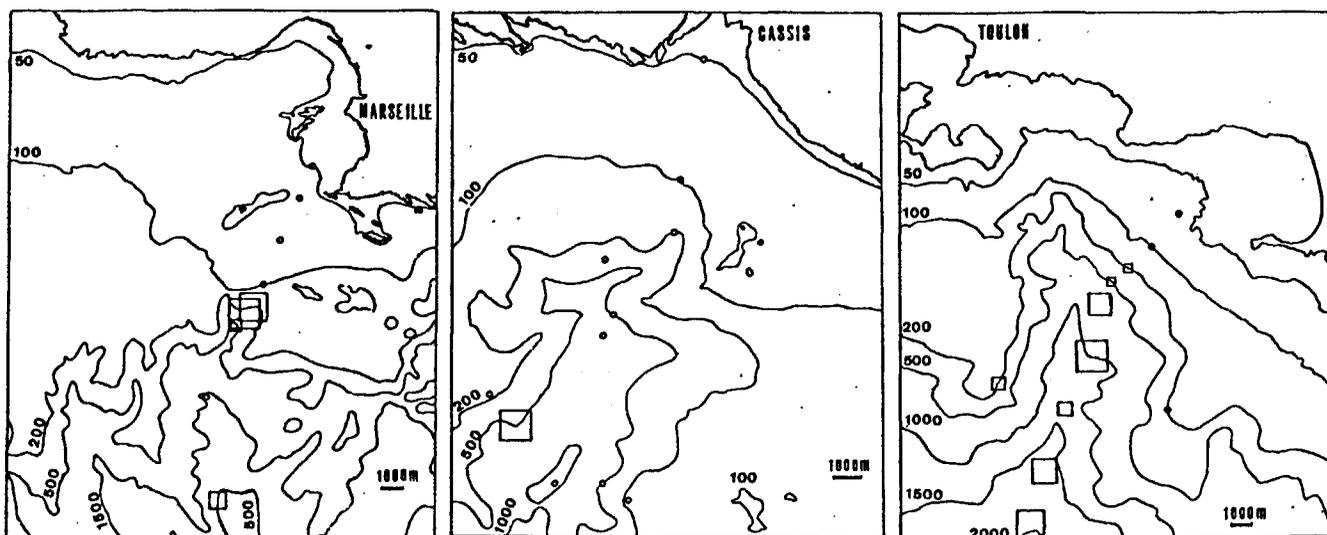


Figure 8

Distribution de *Siriella thompsoni*. Abondances maximales : Toulon : 10, Cassis : 5, Marseille : 7 ind.1000 m⁻³. Légende : voir figure 2.

Distribution of *Siriella thompsoni*. Highest densities: Toulon: 10, Cassis: 5, Marseille: 7 ind.1000 m⁻³. Legend: see Figure 2.

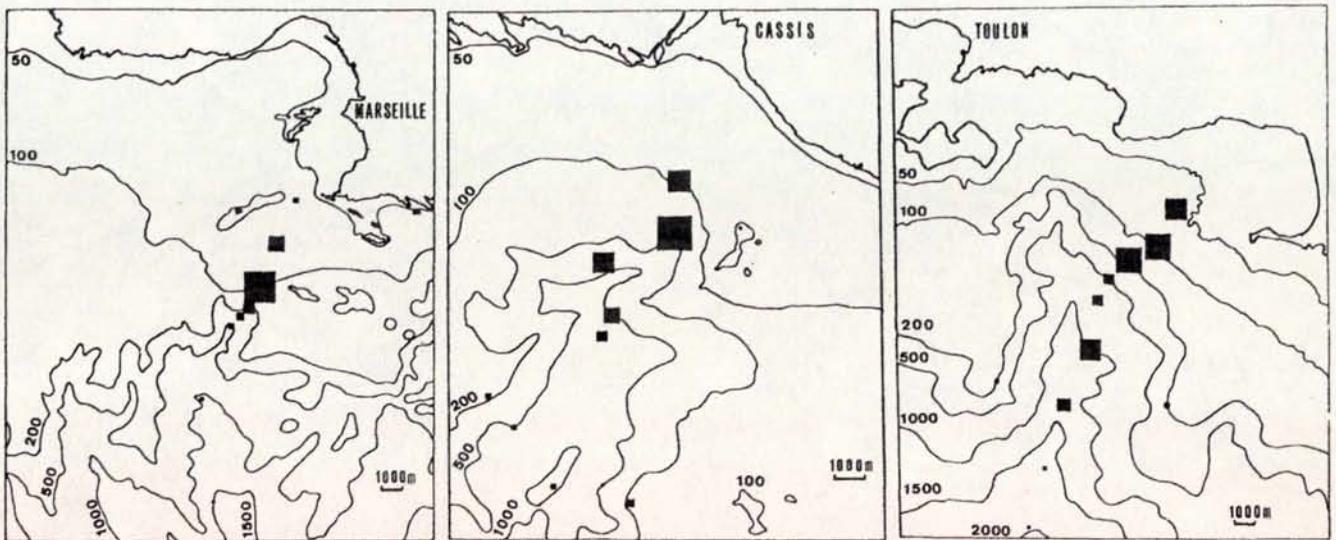


Figure 9

Distribution de *Eurydice truncata*. Abondances maximales : Toulon : 130 (17 % de juvéniles), Cassis : 295 (13 % de juvéniles), Marseille : 1950 ind.1000 m⁻³ (20 % de juvéniles). Légende : voir figure 2.

Distribution of *Eurydice truncata*. Highest densities: Toulon: 130 (17 % of juveniles), Cassis: 295 (13 % of juveniles), Marseille: 1950 ind.1000 m⁻³ (20 % of juveniles). Legend: see Figure 2.

maximale est relevée sur le plateau, entre 75 et 100 m ; les isobathes 200, 350 et 500 m sont fréquentées de manière égale.

Siriella juveniles

La distribution est voisine de celle des adultes de *S. norvegica*. Quelques individus, des jeunes *S. clausii* très probablement, sont présents sur les bords latéraux du canyon de Cassis. Les abondances maximales se rencontrent à Toulon (387), Cassis (78), Marseille (446 ind.1000 m⁻³).

Leptomysis gracilis

L'espèce garde un caractère strictement côtier à Marseille et ne dépasse pas 100 m, la densité maximale étant observée sur 80 m. A Cassis, la densité maximale est aussi notée sur le plateau, entre 50 et 100 m ; toutefois une certaine accumulation est relevée au centre du thalweg, sur 500 m. Les densités maximales se trouvent à Toulon (2), Cassis (85), Marseille (45 ind.1000 m⁻³).

Mysidacé pélagique

Siriella thompsoni (fig. 8)

L'espèce a été trouvée essentiellement sur les sites de Toulon et de Marseille. Seules les stations situées sur la marge et au large sont fréquentées. Les densités maximales sont toutefois relevés dans les stations situées en haut du thalweg (Marseille) ou au-dessus du canyon (Toulon).

Isopodes benthiques

Eurydice truncata (fig. 9)

Sur les trois sites, l'espèce est abondante au-dessus des profondeurs moyennes du plateau. La concentration maxi-

male, située sur le plateau, vers 100 m, sur la radiale de Marseille, est déplacée sur la rupture de pente dans l'axe des canyons orientaux. La densité ne décroît que progressivement, à partir de 300 m ; un certain nombre d'individus sont encore observés dans les stations les plus au large ; à Toulon de fortes concentrations sont encore notées au-dessus de 1000 et 1250 m. La faiblesse des récoltes effectuées de part et d'autre des canyons de Toulon et de Cassis, relativement à celles effectuées sur les mêmes isobathes, au-dessus du thalweg, est tout à fait remarquable.

Eurydice inermis

La densité maximale est notée sur la partie la plus littorale du plateau, sur 50 m. L'espèce n'est plus représentée au-delà de 100 m à Marseille et Cassis. A Toulon, quelques rares individus ont été observés sur la marge, de 200 à 1000 m. Les abondances maximales sont observées à Toulon (40), Cassis (55), Marseille (2 ind.1000 m⁻³).

Isopode pélagique

Eurydice grimaldii (fig. 10)

L'espèce est représentée sur les trois sites, essentiellement au-delà de la rupture de pente. Si, à Cassis, les animaux restent cantonnés dans les stations du large, côté est, ils sont présents au-dessus de l'ensemble des canyons de Toulon et Marseille. Sur ces sites, une augmentation de densité est observée sur la partie haute du thalweg.

Les données obtenues sur le canyon de Cassis, en mars 1991, sur 100, 200 et 500 m, indiquent une répartition tout à fait identique à celle observée en janvier 1992, pour les mysidacés *A. agilis*, *H. lobatus* et *S. norvegica*. La densité maximale de l'isopode *E. truncata* était par contre déportée plus au large, sur le thalweg, au-dessus de 500 m.

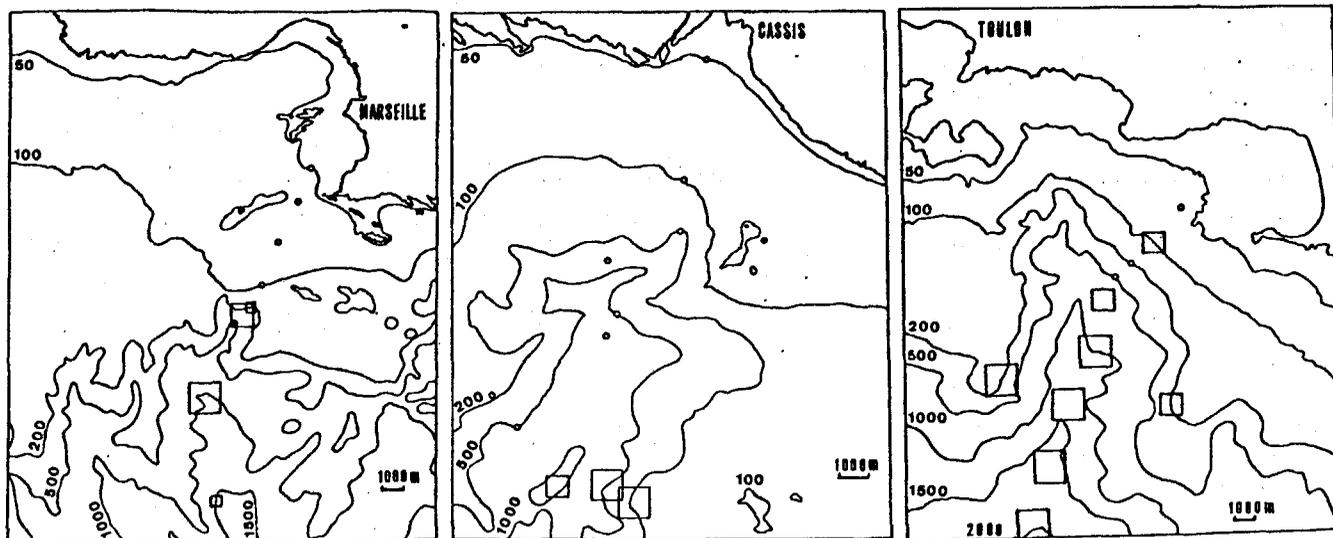


Figure 10

Distribution de *Eurydice grimaldii*. Abondances maximales : Toulon : 2, Cassis : 2, Marseille : 8 ind.1000 m⁻³. Légende : voir figure 2.

Distribution of *Eurydice grimaldii*. Highest densities: Toulon: 2, Cassis: 2, Marseille: 8 ind.1000 m⁻³. Legend: see Figure 2. Toulon: 1210.

DISCUSSION

Au tableau sont indiquées : 1) les limites bathymétriques des biotopes benthiques des diverses espèces récoltées, telles qu'elles figurent sur les relevés des différents auteurs (Colosi, 1930 ; Bacescu, 1941 ; Tattersall et Tattersall, 1951 ; Mauchline, 1971 ; Cornet *et al.*, 1983 ; Jones et Naylor, 1967) ; 2) les abondances maximales relevées en surface durant la nuit dans le golfe de Marseille, sur 10, 30, et 75 m (Macquart-Moulin, 1975). Les espèces les plus strictement côtières sont *S. clausii*, espèce de la faune vagile des herbiers, et *E. inermis*, espèce fouisseuse abondante uniquement entre 5 et 30 m. Les autres espèces peuplent les divers sédiments de l'ensemble du plateau continental, où certaines peuvent constituer, jusqu'à la limite du talus, une part importante de la nourriture des poissons benthiques et démersaux (Reys, 1960 ; Sorbe, 1981 ; Moreno et Matallanas, 1983). *S. norvegica* et *L. gracilis* font partie de manière permanente de la faune vagile diurne des fonds, *H. lobatus*, *A. agilis* et *E. truncata* peuvent s'enfouir dans le sédiment. Les densités maximales sur les biotopes benthiques sont notées dans les parties littorales et médianes du plateau, entre une dizaine et une centaine de mètres de profondeur. Hormis *L. gracilis*, parfois capturé sur fonds bathyaux, les animaux disparaissent des récoltes benthiques effectuées au-delà de la limite du plateau.

Toutes ces espèces ont été capturées dans le pélagos au-dessus de fonds bien supérieurs à la limite bathymétrique connue de leur biotope benthique, jusqu'au-dessus de 2000 m pour *E. truncata* (Macquart-Moulin et Leveau, 1968), de 1000 m pour *S. norvegica* (Furnestin, 1959) et *L. gracilis* (Nouvel, 1945), de 600 m pour *A. agilis* (Nouvel, 1945), de 500 m pour *H. lobatus* (Macquart-Moulin, 1975). Ces récoltes sur profondeurs bathyales ont toutefois toujours été très réduites, relativement à celles effectuées au-dessus des biotopes benthiques. Aussi l'ampleur des récoltes effectuées sur les trois canyons provençaux, de la limite du plateau jusqu'au-dessus de 500, voire 1000 m, apparaît-

elle tout à fait surprenante. Une densité voisine de celle observée sur 75 m, au coeur des biotopes benthiques (tab.), est notée au-dessus des thalwegs pour la plupart des espèces. Seul l'isopode *E. inermis* paraît se maintenir à proximité de son biotope. La diffusion vers le large de *S. clausii* à Toulon est remarquable : bien que son biotope benthique soit limité à 30 m, de nombreuses captures ont été faites dans toutes les stations situées dans l'axe du canyon, jusqu'à plus de 1000 m. Sur le site de Toulon, pour la plupart des espèces, une concentration est notée au-dessus de 1000 m. A Cassis, l'accumulation se produit en haut du thalweg, entre 200 et 500 m. A Marseille, le haut du thalweg, entre 200 et 500 m, est aussi un lieu d'accumulation (*A. agilis* adultes, *H. lobatus*) ; toutefois l'extension vers le large de *S. norvegica*, *E. truncata* et des jeunes *Anchialina* est moins forte que dans les canyons orientaux.

La faiblesse des récoltes réalisées sur le plateau, de part et d'autre des canyons de Toulon, sur 200 m, et de Cassis, sur 180 m, témoigne bien de la validité des limites bathymétriques communément admises pour les biotopes benthiques. Les concentrations observées dans le pélagos au-dessus de la limite du plateau et des profondeurs bathyales apparaissent bien directement liées à la présence des canyons sous-marins.

Parmi les hypothèses susceptibles d'expliquer cette relation, deux, basées sur les mouvements propres des animaux, peuvent être évoquées. La première prend en compte la possibilité d'une activité migratrice plus intense au-dessus des grandes profondeurs: déplacés sur le canyon, les animaux ne pourraient regagner le fond et resteraient durant la journée dans le pélagos, à des profondeurs «limites» variant selon les stades ou les espèces. Au crépuscule, la remontée en surface serait alors générale et non pas seulement partielle comme chez les populations installées sur le sédiment. Ce processus ne saurait toutefois rendre compte des différences quantitatives importantes entre les récoltes réalisées à la limite du plateau, dans l'axe du thalweg d'une part, sur les bordures latérales du canyon

Tableau

I: limites bathymétriques profondes des captures benthiques des espèces, selon les divers auteurs ; II: abondance maximale (en ind.1000 m⁻³) relevée en surface dans le golfe de Marseille, au-dessus des fonds de 10, 30 et 75 m ; III: abondance moyenne (en ind.1000 m⁻³) relevée en surface dans le golfe de Marseille au-dessus de 75 m, au cours de six nuits (d'après Macquart-Moulin, 1975).

I: lowest bathymetric limits of benthic samples of the species, according to various authors; II: highest surface densities (ind.1000 m⁻³) in the Gulf of Marseille, over depths of 10, 30 and 75 m; III: mean values (ind.1000 m⁻³) for densities recorded in surface in the Gulf of Marseille over depth of 75 m, during six nights (from Macquart-Moulin, 1975).

ESPECES	I	II			III
		10 m	30 m	75 m	75 m
<i>Siriella clausii</i>	30 m (Tattersall)	240	6	4	1
<i>Siriella norvegica</i>	130 m (Colosi) 200 m (Tattersall)	2	4	494	166
<i>Anchialina agilis</i> (adultes)	80 m (Tattersall) 100 m (Bacescu) 130 m (Colosi) 140 m (Mauchline) 200 m (Cornet et al.)	450	250	2071	578
<i>A. agilis</i> (juvéniles)		325	3012	1385	639
<i>Haplostylus lobatus</i> (adultes)	130 m (Colosi) 180 m (Tattersall) 200 m (Cornet et al.)	811	58	58	16
<i>Haplostylus</i> (juvéniles)		2650	1800	965	232
<i>Leptomysis gracilis</i>	100 m (Basescu) 130 m (Colosi) 200 m (Mauchline) 500 m (Tattersall)	12	30	180	11
<i>Eurydice inermis</i>	54 m (Jones et Naylor)	2170	58	12	3
<i>Eurydice truncata</i>	112 m (Jones et Naylor)	1	30	240	33

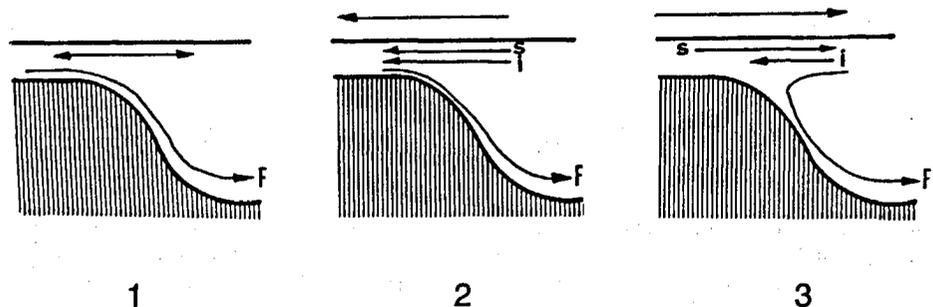
d'autre part. Dans la seconde hypothèse, les canyons seraient considérés comme des trappes, lieux de collecte des animaux dispersés au-dessus du talus à partir du plateau. Il faudrait alors faire appel, pour expliquer cet effet, à un processus voisin de celui invoqué pour expliquer l'accumulation des espèces pélagiques migratrices au niveau des canyons (Koslow et Ota, 1981). Ce processus suppose une descente matinale active à un niveau bathymétrique inférieur au plateau (300-400 m), descente justifiée dans le cas des espèces migratrices d'habitat diurne inférieur à 200 m. Le phénomène pourrait être invoqué pour expliquer la relative concentration des espèces pélagiques *E. grimaldii* et *S. thompsoni* au-dessus des thalwegs, à Toulon et à Marseille. Dans le cas des espèces benthiques du plateau, une descente matinale le long du talus, telle celle filmée par Omori (1975, cité par Koslow et Ota, 1981) chez les Sergestidae, ne saurait être aisément envisagée.

L'origine des concentrations observées doit être très probablement recherchée dans un phénomène passif reflétant tout à la fois la courantologie spécifique aux canyons côtiers et la courantologie locale. Les canyons seraient alors à considérer comme des couloirs d'advection vers le large des espèces néritiques. L'abondance des captures réalisées à la limite du plateau, dans l'axe du thalweg, relativement à celles réalisées sur les mêmes isobathes, de part et d'autre du canyon, renforce fortement la crédibilité de cette hypothèse.

Le régime courantologique classique constaté dans les canyons consiste, par temps ordinaire, en une alternance de courants de fond montant et descendant selon l'axe du thalweg, probablement en relation avec le phénomène de vagues internes. Ces courants peuvent être sensibles sur une centaine de mètres de hauteur, la vitesse étant généralement plus forte à proximité du fond. Les courants descendant sont généralement prédominants (Shepard et al., 1974). De telles alternances de courants liées aux ondes internes ont été détectées en Méditerranée, en particulier dans le canyon Lacaze-Duthiers (Millot, 1990), avec aussi une prédominance du courant descendant (Monaco et al., 1990). Le courant de fond descendant peut être renforcé par régime de vents soufflant du large mais aussi par régime de vents très violents soufflant du littoral.

Figure 11

Diagrammes montrant la prédominance d'un courant de fond descendant, dans le canyon de Cassis (d'après Boursier, 1978, et Castelbon, 1972). 1) Situation calme. F: courant de décharge de la veine littorale du courant liguro-provençal; 2) vent de SE fort. S et I: courants superficiel et sub-superficiel portant au littoral; F: courant de décharge; 3) vent de N-NW fort. S: courant superficiel portant au large, I: courant sub-superficiel lié à l'upwelling de compensation; F: courant de rebroussement de la couche profonde de l'upwelling.



Diagrams showing the prevalence of a down-canyon current near the floor, within the Cassis canyon (from Castelbon, 1972 and Boursier, 1978) 1) quiet conditions. F: discharge current of the littoral vein of the Liguro-Provençal current.; 2) strong SE wind regime. S et I: superficial and sub-superficial current; F: discharge current; 3) strong N-NW wind regime. S: superficial current; I: sub-superficial current related to the compensation upwelling; F: down-canyon current generated by the turning back of the deep veins of the upwelling.

Boursier (1978) a pu mesurer l'évolution des courants durant un mois dans le canyon de Cassis, près du fond et à 250 m, sur les isobathes 800 et 1000 m. Un courant descendant est noté à proximité du fond du thalweg par la presque totalité des types de temps (fig. 11). Le courant de surface est orienté dans le sens du vent. Les coups de vent de NW provoquent tout d'abord un rapide courant de surface, d'épaisseur d'autant plus forte que le vent est encore modéré. Lorsque le vent devient violent, un fort upwelling compense la sortie d'eau, vers 200 m ; toutefois, une part de cette eau, pressée sur le rebord du plateau, redescend le long du fond du thalweg et repart vers le large. Une violente dérive N-SW des eaux de surface compensée par un upwelling SW-NE est générale sur la côte provençale et du golfe du Lion par temps de Mistral (Millot, 1990 ; Johns *et al.*, 1992). Dans les zones de Toulon et Cassis particulièrement, les vecteurs de surface présentent clairement une orientation S-SW, très voisine de celle des canyons étudiés. En régime de vents faibles, les sites étudiés sont sous l'influence du courant liguro-provençal qui s'écoule d'Est en Ouest. A Cassis, les eaux de surface, après avoir buté sur le massif côtier situé à l'ouest de la ville, se rebrousse au niveau du fond et descendent dans la tête du canyon (Castelbon, 1972 ; Boursier, 1978). Un phénomène voisin doit survenir sur le site de Toulon, le cap Sicié, à l'ouest, devant constituer un butoir pour la veine littorale du courant liguro-provençal.

Sur l'ensemble des trois sites, le régime de NW doit donc entraîner une dérive générale vers le large des animaux hyponeustoniques situés sur le plateau, au nord et nord-est du thalweg. A cet effet de transfert massif de surface vers le large lié au mistral doivent s'ajouter les effets d'un transfert de fond lié aux courants descendants spécifiques aux canyons. Les animaux peuvent y être sujets, non durant la nuit, lors de leur accumulation en surface, mais durant la journée, ou au crépuscule et à l'aube, en début et fin de migration. Par régime de vents modérés, à Cassis et Toulon, le courant de décharge provoqué par le reflux des eaux du courant liguro-provençal doit renforcer encore ce transfert vers le large, en alimentant les eaux du thalweg en animaux dérivant à partir des zones est du plateau. Hormis les brises marines, essentiellement diurnes, les vents soufflant du large

sont rares dans la zone ; les courants sub-superficiels portant au littoral, essentiellement engendrés par le Mistral, ne paraissent pas en mesure, par leur emprise sur les animaux au cours de leur traversée de la colonne d'eau, de compenser seuls les transferts vers le large s'opérant durant la journée, à proximité du fond et, durant la nuit, en surface.

Le problème de la possibilité d'une descente diurne jusqu'aux fonds bathyaux des animaux déplacés du plateau peut être posé. Nous avons pu supposer une telle descente chez les adultes de *E. truncata*, que nous avons récoltés de manière régulière sur 1200 m, à Toulon, en l'absence de tout autre espèce d'origine néritique (Macquart-Moulin, 1992). La présence concomitante des adultes et de très nombreux jeunes immatures dans la dérive générale observée sur les trois canyons semble indiquer que la descente matinale n'est que partielle chez les autres espèces, et que la majorité des animaux se stabilisent en pleine eau durant la journée, adoptant donc un mode de vie pélagique. Le phénomène de dispersion dans la masse d'eau, le manque d'exploration systématique des différentes couches de la colonne d'eau, expliqueraient la rareté des captures planctoniques diurnes effectuées sur ces fonds. Il est probable qu'un grand nombre d'animaux, une fois placés en position strictement pélagique, sont sujets à un épuisement par suite de la nécessité d'une nage permanente ou d'un changement de régime trophique. Ceci devrait avoir pour conséquence un certain enrichissement de la marge en matière organique. Les crustacés benthopélagiques fragilisés pourraient être la proie des nombreuses espèces mésopélagiques habitant la zone bathyale. De hautes densités d'espèces pélagiques carnivores (Myctophidae, Caridae, Pasiphaeidae, Sergestidae) et de crustacés benthiques nécrophages (*Cirolana borealis*) ont été enregistrées sous 200 m sur le talus en Méditerranée occidentale : les crustacés déplacés du plateau pourraient constituer une part importante de leur nourriture. L'établissement d'un bilan énergétique de ces transferts plateau-large est soumis à la connaissance précise : 1) des conditions hydrologiques locales ; 2) de la physiologie, du comportement et de la possibilité de survie de ces animaux littoraux déplacés en milieu pélagique, ou soumis aux fortes pressions hydrostatiques régnant dans les fonds bathyaux.

RÉFÉRENCES

- Bacescu M. (1941). Les Mysidacés des eaux méditerranéennes de la France (spécialement de Banyuls) et des eaux de Monaco. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 795, 46 pp.
- Blanc-Vernet L. et J. Le Campion (1990). Résultats préliminaires sur les foraminifères benthiques recueillis par pièges à particules dans le canyon de Toulon (programme Ecomarge). *Rapp. P.-v. Réunion Comm. int. Explor. scient. Mer médit.*, 32, 1, X-110
- Boursier M. (1978). Courantologie du canyon de Cassidaigne. *Tethys*, 8, 3, 275-282.
- Champalbert G. et C. Macquart-Moulin (1970). Les Pécariques de l'hyponeuston nocturne du golfe de Marseille. *Cah. Biol. mar.*, 11, 1-29.
- Castelbon C. (1972). Étude de la circulation des masses d'eau dans le golfe de Marseille. *Tethys*, 4, 2, 269-312.
- Colosi G. (1930). Remarque sur la distribution horizontale et verticale des mysidés méditerranéens. *Bull. Soc. océanogr. Fr.*, 10, 34, 283-285.
- Cornet M., J.-P. Lissalde, J.-M. Bouchet, J.-C. Sorbe et L. Amoureux (1983). Données qualitatives sur le benthos et le supra-benthos d'un transect du plateau continental Sud-Gascogne. *Cah. Biol. mar.*, 24, 1, 69-84.
- Degiovanni C., L. Blanc-Vernet, J. Le Campion, F. Poydenot, M.R. Roux et P. Weydert (1992). Étude des particules en suspension piégées dans le canyon sous-marin de Toulon (France). *C.r. Acad. Sci. Paris* (sous presse).

- Furnestin M.L.** (1959). Mysidacés du plancton marocain. *Revue Trav. Inst. Pêches marit.*, **23**, 3, 297-316.
- Johns B., P. Marsaleix, C. Estournel et R. Vehil** (1992). On the wind-driven coastal upwelling in the gulf of Lions. *J. mar. Syst.*, **3**, 309-320.
- Jones D.A. and E. Naylor** (1967). The distribution of *Eurydice* (Crustacea Isopoda) in British waters, including *E. affinis* new to Britain. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **47**, 373-382.
- Koslow J.A. et A. Ota** (1981). The ecology of vertical migration in three common zooplankters in the La Jolla bight, April-August 1967. *Biol. Oceanogr.*, **1**, 2, 107-134.
- Macquart-Moulin C.** (1975). Les Pécarides benthiques dans le plancton nocturne. Amphipodes, Cumacés, Isopodes, Mysidacés. Analyse des comportements migratoires dans le golfe de Marseille. Recherches expérimentales sur l'origine des migrations et le contrôle de la distribution des espèces. *Thèse Doctorat, Faculté des Sciences, Université de Marseille*, 376 pp.
- Macquart-Moulin C.** (1984). La phase pélagique des Amphipodes benthiques. Comportements migratoires. *Téthys*, **11**, 2, 171-196.
- Macquart-Moulin C.** (1991). La phase pélagique des Cumacés. *J. Plankt. Res.*, **13**, 313-337.
- Macquart-Moulin C.** (1992). La migration nocturne de *Eurydice truncata* Norman, 1868 (Isopoda, Cirolanidae) au-dessus du plateau continental et de la marge. *Crustaceana*, **62**, 2, 201-213.
- Macquart-Moulin C. et M. Leveau** (1968). Récolte de macroplankton à partir de la bouée laboratoire. Juin 1966. *Rapp. P.-v. Réunion Comm. int. Explor. scient. Mer médit.*, **19**, 3, 495-497.
- Mauchline J.** (1971). *Crustacea Mysidacea, with a key to the species. The fauna of the Clyde sea area.* H.T. Powell ed, 35 pp.
- Millot C.** (1990). The Gulf of Lions' hydrodynamics. *Continent. Shelf. Res.*, **10**, 9-11, 885-894.
- Monaco A., P. Biscaye., J. Soyer, R. Pocklington and S. Heussner** (1990). Particle fluxes and ecosystem response on a continental margin: the 1985-1988 Mediterranean Ecomarge experiment. *Continent. Shelf. Res.*, **10**, 9-11, 809-839.
- Moreno R. et J. Matallanas** (1983). Étude du régime alimentaire de *Lepidotrigla cavillone* (Lacepède, 1801) (Pisces, Triglidae) dans la mer catalane. *Cybium*, **7**, 3, 93-103.
- Nouvel H.** (1945). Sur une petite collection de Mysidacés récoltés au large de Monaco avec description d'une espèce nouvelle: *Euchaetomera richardi*. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **889**, 11 pp.
- Reys J.-P.** (1960). Étude de la nourriture de quelques poissons démersaux du golfe du Lion. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **20**, 33, 65-97.
- Shepard F.P., N.F. Marshall and P.A. McLoughlin** (1974). Currents in submarine canyons. *Deep-Sea Res.*, **21**, 691-706.
- Sorbe J.-C.** (1981). Rôle du benthos dans le régime alimentaire des poissons démersaux du secteur Sud Gascogne. *Kieler Meeresforsch.*, **5**, 479-489.
- Tattersall W.M. and O.S. Tattersall** (1951). *The British Mysidacea.* Ray Society, London, U.K., 460 pp.
- Tully O. and P. O'Ceidigh** (1987). Investigations of the plankton of the west coast of Ireland. The neustonic phase and vertical migratory behaviour of benthic Peracaridea in Galway Bay. *Proc. R. Ir. Acad., ser. B*, **97**, 43-64.