



Centre de Brest
B.P. 70
Tel. (02) 98 22 00 00
Fax (02) 98 22 00 00

E 7 0 1

**THESE DE DOCTORAT EN SCIENCES DE
L'UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE**

**Spécialité :
Océanologie Biologique**

**présentée
par
Virginie TILOT**

**La structure des assemblages mégabenthiques d'une
province à nodules polymétalliques de l'océan Pacifique
tropical Est**

**DEPARTEMENT DE L'ENVIRONNEMENT PROFOND
DIRECTION DES RECHERCHES OCEANIQUES
IFREMER / CENTRE DE BREST
BP 70
29280 PLOUZANE
FRANCE**

Dépôt légal

Brest 1992

Nouvelle série

Abstract

The structure of megabenthic assemblages of an abyssal polymetallic nodule province located in the tropical East Pacific ocean, between the Clarion and Clipperton fracture zones, is investigated at different levels.

On a qualitative level, the identification, the ethology, the taxonomic richness and the faunal composition classified by functional groups are described over the totality of the area thus creating a work of reference and an annotated photographic atlas with the contribution of worldwide specialists for each phylum. On basis of a collection of more than 200 000 photographs and 55 hours of videos of the seafloor, a taxonomic richness of 240 taxons with 46 different echinoderms is recorded. Cnidaria is the most diversified phylum on the Clarion-Clipperton area with 59 different taxons. The trophic group of suspension feeders is the most represented.

On a quantitative level, the particularly well described site of NIXO 45 (130°00'W/130°10'W, 13°56'N/14°08'N) lying at a mean depth of 4950 m, is chosen for the evaluation of its faunal density and composition, classified by phyla and by trophic and functional groups, within different edaphic conditions. Suspension feeders are more numerous than detritus feeders, carnivores or necrophagous feeders whatever the edaphic facies. The total faunal abundance is more important on facies C⁺10% and facies C⁺ with a slope >15°. Higher densities of suspension feeders are observed on facies O (no nodules) composed of old sediments (from Oligocene to middle Miocene) and on facies C⁺ with a slope >15°. Meanwhile detritus feeders are more abundant on facies C⁺10%. The similarities among taxons and edaphic facies are emphasized by Reciprocal Averaging and enable us to differentiate preferential habitats and "faunal facies" ranked according to an edaphic gradient. The quantitative analysis is also set at a specific level when assessing the spatial heterogeneity of the population distributions. Comparisons are drawn from the data collected by other "*in situ* observation submersibles". The manned submersible "Nautile" explored one of the facies of the NIXO 45 site, the towed submersible "R.A.I.E." sampled three facies over the NIXO 41 site and the "Deep Tow instrumentation system" was used to sample pictures of 3 facies found on the Echo 1 site. The megafaunal biomass, arranged by trophic and functional groups is assessed and annotated for the three study sites. These data are confronted with the biomasses of megafauna, macrofauna and meiofauna sampled at the DOMES site C (Hecker and Paul, 1979) and with those from the Meriadzek Terrace in the bay of Biscay (Mahaut, 1991). The role of limiting factors (edaphic heterogeneity, currents) and of biotic factors in the structuration of epibenthic assemblages is displayed and discussed (130°00'W/130°10'W, 13°56'N/14°08'N). A particular type of biological activity is illustrated by echiuran Bonellids and its consequential effects at the sediment-water interface are analyzed. Environmental impact assessment studies are presented and compensatory measures recommended.

**THESE de DOCTORAT de
L'UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE**

spécialité :

Océanographie Biologique

**présentée
par**

Virginie TILOT

**La structure des assemblages mégabenthiques d'une
province à nodules polymétalliques de l'océan Pacifique
tropical Est**

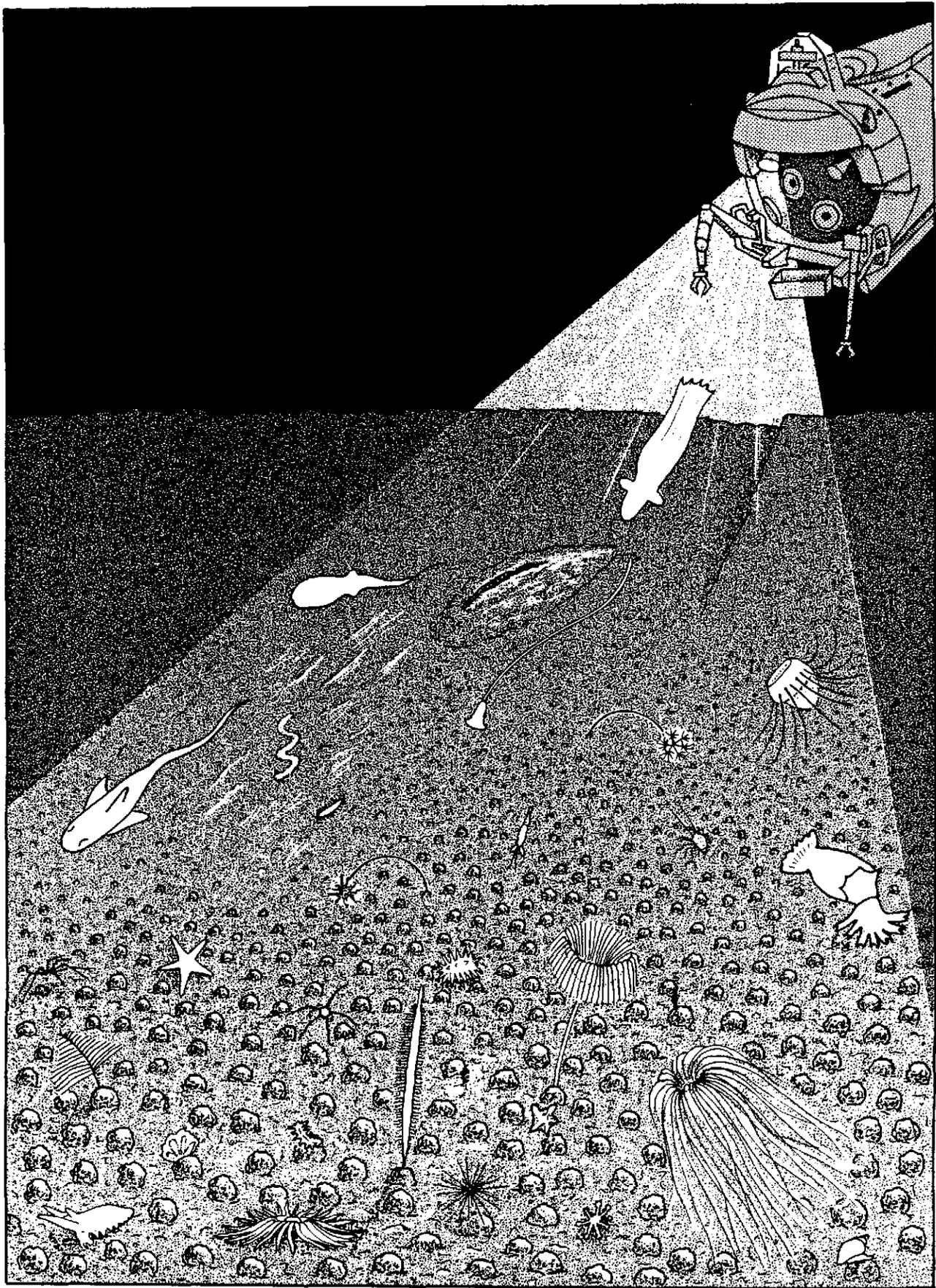
Thèse soutenue le 7 juillet 1992

Composition du jury :

Président :
A. Guilcher

Rapporteurs :
F. Baguet
M. Hoffert
D. Reyss

Membres :
M. Glemarec
J.P. Lenoble
M. Sibuet
C. Smith



Tout ce que le coeur désire peut
toujours se réduire à la figure de l'eau

Paul Claudel, *Positions et Propositions*, II, p. 235.

*A la harpe de Meloë
qui me permit d'évider l'écheveau de mes pensées
A la viole de Pasiphaë
qui sanctionna mes envolées*

AVANT-PROPOS

Spiritus Dei ferebatur super aquas...
Et creavit Deus...
omnem animam viventem et motabilem,
quam producerant aquae in species suas...

Genèse, chap. 1, vers 2 et 21

Ce travail n'aurait pu se faire sans l'accueil, le soutien et les précieux conseils de nombreuses personnes qui m'ont aidé à jeter les filets sur le domaine de l'environnement profond et m'ont permis de découvrir la beauté d'un monde peuplé de formes rares et étranges ainsi que de m'interroger sur leurs comportements et leur organisation au sein d'un environnement de nodules polymétalliques se révélant aussi diversifié que la faune qui s'y abrite. Merci à toutes les personnes qui m'ont permis de réparer les mailles de mes pensées et de ramener mes données à l'horizon d'une science encore balbutiante dans son intervention en milieu profond.

Pour le professeur Fernand Baguet qui m'a fait découvrir le monde fascinant de l'océanographie par son précieux enseignement et ses recherches éclairant de bioluminescence l'obscurité de mes connaissances.

Pour m'avoir accueilli dans son laboratoire et fait découvrir un univers nouveau, m'avoir guidé dans mes recherches et fait profiter de sa très grande connaissance des sciences marines, j'exprime ma plus profonde reconnaissance et admiration à Myriam Sibuet qui me dirigea tout au long de ma thèse en me communiquant sa passion.

Je tiens à témoigner ma profonde reconnaissance à Monsieur le Professeur Michel Glemarec qui a accepté de me conseiller dans la rédaction de cette thèse en me faisant bénéficier de ses précieux conseils et de son charisme bien connu par tous ceux qui l'entourent.

Je tiens vivement à remercier toutes les personnes du département de l'environnement profond de L'IFREMER, pour leur chaleureux soutien et leurs nombreux conseils, Anne-Marie Alayse, Georges Barbier, Pierre Chevaldonne, Philippe Crassous, Daniel Desbruyères, Anne Godfroy, Alexis Kripounoff, Christine Lamy, Michel Marchand, Violaine Martin, Martine Morvan, Marie-Josée Rousic et Annick Vangrieshem.

A toute l'équipe des Géosciences marines pour leur accueil et leur soutien efficace et chaleureux. Je pense tout particulièrement à Gérard Auffret, Claude Augris, Félix Avedik, Jean-Marie Auzende, Serge Berne, Daniel Bideau, Jean-François Bourillet, Pierre Cochonat, Gilbert Floch, Louis Geli,

Roger Hekinian, Eliane Le Drezen, Gilles Lericolais, Raymond Le Suavé, Tania Marsset, Marie-Michèle Pedel, Philippe Saget, Bruno et Elizabeth Savoye, Jean-Claude Sibuet, Nicole Uchard et Michel Voisset.

J'exprime ma très profonde gratitude aux professeurs Hjalmar Thiel, Craig Smith et à George Wilson, Erdogan Ozturgut qui, en m'invitant à participer à leurs missions à la mer, m'ont permis d'acquérir une expérience professionnelle d'une richesse incomparable et de partager une aventure scientifique exceptionnelle.

Ce travail a été rendu possible grâce aux contrats de consultant que m'ont passé Denis Tytgat aux Communautés Européennes, Daniel Reyss et Guy Herruoin à IFREMER et Erdogan Ozturgut à la NOAA, Department of Commerce, U.S.A. à qui j'exprime ici ma plus profonde gratitude.

Je tiens aussi à remercier tout particulièrement mon amie Marie-Laure Mahaut qui fit preuve d'une remarquable disponibilité pour rattraper mes bévues à mes balbutiements sur les ordinateurs et pour alimenter de longues discussions souvent passionnées.

Toute mon amitié aussi à Annie Birrolean et à Pascal Gente pour leur soutien précieux ainsi qu'à Didier Jolivet, co-thésard toujours aussi disponible dont j'admire le travail et la bonne humeur

Je n'aurai pas pu rassembler autant de documents pour ma recherche bibliographique sans l'aide efficace et si compétente des membres du service de la Bibliothèque et tout particulièrement Annick Salaun, Véronique Gautier, Jacqueline Prod'homme. Grâce à elles j'ai pu savourer le plaisir de consulter les premiers documents océanographiques et d'admirer les aquarelles d'expéditions mémorables.

J'ai beaucoup appris aussi dans le monde de la taxinomie grâce à l'équipe du Centre de TRI d'IFREMER, Michel Segonzac, Patrick Briand et Joelle Galeron. envers qui je tiens à exprimer, ici, ma plus profonde gratitude pour leur sympathie et leur connaissance de la systématique.

Ce travail n'aurait pas pu se faire sans la lourde correspondance échangée avec les nombreux spécialistes (dont les noms sont repris en annexe) qui ont si gentiment apportés leurs avis et leurs connaissances à mes hypothèses d'identification faunistique. Par eux, j'ai découvert les méandres de la systématique dans une ambiance de franche amitié qui semble caractériser le monde de la biologie abyssale et je me suis passionnée à essayer de découvrir les indices qui permettraient d'identifier des formes encore inconnues à la science.

J'exprime toute ma sympathie à Gérard Auffret pour m'avoir accordé une oreille attentive et

bienveillante durant toute cette thèse. C'est à lui que je dois ma première campagne en eaux hauturières et les joies de découvrir le travail en équipe à bord d'un navire océanographique.

Je dois énormément à Philippe Gros et à Pierre Watremez pour leur disponibilité et leur maîtrise des techniques statistiques.

Toute ma reconnaissance se porte à Gérard Vincent qui m'a ouvert les portes de son laboratoire photographique et initié aux mystères de l'image.

Enfin je suis très flattée de faire examiner cette thèse par de personnalités telles que le professeur Fernand Baguet, le professeur Michel Glemarec, le professeur André Guilcher, le professeur Michel Hoffert, Monsieur Jean Pierre Lenoble, Monsieur Daniel Reyss, Madame Myriam Sibuet et le professeur Craig Smith.

A la mémoire de ma merveilleuse grand-mère qui m'accompagne durant ce long cours...

La structure des assemblages mégabenthiques d'une province à nodules polymétalliques de l'océan Pacifique tropical Est.

INTRODUCTION	1
CONTEXTE GENERAL	7
La circulation des masses d'eau et la productivité biogène	9
La couverture sédimentaire	11
Les nodules polymétalliques	13
L'origine des composés minéraux	14
La formation des nodules	14
Le taux de croissance des nodules	17
La Zone de Clarion-Clipperton	19
Environnement océano-météorologique	19
Caractéristiques physico-chimiques et productivité biologique de la surface et de la colonne d'eau	19
Caractéristiques physico-chimiques de l'eau du fond et faune épibenthique	20
Environnement géologique de la zone Clarion-Clipperton	20
<i>La Formation des Iles de la Ligne</i>	23
<i>La Formation des Iles Marquises</i>	25
<i>La Formation de Clipperton</i>	25
Le site de Nixo 45	25
Aspects structuraux et morphologiques	26
La couverture sédimentaire superficielle	27
La géomorphologie	28
La couverture de nodules	31
MATERIELS ET METHODES	39
Moyens d'observation in situ des grands fonds	39
Les engins remorqués	39
Le "R.A.I.E." (Remorquage Abyssal d'Instruments pour l'Exploration)	39
L'"O.F.O.S." (Ocean Floor Observation System)	41
Le "Deep Tow Instrumentation System"	41
La "Troïka"	41
Les engins autonomes	41
Le préleveur libre <i>E.R.J.I.</i>	41
L' <i>Epaulard</i>	44
Le <i>Nautile</i>	44
Estimation des surfaces photographiées par l'engin remorqué "R.A.I.E." et le submersible "Epaulard"	44

Stratégie de dépouillement appliquée à l'analyse qualitative de la faune épibenthique observée de Clarion-Clipperton	45
Perception des formes faunistiques	45
Classification des taxons	46
Stratégie de dépouillement appliquée à l'analyse quantitative des écosystèmes nodulifères	48
Les sites étudiés	48
NIXO 45	48
L'analyse des données photographiques recueillies par l'Epaulard	48
L'analyse des données photographiques recueillies par le Nautile	52
NIXO 41	53
ECHO I	53
Traitement quantitatif des photographies prises par l'Epaulard, le RAIE et le Deep Tow	57
ANALYSE QUALITATIVE DES ASSEMBLAGES EPIBENTHIQUES DE LA FAUNE DE CLARION-CLIPPERTON	
	59
Les échinodermes de la zone de Clarion et de Clipperton	60
Les crinoïdes	60
Les échinides	67
Les ophiurides	77
Les astérides	78
Les holothuries	102
Richesse taxinomique de la faune de Clarion-Clipperton	191
Richesse taxinomique de la faune regroupée par groupes trophiques et fonctionnels	206
ANALYSE QUANTITATIVE DES ASSEMBLAGES EPIBENTHIQUES DE LA FAUNE DE CLARION-CLIPPERTON	
	217
Le site de NIXO 45	217'
Abondance et composition faunistique classées par embranchements taxinomiques	217'
Composition faunistique en termes de groupes trophiques et fonctionnels	221
Analyse quantitative à l'échelle des taxons observés	230
<i>Distribution des différentes actinies et corallimorphaires au sein des faciès étudiés</i>	232
<i>Distribution des différentes holothuries au sein des faciès étudiés</i>	233
<i>Distribution des différents spongiaires au sein des faciès étudiés</i>	235
Analyse factorielle des correspondances entre les taxons observés et les différentes conditions d'habitat sur le site de Nixo 45	236
Affinités faunistiques avec un gradient édaphique dans un écosystème nodulifère	240
Hétérogénéité spatiale à l'intérieur des différents faciès	251
Comparaison des données faunistiques recueillies par le Nautile avec celles de l'Epaulard	259

Le site de NIXO 41	266
Abondance et composition faunistique classée par embranchements taxinomiques	266
Composition faunistique en termes de groupes trophiques et fonctionnels	268
Analyse quantitative à l'échelle des taxons observés	270
<i>Distribution des différentes holothuries au sein des faciès étudiés</i>	270
Le site d'ECHO 1	274
Abondance et composition faunistique classée par embranchements taxinomiques	274
Composition faunistique en termes de groupes trophiques et fonctionnels	282
Analyse quantitative à l'échelle des taxons observés	282
<i>Distribution des différentes holothuries au sein des faciès étudiés</i>	286
Estimation des Biomasses sur les différents sites d'étude	289
Estimation des biomasses de la mégafaune sur les sites de NIXO 45 et de NIXO 41	294
Estimation des biomasses de la mégafaune sur le site d'ECHO 1	295
Estimation des biomasses de la mégafaune sur la Terrasse de Meriadzek	298
Estimation des biomasses de la macrofaune et de la méiofaune	301
Estimations du flux de carbone organique particulaire	303
DISCUSSIONS GENERALES	307
Comparaison des différents engins d'exploration in situ utilisés	307
Le submersible habité "Nautilé"	307
L'engin remorqué "R.A.I.E."	308
L'engin remorqué du "Deep TOW instrumentation system"	308
Description comparative des assemblages épibenthiques définis sur les sites d'étude	309
Richesse taxinomique	309
Abondance faunistique	310
Composition faunistique	311
Structure trophique des assemblages épibenthiques	312
Les habitats préférentiels et leurs assemblages faunistiques	313
Facteurs contraignants : courants, géomorphologie et hétérogénéité édaphique	314
Facteurs structurants biotiques	318
Exemple d'activité biologique à l'interface eau-sédiment	319
Description et identification de la trace de bioturbation	320
Comportement trophique	320
Habitat préférentiel	321
Indicateurs de courants	322
Rôle de cette forme de bioturbation dans l'hétérogénéité spatio-temporelle des assemblages épibenthiques	322
Rôle de cette forme de bioturbation dans le contexte édaphique	323
Estimation de l'impact d'une exploitation minière des nodules polymétalliques et mesures compensatoires	320
BIBLIOGRAPHIE	329
ANNEXES	351

INTRODUCTION

INTRODUCTION

The vessel drove before her bows two billows of liquid phosphorus, and in her wake was a milky train. As far as the eye reached the crest of every wave was bright; from the reflected light, the sky just above the horizon was not so utterly dark as the rest of the heavens. It was impossible to behold this plain of matter, as it were melted and consuming by heat, without being reminded of Milton's description of the regions of Chaos and Anarchy.

from Charles Darwin's Diary of the Voyage of H.M.S. Beagle

On ressent la même fascination à l'approche des engins ramenant à bord les premiers témoignages de vie abyssale ou à la première vision du fond des océans lors de l'allumage des projecteurs du submersible. Cette vie en grande profondeur ne fut découverte que depuis 1818 de façon ponctuelle lorsque Sir J. Ross ramena au hasard d'un chalutage à 73°37'N-77°25'W et à une profondeur de 1600 m une *Asterophyton linckii*. De même en 1839-43 lors des expéditions menées sur "l'Erebus" et la "Terror" au large de l'Antarctique, J. Ross et J. Hooker ont trouvé des organismes dans la boue à une profondeur de 1800 m. La découverte d'un monde zoïque en grande profondeur justifia principalement l'expédition de circumnavigation du Challenger de 1872 à 1876 menant ses recherches en sondant ce nouvel environnement jusqu'à une profondeur de 5500 m et recueillant ainsi une collection impressionnante de mesures et d'échantillons. La faune apparaissait alors relativement diversifiée et cosmopolite. Ce n'est que dans les années 1960, grâce aux mailles plus fines des tamis que l'on découvrit l'extraordinaire diversité de la faune profonde. Depuis, ces découvertes stimulèrent la réflexion dans le domaine de l'écologie abyssale et certaines théories (exposées dans les discussions générales) furent émises afin d'expliquer l'abondance et la richesse spécifique relativement élevée de la faune épibenthique abyssale ne se nourrissant que des apports nutritifs organiques provenant principalement de la zone de production de surface et vivant dans des conditions environnementales extrêmes de pression et de température. Dès lors l'étude des conditions environnementales des biotopes a motivé de nombreuses recherches océanographiques internationales. Avec le progrès de la technologie d'intervention sous-marine, la conception d'un environnement abyssal uniforme fit place à la découverte d'une hétérogénéité des biotopes et des assemblages épibenthiques. En 1976 la découverte des oasis hydrothermaux et de leurs communautés exubérantes dépendant principalement de sources d'énergie provenant de l'oxydation de composés soufrés ou de méthane grâce à des bactéries chimioautotrophes bouleversa encore plus les conceptions périmées d'uniformité de l'environnement et de la faune abyssale.

Les objectifs de cette thèse sont d'essayer de décrire la structure et les facteurs régissant les différentes stratégies adaptatives des assemblages épibenthiques exprimées par une hétérogénéité spatiale de ses peuplements en fonction de certaines conditions édaphiques, regroupées par "faciès", existant au sein d'un environnement nodulifère. Il est aussi envisagé de mettre en évidence les

éventuelles associations que certains assemblages fonctionnels ont avec des biotopes particuliers. Le rôle des facteurs contraignants, tels l'hétérogénéité de l'environnement et le régime des courants, ainsi que des facteurs biotiques dans la structuration des assemblages épibenthiques pourraient ensuite être discutés à la lumière des connaissances acquises. Ces informations sont indispensables dans le cadre des études d'impact par le fait qu'elles permettent de prévoir la dynamique du fonctionnement des assemblages épibenthiques au sein de leurs biotopes en réponse aux perturbations que provoqueraient le ramassage des nodules polymétalliques. Ces connaissances pourraient aider à pourvoir, par des mesures compensatoires, à l'impact benthique d'une éventuelle exploitation. La compréhension de la dynamique du fonctionnement de l'écosystème abyssal peut aussi aider à comprendre le rôle de la faune dans la présence, la formation et le maintien de certaines plages nodulifères à la surface des océans.

L'importance de la mégafaune dans le fonctionnement des écosystèmes profonds n'a été mise en évidence que depuis peu (Grassle et al., 1975; Grassle and Smith, 1976; Haedrich et al., 1980; Smith and Hamilton, 1983; Wilson et al., 1985; Sibuet, 1987; Pawson, 1988). La mégafaune définit les organismes visibles (>1-2 cm) sur les photos du fond (Grassle et al., 1975; Rex, 1981; Ohta, 1983; Rowe (1983); Smith et Hamilton, 1983). Cette catégorie faunistique constitue une fraction importante (17-50 %) de la biomasse benthique abyssale (Haedrich et Rowe, 1977; Sibuet et Lawrence, 1981; Sibuet et al., 1984) et l'étude de son abondance, de sa composition et de sa distribution sont essentiels à la compréhension du fonctionnement de l'écologie épibenthique abyssale. La mégafaune est aussi un des agents principaux de bioturbation des substrats du domaine profond (Mauviel et Sibuet, 1985; Levin et al., 1986; Levin et Thomas, 1988) et peut par ce fait influencer les nombreux autres composants biologiques et géochimiques du fond des océans.

Or l'étude de la mégafaune nécessite, de par sa distribution clairsemée, l'échantillonnage de grandes surfaces dont la taille a déjà suscité des réflexions (Rice et al., 1979, 1982). Souvent l'étude de la mégafaune est limitée à certains groupes zoologiques particuliers (Grassle et al., 1975; Haedrich et al., 1980; Sibuet and Lawrence, 1981; Pawson, 1982; Conan et al., 1981; Ohta, 1983; Smith and Hamilton, 1983)

Certaines études quantitatives de la mégafaune sont fondées sur des specimens recueillis au chalut (Wigley et Emery, 1967; Okutani, 1969; Dahl et al., 1976; Carney et Carey, 1976; 1980; 1982; Haedrich et Rowe, 1977; Laubier et Sibuet, 1979; Haedrich et al., 1980; Conan et al., 1981; Percy et al., 1982; Sibuet et al., 1984; Richardson et Young, 1987).

L'analyse quantitative de l'épibenthos peut aussi se faire à partir de données photographiques prises par des engins tractés et des submersibles habités (Wigley et Emery, 1967; Owen et al., 1967; Barham et al., 1967; Rowe et Menzies, 1969; Rowe, 1971; Grassle et al., 1975; Cohen and Pawson, 1977; Thiel, 1979, 1981, 1983; Sibuet and Lawrence, 1981; Conan et al., 1981; Wigley and Theroux, 1981; Mauviel, 1982; Rowe and Sibuet, 1983; Laubier et al., 1985; Foell, 1988; Hecker, 1988; Pawson, 1988; Tilot et al., 1988).

La comparaison de deux systèmes d'échantillonnage, tels le chalut et les engins

photographiques, a motivé certaines études (Haedrich et Rowe, 1977; Aldred et al., 1979; Laubier et Sibuet, 1979; Rice et al., 1979; 1982; Dyer et al., 1982; Smith et Hamilton, 1983; Ohta, 1983 et Richardson et Young, 1987). D'après Haedrich et al (1975) les abondances calculées à partir de données de chalut sont sous-estimées d'un ordre de grandeur ou plus alors que pour Richardson et Young (1987) ce sont les estimations tirées de données photographiques qui sont sous-évaluées. Ohta (1983) conclut dans son étude que les études photographiques sont bien plus précises dans leurs estimations que celles fondées sur des échantillons récoltés au chalut même supplémenté d'un odomètre. Or toutes ces analyses ont été faites sur un grand éventail de profondeurs, de localités et de conditions environnementales variables impliquant différents moyens et stratégies d'échantillonnage. Par conséquent les résultats sont difficilement comparables.

La plupart de la mégafaune de la zone abyssale de Clarion-Clipperton dans le Pacifique tropical Nord Est reste encore inconnue à la science, n'ayant été ni échantillonnée, ni observée. En effet, depuis un peu plus de 100 ans, cette zone du Pacifique n'a fait l'objet que de quelques prélèvements sporadiques lors du passage du Challenger en 1873-75 et de l'Albatross en 1904-1905 (Menziés et al., 1973). Or depuis les années 1950, la découverte de l'importance des gisements de nodules polymétalliques et l'intérêt économique que cette réserve métallique potentielle suscite font qu'un effort international d'exploration se poursuit. Lors des études prospectives sur les gisements de cette zone, un grand nombre de données sur la composition, la distribution, l'abondance et la composition des nodules polymétalliques ainsi que leur environnement géologique, physico-chimique et biologique ont été recueillis

Paul et Jumars (1976), Hecker et Paul (1977), Ozturgut et al. (1978), Paul et al. (1978), du Castel (1982), Thorndike et al. (1982), Pawson, (1983; 1988), Dick et Foell (1985), Foell (1988), Pawson (1985, 1988a, 1988b), Foell et Pawson (1985, 1986), Pawson et Foell (1983; 1984; 1985; 1986), Foell et al. (1986; 1989), Tilot et al. (1988), Morgan (1991) ont soit identifié de nouveaux taxons à un niveau générique et spécifique, soit analysé qualitativement et semi-quantitativement la mégafaune de provinces nodulifères de la zone de Clarion-Clipperton. Ces auteurs ont proposé des estimations de l'abondance et de la diversité faunistique en association à des pourcentages de couverture nodulifère.

La collection de données vidéo et photographiques sur l'épibenthos de cette zone nodulifère peut renseigner sur l'identité, les comportements, les habitats préférentiels, la composition et l'hétérogénéité spatiale des peuplements mégabenthiques au sein de substrats. De plus, les documents photographiques aident à identifier *in situ* les animaux échantillonnés qui en général le sont difficilement après préservation. L'analyse de la mégafaune épibenthique de cette étude est fondée sur une collection de photographies prises par divers appareils sous-marins : des engins remorqués tels que R.A.I.E., O.F.O.S., Deep Tow Instrument System, Troïka (Tilot, 1992b) et des engins autonomes tels que les caméras couplées à des préleveurs libres, l'Epaulard et enfin le sous-marin Nautille.

Cette thèse décrit tout d'abord les conditions environnementales et édaphiques d'une province

nodulifère située dans la zone de fracture de Clarion-Clipperton. Un chapitre plus spécialisé traite de la question des nodules polymétalliques. Une description des engins d'observation *in situ* ainsi que des stratégies de dépouillement sont ensuite exposées. On propose d'aborder ensuite une analyse qualitative évaluant la richesse taxinomique et la composition fonctionnelle de la mégafaune de Clarion et de Clipperton. Cette analyse de la faune est fondée sur une étude la plus exhaustive possible de photographies et de films pris dans le Pacifique Tropical Nord-Est entre les zones de fractures de Clarion et de Clipperton. Un atlas annoté de la faune de Clarion-Clipperton est ainsi constitué grâce à la participation des spécialistes de chaque embranchement et aux informations tirées de la littérature. Cet atlas permet de mener l'étude de la composition et de la structure des assemblages de la mégafaune épibenthique par l'identification de ses unités taxinomiques et par conséquent de sa richesse taxinomique (pour ne pas dire spécifique puisque aucun échantillon de la faune épibenthique n'a été recueilli). Des études comparatives sont ensuite menées sur la mégafaune des régions nodulifères du Pacifique Sud-Est situées dans le bassin du Pérou ($07^{\circ}04.4'S$ et $88^{\circ}27.6'W$) à une profondeur d'environ 4150 m afin de recueillir le plus d'information sur l'originalité de la faune du Pacifique Tropical Nord-Est. L'embranchement des échinodermes bien représenté dans le monde abyssal est présenté comme exemple de la méthode suivie dans l'analyse qualitative de la mégafaune épibenthique.

Une étude quantitative est ensuite menée sur le site particulièrement bien détaillé de Nixo 45 le long de profils vidéo et photographiques réalisés par le "Nautilé" et "l'Epaulard". De même deux autres sites sont étudiés quantitativement à dessein comparatifs dans la zone de Clarion-Clipperton : le site de Nixo 41 (au sud de Nixo 45) exploré par le "R.A.I.E" et le site d'Echo 1 (à l'Est de Nixo 45) sillonné par le "Deep Tow instrumentation system". L'analyse quantitative se fait à deux niveaux : celui des assemblages épibenthiques et celui des taxons (pour les groupes les plus représentatifs).

Au niveau des assemblages faunistiques de l'épibenthos et au sein de chaque faciès nodulifère, l'abondance, la biomasse, la composition faunistique et la dispersion spatiale des unités taxinomiques sont estimés. Ces unités sont regroupées soit par embranchement, soit par groupe fonctionnel et trophique. Une estimation de l'ordre de grandeur des biomasses est avancée à partir des densités et des poids individuels cités dans la littérature. Les similitudes entre certains taxons et certains types d'environnements sont soumises à l'analyse des correspondances afin d'obtenir une représentation géométrique des proximités entre les faciès et les taxons dans un espace de faible dimension. L'existence éventuelle d'habitats préférentiels pour certains assemblages faunistiques comme réponse adaptative à des conditions environnementales déterminées pourront ensuite être déduites des résultats.

Au niveau des taxons, l'analyse porte sur l'embranchement des spongiaires, sur les classes des holothuries et sur les ordres des actinies et des corallimorphaires. Par l'étude de la dispersion spatiale des unités taxinomiques, on a tenté de définir l'échelle de l'hétérogénéité spatiale des assemblages mégabenthiques en estimant la taille des agrégats et le type de distribution théorique affectée à certaines populations.

Dans les discussions générales les différents engins d'exploration utilisés sont comparés. Ensuite sont discuté le rôle des facteurs contraignants environnementaux et des facteurs biotiques dans la stucturation des assemblages épibenthiques des sites étudiés. Un exemple d'activité biologique est présenté et les répercussions de son activité sur l'interface eau-sédiment et sur la faune épibenthique sont discutés. Enfin une estimation de l'impact d'une exploitation des nodules polymétalliques et des mesures compensatoires sont proposées.

**CONTEXTE
GENERAL**

CONTEXTE GENERAL

He had brought a large map representing the sea,
 Without the least vestige of land:
 And the crew were much pleased when they found it to be
 A map they could all understand.

'What's the good Mercator's North poles and Equators,
 Tropic zones and Meridian lines?
 So the Bellman would cry: and the crew would reply
 'They are merely conventional signs!'

'Other maps are such shapes, with their islands and capes!
 But we've got our brave Captain to thank'
 (So the crew would protest) 'that's he's brought us the best -
 A perfect and absolute blank!'

Lewis Carroll : *The Hunting of the Snark*

L'océan Pacifique occupe une superficie d'environ 180 millions de kilomètres carrés, soit la moitié de celle de tous les océans réunis, et plus du tiers de la superficie de notre globe. Cette aire marine possède aussi les plus grandes profondeurs connues, soit 3940 m en moyenne, 200 m de plus que la moyenne mondiale (3729 m). La profondeur maximale atteint 11 034 m dans la fosse des Mariannes. Les zones continentales qui le bordent entraînent une importante sédimentation terrigène locale piégée essentiellement dans les fosses péri-océaniques. L'océan Pacifique est en effet caractérisé par sa ceinture volcanique qui trouve son origine dans les importants phénomènes de subduction et s'étend de la Nouvelle-Zélande au Chili (Patagonie) sur plus de 40.000 km (figure 1). Cet océan est constitué par plusieurs plaques (Pacifique, Cocos, Nazca, Antarctique) incluant un très grand nombre de structures volcaniques et tectoniques. La plaque Pacifique est soumise à un mouvement d'ensemble qui tend à la faire plonger (subduction) à ses bordures Ouest et Nord sous les plaques continentales adjacentes. Les parties Sud et Est au contraire sont très largement dominées par la présence de dorsales où se crée la croûte océanique. Ces dorsales se succèdent du Sud vers le Nord, formant des rides successives d'une longueur totale d'environ 13 000 km : dorsale Pacifique-Antarctique, dorsale Est Pacifique et dorsale Juan de Fuca. La dorsale Est Pacifique, au large du Mexique et de la Basse Californie, disparaît sous le continent nord américain, entraînée par les mouvements de subduction. Elle réapparaît plus au Nord, au large de l'Oregon et du Canada sous la forme de la dorsale Juan de Fuca. La diversité structurale des fonds du Pacifique fut dans un premier temps révélée par des données bathymétriques. Les techniques d'observations satellitaires permettent maintenant de compléter ces informations en apportant une vue globale et relativement exhaustive de la totalité des fonds marins (figure 1).

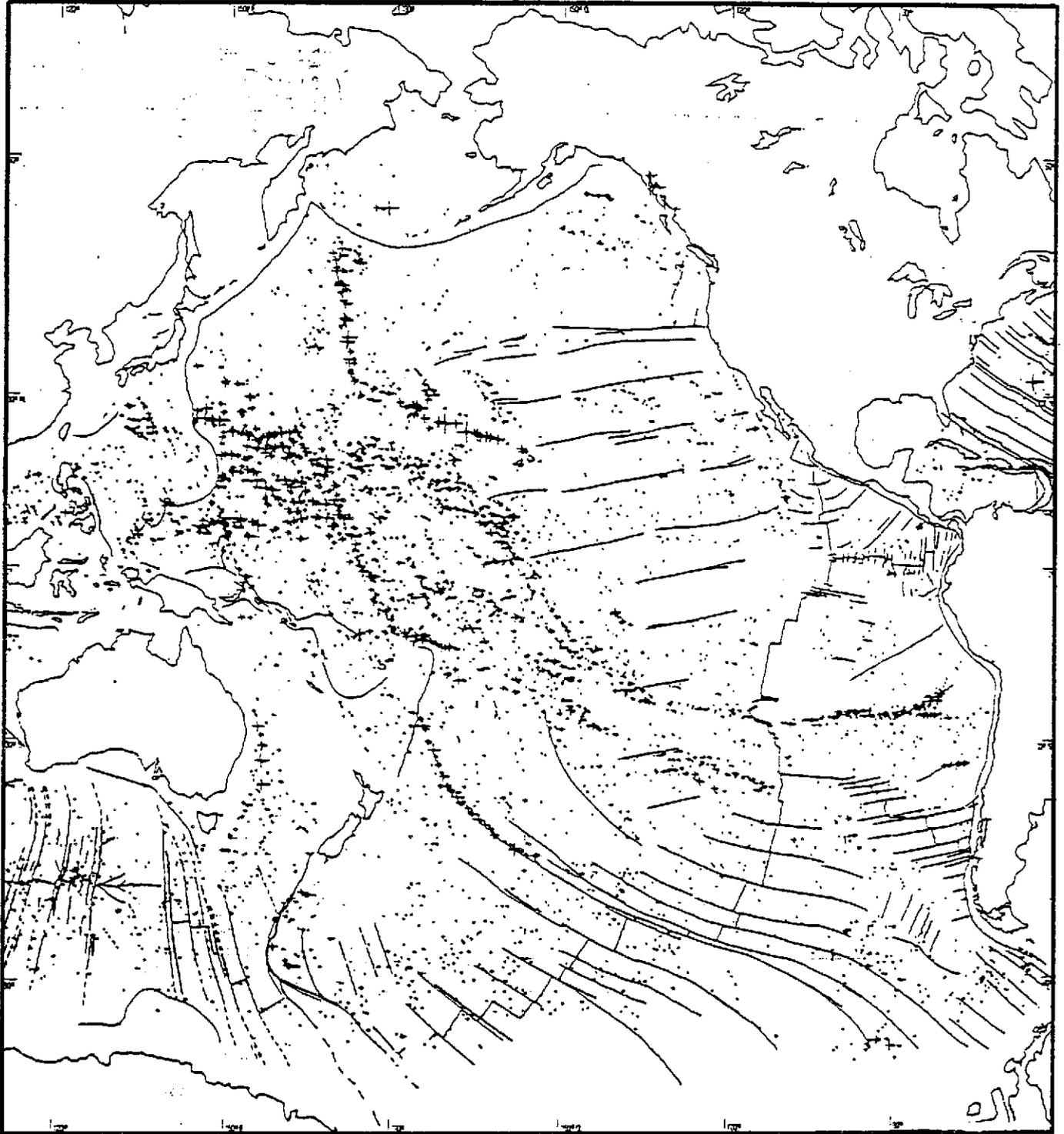


Fig. 1. L'image du fond de l'océan Pacifique obtenue grâce aux données gravimétriques du satellite Seasat (Craig et Sandwell, 1988) montre l'extrême abondance des structures sous-marines d'origine volcanique (points) ou tectoniques (traits).

La circulation des masses d'eau et la productivité biogène

Les circulations des masses d'eau ont connu d'importantes variations au cours des temps. Ces variations ont entraîné des fluctuations de la productivité biogène (notamment sur l'extension de la zone de haute productivité équatoriale) et des paramètres physico-chimiques de l'océan (van Andel et Heath, 1973; Cook, 1975; Berger, 1981; Pujos, 1987). Ces fluctuations peuvent être détectées en mesurant les pourcentages de CaCO_3 dans les sédiments, traduisant les influences conjuguées de la productivité biogène carbonatée, de la dissolution des carbonates avec la profondeur, et de la dilution par des fractions non carbonatées. Ainsi les variations des taux d'accumulation des sédiments peuvent être des indices soit de l'intensité des courants et/ou de la dissolution, soit d'une fluctuation de la productivité biogène ou des apports non biogènes. Il semblerait que depuis la fin du Miocène (10 Ma), l'évolution des circulations se soit quelque peu stabilisée. L'océan Pacifique actuel est caractérisé en surface par une masse d'eau tropicale chaude ($15-30^\circ\text{C}$), dont la profondeur n'excède pas 500 m. La densité de cette eau est relativement faible, et le taux de salinité de l'ordre de 34-37 pour 1000. Cette masse isole en surface les eaux des régions polaires Sud et Nord. Elle surmonte les eaux intermédiaires et profondes plus denses.

Deux grandes rotations anticycloniques conditionnent les latitudes moyennes et basses à l'Est de l'antiméridien de Greenwich (figure 2). En effet, c'est à partir des hautes pressions établies à la hauteur de la Californie et de l'île de Pâques que les alizés et les vents d'Ouest divergent sous l'influence de la force de Coriolis, créant ainsi deux grands circuits hydrologiques d'une part vers l'Ouest (courants Nord et Sud équatoriaux aux basses latitudes), et d'autre part vers l'Est (dérives des vents d'Ouest aux latitudes moyennes).

Au centre de ces circuits (central gyres), situés au Nord-Est et au Sud-Est Pacifique, se rencontrent la salinité la plus forte du Pacifique (ne dépassant pas toutefois 36,5 pour 1000 dans le Pacifique Sud). Au contraire, les bordures orientales sont très peu salées en raison de leur origine polaire ou profonde ascensionnelle. A l'équateur, l'active ascendance des alizés le long de la convergence intertropicale, ainsi que l'important transfert de vapeur d'eau provenant de l'Atlantique au-dessus de l'isthme de Panama, sont à l'origine des pluies intenses et de la salinité anormalement basse que l'on peut rencontrer dans le Pacifique oriental sous les basses latitudes.

Le brassage permanent permet le transport de sels nutritifs à l'origine de très fortes productivités planctoniques, comme c'est le cas pour le Pacifique Sud et équatorial. En effet l'eau superficielle est étalée en éventail vers l'Ouest et remplacée par des remontées d'eau plus profonde qui stabilise la température des couches inférieures de l'atmosphère. Ceci se traduit par l'existence de vents faibles et réguliers, la rareté des nuages et des eaux superficielles peu salées dérivant lentement à quelques centaines de mètres de profondeur jusqu'au niveau du sous-courant de Davidson dirigé vers le Nord-Est. Ce dispositif hydrologique peut suivre un rythme saisonnier. En hiver, l'upwelling est marqué en raison du régime plus fort des vents. Ainsi les remontées fertilisantes sont maximales. Plus à l'Est s'étendent de part et d'autre de l'équateur et sur environ les 3/4 du Pacifique tropical, les

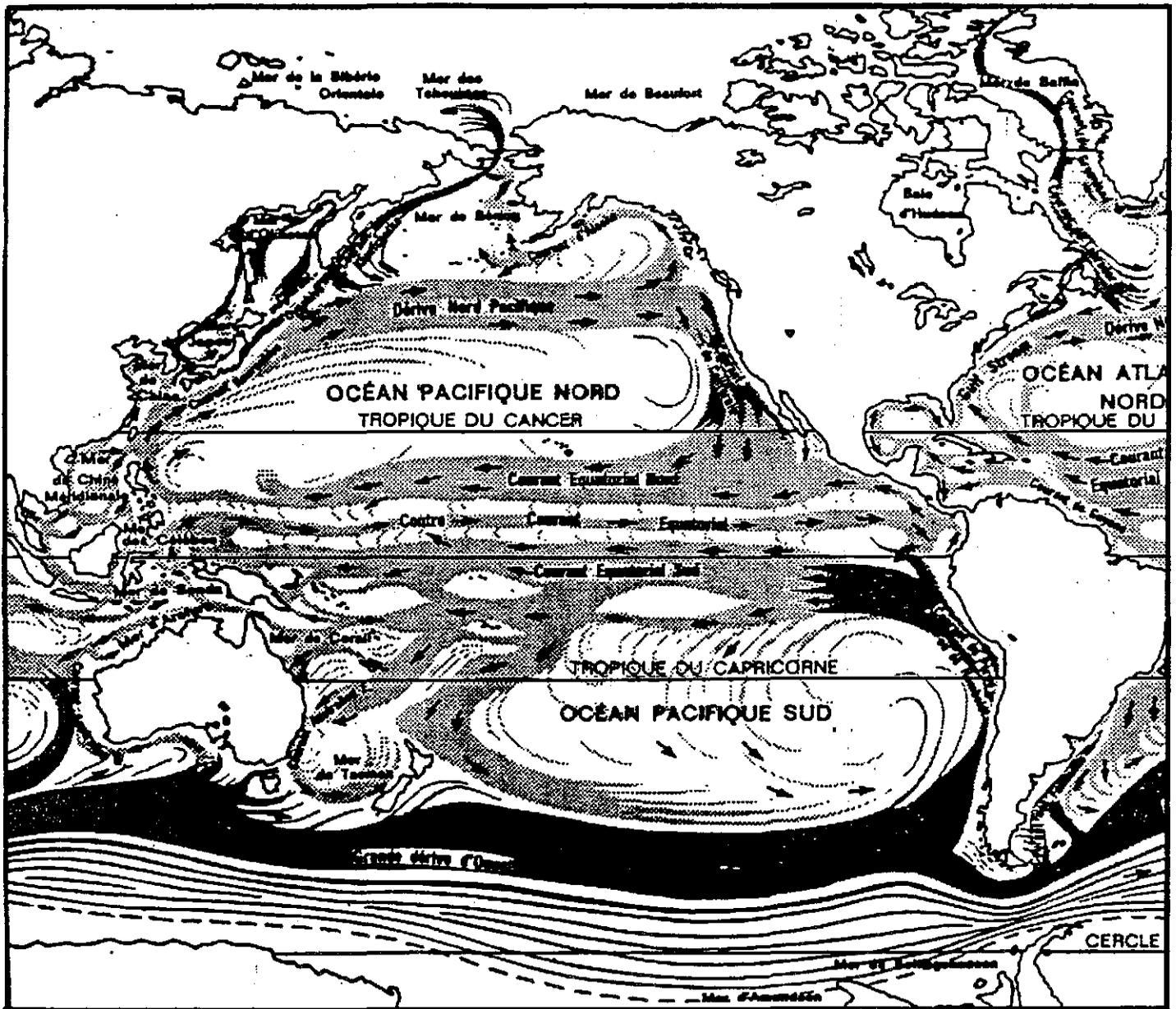


Fig. 2. Représentation des grands courants de surface et profonds de l'océan Pacifique (Saint-Guily et Lacombe, 1977).

zones de calmes tropicaux. Ces étendues océaniques sont parcourues par la tiédeur des alizés à régime régulier. Les alizés agissent sur une eau chaude (aux environs de 25°C), stable, et caractérisée par une salinité de 33,5 pour 1000. La masse d'eau superficielle (au-dessous de la thermocline) n'est pas renouvelée par des matières nutritives fertilisantes et par conséquent se définit comme biologiquement pauvre. La figure 3 reprend la distribution géographique mondiale de la productivité primaire.

La circulation profonde (de 1 à 10 cm/s) est liée au déplacement des eaux antarctiques, prenant naissance à proximité de la mer de Ross, plongeant le long des côtes Australiennes, débouchant par le seuil des îles Samoa pour arriver dans le Pacifique. A ce moment ces eaux migrent vers le nord en donnant naissance à deux courants, l'un le long des côtes des Phillipines et du Japon (Pacifique occidental), et l'autre orienté vers le Pacifique Nord-Est. Traversant la région des îles de la Ligne, ce

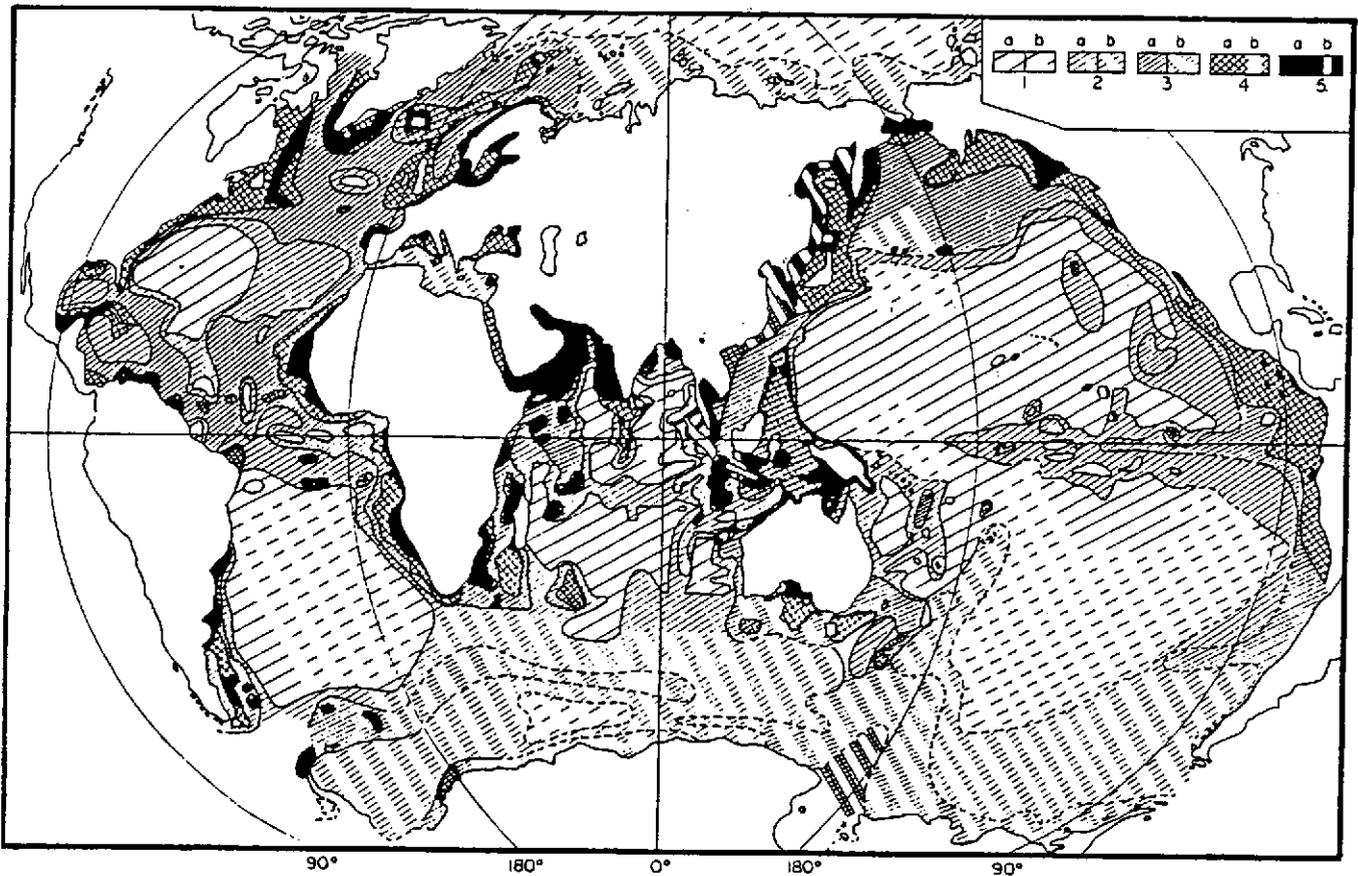


Fig. 3. Distribution géographique mondiale de la productivité primaire ($\text{mg de C/m}^2/\text{j}$) calculée à partir de données de ^{14}C . (Koblentz-Mishke et al., 1970). (1) moins de 100; (2) 100-500; (3) 150-250; (4) 250-500.

dernier aboutit dans la région de Clarion-Clipperton.

La faune abyssale est caractérisée par une grande diversité, une faible densité, une petite taille, un métabolisme bas, une grande longévité, de longues périodes de maturation, un faible potentiel de reproduction et de petits taux de colonisation (Thorson, 1957; Mills, 1983; Rex, 1983). Ces caractéristiques sont le produit d'une adaptation à des conditions environnementales extrêmes d'une grande stabilité temporelle avec des températures de 1 à 3°C, des pressions aux alentours de 500 atm. et très peu d'apports nutritifs de surface arrivant au fond. Le milieu abyssal est considéré par conséquent comme étant d'une grande stabilité écologique (Rex, 1983).

La couverture sédimentaire

La nature et la répartition des sédiments sur les fonds océaniques sont fonction de nombreux processus intimement liés à la localisation géographique du lieu de sédimentation. La surface très importante de l'océan Pacifique, s'étendant sous des latitudes comprises entre 70°N (Mer de Bering) et 70°S (Mer d'Amundsen), entraîne l'existence sur ses fonds d'une grande variété de sédiments.

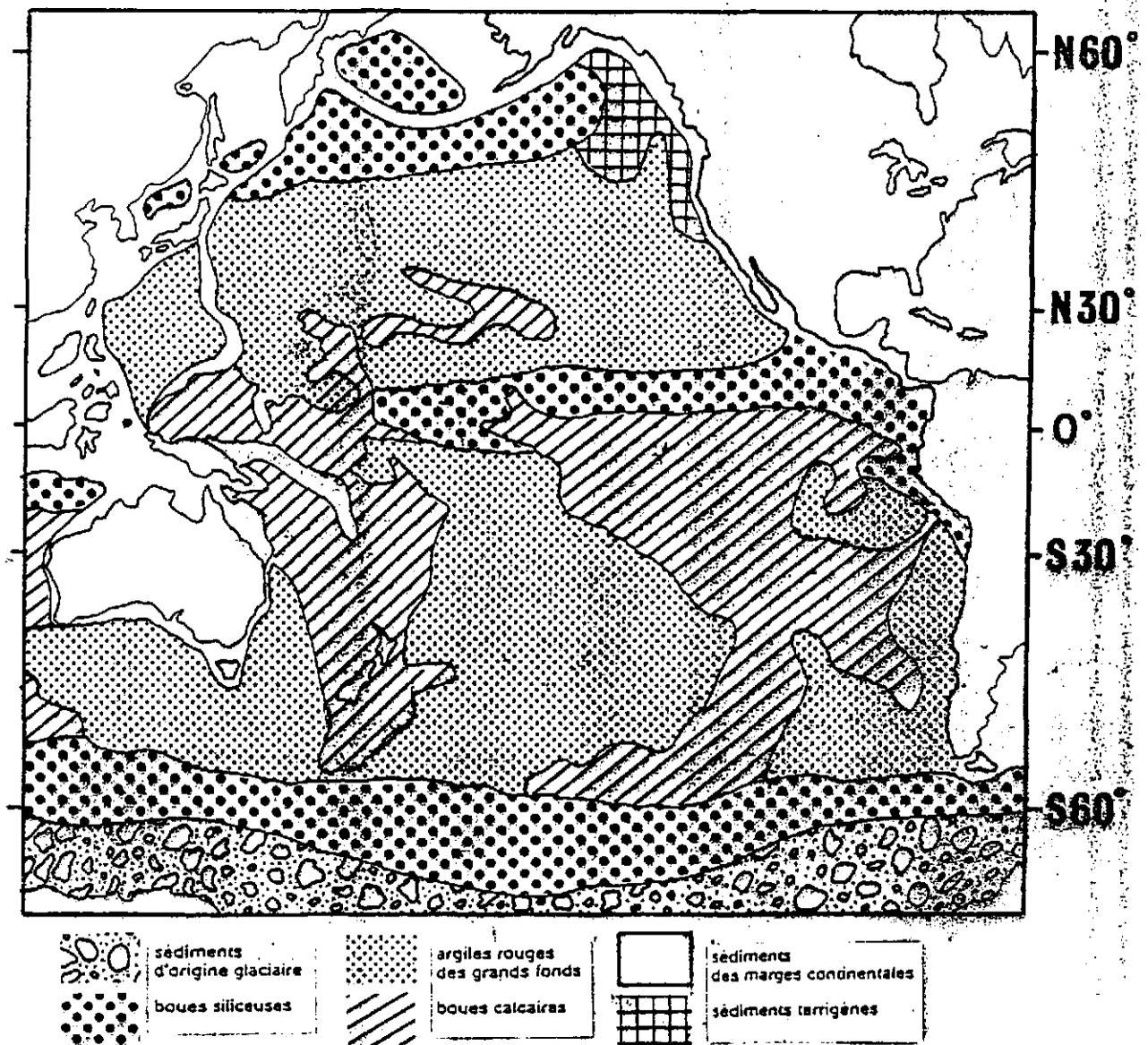


Fig. 4. Répartition des faciès sédimentaires actuels recouvrant le plancher océanique de l'océan Pacifique (Davies et Gorsline, 1976).

Ceux-ci peuvent être divisés en trois groupes principaux: les argiles terrigènes et pélagiques (grands fonds), les boues carbonatées (à moins de 5000 m de profondeur), et les boues bio-siliceuses (latitudes élevées)(figure 4). La distribution de ces sédiments dépend en premier lieu de l'activité planctonique. Par conséquent celle-ci sera fonction du degré de proximité de la zone à haute productivité équatoriale. On observe donc la succession suivante de sédiments : sédiments carbonatés à l'équateur, sédiments siliceux puis sédiments argileux vers les hautes latitudes. Les apports terrigènes détritiques ne s'observent qu'aux abords des régions périphériques du Pacifique et à proximité des reliefs les plus marqués, tels que les îles océaniques. Viennent ensuite les processus physico-chimiques contrôlant les phénomènes de dissolution, précipitation et formation des minéraux authigènes. Ces phénomènes de dissolution se produisent au-delà de la profondeur de la CCD (Carbonate Compensation Depth) à partir de laquelle l'essentiel des particules carbonatées est dissout. Les courants jouent aussi un rôle très important en érodant, redistribuant, et renforçant la dissolution

des sédiments (Davies et Gorsline, 1976; Saint-Guily et Lacombe, 1977). Enfin il ne faut pas oublier l'effet de proximité d'édifices volcaniques et de la distance à la ride d'accrétion et donc de la loi de subsidence avec l'éloignement de la dorsale, déterminant aussi la profondeur de mise en place des sédiments et leur passage sous la CCD.

Les fonds du Pacifique Nord et Sud, dépassant la profondeur de 5000 m, sont recouverts en grande partie d'argiles brunes. Celles-ci proviennent d'une part de néoformations à partir des ions issus de la décomposition des microfossiles à tests calcaires et siliceux lors de leur sédimentation au-dessous de la CCD d'autre part d'un apport principalement détritique d'origine éolienne et marine par la dispersion des particules en suspension sous l'action des courants. Les taux moyens de sédimentation sont relativement stables dans ces régions, estimés à environ 1 millimètre par millier d'années. On notera cependant un accroissement de ce taux à proximité des masses continentales. Cependant dans le cas du Pacifique, l'apport de la sédimentation des masses détritiques d'origine continentale reste limité par la présence des fosses de subduction qui jouent le rôle de pièges.

Après les sédiments argileux, les boues carbonatées d'origine biologique sont les plus abondantes. Elles sont constituées de tests calcaires de micro-organismes planctoniques tels que les coccolithes (algues) et les foraminifères (protozoaires). Ces organismes sont essentiellement pélagiques. L'occurrence des sédiments calcaires est étroitement liée à la profondeur de sédimentation. Ainsi on rencontre ces dépôts préférentiellement dans les régions Est (Est Pacific Rise), Ouest (bassins arrière-arc), et Equatoriales (forte productivité planctonique) de l'océan Pacifique (figure 3). La profondeur de la CCD est estimée à environ 4900 m dans les régions océaniques (Farell et Prell, 1989). Elle s'élève progressivement à proximité des continents (3000 m). Les taux de sédimentation des boues carbonatées varient de quelques millimètres à plusieurs centimètres par millier d'années.

La distribution des boues bio-siliceuses semble refléter celle des courants de surface (figures 2 et 4). Ces boues sont abondantes dans les régions centrales du Pacifique (courant équatorial) et dans les régions subpolaires (courants de l'Alaska et circum-antarctique). Elles sont constituées de test siliceux provenant d'algues (diatomées) et de protozoaires (radiolaires). On rencontre aussi des fragments d'éponges et de silicoflagellés. Les boues à radiolaires sont communes dans les régions équatoriales, alors que les boues à diatomées caractérisent les fonds subpolaires. Les taux de sédimentation des boues siliceuses sont de l'ordre d'un centimètre par millier d'années. Cependant, contrairement aux carbonates aucune profondeur ne marque une limite de dissolution. L'eau de mer étant sous-saturée en silice, quelle que soit la profondeur, il y a donc une dissolution permanente. Le taux d'accumulation de ces boues doit être suffisamment important pour compenser cette dissolution.

Les nodules polymétalliques

Les nodules polymétalliques furent découverts en Atlantique par 2800 m de profondeur, lors d'une expédition océanographique du navire anglais Challenger (1873-1876). Depuis lors ces

concrétions polymétalliques furent répertoriées sous forme fossile ou récente dans des environnements variés tels que : lacs, plateaux continentaux, crêtes sous-marines (seamounts), et sur le fond de tous les océans à condition toutefois que le taux de sédimentation soit extrêmement faible (Halbach, 1974). Or ce n'est que dans les années 1950 que ces nodules prirent de l'importance par leur richesse en métaux économiquement attractifs. En effet, non seulement contiennent-ils des oxydes et des hydroxydes de fer et de manganèse, mais aussi du cuivre, du nickel et du cobalt, pour ne citer que les composants les plus intéressants économiquement (Goldberg, 1954).

Dès le début des années 1970 ces nodules ont été le sujet de nombreuses explorations coûteuses et intensives. Celles-ci furent financées par des organismes industriels et gouvernementaux afin d'estimer la richesse des gisements sous-marins qui pourraient par leur exploitation réduire, si ce n'est lever la dépendance de certains pays industrialisés vis à vis d'autres pays.

La découverte de ces nodules et de leurs gisements a aussi soulevé des questions quant à leur origine, leur formation, leur croissance et leur distribution en corrélation avec le substratum.

L'origine des composés minéraux

Les composés minéraux contenus dans les océans proviennent du lessivage des croûtes continentales, de l'altération des roches volcaniques sous-marines, des éruptions volcaniques sous-marines et aériennes, et des transports éoliens continentaux. Tous les composés sont transportés sous forme de solutions, de colloïdes, ou encore de suspensions. Après un transport marin (courants divers), ils s'intégreront aux sédiments directement par sédimentation gravitaire ou par précipitation chimique ou encore par l'action des organismes vivants qui les auraient ingérés (figure 5). Fixés au travers des squelettes et tissus, certaines substances peuvent être jusqu'à 100.000 fois plus concentrées dans les substances organiques que dans l'eau de mer. Après décomposition des cadavres sur le fond, une chaîne chimique et biologique peut former un système fermé de recyclage de certains de ces éléments (Schneider, 1981).

La formation des nodules

Au sens géologique, un nodule désigne un assemblage minéral relativement petit à dominante Mn-Fe, de forme souvent irrégulière et arrondie différant en composition de la roche-hôte. D'une manière générale les nodules polymétalliques reposent sur le sédiment, formant une couverture superficielle plus ou moins développée. Cependant les nodules existent aussi enfouis à plusieurs mètres de profondeur à l'intérieur des sédiments (Friedrich et Plüger, 1974; Friedrich, 1979). La couverture superficielle de nodules dépend principalement de leur taille et de leur abondance sur le fond. Celles-ci s'accompagnent parfois d'une évolution de la composition chimique (Friedrich et Plüger, 1974). Les variations de l'abondance des nodules par unité de surface peuvent être rapides, bien que difficilement quantifiables. Certaines études ont tenté de mettre en évidence des relations entre les caractéristiques géochimiques, minéralogiques et l'environnement géologique des nodules (Crerar et Barnes, 1974; Usui, 1979, Pautot et Melguen, 1979), mais la diversité des paramètres ne

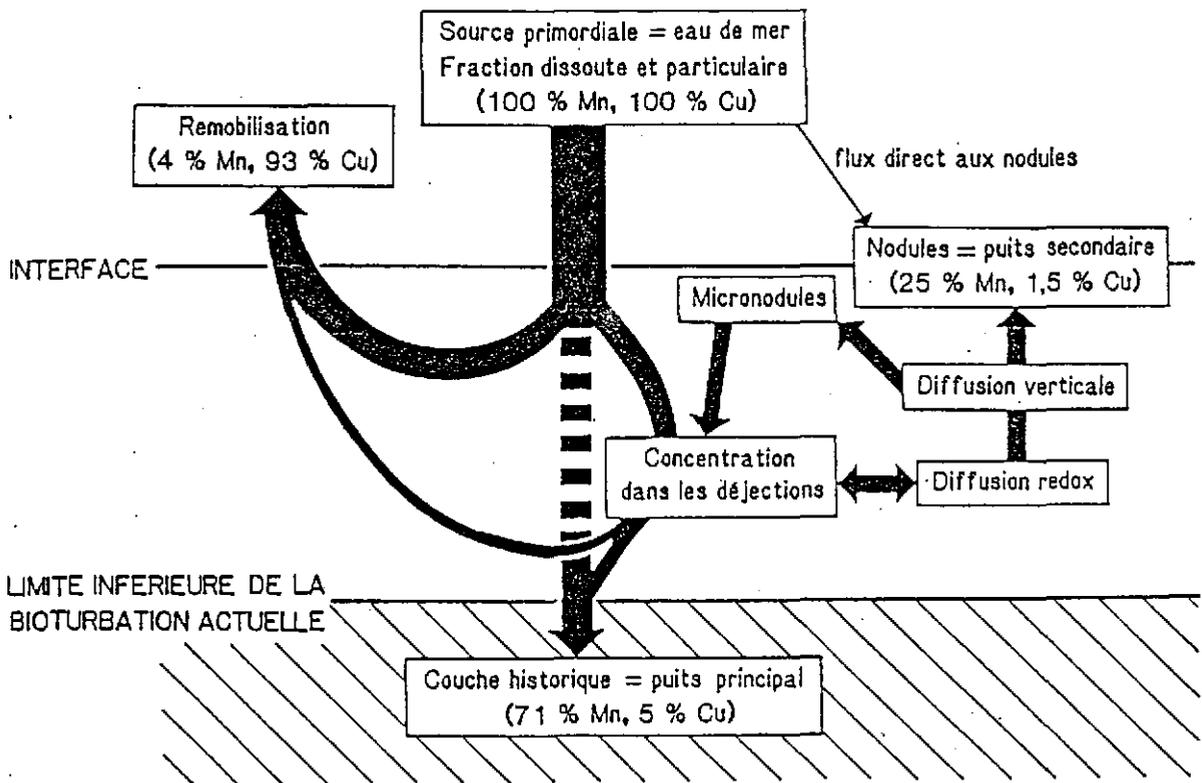
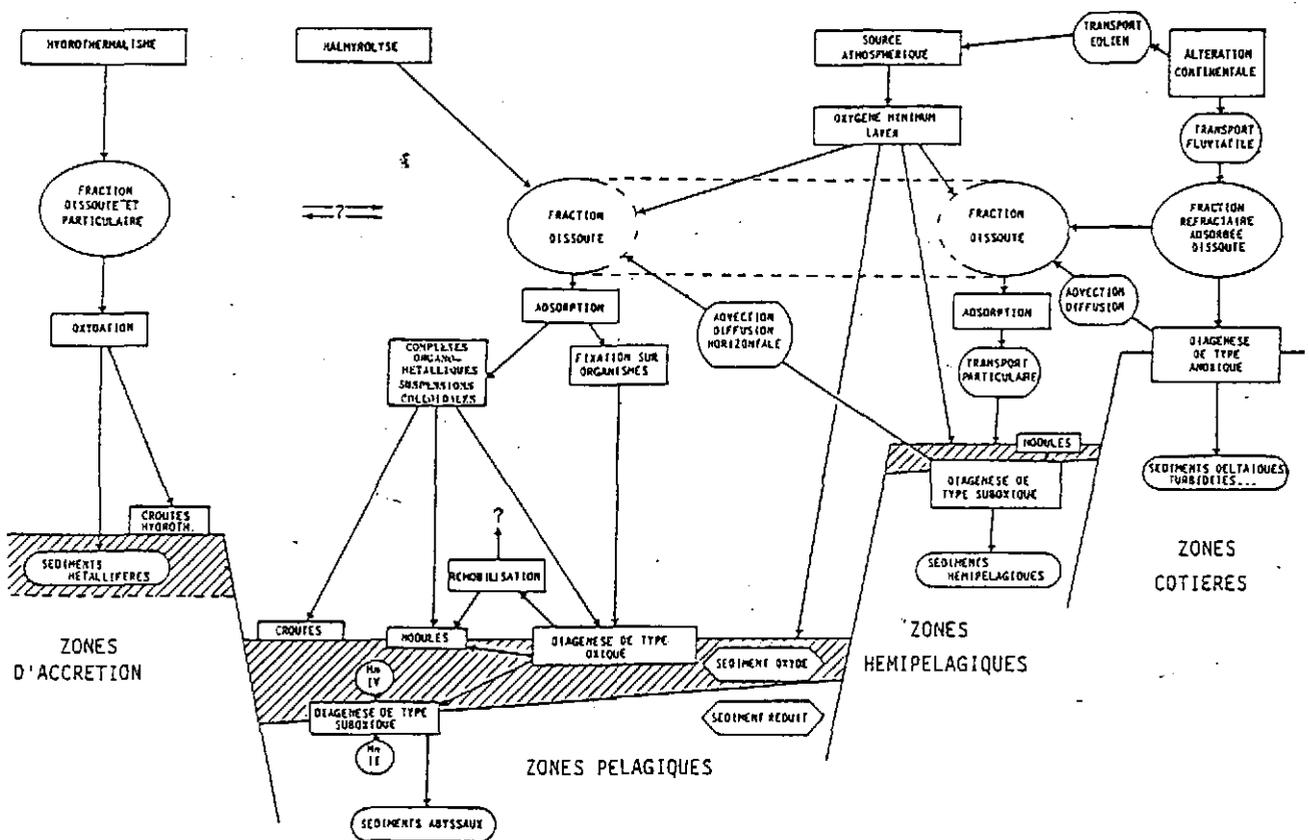


Fig. 5. Représentation schématique des différents processus rencontrés dans un système d'apport, de dépôt et de recyclage biologique des substances minérales dans un contexte océanique (Saguez, 1985).

permet pas d'extrapoler ce type d'analyse à l'échelle globale de l'océan.

Les nodules sont constitués d'enveloppes irrégulières et concentriques d'oxydes et d'hydroxydes de fer et de manganèse, leur conférant une structure de type stromatolithique. La succession des couches de croissance est fonction de la variation de l'intensité et des modalités des échanges physico-chimiques avec le milieu environnemental. Les couches riches en fer contiennent comme élément mineur du cobalt, alors que les niveaux de manganèse sont plus riches en cuivre et en nickel. A ces dépôts métalliques sont associés des épibiontes, particules organiques (tests divers) et minérales d'origine détritique. Les encroûtements de manganèse contiennent aussi de la silice, dont la quantité bien que variable peut atteindre 10% (Halbach et Puteanus, 1984). Les teneurs moyennes en métaux d'un nodule varient considérablement. L'ordre de grandeur des concentrations sont : manganèse = 20-30%; fer = 5-7%; cuivre = 1%; nickel = 1%; cobalt = 0,2%.

La formation et la croissance des nodules n'ont pas été encore clairement expliqués. De nombreuses hypothèses ont cependant été déduites des observations des fonds océaniques. D'après von Stackelberg et Beiersdorf (1990), deux conditions détermineraient la croissance des nodules : le degré de proximité de la C.C.D. et l'exposition aux courants. Ces conditions déterminent aussi l'histoire sédimentaire locale. Par conséquent nous observons une interaction du contexte historique sédimentaire et de la croissance locale des nodules. Les nodules apparaissent préférentiellement sur les fonds à topographie calme et riches en sédiments fins (silts, argiles), où ils croissent à partir d'éléments plus grossiers comme des otolithes ou des vertèbres de mammifères marins, des dents de requins, des débris minéraux, des fragments de coquilles, de nodules plus anciens ou de roches volcaniques. Dans les régions de collines abyssales, la forme des nodules est principalement mamelonnée. Dans les zones plus accidentées (zones de fractures/édifices volcaniques anciens) on constate la présence de polynodules faits de plusieurs concrétions accolées, dont la surface est lisse (Friedrich et Plueger, 1974; Halbach et Özkara, 1979).

La croissance des nodules serait liée à la migration du manganèse au travers des sédiments, puis de sa précipitation et de son accumulation sous forme de couches concentriques par oxydation près de l'interface eau-sédiment. L'hypothèse d'une participation de la faune à la croissance a été avancée. En effet, les foraminifères, les xénophyophores, les polychètes ainsi que des micro-organismes contribueraient à ce processus chimique (Wendt, 1974; Greenslate et al., 1974; Ehrlich, 1978; Thiel, 1978). Certains micro-organismes, vivant en surface des concrétions et des croûtes de manganèse sont susceptibles d'utiliser le potentiel chimique oxydant des ions (Mn^{2+} , Fe^{3+} , Mn^{4+}) de l'eau de mer afin d'en extraire l'énergie nécessaire à leur métabolisme, provoquant ainsi la précipitation des oxydes et hydroxydes métalliques. De telles hypothèses s'appuient sur des observations faites au microscope à balayage (Larock et Ehrlich, 1978; Ghiorse, 1980). Les nombreuses cavités existant sur le cortex des nodules, peuvent abriter ces micro-organismes (Wendt, 1974; Thiel, 1978). Leur alimentation serait alors pourvue par l'eau de mer. Ainsi l'activité biologique pourrait jouer un rôle prépondérant dans la croissance des nodules. Cette hypothèse a été également avancée par von Stackelberg (1979, 1982) sur base de l'étude des structures internes de

croissance des nodules.

L'interface eau-sédiment est un milieu important pour la croissance des nodules. En effet, dans les premiers centimètres à quelques décimètres de sédiment, toutes les substances organiques sont décomposées et minéralisées par les divers membres de la chaîne alimentaire. Les détritivores ingèrent les sédiments, assimilent et décomposent les substances organiques. C'est ainsi qu'il existe une zone de faible potentiel d'oxydo-réduction dans ce sédiment dans lequel les métaux libérés des substances organiques minéralisées, les tests et squelettes ainsi que les micronodules peuvent se dissoudre. On observe que le taux élevé de métaux lourds est corrélé au taux de carbone organique (Hartmann et al., 1975; Gundlach et al., 1979; Hartmann, 1979). Après mobilisation, les métaux (Mn, Cu, Ni, Co) peuvent migrer vers la surface du sédiment dès le début de la diagénèse sédimentaire et contribuer à la croissance des nodules. Sur cette base plusieurs processus de formation des nodules ont été proposés (Halbach et Özkara, 1979) par hydrogénèse (précipitation à partir de l'eau de mer) ou au cours de la diagénèse précoce ou une combinaison de ces deux phénomènes. En ce qui concerne l'hydrogénèse, le nodule croît par son pôle sommital à partir de métaux précipités provenant de l'eau environnante épibenthique alors que la diagénèse précoce permettrait au nodule de croître par son pôle inférieur, à partir des métaux provenant de l'eau percolant dans le sédiment depuis les zones réductrices. Certains proposent l'hypothèse d'une croissance de type oxique (Callender et Bowser, 1980; Klinkhammer, 1980) pour expliquer la remobilisation partielle des métaux dans la partie superficielle des sédiments oxydants pouvant faire croître la face inférieure des nodules. Dymond et al. (1984) définit la croissance oxique comme un processus comprenant l'oxydation de la matière organique et la dissolution des organismes.

Le taux de croissance des nodules

Le taux de croissance des nodules en milieu abyssal serait extrêmement lent. Il fût estimé, par des méthodes radiochronologiques, à quelques millimètres (4-9 mm) par million d'années (Heye, 1975; Harada et Nishida, 1976, 1979; Krihnaswami et al., 1982). Cependant d'autres chercheurs ont proposé, à partir des mêmes méthodes analytiques, des vitesses de croissance beaucoup plus rapides (quelques millimètres par milliers d'années (Lalou et al., 1979). Il ne faut cependant pas confondre les concrétions abyssales avec celles observées dans les régions volcanologiquement actives. Dans le cas des concrétions polymétalliques observées à proximité des seamounts intraplaques (Puteanus et al., 1991) ou dorsales océaniques (Hékinian et al., 1978), les vitesses de croissance sont naturellement bien supérieures, pouvant atteindre un millimètre par année (Wendt, 1974). L'origine des métaux est à rechercher dans la présence de sources hydrothermales induites par l'activité des volcans et provoquant un accroissement considérable des concentrations minérales dans l'eau de mer.

Mis à part ce cas particulier, un taux moyen d'un millimètre par million d'années est naturellement bien plus lent que le taux moyen de sédimentation sur le fond des océans (1 millimètre par millier d'années). La croissance des nodules n'est pas régulière, sa discontinuité fut démontrée (Heye, 1978). Cette théorie est récusée par von Stackelberg (1982, 1984) qui avance l'hypothèse

selon laquelle les nodules enterrés seraient encore immatures. Une fois enfouis les nodules cesseraient leur croissance. Ce n'est que sous la pression d'une croissance ascensionnelle qu'ils prendraient l'apparence des nodules peuplant la surface des sédiments. Il paraît évident par conséquent qu'un très faible taux de sédimentation soit propice à cette croissance.

D'après von Stackelberg (1982), c'est entre le début du Miocène et la fin du Pliocène (13 à 16 Ma) que l'on trouve des hiatus (absence de sédimentation) dans la région de Clarion-Clipperton et par conséquent cette période aurait été la plus favorable au démarrage de la croissance des nodules. Au milieu du Miocène (19 Ma) la circulation des océans fut révolutionnée par la fermeture de la Tethys et le soulèvement de l'Amérique Centrale. Dès lors les eaux antarctiques purent se déverser dans le bassin du Pacifique entraînant des phénomènes d'érosion et une réduction du taux de sédimentation liée à la dissolution des carbonates et de la silice, conditions favorables à la formation des nodules. Von Stackelberg (1990) assume aussi que certains nodules ont pu commencer à croître alors que prévalait encore une sédimentation calcaire (début du Miocène). Il attribue la présence de hiatus au Miocène inférieur à l'action de forts courants provoqués par le déversement des eaux antarctiques dans le bassin Central Pacifique. Les nodules de la région de Clarion et de Clipperton commencèrent alors leur croissance à partir des nuclei potentiels que représentaient les particules arrachées par l'érosion, les fragments décollés des couches de sédiments indurés (sédiments pélagiques), la cendre volcanique ou des fragments de chert. Des fragments de roches tels que le basalte (von Stackelberg et Marchig, 1987) ont pu servir de nuclei dans des régions de collines abyssales où des courants de turbidité ont sévi. Enfin les fragments de nodules produits par autofragmentation ont aussi servi de noyau. Cette autofragmentation interviendrait lors du vieillissement des précipités primaires par déshydratation avec apparition de fissures radiales et concentriques (Halbach et Özkara, 1979). Ces débris de nodules utilisés comme noyaux sont les témoins d'une génération plus ancienne de nodules (19 à 20 Ma d'après Beiersdorf, 1987).

En dehors de la bioturbation, les observations par camera tractée et photographies ponctuelles, n'ont pas encore permis de comprendre les phénomènes permettant le maintien des nodules à la surface des sédiments. Cependant des mesures concernant les courants marins profonds actuels montrent des vitesses comprises entre 2 et 25 cm/sec (Amos et al., 1977). Cette vitesse est suffisante pour transporter les particules fines et donc réduire par place le taux réel de sédimentation; elle est toutefois trop faible pour provoquer l'érosion de sédiments même mollement consolidés.

D'après Schneider (1981), une autre catégorie trophique appartenant à la mégafaune serait impliquée dans le maintien des nodules à la surface des sédiments : les détritivores tels que les échiuriens, les sipunculiens, les polychètes sessiles, les isopodes, les pécararides, les mollusques, les astérides, les échinides, les holothuries et les hémichordés qui lèchent et ingèrent la pellicule de sédiments à l'interface eau-sédiment et peuvent parfois repousser et faire basculer les nodules sur leur passage. Certains échiuriens construisent des tumuli remarquables atteignant des longueurs de plus de deux mètres sur quatre-vingt centimètres et d'une hauteur d'environ cinquante centimètres (Tilot, 1991, 1992). On peut en effet voir sur les documents photo et vidéographiques les témoignages

d'une activité biologique (tumuli, des trainées plus noires ou des alignements sur la couverture nodulifère) ayant pu paraître intense pour certains (Hartmann et al., 1975; Hartmann 1979; Schneider, 1981; von Stackelberg, 1990). En fait ces traces ont pu être créées quelques dizaines si ce n'est plusieurs centaines d'années auparavant par des animaux depuis longtemps disparus. La probabilité pour qu'un nodule puisse être retourné a été estimée à une fois tous les 10^3 - 10^4 ans pour les petits nodules (Huh, 1982). Par ailleurs ces vestiges d'activité biologique fouisseuse représentent un biotope particulier pouvant altérer l'environnement en modifiant les conditions chimiques du sédiment ainsi que les conditions courantologiques à l'interface eau-sédiment en accroissant la turbulence et en induisant un échange avec l'eau interstitielle des galeries (Ray et Aller, 1985).

La Zone de Clarion-Clipperton

Environnement océano-météorologique

Les alizés balayent cette zone de vents en moyenne de force 4 et de direction Nord / Nord-Est, créant des conditions stables. Les vagues ont une hauteur significative de 1 à 2 m. Les courants de surface sur une épaisseur maximale de 500 m font partie du courant Nord équatorial orienté vers l'Ouest, du contre-courant Nord équatorial dirigé vers l'Est, et du courant Sud équatorial vers l'Ouest. Ils ont une vitesse en moyenne de 20 cm/s (0,4 noeud) à une profondeur de 20 m, pour descendre à 12 cm/s (0,2 noeud) à 300 m (NOAA, 1981; Mauviel, 1984), avec des directions très variables. En hiver, de Novembre à Mai, on peut occasionnellement observer un renforcement des vents (30 à 40 noeuds) lors des tempêtes, et de Juin à Octobre on peut encourir des cyclones tropicaux (vents > 100 noeuds).

Dans la tranche d'eau intermédiaire (300-4800 m) les courants restent faibles (moyenne 0,08 noeud) et variables de direction. Les courants profonds sont probablement influencés par la topographie du fond et varient entre 0,1 et 0,15 noeud avec une direction prédominante vers le Sud-Est. Près du fond ils s'orientent vers le Sud de par l'orientation du relief. Les mesures de la NOAA (1981) montrent des vitesses de courants de fond variant de 2,1 cm/s à 24 cm/s à 6 m au-dessus du fond.

Caractéristiques physico-chimiques et productivité biologique de la surface et de la colonne d'eau

Des données relatives à la surface et à la colonne d'eau ont été obtenues dans le cadre des travaux menés par la NOAA (1981) dans la zone de Clarion-Clipperton sur la zone d'étude de DOMES (5° - 20° N et 128° - 155° W). La thermocline est à 150 m de profondeur en été et à 130 m en hiver. Ainsi s'établit une frontière thermique orientée Est-Ouest, sous-jacente à la zone de divergence entre le courant et le contre-courant Nord équatorial. La salinité de l'eau de surface est de 34 pour 1000 tout le long de l'année. La distribution de l'oxygène dissous et des nutriments est étroitement liée aux caractéristiques thermiques de surface jusqu'à 200 m de profondeur (Anderson, 1979). La

thermocline inhibe le transport vertical des nutriments. A 300 m et à 500 m se trouvent les zones de teneur minimale en oxygène. Le taux de particules en suspension est maximum à la surface sur une épaisseur de 300 m puis généralement faible (7-12 $\mu\text{g/l}$) le long de la colonne d'eau pour augmenter près du fond (10-14 $\mu\text{g/l}$) indiquant la présence d'une couche néphéloïde faible (Ozturgut et al., 1978). L'étude des concentrations de nickel et de cuivre en solution montrent un accroissement de leur teneur au fond à 4800 m alors que le manganèse en solution atteint un maximum à la surface et dans la zone minimale d'oxygène dissous (Baker et Feely, 1979). Ceci sert d'argument supplémentaire à Ozturgut et al. (1978) pour démontrer l'existence de courants de fond assez importants pour remettre des particules en suspension.

Les valeurs de production primaire sont variables sur la région de Clarion-Clipperton et peuvent décrire des zones oligotrophes (avec des productions de 60 $\text{gC/m}^2/\text{an}$) à mésotrophes (150 $\text{gC/m}^2/\text{an}$) dans les régions les plus occidentales (Berger et al., 1987). Des analyses de la chlorophylle *a* ont été faites dans les zones oligotrophes et montrent une concentration moyenne de 0,063 mg/m^3 en été et de 0,12 mg/m^3 en hiver, ce qui représente une faible valeur de productivité primaire journalière moyenne de 1,5 $\text{mgC/m}^3/\text{j}$ en été et de 2,7 $\text{mgC/m}^3/\text{j}$ en hiver correspondant à une production primaire dans la zone euphotique de 43,8 $\text{gC/m}^2/\text{an}$ en été et de 52,5 $\text{gC/m}^2/\text{an}$ en hiver (El-Sayed et Taguchi, 1979). Le micronecton, le zooplancton et le neuston varient entre 3 et 8 g/m^3 , avec un maximum pendant l'hiver dû à un ensoleillement plus grand (16% de plus qu'en été d'après Franceschini, 1979). Les plus grandes concentrations de macroplancton se trouvent dans les premiers 150 m de la colonne d'eau tandis que les concentrations les plus faibles se trouvent à une profondeur avoisinant 200 m et en-dessous de 900 m. Les maxima d'activité bactérienne se trouvent à la surface et dans la zone minimale d'oxygène dissous (200 m).

Caractéristiques physico-chimiques de l'eau du fond et faune épibenthique

La salinité dans la dernière couche de la colonne d'eau à 300 m du fond est uniforme avec un taux moyen de 34,7 pour 1000. La teneur en oxygène dissous est de 359 $\mu\text{g atm/l}$ à l'Ouest et 332 $\mu\text{g atm/l}$ à l'Est dans la zone Clarion-Clipperton. Les concentrations en nutriments sont élevées à proximité du fond. A 400 m au-dessus du fond les taux de particules en suspension augmentent, indiquant la présence d'une faible couche néphéloïde. La température au fond est voisine de 1°C. L'étude de la macrofaune épibenthique a révélé une grande diversité des espèces avec une faible densité de population de (36 à 268 individus au m^2) avec une prédominance (62% de la totalité faunistique) de la meiofaune (faune retenue par une maille de 40 μm) dont la biomasse comprend une majorité de détritivores représentant 81% de la totalité de la macrofaune (faune retenue par une maille de 250 μm) (Hecker et Paul, 1979).

Environnement géologique de la zone Clarion-Clipperton

Les grands traits de l'histoire sédimentaire de la zone Clarion-Clipperton furent d'abord

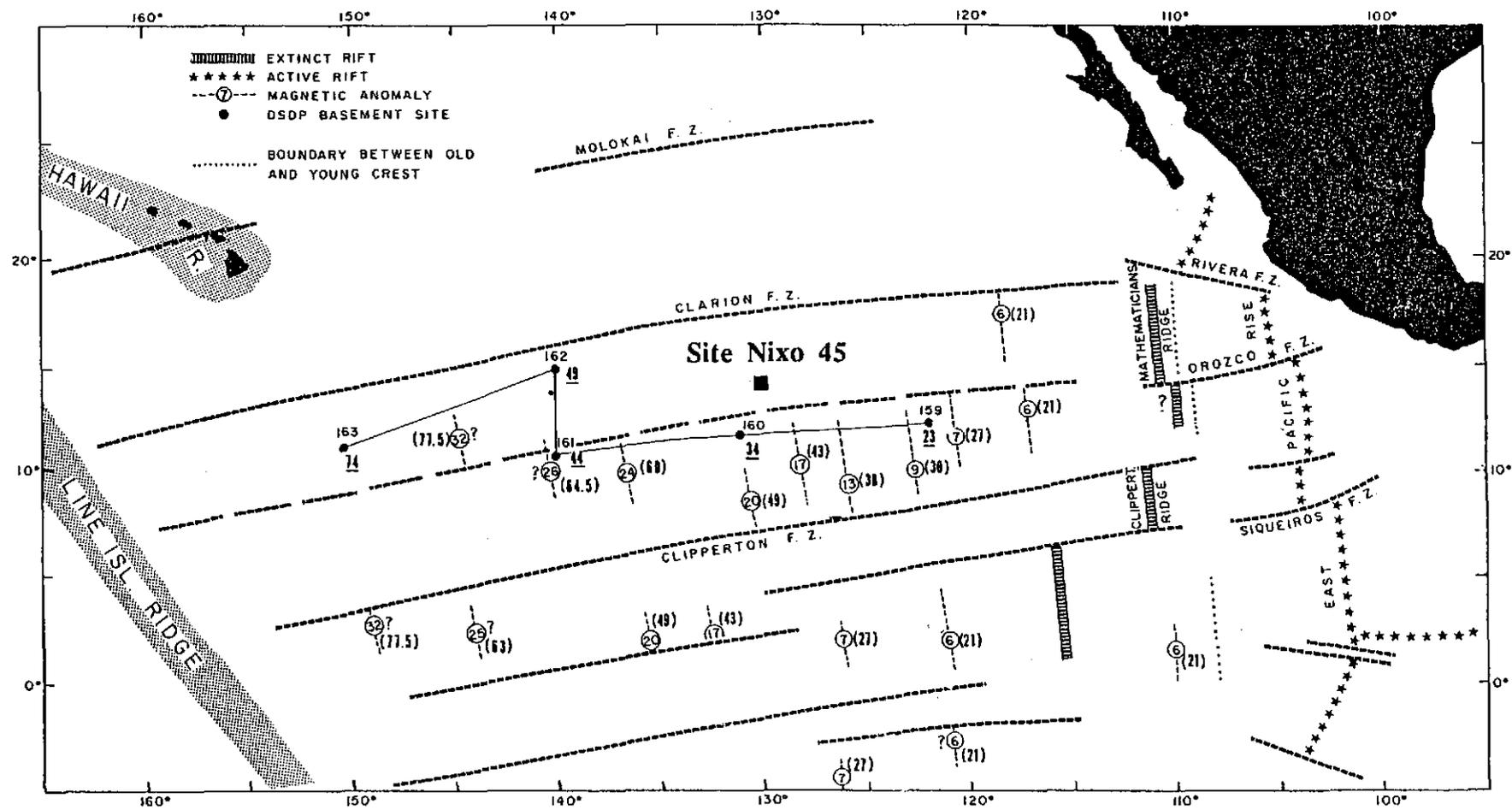


Fig. 6. Carte générale du Pacifique Central Est et localisation de la zone de Nix 45. Les principales structures tectoniques (dorsale Est Pacifique et zones de fracture) sont représentées (van Andel et Heath, 1973) ainsi que les anomalies magnétiques (Herron, 1972).

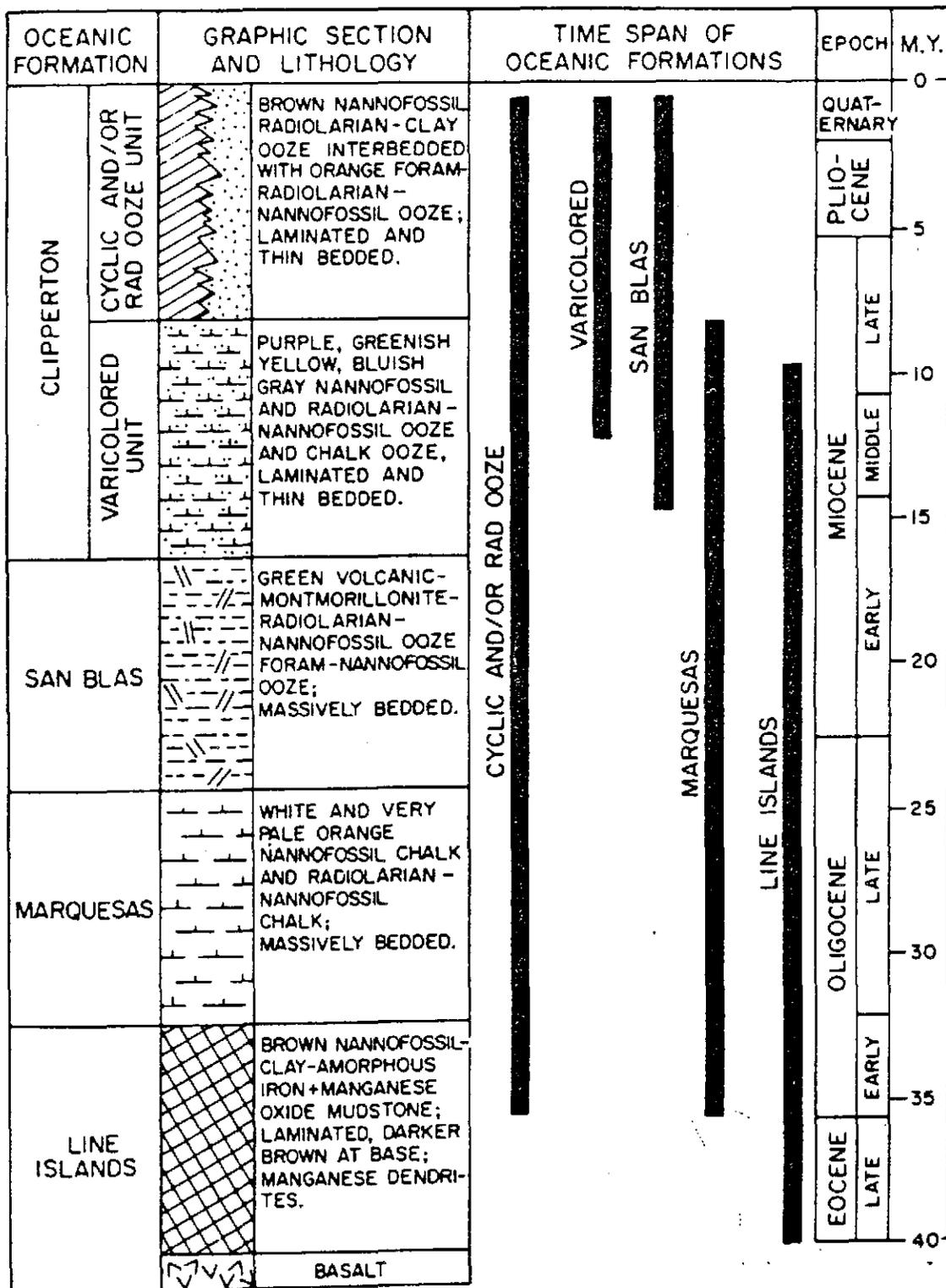


Fig. 7. Reconstitution composite des principaux faciès lithologiques rencontrés au niveau du Pacifique équatorial et représentation des intervalles de temps durant lesquels ces formations se sont mises en place (Cook, 1975).

retracés grâce à plusieurs forages du "Deep Sea Drilling Project" réalisés le long d'un transect reliant la Ride Est Pacifique à Hawaii (van Andel et Heath, 1973; Cook, 1975)(figure 6). Les sédiments les plus anciens sont datés de la fin de l'Eocène (figure 7). Le substratum basaltique date de 78 Ma au site le plus à l'Est (161°W) et de 23 Ma le plus à l'Ouest (159°W). Sa création date du fonctionnement de la ride Farallon. Il a ensuite subi les différents événements suivants : une fracturation par des failles parallèles à la ride, une dérive vers l'Ouest et vers le Nord, une augmentation de profondeur due au refroidissement de la croûte océanique, et enfin, il y a 10 Ma, la reprise intensive du phénomène de fracturation lié à un saut de la ride Est Pacifique (Mammerickx et Klitgord, 1982). Ce dernier processus a créé un dernier rejeu des failles avec des escarpements encore partiellement exposés actuellement ou à plus faible amplitude une augmentation locale de la pente correspondant à un rebord de sillon. En affleurement le socle basaltique présente une microtopographie très rugueuse. L'allure générale de la zone de Clarion-Clipperton est celle de collines abyssales allongées dans la direction Nord-Sud, parallèles les unes aux autres et accompagnées de côtes escarpées (failles). Ces collines abyssales sont le résultat d'une tectonique distensive, agissant sur les flancs des dorsales et se retrouvant dans les régions éloignées de ces dernières (Menard, 1964). Les collines abyssales du Pacifique Est équatorial ont comme particularité d'être peu allongées, d'avoir des sommets irréguliers en dômes elliptiques et des versants abrupts. Dans le Pacifique Est équatorial la couverture sédimentaire est environ 20% plus épaisse dans les dépressions morphologiques que sur les crêtes (Shor, 1959). Ce remblaiement serait dû au transport latéral des sédiments en suspension par des courants faibles et par l'activité biologique épibenthique (Ménard, 1964). Au cours du temps sous l'effet des processus sédimentaires les reliefs tendent à s'estomper.

La faible épaisseur relative des sédiments témoigne d'un faible taux de sédimentation lié à la dissolution des carbonates depuis environ 15 Ma et éventuellement à des hiatus sédimentaires pendant lesquels se seraient développés les nodules polymétalliques (cf. croissance des nodules). La présence de fossiles anciens dans les sédiments actuels est la preuve de phénomènes d'érosion toujours présents.

L'ensemble de la couverture sédimentaire de la région de Clarion-Clipperton est comprise entre une épaisseur de 100 à 300 m. On observe une transition des faciès sédimentaires selon les latitudes et les longitudes. La figure 8 propose une reconstitution stratigraphique des différentes formations (Tracey et al., 1971; van Andel et Heath, 1973) sur la base de forages réalisés en différents points géographiques:

La *Formation des Iles de la Ligne* forme la base de la colonne lithostratigraphique se déposant sur le socle basaltique et consistant en des vases brunes semi-indurées riches en radiolaires. Ces vases sont riches en oxydes de fer et en manganèse mais contiennent aussi des nannofossiles calcaires, ainsi que des accidents siliceux d'origine chimique ou biochimique (cherts). Cette formation datant de l'Eocène (40 Ma) n'existe pas dans la zone étudiée. Elle se développe plus à l'Ouest vers 130°-140°W, et croît en puissance vers l'Ouest jusqu'à une épaisseur d'environ 150 m vers 140°/150°W.

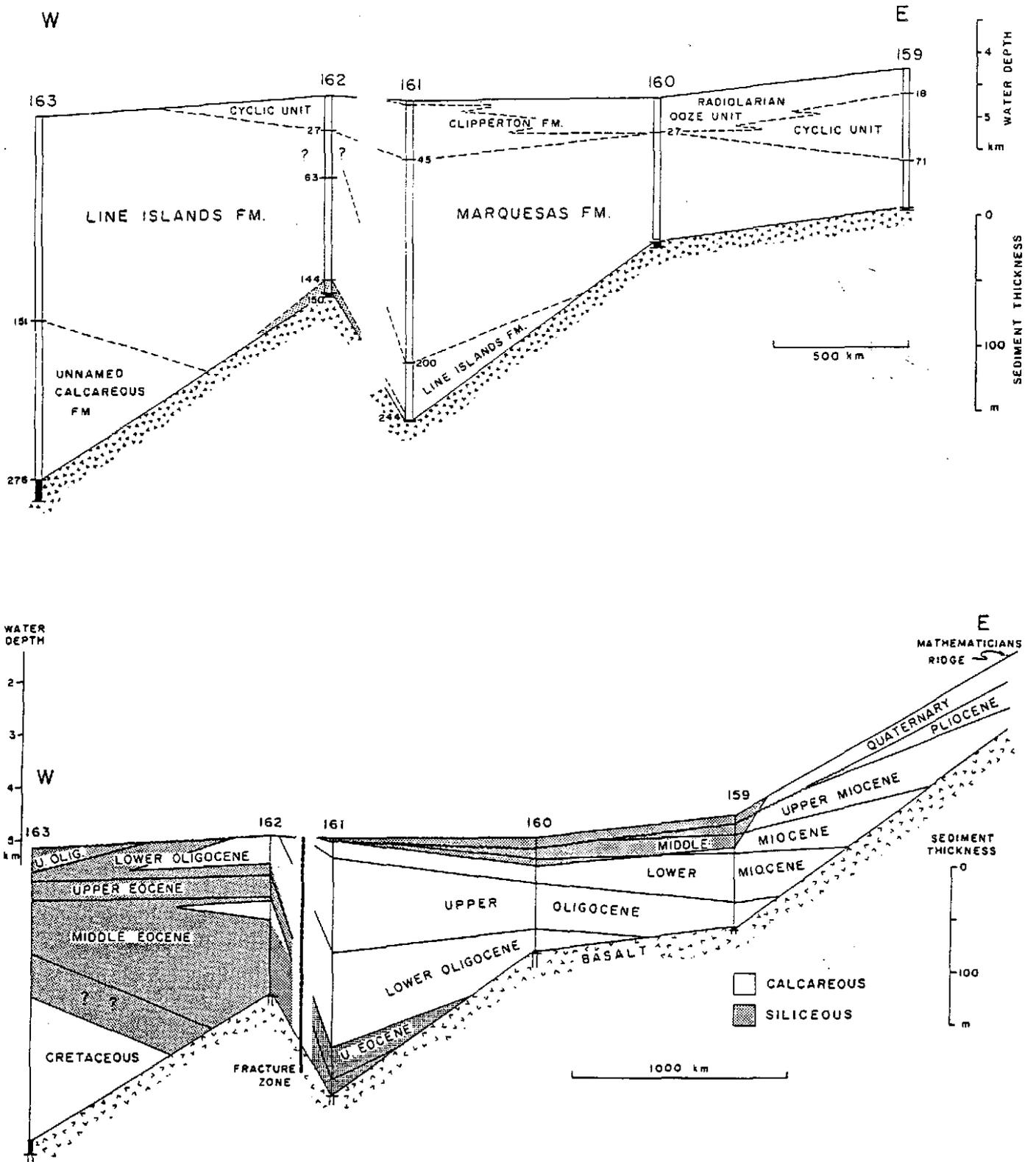


Fig. 8. Coupes schématiques des principales unités lithostratigraphiques et formations sédimentaires de la région de Clarion-Cipperton basées sur les résultats des forages DSDP du Leg 16 (van Andel et Heath, 1973). Les positions des forages sont reportées sur la figure 6.

La *Formation des Iles Marquises* est en discordance stratigraphique sur la précédente, et correspond à une période de sédimentation allant de 35 à environ 20 Ma. Elle est composée de vases calcaires blanches à nannofossiles très solubles dans l'eau de mer. Les foraminifères sont aussi très présents ainsi qu'une fraction siliceuse composée par des radiolaires. La teneur en CaCO_3 est en général supérieure à 80-95%. La partie inférieure de la formation, de nature crayeuse, contient des concrétions siliceuses. La palette des couleurs passe du blanc à l'orangé en différenciant des lits de 25 à 250 cm d'épaisseur. Cette formation atteint 300 m d'épaisseur à proximité de la zone de fracture de Clipperton. Dans la zone étudiée son épaisseur est limitée à 90 m.

La *Formation de Clipperton* est la plus récente, datée du Miocène moyen à l'Actuel. Elle est formée par des sédiments pélagiques, dont l'épaisseur est de 30 à 50 m. Ces sédiments sont constitués principalement de vases brunes à radiolaires, avec un très fort taux de silice. A la base on observe une transition, avec alternance de niveaux carbonatés et de niveaux argilo-siliceux, limitée à quelques mètres dans la zone étudiée (Du Castel, 1985). La teneur en carbonate de calcium ainsi que l'homogénéité de la composition chimique de ces vases sont comparables à celles caractérisant la Formation des Iles Marquises. La transition entre ces deux dernières formations est marquée par des variations cycliques (d'où la définition de "Série Cyclique") des processus sédimentaires, plutôt que par la caractéristique chimique des sédiments. En effet cette série cyclique est le résultat de la variation dans le temps de la productivité biologique des eaux de surface, de la stratification et de la circulation des eaux ayant fait varier la profondeur de la CCD.

Dans la zone étudiée la résistance mécanique des sols a pu être estimée (GEMONOD, 1988), à partir de carottages des boues argileuses récentes. Ainsi la cohésion est faible pour les boues récentes; elle augmente de 1-2 kPa dans la couche d'interface à 3-5 kPa à quelques dizaines de centimètres de profondeur. Par contre, elle est nettement plus forte dans les sols anciens atteignant 20-80 kPa.

Le site de Nixo 45

En 1975 débutèrent les premières campagnes françaises d'exploration des nodules réalisées par l'IFREMER, pour le compte de l'AFERNOD (Association Française pour l'Etude et la Recherche des Nodules). Les premières campagnes intensives avaient pour objectif l'évaluation du potentiel économique du gisement, et effectuèrent une prospection systématique sur environ 2.500.000 km^2 à raison d'un prélèvement tous les 8600 km^2 (figure 9). Ensuite fut délimitée la zone Noria (Nodule Riches et Abondants) d'environ 430.000 km^2 qui fut prospectée selon une maille plus serrée d'une station tous les 1500 km^2 afin de déterminer l'environnement structural, bathymétrique et sédimentaire des nodules, aux moyens de relevés sismiques, bathymétriques, photographiques et d'échantillonnages. A partir de 1979, la mise en oeuvre du Seabeam et des systèmes de photographie continue du fond (Epaulard, Raie), permit une étude plus précise des relations existant entre les reliefs et la répartition des nodules et des sédiments. Dans la perspective d'essais de systèmes de draguage, la zone Nixo 45 fut sélectionnée pour sa topographie relativement plane et sa richesse en nodules.

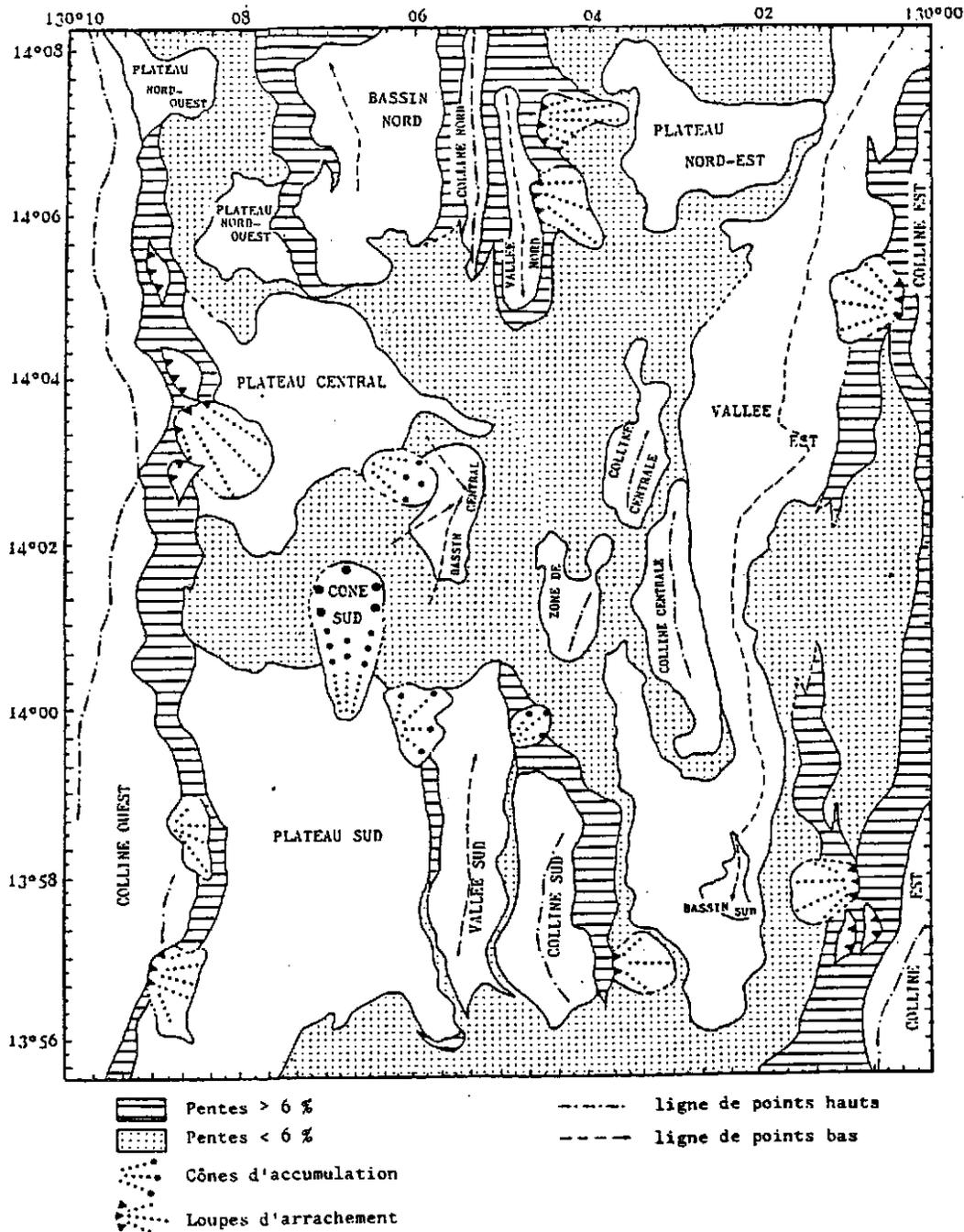


Fig. 9. Structures morphologiques majeures rencontrées dans la zone de Nixo 45 (du Castel, 1985).

Aspects structuraux et morphologiques

Le site de Nixo 45 (figure 6) s'étend sur une surface de 400 km² localisé entre les zones de fracture de Clarion au Nord et Clipperton au Sud (130°00'W/130°10'W, 13°56'N/14°08'N). Ce site est localisé dans une région de collines abyssales, dont le substratum peut être daté à environ 40 Ma (Herron, 1972).

Les grands traits morphologiques de la zone sont caractérisés par une dépression centrale d'une profondeur maximale de 5150 m, bordée par deux collines, à l'Ouest et à l'Est, culminant à une profondeur d'environ 4750 m. Les nombreux accidents tectoniques délimitent des structures mineures telles que plateaux, collines et vallées secondaires. L'ensemble des structures morphologiques possède une orientation Nord-Sud principale, parallèle à l'ancien axe d'accrétion. Bien que la majeure partie du relief soit accidenté, il existe cependant des zones plus planes appelées "plateaux" (du Castel, 1985), dont l'origine incertaine peut être de nature structurale (variations dans les taux d'accrétion ou larges épanchements aux flancs de la dorsale)(figure 9). Cette origine peut aussi être dynamique par l'abrasion des reliefs et accumulation de sédiments. Cette dernière explication suppose l'existence de courants profonds importants au cours de l'histoire géologique de cette région.

Les escarpements sont relativement nombreux et prennent une part active dans le paysage géomorphologique de la zone Nixo 45. Ceux-ci sont généralement découpés en marches successives plus ou moins régulières avec des murs subverticaux. L'analyse des données photographiques montre que ces accidents sont en grande majorité encore actifs. Ceci laisse supposer l'existence de rejeux tectoniques de réajustement, vraisemblablement liés au mouvement de la plaque. Ces rejeux entraînent la formation de talus et de cônes d'éboulis. Les pentes les plus marquées sont observées sur les flancs des collines. Elles dépassent rarement 7° pour atteindre localement 15°.

La couverture sédimentaire superficielle

La couverture sédimentaire mise à l'affleurement dans la zone de Nixo 45 est représentée par des dépôts allant de l'Oligocène moyen (30 Ma) à l'Actuel (figure 10).

Les sédiments les plus anciens (anté Miocène) furent mis en place au dessus de la CCD. Ils se traduisent par des vases calcaires à coccolithes. Une étude plus précise de la zone de Nixo 45 suggère une division en deux parties de cette série (Ricou, 1990), ainsi que l'appellation de "Série Litée" sur base des caractères acoustiques traduisant une importante stratification. Ces sédiments plus profonds affleurent sur les falaises découpées par la fracturation et les glissements de terrain.

La formation supérieure surmonte en discordance la "Série Litée". Mise en place sous la CCD, elle est constituée par des sédiments argileux et siliceux. Cette sédimentation date de la fin du Miocène à l'Actuel. Son caractère acoustique lui confère l'appellation de "Série Transparente" (Piper et al., 1979). Deux faciès "argiles rouges" et "vases siliceuses actuelles" peuvent y être dénombrés. Le premier de ces faciès en constitue la presque totalité, contenant des dépôts d'oxyhydroxyde de fer et des zéolites. Le faciès "vases siliceuses" affleure sur la presque totalité de la zone de Nixo 45, et constitue le substratum sur lequel les nodules croissent. Ce faciès ne correspond qu'à un revêtement superficiel d'une épaisseur inférieure à quelques mètres. Il comporte des faunes du Quaternaire récent presque toujours associées à des faunes plus anciennes. Le mode actuel de mise en place des sédiments actuels dans la zone Nixo 45 est sans doute perturbé par des courants profonds, dont la vitesse ne dépasse pas 17 cm/s et qui seraient liés aux eaux d'origine antarctique. Ils véhiculent des

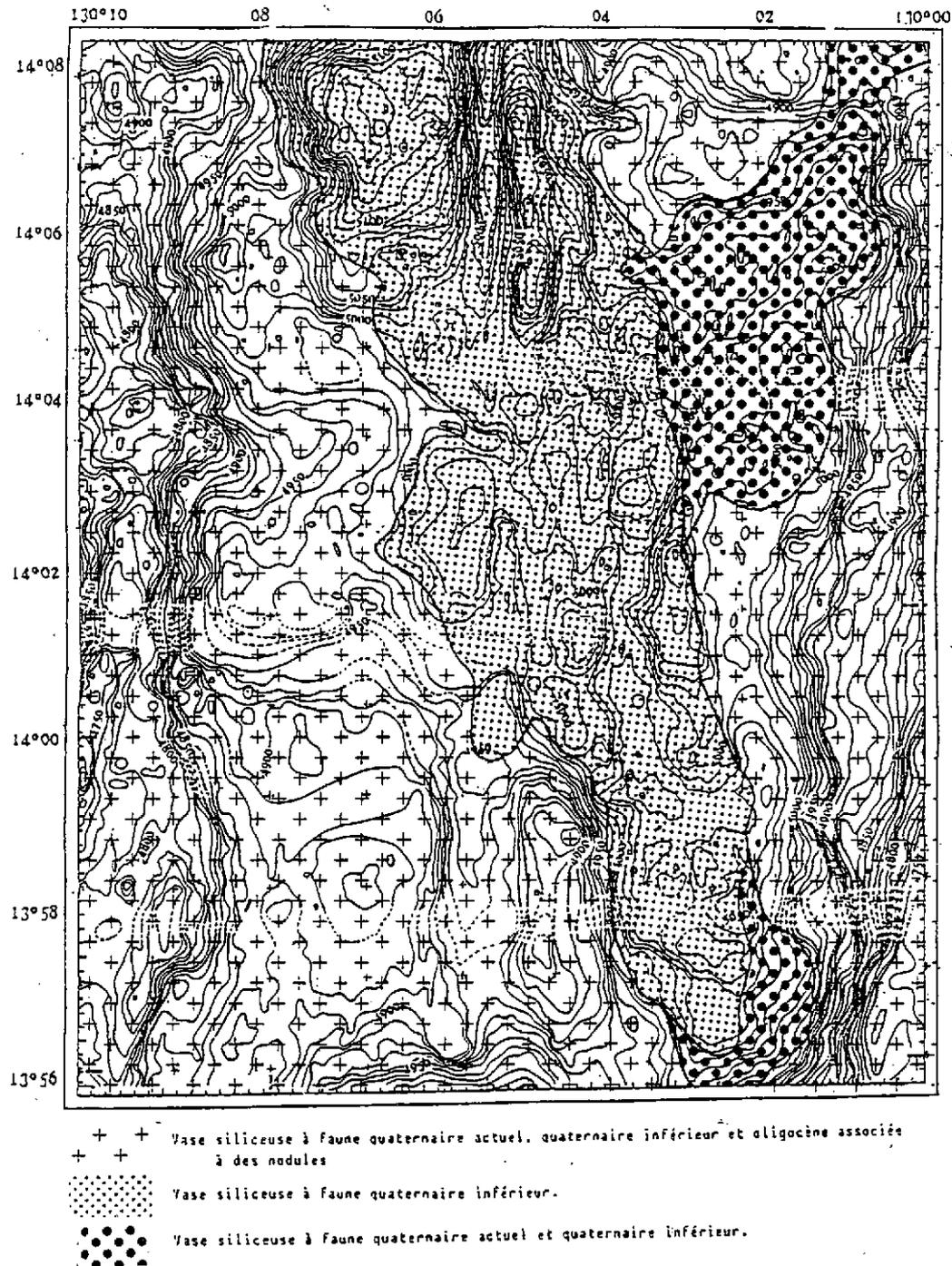


Fig. 10. Couverture sédimentaire superficielle de la zone Nixoz 45 (du Castel, 1985).

particules sédimentaires sur une épaisseur de 400 m environ d'eaux froides et riches en oxygène. Ce site appartient à la bordure nord de la zone de haute productivité planctonique du Pacifique équatorial. Les phénomènes de décantation des particules ou de sédimentation pélagique restent prédominants dans ces grands fonds.

La géomorphologie

Du Castel (1985) a représenté le cadre géomorphologique de cette zone en constituant la première carte géologique au 1/20.000^{ème} décrivant des domaines morphostructuraux tels que bassins, vallées, collines et plateaux à l'intérieur desquels se distribuent les différents faciès

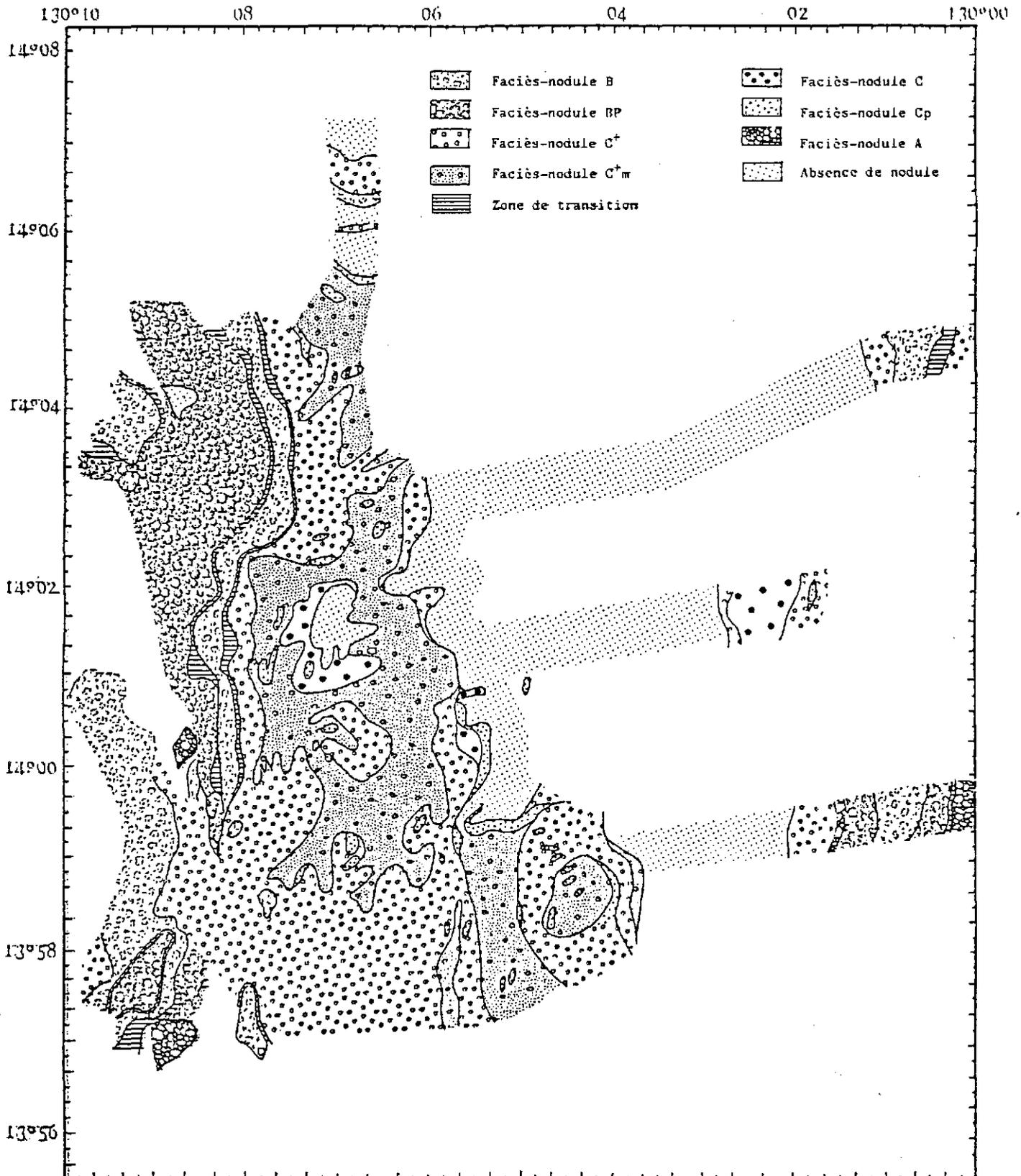


Fig. 11. Répartition des principaux faciès nodulifères reconnus lors d'un repérage photographique par caméra tractée sur la zone Nixos 45 (du Castel, 1985).

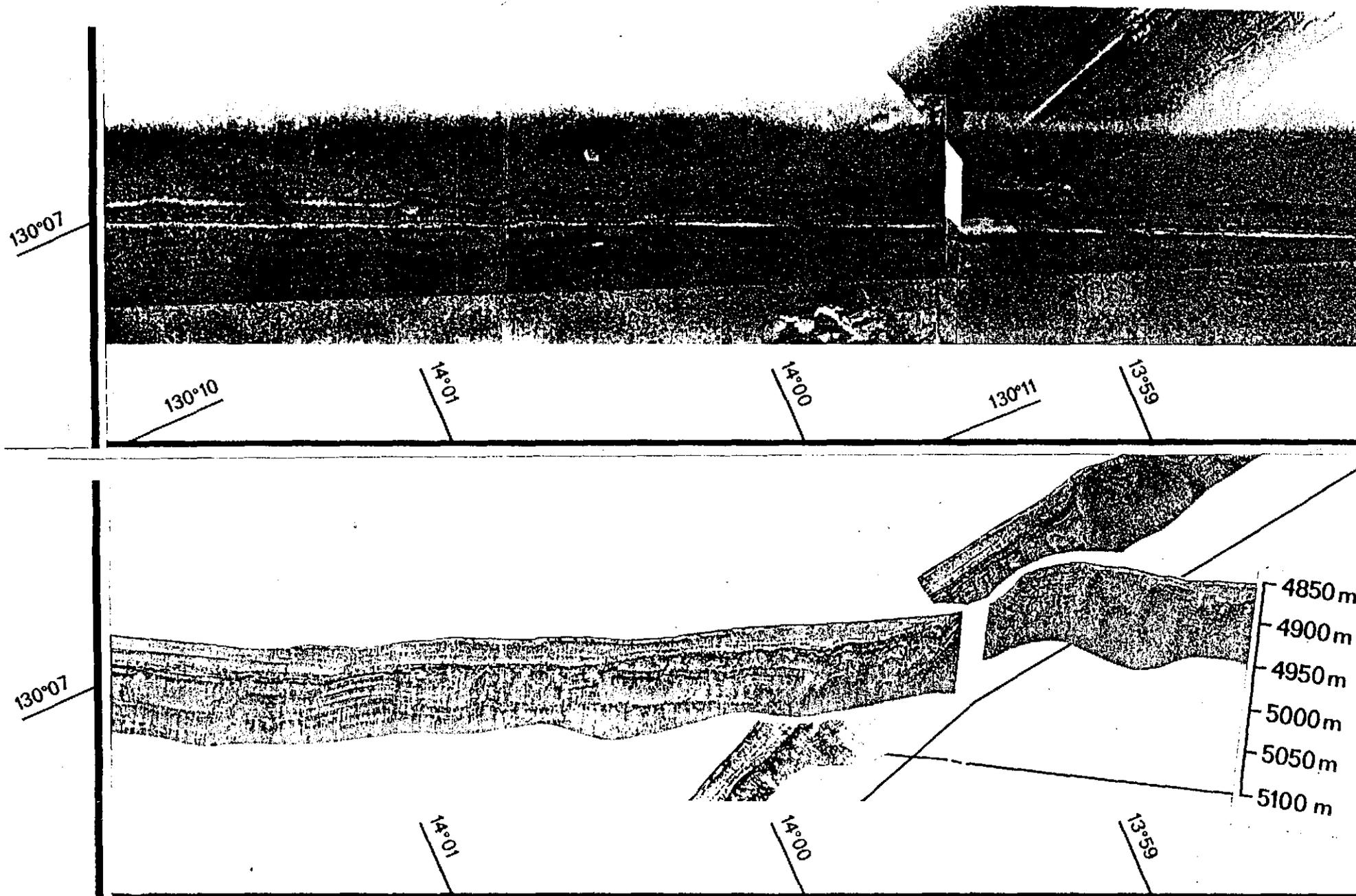


Fig. 12. a) Image SAR obtenue dans la zone de Nixo 45 montrant une faille normale. b) Profil (sondeur 3.5 kHz) de la même zone faillée montrant la couverture sédimentaire superficielle ainsi que le plan de faille (Le Suavé et al., 1987).

nodulifères (figure 11). En 1986 l'utilisation du sondeur bathymétrique multifaisceaux appelé Seabeam et du sonar latéral haute définition SAR (Système Acoustique Remorqué), couplés à des profils sondeurs (3,5 kHz) et à des carottages des sédiments superficiels, ont permis de connaître avec précision l'environnement géologique de la zone nodulifère. De plus le SAR a pu détecter les effets d'une activité tectonique et érosive récente par l'existence d'affleurements du socle basaltique érodé par les courants du fond et l'épaississement de la série sédimentaire qui, avec la présence de crochons de failles, suggèreraient le rejeu de failles du socle (Le Suavé et al., 1987). La figure 12 montre en parallèle des images du SAR et du sondeur de sédiment avec des reliefs distinctifs d'érosion et de tectonique. En 1988 lors de la campagne Nixonaut, le sous-marin habité "Nautilé" a permis l'exploration et la vérification *in-situ* de la distribution des nodules, des sédiments et des reliefs sous-marins. De même l'évaluation des caractéristiques géotechniques des sédiments devant supporter les engins de ramassage ainsi que des essais de concassage et de collecte de nodules ont pu être effectués. L'analyse des échantillons et des films a permis de préciser l'histoire géologique de la région qui bien que sa morphologie actuelle ait été façonnée par des événements tectoniques et paléocéanographiques majeurs, aurait eu par contre sa topographie détaillée modelée par des événements climatiques quaternaires. Ces nouvelles hypothèses (Hoffert et al., 1992), redéfinissent le milieu sédimentaire enchâssant les nodules et montrent le rôle déterminant de la période Plio-Quaternaire sur la répartition, la modification morphologique, chimique et minéralogique des nodules. Ainsi la répartition actuelle des nodules serait la conséquence de la dynamique des courants profonds dûs aux variations climatiques quaternaires. En fait d'après cette hypothèse, la vision des champs de nodules ne serait dûe qu'à l'existence de mécanismes d'érosion actuels (moins de 210.000 ans) qui une fois interrompus provoqueraient l'enfouissement rapide des nodules. A ce propos les résultats de Lonsdale et Southard (1974) mettent également en valeur le fait qu'à conditions identiques les sédiments porteurs de nodules sont plus sensibles à l'érosion créée par des vitesses de courants plus faibles que les sédiments dépourvus de nodules.

La couverture de nodules

La plupart des études concernant les concrétions font appel à diverses classifications, reprenant principalement leurs caractéristiques morphologiques et géochimiques (Meyer, 1973; Moritani et al., 1977; Halbach et Özkara, 1979; Saguez, 1985). Les principaux faciès ainsi que leurs critères de différenciation sont présentés dans le tableau 1. La grande variabilité des conditions d'environnement géologique (topographie, érosion par les courants profonds et le modèle sédimentaire régional) ont conduit à la différenciation de plages nodulifères. Pour des raisons de commodité, nous utiliserons dans ce travail la classification élaborée par AFERNOD (Hein et Voisset, 1978) basée sur l'étude photographique du fond associée aux prélèvements et aux mesures morphologiques et géochimiques sur des faciès-types (tableau 2). Toutefois, il est à noter que ces faciès photographiques n'ont été établis que pour faciliter les travaux de prospection minière et ne reposent que peu sur une conception scientifique de la formation des nodules.

CE TRAVAIL	AFERNOD	HALBACH et al. (1975-1978)	MEYER (1973)	MORITANI (1977)	USUI (1978)	MEYLAN (1974)	SIEGEL (1981)
A	A	B	Kg	Ss, Sps		s-m[E,P]s	Kg
BP1	Bp						
BP2			E/S				
B	B	AB	B	SEr	A	m-l[E] ^{s-b} _b	B
C ⁺	C ⁺			Db		l[E,D] ^{s-b} _r	
C2	C	AC				l[S,E]r-b	
C1							
Cp2	Cp	AR	Kr	Spr	B	s-m[E,S,D]r-b	AR
Cp1							
Cf	0	A		Sr		s[S]r	Kr
E	E		KRU	V	Crust	Variable	KRU

Tableau 1. Comparaison entre les différentes classifications de faciès nodulifères couramment utilisées (Saguez, 1985).

Ainsi huit faciès nodulifères ont été retenus malgré l'existence de toute une variété de mélanges d'interfaciès. En effet moins de la moitié des prélèvements sont homogènes. Cette classification subjective paraît donc peu fiable à l'échelle du prélèvement (Saguez, 1985), mais parfaitement adaptée à l'échelle régionale lors de l'étude photographique des transects parcourus par les engins remorqué RAIE ou autonome Epaulard. Le tableau 3 reprend la description morphologique des différents faciès nodules utilisés lors de l'analyse des couvertures nodulifères identifiées sur les transects photographiques. Le tableau 4 récapitule les principales caractéristiques des différents faciès nodules. Dans la zone de Clarion-Clipperton les nodules sont généralement aplatis car leur croissance est maximale dans le plan horizontal (GEMONOD, 1988).

CRITERES DE DIFFERENCIATION \ FACIES-NODULES	A	B	C	BP	C+	C ⁺ M	CP
Degré d'enfouissement (%)	0	30-60	60-100	0-30	30-60	30-60	100
Diamètre maximum estimé d'après photographie (cm)	2	7	10	4,5	7,5	7,5	3
Homogénéité de la taille	homogène	homogène	hétérogène	hétérogène	homogène	hétérogène	hétérogène
Nodules accolés	très fréquents	jamais	jamais	très fréquents	jamais	jamais	variable
Aspect de la surface	lisse	lisse mamelonnée	très mamelonnée	lisse	mamelonnée	mamelonnée	grenue
Densité sur le fond	forte	forte	faible	forte	moyenne	variable	variable

Faciès-nodule 0 : absence de nodules en surface.

Faciès-nodule EP : blocs.

Tableau 2. Tableau récapitulatif des différents faciès nodulifères de la zone Nixo 45 et de certains critères de différenciation (Hein et Voisset, 1978; Saguez, 1985).

FACIES	Morphologie	Texture	Structure
	secondaire	superficielle	
A	S : lisse E : absente I : lisse	lisse	poreuse
Bp	S : lisse E : absente I : lisse à microgrenue	lisse	poreuse microgranulaire
B	S : lisse à mamelonnée E : peu marquée I : grenue à mamelonnée	lisse lisse ou rugueuse	botryoïdale à microbotryoïdale
C ⁺	S : mamelonnée E : marquée I : grenue	lisse lisse à rugueuse rugueuse	botryoïdale botryoïdale granulaire à dentritique
C	S E I	lisse à rugueuse lisse à rugueuse rugueuse	botryoïdale
Cp	S E : mamelonnée I	rugueuse	microbotryoïdale dentritique à granulaire
Cf	S E : grenue I	rugueuse	granulaire à microdentritique

Tableau 3. Description morphologique des différents faciès nodules (Saguez, 1985).

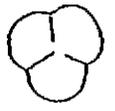
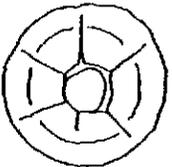
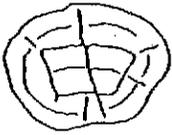
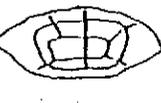
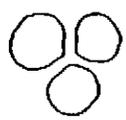
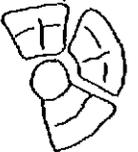
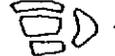
NODULES EN COUPE ET SYSTEMES DE FRACTURES						PLAQUES ENCROUTEMENTS ?		
ASPECT DES FRAGMENTS								
TYPE DE FRACTURE	VERTICALE A 120°	RADIALE	TRANSVERSE	TRANSVERSE + CONCENTRIQUE	CONCENTRIQUE	-	CONCENTRIQUE	AUX JOINTS
LIMITES D'EXTENSION LATITUDINALE	9°30 - 12°N	9°30 - 13°N	11° - 13°30N	13° - 15°N	14°30 - 16°30N	-	-	-
DIMENSION NODULE Ø MAXI MOYEN	35	80	65	55	35	-	25	20
NBR NODULE/m²	? (ENFOUIS)	10 (ENFOUIS)	28	75	230	-	400	300
STRUCTURE DOMINANTE	DENDRITIQUE	DENDRITIQUE	DENDRITIQUE-TRUITÉE	TRUITÉE-DENDRITIQUE	LAMINAIRE-TRUITÉE	LAMINAIRE	LAMINAIRE	LAMINAIRE
Ni + Cu (‰)	2.68	2.15 (SiO2 > 20 ‰)	2.68	2.60	2.48	2.00	2.00	1.50
DEGRE (°) D'ENFOUISSEMENT	100	90 - 100	60 - 90	30 - 60	0 - 30	0	0 - 10	0
NATURE DU SEDIMENT	BRA	BAR	BAR	BAR	AR	-	AR OU INDURÉ	ROCHE OU INDURÉ
SILICE BIOGENE (‰)	22	19	18	16	14	-	10	10
FACIÈS AFERNOD	Cp	C	C	C' - B	Bp	E	Bp	A

Tableau 4. Récapitulatif des principaux caractères de différenciation des faciès nodules (Saguez, 1985).

Les différents faciès de nodules sont les suivants :

- *Le faciès C* est formé de gros nodules (6-10 cm de diamètre), très envasés si ce n'est totalement (60-100%), à la surface mamelonnée et hétérogène. La texture superficielle est lisse à rugueuse et la structure dominante est botryïdale. Les nodules ne sont jamais accolés. La concentration diminue (2 à 10 kg/m²) en fonction de l'augmentation de la taille des nodules. Le faciès Cp est une variante de C avec une surface mamelonnée.

- *Le faciès C⁺* est représenté par des nodules un peu plus petits (7,5 cm de diamètre), moins envasés (30-60%), de taille homogène, de surface mamelonnée, de structure interne dominante truitee-dendritique et de concentration de 8 à 20 kg/m². La texture superficielle est lisse à rugueuse et l'on n'observe pas de nodules accolés.

- *Le faciès C⁺m* est une variante du faciès C avec le même degré d'enfouissement et composé de nodules avec le même diamètre moyen mais plus hétérogènes en taille et de densité plus importante sur le fond .

- *Le faciès B* est composé de nodules isolés (jamais accolés), ovoïdes, aplatis et à bourrelet équatorial développé. Leur diamètre varie de 4 à 7 cm et leur concentration de 5 à 20 kg/m². La surface de ces nodules est mamelonnée et rugueuse sauf au sommet où elle est lisse. Le degré d'enfouissement est de 30 à 60%. Ce sont les nodules les plus intéressants économiquement car leur teneur est maximale en manganèse, nickel et cuivre, et minimale en fer et en cobalt. Les hydroxydes sont bien cristallisés et la structure est truitee-dendritique. Ces nodules forment de très vastes plages de concentration variable comme posés sur le sédiment.

- *Le faciès B'* est une variante du faciès B. Il en diffère par ses nodules à l'aspect de surface lisse, au diamètre moyen plus petit de 3 à 4 cm et dont le bord équatorial est peu différencié. Ce faciès est caractérisé par la présence d'une quantité importante de nodules accolés dont la fragilité est identique à celle des nodules du faciès A.

- *Le faciès BP* assemble des nodules aplatis, ovoïdes, très fréquemment accolés et de 2,5 à 4 cm de diamètre. Leur concentration varie de 4 à 10 kg/m². Les polynodules et les fragments anciens sont très fréquents. L'aspect de la surface est lisse, leur degré d'enfouissement s'échelonne de 0 à 30%, leur structure est poreuse, microgranulaire aux faces supérieures et inférieures et finement laminée concentrique à l'intérieur. Le noyau est parfois composé par un fragment de nodules plus anciens.

- *Le faciès A* regroupe des petits nodules très nombreux (3 à 6 kg/m²) à surface lisse de 20 à 30 mm de diamètre. Les polynodules et les fragments plus anciens sont fréquents. Posés sur le sédiment, ils avoisinent des encroutements et des affleurements rocheux. Le noyau est d'origine volcanique ou sédimentaire à forte teneur en silice. Ces nodules sont riches en fer et en cobalt, mais relativement pauvres en manganèse, nickel et cuivre. Leurs hydroxydes sont mal cristallisés et leur structure finement laminaire concentrique. On observe que les faciès A et BP sont généralement proches des affleurements rocheux.

Les nodules polymétalliques n'auraient pas tous le même âge. Le vieillissement des

hydroxydes instables s'accompagne d'une amélioration de leur cristallinité. Des fissures traversent le nodule et se garnissent des sédiments argileux. Certaines fissures provoquent l'autofragmentation et les fragments poursuivent leur croissance. Les nodules les plus vieux, comportant comme noyau des nodules plus jeunes (Castel, 1985).

Les résultats de di Nixo 45 et certaines relat Markov permet d'observ valeur des probabilités d transition obtenues entr indiquer une croissance et O (absence de nodu Castel, 1985). Le plus les couples de faciès s de transitions brusque (EP).

*Faire le lien avec
Du Castel (1985).*

L'ensemble des observations géologiques réalisées dans la zone crise avec précision la répartition des faciès photographiques des nodules ainsi que d'établir les principales corrélations pouvant être effectuées à partir des données géologiques (carottages, photographies) et

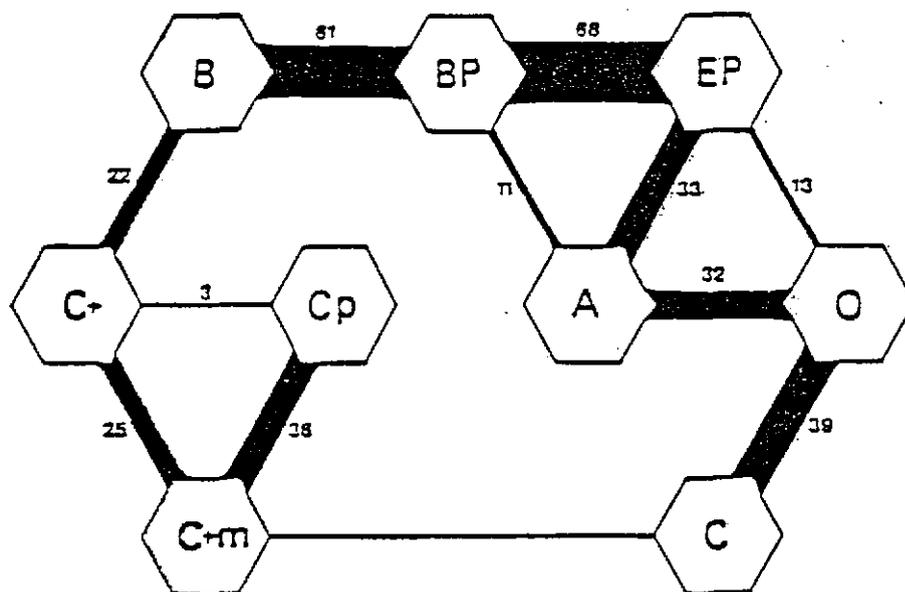


Fig. 13. Les probabilités de transition, selon la loi de Markov, entre les différents faciès nodulifères de la zone de Nixo 45 (du Castel, 1985).

géophysiques des couches sédimentaires superficielles de la zone (Hein et Voisset, 1978; du Castel, 1985; Saguez; 1985; Cochonat et al., 1992). Ainsi les principales corrélations ont pu être établies :

- les nodules sont préférentiellement associés à des vases à radiolaires appartenant en partie au Quaternaire récent.
- l'influence de la topographie s'observe par l'inexistence en surface de nodules dans la partie centrale de la zone Nixo 45 où l'on observe un accroissement de la profondeur (> 5000 m) et la présence de dépôts anciens datant du Quaternaire inférieur à l'Oligocène. En effet, un épaissement de la couverture sédimentaire au sommet de la série pourrait être la cause du recouvrement des nodules.
- le développement de chenaux dénudés de nodules (sillons) de plusieurs centaines de mètres et de quelques dizaines de large en fond de vallées, correspondent d'après Hoffert et al., (1992) à l'épaississement de dépôts sédimentaires récents (datés du Pliocène d'après les analyses de carottes prises lors de Nixonaut en 1988). La présence de ces sillons est corrélée aux plages de gros nodules riches et abondants. Ces chenaux sont appelés "taches grises" en raison de leur faible réflectivité (faciès transparent) sur l'image sonar. Les rebords bien marqués de ces taches grises sont constitués de sédiments quaternaires très récents (moins de 210.000 ans d'après Hoffert et al., 1992) associés à des nodules. Selon ces auteurs, les taches grises seraient la conséquence de l'accélération des masses d'eau profonde durant le Plio-Quaternaire et seraient actuellement parcourues par un courant suffisant pour empêcher le dépôt de particules sédimentaires.
- sur les pentes fortes les nodules sont en général plus petits ou absents (faciès BP).
- les zones de terrains instables (15-20%) d'éboulements gravitaires ne permettent pas la conservation des nodules à l'interface eau-sédiment.
- le développement des nodules peut avoir lieu à l'intérieur des couches sédimentaires et se traduit alors par une croissance de type dendritique.

La distribution géographique des nodules, que ce soit à l'échelle de la zone de Nixo 45 (Hein et Voisset, 1978) ou du Pacifique (Halbach et Fellerer, 1980), suggère que les mécanismes physico-chimiques et biologiques liés à la genèse et à la croissance des nodules polymétalliques ne sont stables ni dans l'espace, ni dans le temps. Les caractéristiques géochimiques des nodules sont le reflet des variations des teneurs et des apports minéraux océaniques au cours de leur croissance. Ces rapports évoluent très rapidement pouvant être liés à des événements géologiques considérés comme instantanés (éruptions volcaniques), ou ultra-rapides (fluctuations climatiques). Les organismes pourraient jouer un rôle primordial dans le développement des nodules. En effet certains de ces organismes tels que les Thuramminidés et d'autres foraminifères sont systématiquement associés aux nodules (Saguez, 1985), cependant les relations éventuelles existant entre l'activité chimique et biologique autour de certaines concrétions ne sont pas encore bien établies.

MATERIELS
et
METHODES

MATERIELS ET METHODES

So Man, who here seems principal alone,
perhaps acts second to some sphere unknown,
Touches some wheel, or verges to some goal;
"Tis but a part we see, and not a whole"

A. Pope, *An Essay on Man*

Moyens d'observation in situ des grands fonds

Les engins remorqués

Le "R.A.I.E." (Remorquage Abyssal d'Instruments pour l'Exploration) a été développé en deux versions par l'IFREMER pour la reconnaissance des nodules polymétalliques (figure 14 a). La première version pèse 600 kg avec un lest de stabilisation de 1500 kg. Son cadre métallique de 3 x 1 x 1 m est équipé d'une caméra Benthos 377, de 28 mm de focale, pouvant prendre 3800 vues, de deux flashes Benthos 383 (2 x 200 J), de batteries de 40 Ah, d'un altimètre acoustique Benthos (fréquence 100 kHz, résolution 0,1 m), d'un profondimètre (télédyne Taber T 2000 d'une précision de 20 m et d'une résolution de 0,1 m), d'un enregistreur magnétique (Sea Data 610 d'une capacité de 11 Mbits), d'une sonde de température haute résolution et d'un positionnement vertical en temps réel (Pinger Suber). La vitesse de remorquage maximum est de 1,5 noeuds, l'immersion maximum de 6000 m et l'autonomie de 32 à 60 heures. La deuxième version nettement plus lourde, pesant 2300 kg et pouvant par conséquent se dispenser d'un lest, est utilisée sur des reliefs très accidentés. Son cadre métallique de 4,6 x 1,2 x 1,2 m comporte un autre équipement photographique composé de deux caméras Benthos 377 (28 mm et 16 mm) et d'un flash Benthos 387 (4 points lumineux 1500 J). Sur cette version la prise de vue est subverticale, inclinée de 10°, afin de ne pas voir s'inscrire le lest dans le champ photographique.

L'altitude du poisson "R.A.I.E." par rapport au fond est contrôlée en temps réel de la surface grâce à la réception de l'émission du Pinger. Pour une altitude de 3 m, par exemple, la surface photographiée est de 7 m². La cadence de prise de vue de la version du "R.A.I.E." utilisée dans les provinces à nodules est de 16 secondes.

Près de 76.200 photos, se rapportant à un trajet total de 1447 km de longueur, ont été prises par le RAIE dans la zone Nixo 45. Ces photos constituent la majeure partie des données visuelles du fond ayant servi à la réalisation de la présente étude.

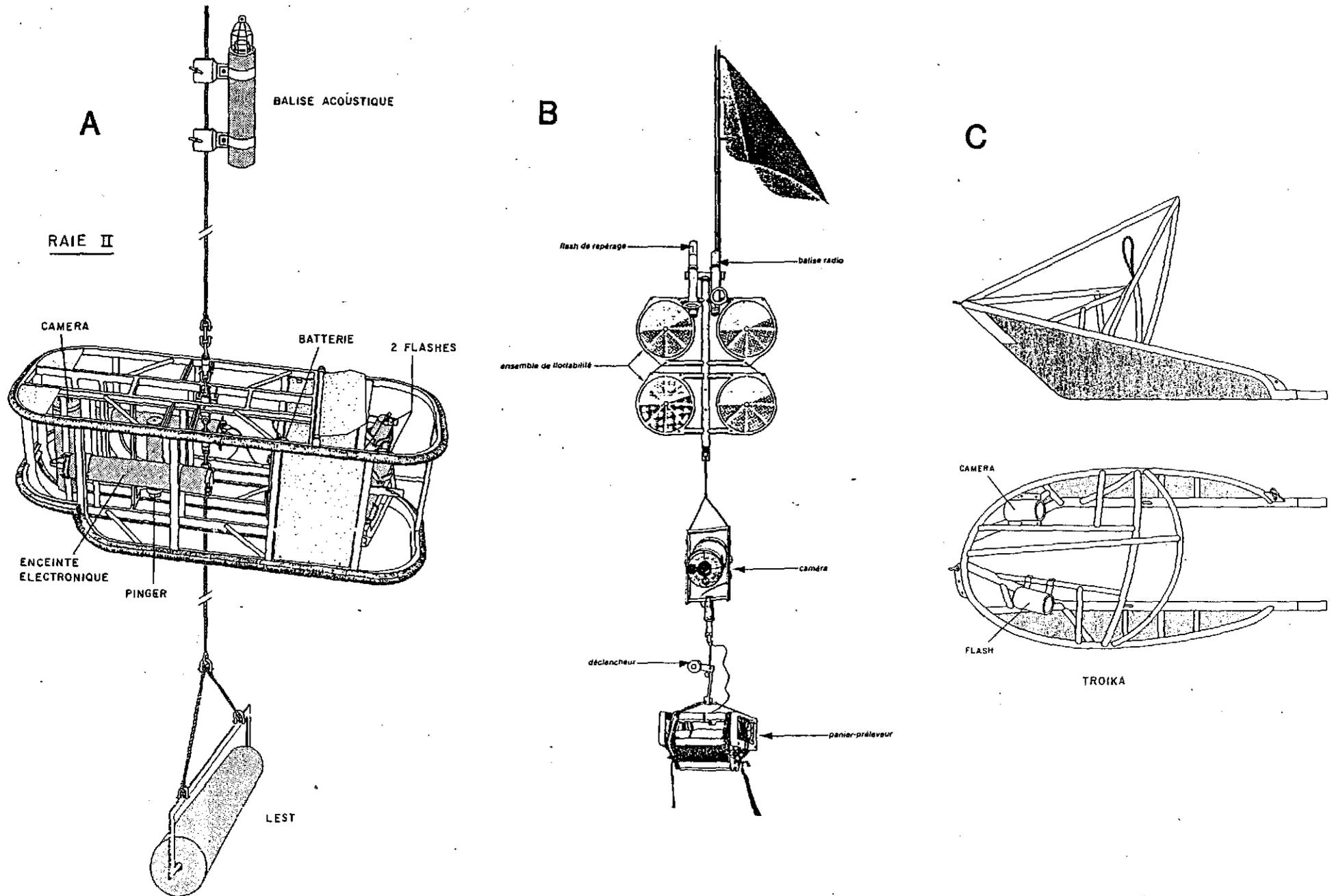


Fig. 14. Représentations graphiques des engins utilisés : a) Le "RAIE" (Remorquage Abyssal d'Instruments pour l'Exploration); b) l'"E.R.J.I." (camera couplée à un préleveur libre); c) Le "Troika" (du traineau sous-marin photographique remorqué).

L'"O.F.O.S." (Ocean Floor Observation System) est un châssis métallique tracté, construit par Preussag Marine Technology (figure 17 a) et portant des caméras photographiques et de télévision, des flashes, deux batteries, un altimètre et des transducteurs du sondeur. L'altitude de la caméra au-dessus du fond était d'environ 3 m lors de la campagne Discol (1989) dans le Pacifique Sud-Est. Les photographies obliques étaient prises à la demande lors de l'examen sur écran du défilement des images vidéo du fond. Toutefois, certains brefs passages étaient photographiés systématiquement lorsque l'ancre accrochée à un câble de 3 m touchait le fond, donnant ainsi une altitude exacte de prise de vue et par conséquent des surfaces photographiées identiques.

Le système submersible de "l'O.F.O.S." a permis de recueillir le long de 25 transects environ 12.500 photographies en couleur dont le dépouillement a été utilisé dans cette étude.

Le "*Deep Tow Instrumentation System*" est un châssis métallique remorqué près du fond et équipé d'une caméra vidéo 35 mm et deux caméras Benthos photographiques portant des objectifs de 50 mm (grand angle) et de 70 mm (télécaméra) (figure 16). De plus il est doté de moyens d'échantillonnage biologique (filets), de prélèvements d'eau, de flashes, d'un sonar latéral, d'un profondimètre, d'un enregistreur magnétique, d'un altimètre acoustique, d'une sonde de température et d'un positionnement vertical (Spiess et Lonsdale, 1982). Lors de la campagne Echo I en Juin 1983 l'altitude de la caméra par rapport au fond, souvent trop élevée (10 m) pour la reconnaissance faunistique, était corrigée par le téléobjectif de 70 mm relevant plus de détails.

Lors de l'expédition Echo I, le Deep Tow System a parcouru 11 transects photographiques recueillant ainsi environ 5500 photos du fond qui ont été analysées dans la présente étude.

La "*Troika*" est un traineau sous-marin photographique remorqué, de 2,5 x 1 x 1,6 m, mis au point par le commandant J.Y. Cousteau (figure 14 c). Cet engin est doté de deux caméras photographiques Benthos 372, d'une caméra vidéo Hydroproducts SDA, d'un flash Edgerton 382, et d'un projecteur de 200 W. La vitesse de remorquage est de 3 noeuds en eau claire et de 1 noeud en eau turbide. Les surfaces couvertes par la photographie sont de 1 à 2,5 m². La définition permet d'identifier des objets de plus de 5 cm. Les sites A et B de la campagne COPANO en 1979 (Pautot et Hoffert, 1984) sont localisés dans la zone de Clarion-Clipperton (site A : 132°44'W-16°34'N; site B : 133°20'W-14°30'N). L'intervalle de prise de vues était de 6 secondes, la surface photographiée de 3 x 4 m et la définition permettait de voir des objets de quelques centimètres à peine.

Ainsi 2400 photographies prises par la Troika sur ces deux sites furent analysées lors de cette étude.

Les engins autonomes

Le préleveur libre *E.R.J.I.* (caméra couplée à un préleveur libre) fut conçu par la société EGMO (figure 14b). Il est équipé d'une caméra Benthos permettant une prise de vue légèrement oblique par rapport à la verticale photographiant une surface d'environ un mètre carré. Lors des

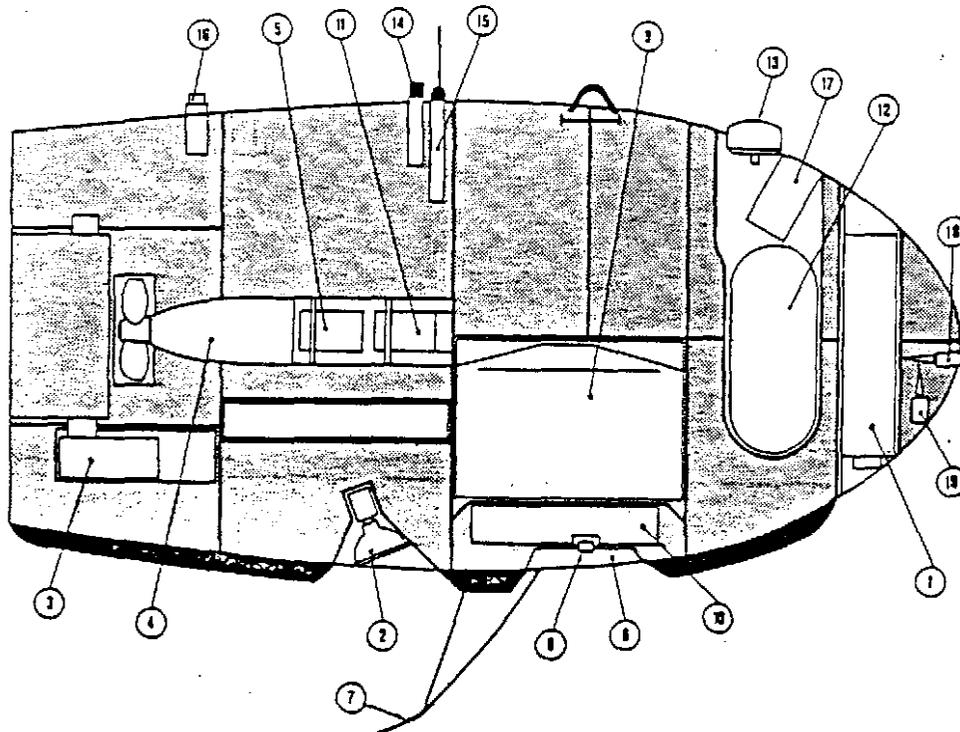


Fig. 15. Représentation graphique du sous-marin autonome "L'Epaulard". Cet engin conçu par l'IFREMER est équipé notamment d'une caméra et d'un flash (1,2), d'une hélice et d'un moteur (4), d'un gouvernail (3), d'un transducteur (13) et d'un sondeur 12 khz (16).

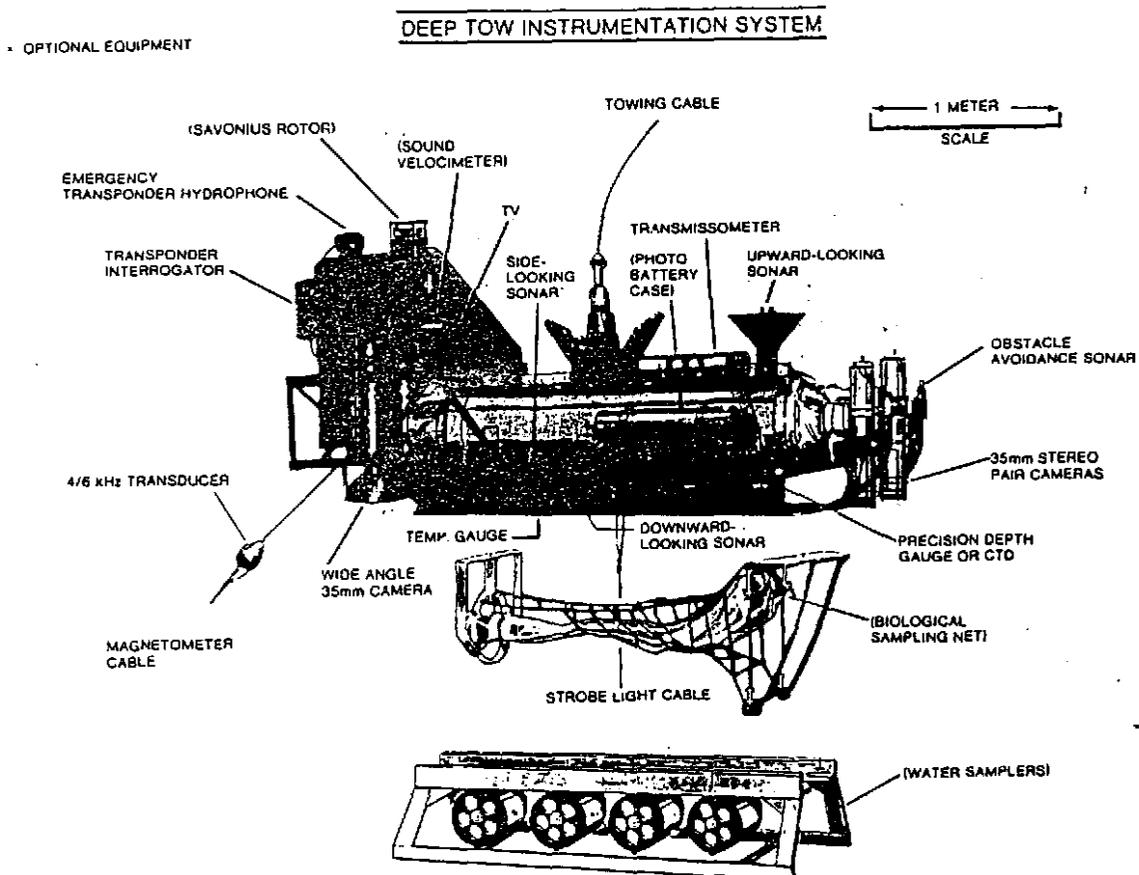
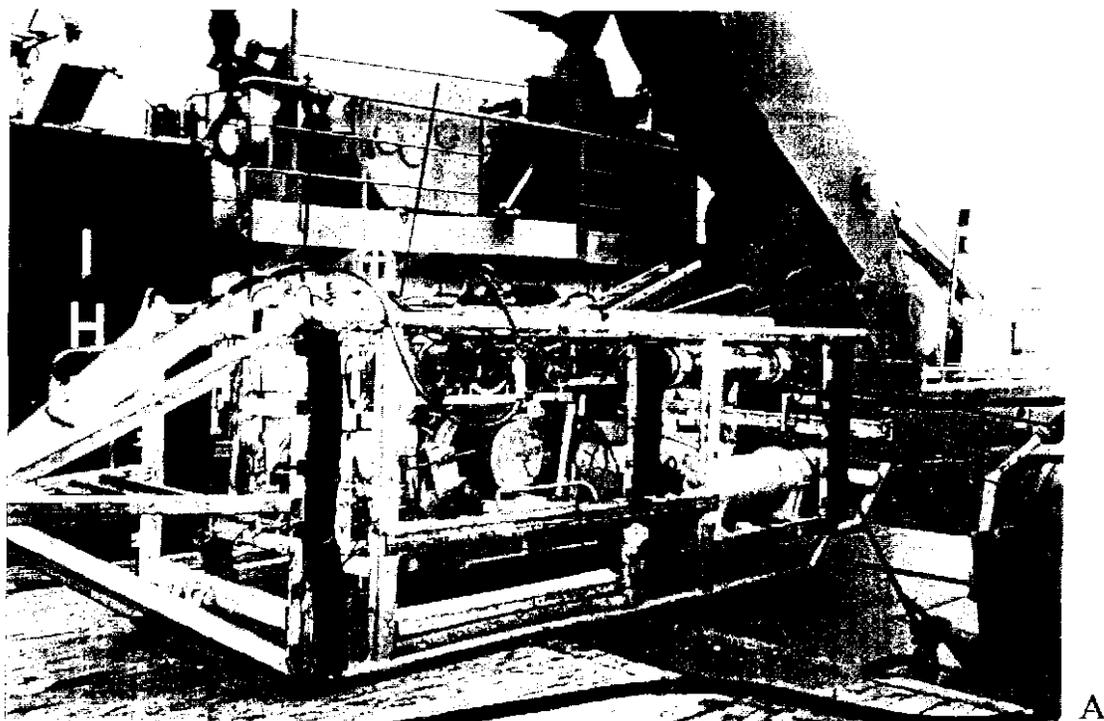
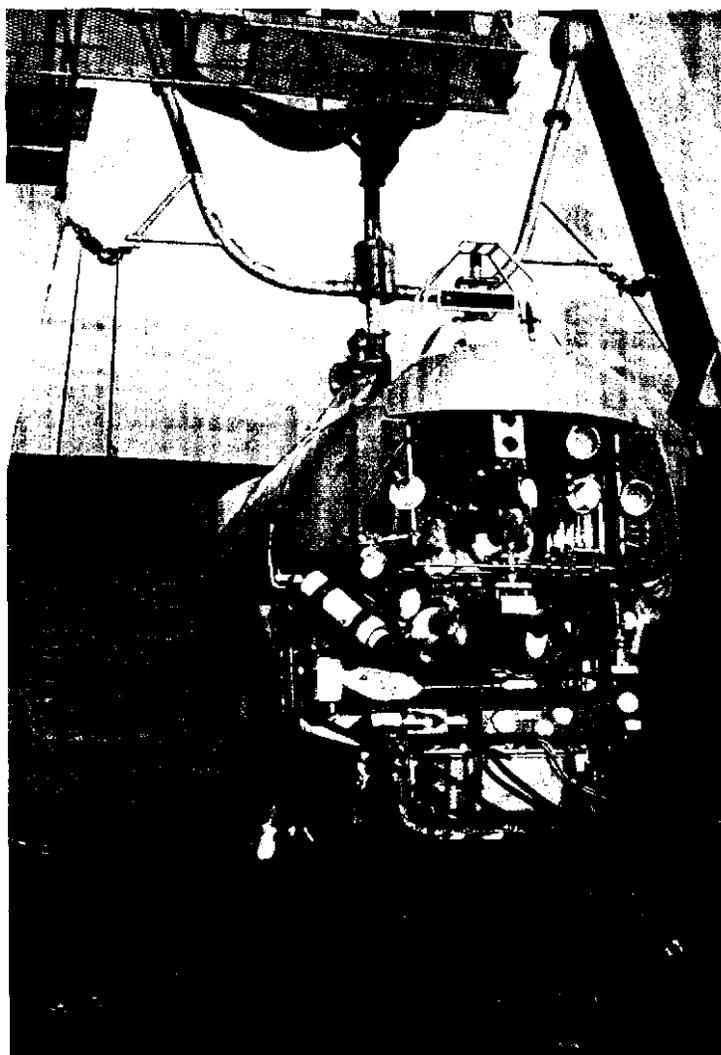


Fig. 16. Le "Deep Tow Instrumentation System" est un châssis métallique remorqué et équipé d'instruments dont 2 caméras photographiques et de télévision.



A



B

Fig. 17. a) L'engin remorqué "OFOS" (Ocean Floor Observation System) conçu par Preussag Marine Technology dont le chassis porte notamment des caméras vidéographiques et photographiques. b) Le submersible français autonome habité "Nautilus" étant conçu pour atteindre une profondeur de 6000 m.

premières années de prospection sur les zones nodulifères, cet appareil a été utilisé intensivement de façon très fiable (taux de perte proche de 1%). Un total de 3213 stations (ou photographies) a pu être effectué dans la zone de Clarion-Clipperton depuis 1975. L'échelle des photographies est de l'ordre de 2 x 2 m.

Le dépouillement de ces photographies a servi à cette étude.

L'*Epaulard* est un submersible autonome inhabité conçu par l'IFREMER. Ce submersible de 4 x 2 x 1,1 m est piloté de la surface par commande acoustique jusqu'à une profondeur de 6000 m (figure 15). Il navigue entre 5 et 10 m au-dessus du fond à la vitesse de 1 m par seconde, avec une autonomie maximale de 7 heures. Son altitude reste constante grâce au "guide rope" et dans le cas de la prospection du Pacifique, l'*Epaulard* a été maintenu à environ 5 m du fond permettant d'avoir des surfaces photographiées contiguës à une cadence de prise de vue de 5 secondes. Ce submersible est équipé d'un flash de 200 Joules et d'une caméra Benthos 377 pouvant prendre 5000 photos à la cadence d'une photo toutes les 5 à 10 secondes. De plus l'*Epaulard* est muni d'un enregistreur magnétique pouvant donner l'heure, la distance, l'altitude, la profondeur et la température. Deux échos-sondeurs, un compas magnétique et un transducteur acoustique pour émission/réception font aussi partie du submersible. L'*Epaulard* est un engin précieux pour les travaux de détail et pour l'étude quantitative de données faunistiques sur photographie. A une altitude de 5 m, chaque photographie couvre une surface d'environ 25 m².

Un total de 84.937 photos prises depuis 1975 le long de 227 km de profils dans la zone Clarion-Clipperton a été dépouillé pour la présente étude.

Le *Nautile* est un submersible autonome habité de 8 x 2,7 x 3,45 m conçu par l'IFREMER et la D.T.C.N., pouvant descendre jusqu'à 6000 m et se mouvoir à une vitesse maximale de 2,5 noeuds avec une autonomie de 13 heures (figure 17b). Ce submersible est équipé de deux bras, l'un permettant la manipulation et l'autre la préhension, ainsi que d'un sonar panoramique, une caméra TV, 2 caméras photographiques, 6 projecteurs (3000 W) et un sondeur à sédiments. Lors de la campagne Nixonaut en 1988, le *Nautile* a pu effectuer 16 plongées sur les zones à nodules.

Un total de 55 heures d'enregistrement vidéographique des fonds sous-marins de la zone Clarion-Clipperton a été dépouillé. Grâce aux *Nautile*, nous avons les premières images en couleur du fond de la région de Clarion-Clipperton.

Estimation des surfaces photographiées par l'engin remorqué R.A.I.E. et le submersible *Epaulard*

Berné (1979) et Sibuet (1987) ont déterminé les caractéristiques optiques des caméras Benthos 377 par des mesures faites en piscine. Ainsi a pu être réalisé un jeu de grilles permettant de mesurer directement les objets photographiés en fonction de l'altitude de la caméra (de 0 à 9 m). Ces grilles peuvent être directement appliquées sur l'écran de la visionneuse où sont montés les rouleaux de films

pris par le "R.A.I.E". ou "l'Epaulard". Elles peuvent être aussi utilisées sur des photographies prises par les mêmes types de caméras à des distances constantes de prises de vue comme c'est le cas des engins libres.

Les grilles correspondent à un agrandissement x 7 des clichés dont le format mesure 20,3 x 25 x 2 cm. Ainsi la maille des grilles est fixée à 10 cm. L'altitude de la caméra est indiquée sur la chambre de données affichée sur chaque prise de vues du R.A.I.E. et de l'Epaulard. D'autres informations peuvent être indiquées sur cette grille de 16 chiffres telles que l'heure, la date, le numéro de la photographie, la profondeur, le cap de l'engin.

La surface du fond photographiée par l'Epaulard est calculée à partir des valeurs vérifiées en piscine que prend l'altitude de l'engin selon la formule suivante (Sibuet, 1987) :

$$S = 0.742 H^2$$

S = Surface

H = hauteur de l'engin

Stratégie de dépouillement appliquée à l'analyse qualitative de la faune épibenthique observée de Clarion-Clipperton

Les processus impliqués lors de l'identification faunistique sur photographies sont les suivants :

Perception des formes faunistiques

Alive without breath
As cold as death
Never thirsty, ever drinking
All in mail, never clinking

(John Tolkien: *Riddles in the dark, the fish*)

Pour comprendre la difficulté d'une analyse faunistique à l'instar "d'une de ces charades dans la pénombre" que représentent souvent les photographies de paysages nodulifères, il est bon de rappeler que les nodules, tapissant la plupart des prises de vue, composent un fond hétérogène sur lequel l'on perçoit des formes pouvant être interprétées comme éléments faunistiques. La perception de ces formes se fait grâce à l'intégration qu'accomplit le cerveau à partir d'indications contenues dans les images rétinienne telles que la position des ombres, la perspective, l'occultation partielle d'un objet par un autre, la stéréoscopie, les contours imaginaires, les variations de réflectivité des surfaces et la proportion de lumière réfléchi (Ramachandran, 1988). L'analyse des négatifs de chaque photographie à figures énigmatiques aide à l'identification en faisant ressortir les rapports

entre les figures et le fond. Ainsi ce processus d'intégration relève bien d'un certain gestaltisme (La théorie de la Gestalt est née en 1912 mettant en évidence que le tout influence la façon dont les parties sont perçues).

On peut aussi avoir une perception anorthoscopique (adjectif du XIX^e siècle que l'on emploie lorsque l'on ne perçoit qu'une partie d'un objet) rendant l'identification des formes faunistiques particulièrement difficile (Rock, 1987). En effet on ne perçoit les animaux que sous un certain angle, dorsal par exemple pour les animaux mobiles tels que poissons, décapodes, céphalopodes... De même les animaux, en général de grande taille, ne peuvent être photographiés qu'en partie, quittant le champ de vision. C'est ainsi que l'on peut identifier des proboscis d'échiuriens ou des parties de corps appartenant à des cordés comme des tuniciers ou certains poissons bien reconnaissables tels que *Bathysaurus ferox*. Dans ces cas de perception anorthoscopique, le cerveau fait la reconstruction de l'entité sur la scène visuelle en utilisant des processus cognitifs de reconnaissance de formes faisant référence à l'ordre taxinomique.

Classification des taxons

Once upon a time there was a rajah in this region who called to a certain man and said : "Gather together in one place all the men in Savatthi who were born blind... and show them an elephant."

"Very good, sire," said the man, and did as he was told and said to them, "O blind, such as this is an elephant" - and to one man he presented the head of the elephant, to another its ears, to another a tusk, to another the trunk, the foot, back, tail, and tuft of the tail, saying to each one that that was the elephant. ..." Thereupon, brethren, that rajah went up to the blind men and said to each:

"Tell me, what sort of thing is an elephant?" Thereupon those who had been presented with the head answered, "Sire, an elephant is like a pot." And those who had observed an ear only replied, "An elephant is like a winnowing basket." Those who had been presented with a tusk said it was a plowshare. Those who knew only the back, a mortar; the tail, a pestle; the tuft of the tail, just a broom.

Then they began to quarrel, shouting "Yes, it is!" "No, it is not!" "An elephant is not that!" "Yes, it's like that!" and so on, till they came to fisticuffs over the matter. Then, brethren, that rajah reflected deeply upon the scene.

Udana, IV, 6

Sans tomber dans le piège d'une vision parcellaire du biotope (comme dans l'anecdote citée en exergue), et tout en étant averti par K. Popper du mythe de cadre de référence, les formes faunistiques ont été classées afin que l'on puisse procéder, dans la mesure du possible, à leur identification et par la suite à une analyse quantitative de leurs assemblages. Ces formes sont dénommées des taxons puisqu'aucune n'a été échantillonnée en même temps que photographiée et ne peut prétendre ainsi à une identité du niveau de l'espèce. En effet la notion d'espèce est fondée sur une identité aussi bien anatomique que comportementale, biochimique, physiologique, génétique et développementale. Ainsi dans cette étude, le taxon est défini comme un ensemble d'organismes de

rang taxinomique quelconque suffisamment distinct pour mériter d'être nommé et assigné à une catégorie définie. La reconnaissance étant à priori difficile, on a fait appel à l'expérience de zoologistes spécialisés dans les différents groupes zoologiques pour retenir les critères de distinction reconnus en taxinomie

Parmi les différents types de classement, une classification taxinomique synthétique linnéenne pour les formes les plus reconnaissables a été adoptée. Néanmoins à l'intérieur de certains embranchements, tels que les spongiaires par exemple, les taxons ont été classés selon leur degré de similitude phénotypique en comparant les morphologies respectives. On aurait pu utiliser la vieille méthode de classification de type phénétique pour laquelle chaque taxon revêt la même importance sans accorder de valeur à l'évolution des espèces comme dans la classification synthétique, mais en fait notre classification reprend plutôt le concept cladiste pour les phyla où la majorité des taxons est encore inconnue à la science. Dans l'option cladiste, la classification n'est qu'une transcription de l'arbre phylogénétique et ne tient pas compte de la divergence plus ou moins accentuée entre lignées qui résulte de l'existence de taux d'anagénèse différents dans des lignées différentes à des époques différentes (Dubois, 1988).

Tout comme pour Schaefer (1976) l'a exprimé, le problème de l'équivalence des taxons est jugé pour le moment insoluble par suite de l'absence actuelle de critères communs entre groupes différents.

Ainsi pour chaque taxon, un maximum d'informations tirées d'une collection d'environ 200.000 photos et de 55 heures de films a été archivé dans le cadre de l'analyse qualitative. La taille (mesurée grâce à l'application, sur l'écran de la visionneuse, des grilles précédemment décrites), les traces, les comportements (tels que des postures de chasse et d'alimentation pour les céphalopodes et les cnidaires; de fuite pour les poissons et les décapodes) et les habitats (sur ou dans le sédiment, ou bien en association avec une certaine population de nodules) ont permis d'établir une base de données complète. Des études comparatives sur la faune du bassin du Pérou, analysée lors de la campagne Discol (Tilot, 1989) ont été menées afin de retrouver les éventuels organismes communs aux deux régions (Pacifique tropical Nord-Est et Sud-Est), procurant ainsi des informations sur la distribution des taxons qui seraient échantillonnés par ailleurs. Le même objectif a été poursuivi en visionnant des films de campagnes océanographiques menées par l'IFREMER dans l'Atlantique tels que Biogas, Cymor, Cyaporc, Abyplaine. De même la littérature décrivant des espèces échantillonnées ressemblant aux organismes observés a été exploitée. Enfin cette analyse a bénéficié du concours de zoologistes ayant accepté de proposer une identification en tenant compte des hypothèses proposées, des informations bibliographiques et de l'imagerie prise lors des campagnes océanographiques. La liste des spécialistes internationaux ayant accepté cet échange d'informations à partir des photographies et des renseignements propres à chaque embranchement ou classe et ayant proposé des hypothèses d'identification est présentée dans l'annexe 1. La classification adoptée suit une méthode

mise au point par Sibuet (1987) dans le cadre d'un archivage informatique des données biologiques issues des photographies sous-marines. La méthode consiste à attribuer aux codes de taxons les 3 premières lettres du niveau d'identification le plus précis, suivi d'un numéro arbitraire de classement. L'annexe 2 reprend la liste des codes utilisés.

Stratégie de dépouillement appliquée à l'analyse quantitative des écosystèmes nodulifères

Les sites étudiés

La figure 18 présente les 3 sites où des analyses quantitatives sur les assemblages épibenthiques ont été menées dans le cadre de cette étude : le site particulièrement bien étudié de la campagne de Nixo 45, le site de la campagne de Nixo 41 (au sud de Nixo 45) et le site de la campagne d'Echo 1 (à l'Est de Nixo 45) en partie inclus dans la zone de référence "Preservational Reference Area" (PRA).

NIXO 45

Le site de Nixo 45 (130°00'W/130°10'W-13°56'N/14°08'N) a été sélectionné pour mener l'analyse quantitative des assemblages de la faune épibenthique (figures 18 et 19). En effet, ce site a été particulièrement bien exploré et échantillonné dans le cadre de programmes en géosciences marines à l'IFREMER (cf. "Contexte Général").

L'analyse des données photographiques recueillies par l'Epaulard :

En se référant à la répartition des faciès nodulifères et sédimentaires (figures 10 et 11), ainsi qu'aux structures morphologiques du site de Nixo 45 (figure 9), des plages photographiques représentatives de chacun des faciès nodulifères ont été sélectionnées le long des trajets parcourus par l'Epaulard (figure 20). La sélection des différentes plages photographiques a été faite de manière à équilibrer les surfaces respectives des faciès nodulifères afin de ne pas privilégier certains microfaciès. Des plages aussi dispersées que possible à l'intérieur d'un même faciès ont été choisies afin de permettre la mise en évidence de l'hétérogénéité réelle dans l'espace. Pour tenir compte de tous les facteurs environnementaux influençant la distribution de la faune, les effets de pente (>15%) et de couverture nodulifère (2% à 50%) ont été testés. L'effet du substrat sédimentaire a pu plus particulièrement être analysé au niveau du Faciès O (sans nodules) : 4 plages de sédiments anciens (Oligocène à Miocène) ont été retenues en fonction de leur importance dans la région ainsi qu'une plage de sédiments jeunes (Plio-Quaternaire).

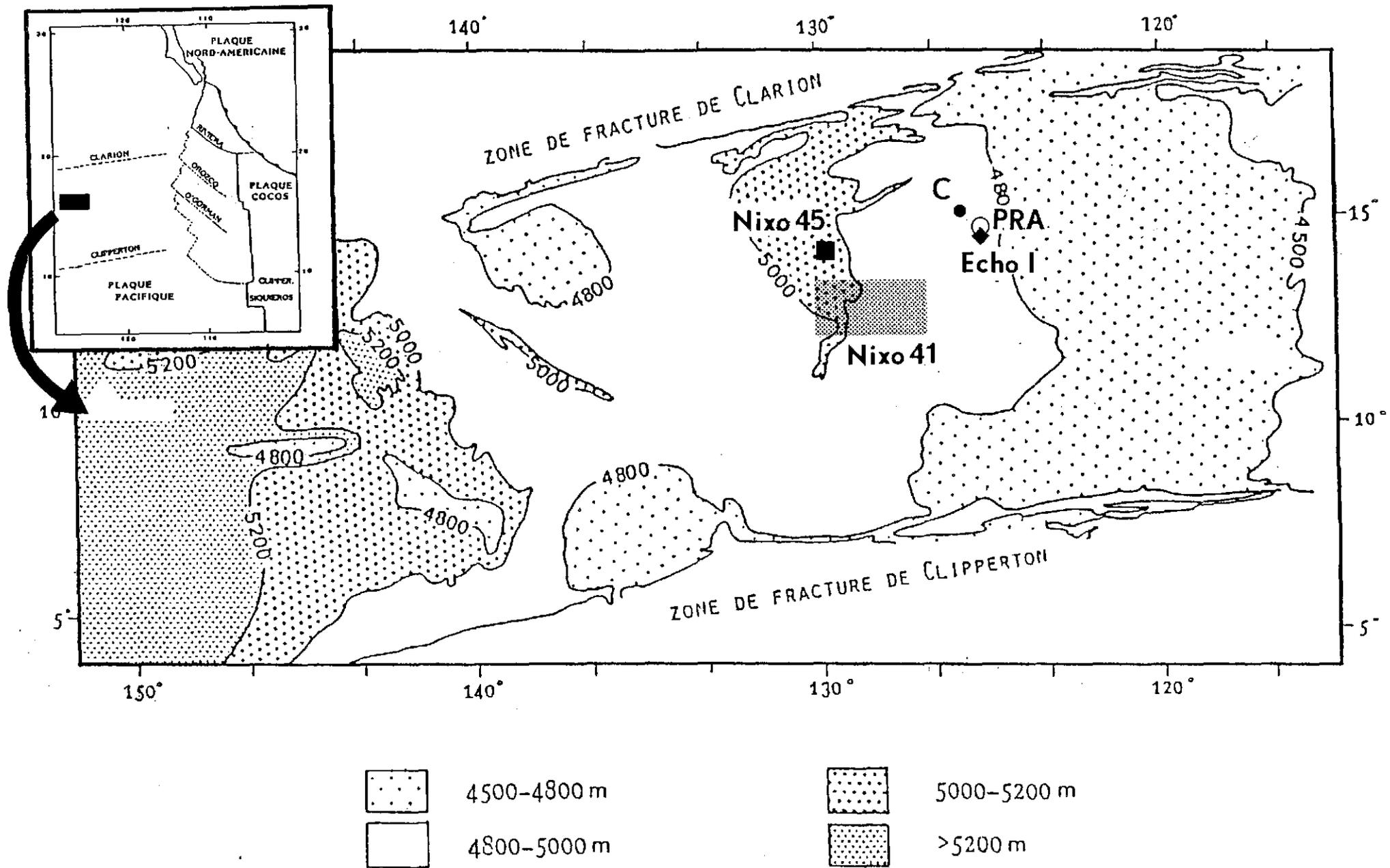


Fig. 18. Localisation des 3 sites d'études qui ont fait l'objet d'analyses quantitatives, les sites de Nixø 45, Nixø 41 et d'Echo I (inclus dans le "Preservational Reference Area" (PRA)).

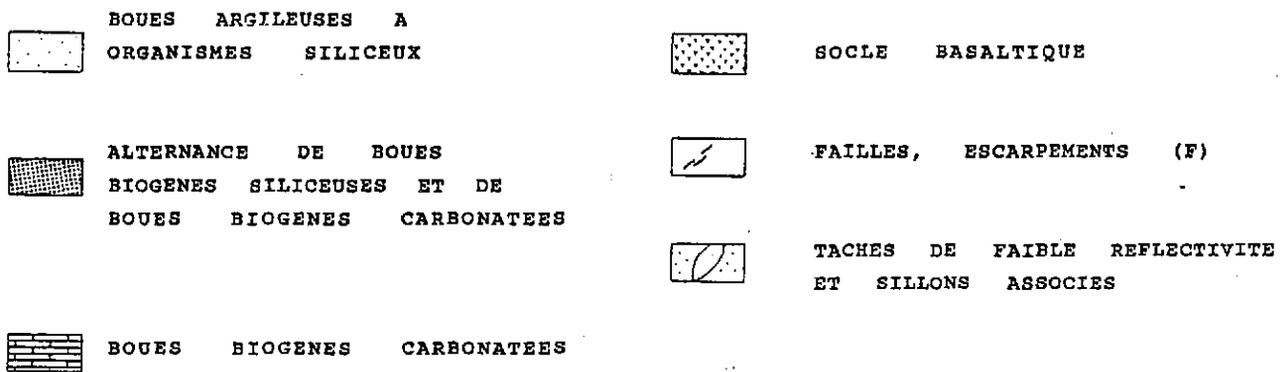
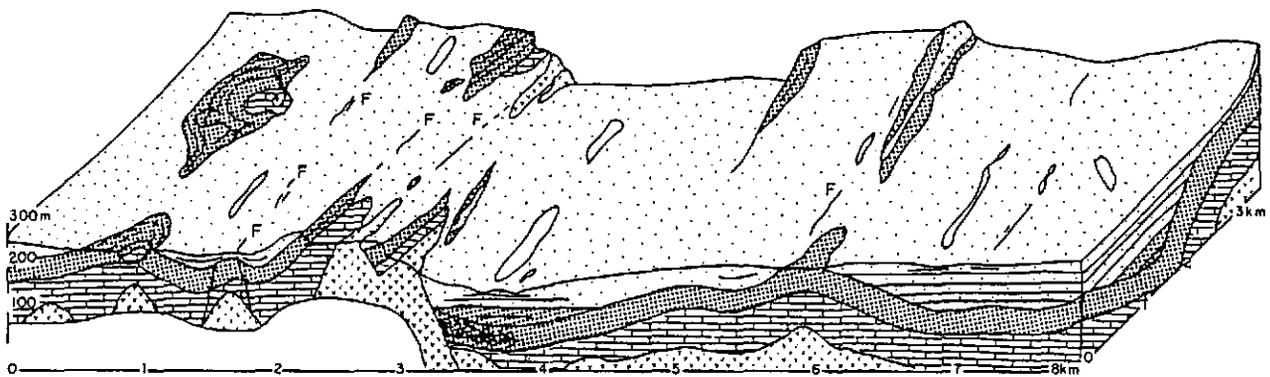
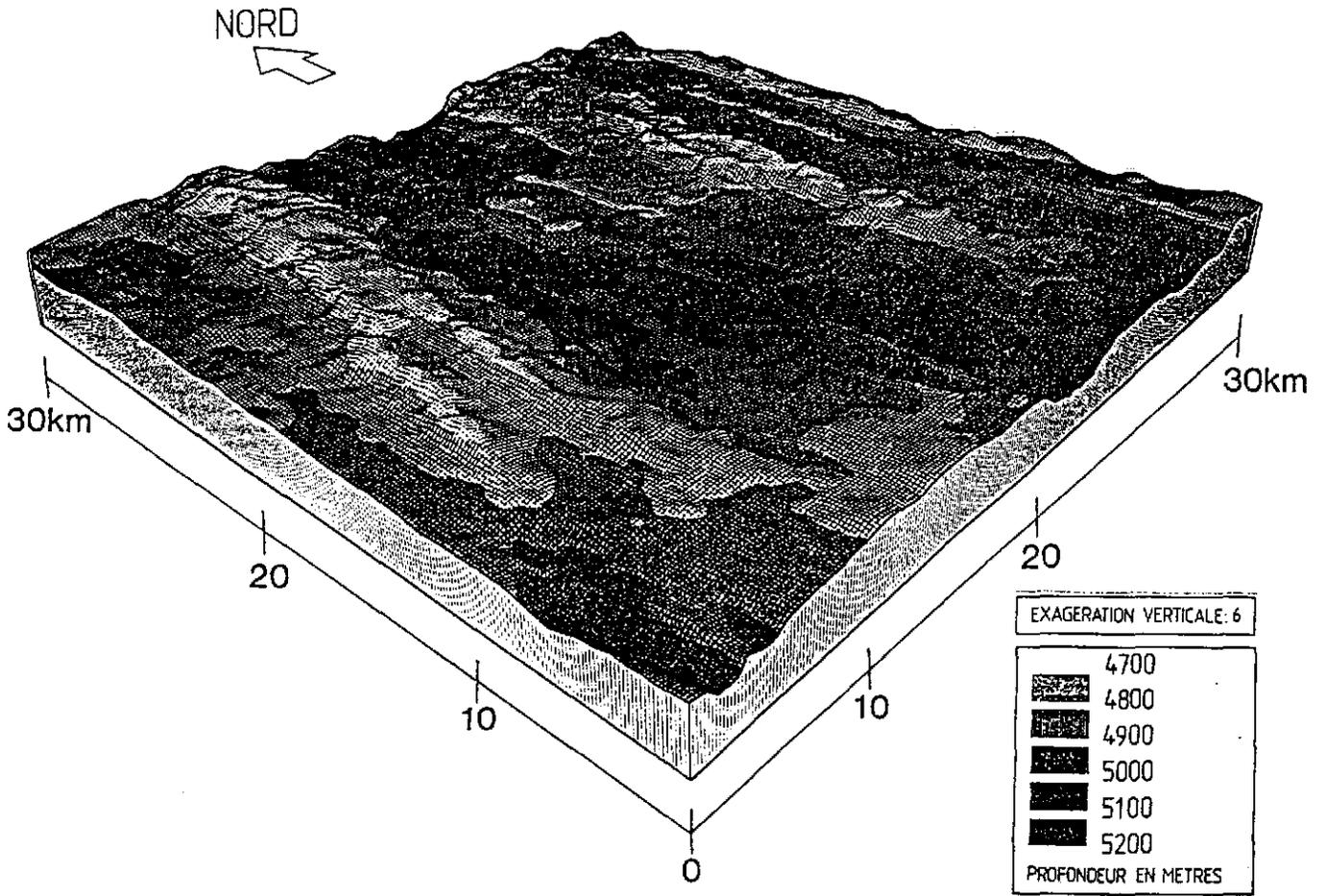


Fig. 19. Bloc diagramme représentant les formations géologiques de la zone de Nixo 45.

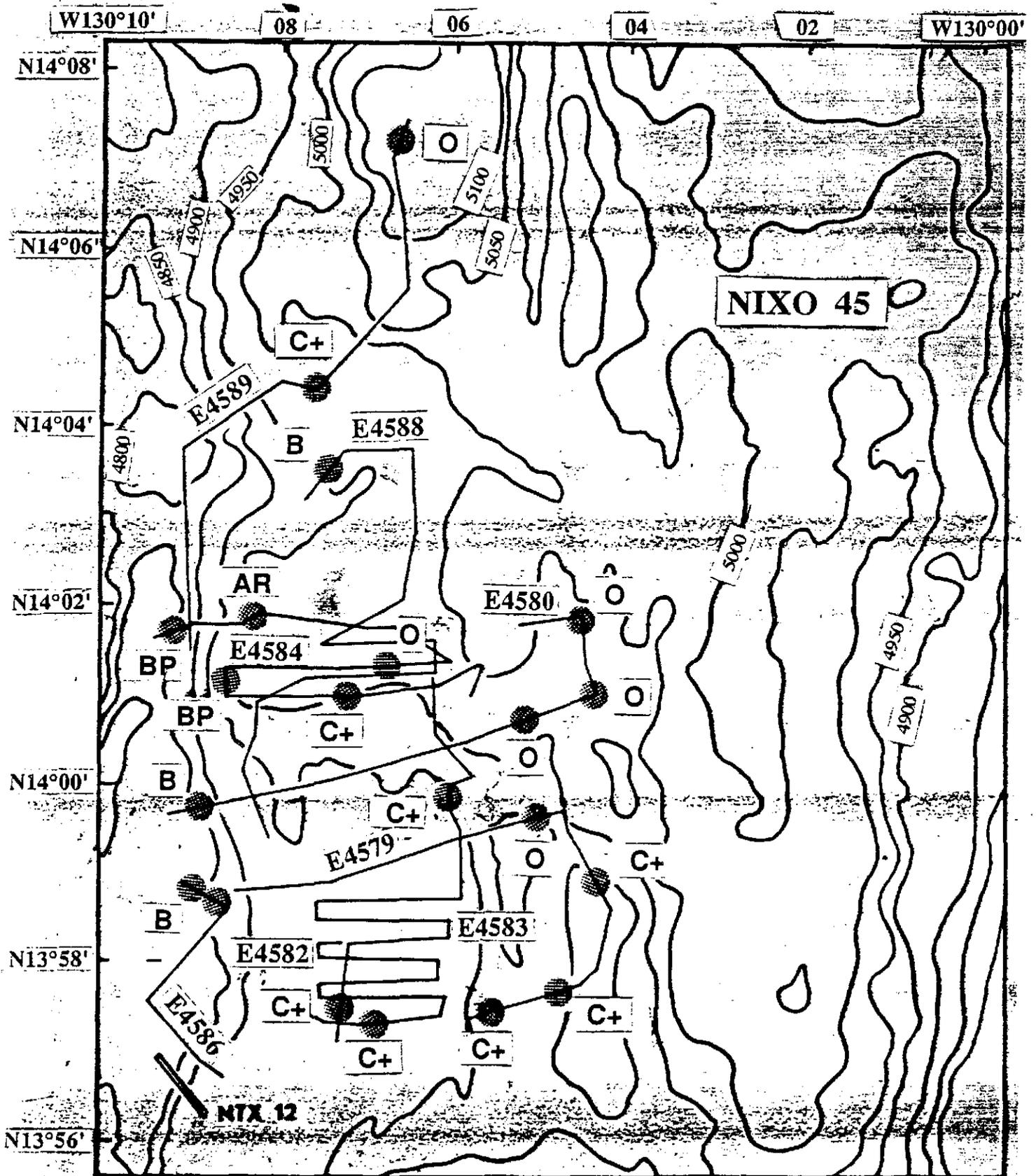


Fig. 20. Localisation des plages photographiques et des faciès analysés le long des parcours de "l'Epaulard" et du "Nautile" (NTX 12) sur le site de Nixo 45.

Un total de 4000 photos, couvrant une superficie de 76.000 m² environ, réparti en unités de 200 photographies soit environ 3800 m² par plage, a été analysé de la façon suivante :

- Faciès O - 1 plage de 200 photos / sédiments Plio-Quaternaire;
- 4 plages de 200 photos / sédiments Oligocène à Miocène;
- Faciès C⁺ - 1 plage de 200 photos / sédiments Plio-Quaternaire / couverture nodule 2-5%;
- 1 plage de 200 photos / sédiments Plio-Quaternaire / couverture nodule 10%;
- 1 plage de 200 photos / sédiments Plio-Quaternaire / couverture nodule 15%;
- 1 plage de 200 photos / sédiments Plio-Quaternaire / couverture nodule 20%;
- 1 plage de 200 photos / sédiments Plio-Quaternaire / couverture nodule 30%;
- 2 plages de 200 photos / sédiments Plio-Quaternaire / couverture nodule 40%;
- 1 plage de 200 photos / sédiments Plio-Quaternaire / couverture nodule 20-40% / pente 15%;
- Faciès B - 3 plages de 200 photos / sédiments Plio-Quaternaire / couverture nodule 40%;
- 1 plage de 200 photos / sédiments Plio-Quaternaire / couverture nodule 50%;
- Faciès BP - 1 plage de 200 photos / sédiments Plio-Quaternaire / couverture nodule 35%;
- 1 plage de 200 photos / sédiments Plio-Quaternaire / couverture nodule 50%;

Et dans le cadre des affleurements rocheux (AR), 1 plage de 28 photos a été analysée;

L'analyse des données photographiques recueillies par le Nautille :

Afin de comparer les moyens d'exploration photographique qu'offrent le Nautille et l'Epaulard, un seul trajet de 1250 m du Nautille, parcouru à vitesse régulière à une altitude de 5 m environ, a pu être retenu de toutes les plongées de la campagne Nixonaut (NTX 12, figure 20). Ce parcours suffisamment long pour l'analyse quantitative, passe par le faciès B' moyen à 40% de couverture nodulifère. Le faciès B' moyen se compose de nodules de 0,7 de rotondité, de plus petit diamètre (2 à 4 cm) que les nodules du faciès B. Les caméras du Nautille donnent une vue oblique plongeante sur le fond et montrent la faune sous un certain angle qui favorise l'identification alors qu'avec l'Epaulard la prise de vue est verticale ayant pour conséquence d'écraser le relief. Le fait de voir les images défiler est aussi plus difficile que l'étude de photographies fixes. En revanche, on ne peut observer autant d'organismes que sur les photos fixes de l'Epaulard, en particulier ceux de petite taille ou ceux pouvant être confondus avec des éléments du substrat nodulifère. De plus l'approche du sous-marin peut faire fuir plus d'organismes que lors du passage de l'Epaulard.

Les caractéristiques géométriques de l'ensemble *Nautille-caméra-fond marin* ont permis de calculer de manière fiable la largeur du champ visuel couvert par l'enregistrement vidéoographique,

selon la formule élaborée par Bourgoïn et al., 1985 :

$$\text{Largeur} = 2 H \frac{1}{\sin \alpha} \tan \frac{\beta}{2}$$

H = hauteur de la caméra

α = angle de la caméra par rapport au sol

β = angle de champ de l'objectif

Cette largeur du champ de vision fut vérifiée à partir d'objets observés sur le fond (organismes, nodules, figures sédimentaires) et fut estimée à environ 2 m. La surface photographique (2500 m²) couverte lors du transect est donc elle aussi une estimation déterminée en multipliant la largeur du champ de vision par la longueur du trajet effectué.

NIXO 41

Ce site a été exploré lors de la mission Seanod 2 aux mois de décembre et de janvier 1980-1981. Il se situe à 127°W/130°W, 12°10'N/13°35'N à une profondeur générale de 5000 m et de 4700 m en son bassin central et sur les parties occidentales et orientales. Sa topographie générale est formée de collines abyssales allongées, orientées N 350° à N 005°, d'amplitude faible (100 à 150 m) et de longueur d'onde variable. Ce paysage de collines est entrecoupé sur les parties orientales par deux grandes vallées à fond sub-plat : une à l'Est de 6 km de large et au fond légèrement bombé avec une dénivelée de 350 à 450 m, l'autre à l'Ouest de 4 km de large avec une différence de niveau de 200 à 300 m. Ce site a été choisi afin d'explorer un faciès encore inconnu pour ses données faunistiques, le faciès A. En effet ce dernier n'est que très peu représenté sur le site de Nixo 45. De même l'objectif était de comparer les données faunistiques photographiques enregistrées par un autre engin, le R.A.I.E., au niveau d'un environnement nodulifère et d'une profondeur comparables. C'est ainsi qu'ont été analysées des données provenant des faciès B 35% et C+ 30% du site de Nixo 41.

La figure 21 présente le trajet du "R.A.I.E." avec les plages photographiques sélectionnées. La caméra était à une altitude de 5 m et la cadence de prise de vues de 32 secondes. La surface totale analysée quantitativement est estimée à environ 8400 m².

ECHO I

Ce site a été choisi pour comparer les informations photographiques recueillies par un autre type d'engin d'exploration, "le Deep Tow Instrumentation System", sur des plages nodulifères similaires à celles analysées sur le site de Nixo 45. "Echo I" est un site bien étudié (Spiess et al., 1984), localisé à 14°40'N-125°25'W près de Domes C (figure 18) à une profondeur de 4500 m dans

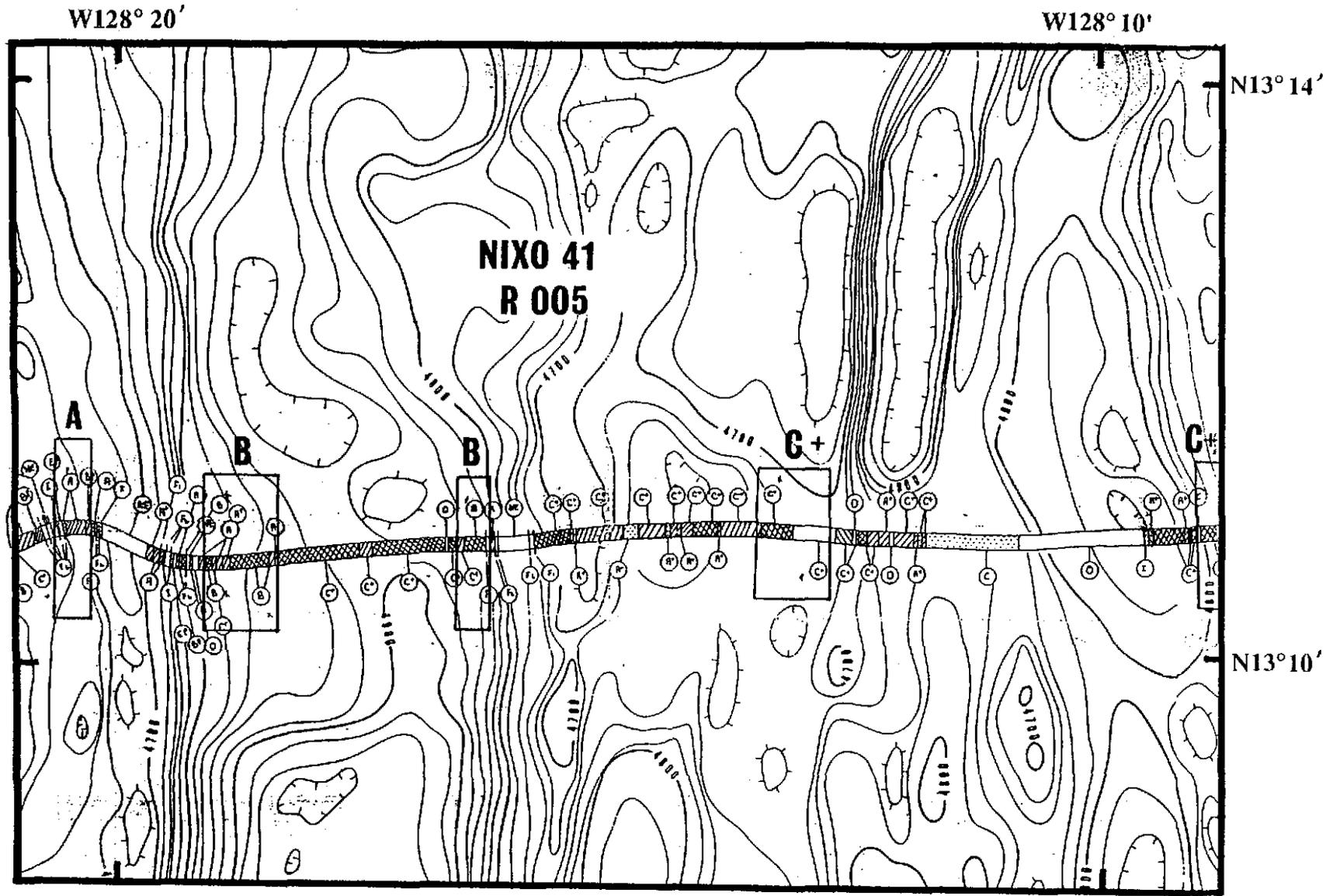


Fig. 21. Localisation des plages photographiques le long du trait 005 de l'engin remorqué "R.A.I.E" sur le site de NixO 41. La description des faciès est représentée le long du trajet du "R.A.I.E".

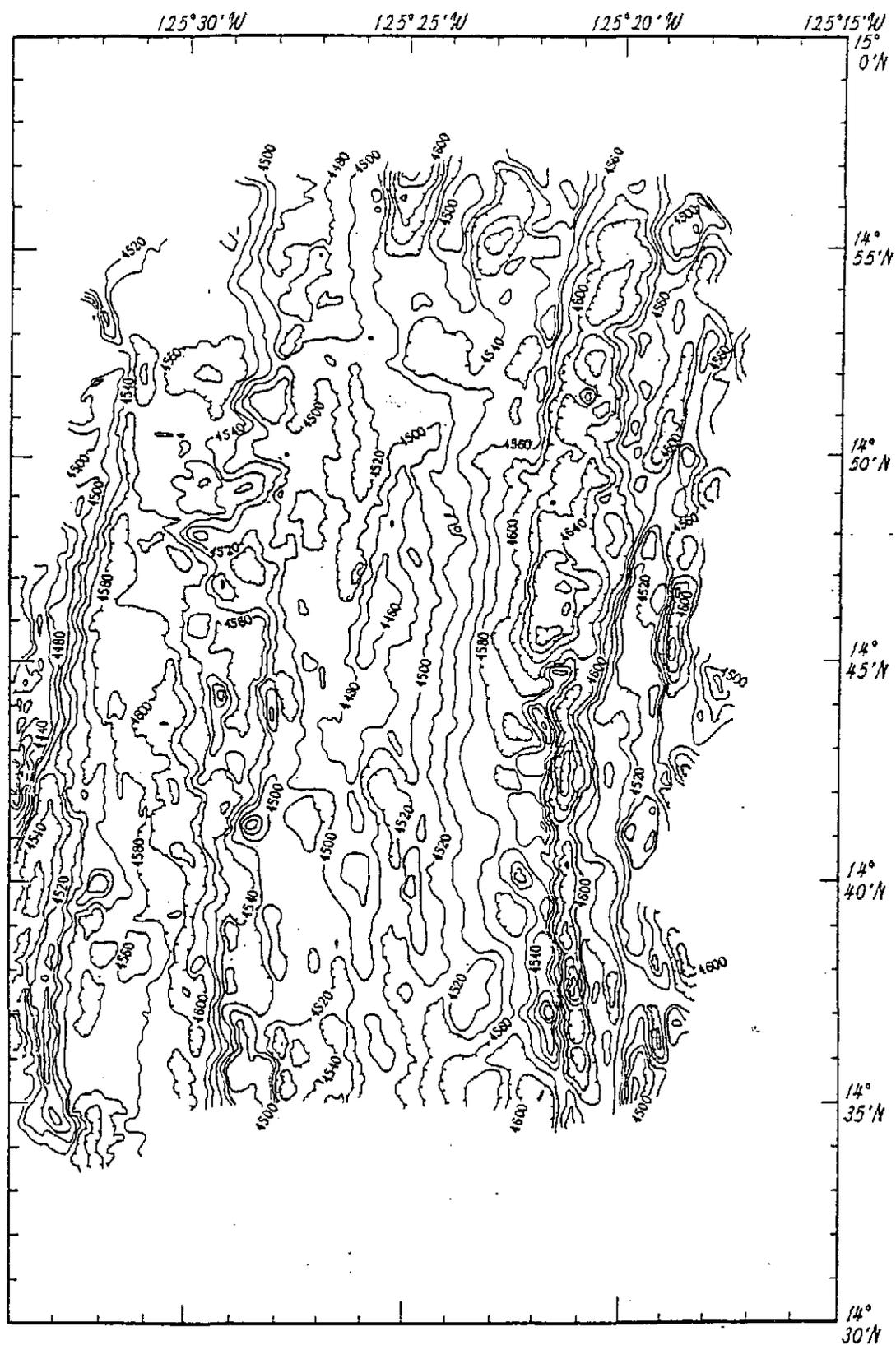


Fig. 22. Carte topographique de la zone Echo I élaborée à partir de données de Seabeam, d'après de Moustier (1985).

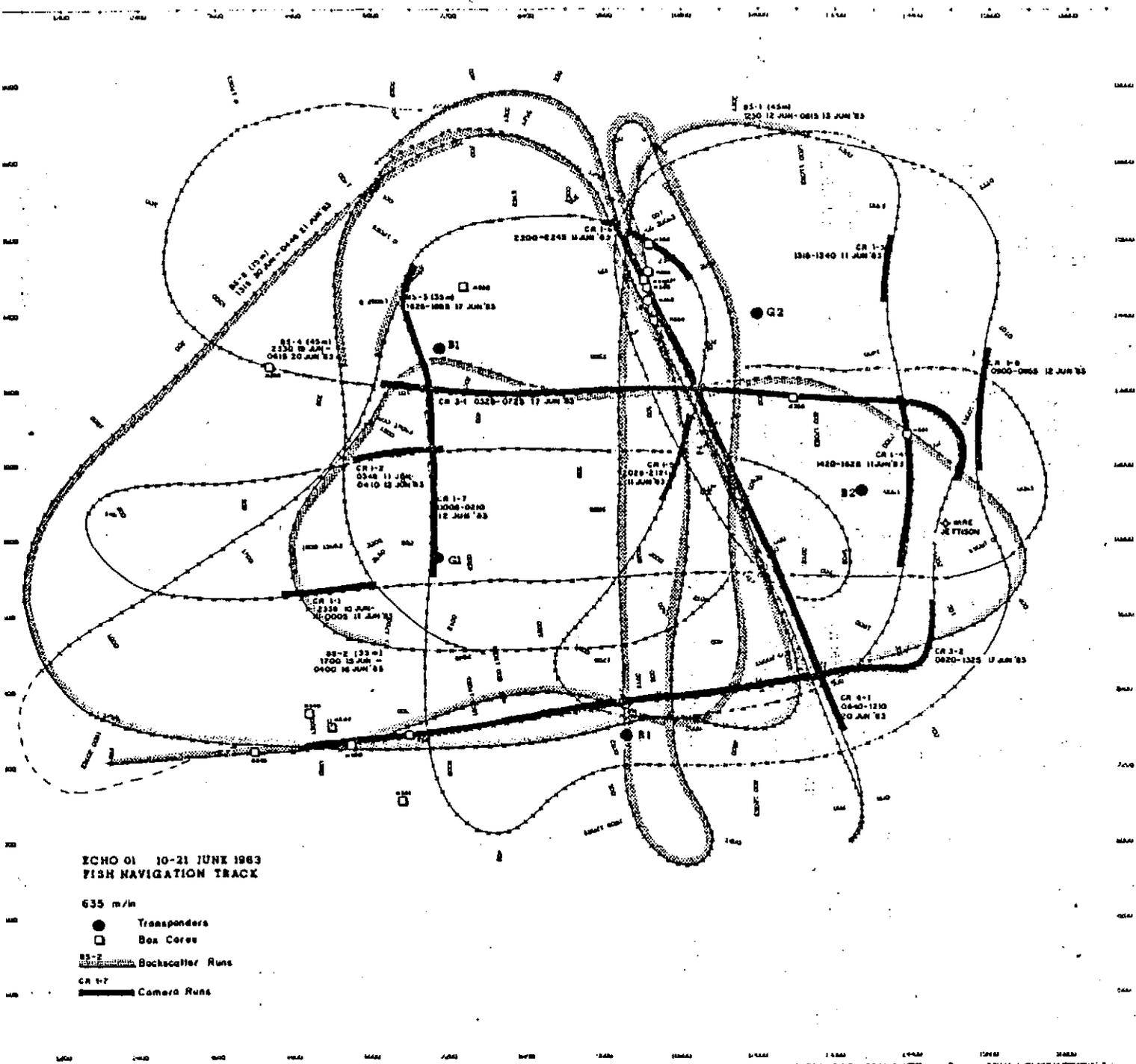


Fig. 23. Trajet de l'engin remorqué "Deep Tow Instrumentation System" annoté notamment de la localisation des traits photographiques et des échantillonnages sédimentaires (carottages). Les coordonnées sont à l'Est et au Nord de la latitude $14^{\circ}34'N$ et de la longitude $125^{\circ}30'W$.

un paysage de collines abyssales interrompu par des groupes de seamounts et de petits escarpements (figure 22). Ces collines abyssales ont 10 à 15 m de haut et sont alignées parallèlement à l'axe d'accrétion se trouvant à plus de 200 km à l'Est.

La zone parcourue par le Deep Tow est limitée par des dépressions à l'Est et à l'Ouest par une

région centrale aplanie, descendant en pentes faibles vers l'Est. Celles-ci sont plus raides au Sud où le terrain est plus accidenté résultant probablement d'une activité volcanique ancienne. Le trajet du Deep Tow et les positions des prélèvements sédimentaires sont situés à l'Est et au Nord de la latitude 14°34'N et de la longitude 125°30'W comme l'illustre la figure 23 Les sédiments datent de l'Oligocène (25 Ma) pour les plus anciens et du Miocène pour la couche supérieure (Heath et van Andel, 1973).

Sur ce site ont été analysées les données faunistiques de trois types de faciès déjà étudiés sur le site de Nixo 45 : le faciès O, le faciès B 45% et le faciès C 40%, sur une surface totale d'environ 12.400 m². Ces faciès se distinguent par le fait que sur le site de Nixo 45, les faciès C et B sont situés sur des sédiments récents datés du Plio-Quaternaire, alors que sur le site d'Echo I ces faciès se trouvent associés à des sédiments plus anciens datant du Miocène.

Concernant les caméras, deux types d'objectifs ont été utilisés : un téléobjectif de 70 mm et un grand angle de 50 mm, donnant ainsi des informations complémentaires pour chaque photographie. En effet l'altitude de prise de vues était généralement trop élevée (variant entre 7,3 et 9,8 m) pour distinguer la petite faune, mais a néanmoins permis de dénombrer les grandes formes et l'activité biopertubatrice sur le fond tels que les tumuli. Le téléobjectif permet de distinguer la mégafaune sur de plus petites surfaces. Les photographies ont été prises à intervalles réguliers variant entre 7 et 26 secondes et les surfaces photographiées ont été calculées en appliquant la formule suivante :

$$\text{Surface objet} = \frac{\text{surface image} \times H^2}{n^2 \times (\text{ focale objectif})^2}$$

(avec : H: hauteur de la caméra sur le fond; n: indice de réfraction de l'eau de mer)

Traitement quantitatif des photographies prises par l'Epaulard, le RAIE et le Deep Tow

Les surfaces photographiées par l'Epaulard sont contiguës. L'archivage des données a été mené en utilisant le logiciel développé dans le cadre d'un projet d'étude de la répartition spatiale de la mégafaune photographiée *in situ*. Ce logiciel réalisé par M. Claquin (IFREMER) et réalisé par Sibuet (1987) permet l'enregistrement des informations codées : le numéro de trait Epaulard, l'heure, la profondeur, l'altitude de la caméra, le type de faciès nodulifère et sédimentaire, le pourcentage de couverture de nodules ainsi que l'identité et la fréquence des taxons repérés sur chacune des photographies sont enregistrés de façon systématique. Ce traitement informatique somme par incréments successifs les surfaces de chaque photographie calculées à partir des altitudes de la caméra. A partir de cet archivage, un traitement par tableur (Excel) a été réalisé pour faire les analyses et faciliter les traitements graphiques. Les densités par hectare des taxons, le pourcentage relatif de chaque taxon à l'intérieur des différents échantillonnages photographiques, les sommations par quadrats pour les analyses multivariées et pour le calcul des indices de dispersion ainsi que de nombreux résultats intermédiaires comme le regroupement des taxons par groupes trophiques et

fonctionnels ou par embranchement ont pu être réalisées.

Le traitement des données par une méthode multivariée, l'analyse des correspondances, ont été réalisés grâce à l'aide de M. Jézéquel, (DRV/RH, IFREMER) qui a opéré la mise en forme matricielle des données-sources, le dictionnaire des variables et les procédures de passage sur le compte acoustique du réseau X25 de l'IFREMER ouvrant l'accès au calculateur CYBER 992-31, construit par Control Data Corporation (CDC). L'accès au CDC a permis l'utilisation du logiciel SPAD.N (Système Portable pour l'Analyse des Données) et de l'éditeur EDIF afin de mener une analyse des correspondances et de représenter graphiquement les résultats. En effet, ce logiciel est conçu pour l'utilisation des méthodes de la statistique descriptive multidimensionnelle et essentiellement pour l'analyse de grands tableaux de données.

**ANALYSE
QUALITATIVE**

ANALYSE QUALITATIVE DES ASSEMBLAGES EPIBENTHIQUES DE LA FAUNE DE CLARION-CLIPPERTON

Laudata sii, Diversita
delle creature, sirena
del mondo

Maia, Laus vitae, G. d'Annunzio

Ainsi qu'exposé dans le chapitre décrivant les stratégies de dépouillement, la définition des assemblages épibenthiques commence par la constitution d'une base de référence, d'un atlas taxinomique annoté des observations et réflexions faites, lors de cette étude, sur la morphologie, l'éthologie et le comportement trophique de chaque taxon représenté photographiquement. De plus des informations comparatives ont été recueillies sur la distribution géographique des taxons reconnus sur des données photographiques provenant de zones abyssales extérieures à la zone de Clarion-Clipperton. Ces données proviennent de sites localisés d'une part dans le bassin du Pérou, Pacifique Sud-Est (Tilot, 1989) et d'autre part en Atlantique dans le golfe de Gascogne. La littérature a ensuite été consultée afin d'extraire une série d'hypothèses d'identification qui ont ensuite été confrontées à l'avis de spécialistes internationaux (cf. Annexe 1). Les hypothèses d'identification retenues ont ensuite été commentées en fonction des observations faites à partir des données photographiques de même qu'étayées par des informations trouvées dans la littérature telles que les distributions bathymétriques et géographiques.

Les résultats de cette analyse qualitative sont présentés ici à titre d'exemple (étant donné l'importance de la base de référence) pour l'embranchement particulier des échinodermes. En effet, le choix s'est porté sur cet embranchement car il est particulièrement bien disposé à l'analyse photographique. En effet, ses membres ont en général une taille bien visible et des formes bien reconnaissables. En outre les échinodermes sont connus comme un des groupes le mieux représenté dans le domaine abyssal (Zenkevitch et Birstein, 1956; Hansen, 1967, 1975; Belyaev, 1972; Cherbonnier et Sibuet, 1973; Sibuet, 1974, 1984, 1987; Laubier et Sibuet, 1979) ainsi que le plus étudié (Pawson, 1976, 1977; Gage et al., 1984; Lampitt et Billett, 1984; Pawson et Foell, 1984; Harvey et Gage, 1988). L'importance de cet embranchement est bien illustrée par son abondance et sa diversité (Alton, 1966; Sibuet, 1974; 1984) ainsi que par sa biomasse (Zenkevitch, 1963; Filatova, 1969). Les échinodermes semblent s'être bien adaptés au domaine abyssal (Haedrich et al., 1980; Sibuet et Lawrence, 1981; Ohta, 1983; Sibuet, 1984, 1987; Billet et al., 1988).

L'embranchement des échinodermes est généralement représenté par la classe dominante des holothuries (Carney et Carey, 1982; Sibuet, 1987) dont une fraction s'est adaptée à une vie mésopélagique (Barnes et al., 1976; Pawson, 1976, 1985; Sibuet, 1979; Billett et al., 1984; Ohta, 1985; Pawson et Foell, 1986; Miller, 1988; Miller et Pawson, 1989, 1990) comme les observations de cette étude l'ont confirmé tant sur les espèces décrites dans la littérature que sur des espèces

considérées jusqu'alors comme purement benthiques.

Les échinodermes de la zone de Clarion et de Clipperton

Les échinodermes observés sur la zone d'étude sont présentés ici sous la forme d'un atlas photographique annoté d'un commentaire pour chaque taxon. Ce commentaire est présenté selon l'ordre suivant :

- une description morphologique;
- une description de l'éthologie (comme les comportements de locomotion, les pistes créées et/ou les mouvements natatoires, les comportements trophiques observés...);
- l'observation des préférences édaphiques (le taxon est-il observé sur un faciès particulier ?);
- l'observation des préférences hydrologiques (orientation par rapport aux courants);
- les hypothèses d'identification proposées en accord avec les spécialistes internationaux de chaque embranchement (cf. annexe 1);
- les informations extraites de la littérature sur la description;
- la distribution bathymétrique et géographique du taxon observé;
- les observations comparatives sur la distribution du taxon en dehors de la zone d'étude (présence notée dans le bassin du Pérou ou dans le golfe de Gascogne);
- Quelques réflexions sur les idées précédentes peuvent conclure chaque commentaire.

Sur base des hypothèses d'identification pour chaque taxon observé, les tableaux 5,6,7,8,9 ont été constitués et présentés à la fin de chaque classe abordée afin de synthétiser les informations extraites de la littérature sur des espèces échantillonnées aux abords ou dans la zone de Clarion-Clipperton. Ainsi sont présentés pour chaque espèce identifiée les auteurs et les dates de l'identification, les distributions bathymétrique, géographique et les conditions édaphiques sur lequel l'espèce a été échantillonnée. La dernière colonne présente les codes donnés aux taxons identifiés ainsi que le nom des spécialistes ayant concouru aux propositions d'identification des taxons observés.

Cette façon de procéder à des identifications uniquement à partir de la description d'organismes observés in situ a déjà fait l'objet (de façon moins exhaustive) à des publications.(Macurda et Meyer, 1976; Roux, 1980; Pawson, 1983; Ohta, 1985; Pawson et Foell, 1986; Fujita et al., 1987; et Miller et Pawson, 1990).

Les crinoïdes

CRI 1 (Figure 24)

Ce taxon a souvent cinq (figure 24) ou un multiple de cinq bras sur lesquels on peut parfois distinguer des pinnules. Ses bras mesurent entre 10 et 20 cm (Ici le bras le plus long a 20 cm). Sur la



Fig. 24. CRI 1: ? *Fariometra parvula* (Hartlaub, 1895).

figure 24, la couronne de bras est en position étalée en "feeding net" (récolte par piégeage des particules alimentaires). Ce taxon a aussi été observé en train de se déplacer par mouvements alternés des bras. On pourrait considérer la trace en étoile située un peu plus bas sur la figure 24 comme ayant été produite par cet organisme.

Ce taxon est observé sur les faciès nodulifères ainsi que sur des substrats purement sédimentaires comme représenté sur la figure 24.

En se rapportant à la littérature (Carpenter, 1888; Hartlaub, 1895; Clark, 1923, 1967) et selon l'avis des spécialistes, ce crinoïde libre appartiendrait à la famille des Antedonidae, de l'ordre des Comatulidés, de la sous-classe des articulata et de la classe des crinoïdes. Ainsi l'hypothèse d'identification taxinomique pour cette comatule serait *Fariometra parvula* (Hartlaub, 1895), d'après les échantillons identifiés par Hartlaub (1895) et Clark (1923, 1967) entre les latitudes de 32°N et 2°N de l'Est Pacifique, à des profondeurs variant entre 589 m et 1969 m et sur des substrats à boues vertes et des vases à globigérines. La famille des Antedonidae est représentée en Atlantique et dans le Pacifique entre 1200 et 5000 m (Carpenter, 1888).

CRI 2 (Figures 25 a,b)

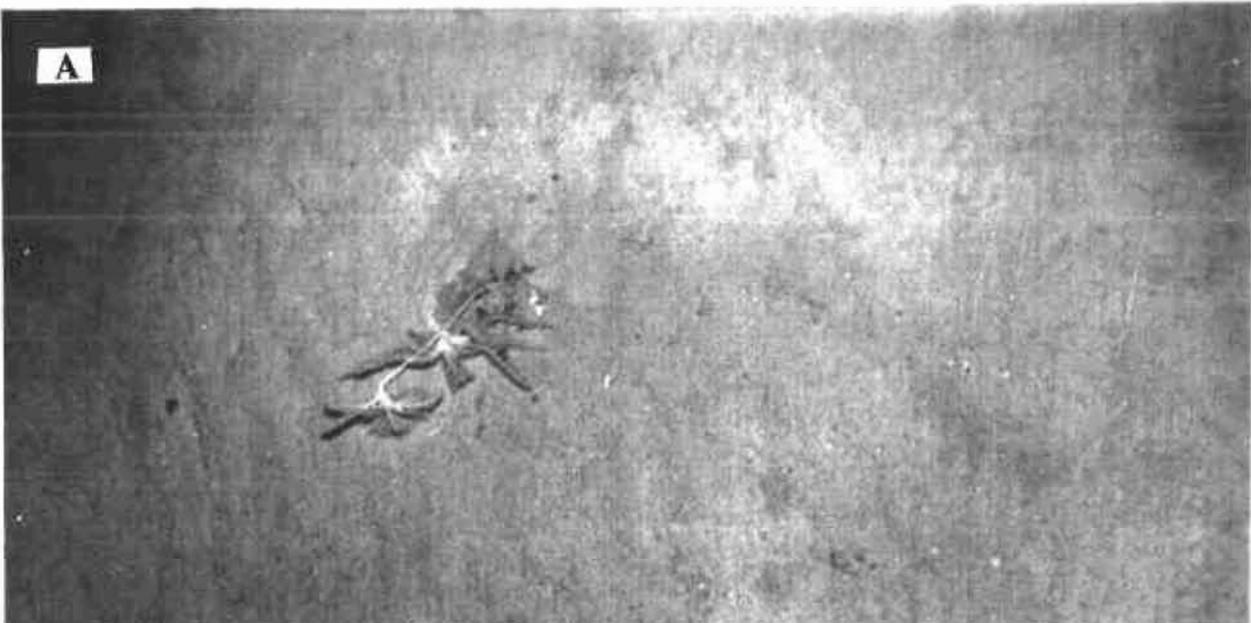
Ces crinoïdes sont de couleur jaune orangée d'après les photographies prises du Nautilé lors de Nixonaut en 1988. Leur couronne ouverte formée de 10 bras pinnulés de 20 cm de diamètre est parallèle au substrat ou couchée par le courant. Rhéophiles, ils se nourrissent en filtrant passivement les particules en suspension (Roux, 1980). Leur long pédoncule, sur lequel sont souvent fixés de petites actinies ou des cirripèdes, est ancré soit dans du sédiment, soit le plus souvent sur un substrat dur comme des affleurements rocheux ou des nodules.

Les différences morphologiques sont difficiles à reconnaître sur des photographies mais, d'après la littérature (Carpenter, 1884; Clark, 1908; Roux, 1980; Luke, 1982), ces crinoïdes fixés pourraient être *Bathycrinus equatorialis* (Clark, 1908), famille des Bathycrinidae, ordre des Bourgueticrinida. D'après les spécialistes ce pourrait être aussi, vue la difficulté de distinguer la différence par photographie, *Bathycrinus affinis* (Roux, 1980), *Bathycrinus aff. australis* (Roux, 1980), *Rhizocrinus sp.* (Carpenter, 1884) ou *Monachocrinus sp.* (Clark, 1917). Ce dernier a été prélevé à 32°N, dans le Patton Escarpment entre 3600 et 3676 m (Luke, 1982). Ces crinoïdes sont répandus dans l'Atlantique et les océans Indien et Pacifique, et à des profondeurs variables (Carpenter, 1884).

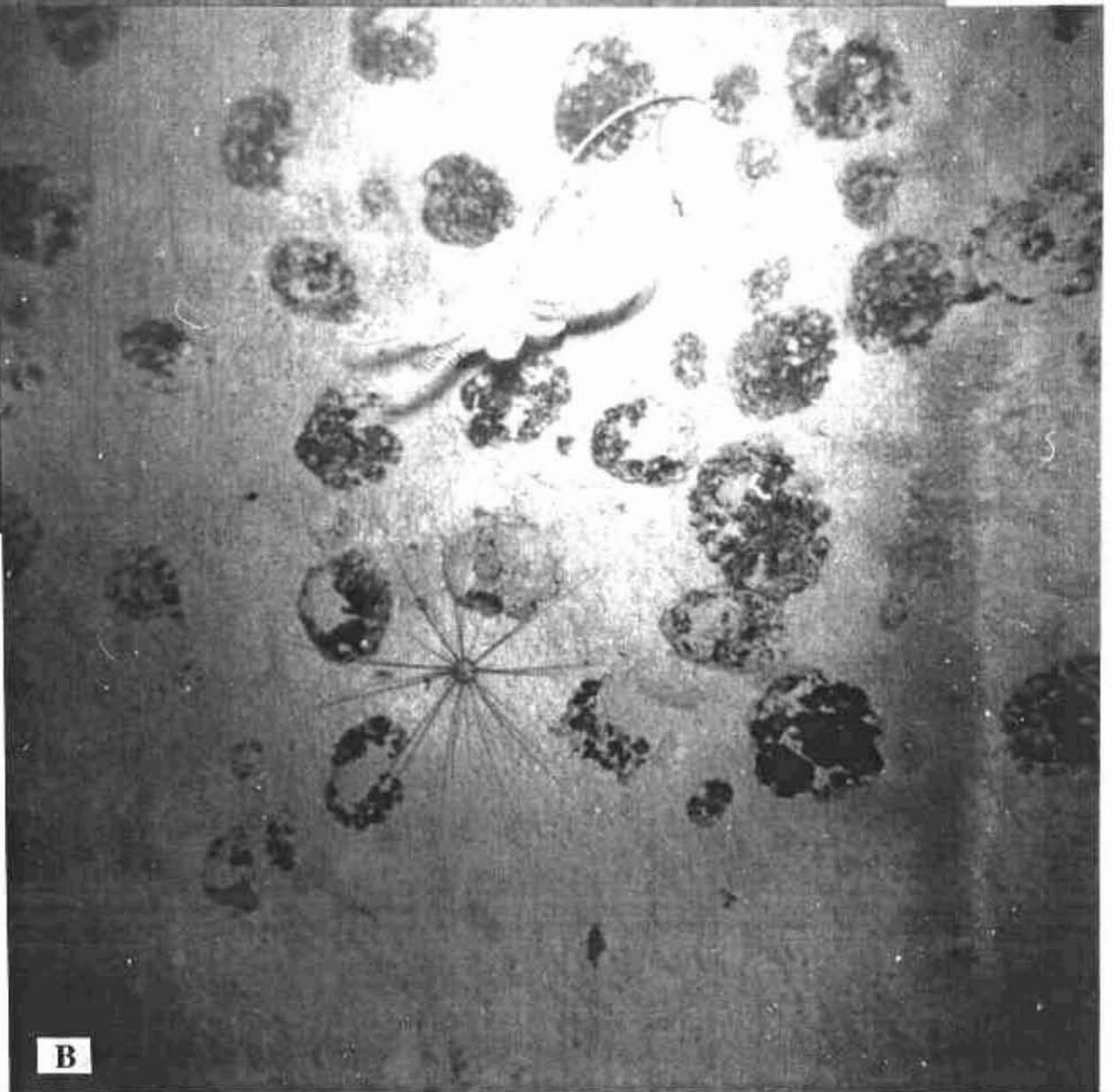
Des Crinoïdes fixés similaires, mais de couleur très sombre et de plus grande taille, sont observés sur des photographies du bassin du Pérou (campagne Discol). L'hypothèse d'identification qui leur a été attribuée est celle d'un membre de la famille des Phrynocrinidés (Clark, 1907). Par contre des Bathycrinidés (*Bathycrinus gracilis*, *Monachocrinus recuperatus*, *Zeuctocrinus gisleni*) identifiés par Roux (1985) dans l'Atlantique NE entre 2000 et 5000 m sont représentés sur des photographies de la campagne Biogas et de la campagne Cymor entre 49°N et 30°N sur la marge continentale du golfe de Gascogne, dans le Nord Est Atlantique.

RECENSEMENT DES CRINOIDES ECHANTILLONNES POUVANT ETRE RENCONTRES DANS LA CCFZ						
Identification taxinomique	Taxon	Auteurs + date de l'identification	Distribution géographique	Distribution bathymétrique	Substrat	Codes des taxons photographiés + hypothèses et auteurs de l'identification
O. Comatulida Fam. Antedonidae	<i>Fariometra parvula</i>	Hartlaub, 1895; Clark, 1923, 1967	Escarpe ment Patton à la Ride Cocos	589-1969	Boues vertes, vases à globigérines	CRI 1 (M. Roux, A. Clark)
O. Bourgueticrinida Fam. Bathyrcrinidae	<i>Bathyrcrinus equatorialis</i>	Roux, 1980	Ride Est Pacifique	4246	-	CRI 2 (A. Clark, M. Roux)
O. Millericrinida Fam. Hyocrinidae	<i>Ptilocrinus sp.</i>	Macurda et Meyer (1976); Roux, 1980	Ride Est Pacifique	2520-2689	Roche	CRI 3 (M. Roux, A. Clark)

Tableau 5. Description des crinoïdes échantillonnées et pouvant être observées dans la zone de Clarion-Clipperton.



A



B

Fig. 25. A-B) CRI 2: ? Famille Phrynocrinoïdés.

CRI 3 (Figure 26)

Ce petit crinoïde fixé sur un pédoncule de 10 cm de haut porte une couronne de 5 bras frangés de longues pinnules. Chaque bras mesure au maximum 5 à 6 cm de long.

Selon les spécialistes et la littérature (Carpenter, 1884; Clark, 1907; Roux, 1980), plusieurs hypothèses sont proposées : *Ptilocrinus sp.* (Clark, 1907), famille des Hyocrinidae, O. Millericrinida. En effet, Macurda et Meyer (1976) décrivent une pinnulation dense particulière à *Ptilocrinus sp.*.

Or certains spécialistes hésitent entre *Hyocrinus sp.* et *Ptilocrinus sp.* (Roux, 1980). Pawson (comm. pers.) propose comme hypothèse *Hyocrinus bethellianus* (Wyville Thomson, 1876) qui a une distribution large allant de l'Atlantique équatorial aux îles Crozet dans l'océan Indien méridional entre 2800 et 3300 m (Carpenter, 1884). Cet hyocrinidé de couleur jaune a un pédoncule lisse composé d'ossicules de carbonate de calcium qui sont allongés en forme d'haltères. Les pinnules décroissent en taille plus on s'approche de l'extrémité distale du bras.

Des Crinoïdes identifiés par Roux (1980) comme étant des *Hyocrinus sp.*, ont été récoltés sur un substrat rocheux dans la ride Est Pacifique à l'Ouest des îles Tres Marias entre 2646 m et 2665 m de profondeur.

Des Hyocrinidae (*Anachalypsicrinus nefertiti*, *Hyocrinus grimaldii*) sont identifiés sur des photographies de la campagne Cymor explorant la marge armoricaine à 2500 m environ de profondeur et de la campagne Biogas dans le golfe de Gascogne aux environs de 3000 m de fond (Roux, 1985).

Le tableau 5 présente les crinoïdes prélevés et identifiés pouvant être observés dans la zone de Clarion-Clipperton.

- Les échinides

OUR 1 (Figures 27 a,b)

Cet échinide présente de longs radioles (ou piquants) légèrement recourbés d'environ 10 cm à 15 cm de long et un corps de 2 à 5 cm environ de diamètre. Sur les images prises par le Nautile, *Plesiadiadema globulosum* paraît violet avec souvent une région plus claire à sa face aborale (saupoudrage de sédiment, réminiscence d'un comportement de camouflage coutumier des espèces littorales?). Ce taxon est observé sur des substrats sédimentaires et nodulifères ainsi que sur les fonds du bassin du Pérou.

En se référant à la littérature (Agassiz, 1898, 1904, 1908; Mortensen, 1903, 1940, 1951; Downey, 1968) et selon l'avis des spécialistes, l'hypothèse d'identification proposée pour ce taxon est : *Plesiadiadema globulosum* (Agassiz, 1898), famille des Aspidodiadematidae, ordre des Diadematoida. C'est un oursin régulier qui partage avec un autre genre, *Aspidodiadema* (Agassiz, 1898) le milieu abyssal des océans Pacifique et Atlantique. Dans le Pacifique *Plesiadiadema*

globulosum a été prélevé entre 8°N et 10°S, entre l'île de Malpelo et Valparaiso à des profondeurs variant entre 2830m et 3900m.

La famille des Aspidodiadematidés a comme caractéristique un test globiforme très fragile, des piquants longs et cassants (souvent sur certaines photographies les échinides ont des radioles plus courts à certains endroits, probablement cassés et en cours de régénération). Les radioles du côté adoral au contact du benthos sont terminés par une ventouse en forme de massue servant à la locomotion tandis que ceux de la face aborale se terminent en pointe et se spécialisent dans des rôles respiratoire et tactile (Cuénot, 1948). On peut inférer par la présence d'une faible ombre portée adjacente à l'animal que celui-ci est surélevé sur ses radioles adoraux.

Il est possible d'observer sur la figure (27b) l'activité bioturbatrice de ces radioles oraux sur le substrat découvrant ainsi un sédiment plus clair, témoignage d'un comportement trophique non sélectif de OUR 1 ingérant aussi bien du sédiment que des détrit.

OUR 2 (Figure 28)

On observe ici une piste très sinueuse pouvant être créée par un animal vivant sous le sédiment. Des pistes similaires sont identifiées dans le bassin du Pérou comme ayant été créées par des échinides irréguliers.

Pawson et Foell (1983) ont identifié un échinide prélevé dans la région de Clarion-Clipperton à 5000 m de profondeur. Cet échinide irrégulier a un squelette oval fragile avec une région déprimée sur la face aborale entourée d'une bande brune étroite bien définie. Cette région déprimée contient des podia à disques terminaux dont la fonction serait assez proche des podia ramoneurs de nombreux spatangues fouisseurs qui construisent une cheminée de communication entre l'eau libre et le terrier (Smith, 1980). Cet échinide irrégulier a été identifié comme *Aceste ovata* (Agassiz et Clark, 1907), famille des Aeropsidae, subordre des Aphisternata, ordre des Spatangoida. Il a été récolté dans le bassin du Pérou, près de Hawaii, au large du Japon et dans l'océan Indien à des profondeurs variant entre 450 m et 4800 m (Koehler, 1914). Comme cet oursin a un mode de vie endobenthique, on ne peut voir que lorsqu'il est mort son squelette blanc gisant partiellement sur le sédiment. Celui-ci pourrait ressembler alors à un spongiaire de forme ovoïde.

Les spatangoïdes sont des oursins en forme de coeur mangeurs de vases ou à régime microphage. Leurs piquants sont très nombreux et petits. La famille cosmopolite des Aeropsidae est exclusivement abyssale et bathyale. Elle ne comprend que deux genres *Aeropsis* et *Aceste* prélevés notamment dans le golfe de Gascogne (Cuénot, 1948; David et Sibuet, 1985).

Le tableau 6 montre les échinides réguliers et irréguliers identifiés et pouvant être observés dans la région de Clarion-Clipperton.



Fig. 26. CRI 3: ? *Ptilocrinus* sp. (Roux, 1980).

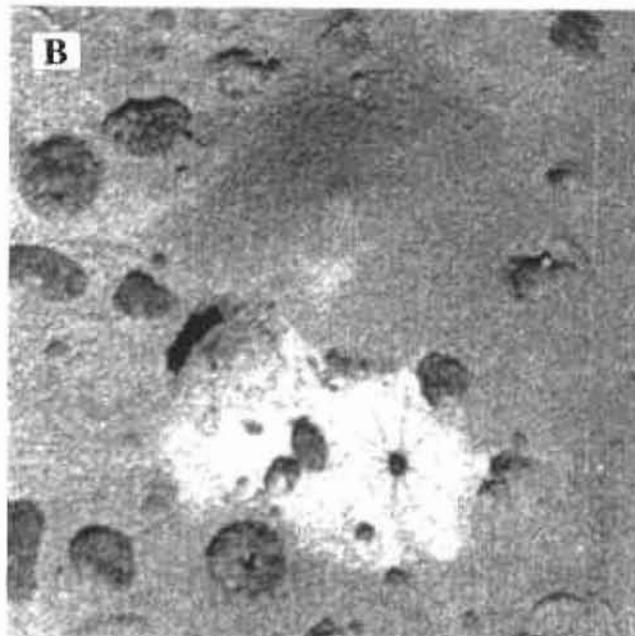
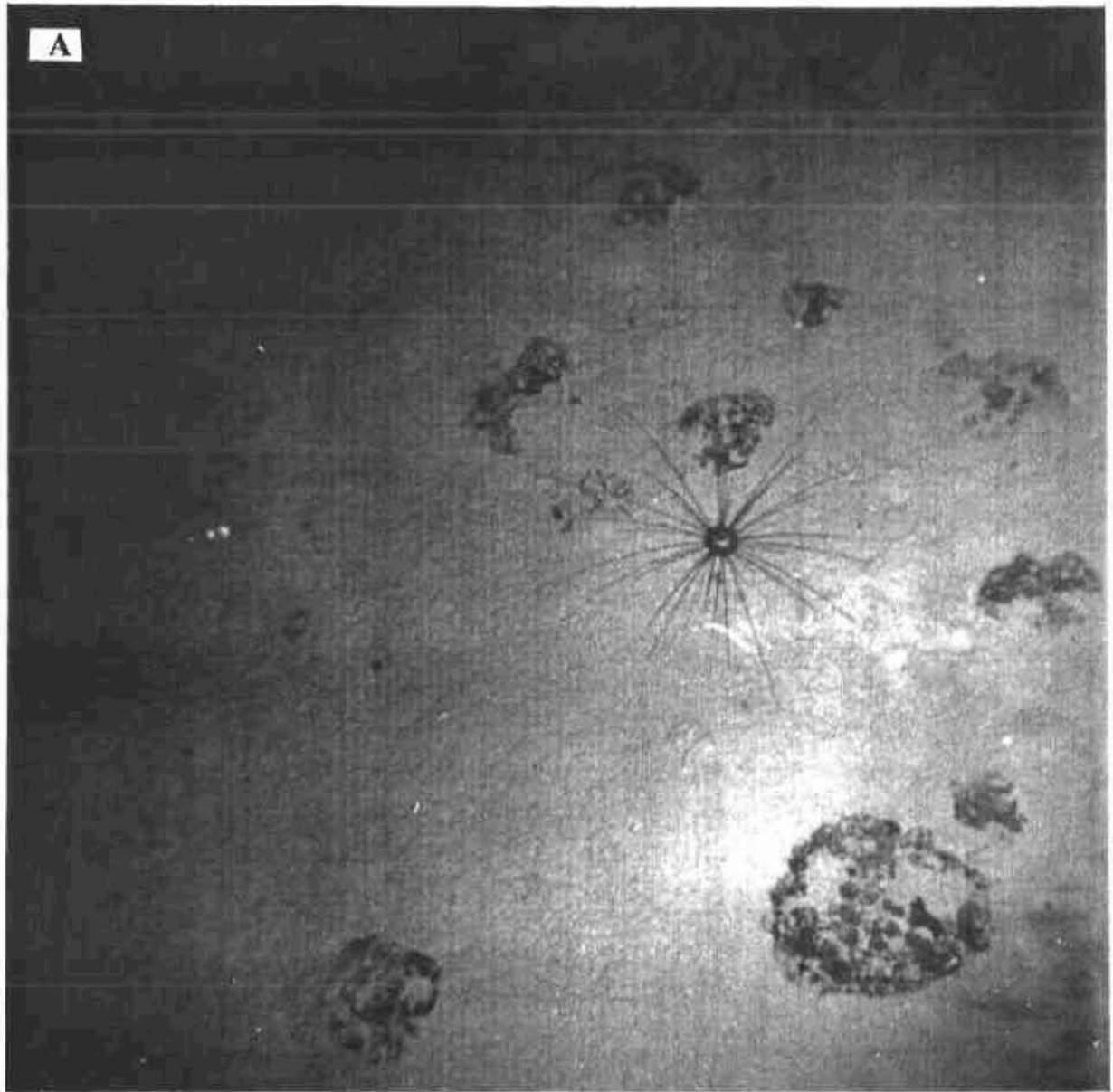


Fig. 27. A-B) OUR 1: ? *Pleisiodiadema globulosum* (Agassiz, 1898).

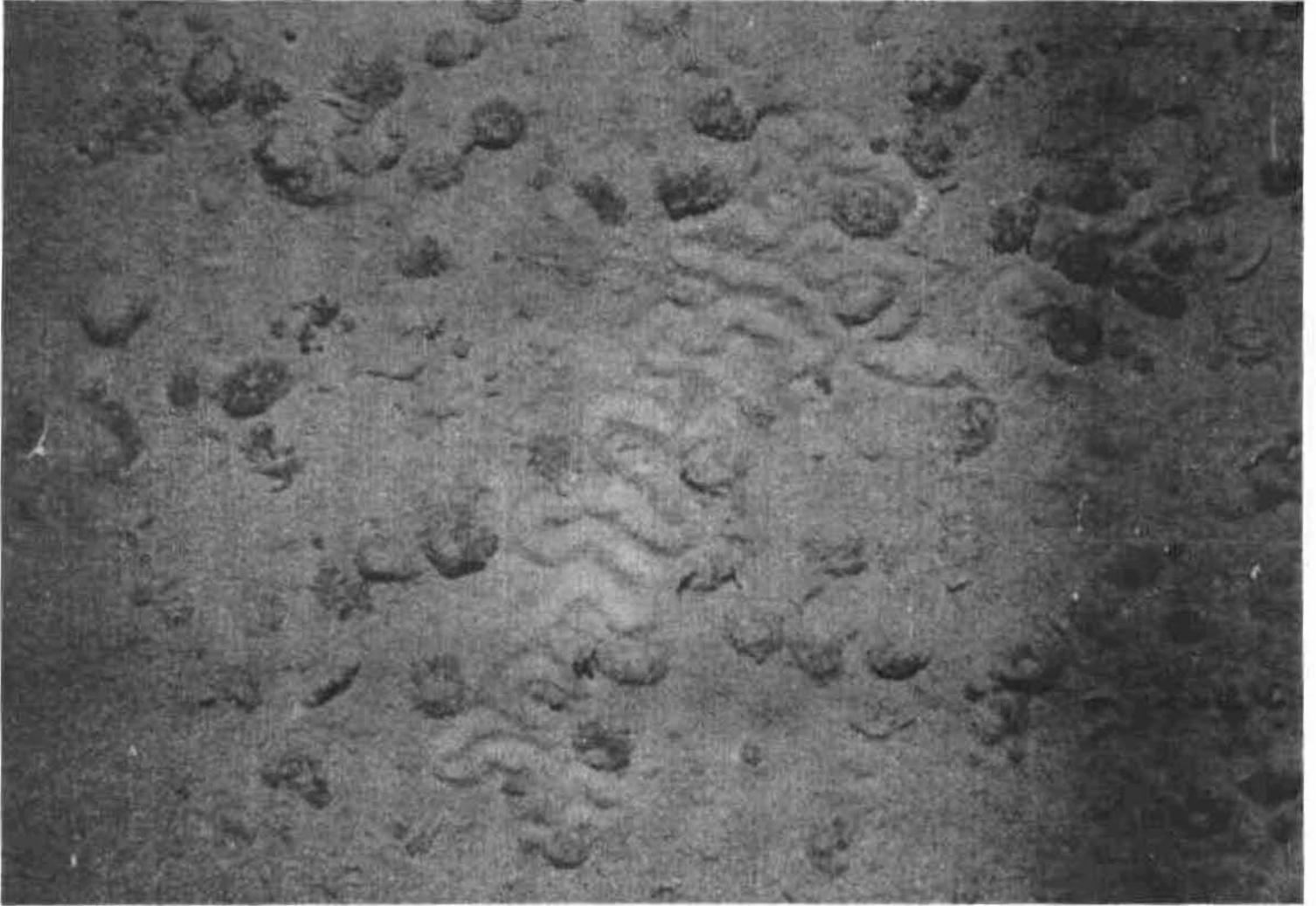


Fig. 28. OUR 2: ? Traces d'un échinide irrégulier

RECENSEMENT DES ECHINIDES ECHANTILLONNES POUVANT ETRE RENCONTRES DANS LA CCFZ						
Identification taxinomique	Taxon	Auteurs + date de l'identification	Distribution géographique	Distribution bathymétrique	Substrat	Codes des taxons photographiés + hypothèses et auteurs de l'identification
O. Cidaroida Fam. Cidaridae	<i>Aporocidaris milleri</i>	Agassiz, 1898	Alaska, Galapagos, Antarctique	300-3937	Boues vertes, sables fins, vases vertes à diatomées et globigérines	possible CCFZ
O. Echinothurioida Fam. Echinoturiidae	<i>Tromikosoma hispidum</i>	Agassiz, 1898	Guadeloupe, ride Galapagos (30°N-4°S)	1820-2763	Boues vertes, sables, roche, vases grises à globigérines	possible CCFZ
O. Echinothurioida Fam. Echinoturiidae	<i>Tromikosoma panamense</i>	Agassiz, 1898	Fosse Cedros, ride Malpelo	2054-3334	Vases vertes	possible CCFZ
O. Diadematoida Fam. Diadematidae	<i>Kamptosoma asterias</i>	Agassiz, 1881	Bassin Mazatlan, fosse du Perou	2988-4950	Boues grises	possible CCFZ
O. Diadematoida Fam. Aspidodiadematidae	<i>Pleisiodiadema globulosum</i>	Agassiz, 1898	Ride Malpelo, Valparaiso	2830-3900	Boues vertes, vases vertes	OUR 1 (D. Pawson)
O. Diadematoida Fam. Aspidodiadematidae	<i>Pleisiodiadema horridum</i>	Agassiz, 1898	Ride Cocos/Malpelo/Galapagos	1625-3241	Vases vertes à globigérines, boues vertes, sables, roche	possible CCFZ
O. Spatangoida sub O. Aphisternata Fam. Aeropsidae	<i>Aceste orata</i>	Agassiz et Clark, 1907	Bassin du Pérou, Hawaii, Japon, Océan Indien	450-4800	Enfouis dans les sédiments	OUR2 (D. Pawson)
O. Spatangoida sub O. Aphisternata Fam. Hemiasteridae	<i>Hemiaster tenuis</i>	Agassiz, 1898	Golfe de Panama	980-4027	Boues volcaniques fines, boues vertes, vases vertes	possible CCFZ

Tableau 6. Description des échinides échantillonnées et pouvant être observées dans la zone de Clarion-Clipperton.

O. Spatangoida sub O. Aphisternata Fam. Schizasteridae	<i>Brisaster latifrons</i>	Agassiz, 1881, 1898, 1901	Mer de Bering, Galapagos	1900-2817	Boues vertes, sable, vases à globigérines, siltés	possible CCFZ
O. Spatangoida sub O. Aphisternata Fam. Aeropsidae	<i>Aeropsis fulva</i>	Agassiz, 1898	Mer de Bering, Pacifique W	1455-5200	Boues vertes fines, vases vertes	possible CCFZ
O. Spatangoida sub O. Aphisternata Fam. Brissidae	<i>Brissopsis pacifica</i>	Agassiz, 1898	Ile Manta, Hawaii, Indo-Pacifique W	3279	Boues bleues et vertes, silt, sables, argiles	possible CCFZ
O. Spatangoida sub O. Aphisternata Fam. Loveniidae	<i>Echinocardium cordata</i>	Pennant, 1777; Gray, 1851, 1855	Bassin Conception, Atlantique, Pacifique W, Méditerranée	0-4900	Boues, sables, vases grises, shale	possible CCFZ
O. Spatangoida sub O. Aphisternata Fam. Loveniidae	<i>Homolampas fulva</i>	Agassiz, 1879	Fosse d'Amérique Centrale, Pacifique C	3665-4500	Vases grises à globigérines	possible CCFZ
O. Spatangoida sub O. Holasterina Fam. Urechinidae	<i>Urechinus loveni</i>	Agassiz, 1898; Agassiz et Clark, 1907	Mer de Bering, Pacifique N, Guatemala	1571-3710	Boues, vases à globigérines, argiles bleues	possible CCFZ
O. Spatangoida sub O. Holasterina Fam. Urechinidae	<i>Urechinus naresianus</i>	Agassiz, 1879	Bassin de Californie, Chili, Antarctique, Atlantique, Pacifique N	755-4400	Vases à globigérines, boues	possible CCFZ
O. Spatangoida sub O. Holasterina Fam. Pourtalesiidae	<i>Cystocrepis setigera</i>	Agassiz, 1898	Fosse d'Amérique Centrale	2875-3436	Vases vertes à globigérines, boues	possible CCFZ
O. Spatangoida sub O. Holasterina Fam. Pourtalesiidae	<i>Pourtalesia tanneri</i>	Agassiz, 1898	Bassin de Guayamas, Atlantique N	1450-2454	Boues, bleues, vases à globigérines	possible CCFZ

Tableau 6 (suite). Description des échinides échantillonnées et pouvant être observées dans la zone de Clarion-Clipperton.

Les ophiurides

OPH 1 (Figures 29 a,b)

Ce taxon de 6-14 cm de diamètre a un disque central plat et 5 bras grêles 4-5 fois plus longs que le disque central. Ces ophiurides aux disques très blancs sont observés aussi bien sur les affleurements rocheux que sur des sédiments nodulifères ou non.

En accord avec les spécialistes et en se référant à la littérature (Lyman, 1882; Lütken et Mortensen, 1899; Clark, 1915; Koehler, 1922; Downey, 1969) : *Ophiomusium armatum* (Koehler, 1922), famille des Ophiuridae, sous-ordre des Chilophiurina, ordre des Ophiurida, sous classe ophiuroidea, classe stelleroidea. En effet, les membres de la famille des ophiuridae sont relativement grands avec des bras déliés et longs. Cette famille présente les caractères des ophiurides vrais dont les bras ne sont jamais ramifiés et ne se déplacent facilement que dans un plan horizontal. Au sein de cette famille les caractères spécifiques de discrimination ne sont visibles qu'au microscope. Ces ophiurides font partie des formes les plus anciennes datant de l'Ordovicien. Les membres de la famille des ophiuridae sont cosmopolites dans le milieu abyssal avec notamment plus de 30 espèces pour le genre *Ophiomusium*. D'après les spécialistes, cette ophiure pourrait aussi bien être du genre *Ophiomusium*, famille des Ophiuridae ou du genre *Amphiophiura*, famille Amphiuridae ou des *Ophiura* ou *Stegophiura* (quoique *Ophiomusium* ait des bras plus longs), car ces ophiurides se ressemblent beaucoup superficiellement.

Le comportement trophique de ces ophiures abyssaux varie en fonction de la littérature. En effet, ces ophiurides ingèreraient sélectivement des détritits et des sédiments (David et Sibuet, 1985) alors que Litvinova et Sokolova (1971) et Pearson et Gage (1984) les considèrent comme des euryphages (omnivores) non sélectifs, mobiles et opportunistes se nourrissant de toute proie ou détritits trouvés sur leur passage. En revanche d'après Sokolova (1972), les ophiuroïdes abyssaux cosmopolites sont essentiellement carnivores, en particulier les espèces "semi-microphages". Tandis que selon Fell (1961), certaines ophiuroïdes seraient suspensivores d'après des observations sur les ophiuroïdes antarctiques produisant un filet de mucus tendu entre les épines des bras afin de piéger le petit necton transporté par mouvements des flagellés vers la bouche. Il existe une autre façon d'être suspensivore, comme dans le cas décrit par Fujita et Ohta (1988) de certaines ophiuroïdes associés à des gorgonaires afin de capturer les particules en suspension transportées par les courants. En effet sur la zone d'étude de Clarion-Clipperton on observe fréquemment une association des ophiurides avec des spongiaires de type *Hyalonema*, accrochés à leurs longs pédoncules. Ceci argumenterait l'hypothèse émise par Fujita et Ohta (1988) d'un régime trophique suspensivore adopté par les ophiuroïdes de Clarion-Clipperton.

OPH 1' (Figures 30 a,b)

Cet ophiure serait, d'après les spécialistes, une version sombre appartenant au même genre que le taxon précédent, *Ophiomusium armatum* (Koehler, 1922). Il paraît plus petit, délié et

difficilement identifiable sur photographie.

Un autre ophiure : *Amphiophiura convexa* (Lyman, 1878), famille des Ophiuridae, sous ordre des Chilophiurina, ordre des Ophiurida a été identifié sur la zone de Clarion-Clipperton (Pawson et Foell, 1983). Cet ophiure est caractérisé par des bras courts, s'effilant rapidement, munis de trois petites épines de chaque côté de leurs jointures. La surface aborale du disque central est constitué de grandes plaques entourant une large plaque centrale unique. Cet ophiure en général de petite taille est difficilement détecté sur photographie. De plus, il vit généralement sur ou enseveli à proximité de l'interface eau-sédiment. Il a été prélevé dans de nombreuses stations de l'Atlantique Nord, de la partie occidentale de l'océan Indien et de la mer d'Arabie à des profondeurs variant entre 1997 m et 6810 m (Lyman, 1882; Bortsch, 1983; Vadan et Guille, 1984).

Le tableau 7 décrit les ophiurides ayant été prélevés et identifiés dans la zone d'étude.

- Les astérides

AST 1 (Figures 31 a,b)

Cette astéride a 12 cm environ de diamètre, de gros bras quasi cylindriques sans épines marginales, un disque légèrement proéminent et une apparence un peu rugueuse. Sur certaines photographies, le disque central peut être quelquefois très gonflé par le sédiment ingéré indiquant un comportement trophique détritivore. On observe la plupart du temps ces astérides sur une couverture dense de nodules.

On suggère, en accord avec les spécialistes et en se référant à la littérature (Fisher, 1905, 1911, 1928, 1930; Ludwig, 1905; Clark, 1913, 1923; Madsen, 1951; Downey, 1970; Luke, 1982), que cet individu soit de la famille des Zoroasteridae de l'ordre des Forcipulata, pouvant éventuellement être *Zoroaster hirsutus* (Ludwig, 1905) ou *Zoroaster ophiurus* (Fisher, 1905) comme celles collectées notamment dans la zone de Clarion-Clipperton.

AST 2 (Figures 32 a,b,c)

Cette astéride d'environ 15 cm de diamètre est généralement ensevelie ne laissant apparaître que son disque central proéminent d'environ 5 cm de diamètre. On pourrait attribuer à ces astérides fouisseuses les traces pentaédriques sur les tumuli circulaires à l'intérieur desquels elles seraient enfouies. Des astérides similaires à ce taxon sont observées dans le golfe de Gascogne.

Selon la littérature (Sladen, 1883; Ludwig, 1905, 1907; Fisher, 1955; Madsen, 1961; Luke, 1982; Belyaev, 1985) et en accord avec les spécialistes, cet individu est vraisemblablement une espèce de la famille des Porcellanasteridae, ordre des Paxillosida. Plusieurs espèces sont présentes sur la zone explorée : *Hyphalaster inermis* (Sladen, 1883), *Eremicaster pacificus* (Ludwig, 1905), *Eremicaster crassus gracilis* (Sladen, 1883) et *Thoracaster cylindratus* (Sladen, 1983) (tableau 8).

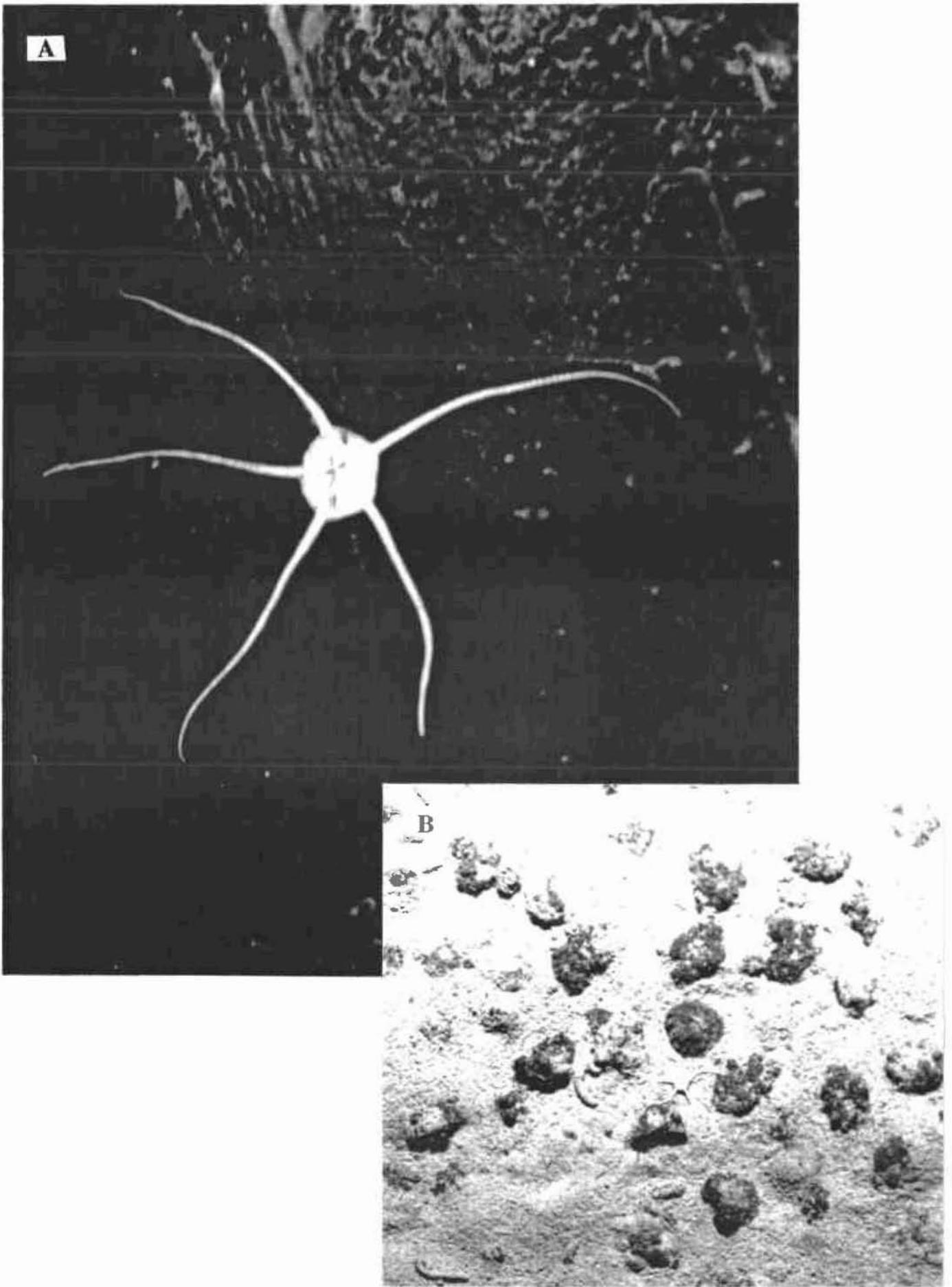


Fig. 29. A-B) OPH 1: ? *Ophiomusium armatum* (Koehler, 1922).

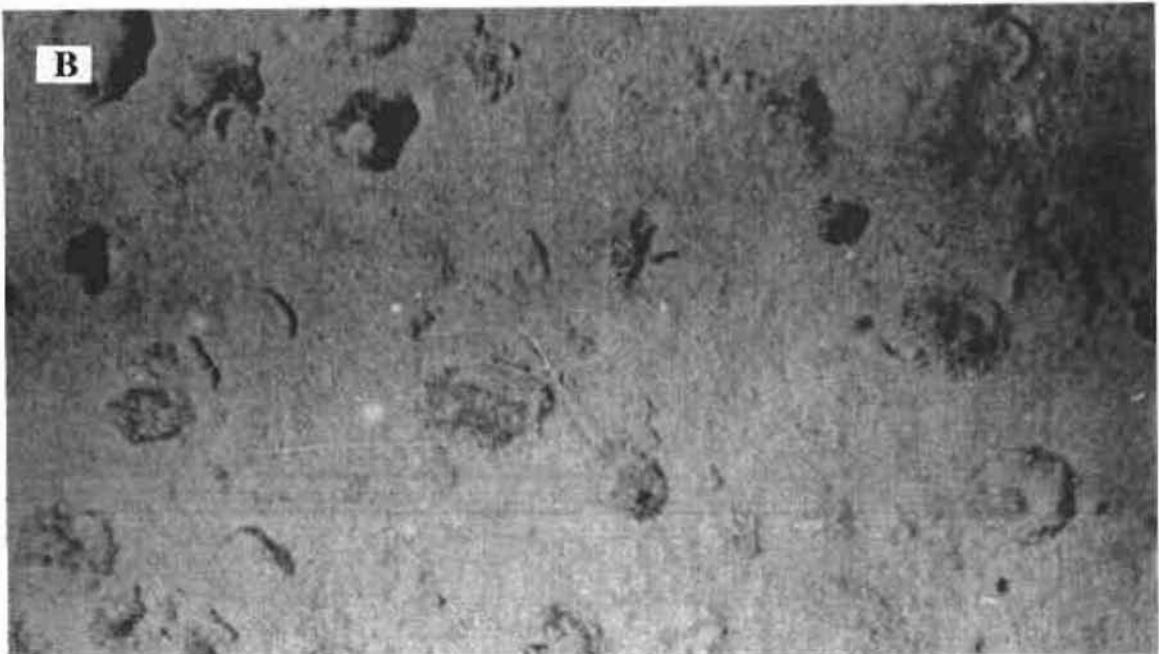


Fig. 30. A-B) OPH 1': ? Version sombre d'*Ophiomusium armatum* (Koehler, 1922).

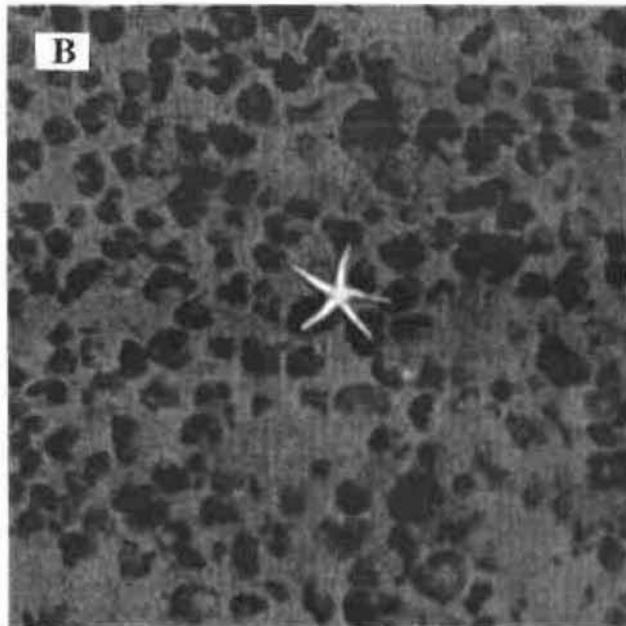
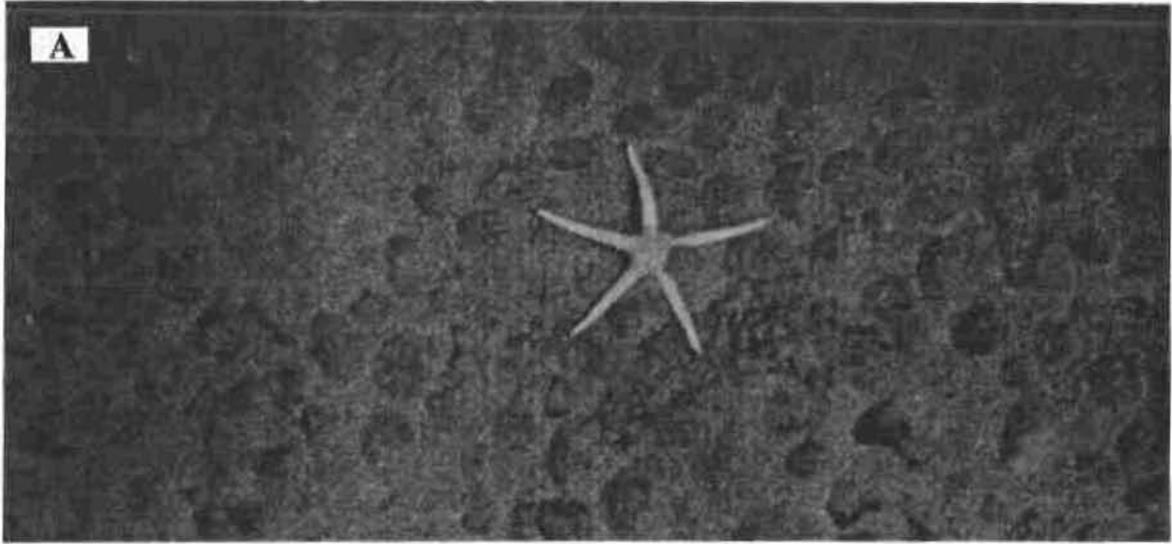


Fig. 31. A-B) AST 1: ? *Zoroaster hirsutus* (Ludwig, 1905).

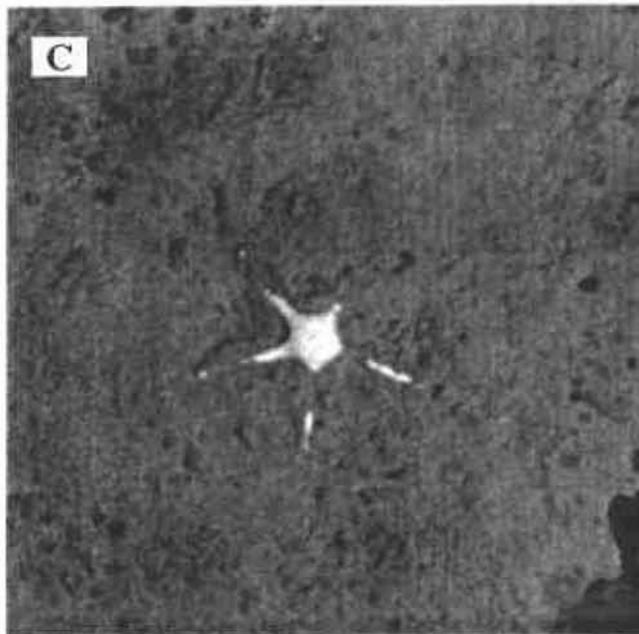
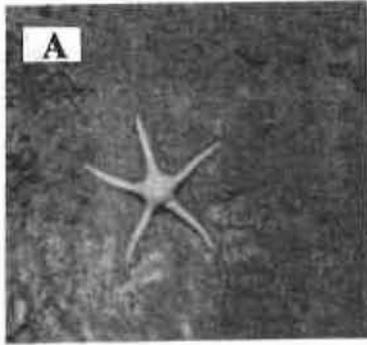


Fig. 32. A-B-C) AST 2: ? *Hyphalaster inermis* (Sladen, 1883).

RECENSEMENT DES OPHIURIDES ECHANTILLONNES POUVANT ETRE RENCONTRES DANS LA CCFZ						
Identification taxinomique	Taxon	Auteurs + date de l'identification	Distribution géographique	Distribution bathymétrique	Substrat	Codes des taxons photographiés + hypothèses et auteurs de l'identification
O. Ophiurida Fam. Ophiacanthidae	<i>Ophiacantha cosmica</i>	Lyman, 1878; Djakonov, 1954 Zenkevitch, 1969	Pacifique (32°N-10°S), Indo-Pacifique, Atlantique N, Antarctique	415-4840	Sables fins et gris, boues vertes	possible CCFZ
O. Ophiurida Fam. Ophiacanthidae	<i>Ophiacantha pacifica</i>	Djakonov, 1954 Zenkevitch, 1969 Lütken et Mortensen, 1899	Pacifique (32°N-0°)	362-2877	Vases vertes, boues, sables	possible CCFZ
O. Ophiurida Fam. Ophiacanthidae	<i>Ophiacantha sentosa</i>	Djakonov, 1954 Zenkevitch, 1969 Lyman, 1978; Parker, 1964	Pacifique (32°N-60°S)	2067-5203	Boues fines et noires, argiles, vases à radiolaires	possible CCFZ
O. Ophiurida Fam. Ophiacanthidae	<i>Ophiolima bairdi</i>	Djakonov, 1954 Zenkevitch, 1969 Lyman, 1883	Pacifique (60°N-14°N)	578-2549	Boues vertes, sables fins et gris, vases à blobigérines, roches	possible CCFZ
O. Ophiurida Fam. Ophiacanthidae	<i>Ophiotoma paucispina</i>	Djakonov, 1954 Zenkevitch, 1969 Lütken et Mortensen, 1899	Pacifique (14°N-0°)	2149-4082	Vases vertes à globigérines, boues vertes, sables, roches	possible CCFZ
O. Ophiurida Fam. Amphiuridae	<i>Amphilepis patens</i>	Djakonov, 1954 Zenkevitch, 1969 Lyman, 1879; Clark, 1911	Alaska, Pacifique (60°N- 60°S)	385-4087	Boues grises, boues vertes	possible CCFZ
O. Ophiurida Fam. Amphiuridae	<i>Amphioplus daleus</i>	Djakonov, 1954 Zenkevitch, 1969 Lyman, 1879	Pacifique (32°N-10°S), Atlantique W	1170-5869	Boues fines et vertes, boues grises, vases vertes	possible CCFZ
O. Ophiurida Fam. Amphiuridae	<i>Amphiura assimilis</i>	Djakonov, 1954 Zenkevitch, 1969 Lütken et Mortensen, 1899	Pacifique (26°N-2°N)	2996-5482	Vases vertes	possible CCFZ

Tableau 7. Description des ophiurides échantillonnées et pouvant être observées dans la zone de Clarion-Clipperton.

O. Ophiurida Fam. Amphiuroidae	<i>Amphiura diomedea</i>	Djakonov, 1954 Zenkevitch, 1969 Lütken et Mortensen, 1899; McClendon, 1909	Pacifique (60°N-4°S), Japon	44-3017	Boues vertes, sable, vases vertes à globigérines, rhabdammina	possible CCFZ
O. Ophiurida Fam. Amphiuroidae	<i>Amphiodia seminuda</i>	Djakonov, 1954 Zenkevitch, 1969 Lütken et Mortensen, 1899	Pacifique (60°N-10°N)	9-4096	Sables noirs, boues vertes, manganèse, cailloutis	possible CCFZ
O. Ophiurida Fam. Ophiuridae	<i>Ophiocten hastatum</i>	Djakonov, 1954 Zenkevitch, 1969 Lyman, 1878; Lütken et Mortensen, 1899	Pacifique (60°N-3°S), Japon, Atlantique E, Océans sud	824-4700	vases à globigérines, boues vertes, rhabdammina	possible CCFZ
O. Ophiurida Fam. Ophiuridae	<i>Ophiomusium lymani</i>	Djakonov, 1954 Zenkevitch, 1969 Thomson, 1873	Pacifique (60°N-60°S), Indo-Ouest Pacifique, Atlantique N	51-2906	Vases jaunes à globigérines, boues vertes, sable, rhabdammina	possible CCFZ
O. Ophiurida Fam. Ophiuridae	<i>Ophiosphalma glabrum</i>	Djakonov, 1954 Zenkevitch, 1969 Lütken et Mortensen, 1899	Pacifique (32°N-60°S)	878-5203	Manganèse, vases à globigérines et radiolaires, boues vertes, sable, rhabdammina	possible CCFZ
O. Ophiurida Fam. Ophiuridae	<i>Ophiotypa simplex</i>	Djakonov, 1954 Zenkevitch, 1969 Koehler, 1897	Pacifique E, Atlantique E, Indien	3652-3811	vases à globigérine	possible CCFZ
O. Ophiurida Fam. Ophiuridae	<i>Ophiura irrorata</i>	Djakonov, 1954 Zenkevitch, 1969 Clark, 1911	Pacifique (32°N-60°S), Indo-Pacifique, Atlantique	405-5869	Vases vertes à globigérines, boues vertes, sable, manganèse, rhabdammina	possible CCFZ
O. Ophiurida Fam. Ophiuridae	<i>Homphiura nexila</i>	Djakonov, 1954 Zenkevitch, 1969	Pacifique (14°N-2°N)	1749-5690	-	possible CCFZ
O. Ophiurida Fam. Ophiolucidae	<i>Ophiernus seminudus</i>	Djakonov, 1954 Zenkevitch, 1969 Lütken et Mortensen, 1899	Pacifique (14°N-60°S)	840-4082	Sables fins, vases à globigérines, argiles, boues vertes	possible CCFZ

Tableau 7 (suite). Description des ophiurides échantillonnées et pouvant être observées dans la zone de Clarion-Clipperton.

Toutefois n'apparaissent pas sur les photographies les caractères morphologiques d'*Hyphalaster inermis* tels que les épines brachiales à l'extrémité arrondie des bras ou les plaques aborales marginales rejoignant les bras à mi-distance (Madsen, 1961). En raison du comportement fouisseur de cet animal rarement à la surface du sédiment, les signes distinctifs de *Thoracaster cylindratus* (Sladen, 1883), les deux plaques marginales uniques dorsales et ventrales au centre de chaque interradius ne peuvent non plus être observés. En fait, une région de la face aborale est maintenue hors du sédiment grâce à la présence des paxilles (constituées par une petite colonne dressée sur une plaque du test et portant à son extrémité libre des piquants rayonnants) qui à tout contact se rapprochent en formant un toit impénétrable (Fell, 1982).

AST 3 (Figure 33)

Cette astéride a un disque assez développé, des bras rigides effilés et terminés en pointe. Le diamètre de cette astéride est d'environ 15 cm. On l'observe surtout sur substrat sédimentaire. Sur la figure 33, on distingue des agrégats le long des bras d'AST 3 qui pourraient être accrochés aux épines bien développées sur trouvant sur les marginales ventrales (Fell, 1982).

Selon les spécialistes et par référence à la littérature (Ludwig, 1905; Fisher, 1910, 1911; Clark, 1913, 1920, 1923; Clark, 1981; Luke, 1982) ce taxon se rapproche de *Pectinaster* sp., un représentant de la famille des Benthopectinidae, de l'ordre des Paxillosida et notamment de *Pectinaster agassizii* (Ludwig, 1905) prélevée dans les environs de la zone d'étude. Une autre espèce de Benthopectinidé, *Benthopecten acanthonotus* (Fisher, 1905) a été également collectée dans la zone de Clarion-Clipperton mais à des profondeurs moindres comme indiqué sur le tableau 8 (Clark, 1981).

AST 4 (Figures 34 a,b,c)

Ce taxon a 5 cm environ de diamètre, un corps pentagonal et un voile membranaire translucide. La plupart du temps cette astéride est observée sur les fonds à couverture nodulifère dense. Elle a une couleur violette sur les photographies recueillies par le Nautille lors de la campagne de Nixonaut. En outre elle est présente sur certaines photographies du bassin du Pérou.

D'après la littérature (Ludwig, 1905; Clark, 1920; Madsen, 1951) et en accord avec les spécialistes, la forme pentaédrique de cette astéride ainsi que la tente marsupiale (membrane translucide) sur la face aborale sont typiques d'un représentant de la famille des Pterasteridae, de l'ordre des Spinulosida. Sur la figure (34c) on peut deviner les longs et fins piquants adambulacraires, perpendiculaires aux bras inclus dans la membrane. En effet au sein de cette famille, à l'exception d'*Hymenaster*, les piquants sur les adambulacraires sous-tendent une membrane palmée formant des ailerons latéraux (Fell, 1982).

AST 5 (Figures 35 a,b,c)

Sur les figures 35 a,b,c, on distingue une astéride relativement rare dans la zone d'étude. Elle

présente une membrane charnue de 5 à 10 cm de diamètre. Des taxons similaires à AST 5 sont recensés dans le bassin du Pérou ainsi que sur les faciès rocheux explorés lors de la campagne Cymor (Nord Atlantique).

En se référant à la littérature (Ludwig, 1905; Clark, 1920; Madsen, 1956) et en accord avec les spécialistes, ce taxon ressemble à *Hymenaster violaceus* (Ludwig, 1905). En effet, les caractéristiques distinctives du genre *Hymenaster* données par Sladen (1889) et Mortensen (1927) sont les suivantes : une membrane supra-dorsale constituée de nombreuses fibres musculaires, des piquants actinaux très développés et recouverts d'une membrane, des piquants adambulacraires libres et non palmés.

Cette astéride aurait un comportement trophique omnivore (détritivore et carnivore) d'après les résultats de l'examen des contenus gastriques des *Hymenaster sp.* et *Hymenaster quadrispinosus* (Fisher, 1905) prélevées à 1600 m et à 2926 m (Carey, 1972). Elle a été également qualifiée comme opportuniste à dominance détritivore comme beaucoup d'organismes abyssaux (Sokolova, 1959). Cette astéride coloniserait des substrats aussi bien sédimentaires que rocheux (Fisher, 1911; Clark, 1920; Madsen, 1951). Sur les photographies de la zone d'étude, cette astéride est observée que sur des substrats nodulifères.

Le tableau 8 indique les différentes espèces d'*Hymenaster* échantillonnées à des profondeurs variant entre 1935 m et 3436 m sur la zone de Clarion-Clipperton : *Hymenaster quadrispinosus* (Fisher, 1905), *Hymenaster gracilis* (Ludwig, 1905) et *Hymenaster violaceus* (Ludwig, 1905).

AST 6 (Figures 36 a,b,c,d)

Ces photographies représentent notamment des astérides blanches caractéristiques à 6 bras, chacun mesurant 5 à 20 cm de long. Les bras sont très fins et nettement distincts du petit disque central conférant au taxon un aspect d'ophiure. Les *Freyella* sont généralement observées en forte abondance arrimées aux nodules. La présence de Brisingidae similaires dans la région du golfe de Gascogne (campagne Biogas) et dans le bassin du Pérou (campagne Discol) est détectée.

En accord avec la littérature (Sladen, 1889; Clark, 1920; Fisher 1928, 1930; Madsen, 1951, 1956) et les spécialistes, l'hypothèse d'identification du taxon AST 6 serait : une astéride du genre *Freyella*, de la famille des Brisingidae et de l'ordre des Euclasterida (Downey, 1986). En effet les *Freyella*, cosmopolites en milieu abyssal, peuvent avoir 6 ou plus de 6 bras. Certains spécialistes avancent l'hypothèse de *Freyella benthophila* (Sladen, 1889; Clark, 1920a) dont la distribution s'étale du Pacifique Est à l'océan Indien en milieu abyssal (Madsen, 1951, 1956; Fisher, 1928, 1930). Ainsi Cherbonnier et Sibuet (1972) ont notamment prélevé et identifié *Freyella benthophila* en Atlantique (45°13'N-5°30'W) à 4700 m de profondeur.

Sur la zone d'étude ont été observés des *Freyella* en majorité à 6 bras mais aussi à 5, 9 et 10 bras (cf. les taxons suivants). Or dans le bassin du Pérou, les *Freyella* observées ont sept bras. Le nombre de bras comme critère de détermination des *Freyella* est insuffisant.

RECENSEMENT DES ASTERIDES ECHANTILLONNEES POUVANT ETRE RENCONTREES DANS LA CCFZ

Identification taxinomique	Taxon	Auteurs + date de l'identification	Distribution géographique	Distribution bathymétrique	Substrat	Codes des taxons photographiés + hypothèses et auteurs de l'identification
O. Paxillosida Fam. Astropectinidae	<i>Dipsacaster anoplus</i>	Fisher, 1910	Mer de Bering, Pacifique N	220-2200	Sables fins, boues	possible CCFZ
O. Paxillosida Fam. Astropectinidae	<i>Dytaster gilberti</i>	Fisher, 1905; Ludwig, 1905	Escarpement Patton, Trujillo	1573-4335	Boues grises et vertes, vases à globigérines, sables	possible CCFZ
O. Paxillosida Fam. Astropectinidae	<i>Psilaster pectinatus</i>	Fisher, 1905; Ludwig, 1905	Mer de Bering à Bassin de Panama	1600-3060	Boues et vases vertes, sables	possible CCFZ
O. Paxillosida Fam. Porcellanasteridae	<i>Eremicaster crassus gracilis</i>	Fisher, 1905; Sladen, 1883; Ludwig, 1905	Alaska à Valparaiso, Atlantique E	2420-5204	Vases à globigérines et diatomées, boues bleues et grises, sables verts, argiles	possible CCFZ
O. Paxillosida Fam. Porcellanasteridae	<i>Eremicaster pacificus</i>	Ludwig, 1905	Mer de Bering à Valparaiso, Atlantique E NW Pacifique	1463-5780	Vases à globigérine, boues grises, sables, rhabdammina	possible CCFZ
O. Paxillosida Fam. Porcellanasteridae	<i>Hyphalaster inermis</i>	Sladen, 1883; Luke, 1982	Pacifique Indo- Pacifique, Atlantique	1271-5413	Boues grises, vases à globigérines, argiles	AST 2 (A. Clarke, M. Sibuet)
O. Paxillosida Fam. Porcellanasteridae	<i>Thoracaster cylindricus</i>	Sladen, 1883; Ludwig, 1907	Indo-Pacifique, Atlantique W	2600-5303	Boues grises et vertes, argiles, vases, manganèse	possible CCFZ (D. Pawson)
O. Paxillosida Fam. Benthopectinidae	<i>Benthopecten acanthonotus</i>	Fisher, 1905	Bassin de Californie, Galapagos, Bassin Guiones	1157-2726	Boues	possible CCFZ (A. Clarke, M. Sibuet)
O. Paxillosida Fam. Benthopectinidae	<i>Pectinaster agassizii</i>	Ludwig, 1905; Fisher, 1910	Bassin de Californie, Galapagos Indien W	790-2323	Vases à globigérines, boues vertes et grises, rhabdammina	AST 3

Tableau 8. Description des astérides échantillonnées et pouvant être observées dans la zone de Clarion-Clipperton.

O. Spinulosida Fam. Pterasteridae	<i>Hymenaster gracilis</i>	Ludwig, 1905	Galapagos	2418-3241	Vases à globigérines, boues vertes	possible CCFZ
O. Spinulosida Fam. Pterasteridae	<i>Hymenaster quadrispinosus</i>	Fisher, 1905	Mer de Bering, golfe de Panama	1935-3240	Vases grises à globigérines, boues vertes	possible CCFZ
O. Spinulosida Fam. Pterasteridae	<i>Hymenaster violaceus</i>	Ludwig, 1905	Pacifique C	3193-3436	Vases à globigérines, boues	AST 5 (D. Pawson)
O. Forcipulatida Fam. Zoroasteridae	<i>Zoroaster hirsutus</i>	Ludwig, 1905	Pacifique Central	3436	Boues, vases à globigérines	AST 1 (A. Clarke, M. Sibuet)
O. Forcipulatida Fam. Zoroasteridae	<i>Zoroaster ophiurus</i>	Fisher, 1905	Mer de Bering, Pacifique SE	695-2226	Sables fins, boues	AST 1 (A. Clarke, M. Sibuet)
O. Brisingida Fam. Brisingidae	<i>Astrolirus panamensis</i>	Ludwig, 1905	Galapagos	48-2418	Vases vertes à globigérines, boues, sables, rhabdammina	possible CCFZ
O. Euclasterida Fam. Brisingidae	<i>Freyella benthophila</i>	Sladen, 1889; Clark, 1920a	Ride Est Pacifique Pointe Aguja	4064-4667	Vases à globigérines, argiles, boues fines, manganèse	AST 6 (A. Clarke, M. Sibuet)
O. Euclasterida Fam. Brisingidae	<i>Freyella insignis</i>	Ludwig, 1905	Californie, bassin de Panama	3180-4075	Boues, vases vertes à globigérines	AST 8 (A. Clarke, M. Sibuet)
O. Euclasterida Fam. Brisingidae	<i>Freyella octoradiata</i>	Clark, 1920a	Ride Est Pacifique Pointe Aguja	4085-4430	Boues grises, vases à radiolaires et à globigérines	possible CCFZ (A. Clarke, M. Sibuet)
O. Euclasterida Fam. Brisingidae	<i>Freyella pacifica</i>	Ludwig, 1905	Golfe du Panama	3193-3200	-	possible CCFZ
O. Euclasterida Fam. Brisingidae	<i>Freyella tuberculata</i>	Sladen, 1889	Galapagos, O.Indien, Atlantique E	3365-5300	Vases à globigérines	possible CCFZ

Tableau 8 (suite). Description des astérides échantillonnées et pouvant être observées dans la zone de Clarion-Clipperton.

Par ailleurs, la fréquence des autotomies et la puissance de régénération des bourgeons brachiaux chez les astérides (Cuénot, 1948) limite considérablement un tel critère. La figure 36b (*Freyella* au bras cassé) indique qu'il existe une fréquente autotomie et régénération naturelle des bras comme chez toutes les astérides non pentagonales qui n'ont pas les bras largement unis au disque (Cuénot, 1948). En effet certains spécialistes émettent l'hypothèse que AST 6 pourrait être une *Freyastera* détachée d'une *Freyella* à nombreux bras (Downey, 1986). On tend à considérer la *Freyella* à 5 bras observée sur une seule des photographies de la zone de Clarion-Clipperton comme un artefact et ne par conséquent ne rentrant pas dans cette classification faunistique.

Quelques observations éthologiques ont pu être faites sur la posture trophique de cette brisingide. En effet, l'attitude générale d'une *Freyella* telle qu'illustrée sur la figure (36c) est d'avoir les bras repliés afin d'apposer au courant le filtre naturel de ses podia adhérents piégeant ainsi les particules en suspension. Cette position se rapproche de celle prise par les commatulidés. La position des bras renseigne d'ailleurs sur le sens du courant. Or sur la figure (36d) la *Freyella* a une position moins courante de bras étalés aux extrémités parfois relevées. Ces bras sont frangés de podia longs et fins peignant l'interface sédiment-eau. Cette différence de posture pourrait indiquer une nouvelle espèce de *Freyella* (Pawson, 1982) ou un autre comportement alimentaire, plus détritivore. On pourrait aussi remarquer que cette posture présente le maximum d'efficacité dans la quête alimentaire partageant de façon égale le milieu à prospecter. L'affirmation de Downey (1986) séparant les Brisingidae des Freyellidae par leur éthologie alimentaire ne semble pas justifié. En effet, d'après cet auteur les Brisingidae auraient les bras repliés dans le courant, tandis que les Freyellidae auraient les bras bien étalés sur le substrat. L'examen des photographies de la zone de Clarion-Clipperton contredisent ici cette théorie. En effet, les mêmes taxons peuvent avoir les bras dans les deux positions (figures 36c,d).

AST 7 (Figure 37)

La figure 37 représente une Brisingidae à neuf bras, chacun mesurant environ 20 cm de long. On note que ces bras sont aussi dans une position étalée comme décrit précédemment. Des *Freyella* à sept bras sont observés dans le bassin du Pérou.

Comme identification pour ce taxon, l'hypothèse proposée en se rapportant à la littérature (Clark, 1920; Fell, 1928, 1930; Madsen, 1951; Sladen, 1889) et selon l'avis des spécialistes est : *Freyella heroïna* (Sladen, 1889). En effet cette *Freyella* a neuf bras tandis que *Freyella octoradiata* (Clark, 1920) n'a que huit bras.

AST 8 (Figure 38)

La figure 38 représente une Brisingidé à 10 bras de même diamètre que AST 7. Comme toutes les autres *Freyella* observées dans la zone de Clarion-Clipperton, celles-ci se trouvent sur des nodules. Des *Freyella* à 11 bras sont observées sur des photographies du golfe de Gascogne.

Selon les spécialistes et en se référant à la littérature (Sladen, 1889; Clark, 1920; Fisher 1928, 1930; Madsen, 1951, 1956) cette espèce ressemble à *Freyella brevispina* (Clark, 1920) ou à *Freyella insignis* (Ludwig, 1910) qui ont été prélevées dans le Pacifique Est et ont toutes les deux respectivement onze et treize bras mais jamais dix bras (A. Clark, comm. pers.).

Le tableau 8 décrit les astérides prélevées et identifiées pouvant être observées dans la zone de Clarion-Clipperton.

- Les holothuries

HOL 1 (Figures 39 a,b)

Cette holothurie de teinte blanchâtre mesure 10 à 20 cm de long pour une largeur de 2 à 3 cm. Son corps étroit aux extrémités atténuées paraît cylindrique avec toutefois une face plantaire ventrale. Son apparence rigide laisse présumer une cuticule épaisse à peine hérissée de papilles dorsales rudimentaires. Sur la zone d'étude, ce taxon est toujours observé en relative abondance, jamais dans la colonne d'eau et apparemment indifférent au type de substrat dont il se sustente, qu'il soit nodulifère ou purement sédimentaire. Ce taxon est reconnu sur les fonds abyssaux du bassin du Pérou.

Ainsi, en tenant compte de l'avis des spécialistes et en se référant à la littérature (Ludwig, 1894; Clark, 1920; Madsen, 1953; Hansen, 1975) l'hypothèse d'identification émise pour ce taxon et qu'il appartiendrait à la famille des Synallactidés, de l'ordre des Aspidochirotés. Malheureusement la qualité des photographies ne nous permet pas de pousser plus loin l'analyse et de reconnaître *Synallactes aenigma* (Ludwig, 1894), un des Synallactidés auquel il ressemble et qui a déjà été prélevé dans la zone d'étude (cf. tableau 9).

HOL 2 (Figures 40 a,b,c)

Ces figures représentent des holothuries blanchâtres aux corps étroits et cylindriques. Leur face dorsale est recouverte uniformément de nombreuses papilles fines et de taille variable. Ce taxon mesure 12 à 20 cm de long et 2 à 4 cm de large. Ainsi que le taxon précédent, il se trouve sur tous les types de substrats aussi bien nodulifères que purement sédimentaires et jamais dans la colonne d'eau (cf. tableau 9). De plus, ce taxon est observé en Atlantique, dans le golfe de Gascogne ainsi que dans le Pacifique sud où il revêt une teinte rose.

L'hypothèse d'identification proposée en accord avec la littérature (Koehler et Vaney, 1905; Clark, 1920; Madsen, 1953; Hansen, 1975) et les spécialistes : *Synallactes profundus* (Koehler et Vaney, 1905) est celle d'une holothurie de la famille des Synallactidae et de l'ordre des Aspidochirotés. En effet, cette holothurie a été prélevée à des profondeurs oscillant entre 2700 et 4300 m, dans les océans Indien, Pacifique et Atlantique sur une grande variabilité de substrats.

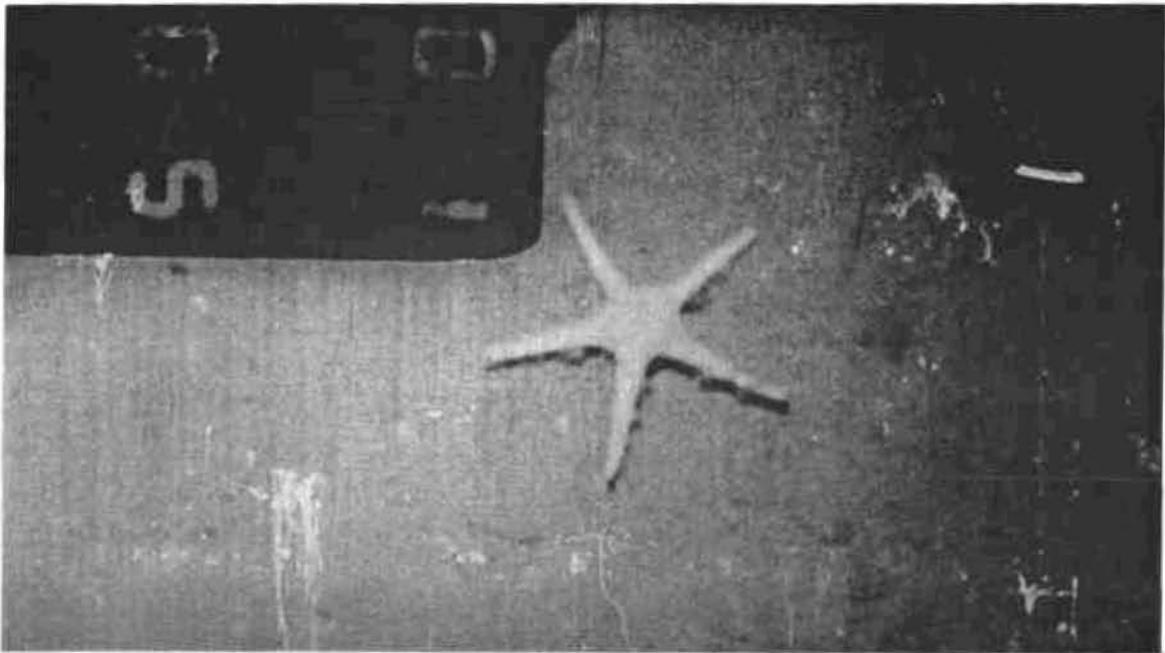


Fig. 33. AST 3: ? *Pectinaster agassizii* (Ludwig, 1905).

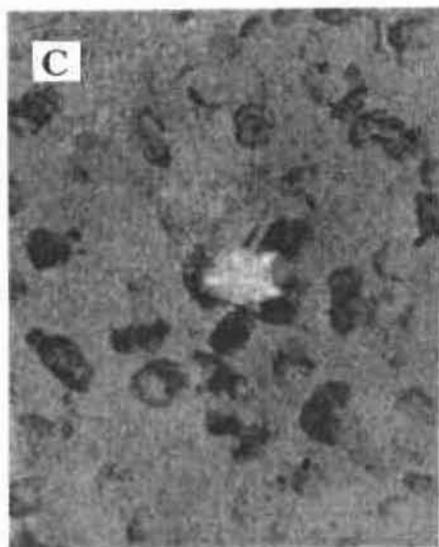
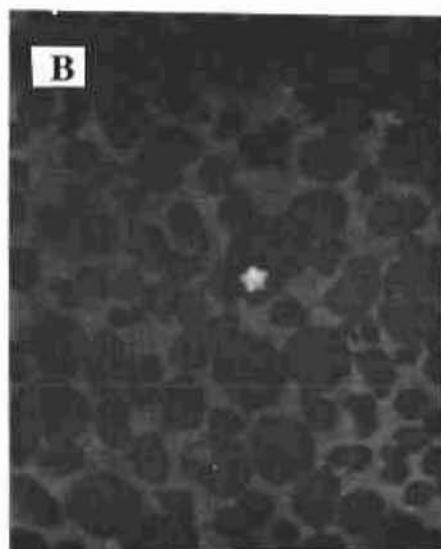
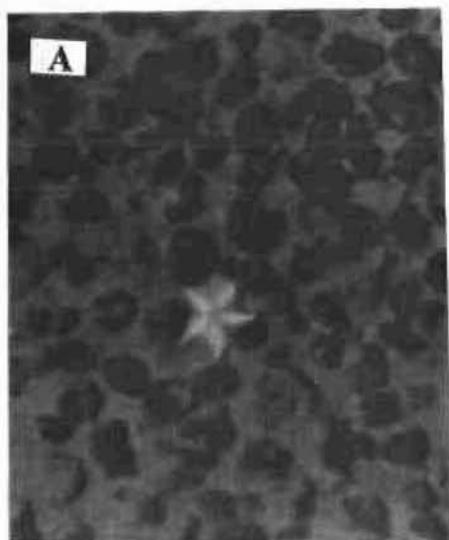


Fig. 34. A-B-C) AST 4: ? Famille Pterasteridae.

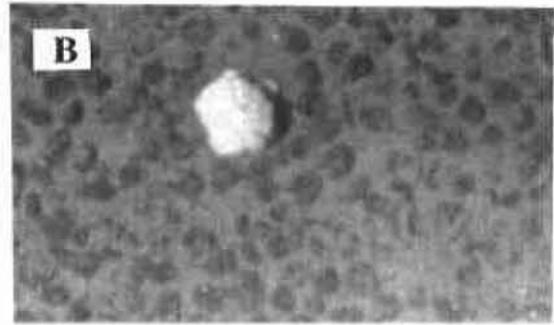


Fig. 35. A-B-C) AST 5: ? *Hymenaster violaceus* (Ludwig, 1905).

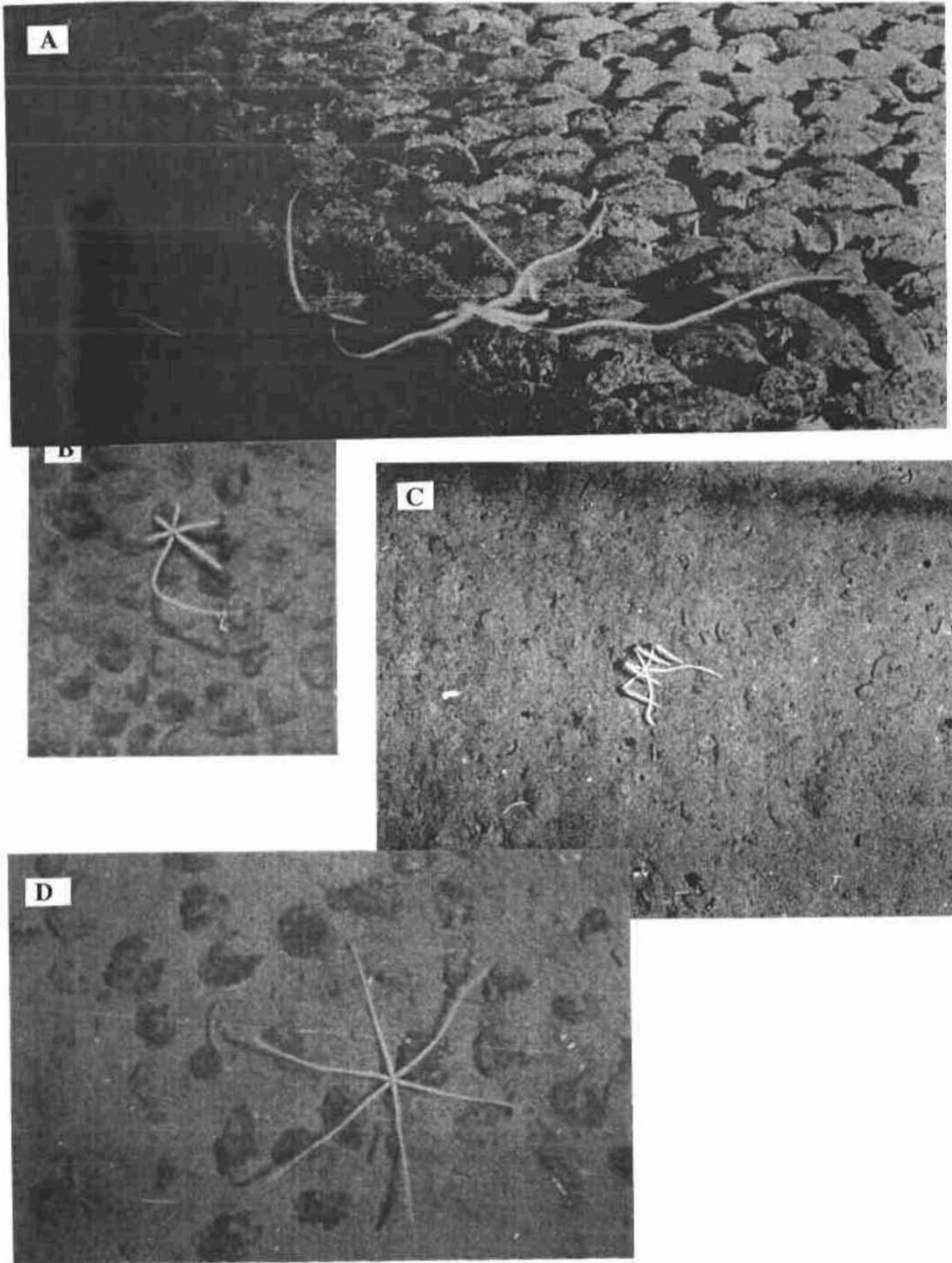


Fig. 36. A-B-C-D) AST 6: ? *Freyella benthophila* (Sladen, 1889).

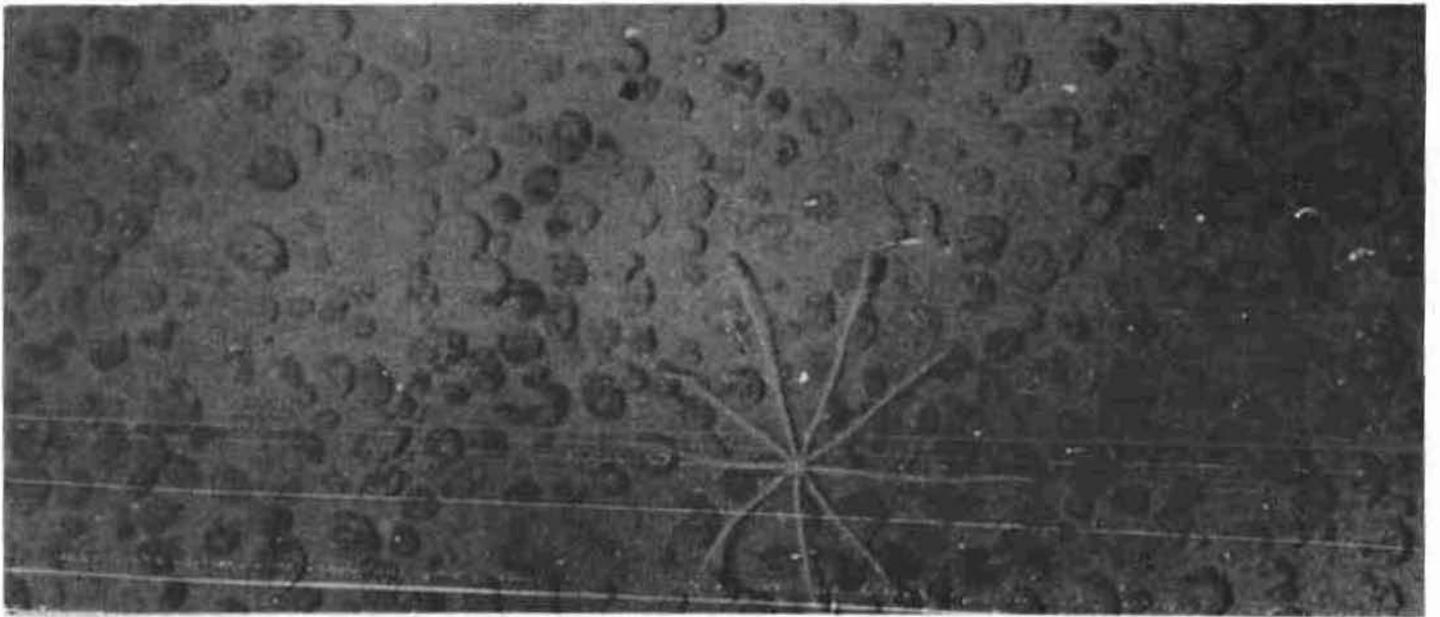


Fig. 37. AST 7: ? *Freyella heroína* (Sladen, 1889).

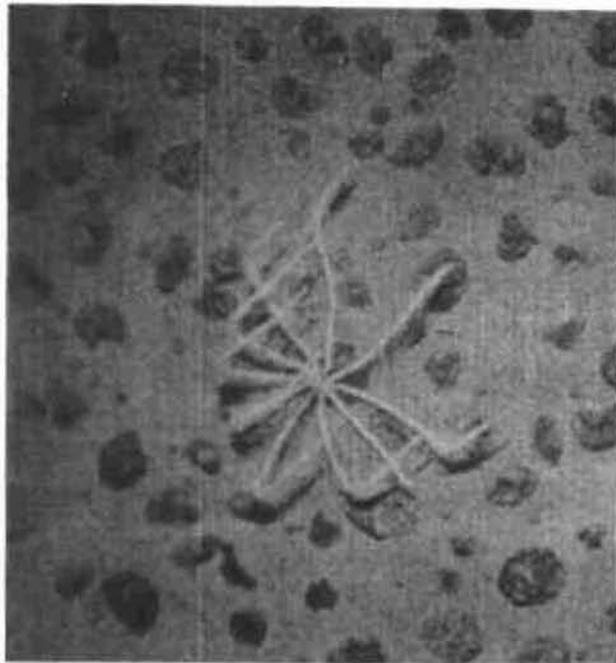


Fig. 38. AST 8: ? *Freyella brevispina* (Clark, 1920) ou ? *Freyella insignis* (Ludwig, 1910).

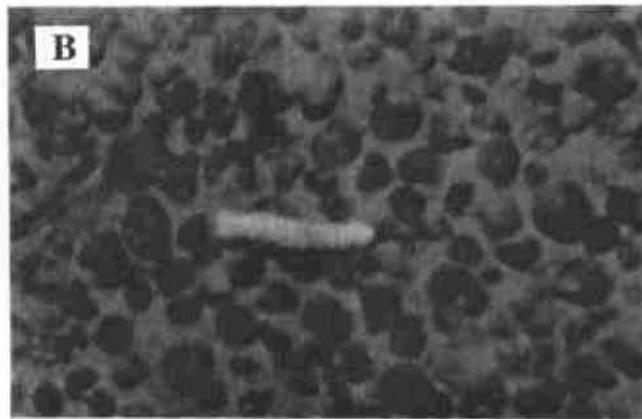
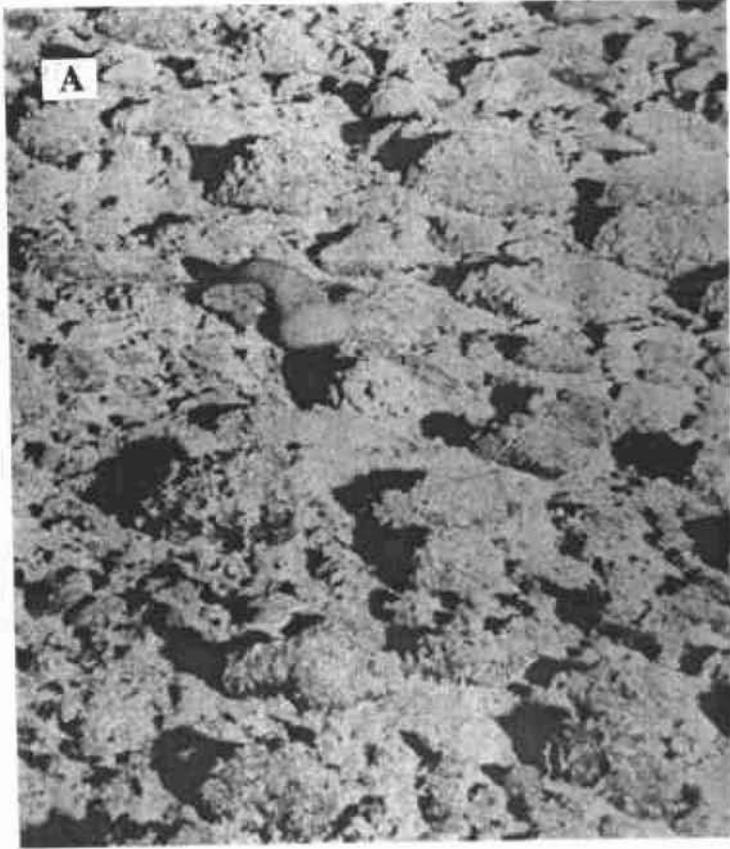


Fig. 39. A-B) HOL 1: ? *Synallactes aenigma* (Ludwig, 1894).

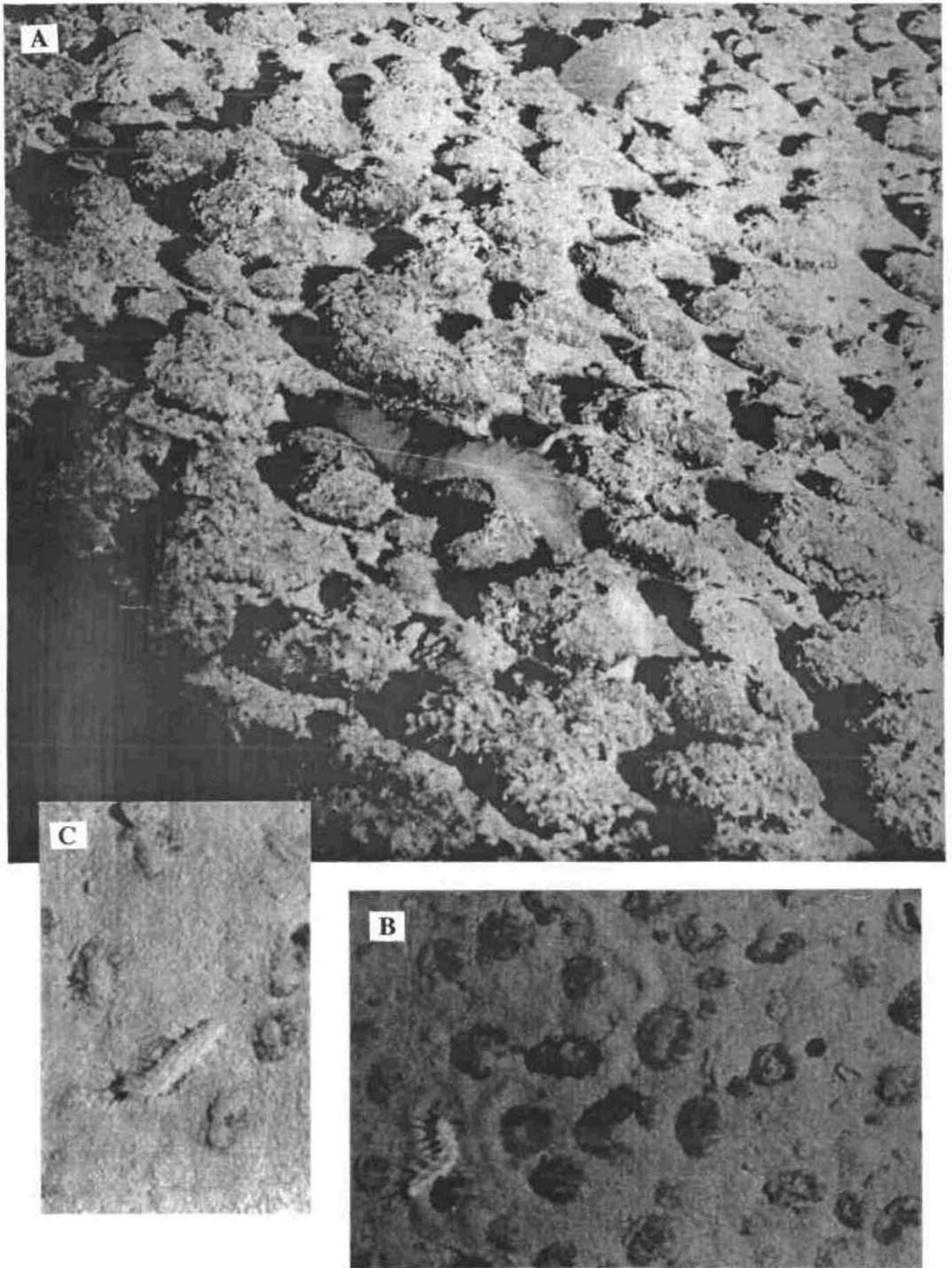


Fig. 40. A-B-C) HOL 2: ? *Synallactes profundus* (Koehler et Vaney, 1905)

RECENSEMENT DES HOLOTHURIES ECHANTILLONNEES POUVANT ETRE RENCONTREES DANS LA CCFZ

Identification taxinomique	Taxon	Auteurs + date de l'identification	Distribution géographique	Distribution bathymétrique	Substrat	Codes des taxons photographiés + hypothèses et auteurs de l'identification
O. Dendrochirotida Fam. Cucumariidae	<i>Abyssocucumis abyssorum</i>	Theel, 1886	Pacifique N et SE, Indien, Atlantique	385-4087m	Boues vertes, sable, boues à globigérines et diatomées, manganèse	possible dans CCFZ
O. Dendrochirotida Fam. Cucumariidae	<i>Abyssocucumis albatrossi</i>	Cherbonnier, 1941	Pacifique N et SE	1585-5690m	Boues vertes, sable, boues à globigérines et diatomées, manganèse	possible dans CCFZ
O. Dactylochirotida Fam. Ypsilothuriidae	<i>Ypsilothuria bitentaculata</i>	Ludwig 1893	Pacifique N, O et SE, Indien	225-4082m	Boues à globigérines, sable, boues vertes	possible dans CCFZ
O. Aspidochirotida Fam. Synallactidae (Madsen, 1953; Hansen, 1975)	<i>Capheira Sulcata</i>	Madsen, 1953; Hansen, 1975	8°N-10°S Pacifique CE	2877-4334m	Boues à globigérines, boues vertes, manganèse	possible dans CCFZ
O. Aspidochirotida Fam. Synallactidae	<i>Meseres macdonaldi</i>	Ludwig, 1894; Sluiter, 1901	2°N-8°N Pacifique CE	1644-2149m	Roche, boues vertes, sable	HOL 8 (D. Pawson)
O. Aspidochirotida Fam. Synallactidae	<i>Bathyploetes sp.</i>	Madsen, 1953; Hansen, 1975; Parker, 1964; Luke, 1982	20°N-26°N Pacifique CE	1500-2715m	?	possible dans CCFZ
O. Aspidochirotida Fam. Synallactidae	<i>Galatheathuria aspera</i>	Theel, 1886	Atlantique	2500m	-	possible dans CCFZ
O. Aspidochirotida Fam. Synallactidae	<i>Mesothuria megapoda</i>	Clark, 1920	2°N Pacifique CE	4245m	?	possible dans CCFZ

Tableau 9. Description des holothuries échantillonnées et pouvant être observées dans la zone de Clarion-Clipperton.

O. Aspidochirotida Fam. Synallactidae	<i>Mesothuria murrayi</i>	Theel, 1886; Fisher, 1907	Pacifique E et O, Atlantique N	300-3000m	Sediments	HOL 9 (D. Pawson)
O. Aspidochirotida Fam. Synallactidae	<i>Mesothuria multipes</i>	Ludwig, 1893	8°N-9°S Pacifique CE, Indien O	725-4064m	Boues, manganèse, nodules, rhabdammina	possible dans CCFZ
O. Aspidochirotida Fam. Synallactidae	<i>Paelopatides confundens</i>	Theel, 1886	Pacifique N et SE	450-4070m	Boues vertes et noires, vases à globigérines	possible dans CCFZ Paelopatides sp. (D. Pawson)
O. Aspidochirotida Fam. Synallactidae	<i>Paelopatides suspecta</i>	Ludwig, 1894	8°N Pacifique	2323m	Rhabdammina	possible dans CCFZ (D. Pawson)
O. Aspidochirotida Fam. Synallactidae	<i>Pseudostichopus mollis</i>	Theel, 1886; Ludwig, 1894; Madsen, 1953	Pacifique NE et SE, Atlantique SE, Antarctique, Indien	100-5203m	Boues vertes, vases à globigérines, manganèse, sable	HOL 7 (D. Pawson)
O. Aspidochirotida Fam. Synallactidae	<i>Pseudostichopus villosus</i>	Theel, 1886	Pacifique SO	8000m	-	possible dans CCFZ (Lemche et al., 1976)
O. Aspidochirotida Fam. Synallactidae	<i>Synallactes aenigma</i>	Ludwig, 1894	8°N-10°S Pacifique CN	2404-4334m	Sable, vases à globigérines, manganèse, boues vertes	HOL 1 Fam. Synallactidae (D. Pawson, M. Sibuet)
O. Aspidochirotida Fam. Synallactidae	<i>Synallactes profundi</i>	Koehler and Vaney, 1905	Indien, Pacifique C et S, Atlantique N	2700-4300m	Sable, vases à globigérines, manganèse, boues vertes	HOL 2 (D. Pawson; C. Massin)
O. Elasipodida Fam. Deimatidae	<i>Deima validum pacificum</i>	Theel, 1879; Ludwig, 1894; Koehler and Vaney 1905	1°N-8°N Cosmopolitain	1618-2487m	Boues vertes, sable, manganèse, vases à globigérines, roche	HOL 5 Deima validum (D. Pawson)
O. Elasipodida Fam. Deimatidae	<i>Orphnurgus parvispiculatum</i>	Clark, 1901	8°S-85°SO	4335m	-	possible dans CCFZ

Tableau 9 (suite). Description des holothuries échantillonnées et pouvant être observées dans la zone de Clarion-Clipperton.

O. Elasipodida Fam. Deimatidae	<i>Oneirophanta mutabilis affinis</i>	Clark, 1901	14°N-10°S	3241-3670m	Boues vertes, vases vertes	HOL 4 Oneirophanta mutabilis (D. Pawson; M. Sibuet; A. Gebruk; C. Massin)
O. Elasipodida Fam. Deimatidae	<i>Oneirophanta mutabilis mutabilis</i>	Theel, 1879	Pacifique NE, Cosmopolitain	1805-6000m	Vases à globigérines et à diatomées, boues vertes, argiles	HOL 4 possible dans CCFZ
O. Elasipodida Fam. Deimatidae	<i>Oneirophanta setigera</i>	Ludwig, 1893	8°N-3°S Pacifique SO	2104-4540m	Vases à globigérines, sable, boues vertes, roche	possible dans CCFZ
O. Elasipodida Fam. Laetmogonidae	<i>Apodogaster sp.</i>	Hansen, 1975	Golf de Panama	2950-3190m	Argiles, roche	possible dans CCFZ Laetmogonidae (C. Massin)
O. Elasipodida Fam. Laetmogonidae	<i>Laetmogone Wyville thomsoni</i>	Theel, 1879; Madsen, 1953	Pacifique NE et SE	631-4410m	Vases à globigérines, boues, sable	possible dans CCFZ
O. Elasipodida Fam. Laetmogonidae	<i>Pannychia moseleyi</i>	Theel, 1882	Pacifique NE, 32°N-6°S SE et SO	212-2599m	Vases à globigérines, boues vertes, sable	HOL 26 Pannychia sp. (D. Pawson)
O. Elasipodida Fam. Laetmogonidae	<i>Psychronaetes hanseni</i>	Pawson, 1983	CCFZ 20°N-14°N Pacifique CE	4800-5200m	Vases à diatomées, manganèse, argile	HOL 21 (D. Pawson)
O. Elasipodida Fam. Psychropotidae	<i>Benthodytes incerta</i>	Ludwig, 1894	8°N-4°S Japon	2417-4087m	Boues adhérentes grises, vases à globigérines	HOL 28 (D. Pawson)
O. Elasipodida Fam. Psychropotidae	<i>Benthodytes sanguinolenta</i>	Hansen, 1956	Pacifique NE, SE et O, Indien	768-7250m	Boues argileuses, vases à globigérines, rhabdammina	possible dans CCFZ
O. Elasipodida Fam. Psychropotidae	<i>Benthodytes typica</i>	Theel, 1882	8°N-6°S Pacifique, Atlantique N, Indien	315-4700m	Vases grises à globigérines	HOL 27 (D. Pawson)

Tableau 9 (suite). Description des holothuries échantillonnées et pouvant être observées dans la zone de Clarion-Clipperton.

O. Elasipodida Fam. Psychropotidae	<i>Benthodytes lingua</i>	Perrier, 1896	Atlantique	2100m	-	HOL 25 (D. Pawson)
O. Elasipodida Fam. Psychropotidae	<i>Psychropotes depressa</i>	Theel, 1882	2°N Pacifique SE, Atlantique E	957-4060m	Vases à globigérines, boues	possible dans CCFZ
O. Elasipodida Fam. Psychropotidae	<i>Psychropotes longicauda</i>	Theel, 1882	Cosmopolitain	2210-5203m	Vases à diatomées, boues grises fines, manganèse	HOL 17 (D. Pawson)
O. Elasipodida Fam. Psychropotidae	<i>Psychropotes hyalinus</i>	Pawson, 1985	Pacifique NE	5891m	Vases à diatomées, boues grises fines, manganèse	possible dans CCFZ
O. Elasipodida Fam. Psychropotidae	<i>Psychropotes semperiana</i>	Theel, 1882	CCFZ, Atlantique N et S, Indien	3465-5600m	Vases à diatomées, boues grises fines, manganèse	HOL 16 (D. Pawson)
O. Elasipodida Fam. Psychropotidae	<i>Psychropotes verrucosa</i>	Ludwig, 1894	Indien, Pacifique SE	2417-7250m	Vases grises et jaunes à globigérines	HOL 23 (D. Pawson)
O. Elasipodida Fam. Elpidiidae	<i>Achlyonice ecalcarea</i>	Theel, 1879	Cosmopolitain, Atlantique, Indien, Pacifique NO	2780-4924m	Vases, roche	HOL 32 (D. Pawson)
O. Elasipodida Fam. Elpidiidae	<i>Amperima naresi</i>	Theel, 1882	Indo-Pacifique, 10°S Pacifique CE	2010-7130m	Vases à globigérines, boues fines et foncées	HOL 15
O. Elasipodida Fam. Elpidiidae	<i>Amperima rosea</i>	Perrier, 1896	Atlantique N	4060-5005m	Vases	Hol 13 (D. Pawson)
O. Elasipodida Fam. Elpidiidae	<i>Peniagone gracilis</i>	Ludwig, 1894	2°N Pacifique CE	2475m	Vases à globigérines	HOL 12 possible dans CCFZ Peniagone/Amperima
O. Elasipodida Fam. Elpidiidae	<i>Peniagone purpurea</i>	Theel, 1882	Indo-Pacifique, Antarctique	3560-8000m	Vases à globigérines	HOL 13
O. Elasipodida Fam. Elpidiidae	<i>Peniagone intermedia</i>	Ludwig, 1894	20°N-10°S Pacifique CE	2418-5203m	Vases à globigérines, manganèse, boues vertes et grises	HOL 14 (Hansen, 1975)
O. Elasipodida Fam. Elpidiidae	<i>Peniagone papillata</i>	Hansen, 1975	20°N-8°N Pacifique CE	3570m	Argiles sombres	HOL 10
O. Elasipodida Fam. Elpidiidae	<i>Peniagone vitrea</i>	Theel, 1882	10°N-10°S	1160-4507m	Vases à globigérine, boues grises, sable, roche	HOL 11 (Hansen, 1975)

Tableau 9 (suite). Description des holothuries échantillonnées et pouvant être observées dans la zone de Clarion-Clipperton.

O. Elasipodida Fam. Elpidiidae	<i>Peniagone elongata</i>	Theel, 1879	Pacifique SO	3947-4065m	Vases à globigérine, boues grises, sable, roche	possible dans CCFZ
O. Elasipodida Fam. Elpidiidae	<i>Peniagone diaphana</i>	Theel, 1882	Pacifique, Atlantique, Indien	1520-5600m	Manganèse, vases, sable	HOL 20 (D. Pawson)
O. Elasipodida Fam. Elpidiidae	<i>Scotoplanes clarki</i>	Hansen, 1975	10°N-10°S Pacifique CE	3570-5107m	Argiles sombres	possible dans CCFZ
O. Elasipodida Fam. Elpidiidae	<i>Scotoplanes globosa</i>	Theel, 1879	32°N Pacifique SE, Cosmopolitain	545-6770m	Meuble	possible dans CCFZ
O. Elasipodida Fam. Pelagothuriidae	<i>Pelagothuria natatrix</i>	Ludwig, 1894	8°N-3°S Pacifique CE	4504m	Vases, boues, sable	possible dans CCFZ
O. Elasipodida Fam. Pelagothuriidae	<i>Eynpniastes eximia</i>	Theel, 1882	Cosmopolitain	516-5689m	Sable fin, boues grises, vases grises	HOL 18 (S. Ohta; D. Pawson)
O. Apodida Fam. Synaptidae	<i>Protankyra pacifica</i>	Ludwig, 1894	Pacifique N et SE	870-4990m	Sable fin, boues grises, vases grises	Enfouis, non visibles sur la photographie de l'épibenthos
O. Molpadiida Fam. Molpadiidae	<i>Ceraplectana trachyderma</i>	Clark, 1907	Pacifique N et O	3188-6580m	Boues fines et sombres, argiles vertes	Enfouis, non visibles sur la photographie de l'épibenthos
O. Molpadiida Fam. Molpadiidae	<i>Molpadia granulata</i>	Ludwig 1894	24°N-15°S	2690-5869m	Boues grises, vases fines vertes	Enfouis, non visibles sur la photographie de l'épibenthos
O. Molpadiida Fam. Molpadiidae	<i>Molpadia intermedia</i>	Ludwig, 1894	Pacifique NE et S	55-2014m	Boues à globigérines, boues, roche	Enfouis, non visibles sur la photographie de l'épibenthos
O. Molpadiida Fam. Molpadiidae	<i>Molpadia musculus</i>	Risso, 1826	Pacifique NE et S, Méditerranée, Indien, Atlantique N	4-5203m	Boues grises, vertes et noires, sable gris, vases, rhabdammina.	possible dans CCFZ
Fam. Gephyrothuriidae	<i>Hadalothuria</i>	Hansen, 1975	Pacifique O et S	7000-8000m	-	HOL 9 (Lemche et al., 1976)
Fam. Gephyrothuriidae	<i>Paroriza sp.</i>	Hansen, 1975	Cosmopolitain, Pacifique S	6650-7280m	-	possible dans CCFZ

Tableau 9 (suite). Description des holothuries échantillonnées et pouvant être observées dans la zone de Clarion-Clipperton.

HOL 3 (Figures 41 a,b)

Ce taxon de couleur blanche a une taille pouvant atteindre 25 cm de long et 6 cm de large. L'aspect de son corps est semi-cylindrique et allongé aux extrémités arrondies. Les papilles dorsales sont relativement longues, minces et alignées en une rangée par radius à l'intérieur duquel elles sont uniformément réparties. Ces papilles sont rigides à la base et plus flexibles aux extrémités. On découvre généralement cette holothurie sur des substrats à dense couverture nodulifère dont elle ne semble jamais décoller. Les traces qu'elle laisse à son passage sur le sédiment sont typiques et consistent en une double rangée de ponctuation ce qui laisserait inférer l'existence d'une double rangée de podia ventraux séparés par l'absence de podia médio-ventraux. Ce taxon est reconnu sur les photographies du fond du bassin du Pérou, où il semble être en relativement forte abondance. Il est plus faiblement représenté dans le golfe de Gascogne.

Ainsi en se référant à la littérature (Theel, 1879; Ludwig, 1893, 1894; Clark, 1920; Madsen, 1953; Hansen, 1975) et aux avis des spécialistes on propose d'identifier ce taxon comme appartenant au genre *Orphnurgus* (Theel, 1879) de la famille des Deimatidae et de l'ordre des Elasipodes. En effet cette holothurie présente les caractères visibles d'un membre de la famille des Deimatidae par la présence de ses nombreuses et longues papilles, de sa bouche située à la partie antérieure de la sole ventrale et de podia seulement sur les radius externes du trivium. Le genre *Orphnurgus*, anciennement appelé *Scotodeima* (Ludwig, 1894) est caractérisé par la présence de 15 à 20 tentacules non rétractiles et par l'absence de papilles péri-buccales.

HOL 4 (Figures 42 a,b)

Cette holothurie mesure au maximum 20 cm de long et 4 cm de large; elle est de couleur blanche, et possède un corps rigide et cylindrique. Ce taxon ressemble beaucoup à HOL 3 mais en plus trapue. Sa face dorsale exhibe des papilles plus longues, fines et flexibles réparties en deux rangées et en une rangée sur les bords latéraux. Les rangées dorsales peuvent compter 4 à 35 papilles tandis que les rangées latérales dénombrent tout au plus 4 à 17 papilles. La piste créée par cette holothurie imprime une double rangée de ponctuation indiquant l'absence de podia medioventraux. Ce taxon a été observé sur tous les types de substrats. Il semble ingérer les détritiques et les sédiments de façon non sélective. Par contre il n'est jamais vu en train de nager dans la colonne d'eau ni sur les photographies du bassin du Pérou et du golfe de Gascogne.

L'hypothèse d'identification avancée après consultation de la littérature (Theel, 1879; Ludwig, 1894; Clark, 1901, 1913, 1920; Perrier, 1902; Grieg, 1921; Hansen, 1967, 1975) et des spécialistes consiste en : *Oneirophanta mutabilis* (Theel, 1879) de la famille des Deimatidae et de l'ordre des Elasipodes. En effet cette holothurie cosmopolite est caractéristique du domaine abyssal, ayant été recensée à des profondeurs variant de 1800 m à 6000 m dans toutes les parties abyssales explorées des océans du globe.

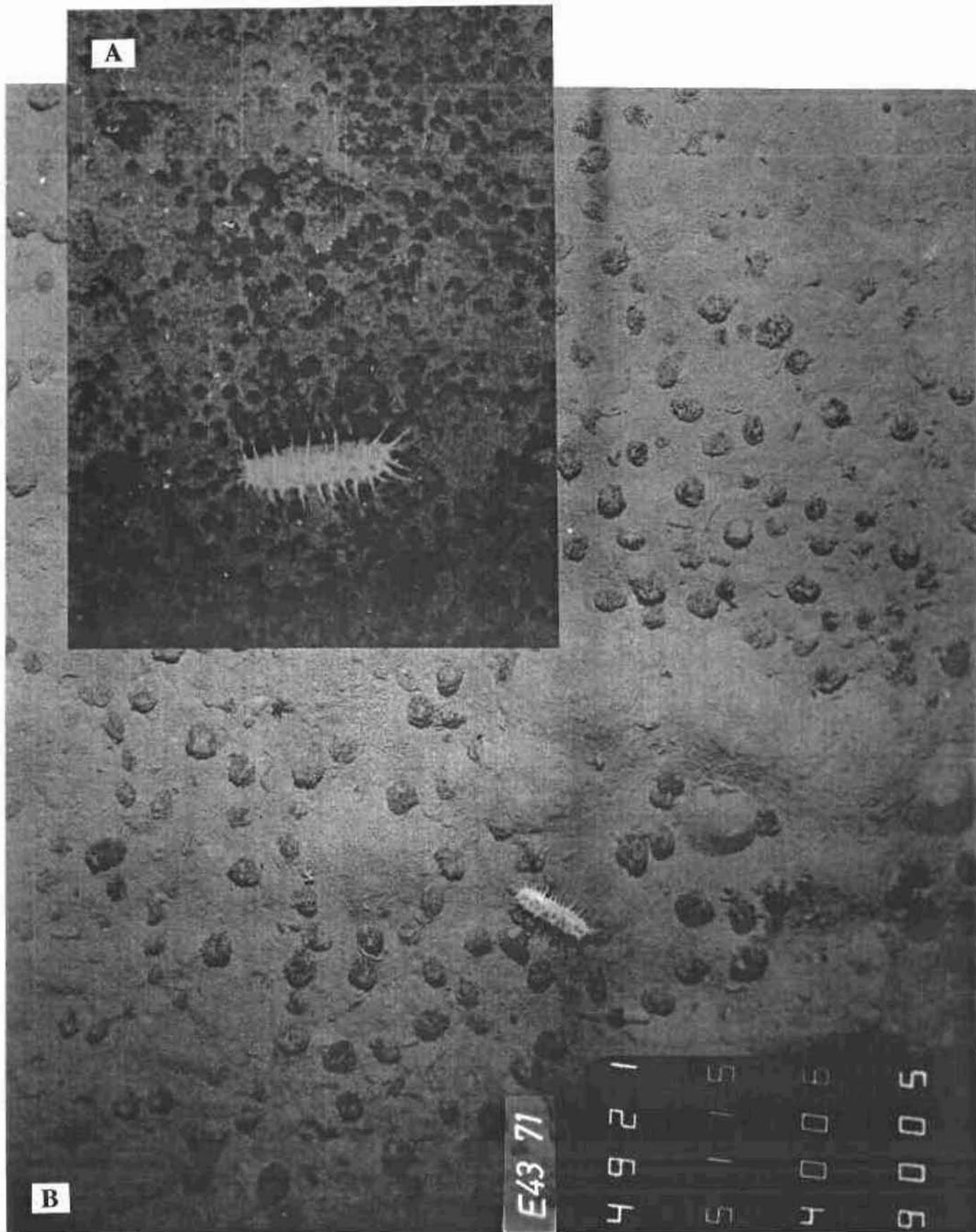


Fig. 41. A-B) HOL 3: ? *Orphnurgus* (Theel, 1879).

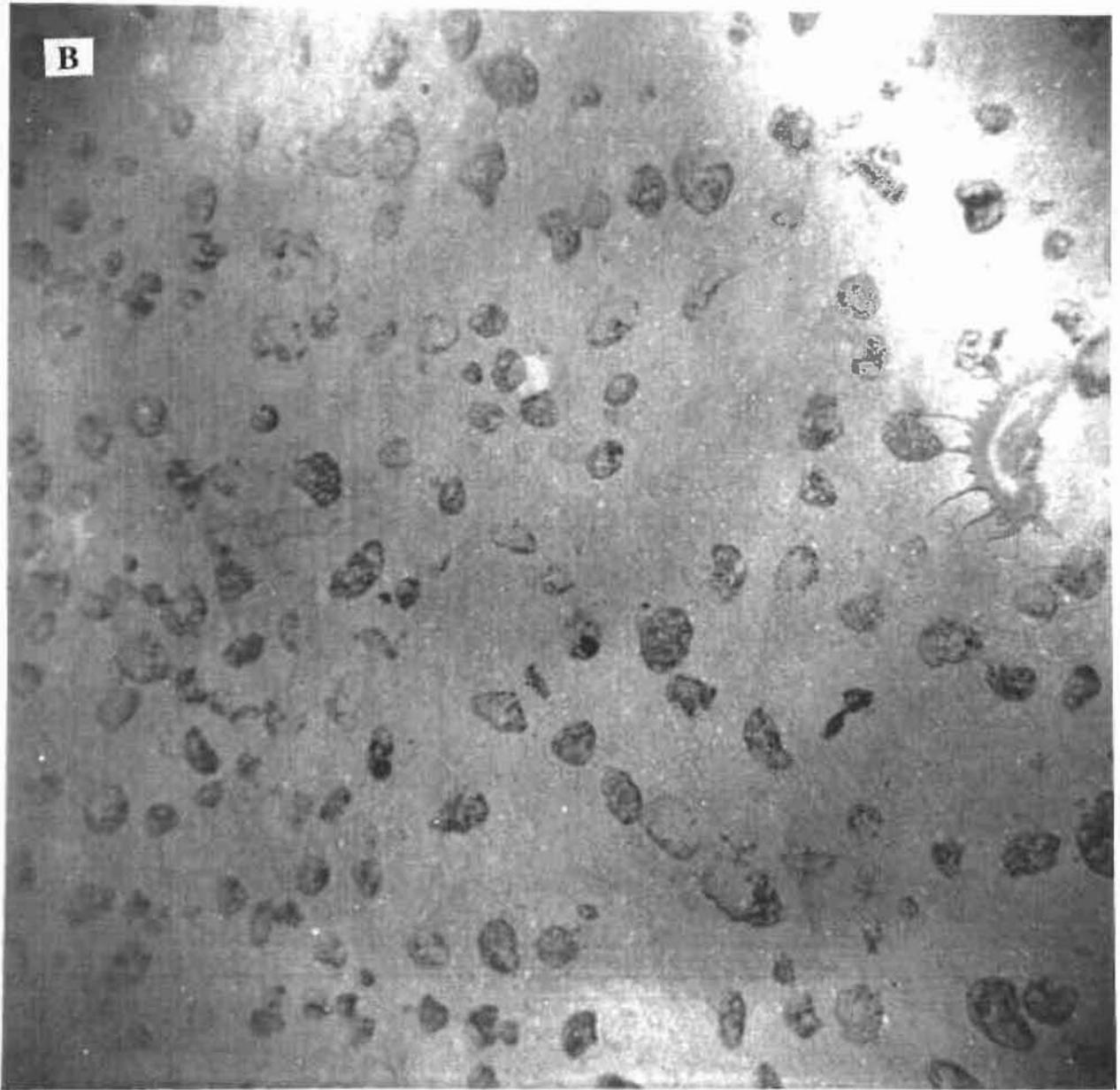
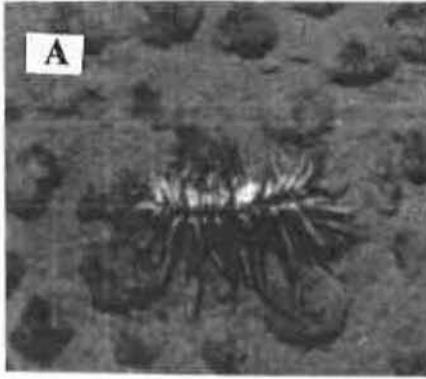


Fig. 42. A-B) HOL 4: ? *Oneirophanta mutabilis* (Theel, 1879).

Ce taxon pourrait être *Oneirophanta mutabilis affinis* (Ludwig, 1894) puisque ce taxon est particulier à la région d'étude, dans l'océan Pacifique tropical Est où il a remplacé l'espèce cosmopolite *Oneirophanta mutabilis mutabilis* (Theel, 1879). Or, le taxon HOL 4 a une taille plus importante que ces deux holothuries précitées. Néanmoins de par sa description, ce taxon semble plus proche d'*Oneirophanta mutabilis mutabilis*.

HOL 5 (Figures 43 a,b)

Cette holothurie de couleur blanche est plus trapue, ovoïde et plus petite que les taxons précédents. Elle mesure au maximum 15 cm de longueur sur 5 cm de large. Les papilles sont aussi plus nombreuses, plus épaisses et rigides. Celles-ci sont au nombre de 5 à 16 pour les papilles dorsales alignées en double rangée et de 3 à 7 pour les papilles latérales. D'après les observations sur la zone d'étude, elle se trouve toujours sur le fond que celui-ci soit ou non associé à des nodules et par conséquent pourrait adopter un comportement trophique de détritivore non sélectif. La piste qu'elle laisse sur son passage ne révèle pas une absence de podia medio-ventraux. Ce taxon apparaît aussi sur les photographies du bassin du Pérou et du golfe de Gascogne.

L'hypothèse d'identification que l'on propose, en se rapportant à la littérature (Theel, 1879, 1882; Ludwig, 1894; Sluiter, 1901; Koehler et Vaney, 1905; Hérouard, 1923; Deichmann 1930; Hansen, 1967, 1975) et d'un commun accord avec les spécialistes est la suivante : *Deima validum* (Theel, 1879), famille des Deimatidae, ordre des Elasipodes. Néanmoins on présume de l'observation inférée des traces créées par HOL 5 que *Deima validum* ne semble pas caractérisée par une absence de podia médio-ventraux, ce qui contredit les descriptions de la sole podale de (Hansen, 1975). En effet d'après cet auteur, *Deima validum* n'a pas de podia medioventraux ou a tout au plus une paire réduite de podia pré-anaux. Le taxon HOL 5 pourrait être plus précisément une *Deima validum pacificum* (Ludwig, 1894) cosmopolite et prélevée notamment dans le Pacifique tropical Nord-Est entre 1618 et 2487 m sur des substrats variés (cf. tableau 9). D'après Sibuet et al. (1982), *Deima validum* n'est pas une espèce détritivore sélectif.

HOL 6 (Figures 44 a,b)

Cette holothurie mesure entre 12 et 25 cm de long pour 3 à 5 cm de large. Elle paraît être semi-circulaire et aplatie avec les deux extrémités arrondies. On perçoit sur la face dorsale un sillon médian. Le tégument semble mou et épais teinté d'une couleur bleutée ou mauve claire sur les photographies prises par la caméra du Nautille. On retrouve ce taxon sur tous les types de faciès nodulifères et sédimentaires, voire même rocheux mais jamais dans la colonne d'eau. Ce taxon est observé sur les photographies des fonds du bassin du Pérou.

L'hypothèse d'identification que l'on propose, en se référant à la littérature (Theel, 1882, 1886; Ludwig, 1894; Perrier, 1896; Clark, 1920; Hansen, 1956, 1975) et aux spécialistes, est une holothurie du genre *Benthodytes* (Theel, 1882) de la famille des Psychropotidae et de l'ordre des

Elasipodes. Cette famille a comme caractéristiques visibles notamment des podia médioventraux et un corps bordé latéralement par des podia anastomosés. Plusieurs membres du genre *Benthodytes* ont été observés alors qu'ils nageaient (Pérès, 1965; Heezen et Hollister, 1971).

Le tableau 9 montre les holothuries du genre *Benthodytes* ayant été prélevées notamment dans la zone d'étude.

HOL 7 (Figure 45)

Ce taxon présente un corps cylindrique, aux extrémités arrondies. Il mesure environ 20 cm de long et 6 cm de large. Son tégument blanchâtre est souvent couvert de sédiment ou de détrit, donnant l'apparence d'une surface lisse. La bouche est ventrale. L'un des signes distinctifs et visibles de ce taxon est l'encoche verticale prononcée située à l'extrémité postérieure de son corps.

Cette holothurie se retrouve indifféremment sur tous les faciès nodulifères et sédimentaires mais jamais dans la colonne d'eau. Elle est représentée sur les photographies du bassin du Pérou.

Selon les spécialistes et la littérature (Ludwig, 1894; Madsen, 1953), ce taxon ressemble à : *Pseudostichopus mollis* (Theel, 1886) de la famille des Synallactidae et de l'ordre des Aspidochirotés. Cette holothurie cosmopolite a déjà été prélevée dans la zone d'étude ainsi qu'ailleurs dans le Pacifique Nord-Est et Sud-Est, l'Atlantique Sud-Est, l'Antarctique et l'océan Indien à des profondeurs variant entre 100 m et 5203 m sur une grande diversité de substrats. Grâce à ses tentacules peltés, *Pseudostichopus mollis* adopterait un comportement trophique particulier en ratissant la fine pellicule de sédiments superficiels (Massin, 1982).

HOL 8 (Figures 46 a,b)

Cette holothurie mesure entre 10 cm et 20 cm de long et jusqu'à 5 cm de large. Elle a un aspect aplati et allongé, plus large que haut étant munie d'une frange marginale. La surface dorsale du tégument comporte de nombreuses papilles irrégulières piégeant le matériel détritique épibenthique (foraminifères, coquilles de ptéropodes, détrit épibenthiques...). Sa piste est plus accentuée sur les faciès purement sédimentaires où elle semble à demi ensevelie. Elle est aussi observée dans le bassin du Pérou et en Atlantique, dans le golfe de Gascogne mais jamais dans la colonne d'eau.

De l'avis des spécialistes et d'après Lemche et al. (1976) cette espèce pourrait appartenir au genre *Meseres* sp. (Ludwig, 1894) de la famille des Synallactidae et de l'ordre des Aspidochirotés. Elle pourrait éventuellement être identifiée à *Meseres macdonaldi* (Ludwig, 1894; Sluiter, 1901) espèce échantillonnée dans le Pacifique central Est entre 1644m et 2149 m ainsi que l'indique le tableau 9.

HOL 9 (Figures 47 a,b)

Cette holothurie mesure jusqu'à 25 cm de long et 5-6 cm de large. Son corps boudiné et cylindrique comporte des podia disséminés sur tout le corps. Ceux sur les faces ventrolatérales sont

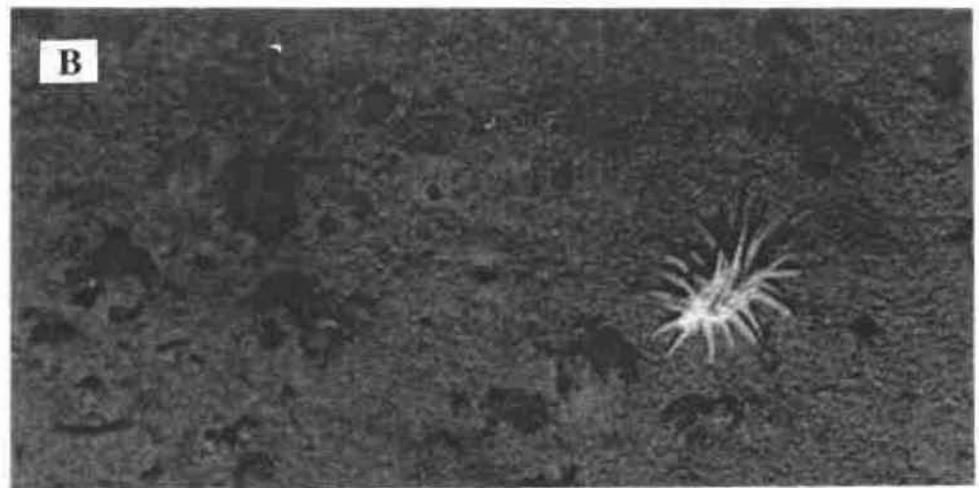
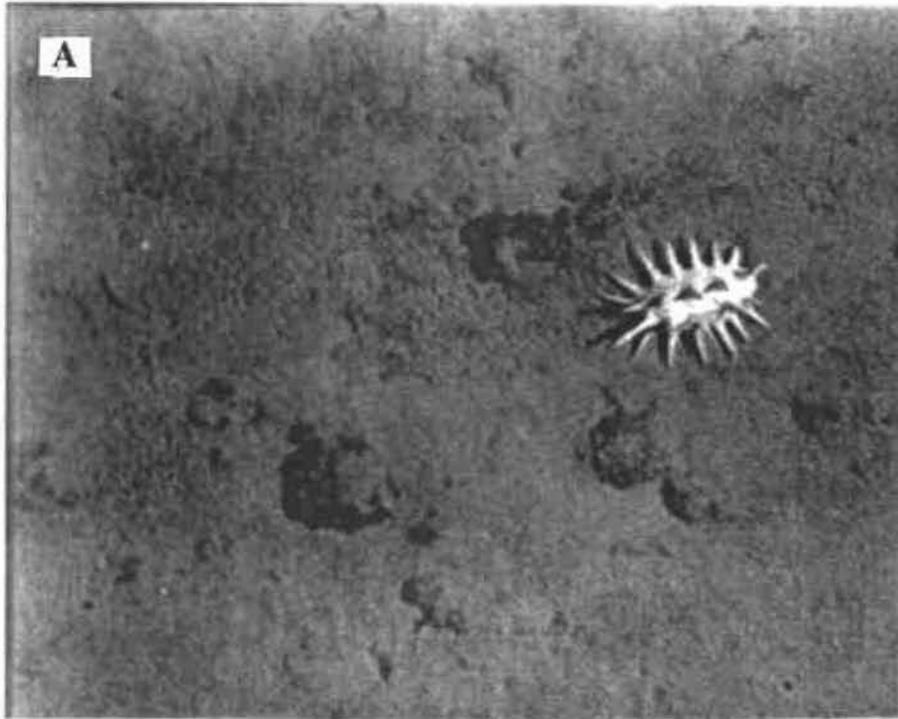


Fig. 43. A-B) HOL 5: ? *Deima validum* (Theel, 1879).

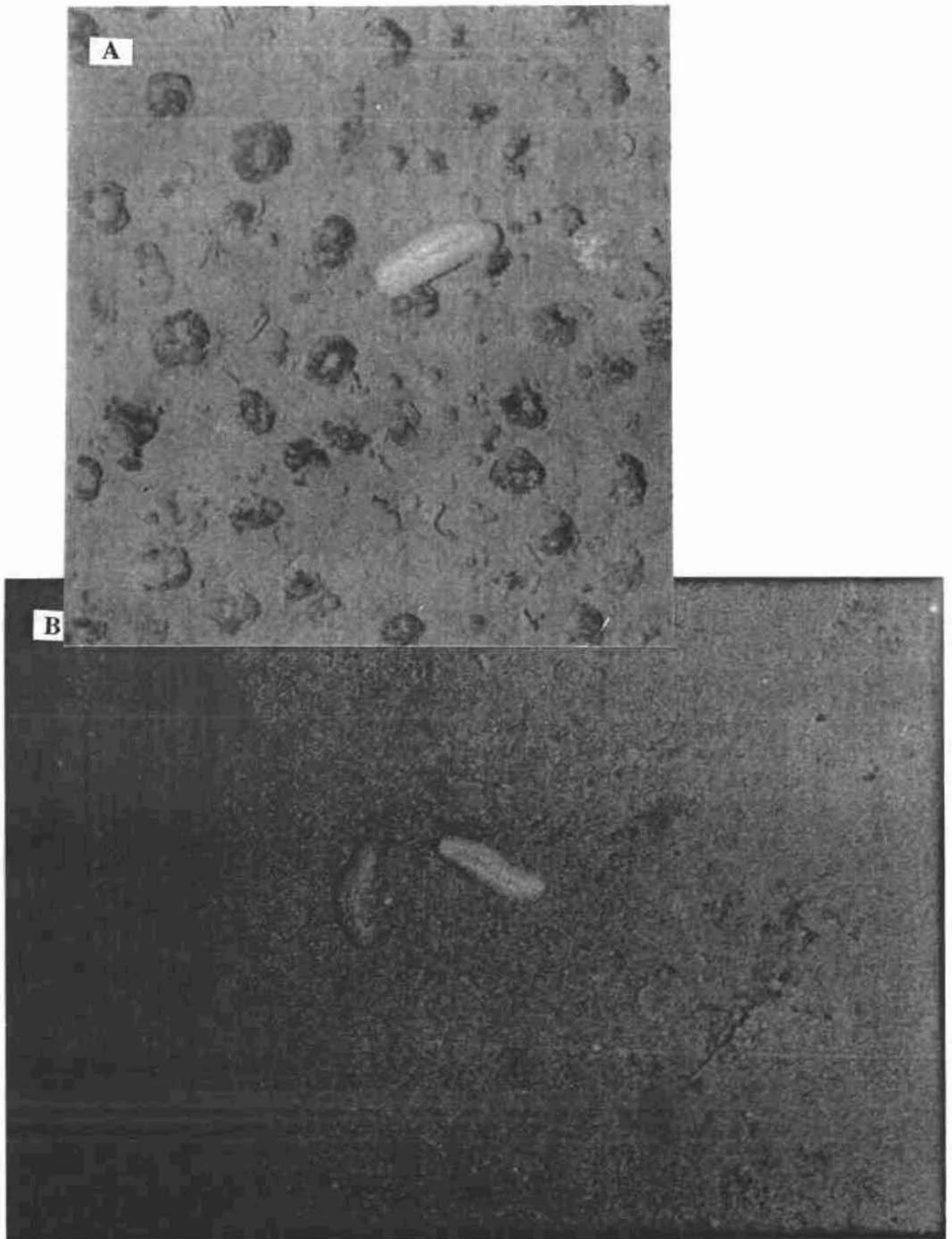


Fig. 44. A-B) HOL 6: ? *Benthodytes* (Theel, 1882).

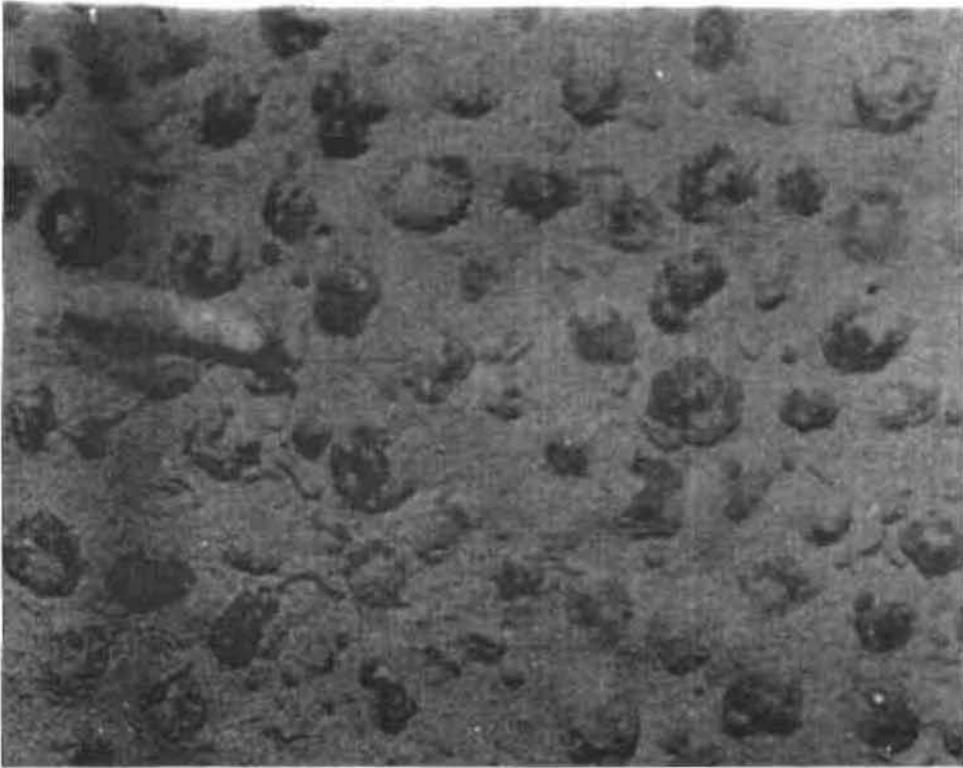


Fig. 45. HOL 7: ? *Pseudostichopus mollis* (Theel, 1886).

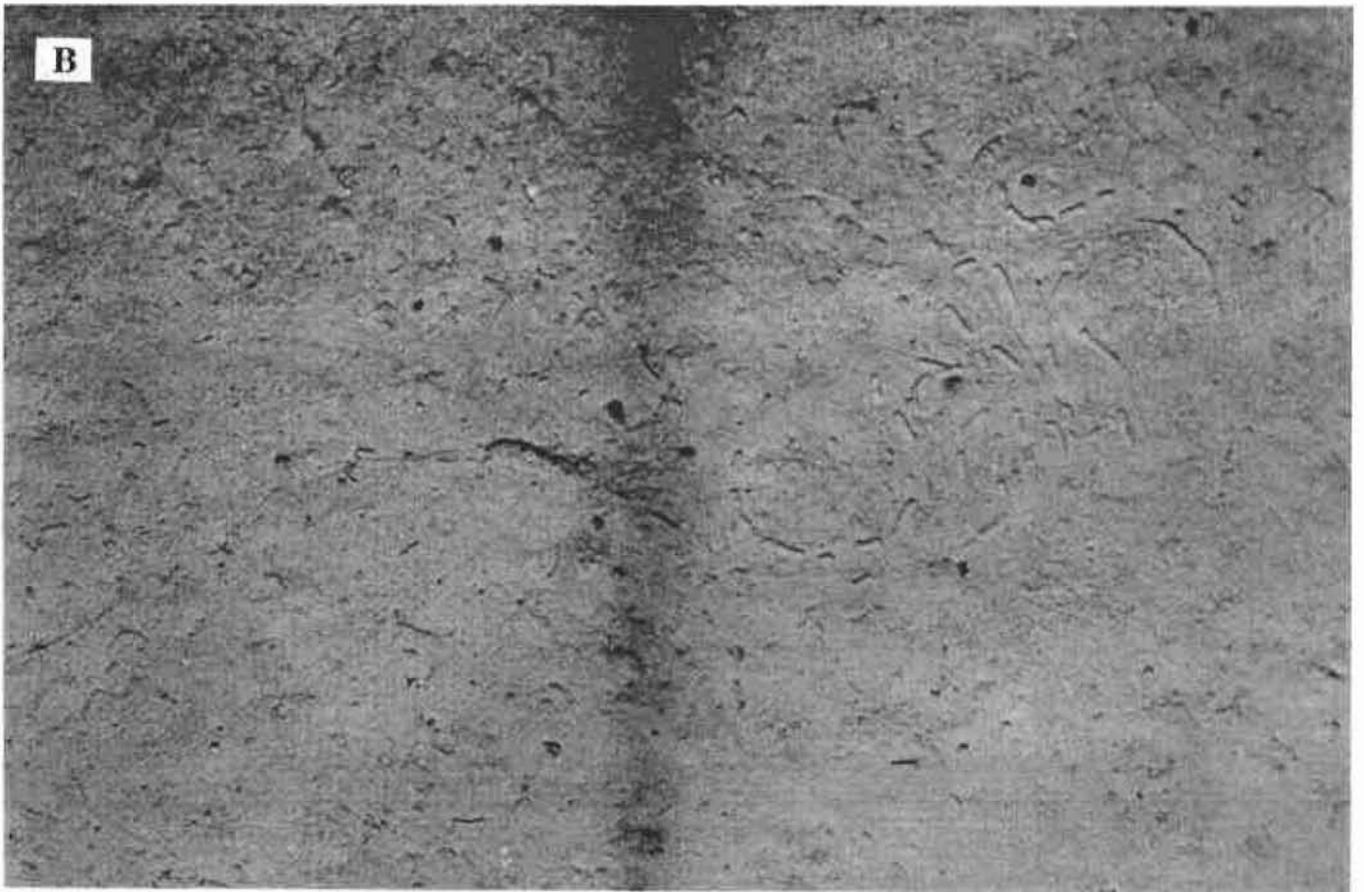
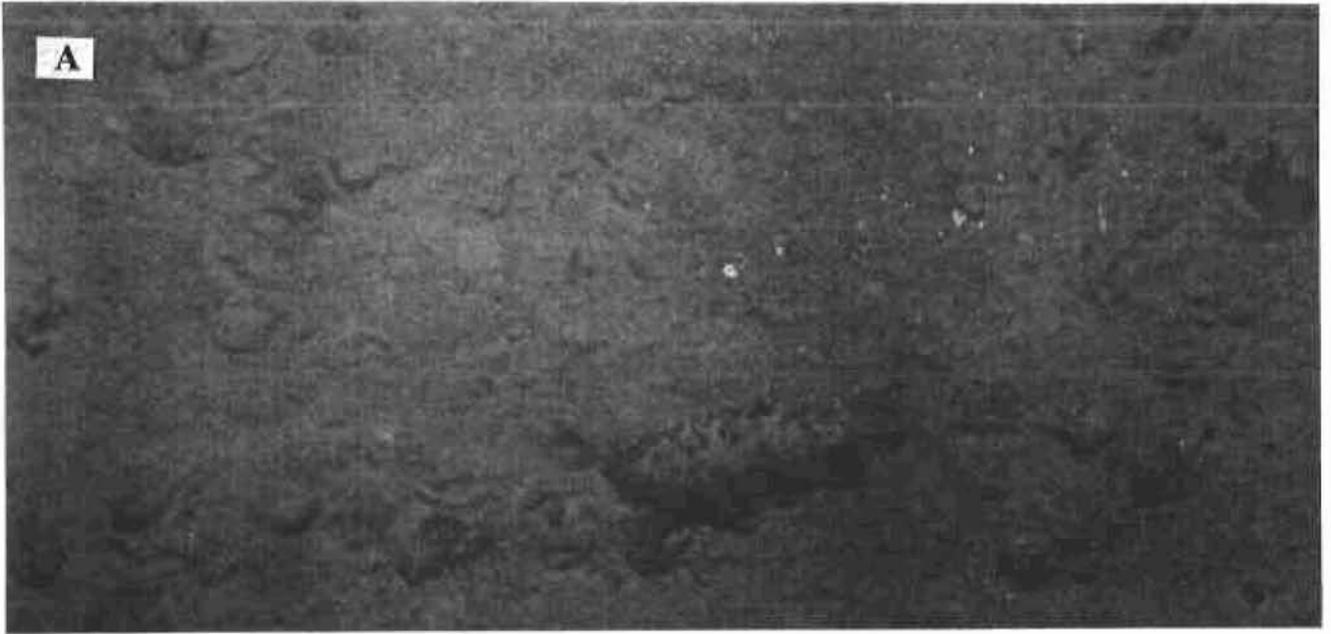


Fig. 46. A-B) HOL 8: ? *Meseres macdonaldi* (Ludwig, 1894).

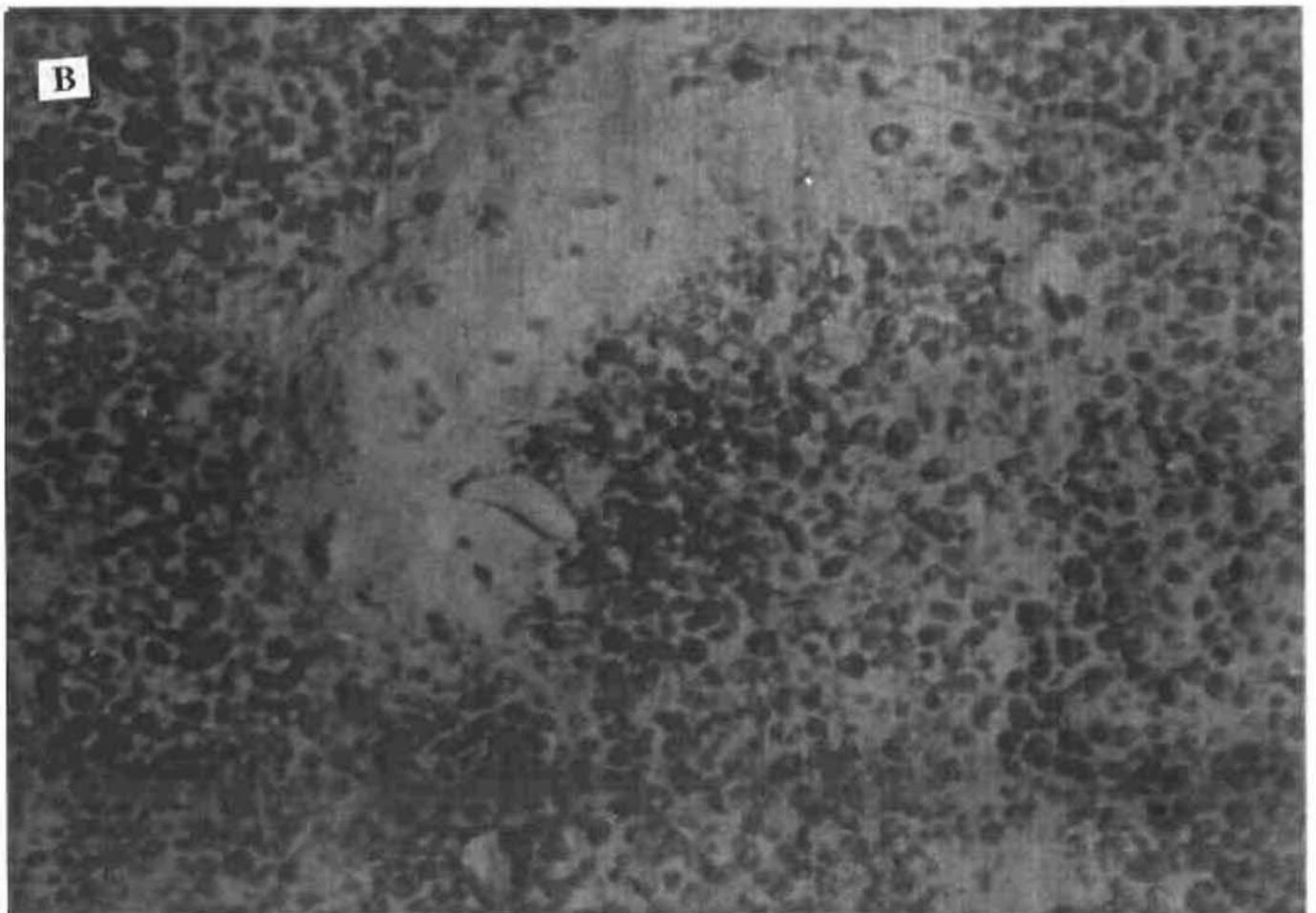
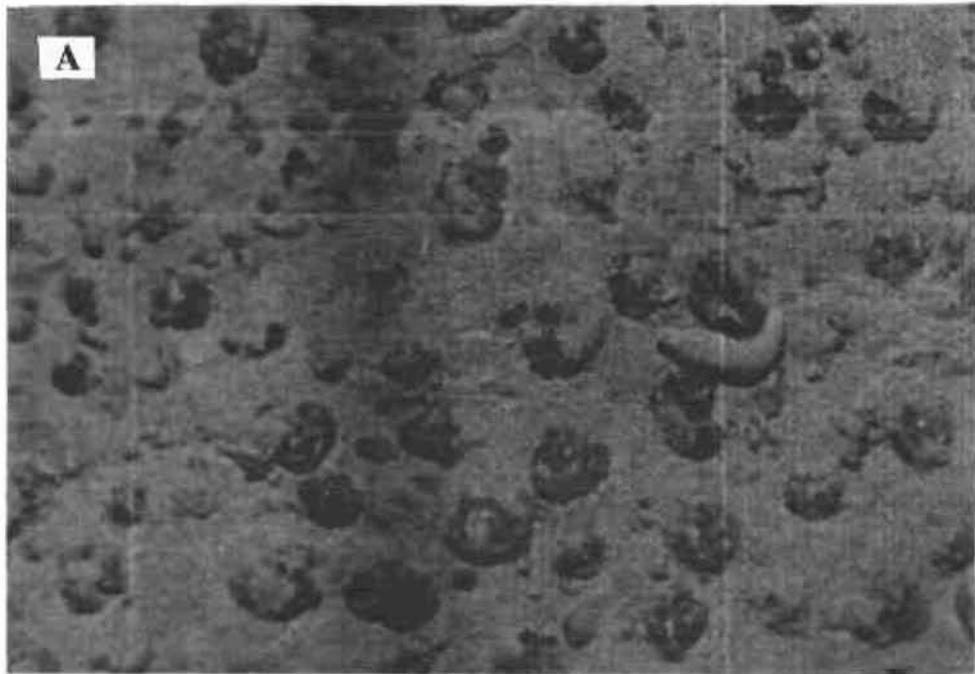


Fig. 47. A-B) HOL 9: ? *Mesothuria murrayi* (Theel, 1886).

plus grands et peuvent être discriminés sur certaines photographies. Cette holothurie a une teinte blanchâtre à mauve sur les photographies les rares fois où elle n'est pas recouverte de sédiment. On ne la voit que sur des substrats nodulifères où elle laisse une trace nettement moins profonde que HOL 8. Elle est connue comme détritivore non sélective et a été observée dans le bassin du Pérou ainsi qu'en Atlantique dans le golfe de Gascogne. Elle n'a jamais été observée dans la colonne d'eau.

En se référant à la littérature (Fisher, 1907) et selon l'avis des spécialistes on propose d'assimiler cette holothurie à la cosmopolite *Mesothuria murrayi* (Theel, 1886) de la famille des Synallactidae et de l'ordre des Aspidochirotés. En effet cette espèce est répandue dans le Pacifique occidental et oriental ainsi que dans l'océan Indien à des profondeurs variant entre 725 m et 4064 m. D'après, Heezen et Hollister (1971), Lemche et al. (1976) et Billet (1991) certaines *Mesothuria* et *Pseudostichopus* creusent des pistes d'environ 1 cm de profondeur par mouvements alternatifs d'extension et de contraction de tout le corps à défaut de podia ventraux peu développés. Ces pistes se sont révélées comme les traces de bioturbation les plus abondantes perturbant de façon significative la surface sédimentaire des fonds du bassin du Venezuela (Young et al. (1985), du golfe de Gascogne (Mauviel et Sibuet, 1985) et de la plaine abyssale de Madère (Hugget, 1987).

HOL 10 (Figures 48 a,b)

Ce taxon mesure 20 à 25 cm de long et 5 à 7 cm de large. Il paraît translucide et porte une longue projection effilée au-dessus de son extrémité antérieure. On peut très bien distinguer ses podia ventrolatéraux relativement gros et bien espacés, indépendants et peu nombreux donnant l'impression de le surélever. On peut distinguer, à travers la cloison dorsale translucide, la boucle formée par le tractus intestinal. De même, à l'extrémité antérieure de l'animal apparaît une région réfléchissant la lumière. Cette région se situerait plus exactement au niveau de la cavité péripharyngienne où rayonnent des brides conjonctivo-musculaires incrustées de corpuscules calcaires pouvant réfléchir la lumière. Cette région blanche opaque réfléchissant la lumière dans un corps par ailleurs translucide pourrait aussi correspondre aux organes génitaux comme chez certains Tuniciers (cl. Phlebobranchiata).

L'holothurie HOL 10 est observée sur tous les substrats sédimentaires, nodulifères et même rocheux mais on ne l'a jamais vu en train de se propulser dans la colonne d'eau. Elle apparaît sur les photographies du golfe de Gascogne et dans le bassin du Pérou privé de sa longue projection antérieure.

En se référant à la littérature (Hansen, 1975) et selon l'avis des spécialistes ce taxon ressemble à *Peniagone papillata n. sp.* (Hansen, 1975) de la famille des Elpidiidae et de l'ordre des Elaspodes. En effet, ce taxon a été prélevé notamment dans la zone de Clarion-Clipperton à 3570 m. Il a comme caractéristiques externes un corps allongé, un tégument mou et blanchâtre, 8 à 9 paires de podia décroissants en taille postérieurement et situés sur les 2/3 postérieurs de la sole ventrale. Il possède entre autres 4 à 5 paires de papilles dorsales dont la première et parfois la deuxième paire sont indépendantes, longues et effilées.

Cette impression d'une indépendance de la motricité des podia ventro-latéraux de *Peniagone papillata n. sp.* suscite la réflexion et conduit à considérer le modèle de locomotion proposé par Hansen (1972) pour *Scotoplanes globosa* (Theel, 1879), un autre membre de la famille des Elpidiidae. En effet les podia communiqueraient avec de larges cavités aquifères situées dans le tégument. C'est la constriction locale de ce dernier par mouvements péristaltiques des muscles épidermiques qui ferait mouvoir les podia indépendamment. Ceci illustrerait une adaptation de la locomotion sur les substrats meubles du milieu abyssal (Hansen, 1975).

HOL 11 (Figures 49 a,b)

Cette holothurie de 17 à 20 cm de long et de 5 à 8 cm de large ressemble au taxon précédent par sa texture translucide au travers de laquelle on peut percevoir la boucle du tractus intestinal et une tache blanche (réfléchissant la lumière) située au niveau péripharyngien. Néanmoins, elle semble plus aplatie et parée de franges marginales cachant les podia ventro-latéraux. De même à la partie nucale apparaît un velum court formé de la fusion de papilles dorsales antérieures. Ce velum semble regrouper quatre ou cinq projections courtes. Le taxon HOL 11 est observé sur tous les types de substrats mais jamais dans la colonne d'eau. Il n'existe ni dans le bassin du Pérou ni dans le golfe de Gascogne.

Ce taxon pourrait appartenir au genre *Amperima* (Pawson, 1965) ou *Peniagone* (Theel, 1882), de la famille des Elpidiidae et de l'ordre des Elasipodes.

En se fondant sur la littérature (Theel, 1882; Ludwig, 1894; Clark, 1920; Hansen, 1975), on pourrait plus précisément proposer d'assimiler ce taxon à *Peniagone vitrea* (Theel, 1882) ayant été notamment prélevée dans la zone d'étude. Cette holothurie a comme caractéristiques externes : un corps allongé, un large velum pouvant être rabattu soit antérieurement soit postérieurement, 6 à 9 paires de podia décroissant en taille postérieurement et bordant le tiers postérieur de la sole ventrale. Comme la plupart des Elasipodes, les espèces des genres *Amperima* et *Peniagone* ratissent la pellicule superficielle des sédiments en laissant très peu de traces sur leur passage (Massin, 1982).

HOL 12 (Figures 50 a,b)

Ce taxon ne diffère du précédent que par son velum formé de deux petites projections antérodorsales. Sa taille peut atteindre 20 cm de long et 8 cm de large. On le retrouve sur tous les substrats mais jamais dans la colonne d'eau. Il n'a pas été observé sur les photographies provenant du bassin du Pérou ni sur celles du golfe de Gascogne.

D'après la littérature (Ludwig, 1894; Hansen, 1975), ce taxon se rapproche du genre *Amperima* (Pawson, 1965) ou de *Peniagone* (Theel, 1882), de la famille des Elpidiidae et de l'ordre des Elasipodes. Une possibilité plus précise d'identification serait *Peniagone gracilis* (Ludwig, 1894), ayant été prélevé notamment dans la zone d'étude. Cette holothurie a comme caractéristiques externes un corps aplati, l'orifice buccal situé sur un tube rétractile et 4 à 5 paires

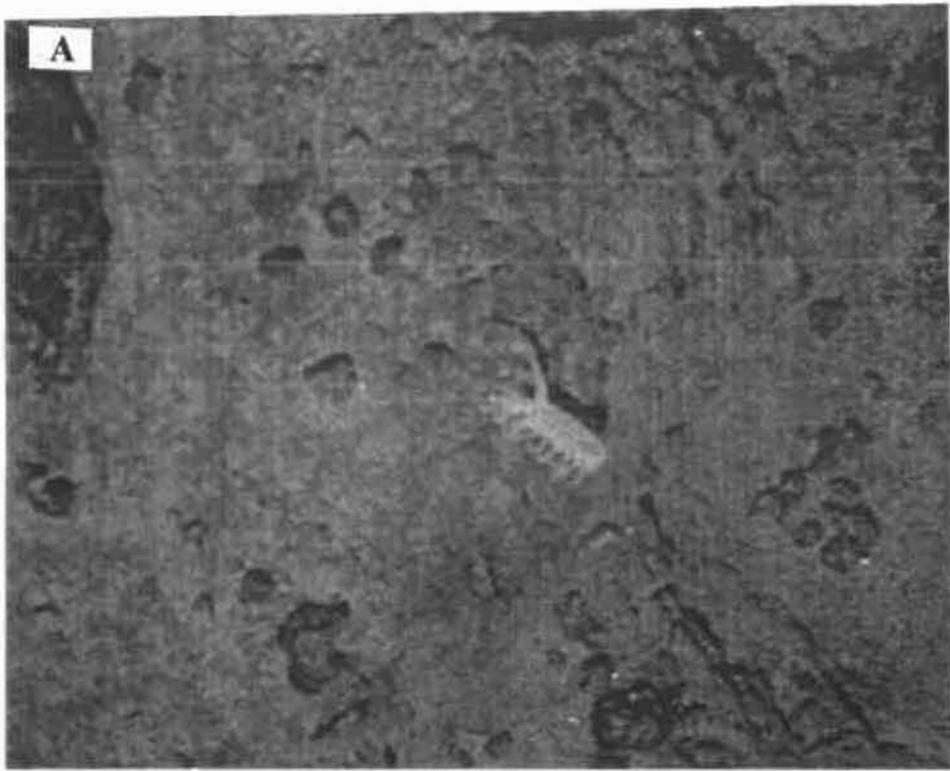


Fig. 48. A-B) HOL 10: ? *Peniagone papillata* n.sp. (Hansen, 1975).

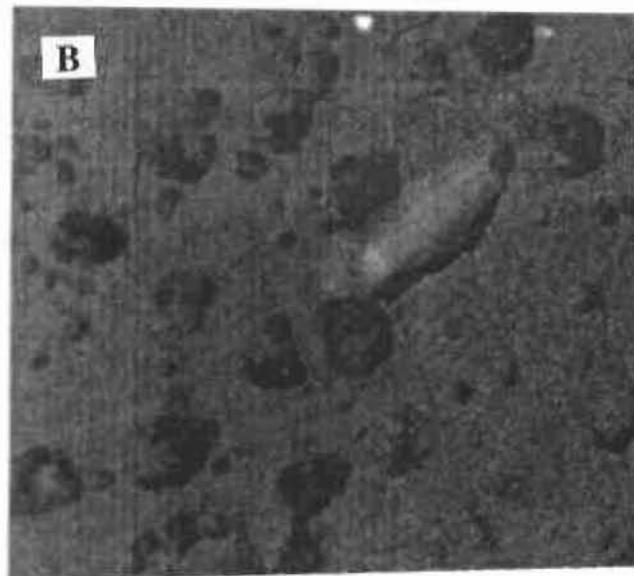
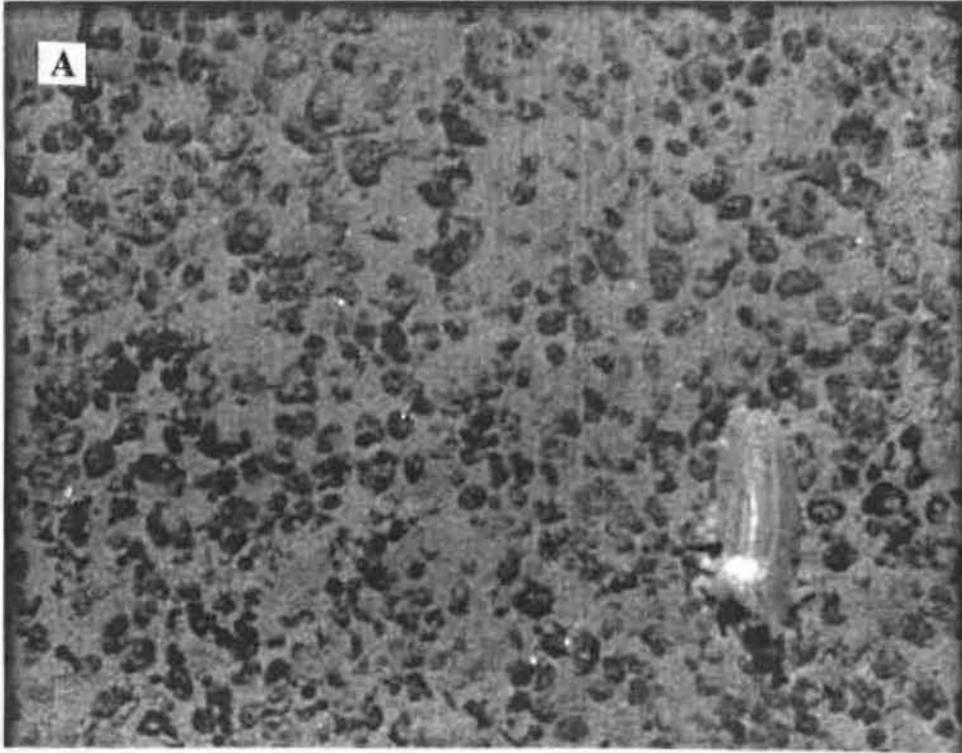


Fig. 49. A-B) HOL 11: ?*Peniagone vitrea* (Theel, 1882).

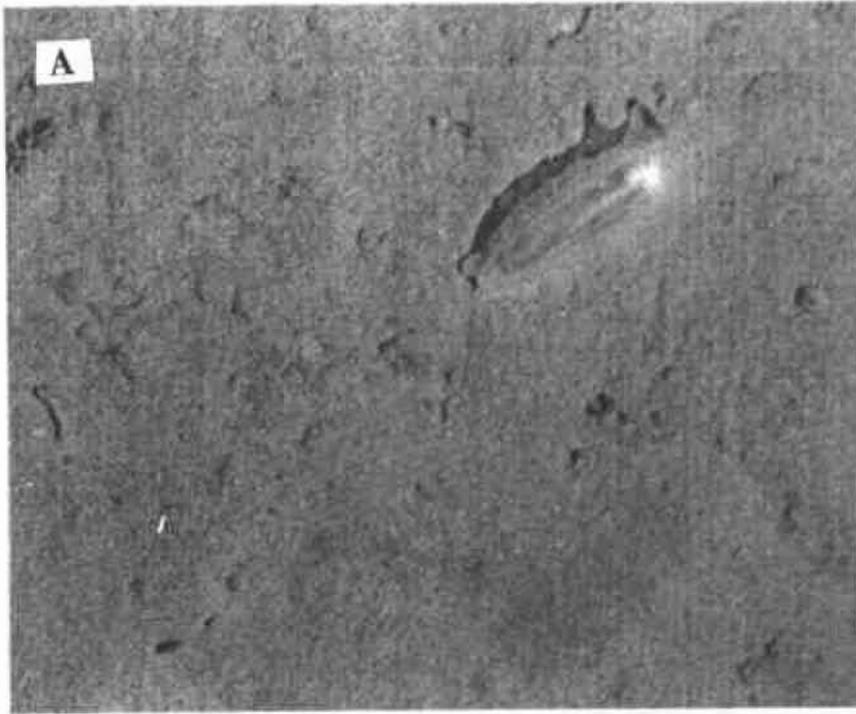


Fig. 50. A-B) HOL 12: ? *Peniagone gracilis* (Ludwig, 1894).

de podia recouverts par une frange bordant la partie postérieure du corps.

HOL 13 (Figures 51 a,b,c)

Cette holothurie se distingue des précédentes par son velum formé de 2 paires de papilles dorsales réparties en 2 longues projections et en deux plus courtes latéralement. Son corps est plus large, ovoïde et mesure jusqu'à 30 cm de long et 10 cm de large. Sa face ventrale est bordée de 9 à 10 paires de podia décroissants postérieurement en taille.

Ce taxon est observé sur tous les types de substrats, mais jamais dans la colonne d'eau. Il a également été identifié sur certaines photographies provenant du bassin du Pérou et du golfe de Gascogne.

D'après la littérature (Theel, 1882; Perrier, 1896; 1902; Hérouard, 1923; Agatep, 1967; Hansen, 1975) et les spécialistes, cette holothurie (surtout fig. 52 a) pourrait appartenir à l'espèce *Amperima rosea* (Perrier, 1896) de la famille des Elpidiidae et de l'ordre des Elaspodes. Or ce taxon n'a jamais été prélevé dans le Pacifique, n'ayant été découvert qu'entre les Açores et le Portugal à des profondeurs variant entre 4060 m et 5000 m (cf. tableau 9). Les holothuries sur les figures 51b,c paraissent plus massives et pourraient être plutôt des *Peniagone purpurea* (Theel, 1882), comme celles prélevées aux environs de la zone d'étude. En effet *P. purpurea* a comme caractéristiques externes, un corps trapu muni de 7 à 9 paires de podia, les 2 premiers étant indépendants et ventraux tandis que les 5 à 7 autres paires sont rapprochées et en partie fusionnées. Le velum consiste en deux paires de papilles très longues et minces conjointes à leur base. Le bord du velum se prolonge en une frange latérale recouvrant les podia.

La fonction du velum, apparaissant sur les figures tantôt rabattu antérieurement avec les extrémités affleurant le substrat, tantôt porté haut presque perpendiculairement, suscite la réflexion. Ce velum pourrait avoir une fonction sensorielle et peut-être même respiratoire en augmentant la surface du corps et en facilitant par ses mouvements les échanges de fluides dans les canaux aquifères (Hansen, 1975).

HOL 14 (Figures 52 a,b,c)

Cette holothurie mesure tout au plus 25 cm de long et 5 cm de large. Elle ne diffère des précédentes que par un velum formé de 4 grandes projections antérodorsales de même taille pouvant se rabattre soit postérieurement sur le corps soit antérieurement vers le substrat. Cette holothurie est observée sur tous les types de substrat mais jamais dans la colonne d'eau. En dehors de la zone d'étude, elle apparaît sur les photographies du golfe de Gascogne.

D'après la littérature (Ludwig, 1894; Clark, 1920b; Hansen, 1975; Madsen, 1953) et selon les spécialistes ce taxon ressemble à *Peniagone intermedia* (Ludwig, 1894) de la famille des Elpidiidae et de l'ordre des Elaspodes. En effet, cette espèce a été prélevée notamment dans la zone d'étude entre 2418 m et 5203 m (Clark, 1920b; Madsen, 1953). Elles ont comme caractéristiques externes : 3 paires indépendantes de podia latéraux et 4 paires de podia fusionnés en forme d'éventail

à la partie postérieure du corps. Le velum est aussi large que le corps et ses bords latéraux se prolongent en une bordure marginale autour de la moitié antérieure du corps.

HOL 15 (Figures 53 a,b,c)

Ce taxon long de 20 cm et large de 5 cm au maximum semble assez rare dans la zone d'étude. Il paraît indifférent au type de substrat qui le sustente et n'est jamais vu dans la colonne d'eau. On ne l'aperçoit ni sur les photographies du bassin du Pérou ni sur celles du golfe de Gascogne.

Mise à part ses 2 grandes projections antérodorsales caractéristiques, il ne diffère nullement des autres holothuries estimées appartenir aux genres *Amperima* (Pawson, 1965) ou *Peniagone* (Theel, 1882) de la famille des Elpidiidae et de l'ordre des Elaspodes. On pourrait avancer une hypothèse plus précise d'après les descriptions de Theel (1882), Clark (1920b), Madsen (1953) et Hansen (1956, 1975) allant en faveur d'une espèce très ressemblante et prélevée dans la zone d'étude, *Amperima naresi* (Theel, 1882) de la famille des Elpidiidae. En effet cette espèce a comme caractères externes : un corps ovoïde, 8 à 10 paires de podia bordant toute la sole ventrale et décroissant en taille postérieurement. Le velum, composé de 2 paires de papilles, est bien développé et peut prendre des formes différentes (Hansen, 1956).

Le tableau 9 reprend les possibilités d'identification des taxons HOL 10 à HOL 15 en décrivant les holothuries prélevées appartenant aux genres *Amperima* (Pawson, 1965) ou *Peniagone* (Theel, 1882).

HOL 16 (Figures 54 a,b,c,d)

Cette holothurie tout à fait remarquable mesure tout au plus 40 cm de long et 12 cm de large avec un très grand prolongement caudal dressé perpendiculairement au substrat, de la même longueur environ que le corps et aussi large que ce dernier dans sa partie la plus évasée. Le corps est très aplati sur la face ventrale et voûté dorsalement. Les extrémités sont fort arrondies. Une large frange podale sombre sur le trivium borde latéralement tout le corps. L'appendice caudal est charnu et plus échancré le long d'un sillon médian. Cet appendice prend son origine sur une région dorsale plus élevée vers 1/4 à 1/3 de la longueur du corps à partir de son extrémité postérieure.

Cette holothurie peut être très sombre (figure 54a) ou au contraire presque translucide (figure 55c). Les photographies en couleur prises par le Nautile révèlent une teinte bleutée pour les individus translucides. Cette espèce d'holothurie est observée sur tous les types de substrats. De même, il apparaît sur les photographies du golfe de Gascogne et du bassin du Pérou.

D'après la littérature (Theel, 1882; Hérouard, 1902, 1923; Deichmann, 1940; Madsen, 1953) et selon l'avis des spécialistes, cette espèce pourrait être *Psychropotes semperiana* (Theel, 1882), famille des Psychropotidae, ordre des Elaspodes. Or cette holothurie n'a pas encore été prélevée dans la zone d'étude ni ailleurs dans le Pacifique, elle existe dans l'océan Indien

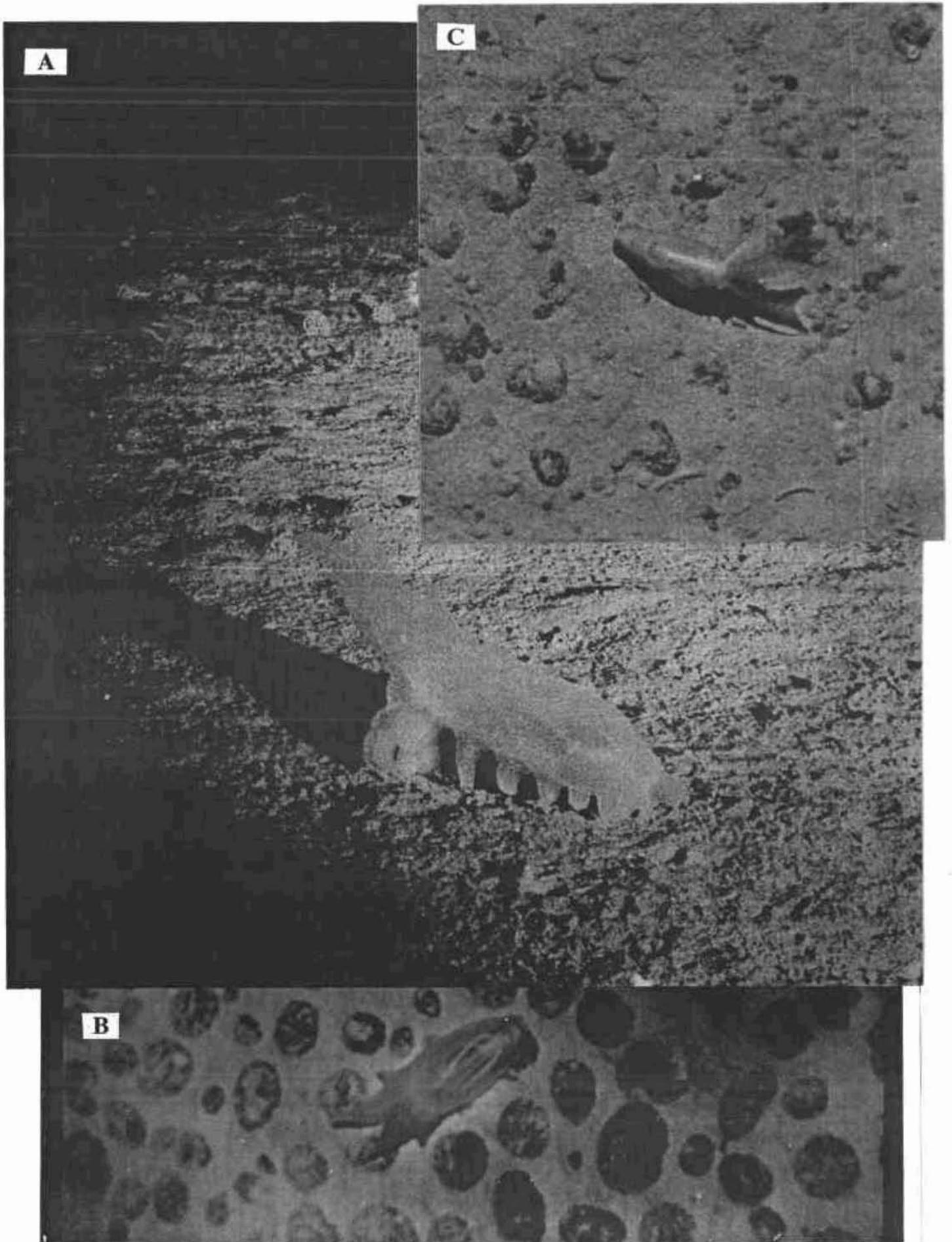


Fig. 51. A) HOL 13: ? *Amperima rosea* (Perrier, 1896); B-C) HOL 13: ? *Peniagone purpurea* (Theel, 1882).

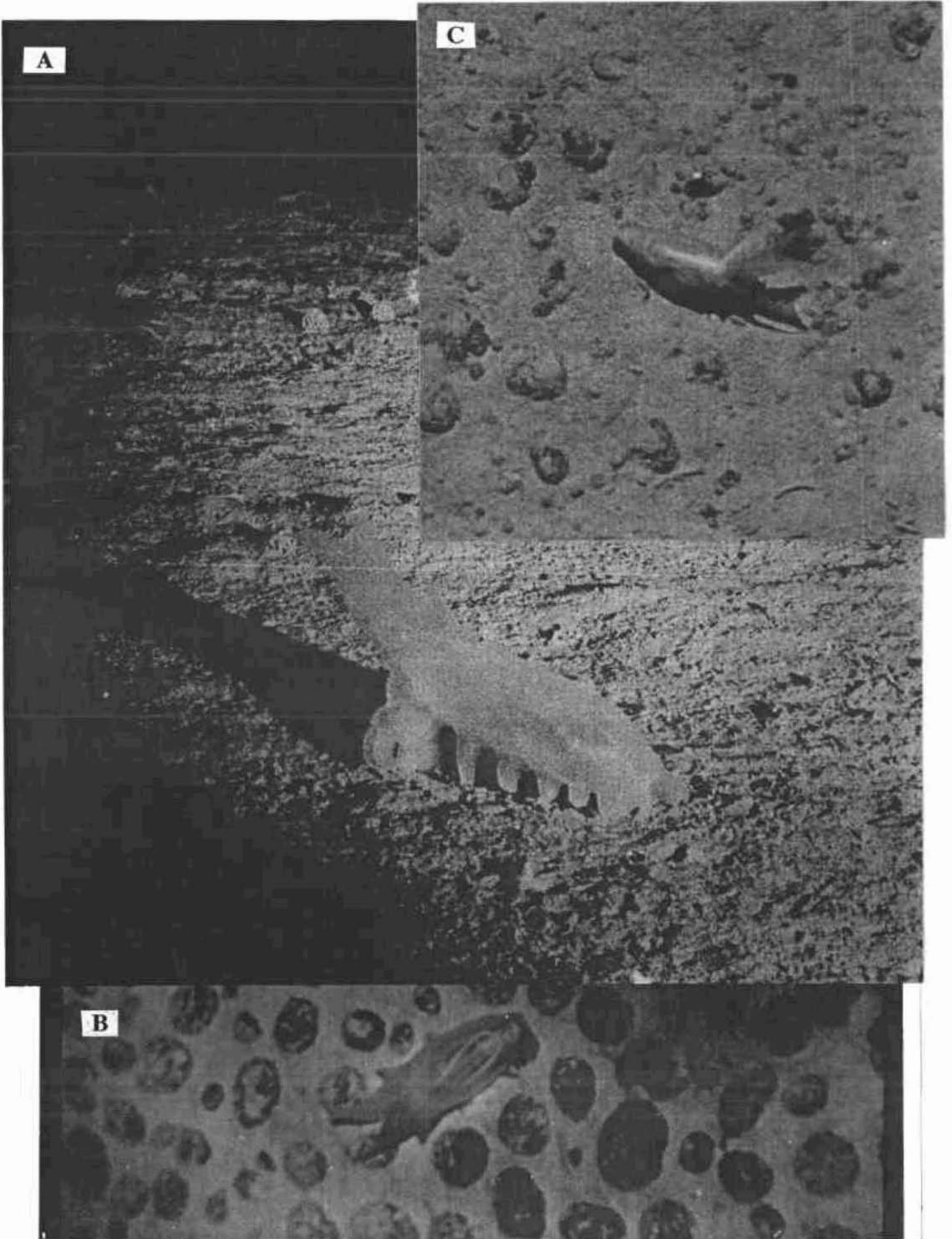


Fig. 51. A) HOL 13: ? *Amperima rosea* (Perrier, 1896); B-C) HOL 13: ? *Peniagone purpurea* (Theel, 1882).

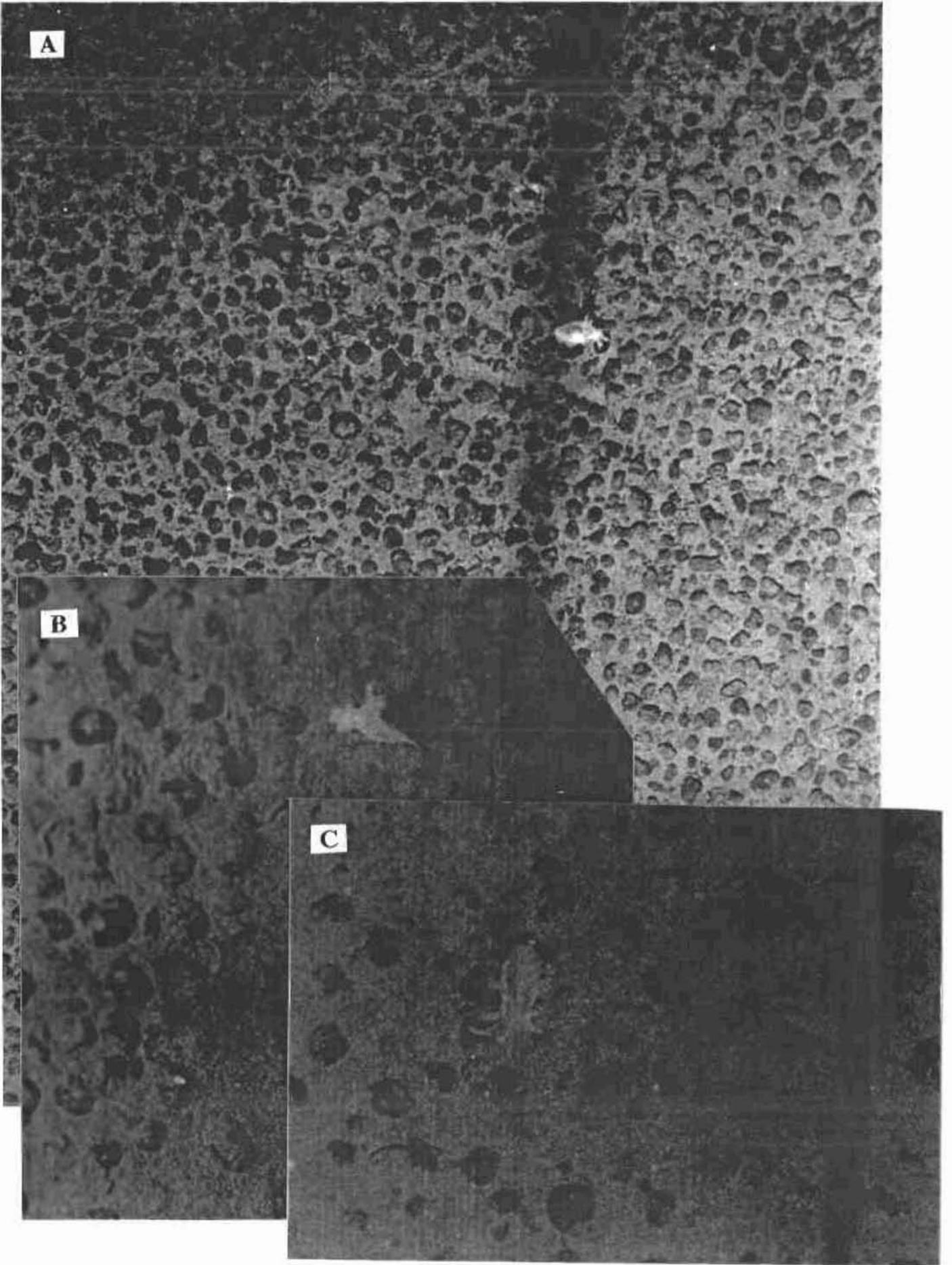


Fig. 52. A-B-C) HOL 14: ? *Peniagone intermedia* (Ludwig, 1894).

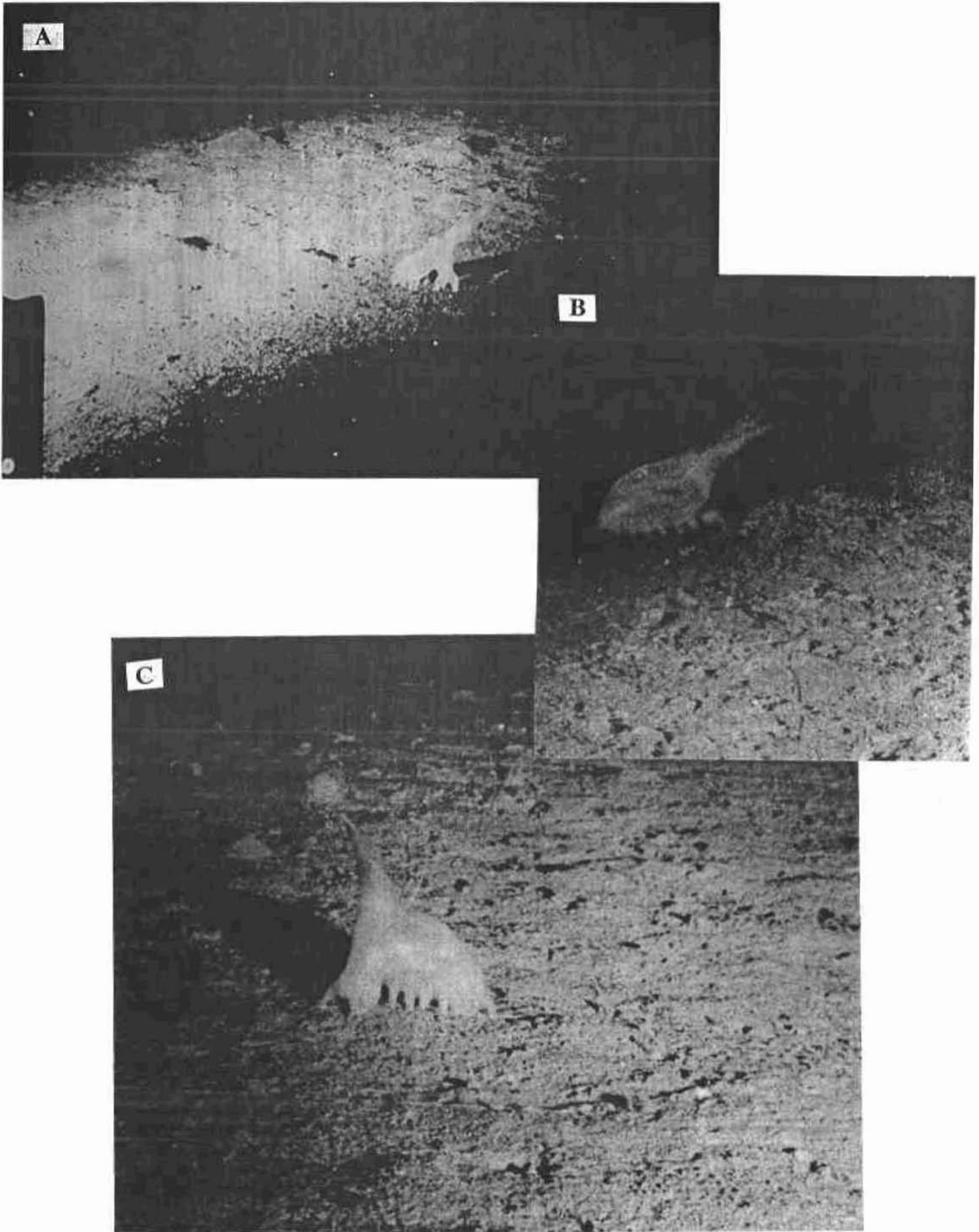


Fig. 53. A-B-C) HOL 15: ? *Amperima naresi* (Theel, 1882).

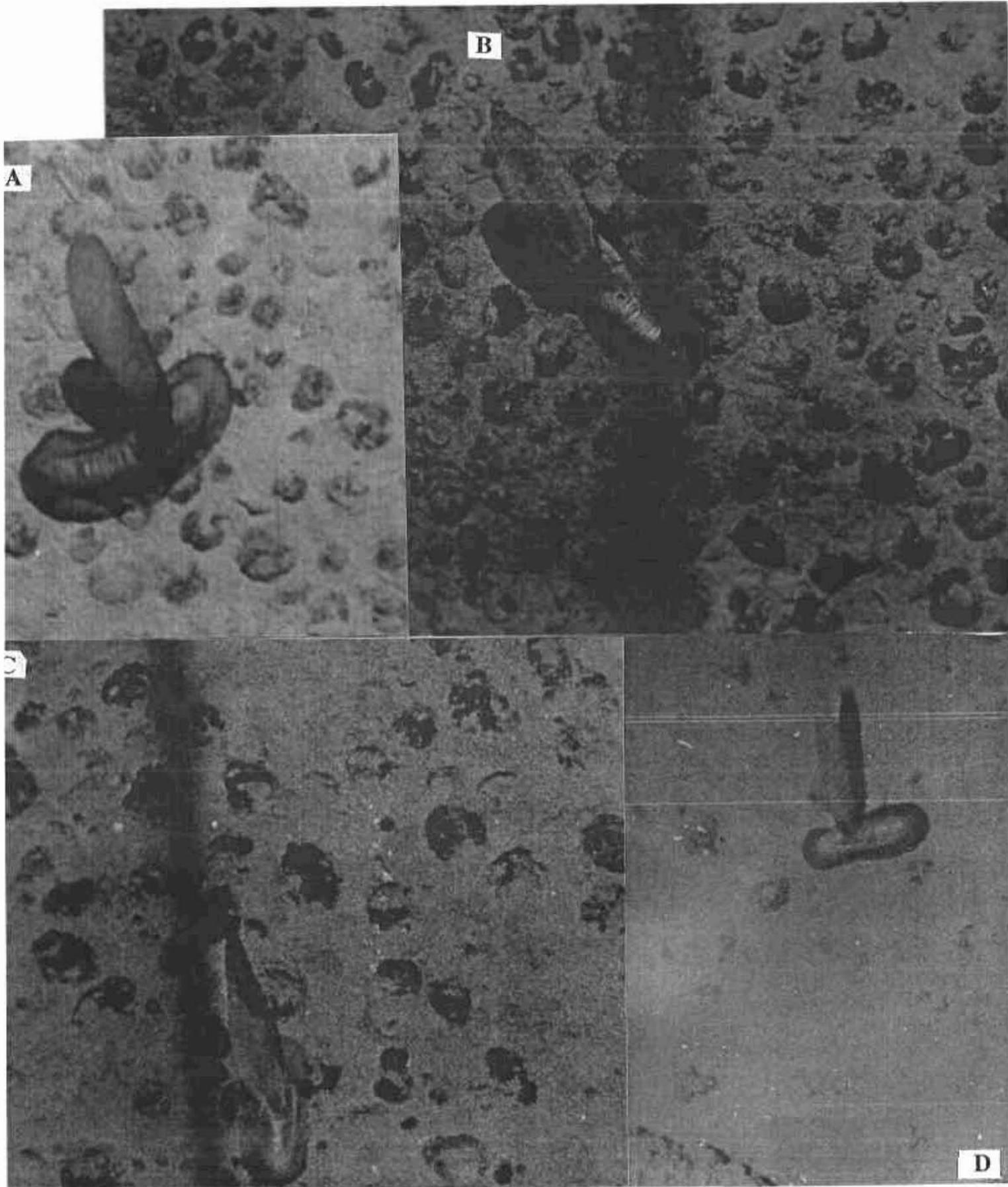


Fig. 54. A-B-C-D) HOL 16: ? *Psychropotes semperiana* (Theel, 1882).

et dans l'Atlantique à des profondeurs de 3460 m à 5600 m.

Les versions translucides de ce taxon peuvent soit être des juvéniles revêtant des teintes plus foncées à l'âge adulte (Miller et Pawson, 1990), soit se rapporter à une autre espèce, *Psychropotes hyalinus* (Pawson, 1985). En effet cette espèce est très proche de *Psychropotes semperiana* mais en diffère par sa transparence et les caractéristiques de ses spicules. De plus elle est connue comme une espèce nageuse "facultative" utilisant à ces fins sa grande frange marginale : elle a été prélevée à 5 m au-dessus du substrat à une profondeur de 5890 m dans le Pacifique tropical Nord Est (Pawson, 1985). Sur les films pris par le Nautilé, on la voit effectuer quelques mouvements de nage en se contorsionnant puis en planant alors qu'elle a été dérangée par le bras manipulateur. Ce pourrait être un comportement d'évitement en cas de prédation.

Les traces laissées par ce taxon sont difficilement discernables sur les nombreuses photographies de la zone d'étude. En effet, s'il s'agit de *Psychropotes semperiana* cela viendrait du fait qu'il n'a que podia relativement petits sur la partie médioventrale de la sole plantaire. Ces podia sont au nombre de deux rangées de 7 à 25 podia. On remarque aussi que les nodules paraissent plus sombres, comme nettoyés par son passage.

HOL 17 (Figures 55 a,b,c,d)

Cette holothurie diffère de la précédente notamment par la localisation de son appendice caudal qui est dans le prolongement de la partie postérieure du corps à l'arrière du bivium. Ce taxon mesure au maximum 50 cm de long sur 15 cm de large avec un appendice caudal de 30 cm de long. Ce dernier paraît plus charnu et rigide dans son premier tiers et par contre plus souple à son extrémité (et peut se plier lors des mouvements natatoires). La frange marginale, bien moins importante que dans le cas du taxon précédent, se dissocie ici d'une membrane péristomienne développée. Sur certaines photographies, la queue paraît plus courte, la membrane péristomienne moins déployée et les podia ventro-latéraux plus libres et saillants.

Ce taxon paraît très sombre sur les photographies en noir et blanc, mais jaune claire à orange sur les photographies en couleur prises par le Nautilé. Il est représenté en train de nager sur certains films pris lors de la campagne Nixonaut; ses mouvements natatoires se font de la manière suivante : HOL 17 cambre rythmiquement l'axe du corps après avoir induit la pulsation de sa membrane péristomienne tout en imprimant au mouvement l'opposition de son appendice caudal. Ce taxon n'est observé que sur des fonds à dense couverture nodulifère. En revanche il n'apparaît pas sur les photographies du bassin du Pérou, alors qu'il figure sur certains clichés du golfe de Gascogne.

En se rapportant à la littérature (Theel, 1882; Ludwig, 1894; Clark, 1920; Madsen, 1953; Parker, 1963; Bayer, 1970; Hansen, 1975 et Luke, 1982) et selon l'avis des spécialistes, ce taxon ressemble à *Psychropotes longicauda* (Theel, 1882) de la famille des Psychropotidae et de l'ordre des Elaspodes. Cette espèce cosmopolite comporte entre 7 à 25 paires de podia indépendants, 18 tentacules péribuccaux, une frange marginale composée entre 2 et 9 paires de podia et 2 à 8 paires de très petites papilles dorsales. Elle peut revêtir des teintes jaunes à violet foncé avec toujours la sole

plantaire plus foncée. D'après Khripounoff et Sibuet (1980), *Psychropotes longicauda* est une espèce détritivore sélectionnant les particules les plus riches en composés assimilables et peut occasionnellement avoir un comportement nécrophage. Ce taxon a été prélevé dans tous les océans à des profondeurs variant entre 2210 m et 5203 m sur une grande variété de substrats. D'après Mortensen (1927), l'appendice caudal servirait à la nage mais selon Miller et Pawson (1990), seuls les juvéniles sont mésopélagiques. L'observation à bord du Nautile (figure 55b) semble démentir cette affirmation. Certains individus ont même été prélevés à une altitude de 500 m au dessus du substrat (Billet et al., 1985).

HOL 18 (Figures 56 a,b,c)

Cette holothurie nageuse a une couleur sombre, brune violette sur les vidéographies prises par le Nautile. Son corps charnu (25 cm de long et 10 cm de large, pour ses dimensions maximales) est légèrement comprimé dorso-ventralement. La partie antérieure du corps comporte un velum réunissant 12 à 14 larges papilles dorso-ventrales en une membrane encerclant les 3/4 du corps. La branche située antéro-ventralement est encerclée de vingt petits tentacules dont les extrémités sont divisées en ramifications dendritiques. Les podia ventro-latéraux se répartissent d'une part, en deux éventails formés chacun de 6 à 9 paires de longs podia soudés postérieurement et d'autre part, 3 à 6 paires de podia antérieurs plutôt rudimentaires. On observe la plupart du temps cette holothurie en train de nager au-dessus d'une grande variété de faciès nodulifères et sédimentaires. Les traces qu'elle laisse sur le substrat sont celles formées par le poids du corps reposant sur les extrémités des 3 à 4 paires de podia membranés postérieurs et par les parties terminales des tentacules dépliées. En suivant ses mouvements natatoires sur les films pris par le Nautile, on a estimé qu'il fallait un intervalle de 5 secondes pour chaque propulsion (Miller et Pawson (1990) ont enregistré un cycle de 7,5 secondes) lors de laquelle l'animal reste à la verticale et bat l'eau d'un mouvement ondulatoire de son velum en suivant le sens du courant (rhéophobie). Ce taxon figure également sur des photographies du bassin du Pérou ainsi que du golfe de Gascogne.

L'hypothèse d'identification que l'on propose par référence à la littérature (Pawson, 1976, 1982; Ohta, 1985; Miller et Pawson, 1990), et selon l'avis des spécialistes est la suivante : *Enypniastes eximia* (Theel, 1882) de la famille des Pelagothuriidae et de l'ordre des Elaspodes. En effet cette holothurie a été observée en train de nager entre 2,5 et 5 m au-dessus du substrat, à l'exception des jeunes spécimens collectés par Billett et al. (1985) à plus de 3000 m au-dessus du fond ou même à la surface des océans (Herouard, 1923). Le détail de sa nage est décrit par Ohta (1985) et par Miller et Pawson (1990). Toutefois on note que sur les photographies et les films de la zone de Clarion-Clipperton, *Enypniastes eximia* adopte une position de nage typique d'une situation de courant. En effet, elle utilise son velum comme voile apposé à la direction du courant et ses podia ventro-latéraux comme freins. De même, toutes les *Enypniastes eximia* observées sur la zone d'étude seraient adultes car les jeunes sont plus petits et de couleur rose translucide (Billett et al., 1985; Miller et Pawson, 1990). *Enypniastes eximia* est reconnue comme une espèce cosmopolite échantillonnée à

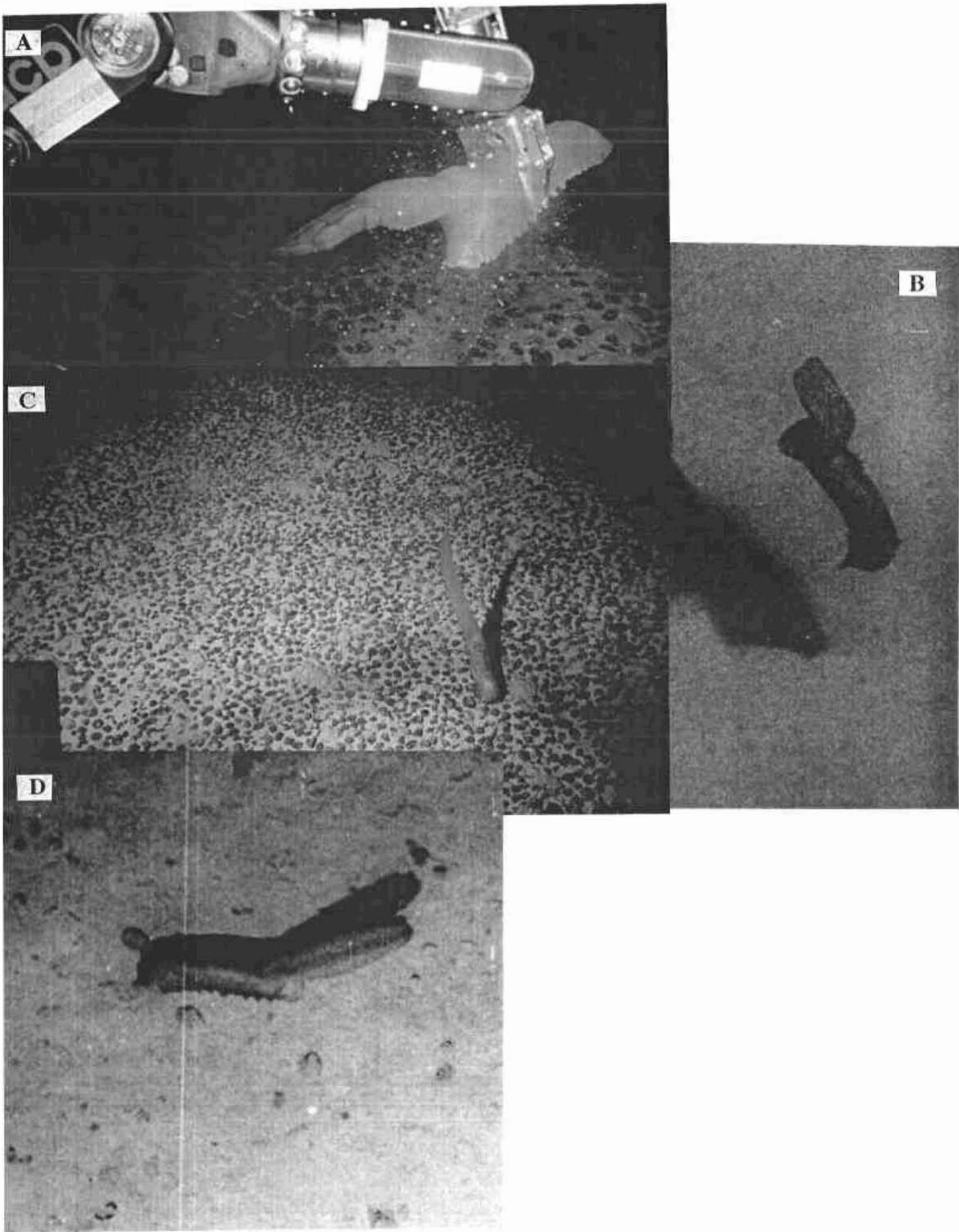


Fig. 55. A-B-C-D) HOL 17: ? *Psychropotes longicauda* (Theel, 1882).

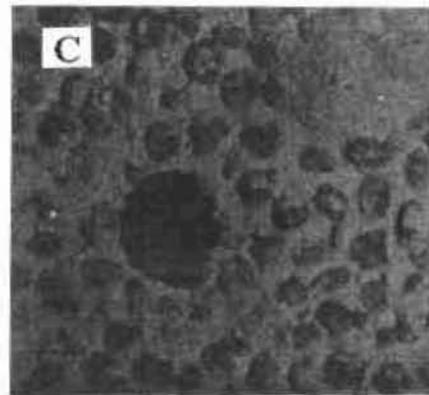
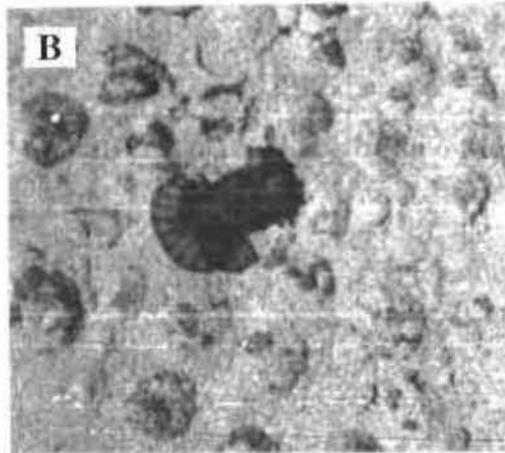
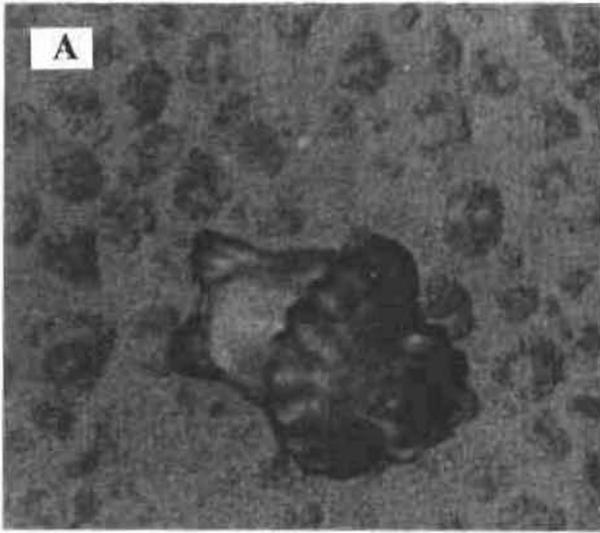


Fig. 56. A-B-C) HOL 18: ? *Enypniastes eximia* (Theel, 1882).

des profondeurs variant entre 516 et 5689 m. Cette holothurie passerait 10% de son temps sur le substrat afin d'ingérer les sédiments de manière non sélective (Miller et Pawson, 1990). Par conséquent, elle n'est pas suspensivore ne se nourrissant pas dans la colonne d'eau (Ohta, 1985). Toutefois, elle peut être située à une étape intermédiaire de son adaptation évolutive à une vie essentiellement mésopélagique comme celle menée par *Pelagothuria natatrix* (Ludwig, 1894; Chun, 1900; Etman, 1926). En fait cette dernière est présumée suspensivore puisqu'elle a toujours été prélevée dans la colonne d'eau (Ohta, 1985).

HOL 19 (Figures 57 a,b,c,d,e)

Ce taxon a un corps ovoïde pouvant mesurer jusqu'à 32 cm de long pour une largeur de 10 cm. Sur les photographies en couleur il revêt une teinte rosée. Un velum est formé par 4 papilles dorsales dont la paire centrale est plus longue que celle latérale. On remarque à l'extrémité postérieure du corps 4 paires (réparties latéralement) de podia ventraux membranés. La bouche est localisée dans un tube rétractile orienté postérieurement. Une dizaine de tentacules aux extrémités ramifiées entourent la bouche. Des plis marquent la face dorsale du corps. Une frange membraneuse relie latéralement le velum aux podia ventro-postérieurs.

Sur les photographies et les films vidéographiques du Nautilé, on voit la plupart du temps cette holothurie en train de nager. En effet, soit on la découvre suspendue verticalement en maintenant sa flottaison par le battement de ses tentacules buccaux, soit avec l'axe du corps parallèle au substrat elle se propulse par les flexions de son corps plié au niveau du velum tout en opposant rythmiquement la pulsation de ses podia ventro-postérieurs. Lorsque cette holothurie est sur le substrat, elle se sustente de la pellicule superficielle recouvrant les nodules et les sédiments à l'aide de ses tentacules dont les extrémités sont fourchues (figure 57d). L'axe de la bouche et des tentacules tend vers l'angle droit par rapport à l'axe du corps trapu porté par les deux séries de podia ventro-postérieurs. Ce taxon figure également sur les photographies du golfe de Gascogne à une profondeur de 3000 m.

L'hypothèse d'identification que l'on propose en accord avec les spécialistes est *Peniagone leander* (Pawson et Foell, 1986), famille des Elpidiidae, ordre des Elasipodes. A noter toutefois que ces auteurs n'ont identifié ce taxon que sur la base de photographies (prises entre 14°33'N-127°39'W, aux alentours de 4500-5000 m de profondeur) invoquant la qualité du détail photographique permettant de décrire tous les critères taxinomiques requis dans une identification ainsi que la très grande difficulté d'échantillonnage d'un organisme aussi fragile et menant la plupart du temps une vie mésopélagique.

HOL 20 (Figure 58)

Cette holothurie ressemble beaucoup à la précédente par la forme de son corps et par sa vie mésopélagique. Toutefois, elle présente les caractéristiques suivantes : un corps aplati de 15 cm de long et de 7 cm de large, un tégument translucide au travers duquel se dessine la boucle pigmentée du

tractus digestif, un large velum (formé de 4 papilles dorsales) dirigé vers l'avant et prolongeant la surface dorsale, 4 à 5 paires de podia fusionnés et répartis en deux "ailerons" postérieurs. Ne l'ayant jamais vue sur le substrat, on ne peut que décrire sa position dans la colonne d'eau. En effet, elle nage en maintenant l'axe de son corps vertical et en battant l'eau simultanément de ses "ailerons" postérieurs et de ses 10 tentacules péri-buccaux ramifiés.

Cette holothurie a été reconnue sur certaines photographies des fonds de l'Atlantique Nord, dans le golfe de Gascogne.

On propose comme hypothèse d'identification en se référant à la littérature (Theel, 1882; Hérouard, 1899, 1902, 1923; Madsen, 1953 et Barnes et al., 1976) et en accord avec les spécialistes : l'espèce *Peniagone diaphana* (Theel, 1882), famille des Elpidiidae, ordre des Elasipodes. Des individus de cette espèce ont été prélevés dans les océans Pacifique, Atlantique et Indien à des profondeurs variant entre 1520 m et 5600 m. De même, *Peniagone diaphana* a été observée à partir d'un submersible (Barnes et al., 1976) de telle sorte que l'on ait pu déterminer son rythme de pulsation natatoire comme étant de 10 à 20 cycles par minute. Il s'est avéré que cette holothurie s'est maintenue verticalement dans la colonne d'eau pendant plus de 12 heures et s'est retrouvée un moment à plus de 70 m au-dessus du fond. D'après Hansen (1975), cette espèce pélagique au poids spécifique proche de l'eau se servirait des courants comme moyen de dispersion.

Une hypothèse intéressante sur la fonction de ces battements natatoires a été émise par Barnes et al. (1976). En effet, il se pourrait qu'ils facilitent la respiration et provoquent un courant remettant en suspension les particules détritiques se trouvant à l'interface eau-sédiment et dont se nourrirait cette holothurie. Cette hypothèse a conduit à considérer *Peniagone diaphana* comme essentiellement mésopélagique (après avoir été observée à partir d'un submersible uniquement dans la colonne d'eau pendant plus de 12 heures) alors que le contenu de son tractus digestif comporte des tests de foraminifères, des spicules d'éponges et d'holothuries ainsi que bien d'autre matériel détritique provenant du benthos. Ainsi, Barnes et al. (1976) attribuent à cette holothurie un comportement trophique particulier de détritivore avec un mode de vie quasi mobile suspensivore. Or cette hypothèse n'est pas valide lorsque l'animal se trouve au delà des premiers mètres au-dessus du substrat car la resuspension des particules détritiques ne pourrait se faire. On suggère donc que tout comme *Peniagone leander*, ce taxon se poserait quelquefois sur le substrat afin de se nourrir selon un mode détritivore. Le long lapse de temps a pu être un artefact provoqué par la présence du submersible perturbant les habitudes alimentaires de *Peniagone diaphana*.

HOL 21 (Figures 59 a,b,c,d)

Cette holothurie mesure jusqu'à 55 cm de long et 5 cm de large, son corps est cylindrique à fusiforme. Sa couleur est pourpre foncé ou violette tachetée de teintes plus claires. Les papilles dorsales forment une frange irrégulière autour de l'extrémité antérieure dorsale. La région orale munie de tentacules est dirigée ventralement. Deux rangées de petites papilles plus ou moins saillantes sont alignées sur la face dorsale. L'extrémité postérieure se termine en pointe émoussée avec parfois

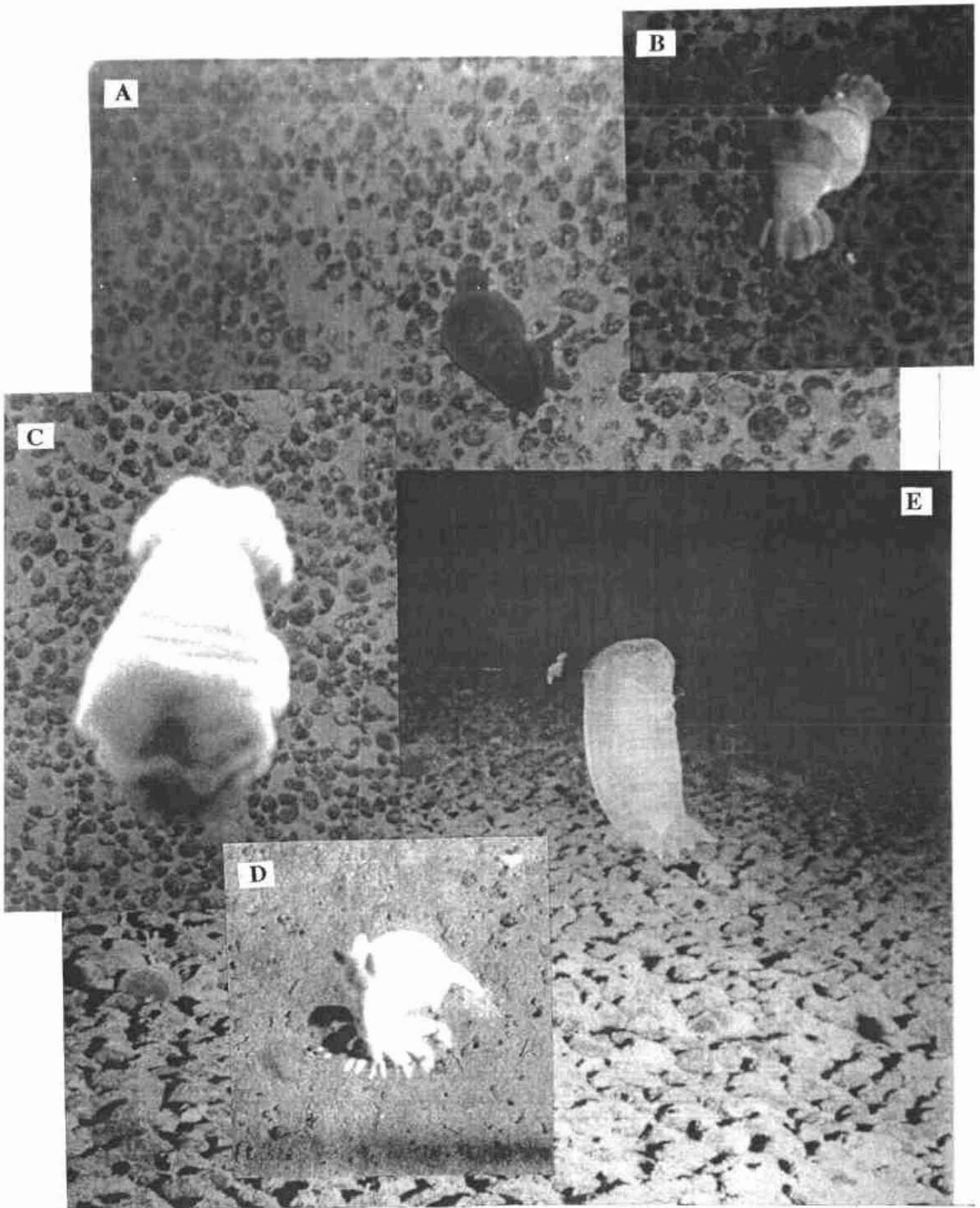


Fig. 57. A-B-C-D-E) HOL 19: ? *Peniagone leander* (Pawson et Foell, 1986).



Fig. 58. HOL 20: ? *Peniagone diaphana* (Theel, 1882).

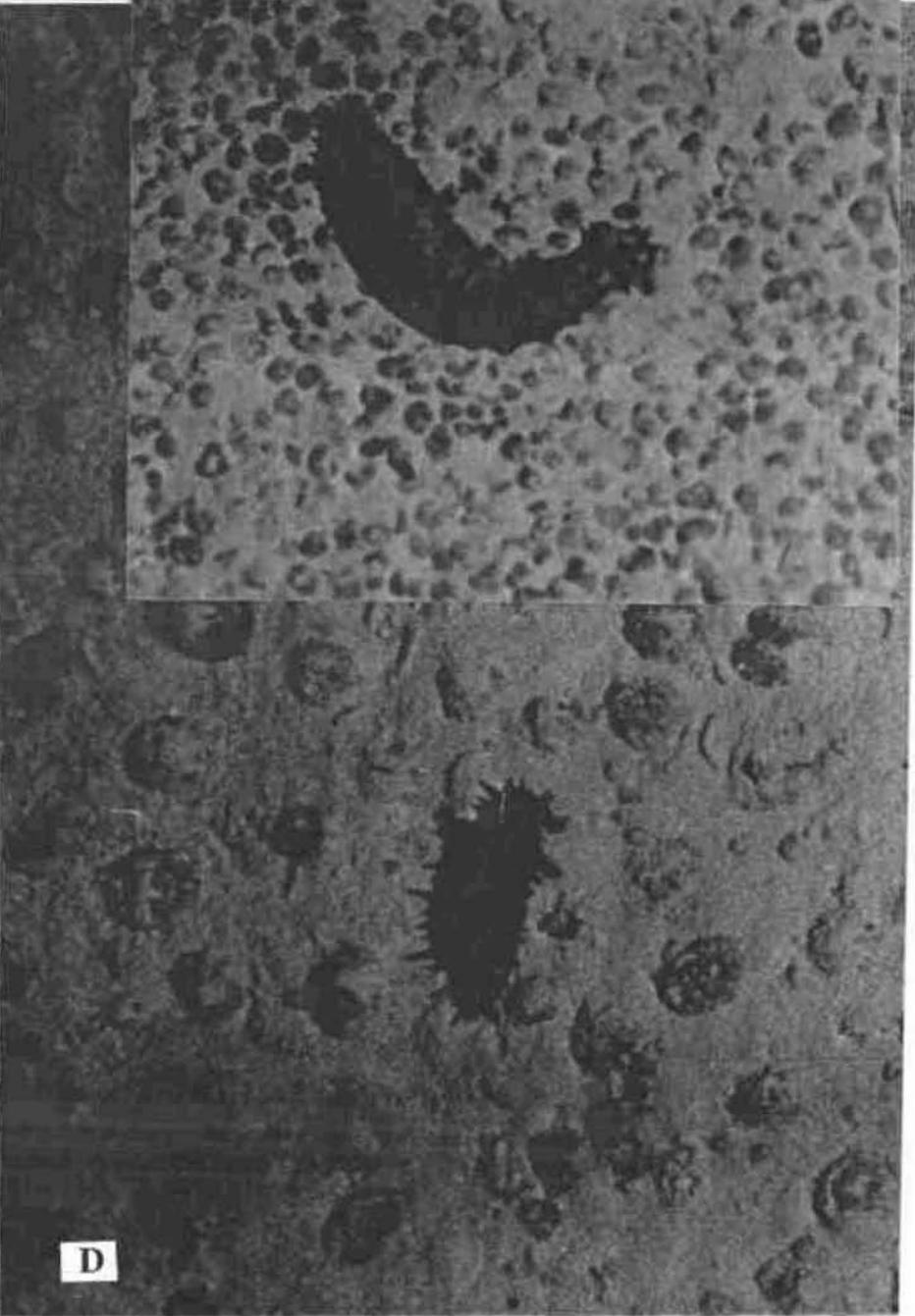
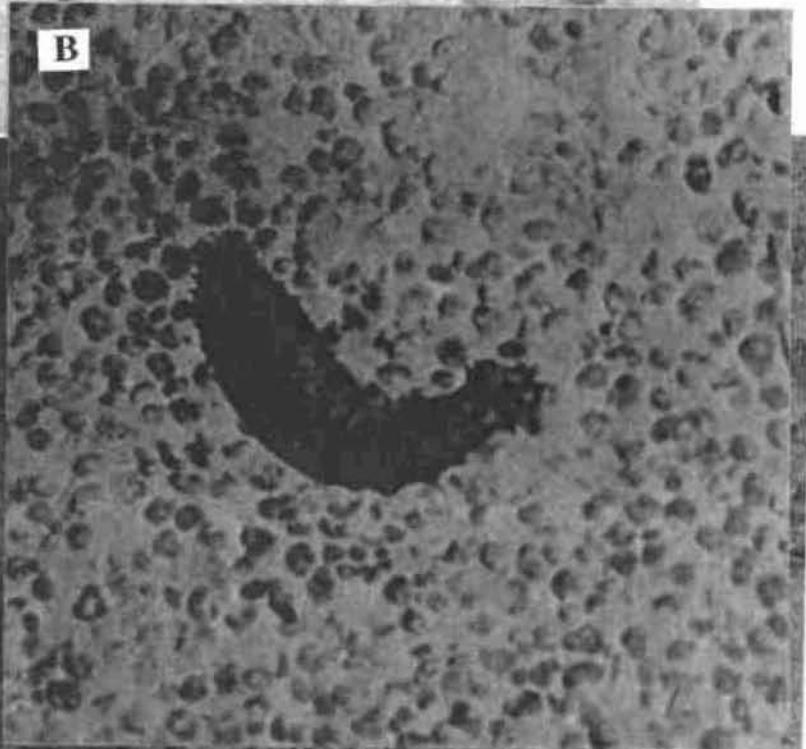
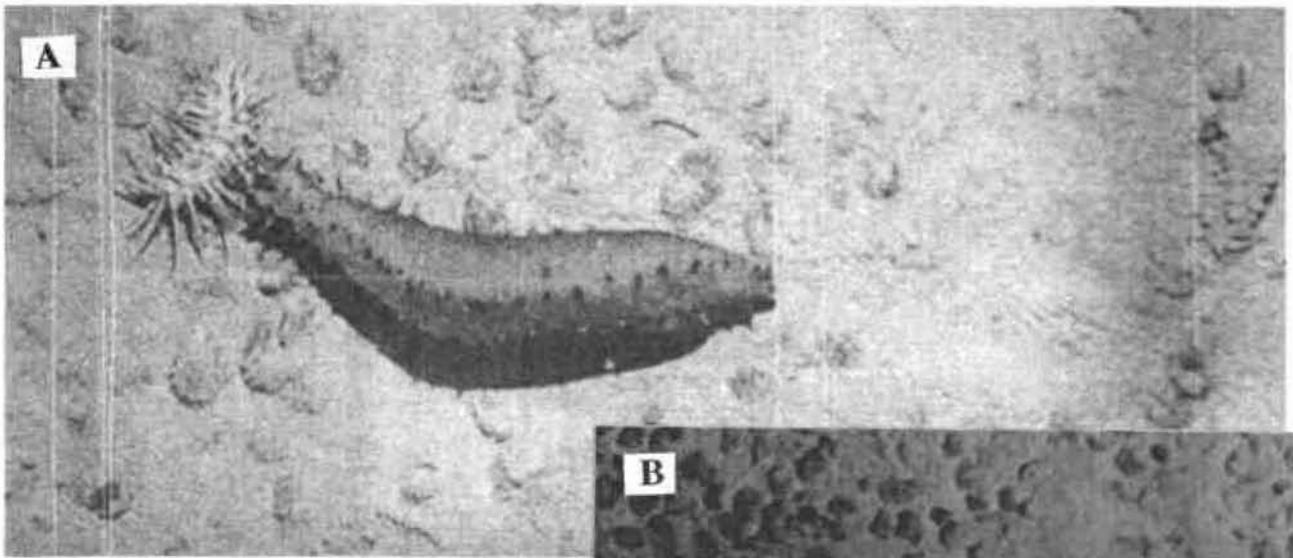


Fig. 59. A-B-C-D) HOL 21: ? *Psychronaetes hanseni* (Pawson, 1983).
et ? *Oneirophanta mutabilis*

quelques courtes projections effilées. Le tégument non gélatineux ressemble à du cuir. Les traces que laisse cette holothurie derrière son passage témoignent d'une double rangée de podia ventrolatéraux relativement grands et espacés et de l'absence de podia médioventraux.

Cette holothurie se trouve sur tous les types de faciès sédimentaires et nodulifères de la zone d'étude. On l'a reconnue sur les fonds du bassin du Pérou mais jamais en position de nage.

En accord avec Pawson (comm. pers.) ce taxon ressemble à *Psychronaetes hansenii* (Pawson, 1983) de la famille des Laetmogonidae, ordre des Elasipodes. En effet ce taxon a été prélevé dans la zone d'étude entre 4800 m et 5200 m. Comme caractères externes, l'holotype n'a pas de papilles péribuccales mais porte 15 tentacules à large disques orales et à petites tiges courtes. Les podia ventro-latéraux sont au nombre de 15 par rangée et mesurent approximativement 10 mm de long et 8 mm de large. Ces podia sont triangulaires et uniformément distribués. Les papilles dorsales sont réparties en deux rangées au nombre de 30 chacune. A l'extrémité antérieure environ 15 papilles (mesurant 15 mm de long et 9 mm de large pour les plus grandes) forment une frange irrégulière.

HOL 22 (Figures 60 a,b,c)

Ces holothuries peuvent mesurer jusqu'à 35 cm de long et 12 cm de large. Elles ont un tégument très sombre, parfois brillant et comme cuirassé. Le détail de la face dorsale est par conséquent très difficile à discerner. On peut cependant discriminer sur certaines photographies une double rangée ou des bandes de papilles dorsales ainsi qu'une frange marginale ourlant les bords du corps; de plus cette holothurie est caractérisée par l'absence d'une région antérieure distincte du corps comme c'est le cas pour le taxon précédent. Le taxon HOL 22 est la seule holothurie observée sur la zone d'étude laissant une piste dégagée de nodules sur des substrats à dense couverture nodulifère, ce qui donne une idée de sa masse, de sa puissance et de la perturbation sur le milieu édaphique que provoque son passage.

Ces taxons se retrouvent fréquemment sur une grande variété de faciès aussi bien nodulifères que sédimentaires. En dehors de la zone d'étude, des taxons d'apparence similaire sont observés sur des photographies du bassin du Pérou et du golfe de Gascogne. Mais on n'aperçoit jamais HOL 22 dans la colonne d'eau.

Cette fois deux hypothèses d'identification sont proposées en se référant à la littérature (Theel, 1879, 1882, 1886a, 1886b; Ludwig, 1894; Madsen, 1953; Hansen, 1975; Luke, 1982) et selon l'avis des spécialistes, soit un représentant de l'ordre des Elasipodes, pouvant appartenir à la famille des Laetmogonidae, soit un représentant de l'ordre des Aspidochiotes de la famille des Synallactidae, tel *Paelopatides sp.* (Theel, 1886). *Paelopatides confundens* (Theel, 1886) qui a été prélevé notamment sur la zone d'étude pourrait correspondre à ce taxon. D'après Gage et al. (1985), des holothuries identifiées comme *Paelopatides sp.* ont été photographiées dans le Nord-Est de l'Atlantique à 1942-1949 m et à 1100 m dans le Pacifique Nord-Est en train de fuir l'approche du chalut tout en nageant par mouvements sinusoïdaux.

Le tableau 9 décrit les taxons, membres des familles des Laetmogonidae et des Synallactidae, prélevés entre autres dans la zone d'étude.

HOL 23 (Figures 61 a,b,c,d)

Cette holothurie mesure jusqu'à 30 cm de long et 6 cm de large. Son corps foncé est semi-cylindrique, aplati sur sa face ventrale reposant sur une large frange podale. Sa couleur est foncée sur les photographies en noir et blanc et brun violet clair sur la face dorsale avec des teintes nettement plus foncées sur la face plantaire ventrale. Sur la figure (61b) on arrive à distinguer 2 papilles dorsales effilées perpendiculaires à l'axe du corps. Une petite apophyse dorsale est située sur approximativement 1/5 du corps à partir de l'extrémité postérieure. La large frange podale sert dans les mouvements natatoires (figure 61d) qu'exerce l'holothurie dans un plan médio-transverse tout en gardant l'apophyse dorsale bien dressée.

Cette holothurie est observée sur tous les types de fonds et les traces de son passage ne sont pas discernables. Elle figure aussi sur les photographies du bassin du Pérou.

Comme hypothèse d'identification on propose, en se rapportant à la littérature (Ludwig, 1894; Koehler et Vaney, 1905; Clark, 1920; Madsen, 1953; Hansen, 1956, 1975) et selon l'avis des spécialistes de l'assimiler à, *Psychropotes verrucosa* (Ludwig, 1894) de la famille des Psychropotidae et de l'ordre des Elaspodes. En effet cette holothurie exhibe des caractères externes que l'on arrive à discerner sur certaines photographies telles les 15 à 16 tentacules peribuccaux, 1 à 4 paires de petites papilles dorsales, un appendice dorsale conique et rétractile, une frange marginale comprenant les podia ventrolatéraux et leurs canaux aquifères et un tégument recouvert d'excroissances qui contiennent chacune un spicule géant en forme de croix et des bandes longitudinales d'élévations transverses du tégument pour les holothuries les plus âgées. On peut expliquer l'absence de traces bien définies par le fait que ce taxon n'a que des podia (56 paires) médio-ventraux.

Ce taxon a été prélevé à maints endroits de l'océan Indien à l'océan Pacifique oriental à des profondeurs variant entre 2400 m et 7300 m mais jamais dans la colonne d'eau.

HOL 24 (Figures 62 a,b)

Cette holothurie mesure 20 à 30 cm de long et 5 à 7 cm de large. Son tégument très sombre réfléchit la lumière sur sa surface lisse, comme cuirassée et marquée de replis transverses. Une frange podale relativement mince fait le tour de son corps. Sur la figure 62a la région antérieure est bien distincte, de forme quasi hexaédrique.

On découvre cette holothurie sur les faciès sédimentaires et les affleurements rocheux. Mais elle n'est jamais observée dans la colonne d'eau et ses traces non plus n'ont pu être discriminées. En dehors de la zone d'étude, on ne l'a aperçu ni sur les photographies du bassin du Pérou ni sur celles du golfe de Gascogne.

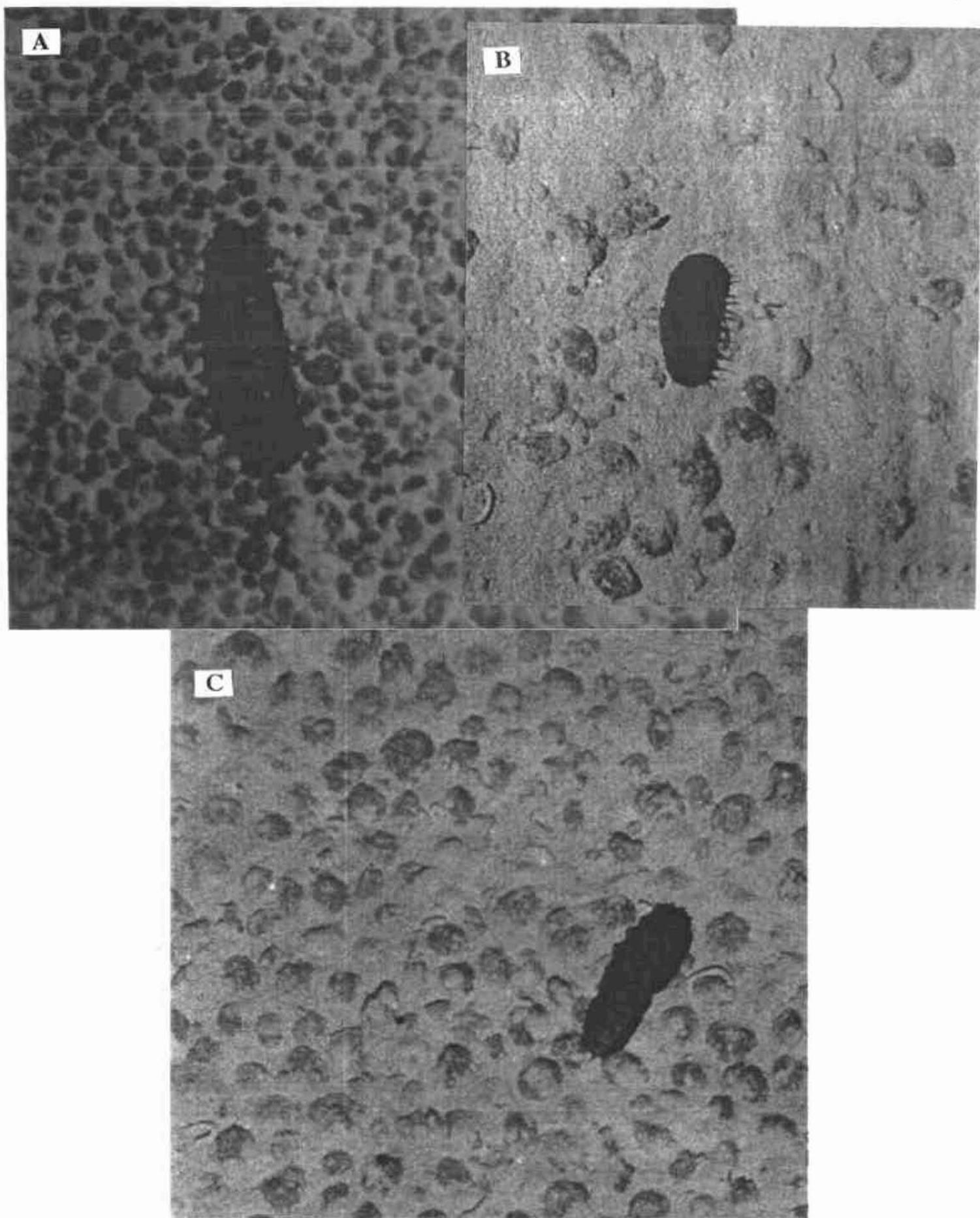


Fig. 60. A-B-C) HOL 22: ? *Paelopatides* sp.

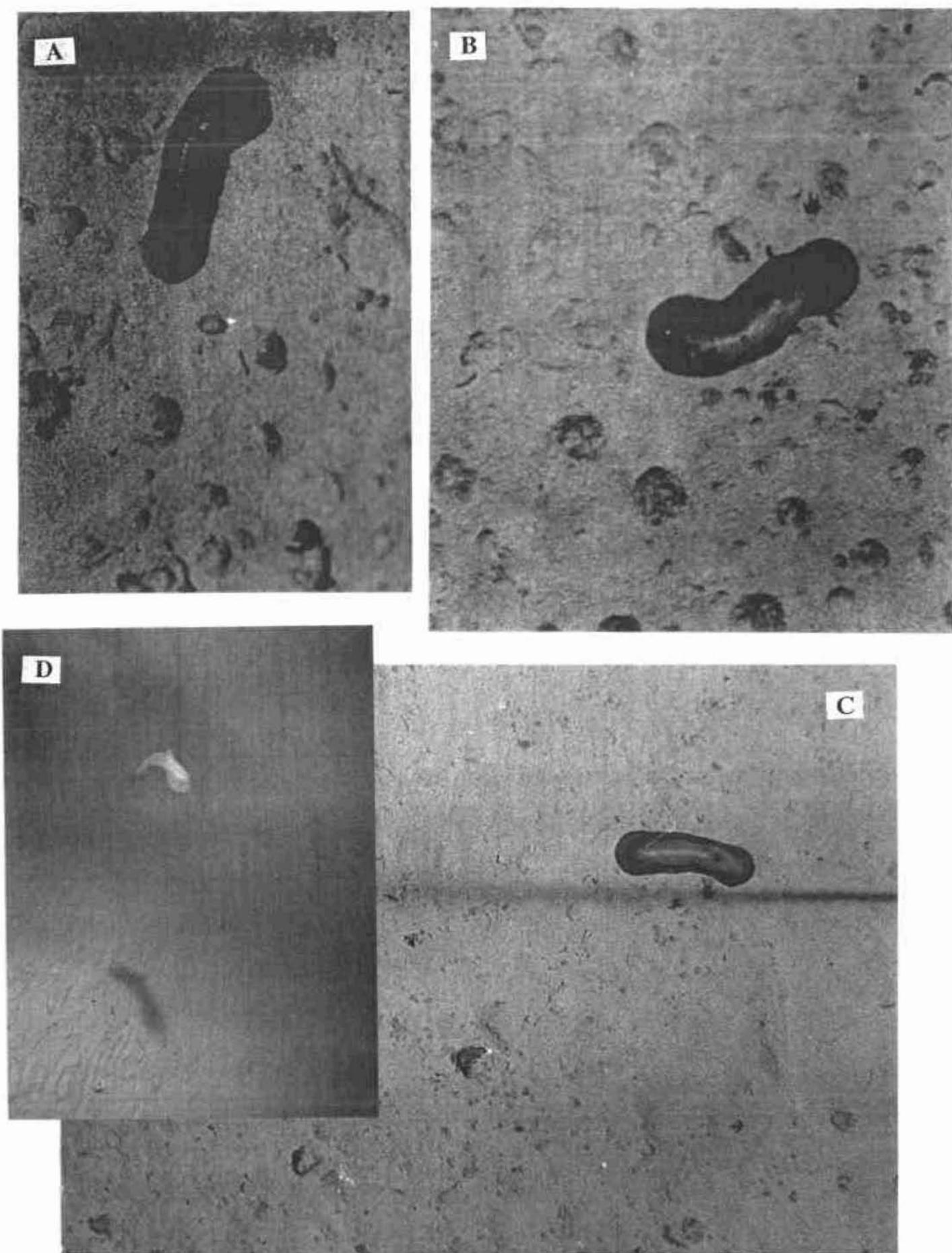


Fig. 61. A-B-C-D) HOL 23: ? *Psychropotes verrucosa* (Ludwig, 1894).

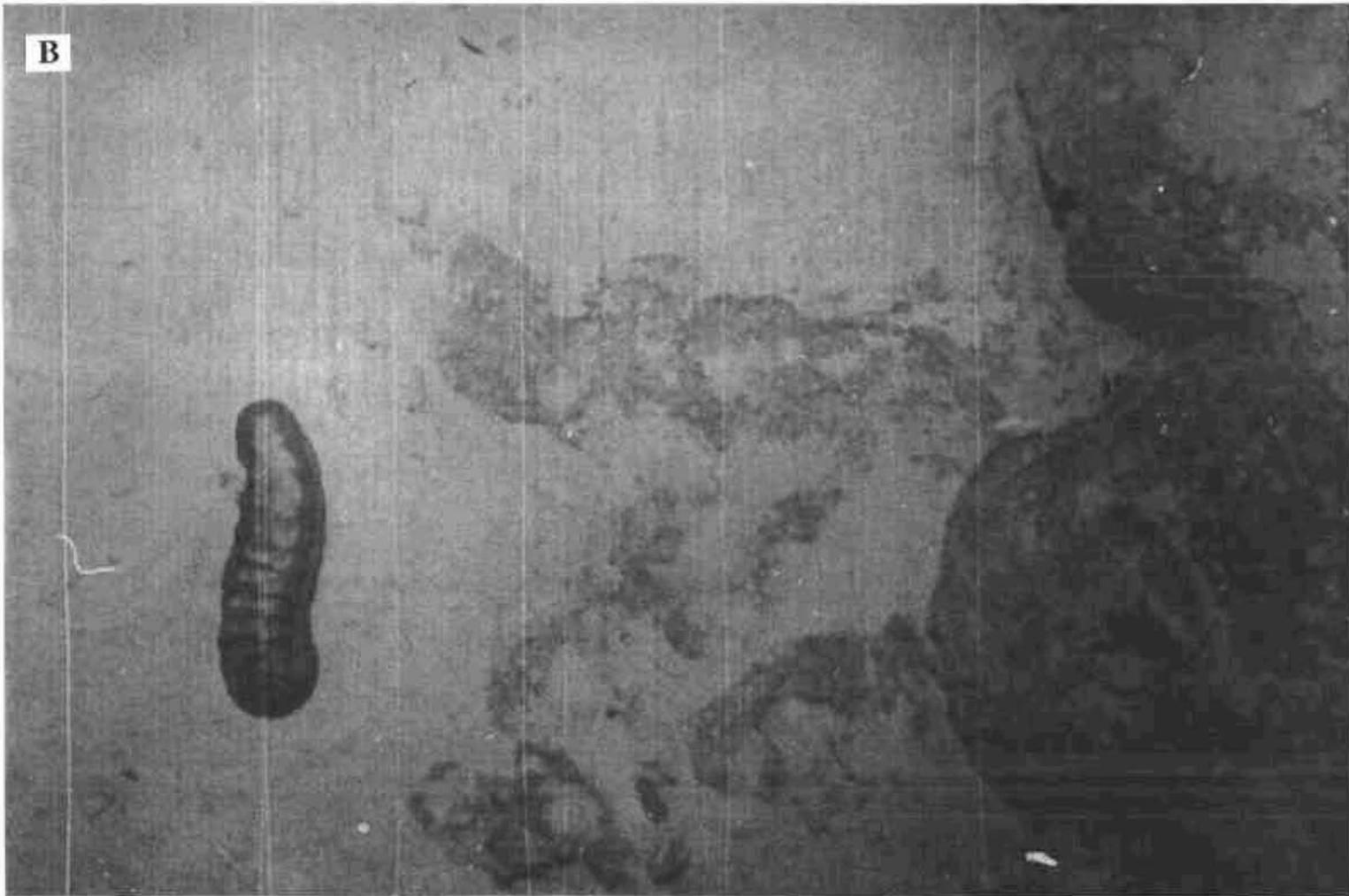
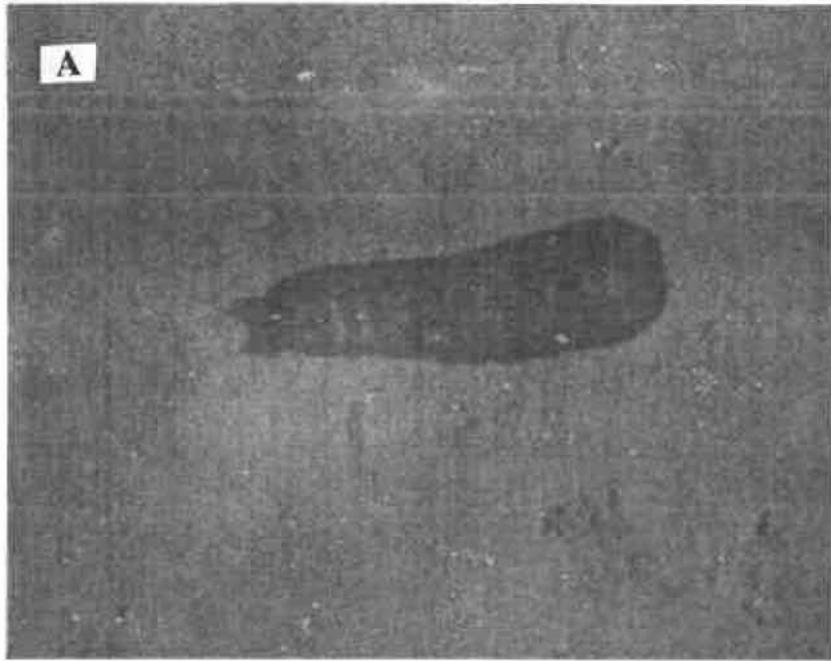


Fig. 62. A-B) HOL 24: ? Famille Psychropotidae

On propose comme hypothèse d'identification, un membre de la famille des Psychropotidae, de l'ordre des Elasipodes. Or, l'identification n'a pu être poussée plus loin ni par la littérature (Sluiter, 1901; Heding, 1940; Hansen, 1975) ni par les spécialistes, ce taxon étant encore inconnu à la science. On pense qu'il pourrait se rapprocher de la description de *Benthodytes sibogae* (Sluiter, 1901 et Hansen, 1975) prélevé au large de l'Indonésie entre 694 m et 2798 m.

HOL 25 (Figures 63 a,b,c)

Ce taxon d'environ 30/10 cm de large, très aplati et sombre, se trouve sur tous les faciès sédimentaires et nodulifères. On peut distinguer sur la figure (63a) une des papilles dorsales de droite perpendiculaire à l'axe du corps. La marge podale est développée et en continuité avec les tentacules péri-buccaux largement étalés. Malheureusement la couleur sombre mat du tégument empêche l'identification de tout détail anatomique. De même les traces laissées derrière le passage de cette holothurie n'ont pu être discriminées. Une holothurie HOL 25 a été filmée, au cours d'un trajet de la campagne Nixonaut, se levant à demi sur le bord d'une falaise et plonger en planant à l'aide de sa frange largement étalée afin d'atterrir quelques mètres plus bas. Ceci a peut-être été exécuté en réaction à l'approche du Nautilé.

Un taxon similaire très aplati a été reconnu dans le bassin du Pérou ainsi que dans le golfe de Gascogne.

Plusieurs hypothèses d'identification sont proposées en se référant à la littérature (von Marenzeller, 1893; Perrier, 1896; Deichmann, 1930, 1940, 1954; Heding, 1940, 1942; Hansen, 1975) et selon l'avis des spécialistes :

- *Benthodytes plana* (Hansen, 1975) de la famille des Psychropotidae et de l'ordre des Elasipodes pour la figure (63b) qui a comme caractères externes notamment un corps aplati aux extrémités, un tégument épais et mou, une couronne tentaculaire située à une certaine distance de l'extrémité antérieure du corps, une frange marginale large et épaisse intégrée au corps. *Benthodytes plana* a été prélevée en Atlantique et dans l'océan Indien aux environs de 3000 - 3500 m.

- *Benthodytes valdiviae* (Hansen, 1975) de la famille des Psychropotidae et de l'ordre des Elasipodes pour la figure (63a) (où l'on discerne une des papilles dorsales couchée transversalement à droite de l'animal). En effet ce taxon a une frange podale large mais rétractile, 5 à 10 paires de papilles dorsales minces et effilées et des podia médioventraux arrangés en une double rangée. Ce taxon a été prélevé en Atlantique (24°35'N, 17°05'W) à 2480 m.

- *Benthodytes lingua* (Perrier, 1896) qui a une sole podale à peine délimitée du reste du corps, des papilles dorsales filiformes et coniques pouvant être au nombre de 12 paires et les extrémités du corps arrondies. *Benthodytes lingua* a été prélevé en Atlantique (04°05'N, 02°13'W) à 2100 m de profondeur.

- *Galatheathuria aspera* (Theel, 1886) de la famille des Synallactidae et de l'ordre des Aspidochirotés (figures 63b,c) qui a été vue en train de nager comme une sepie par ondulation de sa frange marginale illuminée de rangées de points bleus bioluminescents (Herring, 1974) à une altitude

de 700 m au-dessus du fond de la mer de Chine du Sud. Cette holothurie est considérée comme suspensivore d'après le contenu de son tractus digestif (Hansen et Madsen, 1956).

HOL 26 (Figure 64)

Cette holothurie mesure 16 à 20 cm de longueur et 7 cm de large. Elle est très aplatie, de coloration plus claire avec les bords et le sillon median dorsal plus foncés. Les extrémités de son corps sont arrondies. Un des caractères externes distinctifs de ce taxon est la présence de quelques longues papilles dorsales effilées. Cette holothurie a été observée que sur des fonds nodulifères où ses traces sont indistinctes. Elle n'a jamais été observée dans la colonne d'eau bien qu'elle ait la morphologie adéquate par la présence d'une large frange podale (Hansen, 1975). Elle apparait en outre sur les photographies du bassin du Pérou.

On propose comme hypothèse d'identification sur base de la littérature (Theel, 1882; Ludwig, 1894; Sluiter, 1901; Edwards, 1907; Fisher, 1907; Mitsukuri, 1912; Clark, 1913, 1920; Oshima, 1915, 1916, 1919; Parker, 1963; Hansen, 1975) et selon l'avis des spécialistes : *Pannychia moseleyi* (Theel, 1882), de la famille des Laetmogonidae. Ce spécimen a été prélevé dans le Pacifique Nord, Sud-Est et Sud-Ouest à des profondeurs variant entre 212 m et 2599 m. Ce taxon a comme caractères externes 20 tentacules, des podia ventrolatéraux en double rangée (34 à 45 podia par rangée) aux extrémités terminées par des disques en forme de ventouse, 40 podia médio-ventraux plus petits, de nombreuses petites papilles réparties sur tout le corps ainsi que 10-20 papilles plus longues disposées par arrangement bilatéral sur les radii dorsaux .

HOL 27 (Figures 65 a,b)

Ce taxon (de 20 cm de long pour 7 cm de large au maximum) a un corps aplati et allongé avec une frange latérale développée. Celle-ci a une teinte sombre contrastant avec la face dorsale claire ou parfois blanchâtre à l'apparence mouchetée. On n'a jamais vu nager ce taxon quoiqu'il aurait une morphologie adéquate ainsi que les teintes, sombre sur la face ventrale et claire sur la face dorsale. En effet, Östergren (1938) propose à cette double coloration une fonction adoptée par de nombreux Elaspodes, celle d'échapper par la nage à la prédation. Ce taxon n'a été observé que sur des faciès nodulifères et ne laisse pas de pistes visibles sur les photographies. Un taxon similaire figure aussi sur les photographies du golfe de Gascogne mais n'exhibe pas de pattern bicolore comme l'holotype HOL 27.

L'hypothèse d'identification que l'on propose en se référant à la littérature (Theel, 1882, 1886; von Marenzeller, 1893; Ludwig, 1894; Perrier, 1896, 1902; Koehler et Vaney, 1905; Clark, 1913, 1920, 1923a, 1923b; Oshima, 1915, 1916, 1919; Grieg, 1921; Hérouard, 1923; Deichmann, 1930, 1940, 1954; Heding, 1940; Madsen, 1953; Hansen, 1975) et selon l'avis des spécialistes est une holothurie du genre *Benthodytes*, de la famille des Psychropotidae et de l'ordre des Elaspodes. Cette holothurie ressemble plus précisément à *Benthodytes typica* (Theel, 1882) ayant notamment été prélevée à proximité de la zone d'étude à 4700 m (cf. tableau 9). En effet les caractères externes

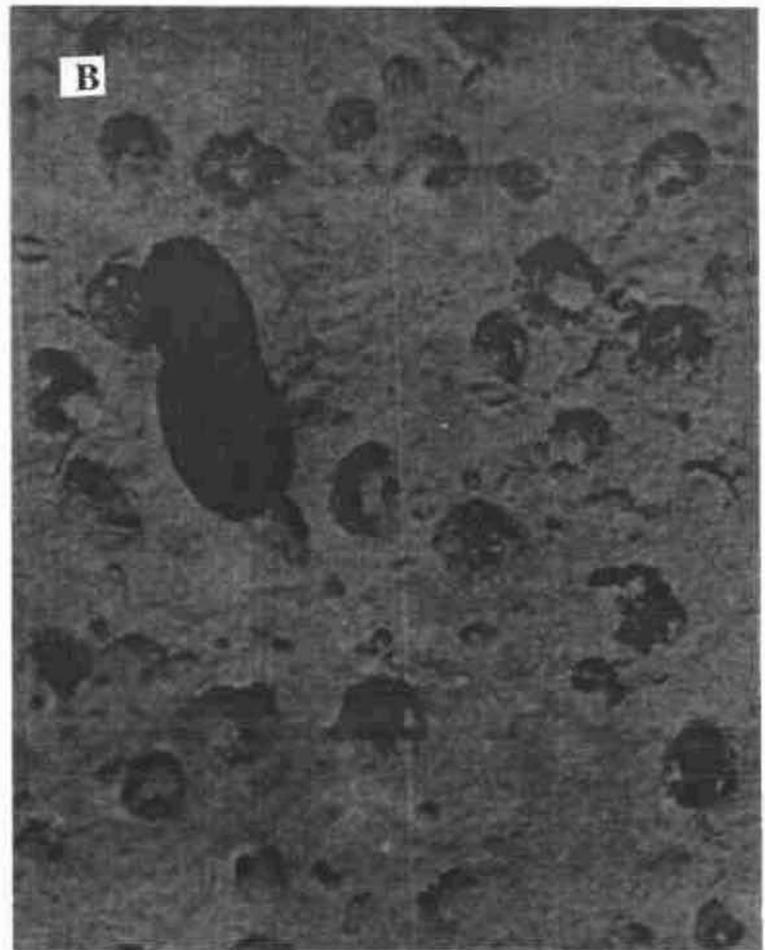
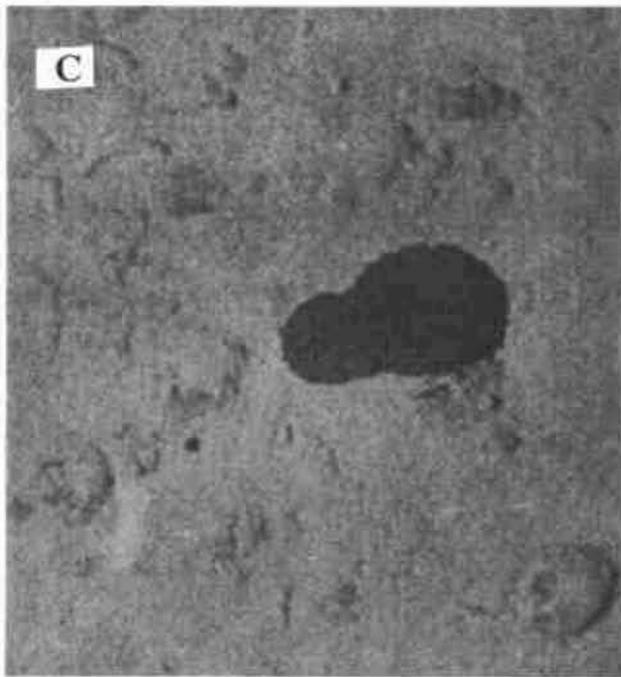
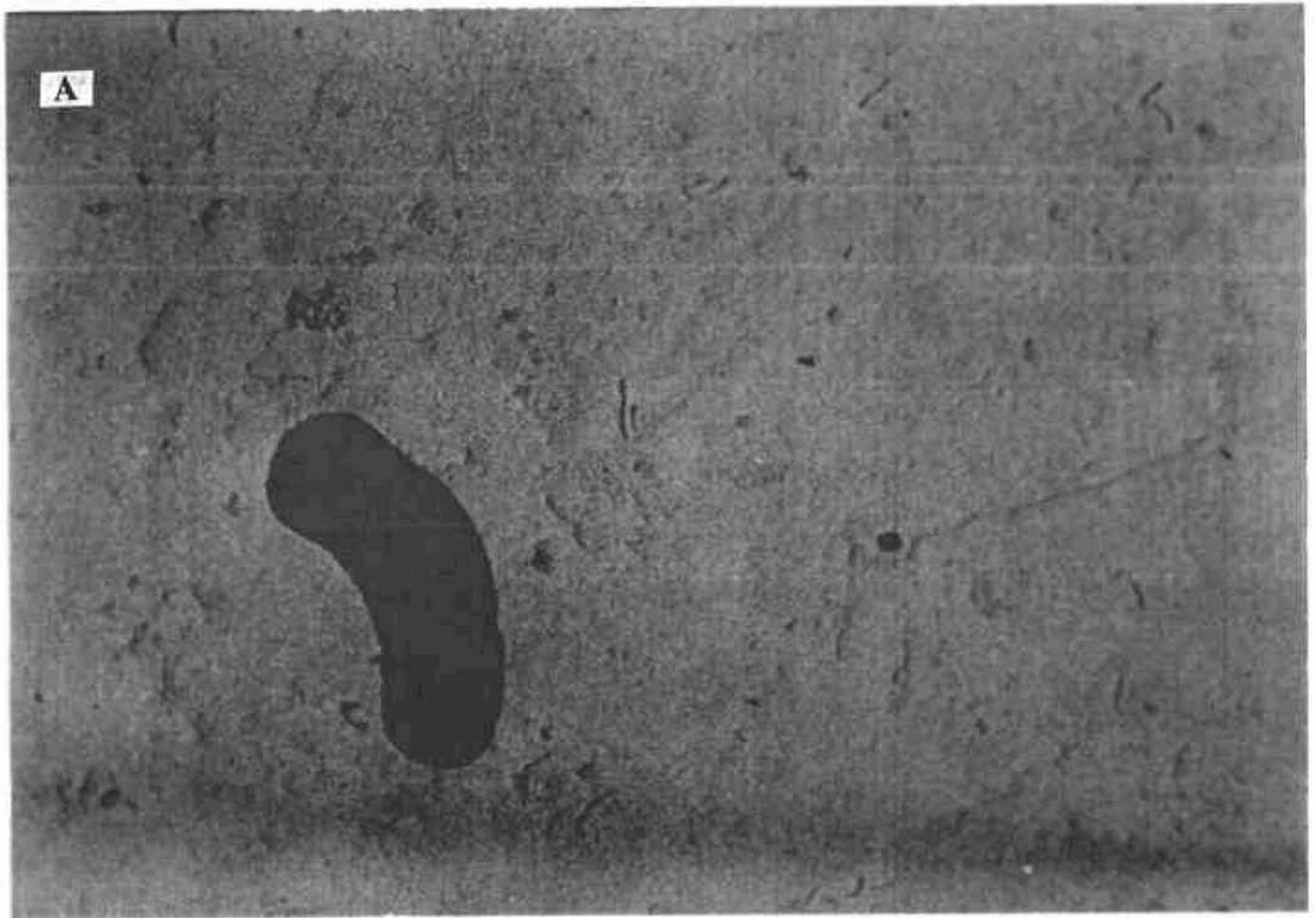


Fig. 63. A-B-C) HOL 25: ? *Benthodytes valdiviae*(Hansen, 1975); ? *Benthodytes lingua* (Perrier, 1896); ? *Galatheathuria aspera* (Theel, 1886); B) HOL 25: ? *Benthodytes plana* (Hansen, 1975).

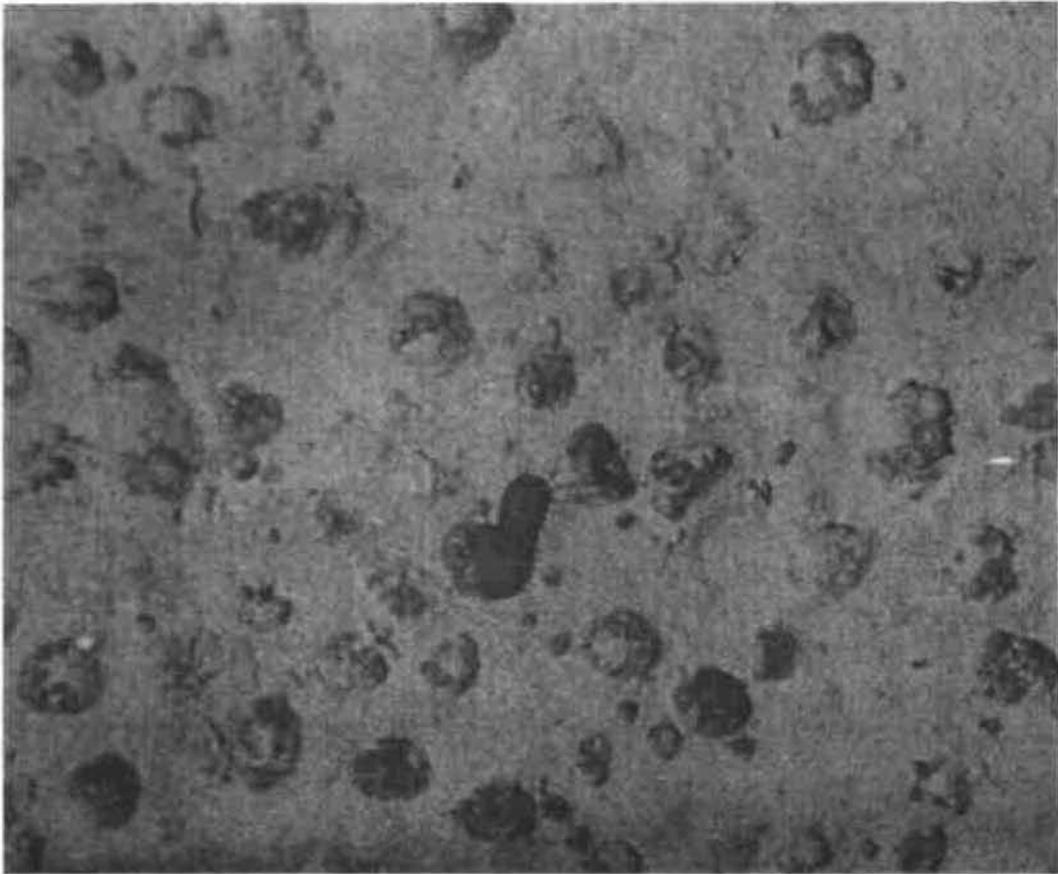


Fig. 64. HOL 26: ? *Pannychia moseleyi* (Theel, 1882).

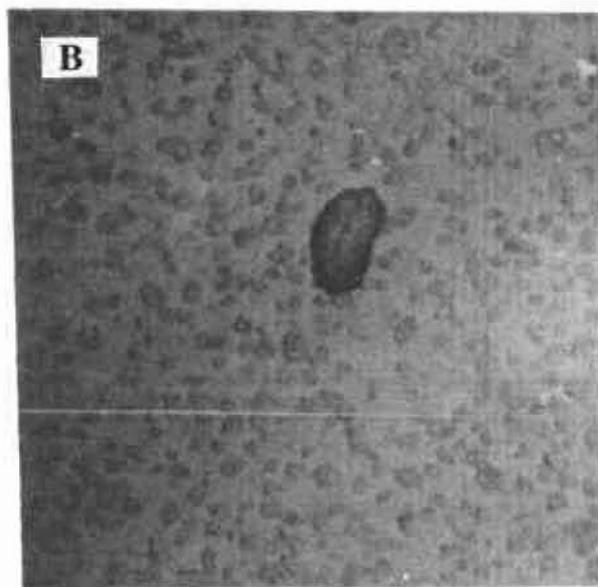


Fig. 65. A-B) HOL 27: ? *Benthodytes typica* (Theel, 1882).

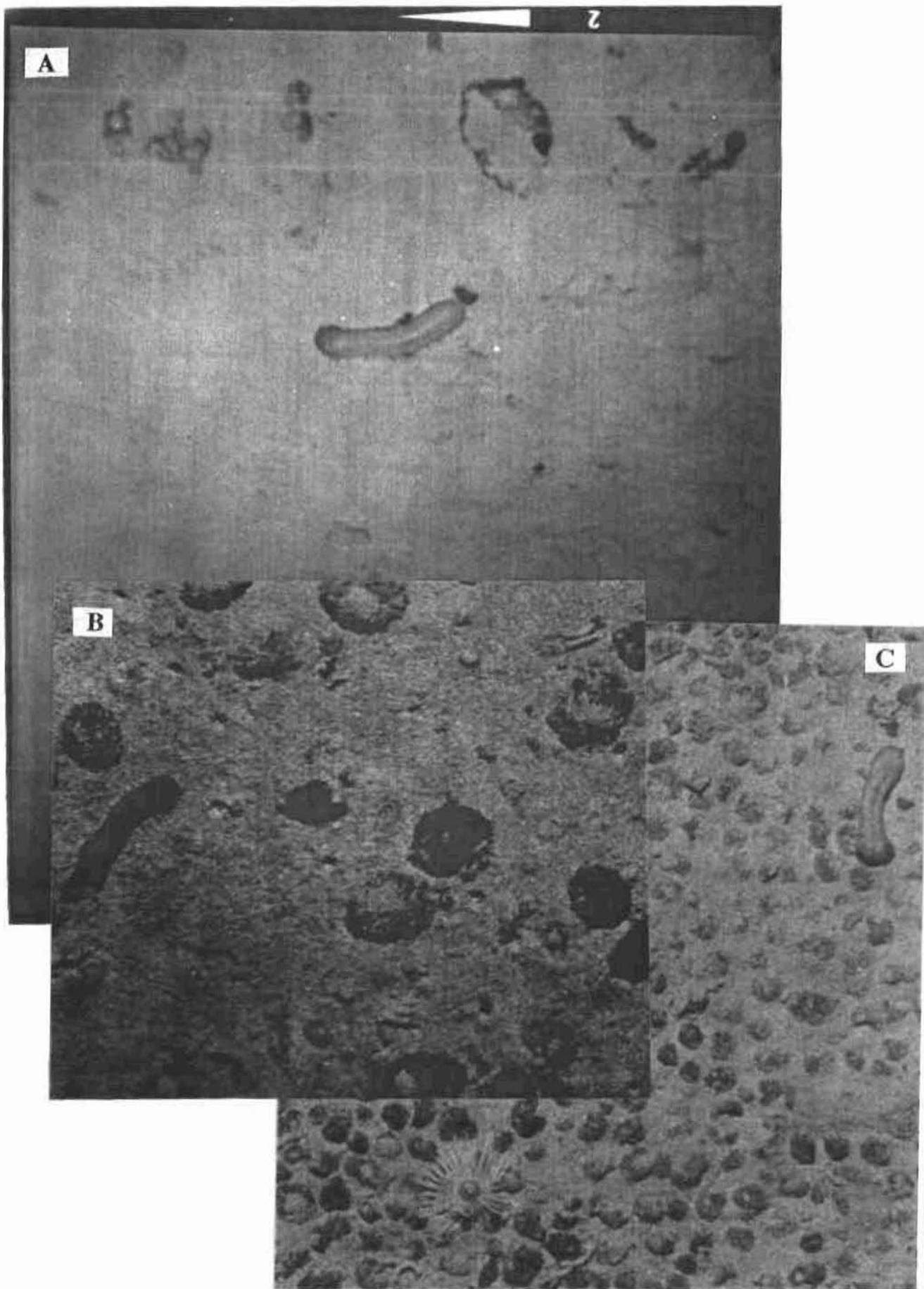


Fig. 66. A-B-C) HOL 28: ? *Benthodytes incerta* (Theel, 1882).

de *Benthodytes typica* sont entre autres 15 à 20 tentacules péribuccaux, des papilles circum-orales, les canaux aquifères des podia ventrolatéraux bien pigmentés et visibles aussi bien de la face ventrale que dorsale. Les papilles dorsales sont peu nombreuses (3 à 4 paires), petites et alignées sur deux rangées le long de la partie antérieure des radii dorsaux. Le tégument est mou et la plupart du temps muqueux. L'aspect moucheté du tégument dorsal provient du fait que celui-ci est couvert de petites tumescences mauves sur un fond sombre. La face ventrale est uniformément violet foncé.

Ce taxon est assez cosmopolite ayant été prélevé à des profondeurs variant entre 315 m et 4700 m. D'après Miller et Pawson (1990), les spécimens ayant été prélevés en Atlantique jusqu'à une altitude de 3400 m au-dessus du fond indiquent que seules les formes juvéniles sont benthopélagiques (Grieg, 1921; Billett et al., 1985).

Une forme apparentée est observée dans le bassin du Pérou, *Benthodytes sanguinolenta* (Theel, 1882), ayant en outre été prélevée dans le Pacifique Nord-Est. Cette holothurie, en relativement grande abondance dans le bassin du Pérou, est une nageuse active et se meut par flexions rythmiques du tronc.

HOL 28 (Figures 66 ab,c)

Cette holothurie mesure 17 à 25 cm de long sur 2 à 4 cm de large. Elle paraît aplatie avec les extrémités arrondies. Sur les photographies prises par le Nautilé, sa teinte est violette claire avec toutefois des nuances nettement plus foncées à l'extrémité antérieure légèrement plus développée ainsi que le long de la frange podale. On peut distinguer sur la face dorsale deux rangées de quelques longues papilles éparpillés rabattus sur le substrat. De même que pour les taxons précédents, aucune piste n'a pu être détectée après son passage sur les fonds nodulifères qu'elle semble habiter préférentiellement et où elle habite en relativement grande abondance et sans jamais quitter le substrat.

Ce taxon n'a été aperçu ni sur les photographies du golfe de Gascogne ni sur celles du bassin du Pérou.

L'hypothèse d'identification d'après la littérature (Ludwig, 1894; Oshima, 1915, 1915-1919; Clark, 1920; Madsen, 1953; Hansen, 1975) et selon l'avis des spécialistes est, *Benthodytes incerta* (Ludwig, 1894) de la famille des Psychropotidae et de l'ordre des Elaspodes. En effet, *Benthodytes incerta* a été prélevée dans l'océan Pacifique tropical Est et au large du Japon à des profondeurs variables de 2417 m à 4087 m. Cette holothurie a comme caractères externes, un corps semi-cylindrique, un tégument ferme et finement recouvert de tumescences, 9 à 15 tentacules, une frange podale étroite délimitant une sole ventrale bien définie, des papilles (6-9) dorsales filiformes ou coniques sur deux rangées, 9 à 15 tentacules, des papilles circum-orales, une membrane péribuccale contractile souvent rabattue sur les tentacules et des podia médioventraux répartis irrégulièrement sur une double rangée.

HOL 29 (Figure 67)

Ce taxon de couleur claire mesure entre 10 et 15 cm de long et 2-3 cm de large. Il a quelques

longues papilles dorsales clairsemées partant des radii dorsaux. La région péribuccale est nettement distincte du reste du corps. On ne le rencontre jamais dans la colonne d'eau, mais il est présent sur tous les types de faciès nodulifères sans que l'on puisse toutefois distinguer ses traces sur le substrat.

En dehors de la zone d'étude, ce taxon n'a pas été détecté ni sur les photographies du bassin du Pérou ni sur celles du golfe de Gascogne.

On propose comme hypothèse d'identification sur base de la littérature (Ludwig, 1894; Clark, 1920; Hansen, 1956, 1975) et selon l'avis des spécialistes : une holothurie probablement nouvelle à la science et apparentée au genre *Benthodytes* (Theel, 1882) de la famille des Pschropotidae et de l'ordre des Elasipodes.

HOL 30 (Figure 68)

Cette holothurie mesure environ 30 cm de long sur 5 cm de large. Le tégument de couleur blanchâtre semble parsemé de façon non uniforme de nombreuses petites papilles. Le corps paraît cylindrique et arrondi aux extrémités. Ce taxon n'apparaît que sur des fonds nodulifères qu'il ne semble jamais quitter pour exécuter des mouvements natatoires. Il est absent sur les photographies du bassin du Pérou et sur celles du golfe de Gascogne.

En se rapportant à la littérature (Ludwig, 1893, 1894; Clark, 1920; Hansen, 1956) et selon l'avis des spécialistes, on propose comme hypothèse d'identification : le genre *Mesothuria* (Theel, 1886) de la famille des Synallactidés, ordre des Aspidochirotés. En effet, trois espèces du genre *Mesothuria* ont été prélevées non loin de la zone d'étude, *Mesothuria megapoda* (Clark, 1920) à 4245 m dans le Pacifique Central Est, *Mesothuria murrayi* (Theel, 1886) qui correspond à HOL 9 décrit précédemment et *Mesothuria multipes* (Ludwig, 1893) prélevé en océan Indien et dans le Pacifique Central Est entre 725 m et 4064 m de profondeur.

HOL 31 (Figures 69 a,b)

Ces petites holothuries, difficilement discernables de 3-5 cm de long et 1-2 cm de large, sont observées sur tous les fonds. On peut parfois les confondre avec d'autres organismes tels des spongiaires, des mollusques ou des galathées (figure 69b). La figure (69a) représente une holothurie dont la région antérieure est à demi dressée (ombre portée) avec des papilles écartées prête à décoller ou en train de frayer ainsi que le font les holothuries du milieu littoral (Pawson, 1976). La figure (69b) permet à peine de distinguer un corps presque globulaire d'où partiraient quelques longues papilles dorsales et des podia latéroventraux longs et bien espacés. Ce taxon n'est observé que sur des faciès sédimentaires. La petite taille de ces holothuries est peut-être la raison pour laquelle on ne les distingue pas sur les photographies du bassin du Pérou et du golfe de Gascogne.

En se référant à la littérature (Clark, 1920; Hansen, 1956, 1967, 1975; Belyaev 1971; Lemche et al., 1976) et selon les spécialistes, on propose comme hypothèse d'identification : la famille des Elpidiidae de l'ordre des Elasipodes. On pourrait suggérer pour la figure (69b) *Scotoplanes globosa* (Theel, 1879), une holothurie cosmopolite ayant été prélevée notamment

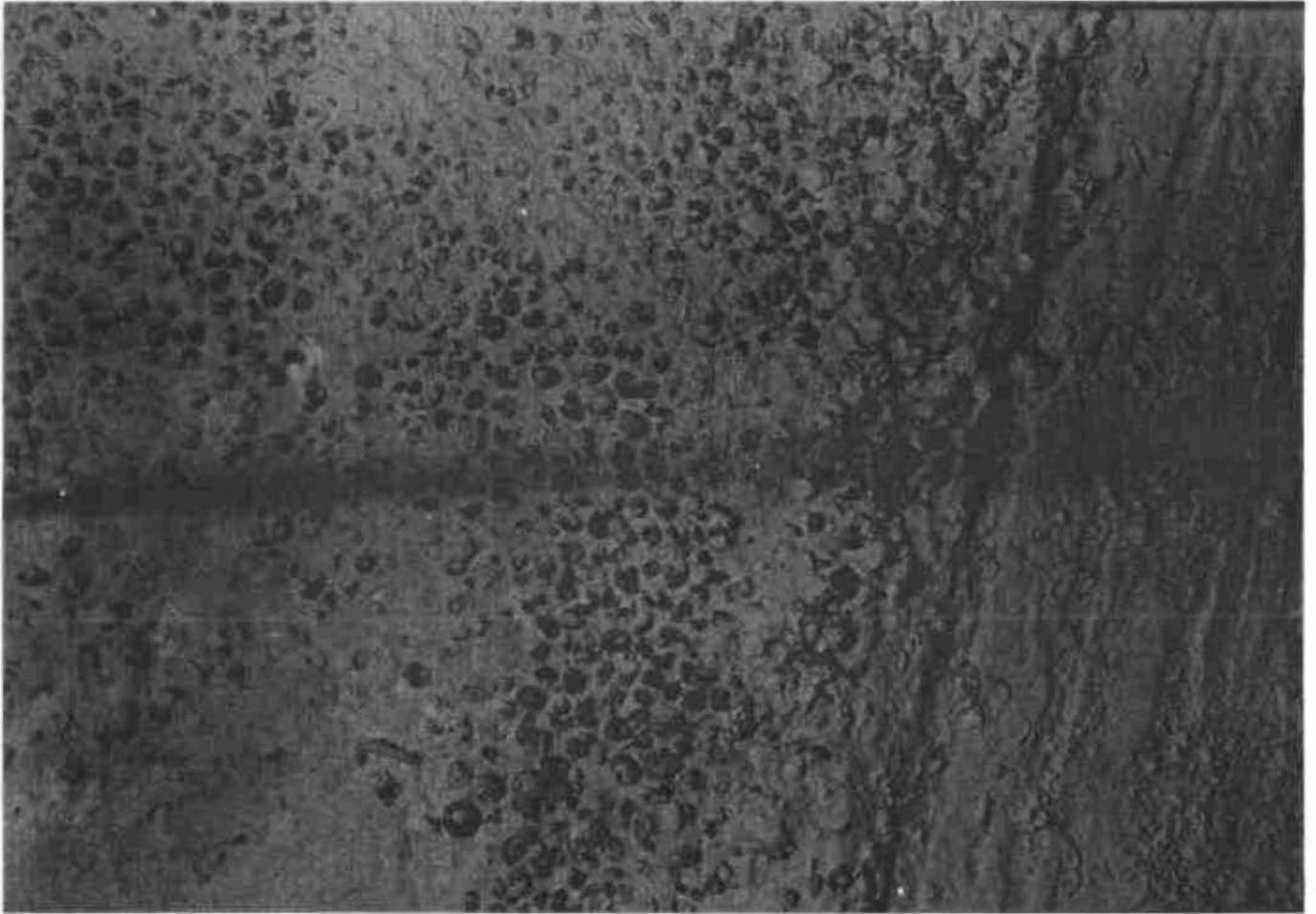


Fig. 67. HOL 29: ? *Benthodytes* sp. (Theel, 1882).

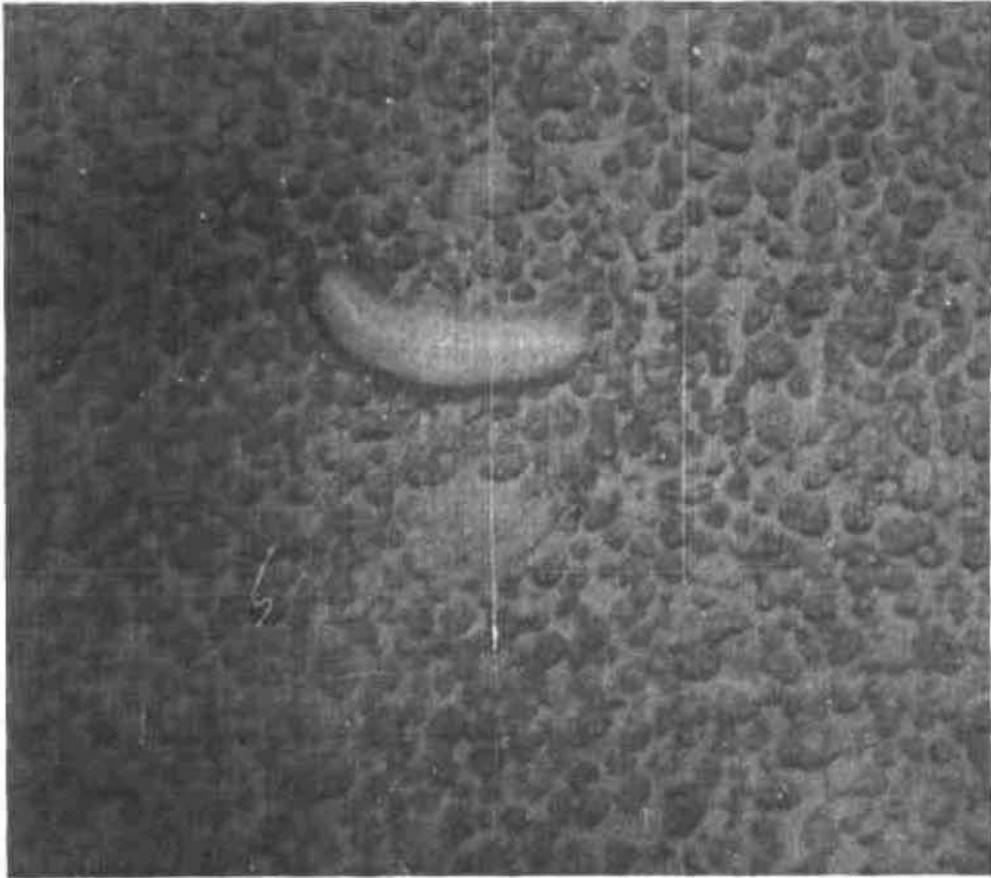


Fig. 68. HOL 30: ? *Mesothuria* sp. (Theel, 1886).

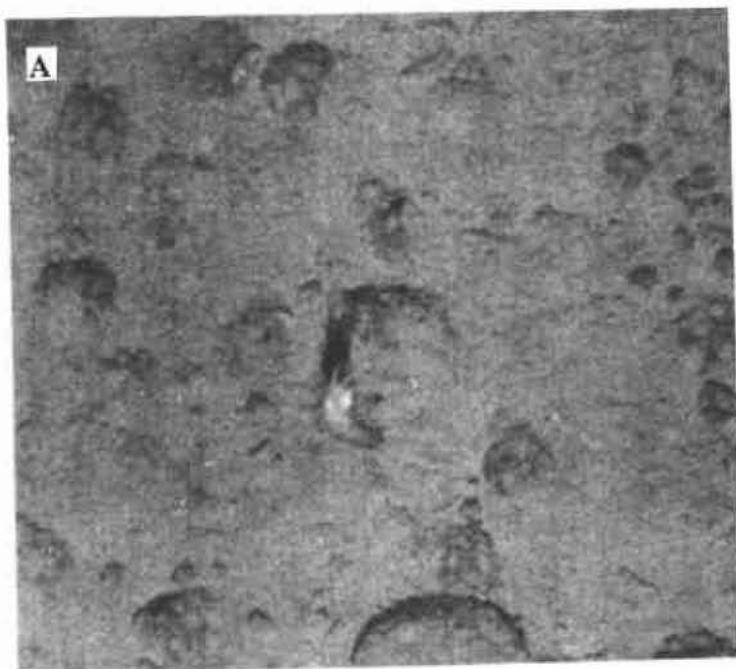


Fig. 69. A) HOL 31: ? Famille Elpidiidae, peut-être en train de frayer; B) HOL 31: ? Famille Elpidiidae, *Scotoplanes* genus.

Tableau 10 : Nombre de représentants faunistiques par famille taxinomique

192

PROTOZOA	12	Cl. Xenophyophorea	12	O. Psamminida	F. Psammittidae	2			
					F. Psamminidae	1			
					F. Cerelasmidae	1			
					F. Syringamminidae	1			
		O. Stannomida	F. Stannomidae	7					
PORIFERA	38	Cl. Hexactinellida	14		F. Hyalonematidae	5			
					F. Euretidae	1			
					F. Euplectellidae	3			
					F. Rossellidae	2			
					F. Caulophacidae	2			
					F. Farreidae	1			
			Cl. Demospongiae	11	F. Axinellidae	2			
				F. Pachastrellidae	3				
				F. Cladorhizidae	4				
				F. Esperiopsidae	2				
	Incertae sedis			13					
CNIDARIA	59	Cl. Scyphozoa	9	O. Coronatae	F. Atollidae	2			
					F. Nausithoidae	1			
					F. Periphyllidae	1			
					O. Semaestomeae	F. Ulmariidae	1		
						F. Pelagiidae	1		
					O. Rhizostomeae	F. Rhizostomatidae	2		
						F. Mastigiidae	1		
					Cl. Hydrozoa	12	O. Hydroida	F. Branchiocerianthidae	1
							F. Plumulariidae	1	
						O. Trachylina	F. Trachynemidae	1	
							F. Cuninidae	1	
							F. Aeginidae	1	
					F. Rhopalonematidae	1			
				O. Siphonophora	F. Rhodaliidae	1			
					F. Agalmidae	1			
				subO. Physonectae	Incertae sedis	2			
				Incertae sedis		2			
			Cl. Anthozoa	38	O. Gorgonacea	F. Callozostrinae	1		
						F. Primnoidea	1		
						F. Isididae	3		
					O. Pennatulacea	F. Umbellulidae	3		
						F. Funiculinidae	1		
			O. Actinaria	F. Actinoscyphiidae	1				
				F. Actinostolidae	6				
				F. Actiniidae	1				
				F. Boloceroididae	1				
				F. Hormathiidae	2				
				F. Sagartiidae	2				
				F. Actinemidae	1				
			Incertae sedis		1				
			O. Corallimorpharia	F. Corallimorphidae	1				
				F. Sideractiidae	1				
			O. Antipatharia	F. Schizopathidae	9				
				F. Antipathidae	1				
			O. Ceriantharia	F. Cerianthidae	2				

Tableau 10 (suite) : Nombre de représentants faunistiques par famille taxinomique

CTENOPHORA			2				
MOLLUSCA	13	Cl. Gasteropoda	8	O. Archaeogasteropoda			3
				O. Mesogasteropoda	F. Pterotracheidae		1
				O. Neogasteropoda	F. Turridae		1
				O. Nudibranchia			3
		Cl. Bivalvia	2	O. Veneroidea	F. Vesicomysidae		2
		Cl. Scaphopoda	1		F. Entallinidae		1
		Cl. Cephalopoda	2	O. Octopoda			
				subO. Cirrata	F. Opisthoteuthidae		
					F. Cirroteuthidae		1
					F. Stauroteuthidae	?	
				subO. Incirrata	F. Octopodidae		1
ANNELIDA	11	Cl. Polychaeta errantia		O. Phyllodocida	F. Tomopteridae		2
					F. Polynoidae		
					F. Aphroditidae	?	4
					F. Hesionidae		
		Cl. Polychaeta sedentaria		O. Sabellida	F. Sabellidae		1
				O. Terebellida	F. Sabellariidae		
				O. Cirratulida	F. Terebellidae	?	2
				O. Cirratulida	F. Cirratulidae		
		Incertae sedis sessiles tubicoles		O. Capitellida	F. Maldanidae		2
ECHIURA	6			O. Echiuroinea	F. Bonelliidae		4
					Incertae sedis traces		2
SIPUNCULA	1	Cl. Sipunculidea			F. Sipunculidae		
					F. Golfingiidae	?	1
ARTHROPODA	20	Cl. Pycnogonida	2		F. Colossendeidae		1
					F. Phoxichilidiidae		1
		Cl. Crustacea	18	O. Thoracica	F. Scalpellidae		1
		subcl. Cirripedia					
				Sup O. Peracarida			
				O. Mysidacea	F. Mysidae		1
				O. Cumacea	F. Nannastacidae		1
				O. Tanaidacea	?		1
				O. Isopoda	F. Munnopsidae		2
				O. Amphipoda	F. Gammaridae		1
					F. Lysianassidae		1
				Incertae sedis			2
				Sup O. Eucarida			
				O. Decapoda natantia	F. Penaeidae		2
					F. Aristeidae		1
					F. Nematocarcinidae		1
				O. Decapoda reptantia	F. Galatheidae		4

BRACHIOPODA 1			O. Terebratulida			
			O. Rhynchonellida	?	1	
ECHINODERMATA 46	Cl. Crinoidea	3	O. Bouergueticrinida	F. Bathycrinidae	1	
			O. Millericrinida	F. Hyocrinidae	1	
			O. Commatulidae	F. Antedonidae	1	
	Cl. Stelleroidea	8	O. Paxillosida	F. Porcellanasteridae	1	
				F. Benthoplectinidae	1	
			O. Spinulosida	F. Pterasteridae	2	
			O. Forcipulata	F. Zoroasteridae	1	
				F. Brisingidae	3	
	Subcl. Ophiuroidea	2	O. Ophiurida	F. Amphiuridae	1	
				F. Ophiuridae *	1	
	Cl. Echinoidea	2	O. Diadematoidea	F. Aspidodiadematidae	1	
				O. Spatangoida	F. Aeropsidae **	1
	Cl. Holothuroidea	31	O. Aspidochirotida	F. Synallactidae	6	
				O. Elaspodida	F. Deimatidae	3
F. Laetmogonidae					3	
F. Psychropotidae					9	
F. Elpidiidae					9	
F. Pelagothuriidae	1					
HEMICHORDATA 4	Cl. Enteropneusta		F. Spengelidae	1		
			F. Ptychoderidae	2		
			F. Harrimanidae	? 1		
CHORDATA 27						
subph. Tunicata	10	Cl. Sorberacea	O. Aplousobranchia	F. Polyclinidae	1	
				F. Polyclitoridae	?	
			O. Phlebobranchiata	F. Ascidiidae		
				F. Agnesiidae	? 2	
				F. Corellidae	1	
			Cl. Ascidiacea	O. Stolidobranchia	F. Pyuridae	1
					F. Molgulidae	1
				Incertae sedis		2
			Cl. Thaliacea	O. Salpida	F. Salpidae	2
		subph. Vertebrata	17	Cl. Osteichthyes	O. Gadiformes	F. Macrouridae
	F. Ophidiidae					
	F. Bythitidae					? 7
	O. Myctophiformes			F. Synodontidae	1	
				F. Bathysauridae	1	
				F. Bathypteroidae	1	
				F. Ipnopidae	2	
	O. Notacanthiformes	F. Halosauridae	1			
	O. Anguilliformes	F. Congridae				
		F. Synphobranchidae	? 1			
	Incertae sedis			1		

*, ** : d'après les échantillons identifiés par Pawson correspondant respectivement à nos taxons OPH 1' et OUR 2

mètres de la caméra sur la surface des sédiments pour les organismes fouisseurs et dans la colonne d'eau pour la faune pélagique. Si l'on extrait les membres difficilement discernables de ces embranchements et de ces classes afin de ne retenir que les membres généralement recensés dans une analyse photographique de la mégafaune, on recense un total de 159 taxons. Ce chiffre reste encore relativement élevé lorsqu'on se réfère aux résultats des explorations photographiques menées entre les zones de fracture de Clarion et de Clipperton (Foell et al., 1986; Pawson, 1988; Foell et al., 1989).

Certaines études consacrées à la diversité taxinomique de la mégafaune épibenthique proposent des valeurs de richesse spécifique atteignant des maxima à des profondeurs comprises entre 2000m et 4000m. Ces valeurs sont équivalentes à celles caractérisant les milieux tropicaux côtiers (Vinogradova, 1962; Sanders, 1968, 1969; Rex, 1973, 1976; Sibuet, 1977; Haedrich et al., 1980; Rowe et al., 1982; Paterson et al., 1985). Parallèlement la macrofaune atteint des maxima de richesses spécifiques aux mêmes profondeurs, entre 2000m et 4000m (Hecker et Paul, 1979; Rex, 1981, 1983). Toutefois des études menées dans le Pacifique central nord ont révélé un pic de la diversité de la macrofaune entre 5000 m et 6000 m (Hessler et Jumars, 1974).

Les résultats représentés sur le tableau 10 montrent que certains embranchements ont une richesse taxinomique relativement importante tels que, par ordre d'importance, les cnidaires (59 taxons), les échinodermes (46 taxons), les spongiaires (38 taxons) et les cordés (27 taxons). La figure 70 illustre par des histogrammes la variabilité de la richesse taxinomique au sein des différents embranchements.

Afin de lever toute imprécision sur le degré d'identification taxinomique, on présente sur la figure 71 sous forme d'histogrammes, la richesse taxinomique d'après le nombre de familles représentées au sein de chaque embranchement. On remarque à nouveau la dominance des cnidaires avec 32 familles représentées, alors que les échinodermes et les cordés observés ne représentent que 18 familles, les athropodes (12 familles), les mollusques et les spongiaires (10 familles).

Ainsi en comparant les figures 70 et 71, on constate que contrairement aux cnidaires apparemment plus cosmopolites, les échinodermes ne sont représentés que par un petit nombre de familles dénombrant relativement plus de taxons observés dans la zone d'étude. Certains membres de ces familles sont purement abyssaux (Madsen, 1961; Pawson, 1967, 1983; Hansen, 1975; Sibuet, 1976, 1977, 1978, 1980; Bisol et al., 1984; Billett, 1991).

Cette prédominance des cnidaires en richesse taxinomique et en nombre de familles représentées contredit les résultats de Foell et al. (1986, 1989) dans la zone d'étude de Clarion-Clipperton et de Alton (1966), Sibuet (1974, 1984), Rex (1981) dans certaines régions abyssales de l'Atlantique.

Or dans le cas de Foell et al. (1986), il se peut que la stratégie d'échantillonnage ait contraint les auteurs à écarter du dépouillement ce qu'ils appellent des "taches blanches", très nombreuses, qui réfléchissent la lumière des flashes. D'après ces auteurs il s'agirait de spongiaires et de cnidaires (petites actinies). De plus leur étude n'est fondée que sur une collection de 2149 photographies du fond avec une identification taxinomique poussée que pour les échinodermes alors que pour cette

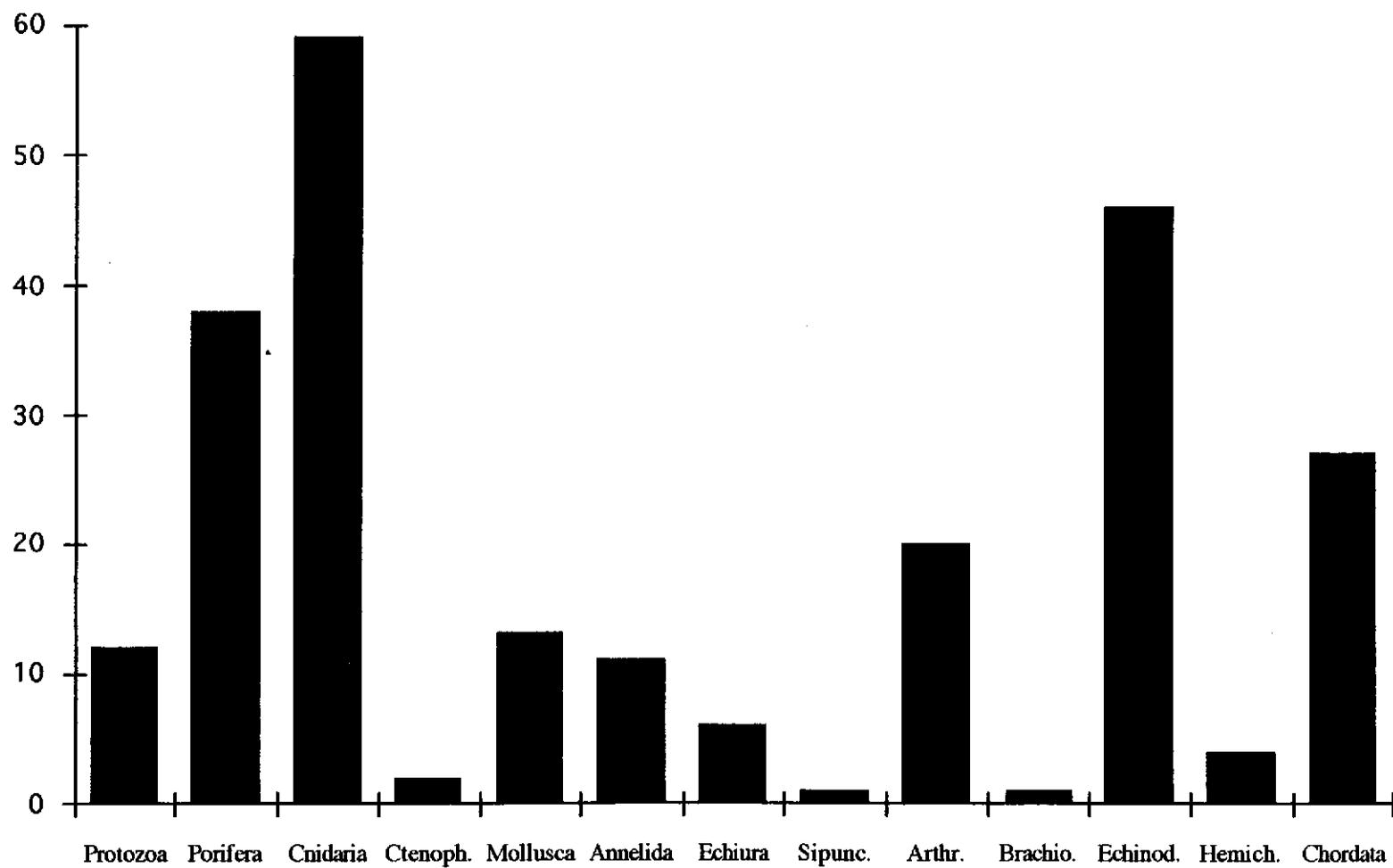


Fig. 70. Représentation graphique du nombre de taxons au sein de chaque embranchement pour la mégafaune de la zone de Clarion-Clipperton.

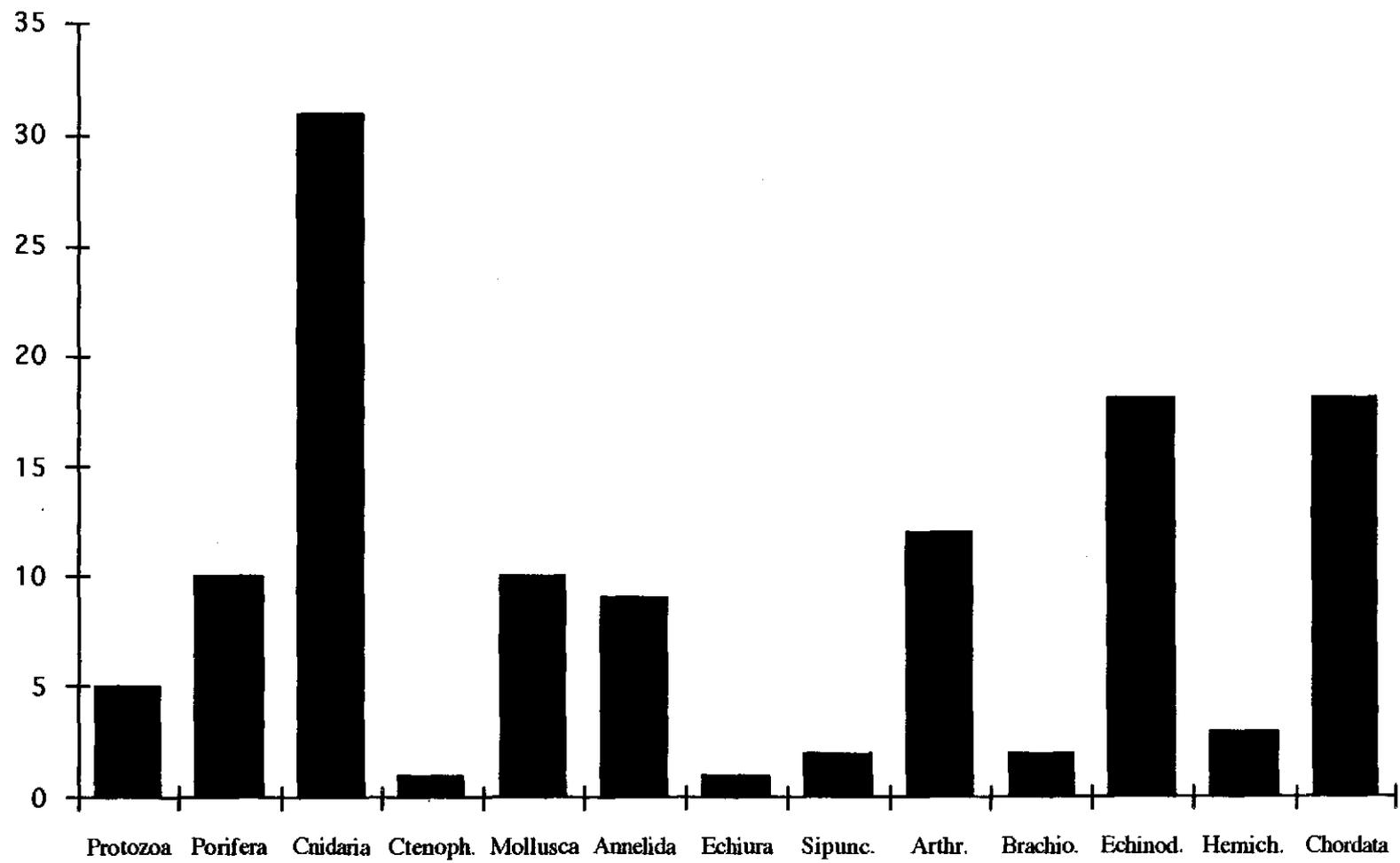


Fig. 71. Représentation graphique du nombre de familles au sein de chaque embranchement pour la mégafaune de la zone de Clarion-Clipperton.

thèse un total d'environ 200.000 photographies du fond a été analysé en essayant de pousser l'identification taxinomique au sein de tous les phyla représentés. On remarque tout de même que les valeurs élevées de richesse taxinomique pour les échinodermes sont comparables à celles de ces auteurs. En effet, Foell et al.(1986) recensent 30 taxons différents comme appartenant aux échinodermes avec une majorité de 20 holothuries alors que l'on recense dans cette étude (sur une superficie plus vaste) 46 échinodermes dont 31 holothuries taxinomiquement distinctes.

En fait les valeurs de diversité des échinodermes présentés dans cette thèse correspondraient aux valeurs de diversité maximale observée sur les échantillons recueillis entre 1380m et 1874m dans le Nord de l'Atlantique (Haedrich et al., 1980). Alors qu'à une profondeur équivalente à celle de la zone d'étude (4000-5000m), ces auteurs n'ont recensé que 9 échinodermes ainsi que 6 poissons (que l'on compare aux 17 poissons taxinomiquement distincts). En fait, le seul résultat en accord avec ceux de Haedrich et al.(1980), à des profondeurs égales à la zone d'étude (4000-5000m), se vérifie pour la richesse taxinomique des décapodes (8 taxons). Par contre, celle des holothuries de la zone d'étude de Clarion-Clipperton apparaît du même ordre de grandeur que celle caractérisant les holothuries du golfe de Gascogne à une profondeur de 3000m (Sibuet, 1977).

Afin d'étalonner les valeurs de richesse taxinomique observés dans cette étude, la littérature a été sondée dans le but de recenser le nombre total de familles répertoriées dans le domaine abyssal à des profondeurs échelonnées entre 3000m et 6000m. Comme aucune publication n'a fait l'inventaire complet à ce sujet, il a fallu rechercher dans la littérature les informations concernant chaque embranchement et même traduire de l'écriture cyrillique de précieuses données sur la richesse spécifique de la faune hadale et abyssale (Belyaev, 1989) afin de constituer le tableau 11.

Sur ce tableau, les 3 premières colonnes de gauche présentent les valeurs de richesse taxinomique ainsi que le nombre de familles représentées dans la zone comprise entre les fractures de Clarion et de Clipperton (CCFZ). Les colonnes suivantes énumèrent le nombre et les noms des familles trouvées en dehors de la zone d'étude accompagnées des références bibliographiques des travaux les citant.

On découvre par ce tableau que sur la zone d'étude on recense à peu près le même pourcentage (70%) de familles de cnidaires (32/44), de spongiaires (10/14) et de cordés (18/26) par rapport au nombre total de familles représentées dans le domaine abyssal exception faite pour les échinodermes qui ne représentent que 40% (18/45) des familles d'échinodermes habitant le domaine océanique abyssal.

Toutefois il est à noter que les embranchements ne sont pas échantillonnés de façon égale dans le domaine océanique profond. En effet, certains embranchements peuvent être plus étudiés et par conséquent plus échantillonnés comme cela semble être le cas pour les échinodermes (Pawson 1976, 1977; Gage et al. 1984; Lampitt et Billett, 1984; Pawson et Foell, 1984; Harvey et Gage, 1988). De plus les moyens et les stratégies d'échantillonnage sont très variables et sans doute aussi responsables de la variabilité des richesses taxinomiques recensés. Il est intéressant aussi de remarquer que parmi

TABLEAU 11 : Comparaison de la richesse taxinomique de notre zone d'étude avec celle de l'étage abyssal des océans du monde

Richesse des taxons par embranchement dans la zone CCFZ (Tableau 10)		Nb. familles zone CCFZ (Tableau 10)	Nb. total de familles répertoriées dans le domaine abyssal	Nombre et dénomination des familles autres que celles répertoriées dans la zone CCFZ pouvant se trouver dans le domaine abyssal inférieur (3000m-6000m)			Références bibliographiques
PROTOZOA (Xenophyophorea)	12	5	5				Tendal, 1972
PORIFERA	38	10	14	4	Cl. Desmospongiae	F. Mycalidae F. Chondrocladiidae F. Polymastiidae F. Theneidae	Birstein and Belyaev, 1955; Koltun, 1969; Lévi, 1964, 1972-1973; Zenkevitch, 1964
CNIDARIA Scyphozoa Hydrozoa	59 9 12	32 7 8	43(minimum) 7 (minimum) 12	11 4	O. Hydroida	F. Cytaeidae F. Campanulinidae F. Lafoeidae F. Sertulariidae	Belyaev et Sokolova, 1960a; Carlgren, 1956; Kramp, 1956, 1959; Lemche et al., 1976; Madsen, 1956a; Menzies et al., 1973; Pasternak, 1958, 1960a, 1964, 1970, 1975; Tixier-Durivault, 1964; Vervoort, 1966
Anthozoa	38	17	24	7	O. Stolonifera O. Pennatulacea	F. Clavulariidae F. Kophobelemnidae F. Pennatulidae F. Chunellidae F. Protoptilidae	
					O. Actinaria	F. Galantheantheimidae	
					O. Scleractinia	F. Fungiidae	
CTENOPHORA	2	1 (minimum)	1(minimum)	?			
MOLLUSCA Gasteropoda	13 8	10 4 (minimum)	41(sans Ceph.) 9	31 5	O. Planilabiata O. Archaeogasteropoda O. Cephalaspidea	F. Bathyphytophilidae F. Cocculinidae F. Philinidae F. Scaphandridae F. Trochidae	

TABLEAU 11 (suite): Comparaison de la richesse taxinomique de notre zone d'étude avec celle de l'étage abyssal des océans du monde

Richesse des taxons par embranchement dans la zone CCFZ (Tableau 10)		Nb. familles zone CCFZ (Tableau 10)	Nb. total de familles répertoriées dans le domaine abyssal	Nombre et dénomination des familles autres que celles répertoriées dans la zone CCFZ pouvant se trouver dans le domaine abyssal inférieur (3000m-6000m)		Références bibliographiques	
Bivalvia	2	1	21	20	O. Nuculoida O. Solemyoida O. Arcoida O. Ostreoida O. Veneroida O. Myoida	F. Malletiidae F. Ledellidae F. Nuculidae F. Nuculanidae F. Solemyidae F. Arcidae F. Limopsidae F. Ostreidae F. Pectinidae F. Montacutidae F. Scrobiculariidae F. Kelliellidae F. Galatheavalvidae F. Mytilidae F. Poladomyidae F. Poromyidae F. Cuspidariidae F. Teredinidae F. Pholadidae F. Verticordiidae	Clarke, 1960, 1961, 1962a, 1962b; Bouchet et Waren, 1979, 1985; Filatova, 1960; Knudsen, 1964, 1970; Okutani, 1974; Mimidier, 1969; Voss, 1967, 1969; 1988; Voss et Percy, 1990; Wolff, 1958, 1960, 1961
Cephalopoda	2	4	7	3	O. Teuthoidea O. Vampyromorpha O. Octopoda	F. Histiotteuthidae F. Vampyroteuthidae F. Bolitaenidae subF. Bathypolypodinae subF. Graneledoninae	

TABLEAU 11 (suite): Comparaison de la richesse taxinomique de notre zone d'étude avec celle de l'étage abyssal des océans du monde

Richesse des taxons par embranchement dans la zone CCFZ (Tableau 10)		Nb. familles zone CCFZ (Tableau 10)	Nb. total de familles répertoriées dans le domaine abyssal	Nombre et dénomination des familles autres que celles répertoriées dans la zone CCFZ pouvant se trouver dans le domaine abyssal inférieur (3000m-6000m)			Références bibliographiques
Scaphopoda	1	1 (minimum)	4	3	O. Dentaliida O. Gadilida	F. Dentaliidae F. Pulsellidae F. Siphonodentaliidae	
ANNELIDA (Polychaeta)	11	9	38	29	O. Phyllodocida O. Amphinomida O. Eunicida O. Orbiniida O. Spionida O. Chaetopterida O. Flabelligerida	F. Sigalionidae F. Phyllodocidae F. Nereidae F. Nephtyidae F. Alciopidae F. Sphaerodoridae F. Glyceridae F. Euprosinidae F. Dorvilleidae F. Onuphiidae F. Lumbrineridae F. Dorvilleidae F. Eunicidae F. Orbiniidae F. Spionidae F. Chaetopteridae F. Chloraemidae F. Flabelligeridae F. Fauveliopsidae F. Acrocirridae	Bailey-Brock et Knight-Jones, 1976; Desbruyères, 1980; Desbruyères, Gaill, Laubier et Fouquet, 1985; Fauchald, 1977; Jumars, 1974; Kirkegaard, 1956; Kolmer, 1985; Levenstein, 1971, 1972, 1984; Pasternak, 1975; Ushako, 1953, 1955

TABLEAU 11 (suite): Comparaison de la richesse taxinomique de notre zone d'étude avec celle de l'étage abyssal des océans du monde

Richesse des taxons par embranchement dans la zone CCFZ (Tableau 10)		Nb. familles zone CCFZ (Tableau 10)	Nb. total de familles répertoriées dans le domaine abyssal	Nombre et dénomination des familles autres que celles répertoriées dans la zone CCFZ pouvant se trouver dans le domaine abyssal inférieur (3000m-6000m)			Références bibliographiques
					O. Opheliida O. Capitellida O. Oweniida O. Terebellida O. Sabellida	F. Scalibregmidae F. Opheliidae F. Capitellidae F. Oweniidae F. Ampharetidae F. Trichobranchidae F. Sabellidae F. Serpulidae F. Spirorbidae	
ECHIURA	6	1	1	-			Bruun, 1953, 1956b; Datta Gupta, 1977, 1981; Wolff, 1976b, 1979; Zenkevitch, 1964, 1966
SIPUNCULA	1	2	4	2		F. Phascolosmatidae F. Aspidosiphonidae	Cutler et Cutler, 1980; Murina, 1957, 1961, 1964
ARTHROPODA Pycnogonida	20 2	12 2	58 6	46 4		F. Nymphonidae F. Austrodecidae F. Endeidae F. Ammotheidae	
Crustacea	18	10	52	42	O. Cumacea O. Tanaidacea	F. Lampropidae F. Bodotriinae F. Vaunthompsoniinae F. Diastylidae F. Apeuididae F. Neotanaididae F. Paratanaididae F. Pseudotanaididae F. Agathotanaididae F. Leptognathiidae F. Paratanaididae F. Anarthruridae	Barnard, 1964; Birstein, 1963a; Dahl, 1959; Gamô, 1983; Franckenberg, 1968; Hessler et al., 1978; Hessler, Wilson et Thistle, 1979; Jones, 1969; Kensley, 1982; Kudinova-Pasternak, 1965, 1970, 1977; Lemche et al. 1976; Lincoln, 1985; Margulis, 1967; Menzies, 1972; Nordenstamm, 1955; Pasternak, 1966, 1978; Schellenberg, 1955; Shin, 1984; Suyehiro et al., 1962; Turpaeva, 1956, 1971, 1974; Wolff, 1956b, 1962, 1976b

TABLEAU 11 (suite): Comparaison de la richesse taxinomique de notre zone d'étude avec celle de l'étage abyssal des océans du monde

Richesse des taxons par embranchement dans la zone CCFZ (Tableau 10)		Nb. familles zone CCFZ (Tableau 10)	Nb. total de familles répertoriées dans le domaine abyssal	Nombre et dénomination des familles autres que celles répertoriées dans la zone CCFZ pouvant se trouver dans le domaine abyssal inférieur (3000m-6000m)		Références bibliographiques
				O. Isopoda subO. Anthuridea	F. Anthuridae F. Paranthuridae	
				subO. Valvifera	F. Arcturidae	
				subO. Asellota	F. Desmosomatidae F. Echinothambematidae F. Eurycopidae F. Haplomiscidae F. Janirellidae F. Ilyarachnidae F. Ischnomesidae F. Macrostylidae F. Jaeropsidae F. Munnidae F. Janiridae F. Mesosignidae F. Nannoniscidae F. Thambematidae F. Abyssianiridae F. Acanthaspidae F. Dendrotionidae F. Haplomunnidae	
				O. Amphipoda subO. Gammaridea	F. Phoxocephalidae F. Ampeliscidae F. Dexaminidae F. Hyperioptidae F. Pardaliscidae F. Stegocephalidae F. Vitjazianidae	
				subO. Hyperiidea	F. Hyperidae F. Scinidae	

TABLEAU 11 (suite): Comparaison de la richesse taxinomique de notre zone d'étude avec celle de l'étage abyssal des océans du monde

Richesse des taxons par embranchement dans la zone CCFZ (Tableau 10)		Nb. familles zone CCFZ (Tableau 10)	Nb. total de familles répertoriées dans le domaine abyssal	Nombre et dénomination des familles autres que celles répertoriées dans la zone CCFZ pouvant se trouver dans le domaine abyssal inférieur (3000m-6000m)			Références bibliographiques
BRACHIOPODA	1	2 (minimum)	2(minimum)	?			
ECHINODERMATA	46	18	45	27			
Crinoidea	3	3	6	3	O. Bouergueticrinida	F. Phrynocrinidae F. Porphyrocrinidae F. Bourgueticrinidae	
Stelleroidea	8	5	8	3	O. Paxillosida O. Valvatida O. Spinulosida	F. Astropectinidae F. Goniasteridae F. Myxasteridae	
Ophiuroidea	2	2	10	8	O. Phrynophiurida	F. Euryalidae F. Ophiomyxidae F. Trichasteridae	Belyaev et Vinogradova, 1961a; Cherbonnier, 1964; Cherbonnier et Sibuet, 1972; Clark, 1920; Gilsen, 1956; Hansen, 1956, 1975; Koehler, 1909; Lemche et al., 1976; Luke, 1982; Macurda et Meyer, 1976; Madsen, 1947-1948, 1951, 1956, 1961; Menzies, 1963; Mortensen, 1951; Roux, 1980; Paterson, 1985; Ushakov, 1975;
Echinoidea	2	2	9	7	O. Ophiurida	F. Ophiacanthidae F. Ophioleucidae F. Ophiactidae F. Ophiodermatidae F. Ophiolepididae	
					O. Cidaroida	F. Cidaridae	
					O. Echinothurioida	F. Echinothuridae	
					O. Spatangoida	F. Holasteridae F. Pourtalesiidae F. Hemiasteridae F. Loveniidae F. Urechminidae	

TABLEAU 11 (suite): Comparaison de la richesse taxinomique de notre zone d'étude avec celle de l'étage abyssal des océans du monde

Richesse des taxons par embranchement dans la zone CCFZ (Tableau 10)		Nb. familles zone CCFZ (Tableau 10)	Nb. total de familles répertoriées dans le domaine abyssal	Nombre et dénomination des familles autres que celles répertoriées dans la zone CCFZ pouvant se trouver dans le domaine abyssal inférieur (3000m-6000m)			Références bibliographiques
Holothuriodea	31	6	12	6	O. Dendrochirotida O. Dactylochirotida O. Apoda O. Molpadida	F. Cucumariidae F. Ypsilothuriidae F. Myriotrochidae F. Synaptidae F. Molpadiidae F. Gephyrothuriidae	
HEMICHORDATA	4	3	3	?			Bourne et Heezen, 1965
CHORDATA Tunicata	27 10	18 8	26 11	3	O. Phlebobranchiata O. Stolidobranchia	F. Octacnemidae F. Hexacrobrylidae F. Styelidae	Grey, 1954; Lemche et al., 1976; Merret et Marshall, 1981; Millar, 1959; Monniot et Monniot, 1978; Nielsen, 1964; Nybelin, 1957; Okutami, 1982; Percy, Stein et Carney, 1982
Vertebrata	17	10	18	8	O. Anguilliformes O. Salmoniformes O. Myctophiformes O. Gadiformes O. Beryciformes O. Scorpaeniformes	F. Nettastomatidae F. Alepocephalidae F. Bathylagidae F. Chlorophthalmidae F. Zoarcidae F. Aphyonidae F. Stephanoberycidae F. Liparididae	

les échiuriens et les hémicordés, toutes les familles repertoriées jusqu'alors dans le domaine abyssal sont représentées dans la zone d'étude.

Richesse taxinomique de la faune regroupée par groupes trophiques et fonctionnels

Afin de comprendre la structure des assemblages faunistiques et le fonctionnement des écosystèmes épibenthiques sur la zone d'étude, il faut connaître le comportement trophique et fonctionnel de leurs représentants taxinomiques. Les observations et les informations recueillies auprès des spécialistes et dans la littérature sont présentés sur les tableaux synthétiques 12, 13, 14 pour la commodité de la lecture de données aussi exhaustives. La mégafaune de la zone de Clarion-Clipperton est classée en 6 groupes trophiques et fonctionnels : suspensivores sessiles, suspensivores mobiles, détritivores sessiles, détritivores mobiles, carnivores/nécrophages mobiles. De plus les références bibliographiques, permettant de situer fonctionnellement chaque taxon, ainsi que le nombre de taxons observés sur la zone d'étude attribués à chaque catégorie faunistique et fonctionnelle sont indiqués sur les tableaux 12, 13 et 14.

On observe dans le domaine abyssal des cas de comportements trophiques ambivalents tels que suspensivores /détritivores/carnivores/nécrophages comme pour certaines actinies appartenant aux familles des Actinostolidés et des Actinoscyphiidae. Certaines polychètes de la famille des Maldanidae sont ambivalents suspensivores/détritivores, d'autres polychètes des familles des Polynoïdés, Aphroditidés, Tomoptéridés et Hesionidae sont ambivalents détritivores/nécrophages. Ces comportements ambivalents relèvent d'un opportunisme trophique qui serait une forme d'adaptation aux maigres apports nutritifs caractérisant le domaine abyssal. D'après l'analyse des contenus intestinaux, ce comportement opportuniste serait adopté par de nombreux membres des peuplements épibenthiques (Sokolova, 1958; Allen et Sanders, 1966; Carey, 1972; Bordovski et al., 1974; Hansen, 1975; Monniot et Monniot, 1975; Allen, 1979; Fauchald et Jumars, 1979; Khripounoff, 1979; Sibuet, 1980; Taghon et al., 1980; Dauer et al., 1984). Cet opportunisme pourrait être un moyen d'exploiter les écotones situés entre deux régions régentées par un groupe trophique prédominant lié à une variabilité du flux carbonique particulière (Taghon et al., 1980; Tyler, 1988).

On remarque en consultant les tableaux 12, 13 et 14, une dominance de la richesse taxinomique des suspensivores sessiles (84 taxons sessiles et 10 taxons mobiles) sur des détritivores essentiellement mobiles (9 taxons sessiles et 61 taxons mobiles) légèrement moins riches taxinomiquement que les carnivores/nécrophages (72 taxons).

La richesse taxinomique des suspensivores est principalement représentée par des cnidaires (35 taxons) et par tous les spongiaires observés sur la zone d'étude (38 taxons). Quant aux détritivores, ce sont les holothuries qui contribuent principalement à leur richesse taxinomique (31 taxons).

Tableau 12. Classification de la mégafaune épibenthique abyssale par groupes trophiques et fonctionnels . .

Groupe des Suspensivores			
Sessiles		Mobiles	
Identification taxinomique et références bibliographiques	nombre de taxons	Identification taxinomique et références bibliographiques	nombre de taxons
PORIFERA Barnes, 1966; Bergquist, 1978; Brien et al., 1973; Hartman, 1982; Jørgensen, 1966	38 Taxons		
CNIDARIA Cl. Anthozoa, O. Gorgonacea, O. Pennatulacea Barnes, 1968; Lewis, 1982; Tixier-Durivault, 1987 O. Ceriantharia Tiffon, 1987. O. Antipatharia Grasshof, 1981; Pax et al., 1987 O. Actinaria, principalement suspensivore sauf F. Actinoscyphiidae: <i>Actinoscyphia sp.</i> , <i>Phelliactes sp.</i> et F. Actinostolidae : <i>Sicyonis tuberculata</i> (ambivalents détritvires/suspensivores) Aldred et al., 1979; Lampitt et Paterson, 1987; Riemann-Zürneck, 1978;	9 taxons 1 taxon 10 taxons 15 taxons (dont 3 taxons ambivalents suspens./détrit./carnivore)	CNIDARIA - O. Corallimorpharia, F. Nectactis singularis Riemann-Zürneck, 1979. - O. Actinaria, F. Actinostolidae <i>Actinostola sp.</i> F. Actiniidae Riemann-Zürneck (com. pers.)	2 taxons 2 taxons 1 taxon (dont 3 taxons ambivalents suspens./détrit.)
ANNELIDA Cl. Polychaeta, O. Sabellida, F. Sabellidae, O. Terebillida, F. Sabellariidae O. Capitellida, F. Maldanidae Hessler et Jumars, 1974; Fauchald et Jumars, 1979; Jumars et Fauchald, 1977	1 taxon 1 taxon 1 taxon (ambivalent suspens./détrit.)		
		MOLLUSCA - Cl. Bivalvia, O. Veneroïda, F. Vesicomidae Allen et Morgan, 1981; Allen et Sanders, 1982; Boss, 1982; Knudsen, 1970; Morton, 1981, 1983, 1987; Olivier, 1979; Poutiers, 1984; Reid et Reid, 1974; Sanders et Allen, 1973, 1985	2 taxons
ARTHROPODA Cl. Crustacea, subcl. Cirripedia, O. Thoracica, F. Scalpellida Newman, 1967, 1974	1 taxon		
BRACHIOPODA O. Rhynchonellida O. Terebratulida Zezina, 1975.	1 taxon		

Tableau 12 (suite). Classification de la mégafaune épibenthique abyssale par groupes trophiques et fonctionnels

Groupe des Suspensivores			
Sessiles		Mobiles	
Identification taxinomique et références bibliographiques	Nombre de taxons	Identification taxinomique et références bibliographiques	Nombre de taxons
<p>ECHINODERMATA Cl. Crinoidea (rheophiles), O. Millericrinida, F. Hyocrinidae O. Bouergueticrinida, F. Bathycrinidae, F. Phrynocrinidae, F. Porphyrocinidae Fujita et al., 1987; Macurda and Meyer, 1976; Meyer, 1982; Roux, 1985</p>	2 taxons	<p>ECHINODERMATA - Cl. Crinoidea, O. Comatulida, superF. Antedonacea, F. Antedonidae Meyer, 1982. - Cl. Stelleroidea, subcl. Asteroidea, O. Forcipulata, F. Brisingidae principalement suspensivore Carey, 1972 - Cl. Stelleroidea, subcl. Ophiuroidea, O. Ophiuridea, subO. Chilophiurina, F. Ophiuridae (principalement suspensivore) subO. Gnathophiurina, F. Amphiuridae Fujita, 1988; Hendler, 1982; Litvinova et Sokolova, 1971; Ohta, 1988; Paterson et al., 1985; Pearson et Gage, 1984; Tyler, 1980; Warner, 1982; Woodley, 1975</p>	<p>1 taxon 3 taxons 2 taxons</p>
<p>CHORDATA subph Tunicata Cl. Ascidiacea, O. Stolidobranchia, F. Pyuridae, F. Molgulidae Incertae sedis Jørgensen, 1966; Monniot et Monniot, 1975</p>	4 taxons		

Tableau 13. Classification de la mégafaune épibenthique abyssale par groupes trophiques et fonctionnels

Groupe des Détritivores			
Sessiles		Mobiles	
Identification taxinomique et références bibliographiques	Nombre de taxons	Identification taxinomique et références bibliographiques	Nombre de taxons
<p>CNIDARIA O. Actinaria, F. Actinoscyphiidae, <i>Actinoscyphia sp.</i> occasionnellement détritivore (comportement opportuniste) F. Hormathiidae, <i>Phelliactis sp.</i> F. Actinostolidae, <i>Sicyonis tuberculata</i> Aldred et al., 1979; Lampitt et Paterson, 1987; Riemann- Zurneck, 1978; van Praët, 1982, 1985, 1990</p>	<p>3 taxons ambivalents (suspens./détrit./carni vore)</p>	<p>CNIDARIA O. Actinaria, F. Boloceroididae <i>Bolocera sp.</i> van Praët, 1985. F. Actinostolidae <i>Actinostola sp.</i> van Praët, 1985. F. Actiniidae Riemann-Zurneck (com. pers.): ces actinies peuvent glisser sur les sédiments</p>	<p>1 taxon 2 taxons 1 taxon</p>
<p>ANNELIDA Cl. Polychaeta, O. Capitellida, F. Maldanidae O. Cirratulida, F. Cirratulidae Fauchald et Jumars, 1979</p>	<p>1 taxon (ambivalent détrit./suspens.) 1 taxon</p>	<p>ANNELIDA Cl. Polychaeta, O. Terebellida, F. Terebellidae (peuvent quitter leurs tubes) Fauchald et Jumars, 1979. (ambivalents détrit./nécroph.), O. Phyllodocida, F. Polynoidae F. Aphroditidae F. Tomopteridae F. Hesionidae Fauchald et Jumars, 1979; Jumars et Fauchald, 1977;</p>	<p>1 taxon ambivalent (sédentaire/mobile) 6 taxons (ambivalents détrit./nécroph.)</p>
<p>ECHIURA O. Echiuroinea, F. Bonelliidae Datta Gupta, 1981; Dawydoff, 1959; Jaccarini et Schembri, 1977; Ohta, 1984; Zenkevitch, 1966</p>	<p>6 taxons</p>		
<p>SIPUNCULA F. Golfingiida, F. Sipunculidae Cutler et Cutler, 1980; Romero-Wetzel, 1987; Thomson, 1980; Vinogradov, 1953.</p>	<p>1 taxon</p>		

Tableau 13 (suite). Classification de la mégafaune épibenthique abyssale par groupes trophiques et fonctionnels

Groupe des Détritivores			
Sessiles		Mobiles	
Identification taxinomique et références bibliographiques	Nombre de taxons	Identification taxinomique et références bibliographiques	Nombre de taxons
		MOLLUSCA - Cl. Gasteropoda, O. Archaeogastropoda Bouchet et Waren, 1979; Knudsen, 1979; Scheltema, 1981, 1985; Waren et Carney, 1981; Waren et Sibuet, 1981 - Cl. Scaphopoda, F. Entallinidae Allen, 1983; Knudsen, 1964	3 taxons 1 taxon
		ARTHROPODA Cl. Crustacea, superO. Peracarida, O. Mysidacea, F. Mysidae O. Cumacea, F. Nannastacidae O. Tanaidacea (sauf Pseudotanaeis) O. Isopoda, F. Munnopsidae Hessler et Strömberg, 1989; Menzies, 1962; Wilson et Thistle, 1985; Wolf, 1962	5 taxons

Tableau 13 (suite). Classification de la mégafaune épibenthique abyssale par groupes trophiques et fonctionnels

Groupe des Détritivores			
Sessiles		Mobiles	
Identification taxinomique et références bibliographiques	Nombre de taxons	Identification taxinomique et références bibliographiques	Nombre de taxons
		<p>ECHINODERMATA</p> <ul style="list-style-type: none"> - (occasionnellement) Cl. Stelleroidea, subcl. Ophiuroidea, subO. Gnathophiurina, F. Amphiuridae subO. Chilophiurina, F. Ophiuridae Paterson et al., 1985. - Cl. Echinoidea, O. Diadematoidea, F. Aspidodiadematidae O. Spatangoida, F. Aeropsidae David et Sibuet, 1985; De Ridder et Lawrence, 1982 - Cl. Stelleroidea, O. Paxillosida, F. Porcellenasteridae, F. Benthopectinidae O. Spinulosida, F. Pterasteridae O. Forcipulata, F. Zoroasteridae Carey, 1972; Jangoux, 1982; Madsen, 1961; Sloan, 1980; - Cl. Holothuroidea, O. Aspidochirotida, F. Synallactidae O. Elasipodida, F. Deimatidae, F. Laetmogonidae, F. Psychropotidae, F. Elpidiidae, F. Pelagothuriidae Khripounoff, 1979; Khripounoff et Sibuet, 1980; Massin, 1982; Miller et Pawson, 1985, 1989, 1990; Ohta, 1985; Pawson, 1976; Pawson et Foell, 1986; Sibuet, 1984, 1985, 1987; Sibuet et al., 1982 	<p>2 taxons</p> <p>2 taxons</p> <p>5 taxons</p> <p>31 taxons</p>
<p>HEMICHORDATA</p> <p>Cl. Enteropneusta, F. Ptychoderidae Mauviel et al., 1986; Romero-Wetzel, 1989.</p>	<p>1 taxon</p>	<p>HEMICHORDATA</p> <p>Cl. Enteropneusta, F. Spengelidae, F. Ptychoderidae, F. Harrimanidae Bourne et Heezen, 1965.</p>	<p>3 taxons</p>

Tableau 14. Classification de la mégafaune épibenthique abyssale par groupes trophiques et fonctionnels

Groupe des Carnivores / Nécrophages Mobiles	
Identification taxinomique et références bibliographiques	Nombre de taxons
CNIDARIA - Cl. Scyphozoa Goy, 1979 -Cl. Hydrozoa, O. Hydroida Ornori et Vervoort, 1986 O. Trachylina Barnes, 1968 O. Siphonophora Barnes, 1968 - Cl. Anthozoa, O. Ceriantharia Tiffon, 1987 O. Actinaria (occasionnellement comportement opportuniste), <i>Actinoscyphia sp.</i> , <i>Phelliactis sp.</i> , <i>Sicyonis tuberculata</i> Aldred et al., 1979; Lampitt et Paterson, 1987; Riemann-Zürneck, 1978; van Praët, 1985	9 taxons 2 taxons 4 taxons 4 taxons 1 taxon 3 taxons ambivalents (suspens./détritiv./ carniv.)
CTENOPHORA Barnes, 1968	2 taxons
MOLLUSCA - Cl. Gasteropoda, O. Nudibranchia Barnes, 1968 O. Mesogasteropoda, F. Pterotracheidae O. Neogasteropoda, F. Turridae Bouchet et Waren, 1980; Taylor et al., 1980 - Cl. Cephalopoda, subcl. Coleoïda, O. Octopoda, subO. Cirrata Aldred et al., 1978, 1983; Nixon, 1986; Robson, 1930; Roper et Brunage, 1972; Scott, 1910; subO. Incirrata, F. Octopodidae Roper et Brunage, 1972; Voss, 1967, 1985	3 taxons 1 taxon 1 taxon 1 taxon 1 taxon
ANNELIDA Cl. Polychaeta, (éventuellement détritivores) O. Phyllodocida, F. Polynoidae F. Aphroditidae F. Tomopteridae F. Hesionidae Fauchald et Jumars, 1979; Jumars et Fauchald, 1977	6 taxons (ambivalents détritiv./nécroph.)

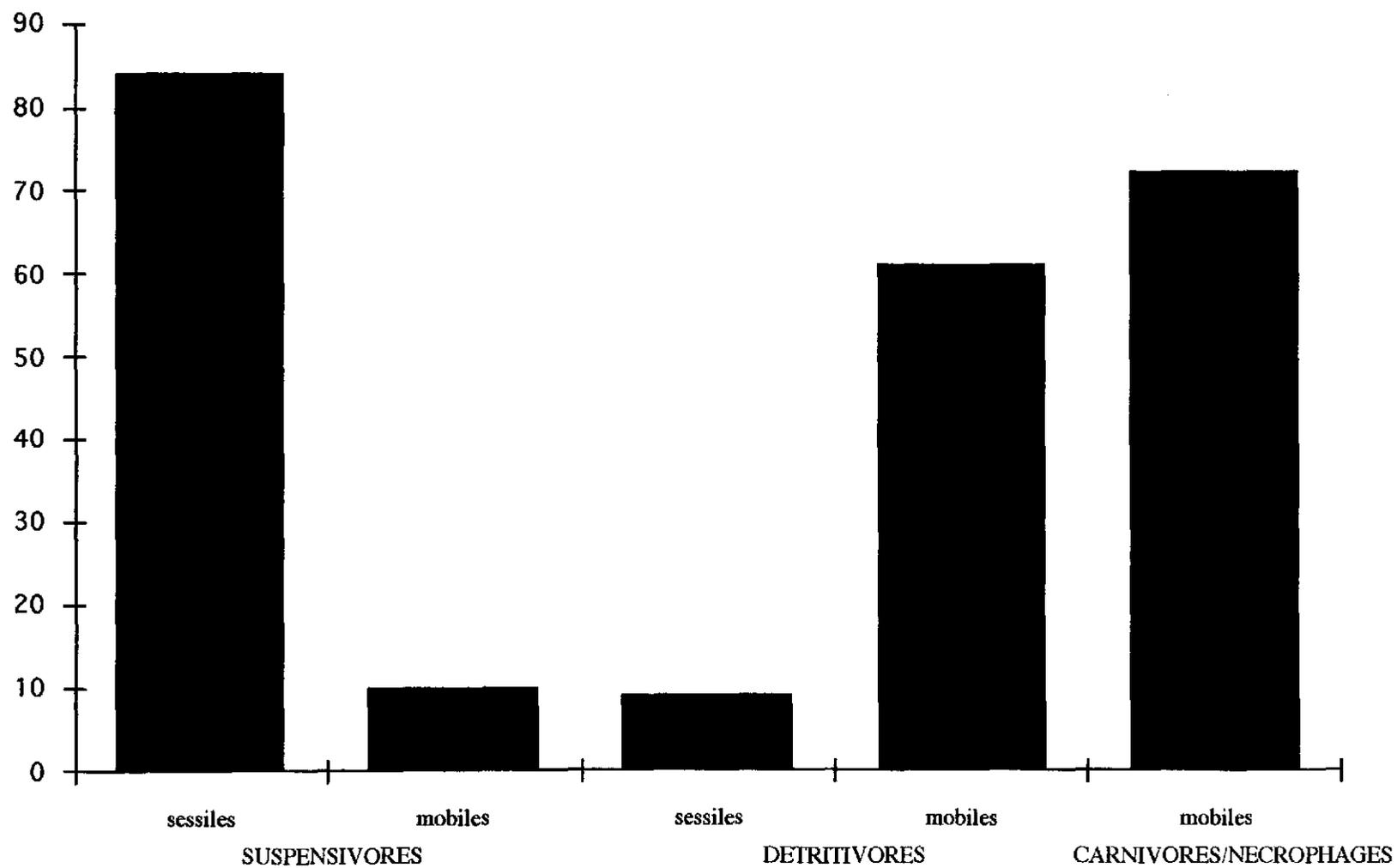


Fig. 72. Représentation graphique de la richesse taxinomique classée par groupes trophiques et fonctionnels de la faune de Clarion-Clipperton.

Les résultats présentés dans cette thèse soulignent la prédominance de la diversité taxinomique des suspensivores. Ceci contredit les résultats de Sanders et Hessler (1969), Menzies et al. (1973), Hessler et Jumars (1974) et Sibuet, (1984) montrant l'importance des détritivores constituant la fraction dominante de l'épibenthos abyssal par sa diversité et son abondance. Toutefois un résultat observé sur la zone d'étude vérifie des résultats antérieurs; en effet, les holothuries de la zone d'étude sont les membres les plus représentés parmi les détritivores ainsi que l'ont affirmé Hansen (1967, 1975); Belyaev (1972); Sibuet (1974, 1984, 1987); Laubier et Sibuet (1979).

La figure 72 aide à visualiser sous la forme d'histogrammes les valeurs de richesses taxinomiques au sein des groupes trophiques et fonctionnels.

Or l'importance des cnidaires et des suspensivores en matière de richesse taxinomique et en nombre de familles représentées dans la structure des assemblages épibenthiques de la zone d'étude est elle vérifiée quantitativement ? Le chapitre suivant propose entre autres de répondre à cette question en abordant l'analyse quantitative des assemblages épibenthiques de la zone de Clarion-Clipperton.

**ANALYSE
QUANTITATIVE**

**ANALYSE QUANTITATIVE DES ASSEMBLAGES
EPIBENTHIQUES
DE LA FAUNE DE CLARION-CLIPPERTON**

Every entity is only to be understood in terms of the way in which
it is interwoven with the rest of the Universe

Alfred North Whitehead

L'Analyse quantitative des assemblages épibenthiques de la faune de Clarion et de Clipperton est menée de façon approfondie sur le site de NIXO 45 et de façon complémentaire et comparative sur les sites de NIXO 41 et d'ECHO 1. La présentation des résultats suit une logique qui voudrait que l'on aborde l'analyse à trois niveaux d'observation : au niveau général sur la totalité de la zone étudiée, au niveau d'une condition édaphique ou faciès particulier et au niveau spécifique avec comme unité le taxon observé.

Sur la totalité du site de NIXO 45, une évaluation de l'abondance et de la composition faunistique, classée par embranchements et par groupes trophiques et fonctionnels est présentée. L'échelle d'observation du faciès est ensuite abordée au cours de ces estimations. Enfin un niveau spécifique est approché par l'analyse factorielle des correspondances permettant de décrire les "dimensions-niches" selon lesquelles s'organisent des assemblages faunistiques. L'hétérogénéité spatiale des distributions des populations de certains taxons particulièrement abondants est ensuite étudiée.

Des comparaisons sont faites à partir des données qu'offrent d'autres engins d'observation in situ. Le "Nautilé" explore un faciès du site de NIXO 45, le "R.A.I.E" est utilisé pour trois faciès du site de NIXO 41 et le "Deep Tow Instrumentation system" pour le site "d'ECHO 1". Une estimation des biomasses de la mégafaune classée par groupes trophiques est proposée et commentée pour les 3 sites étudiés. Des comparaisons avec les biomasses de la mégafaune, la macrofaune et méiofaune de Meriadzek (Mahaut, 1991), dans le golfe de Gascogne ainsi que celles du site de DOMES C (Hecker et Paul, 1979) ont été faites.

La présentation des résultats se fait sous la forme d'un texte plus aéré et d'un enchaînement de figures permettant au lecteur de mieux suivre les étapes et les résultats marquants de l'analyse. Afin de ne pas ralentir l'enchaînement de la présentation des données de cette analyse, les discussions des résultats de l'analyse quantitative (exception faite des biomasses) sont présentées dans le chapitre suivant.

Le site de NIXO 45

Abondance et composition faunistique classées par embranchements taxinomiques

Sur l'ensemble du site de Nixo 45, parmi les embranchements dominants, il existe d'avantage de cnidaires (258 taxons/ha) que d'échinodermes (180 taxons/ha) et de spongiaires (56 taxons/ha) comme l'illustre la figure 73. Or connaissant l'hétérogénéité du substrat par l'existence des faciès sélectionnés sur le site (figure 20), on s'attend à voir varier l'abondance et la composition faunistiques selon le faciès considéré. La figure 74 permet de visualiser une abondance faunistique plus importante sur des faciès à gros nodules (6-10 cm de diamètre) recouvrant faiblement (10%) ou en plus grande quantité (20% à 40% sur une pente de 15°) des sédiments récents (argiles siliceux datant du Plio-Quaternaire). Sur cette figure les données quantitatives de la faune d'un faciès d'affleurement rocheux (AR) ne sont pas représentées car elles ne portent que sur 28 photos. Néanmoins on peut à nouveau observer sur ce faciès une majorité de cnidaires par rapport aux échinodermes.

Les cnidaires, les échinodermes, les spongiaires et les sipunculien sont plus abondants (respectivement 478 ind/ha, 467 ind/ha, 116 ind/ha et 14 ind/ha) sur un faciès de gros nodules C⁺ clairsemés (10% de couverture) alors que les annélides et les cordés prédominent sur un faciès O composé de sédiments récents (respectivement 92 ind/ha et 29 ind/ha), les arthropodes (21 ind/ha) sur un faciès C⁺ caractérisé par une pente > 15° et une couverture nodulifère de 20 à 40 %, les mollusques (14 ind/ha) sur un faciès C⁺ 15% et les échiuriens (10 ind/ha) sur un faciès BP 35%.

La figure 75 détaille la composition des différents embranchements sur la totalité du site de Nixo 45. Au sein des cnidaires, les actinies dominent (135 ind/ha) sur les octocoralliaires (105 ind/ha), les méduses appartenant aux classes des scyphozoaires et des hydrozoaires (12 ind/ha), les antipathaires (5 ind/ha), les siphonophores et les cerianthaires (1 ind/ha).

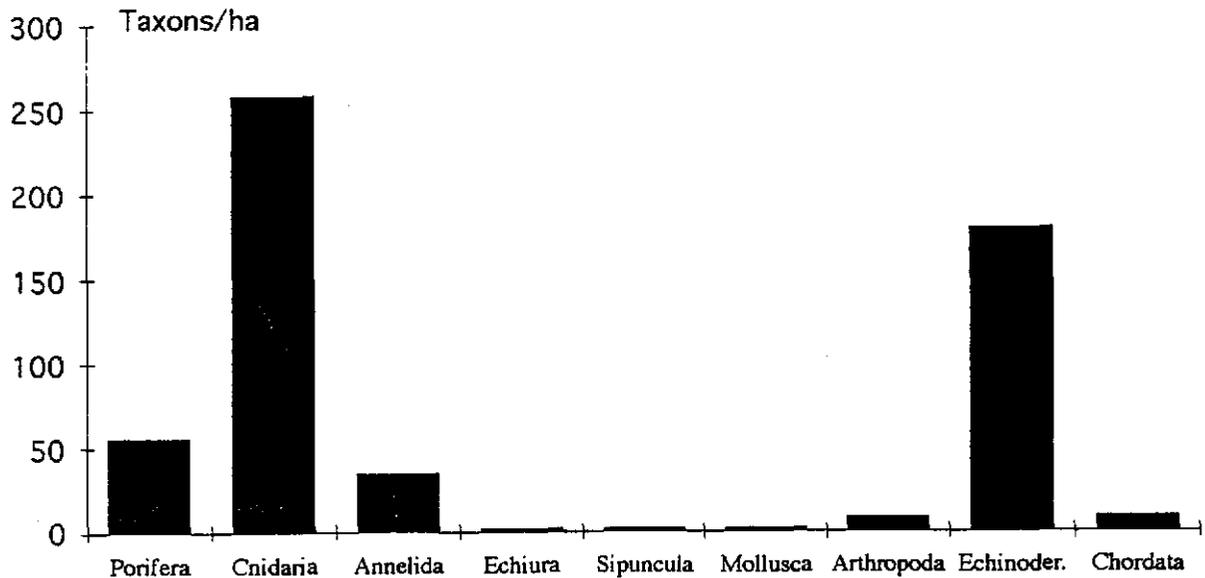


Fig. 73. Représentation graphique de l'abondance au sein de chaque embranchement faunistique sur le site de NIXO 45.

Parmi les échinodermes observés, on découvre une majorité d'holothuries (64 ind/ha) et de crinoïdes (61 ind/ha) ainsi que des densités de 36 ind/ha d'échinoïdes, de 13 ind/ha d'ophiurides et de 6 ind/ha d'astérides.

Chez les arthropodes, on constate que les isopodes se retrouvent principalement sur le faciès C⁺ 2-5% au nombre de 11 ind/ha et les décapodes natantia et reptantia sur les faciès à haute couverture nodulifère (BP 50% et B 50%) avec une densité de 5 ind/ha.

Parmi les mollusques, les céphalopodes ne sont observés que sur le faciès C⁺ 20% et les nudibranches que sur le faciès BP 50%, avec des fréquences de 3 ind/ha.

Au sein des cordés, les poissons sont les plus abondants (29 ind/ha) sur le faciès O à sédiments récents et les tuniciers n'ont été observés que sur le faciès BP 50% avec une densité de 3 ind/ha.

La figure 76 montre la variabilité de la composition des deux embranchements principaux, les cnidaires et les échinodermes, pour chaque condition de faciès.

Les actinies sont les composants principaux des cnidaires sur tous les faciès nodulifères. On les retrouve en plus grande abondance (215 ind/ha) sur les faciès C⁺ 15%. On observe une forte densité d'octocoralliaires (313 ind/ha) comme membres prédominants des cnidaires au sein du faciès O à sédiments récents. Les octocoralliaires sont en plus grande abondance (194 ind/ha) que

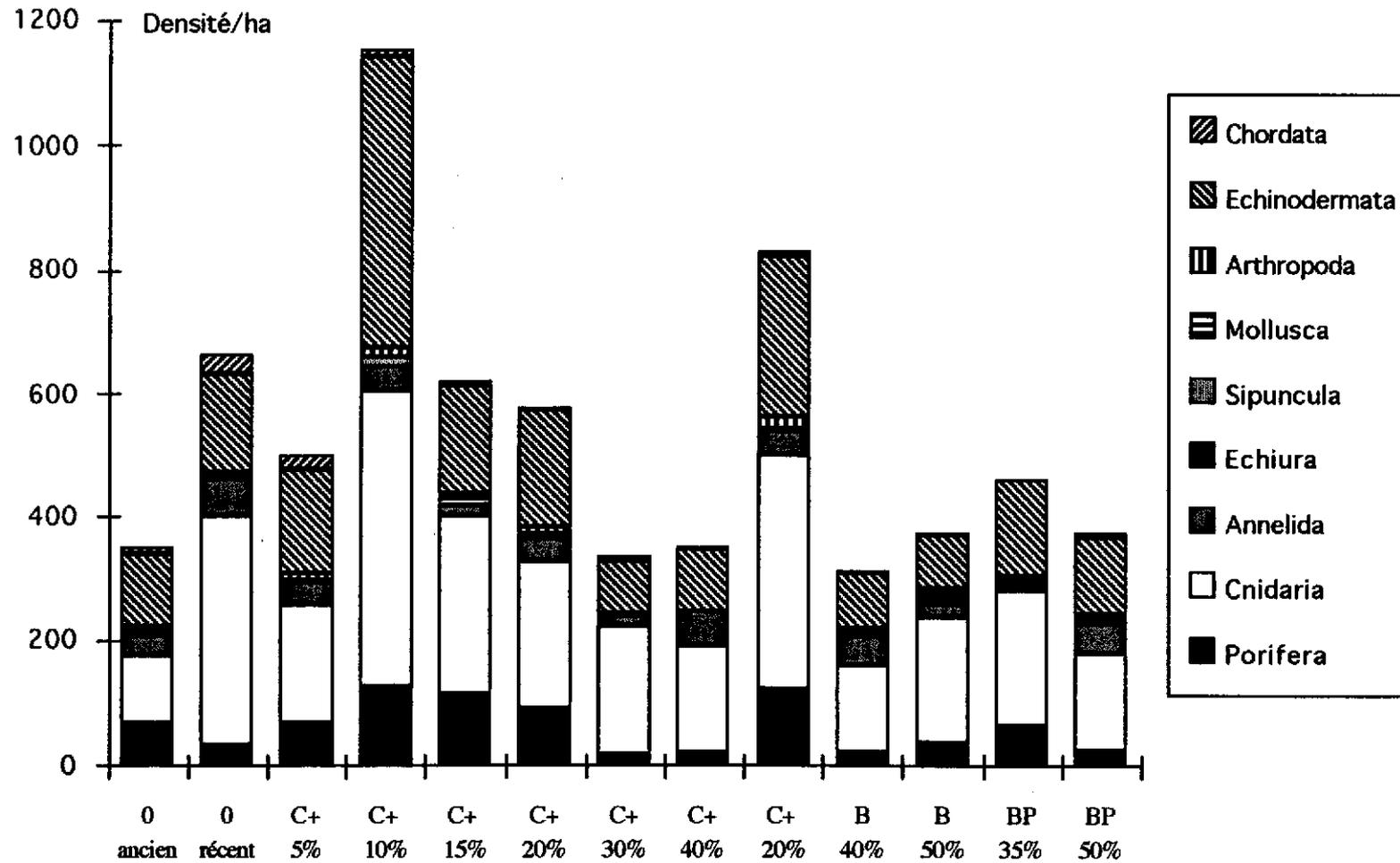


Fig. 74. Représentation graphique de l'abondance au sein de chaque faciès nodulifère sur le site de NIXO 45. L'abondance faunistique est partitionnée par embranchements.

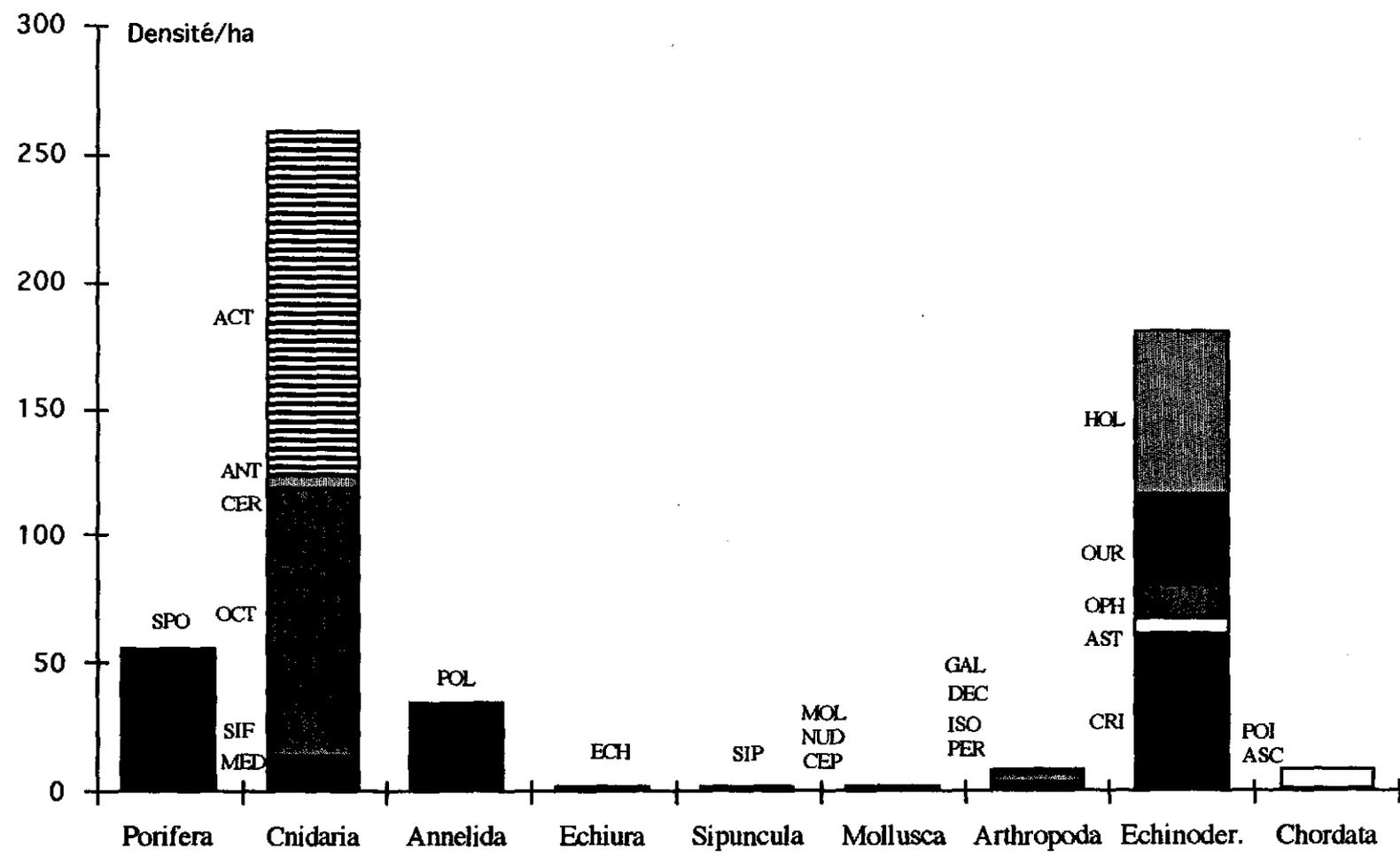


Fig. 75. Représentation graphique de l'abondance faunistique partitionnée par embranchements sur la totalité du site de NIXO 45.

la population relativement importante d'actinies (175 ind/ha) dans les conditions de faciès de pente (C⁺20 à 40%) et d'affleurements rocheux (23 ind/400m²). Les méduses appartenant aux classes des scyphozoaires et des hydrozoaires sont plus abondantes (61 ind/ha) sur le faciès C⁺ à petite couverture nodulifère (10%). Les antipathaires ont été observés sur tous les faciès excepté le faciès O à sédiments anciens, le faciès C⁺ 30%, le faciès BP 50% et les affleurements rocheux. Ces organismes sont en plus grande densité (11 ind/ha) sur le faciès C⁺ 10%.

Au sein de l'embranchement des échinodermes, les échinoides prédominent sur les faciès O à sédiments récents, les faciès C⁺ 2 à 20% et présentent un pic d'abondance (190 ind/ha) sur le faciès C⁺ 10%. Les crinoïdes prédominent sur le faciès de pente (C⁺ 20 - 40%) et sont en plus forte densité (122 ind/ha) sur le faciès C⁺ 10%. Les holothuries prévalent sur le faciès O à sédiments anciens et sur toutes les couvertures nodulifères des faciès B et BP ainsi que les couvertures denses (30-40% du faciès C⁺). Les holothuries sont les plus abondantes (101 ind/ha) sur le faciès BP 50%, les ophiurides sur le faciès BP 35% (68 ind/ha) et les astérides sur deux faciès extrêmes du point de vue de couverture, les faciès O à sédiments récents et B 50% (16 ind/ha).

Composition faunistique en termes de groupes trophiques et fonctionnels

La composition faunistique peut être quantifiée selon son appartenance trophique et fonctionnelle (cf. tableau 12 de l'analyse qualitative).

La figure 77 illustre la répartition de la mégafaune, classée par groupes fonctionnels, sur la totalité de la zone de Nixo 45. On peut ainsi observer une majorité de suspensivores sessiles (361 ind/ha) par rapport aux détritivores mobiles (109 ind/ha) et aux carnivores/nécrophages mobiles (53 ind/ha), aux suspensivores mobiles (29 ind/ha) et aux détritivores sessiles (5 ind/ha).

Au sein des suspensivores sessiles, les actinies sont en plus grand nombre (123 ind/ha) que les octocoralliaires (105 ind/ha), les crinoïdes (61 ind/ha), les spongiaires (56 ind/ha), les polychètes sédentaires (12 ind/ha), les antipathaires (5 ind/ha) et les tuniciers (1 ind/ha).

Parmi les détritivores mobiles, les holothuries surclassent en termes de densité (64 ind/ha) les échinoides (36 ind/ha), les astérides et les péracarides (3 ind/ha). Les carnivores et les nécrophages mobiles sont dominés par les polychètes nageuses (23 ind/ha), les hydroméduses et les scyphoméduses (12 ind/ha), les poissons (9 ind/ha), les décapodes (5 ind/ha), les mollusques (2 ind/ha), les siphonophores et les cérianthaires (1 ind/ha).

Les suspensivores mobiles sont dominés essentiellement par les ophiurides (13 ind/ha), les corallimorphaires (12 ind/ha), les brisingidés (3 ind/ha), les mollusques et les crinoïdes libres (1

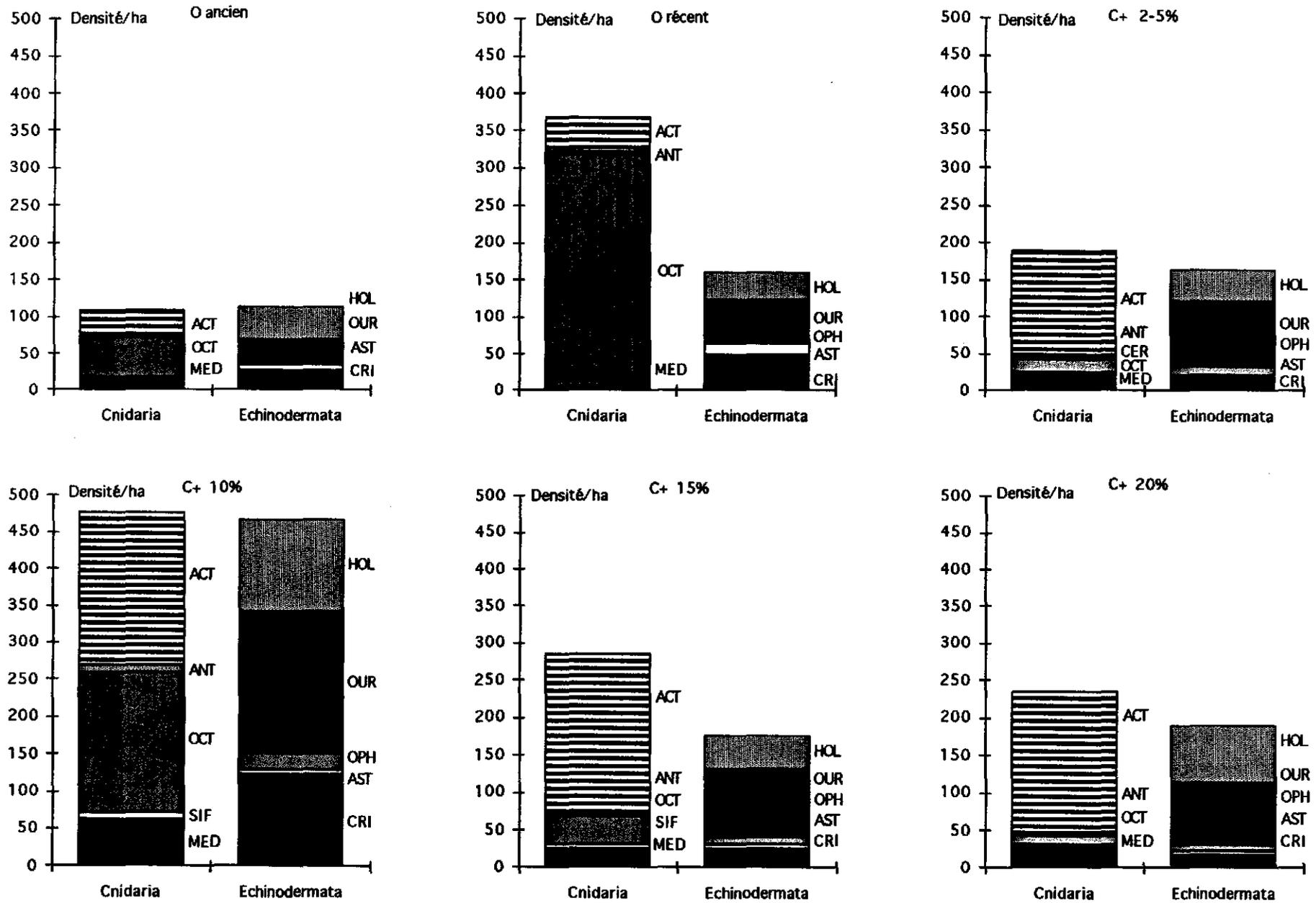


Fig. 76. Représentation graphique au sein de chaque faciès de l'abondance faunistique partitionnée pour les deux embranchements les plus représentés du site de NIXO 45.

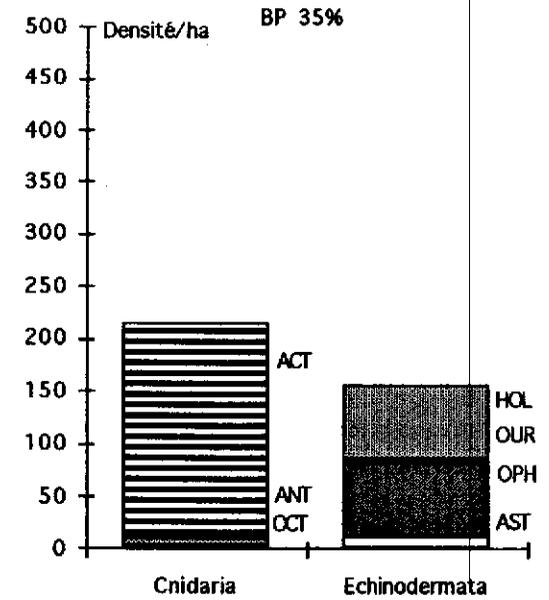
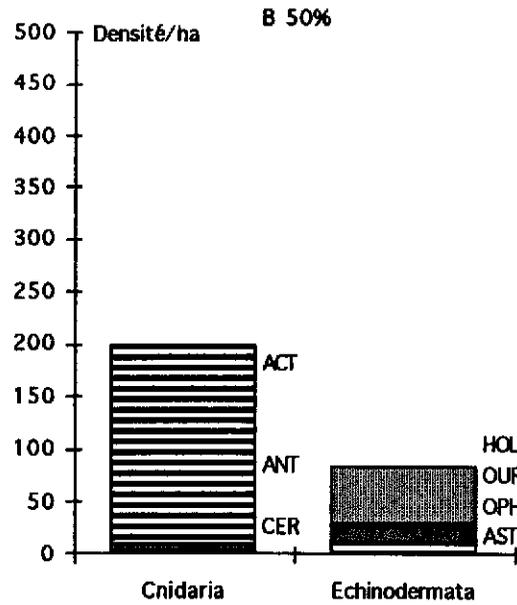
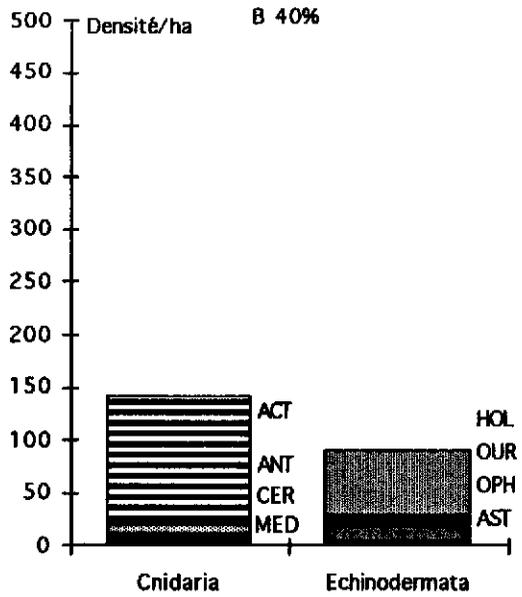
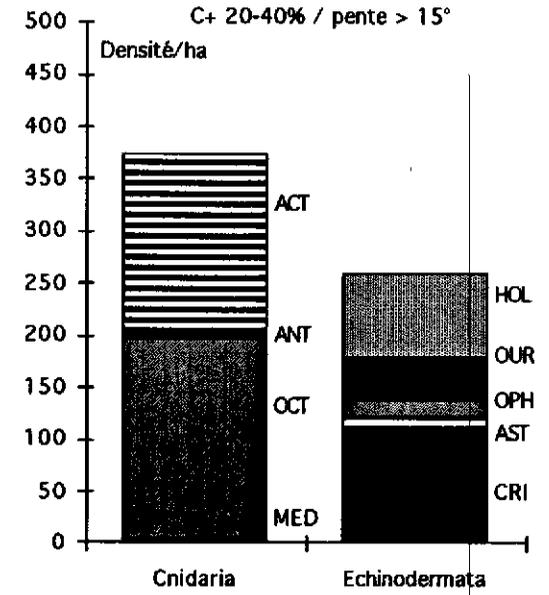
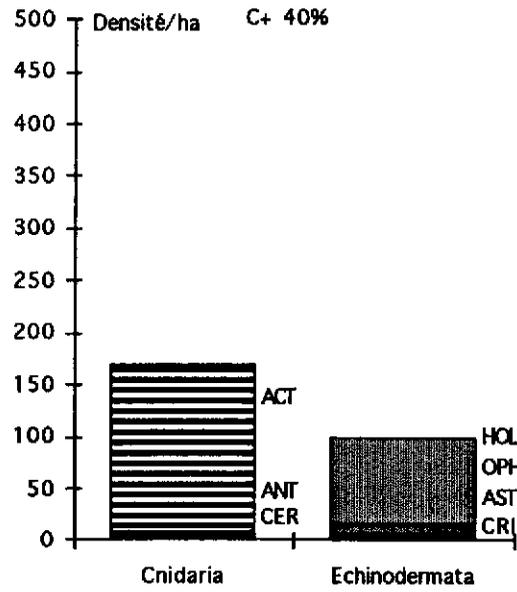
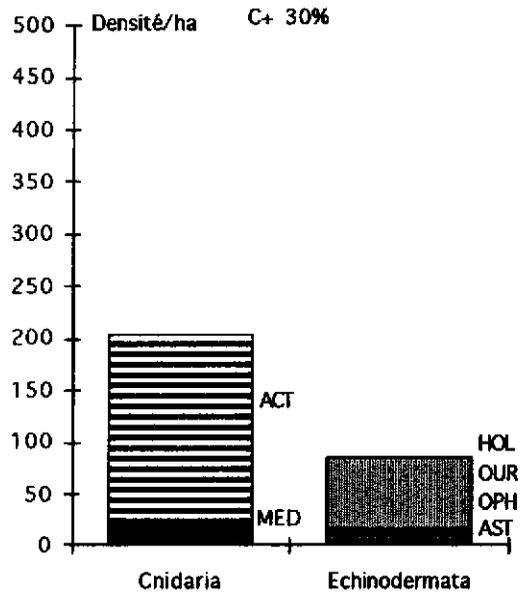


Fig. 76 (suite). Représentation graphique au sein de chaque faciès de l'abondance faunistique partitionnée pour les deux embranchements les plus représentés du site de NIXO 45.

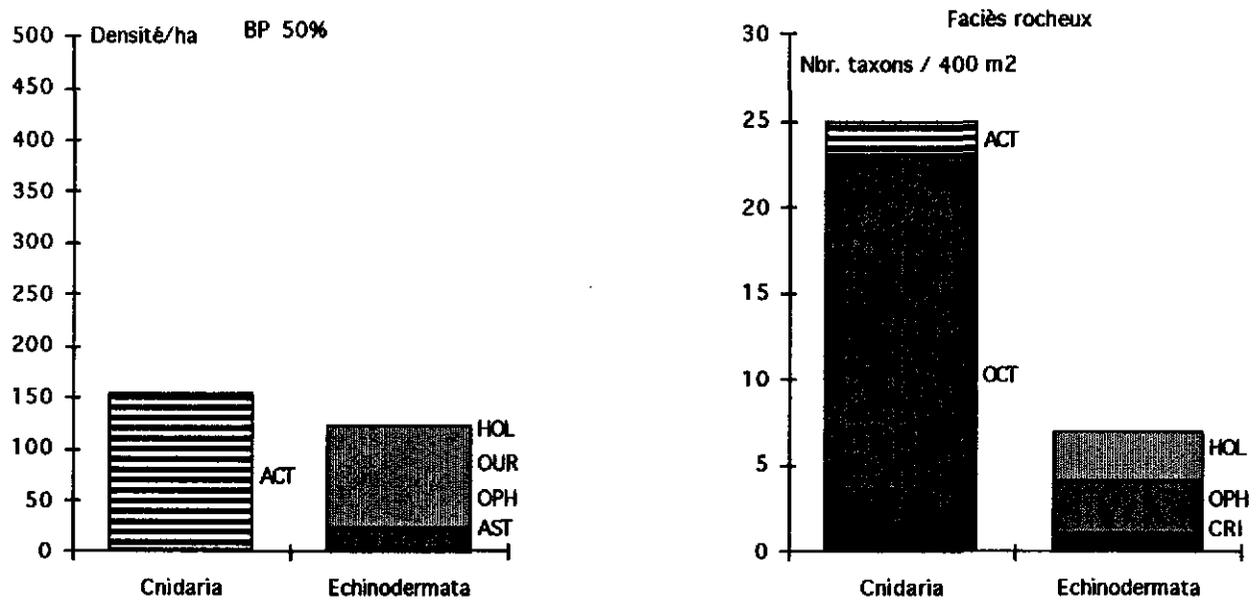


Fig. 76. Représentation graphique au sein de chaque faciès de l'abondance faunistique partitionnée pour les deux embranchements les plus représentés du site de NIXO 45.

ind/ha). Les détritivores sessiles sont faiblement représentés par les sipunculien (2 ind/ha), les échiuriens ainsi que certains polychètes sédentaires (2 ind/ha).

La répartition des différents composants de ces groupes trophiques et fonctionnels au sein de chacun des faciès étudiés est représentée sur la figure 78.

Sur la totalité du site de Nixo 45, on remarque le même ordre de dominance trophique et fonctionnelle au sein de chaque faciès à l'exception du cas particulier des affleurements rocheux où seuls priment largement les suspensivores sessiles.

Au sein du groupe trophique dominant des suspensivores sessiles, on retrouve les octocoralliaires, les actinies, les antipathaires et les crinoïdes dont on vient de décrire les abondances et les répartitions en commentant la figure 76. Comme autres membres de ce groupe trophique, les spongiaires prédominent par une densité de 126 ind/ha sur le faciès C⁺ 10% et les polychètes sédentaires exploitent tous les faciès en abondant plus particulièrement (28 ind/ha) sur le faciès C⁺ 20%.

Parmi les détritivores mobiles deux classes prédominantes, les échinides et les holothuries, semblent se partager les habitats. Leurs répartitions au sein des différents faciès ainsi que celle d'un composant mineur, les astérides ont été exposées précédemment (cf. figure 76). Des pécararides n'ont été observés que sur les faciès O de sédiments récents et anciens ainsi que sur les faciès C⁺ quelles que soit les couvertures nodulifères. Les isopodes en particulier sont plus abondants (11 ind/ha) sur le faciès C⁺ (2-5%). Comme dans l'analyse qualitative, les données quantitatives sur des catégories faunistiques à la limite de la mégafaune (en effet, selon les définitions de Sanders et al. (1965), elles appartiennent plutôt à de la macrofaune) ne sont citées dans cette analyse quantitative qu'à titre indicatif.

Les carnivores et les nécrophages ne sont dominés par les polychètes nageuses que sur les faciès O à sédiments récents, les faciès C⁺ 20%, C⁺ 40%, B 40%, B 50%, BP 50% et les affleurements rocheux en abondant plus particulièrement (42 ind/ha) sur le faciès B 40%. Les poissons, aussi cosmopolites, sont en plus forte densité (29 ind/ha) sur le faciès O à sédiments récents. Les scyphoméduses, les hydroméduses et les siphonophores, faisant généralement partie du zooplancton, ne sont cités ici qu'à titre indicatif. On observe des méduses sur presque tous les faciès mais elles sont en plus forte densité (16 ind/ha) sur les faciès O à sédiments anciens tandis que des siphonophores sont en relativement forte abondance (11 ind/ha) sur le faciès C⁺ 10%. Quant aux décapodes, ils ont été dénombrés en plus forte quantité (14 ind/ha) sur le faciès C⁺ 10%. Les gastéropodes sont les plus abondants (14 ind/ha) sur le faciès C⁺ 15% et les céphalopodes n'ont été

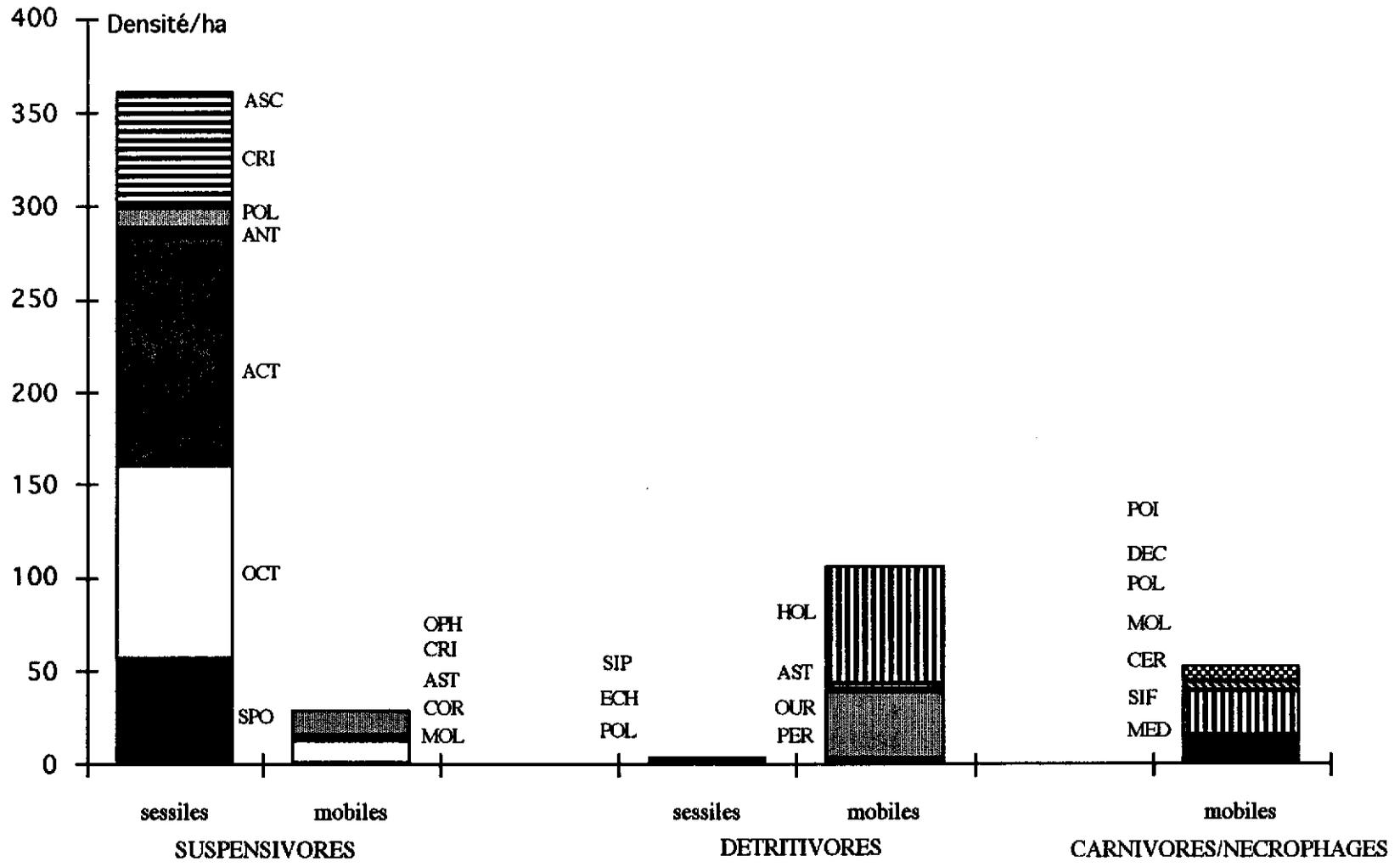


Fig. 77..Représentation graphique de l'abondance faunistique classée par groupes trophiques et fonctionnels sur la totalité du site de NIXO 45. La composition faunistique de chaque catégorie fonctionnelle est représentée sous la forme d'un partitionnement cumulé.

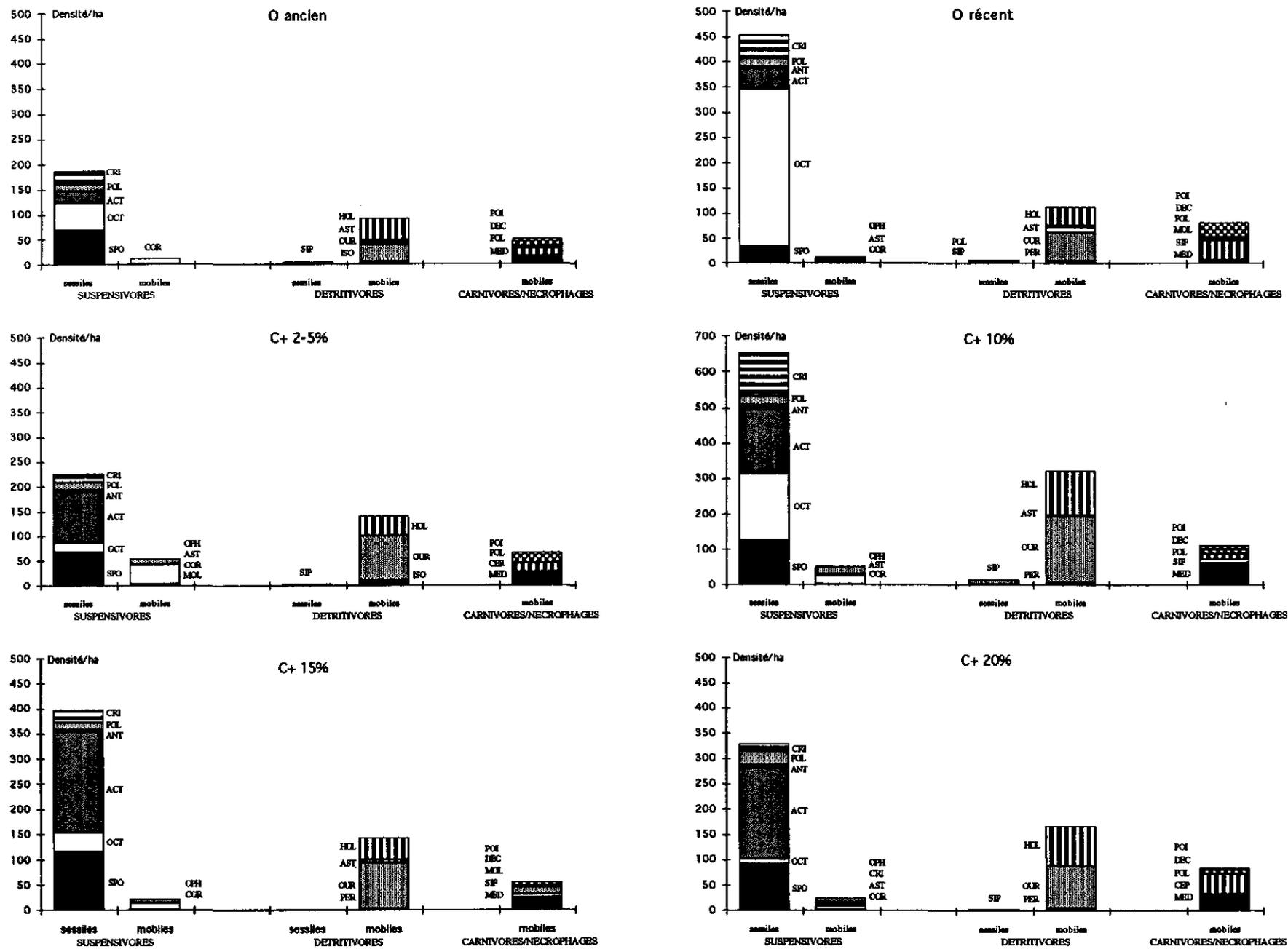


Fig. 78. Représentation graphique de l'abondance faunistique classée par groupes trophiques et fonctionnels pour chacun des faciès. La composition faunistique de chaque catégorie fonctionnelle est représentée sous la forme d'un partitionnement cumulé.

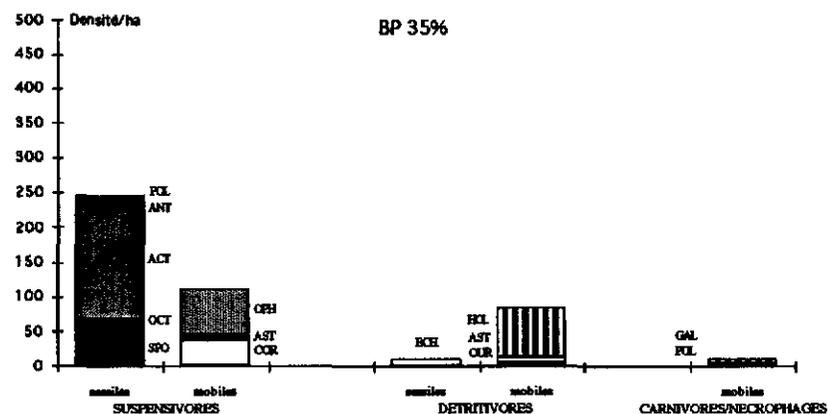
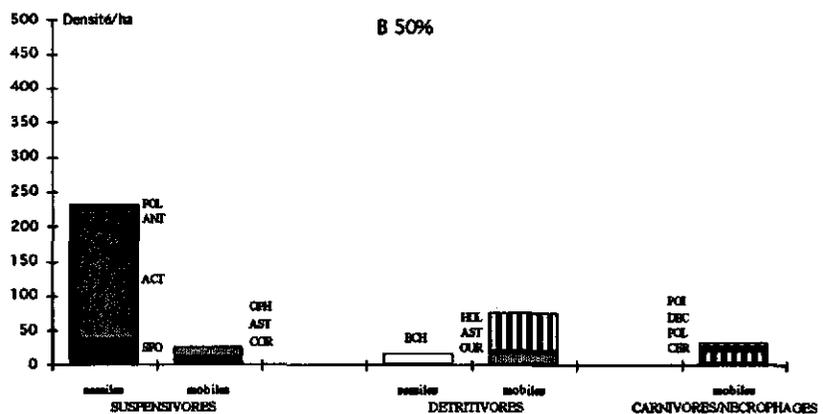
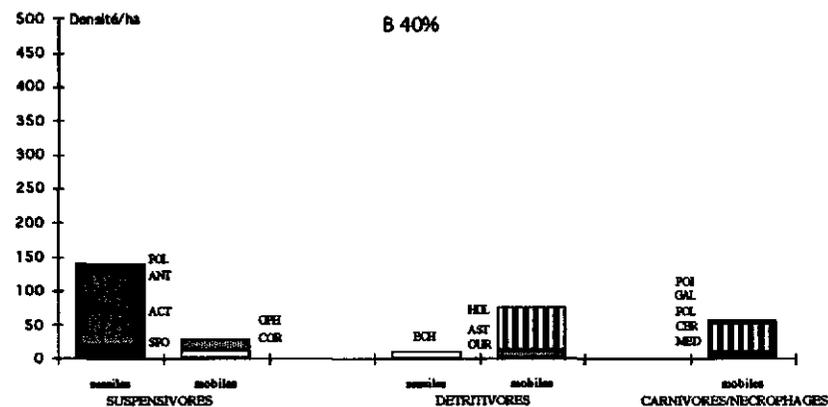
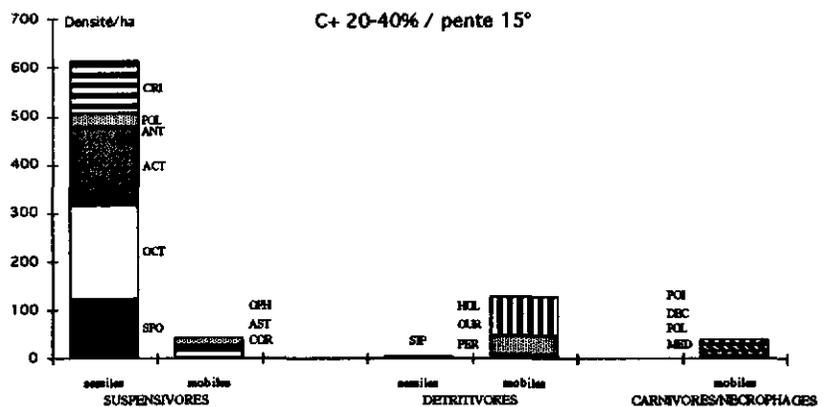
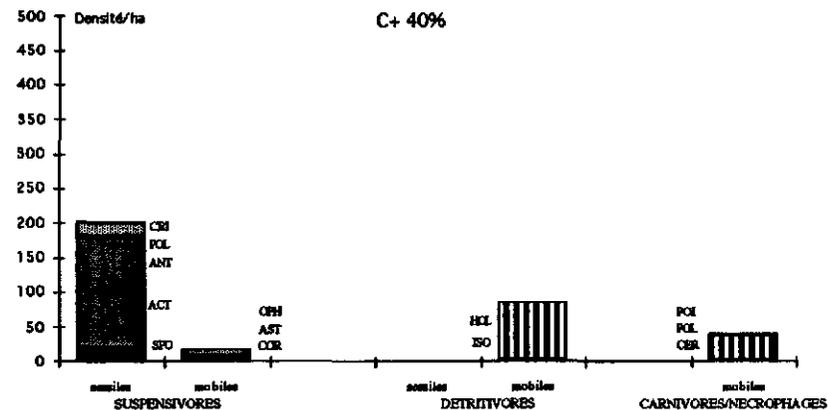
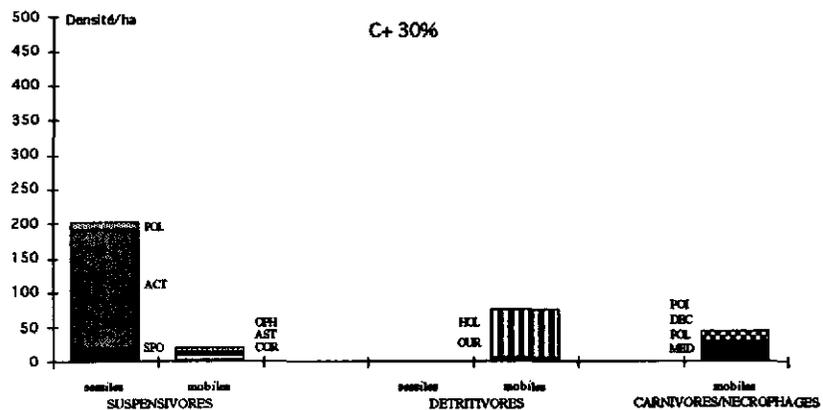


Fig. 78 (suite). Représentation graphique de l'abondance faunistique classée par groupes trophiques et fonctionnels pour chacun des faciès. La composition faunistique de chaque catégorie fonctionnelle est représentée sous la forme d'un partitionnement cumulé.

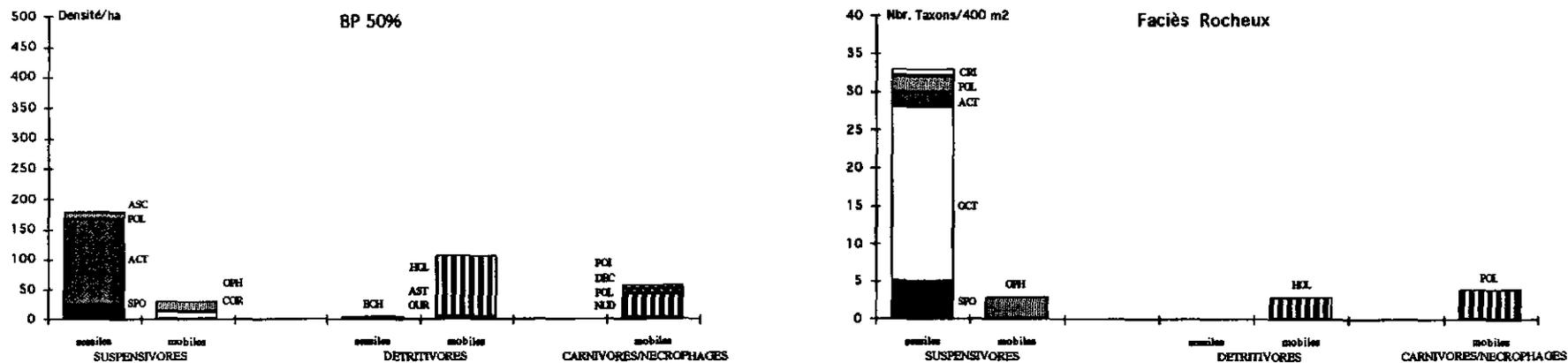


Fig. 78 (suite). Représentation graphique de l'abondance faunistique classée par groupes trophiques et fonctionnels pour chacun des faciès. La composition faunistique de chaque catégorie fonctionnelle est représentée sous la forme d'un partitionnement cumulé.

observés que sur le faciès C⁺ 20% avec une densité de 3 ind/ha. Des cérianthaires ont été découverts à densités égales (3 ind/ha) sur les faciès C⁺ 2-5%, C⁺ 40%, B 40% et B 50%.

Parmi les suspensivores mobiles, on observe une prédominance des corallimorphaires sur les faciès O à sédiments anciens (où ils sont les seuls représentants de ce groupe fonctionnel) et récents, les faciès C⁺ 2-5% à 30% avec une densité maximale de 39 ind/ha sur le faciès C⁺ 2-5%. Les brisingidés présents sur presque tous les faciès de sédiments récents sont plus abondants (10 ind/ha) sur le faciès de pente C⁺ 20-40%. Les ophiurides ont été observés sur tous les faciès nodulifères et plus particulièrement sur le faciès BP 35% avec une densité de 68 ind/ha. Ils sont les seuls représentants des suspensivores mobiles sur le faciès d'affleurements rocheux. Les crinoïdes libres n'ont été vus que sur le faciès C⁺ 20% à la faible densité de 3 ind/ha.

Le dernier groupe fonctionnel des détritivores sessiles est composé uniquement d'échiuriens sur les faciès à couverture dense de nodules à petits diamètres, les faciès B 40%, B 50% (où ils atteignent une densité maximale de 16 ind/ha), BP 35% et BP 50%. Les sipunculiens représentent essentiellement les détritivores sur les faciès O et sur les faciès composés d'une densité faible de gros nodules (C⁺ 2-5% à 20%). Ils atteignent une densité maximale de 15 ind/ha sur le faciès C⁺ 10%.

Analyse quantitative à l'échelle des taxons observés

Après avoir considéré la distribution des embranchements et des groupes fonctionnels et trophiques au sein des différents faciès de Nixo 45, on propose d'estimer les valeurs quantitatives des taxons principaux observés sur le site d'étude ainsi que leur distribution au sein des différents faciès.

La figure 79 montre les densités des 20 taxons les plus abondants sur le site de Nixo 45. Ainsi on retrouve parmi ces taxons le même ordre de dominance des suspensivores par rapport aux détritivores et aux carnivores et nécrophages. En se référant aux hypothèses d'identification proposées lors de l'analyse qualitative, on remarque que les suspensivores les plus fréquemment observés appartiennent aux embranchements des cnidaires, des échinodermes, des spongiaires et des annélides. Les cnidaires comprennent des actinies, appartenant aux familles des Actinostolidés, des Actinernidae, des corallimorphaires ainsi que des gorgonaires représentant les familles des Callozostrinés, des Primnoidés ou des Isididés. Les échinodermes suspensivores les plus abondants sont des crinoïdes fixés des familles des Bathycrinidés et des Hyocrinidés et des ophiures de la famille des Ophiuridae. Les spongiaires les plus fréquents relèvent des familles des Hyalonematidés et des Pachastrellidés. Les annélides suspensivores sont ici des *Incertae sedis* vivant dans des tubes contorsionnés d'environ 40 cm de long qui, selon Zibrowius (com. pers.), ressembleraient à de très

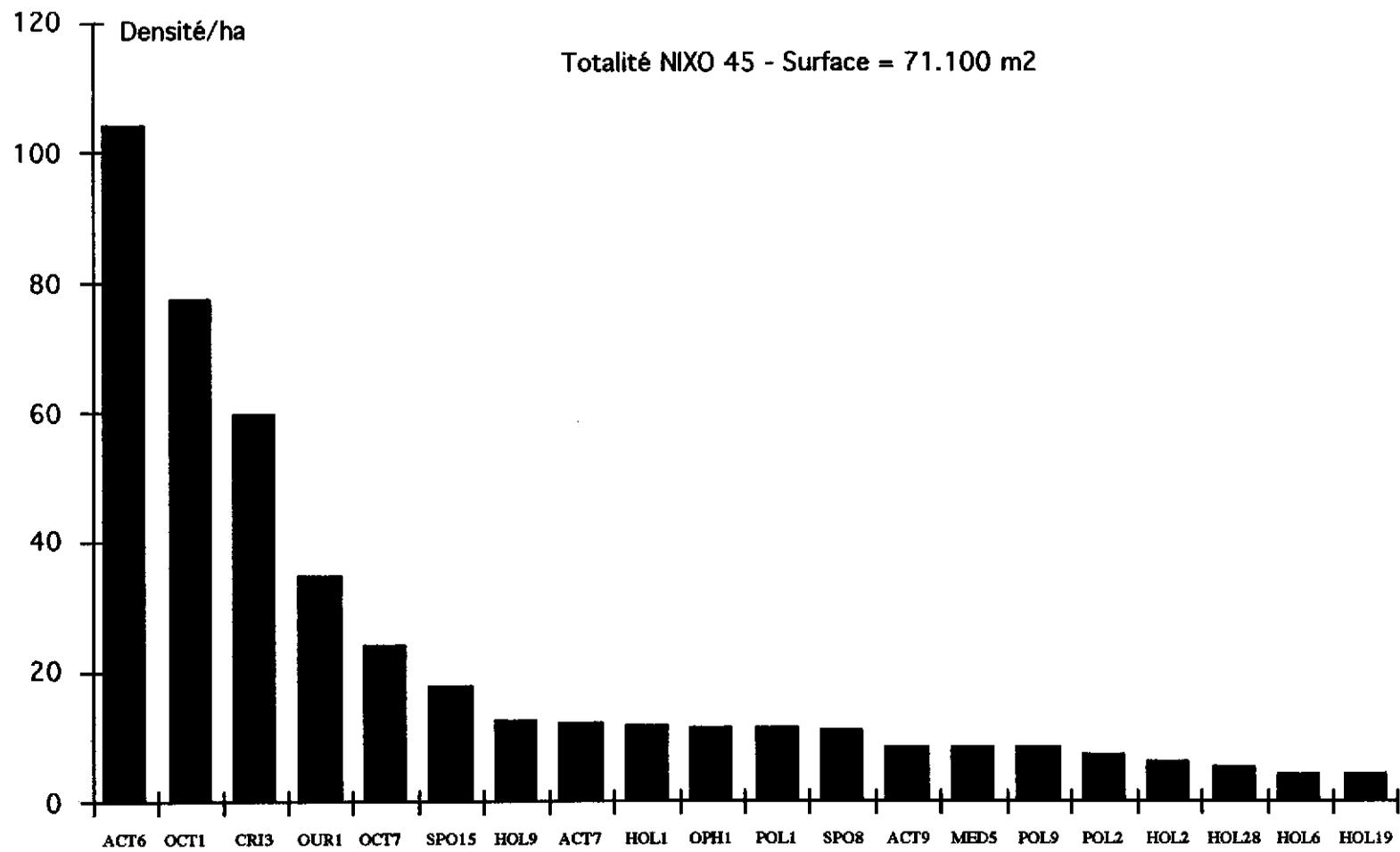


Fig. 79. Représentation graphique de la densité des taxons les plus abondants sur le site de NIXO 45.

grands Protula vivant en faible profondeur.

Les détritivores les plus fréquents sont représentés par des échinides et des holothuries. Les échinides seraient des *Plesiadiadema globulosum* de la famille des Aspidodiadematidés. Les holothuries seraient par ordre d'importance des Aspidochirotés : ?*Pseudotichopus mollis*, ?*Synallactes aenigma*, ?*Synallactes profundus* et des Elaspodés : ?*Benthodytes incerta*, ?*Peniagone leander*. Les carnivores sont aussi représentés en faible proportion par des polychètes et des méduses. Les polychètes appartiennent aux familles des Polynoïdés, des Aphroditidés, des Tomoptéridés et des Hésionidés. Les méduses sont des scyphoméduses et des hydroméduses.

Afin d'apprécier la variabilité des distributions à l'échelle taxinomique et de distinguer d'éventuels habitats préférentiels au sein des différents faciès, on examine, sur les tableaux 15, 16 et 17, les distributions des taxons appartenant aux trois groupes faunistiques prédominants du site d'étude : l'embranchement des spongiaires, l'ordre des actinies et des corallimorphaires et la classe des holothuries.

Distribution des différentes actinies et corallimorphaires au sein des faciès étudiés

Le tableau 15 montre les habitats préférentiels des différentes actinies et corallimorphaires au sein de la zone étudiée. On découvre ainsi une large prédominance de ?*Sincyonis tuberculata* sur tous les faciès étudiés avec une densité maximale (166 ind/ha) sur un faciès caractérisé par une couverture dense de petits nodules, B 50%. Néanmoins mis à part cette actinie, on observe que les densités maximales des autres actinies et corallimorphaires ne sont pas corrélées à une couverture nodulifère maximale. En effet la majorité de ces organismes préfère les petites couvertures nodulifères (2 à 15%) ou un faciès dépourvu de nodules comme dans le cas d'?*Amphianthus bathybius* présentant un pic de densité sur le faciès O à sédiments anciens. Ainsi le corallimorphaire ?*Nectatis singularis* observe un pic de densité de 37 ind/ha sur le faciès C⁺ 2 à 5% et les actinies ?*Actinernus verrill*, ?*Bolocera* sp., ?*Liponema* sp. et une certaine Incertae sedis de 5 à 10 cm de diamètre aux contours flous ont une abondance maximale sur les faciès C⁺ 10 à 15%.

Tableau 15

Hypothèses d'identification	Densité maximale	Faciès préférentiel
? <i>Sincyonis tuberculata</i> fam. Actinostolidés (ACT 6)	166 ind/ha	B 50%
? <i>Actinernus verrill</i> fam Actinernidés (ACT 7)	51 ind/ha	C ⁺ 15%

<i>?Nectactis singularis</i> O. Corallimorphaires (ACT 9)	37 ind/ha	C+ 2-5%
<i>?Bolocera</i> sp. fam. Boloceroïdés (ACT 5) ou <i>?Ophiodytes sulcatus</i> fam. Actinostolidés	18 ind/ha	C+ 10%
<i>?Amphianthus bathybius</i> fam. Hormathiidés (ACT 8)	13 ind/ha	O sédiments anciens
<i>?Liponema</i> sp. fam. Actiniidés (ACT 1)	6 ind/ha	C+ 15%
? <i>Actinoscyphia</i> sp. fam. Actinoscyphiidae (ACT 10)	3 ind/ha	BP 35%, O sédiments anciens
Incertae sedis (ACT 2) (actinie de 5 à 10 cm de diamètre aux contours flous et au centre plus sombre)	5 ind/ha	O sédiments anciens

Distribution des différentes holothuries au sein des faciès étudiés

Le tableau 16 présente toutes les holothuries observées au sein de leurs habitats préférentiels. Ainsi on découvre que l'holothurie la plus abondante, *?Mesothuria murrayi* peuple préférentiellement le faciès C+ 10% avec une densité de 40 ind/ha. Or ce tableau nous indique par le grand éventail des faciès préférentiels que l'abondance de la population des holothuries, tant au niveau de la classe que de la famille, ne semble pas corrélée à un certain type de faciès ou de couverture nodulifère mais pourrait plutôt témoigner d'un partitionnement plus spécifique des habitats au niveau de l'unité taxinomique. Ces données amènent à se questionner sur la variabilité de l'abondance au sein des différents faciès et sur la possibilité de niches écologiques dans le cas de taxons uniques à un certain type de faciès. Ces questions sont abordées ultérieurement.

Tableau 16		
Hypothèses d'identification	Densité maximale	Faciès préférentiel
<i>?Mesothuria murrayi</i> fam. Synallactidés (HOL 9)	40 ind/ha	C+ 10%
<i>?Benthodytes incerta</i> fam. Psychropotidés (HOL 28)	26 ind/ha	BP 35%
<i>?Synallactes profundi</i> fam. Synallactidés (HOL 2)	25 ind/ha	BP 50%

? <i>Enypniastes eximia</i> fam. Pelagothuridés (HOL 18)	25 ind/ha	C+ 10%
? <i>Synallactes aenigma</i> fam. Synallactidés (HOL 1)	21 ind/ha	O sédiments anciens
? <i>Benthodytes</i> sp.(1) fam. Psychropotidés (HOL 6)	16 ind/ha	C+ 20-40% pente >15°
? <i>Peniagone gracilis</i> fam. Elpidiidés (HOL 12)	13 ind/ha	C+ 2-5%
? <i>Meseres macdonaldi</i> fam. Synallactidés (HOL 8)	11 ind/ha	C+ 20%
? <i>Peniagone leander</i> fam. Elpidiidés (HOL 19)	10 ind/ha	C+ 30%
? <i>Psychronaetes hanseni</i> fam. Laetmogonidés (HOL 21)	10 ind/ha	B 40%
? <i>Peniagone intermedia</i> fam. Elpidiidés (HOL 14)	6 ind/ha	C+ 40%
? <i>Mesothuria</i> sp. fam. Synallactidés (HOL 30)	6 ind/ha	C+ 15%
? <i>Pannychia moseleyi</i> fam. Laetmogonidés (HOL 26)	6 ind/ha	C+ 20%
? <i>Amperima rosea</i> fam. Elpidiidés (HOL 13)	5 ind/ha	C+ 2-5%
? <i>Benthodytes</i> sp.(2) fam. Psychropotidés (HOL 29)	5 ind/ha	BP 50%
? <i>Psychropotes verrucosa</i> fam. Psychropotidés (HOL 23)	4 ind/ha	C+ 10%
? <i>Paelopatides</i> sp. fam. Synallactidés (HOL 22)	4 ind/ha	C+ 10%
? <i>Pseudostichopus mollis</i> fam. Synallactidés (HOL 7)	3 ind/ha	BP 50%
? fam. Elpidiidés (HOL 31)	3 ind/ha	B 40%
? <i>Peniagone vitrea</i> fam. Elpidiidés (HOL 11)	3 ind/ha	C+ 15%
? <i>Orphnurgus</i> fam. Deimatidés (HOL 3)	3 ind/ha	C+ 40%
? <i>Deima validum</i> fam. Deimatidés (HOL 5)	3 ind/ha	B 40%

? <i>Psychropotes longicauda</i> fam. Psychropotidés (HOL 17)	3 ind/ha	O sédiments récents
? <i>Benthodytes valdiviae</i> fam. Psychropotidés (HOL 25)	3 ind/ha	O sédiments anciens
? <i>Peniagone papillata</i> fam. Elpidiidés (HOL 10)	3 ind/400 m ²	affleurements rocheux
? <i>Psychropotes semperiana</i> fam. Psychropotidés (HOL 16)	2 ind/ha	C+ 40%

Distribution des différents spongiaires au sein des faciès étudiés

Le tableau 17 indique les habitats préférentiels et les densités maximales des différents spongiaires observés lors la présente étude.

Tableau 17

Hypothèses d'identification	Densité maximale	Faciès préférentiel
Hexactinellide, fam. Hyalonematidés ? <i>Hyalonema</i> sp. (SPO 15)	57 ind/ha	C+ 10%
Hexactinellide, fam. Caulophacidés ? <i>Caulophacus</i> sp. (SPO 18)	51 ind/ha	C+ 15%
Demosponge, fam. Pachastrellidés ? <i>Poecillasta</i> sp. (SPO 8)	24 ind/ha	C+ 2-5%
Hexactinellide, fam. Hyalonematidés ? <i>Pheromena</i> sp. (SPO 14)	18 ind/ha	O sédiments anciens
Demosponge, fam. Cladorhizidés ? <i>Chondrocladia</i> sp. (SPO 10)	16 ind/ha	O sédiments anciens
Hexactinellide, Incertae sedis éponge en forme de coupe (SPO 7)	13 ind/ha	C+ 20-40% pente >15°
Hexactinellide, Incertae sedis éponge en forme d'anneau (SPO 1)	11 ind/ha	O sédiments anciens
Hexactinellide, fam. Euretidés ? <i>Eurete erectum</i> (SPO 11)	11 ind/ha	C+ 20%
Hexactinellide, Incertae sedis spongiaire en disque alvéolé (SPO 3)	11 ind/ha	C+ 2-5%
Hexactinellide, incertae sedis en panache blanc aplati (SPO 12)	11 ind/ha	O sédiments anciens

Hexactinellide, fam. Euplectillidés <i>?Holascus</i> sp. (SPO 13)	8 ind/ha	C+ 20%
Demosponge, fam. Cladorhizidés <i>?Cladorhiza Flos abyssi</i> (SPO 19)	5 ind/ha	O sédiments anciens
Demosponge, fam. Pachastrellidés <i>?Poecillastra</i> sp. (SPO 6)	5 ind/ha	BP 35%
Demosponge, fam. Axinellidés <i>?Phakellia</i> sp. (SPO 4)	4 ind/ha	C+ 10%
Demosponge, fam. Esperiopsidés <i>?Esperiopsis</i> sp. (SPO 17)	4 ind/ha	C+ 10%
Demosponge, fam. Cladorhizidés <i>?Asbestopiuma</i> sp. (SPO 25)	4 ind/ha	O sédiments anciens
Hexactinellide, ? fam. Rossellidés (SPO 5)	3 ind/ha	B 50%
Hexactinellide, Incertae sedis spongiaire en forme d'anneau bicorné (SPO 2)	3 ind/ha	BP 35%
Hexactinellide, fam. Hyalonematidés <i>?Hyalonema</i> sp. (SPO 20)	3 ind/ha	C+ 20%
Demosponge, fam. Pachastrellidés <i>?Poecillastra tricornis</i> (SPO 9)	3 ind/ha	C+ 40%

On remarque que ces divers Hexactinellides et Demosponges abondent préférentiellement au niveau taxinomique sur tout l'éventail des faciès étudiés. Or certains se retrouvent sur tous les faciès, tels les *Hyalonema* sp. qui abondent plus particulièrement sur le faciès C+ 10% avec une densité de 57 ind/ha tandis que d'autres n'abondent que sur un faciès, tels les *Caulophacus* sp. présents que sur le faciès C+ 15%, avec une densité de 51 ind/ha.

Ces données quantitatives sur les préférendums de substrats des différentes populations d'actinies, d'holothuries et de spongiaires amènent à s'interroger sur la possibilité de niches écologiques et de corrélations existant entre certains taxons et certains critères d'environnement et ainsi à discuter de l'hétérogénéité spatiale des populations faunistiques de la province nodulifère abyssale étudiée.

Analyse factorielle des correspondances entre les taxons observés et les différentes conditions d'habitat sur le site de Nixo 45

Les données quantitatives de la faune observée (144 taxons) ainsi que des faciès nodulifères et

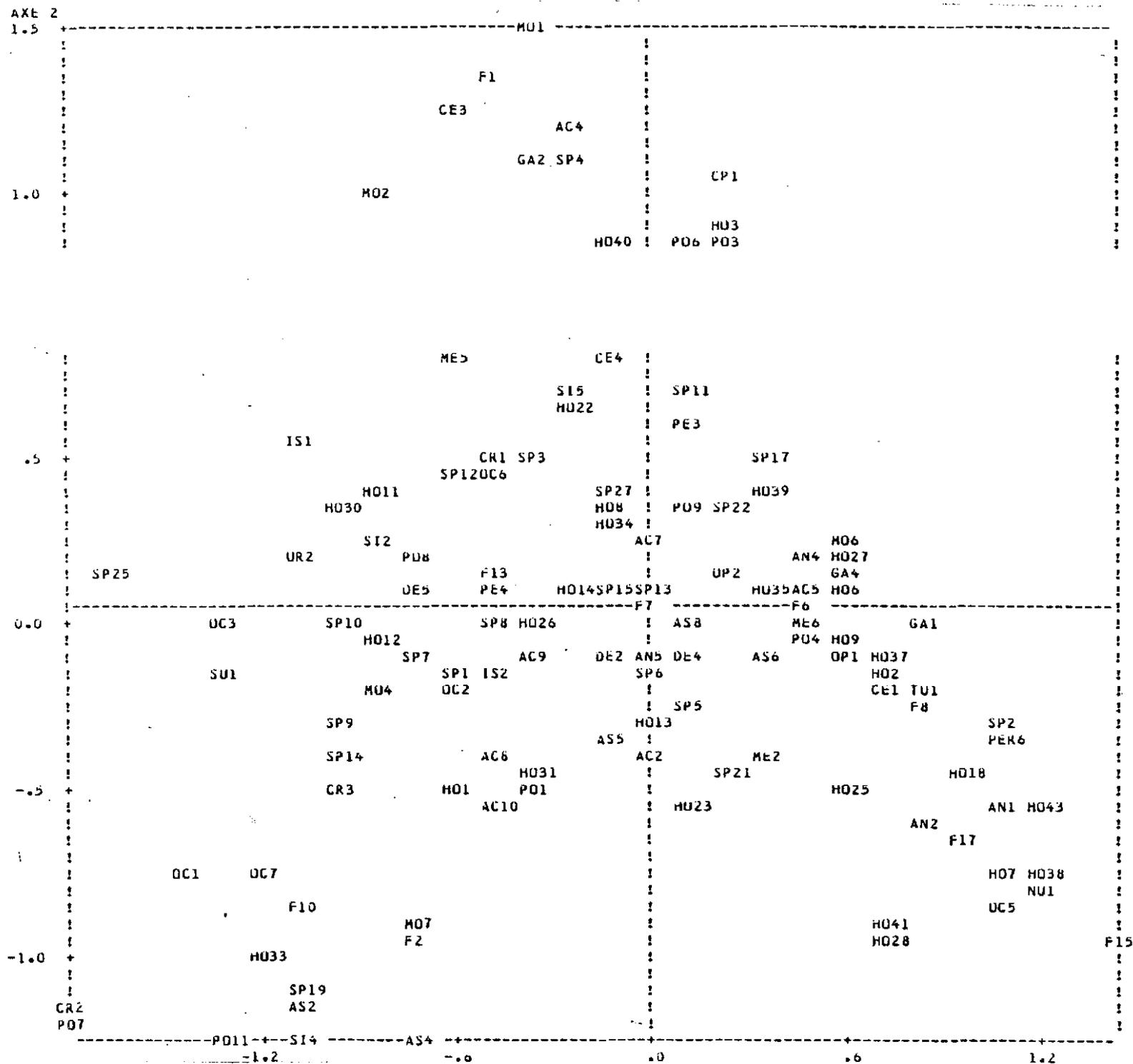


Fig. 80. Représentation graphique du degré de "similitude" des différents taxons observés sur le site de NIXO 45. Cette représentation est le résultat d'une analyse factorielle des correspondances.

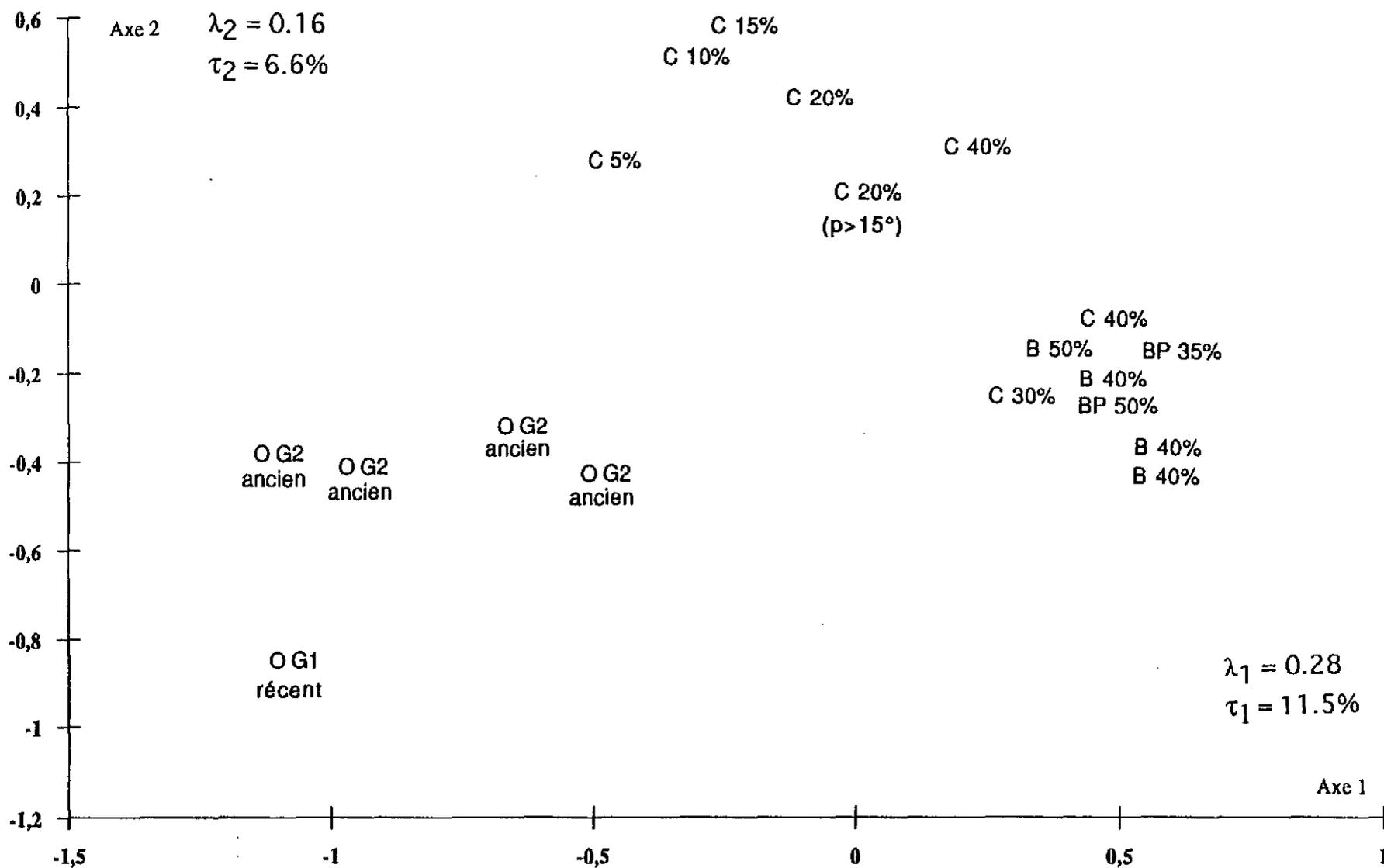


Fig. 81. Représentation graphique du degré de "similitude" des différents faciès du site de NIXO 45. On note l'allure parabolique des points représentés traduisant un effet Guttman.

sédimentaires (38 variables) de la zone Nixo 45 sont soumis à une analyse multivariée afin de mettre en évidence une structure interne à partir de laquelle une série d'hypothèses sur l'hétérogénéité spatiale des peuplements puisse être posée. En effet l'analyse multivariée peut traiter le mélange complexe d'un grand nombre de variables à critères différents.

Comme analyse multivariée l'analyse factorielle des correspondances semble la plus appropriée et permet de représenter le plus fidèlement les relations entre les unités d'observations et les taxons dans un espace à dimensions minimales. Cette analyse conduit à exprimer, par un certain nombre d'axes principaux d'inertie ou "facteurs", la dispersion organisée du nuage de points en le hiérarchisant. Le degré de similitude des différentes variables est représenté graphiquement sur deux dimensions par la distance entre les taxons (figure 80) ainsi que celle entre les faciès (Figure 81). Le premier facteur, l'axe d'allongement maximal ou de variance maximale entre chaque couple de points a été sélectionné. C'est ainsi que sont représentés sur les figures 80 et 81 les degrés de similitude entre les différentes variables étudiées.

Sur les figures 80 et 81, l'allure parabolique des nuages de points relève d'un effet Guttman. Cet effet se produit fréquemment lorsqu'une des variables est naturellement ordonnée. Les taxons de la figure 80 se répartissent selon une parabole avec toutefois une rupture de continuité par l'isolement de quelques octocoralliaires (OCT 1, OCT 7), de poissons Ophiodés et Ipnopnids, d'astérides Pterastéridés et Porcellenastéridés, d'holothuries du genre Benthodytes, de polychètes Terebellidés et Cirratulidés et de sipunculien. L'effet Guttman est plus prononcé sur la figure 81 où la parabole représentée se dégage en trois groupes de faciès : d'une part tous les faciès O (avec un sous-groupe nettement distinct formé par l'ensemble des faciès à sédiments anciens), d'autre part les faciès nodulifères à petite couverture (C⁺ 2 à 20% avec toutefois l'exception d'un des faciès C⁺ 40%) et un troisième groupe de faciès à haute couverture nodulifère (C⁺ 30%, 40%; B 40%, 50%; BP 35%, BP 50%). Les faciès O sont nettement distincts des 2 groupes de faciès nodulifères formant plutôt un continuum oblique obéissant à un certain gradient.

La signification de l'axe 1 semble être le facteur de couverture nodulifère. Ce facteur naturellement ordonné est à l'origine de l'effet Guttman. Mais ce facteur n'est pas le seul en cause car le continuum des faciès nodulifères n'est pas parallèle à l'axe 1, en effet son obliquité indique une contribution de l'axe 2. On observe aussi que l'hétérogénéité intra-faciès est très inférieure à celle inter-faciès. Ainsi l'identité des faciès sélectionnés a été conservée au cours des échantillonnages et l'analyse des correspondances permet de faire la discrimination entre ces faciès. L'examen des contributions absolues révèle que les faciès les plus structurants sont les faciès O et plus particulièrement le faciès O à sédiments récents qui contribue le plus à l'axe 2. On retrouve la liste des taxons les plus fréquemment observés parmi les taxons ayant la plus forte contribution au plan 1-2 (cf. figure 79). L'actinie ?*Syncionis tuberculata* n'est structurant que pour le plan 1 en apportant les plus grandes contributions tant absolues (16,5 %) que relatives (0,79%) à l'axe 1 et aucune

contribution (0%) à l'axe 2. Par contre l'échinide ?*Pleisiodiadema globulosum* apporte la plus grande contribution (8,6 %) à l'axe 2 parallèlement à une forte contribution (11,4 %) à l'axe 1.

C'est par les positionnements multidimensionnels des taxons et des faciès donnés par les indices de similarité que l'on peut obtenir l'ordination de taxons le long de "dimensions-niches" à partir des indices de chevauchement efficaces fournis par l'analyse factorielle des correspondances. En superposant les figures 80 et 81, on peut découvrir certaines affinités faunistiques et édaphiques que l'on appellera "habitats préférentiels".

Affinités faunistiques avec un gradient édaphique dans un écosystème nodulifère

Ainsi qu'il est précisé lors du traitement multivarié des données "taxons-faciès", des "dimensions-niches" selon lesquelles s'organisent des assemblages faunistiques sont extrapolées. L'analyse factorielle des correspondances indique que la facteur principal différenciant ces "faciès faunistiques" est l'effet de la couverture nodulifère. Les affinités des taxons les plus fréquemment observés avec certains habitats préférentiels sont détaillées ici. Cette notion d'habitat préférentiel pourrait être élargie à celle de niche écologique dans son sens géographique tel que Grinnell (1924) l'a exprimée. Néanmoins on n'y attache pas la valeur suprapopulationnelle que lui donne cet auteur en dénigrant le rôle de la compétition et des moyens que chaque espèce met en oeuvre pour s'approprier les ressources. En effet, on pense que la niche écologique a un sens fonctionnel et populationnel tel qu'Elton (1927) puis Gause (1934) et Odum (1971) l'ont définie: "a niche of an animal means its place in the biotic environment and its relations to food and enemies". Or comme les données d'apports nutritifs et de compétition n'ont jamais été mesurées sur la zone d'étude, elles ne peuvent donc qu'être estimées. Par conséquent, on maintient le concept biogéographique et adaptatif plus modeste de Grinnell en invoquant le rôle de la sélection naturelle qui adapte les populations aux conditions locales de l'environnement.

Les taxons les plus abondants au sein du nuage de points (figure 80) sont représentés sur la figure 82. Les profils d'abondance de ces taxons en fonction des différentes caractéristiques édaphiques sont montrés sur les figures 83 et 84. Ces profils permettent de découvrir les affinités avec des habitats préférentiels ainsi que l'existence d'espèces exclusives. On peut noter qu'ici n'est pas respecté l'ordre d'abondance des 16 taxons les plus fréquemment observés sur la surface totale d'environ 71.100 m² du site de Nixo 45 (figure 79). En effet, une hétérogénéité des densités à l'intérieur des différents faciès apparaît ainsi que la présence de certains pics ou plateaux dépassant, à l'échelle du faciès (environ 3750 m²), les valeurs de densités totales sur la totalité du site d'étude.

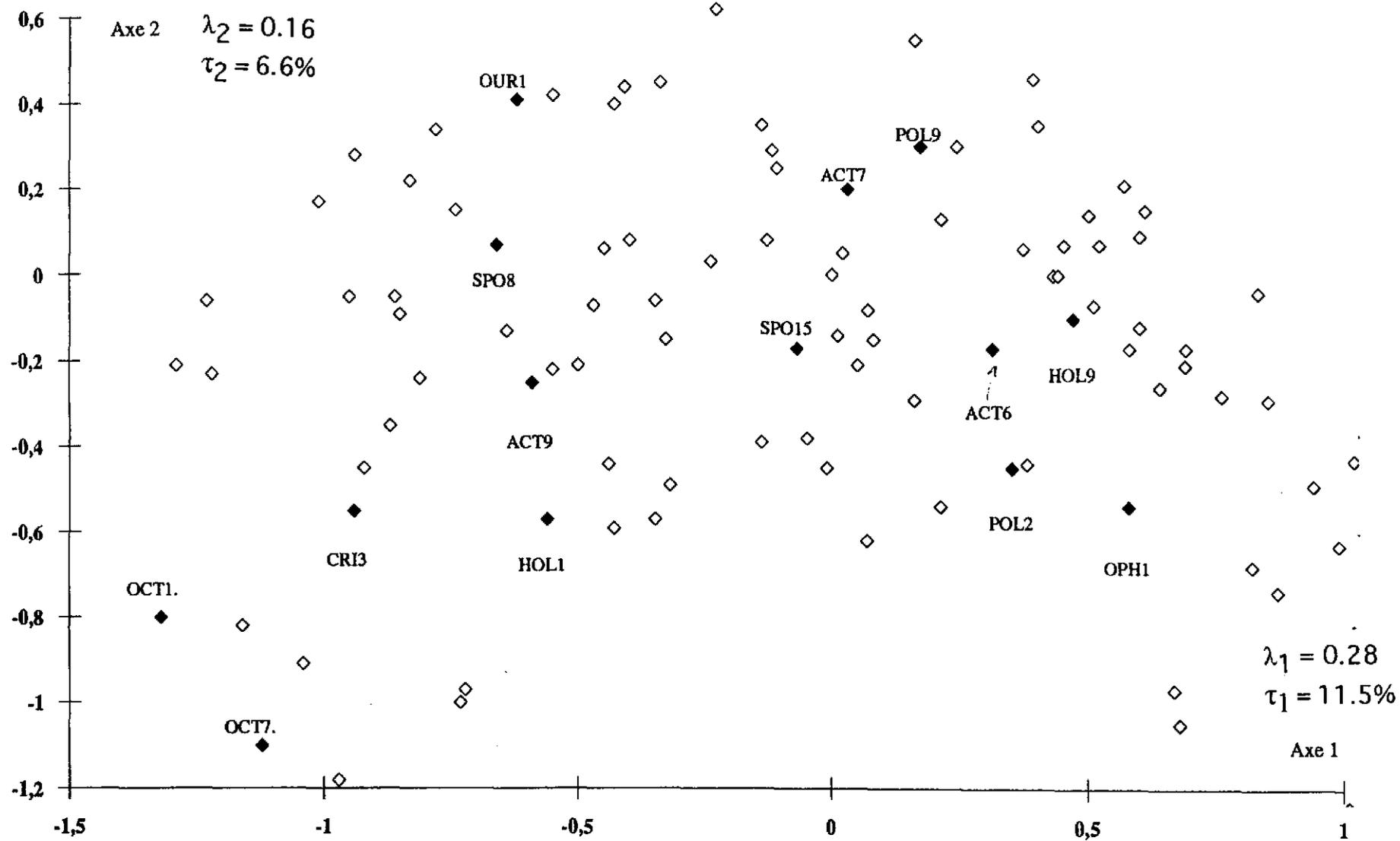


Fig. 82. Représentation graphique du degré de "similitude" des taxons les plus abondants sur le site de NIXO 45.

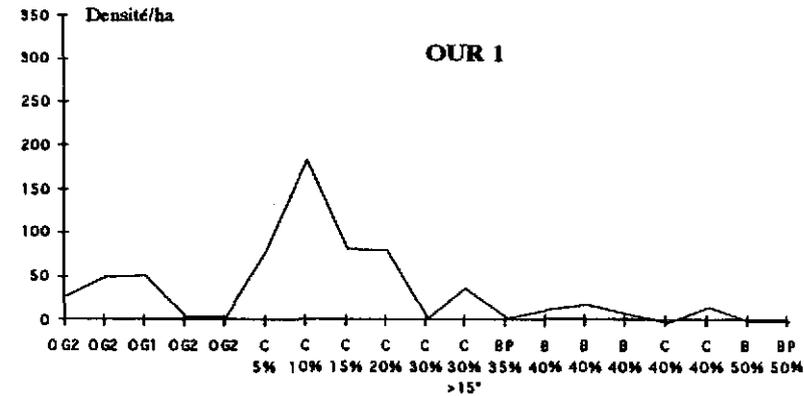
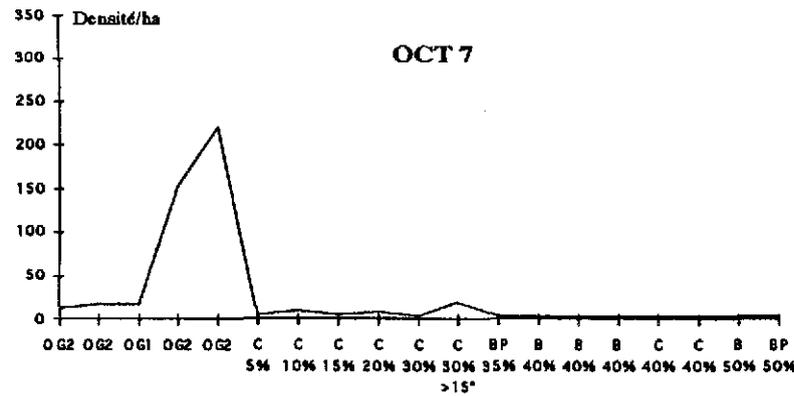
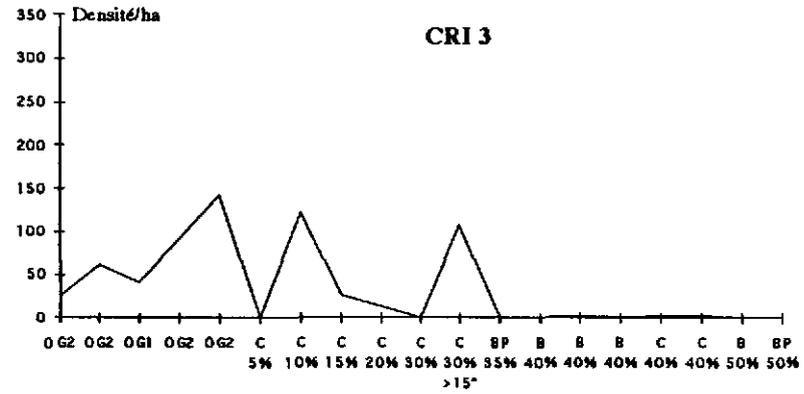
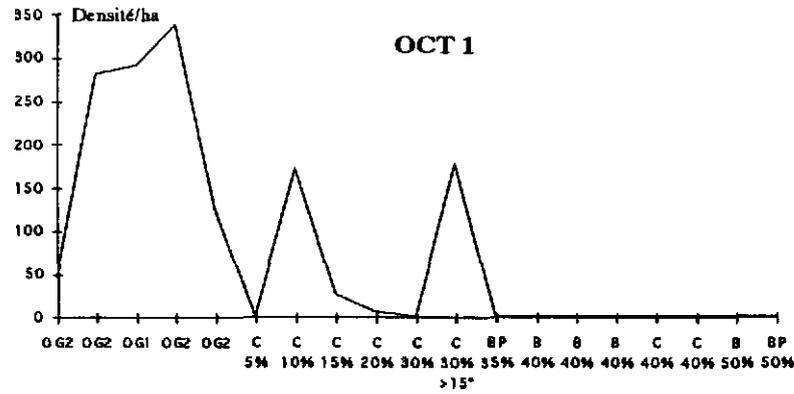
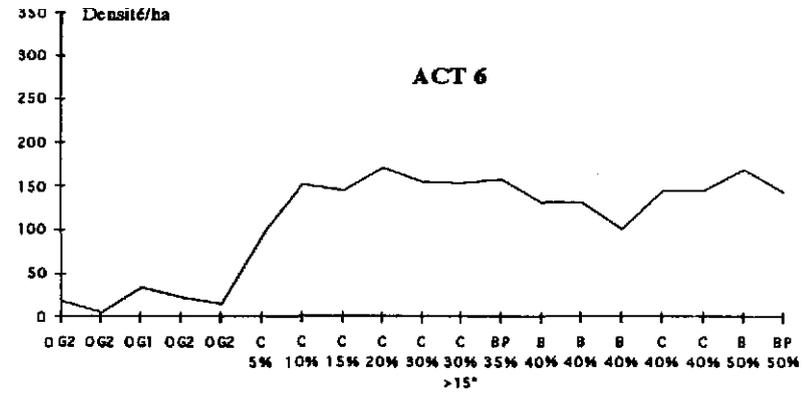
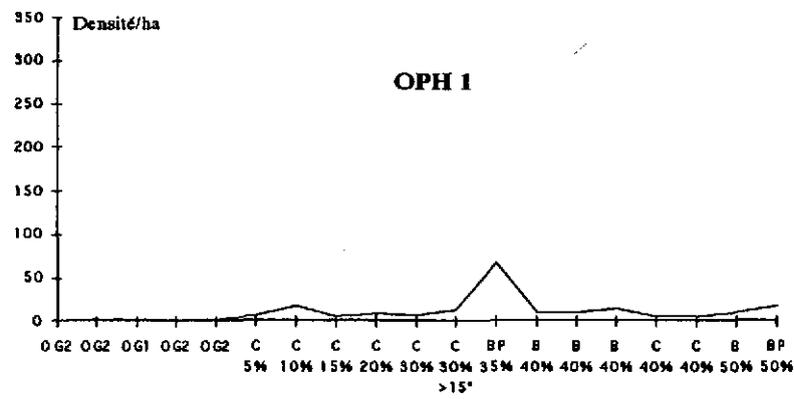


Fig. 83. Représentation graphique des profils d'abondance des taxons les plus abondants sur le site de NIXO 45, en fonction du gradient édaphique mis en valeur par l'analyse factorielle des correspondances.

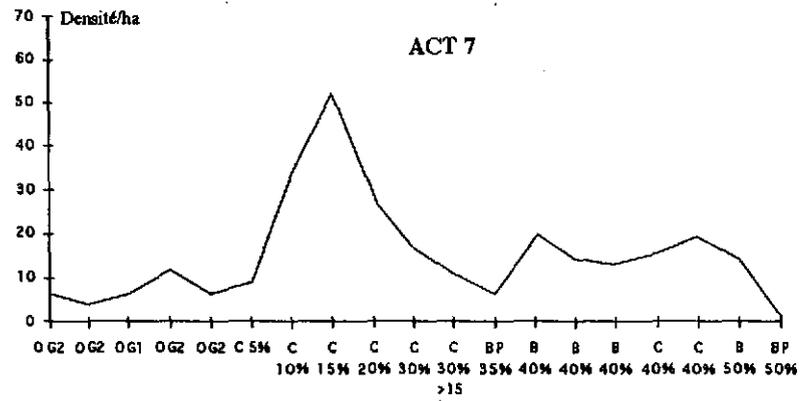
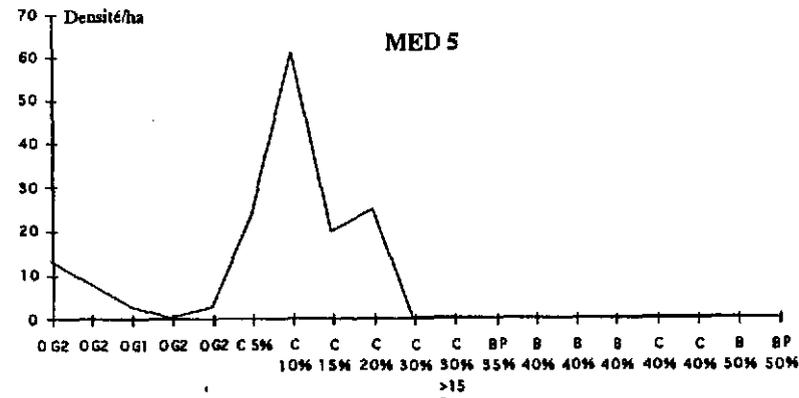
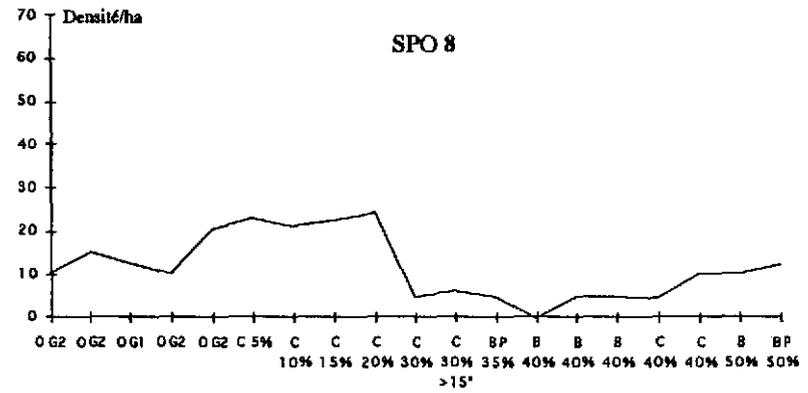
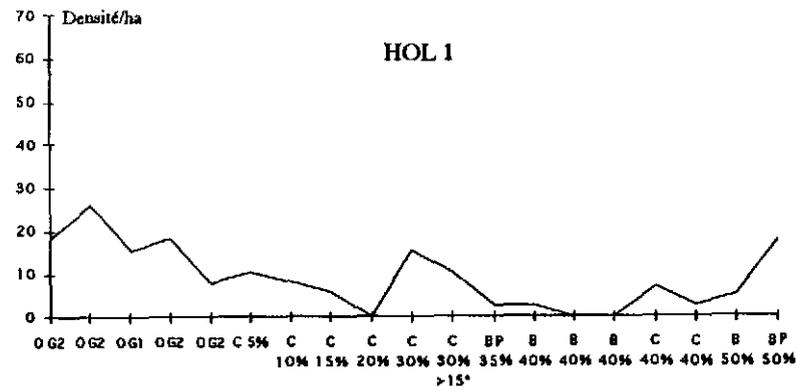
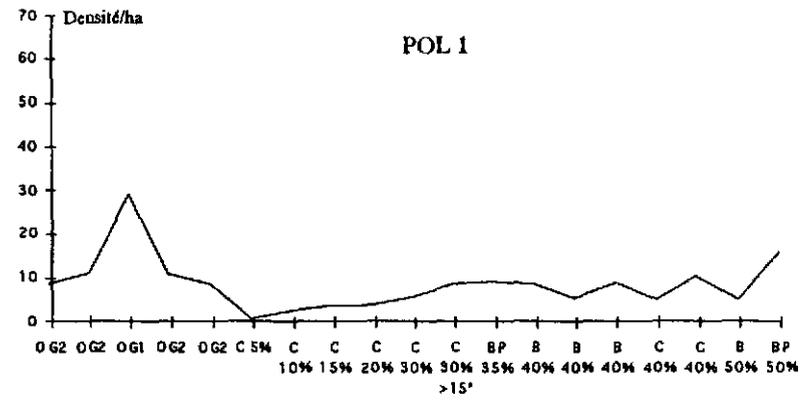
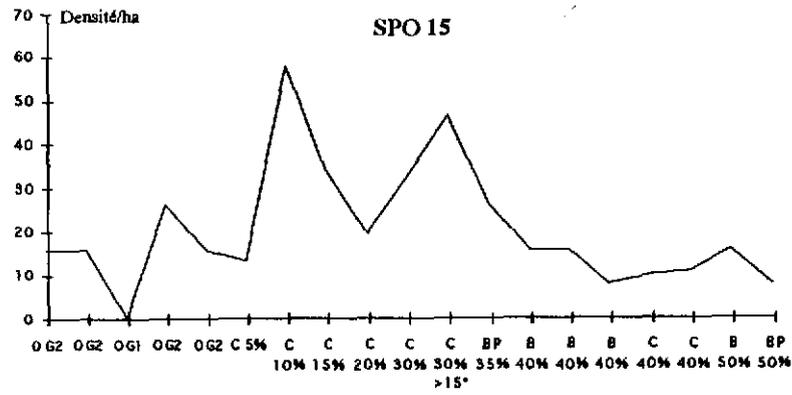


Fig. 84. Représentation graphique des profils d'abondance des taxons parmi les plus représentés sur le site de NIXO 45 en fonction du gradient édaphique.

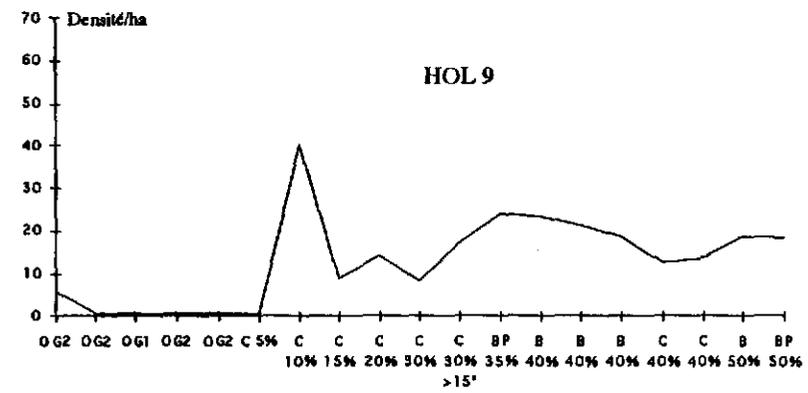
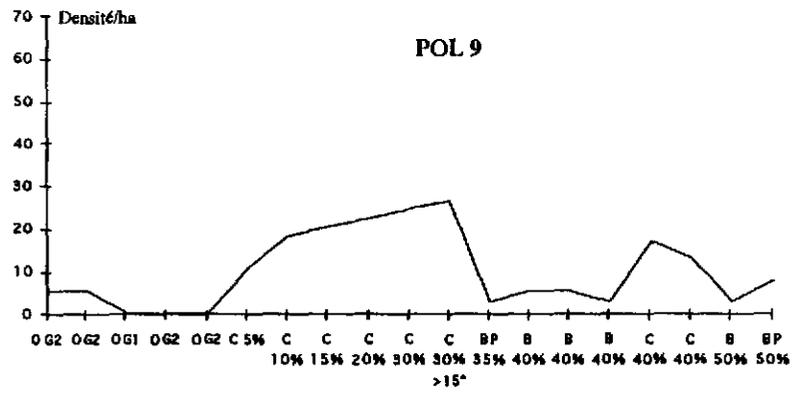
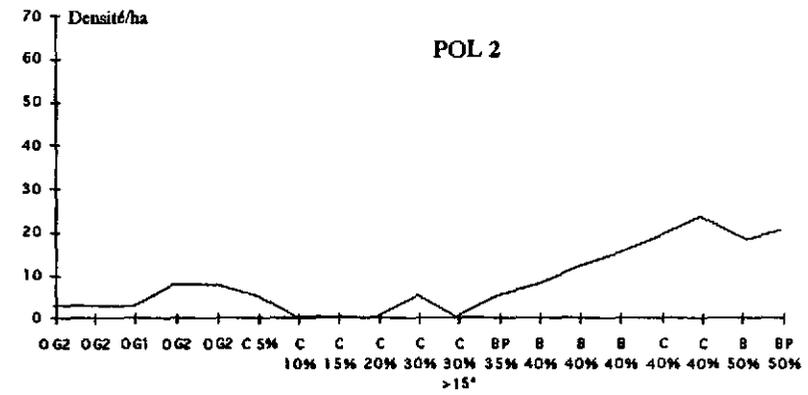
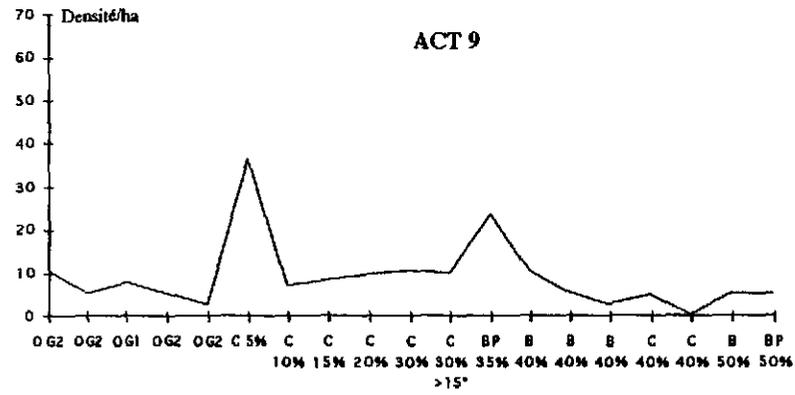


Fig. 84 (suite). Représentation graphique des profils d'abondance des taxons parmi les plus représentés sur le site de NIXO 45 en fonction du gradient édaphique.

La figure 83 décrit la variation des densités des taxons les plus abondants en fonction de la couverture nodulifère. On remarque que seules les actinies (ACT 6) ?*Sincyonis tuberculata* ont une densité qui augmente en fonction de l'accroissement de la couverture nodulifère (jusqu'à 20%) pour atteindre un plateau où leur densité moyenne est de 142 ind/ha.

Les crinoïdes fixés (CRI 3) de la famille des Hyocrinidés abondent surtout sur les faciès O à sédiments anciens, les faciès C⁺ 2 à 15% ainsi que sur les faciès de pente >15° C⁺ 20-40%. Leur densité maximale de 400 ind/ha a été observée sur un faciès O à sédiments anciens.

Les octocoralliaires (OCT 7) de la famille des Primnoïdés ont une densité nettement plus marquée (221 ind/ha) sur un faciès O à sédiments anciens alors que d'autres octocoralliaires (OCT 1) de la famille des Isididés voient leur densité augmenter sur les faciès O à sédiments anciens (342 ind/ha) et sur les faciès C⁺ jusqu'à une couverture nodulifère de 15%. Un pic de 109 ind/ha se reforme sur le faciès de pente.

Les échinides (OUR 1) ?*Plesiodiadema globulosum* ont des densités nettement plus élevées sur le faciès C⁺ à petite couverture 2 à 30% avec un pic de densité de 187 ind/ha sur le faciès C⁺ 10%. Leur densité augmente à nouveau sur le faciès C⁺ de pente >15°.

Les ophiures (OPH 1) ?*Ophiomusium armatum* ont des densités relativement basses pour n'abonder que sur le faciès BP 35% avec une densité maximale de 68 ind/ha.

Sur la figure 84 on observe des pics de densités plus complexes et variés avec toutefois des pics d'abondance bien marqués sur les faciès à petite couverture nodulifère (C⁺ 2 à 20%) et des pics de moindre importance sur les faciès de pente.

En prenant les courbes dans le détail on détaille les variations suivantes:

- Les scyphoméduses et hydroméduses (MED 5) sont nettement plus abondantes sur les faciès à petite couverture nodulifère C⁺ 2 à 30% avec un pic d'abondance de 61 ind/ha sur le faciès C⁺ 10%.
- Les actinies (ACT 7) de la famille des Actinerniidés ont un pic d'abondance de 51 ind/ha sur le faciès C⁺ 15%.
- Les corallimorphaires (ACT 9) ont deux pics d'abondance dont le principal de 37 ind/ha se situe sur le faciès C⁺ 2-5%, le deuxième de 23 ind/ha sur le faciès BP 35%.

- Les spongiaires (SPO 15), membres des Hyalonematidés ont deux pics d'abondance, le premier de 57 ind/ha sur le faciès C⁺ 10% et le deuxième de 46 ind/ha sur le faciès de pente. D'autres spongiaires (SPO 8), de la famille des Pachastrellidés, abondent sur les faciès O et de petite couverture nodulifère C⁺ 2 à 30% avec toutefois une augmentation de leur densité sur le faciès BP 50%. Leur densité maximale est de 25 ind/ha sur le faciès C⁺ 20%.

- Les holothuries (HOL 1) ?*Synallactes aenigma* abondent sur les faciès O (avec une densité maximale de 29 ind/ha), le faciès C⁺ 30% et le faciès BP 50%. D'autres holothuries (HOL 9) ?*Mesothuria murrayi* ont deux pics d'abondance, un plus prononcé (39 ind/ha) sur le faciès C⁺ 10% et un deuxième (24 ind/ha) sur le faciès BP 35%.

- Les Polynoïdes (POL 1 et POL 2) ont des densités plus abondantes sur les faciès O à sédiments anciens et récents (avec un pic de 34 ind/ha pour POL 1) et sur les faciès à haute couverture nodulifère B40% à 50% et C⁺ 40%. Des polychètes (POL 9), *Incertae sedis*, vivant dans des tubes contorsionnés d'une quarantaine de cm de longueur, abondent surtout sur les faciès C⁺ et plus particulièrement sur les faciès de pente (26 ind/ha).

Afin de déterminer les assemblages faunistiques propres à chaque faciès, la liste faunistique complète des pics de densité maximale est représentée sur la figure 85 et les taxons exclusifs de chaque faciès sur la figure 86.

Les taxons se référant à chaque faciès sont ordonnés par colonnes de telle sorte que l'on puisse aussi avoir des informations sur leur groupe fonctionnel et trophique. Les taxons mobiles (M) prédominent sur les organismes fixés (M>F). Les taxons regroupés dans un ordre trophique précis (suspensivores, détritivores et carnivores/nécrophages) sont caractérisés par trois écritures différentes.

On note un plus grand nombre de pics d'abondance d'une faune à prédominance suspensivore sur le faciès O à sédiments anciens et sur le faciès de pente C⁺ 20 à 40 % ainsi qu'une faune essentiellement détritivore sur le faciès C⁺ 10%. De même les faciès O à sédiments anciens et le faciès C⁺ 15% abritent le plus de taxons exclusifs. Les différents assemblages faunistiques caractérisant chaque faciès sont les suivants :

Le faciès O à sédiments récents se distingue par l'abondance d'une faune mobile à majorité détritivore et carnivore composée d'isopodes de la famille des Munnopsidés, d'astérides de la famille

des Porcellenastéridés, de poissons Ophidioidés et Ipnopidés. Les suspensivores de ce faciès sont des polychètes sédentaires auteurs d'une forme de bioturbation particulière appelée dans la littérature des "ronds de sorcière" entourant parfois un tumulus central (Heezen et Hollister, 1971). Les taxons exclusifs de ce faciès sont des polychètes sédentaires de la famille des Cirratulidés, des holothuries *?Psychropotes longicauda* de la famille des Psychropotidés et des siphonophores Physonectes.

Le faciès O à sédiments anciens est caractérisé par une majorité de suspensivores comme des octocoralliaires membres des familles des Primnoidés et des Isididés, des Hyocrinidés, des actinies des familles des Hormathiidés, des Actinoscyphiidés et des Incertae sedis d'environ 10 cm de diamètre aux contours flous et au centre sombre. Les détritivores sont représentés par des Pterastéridés, des holothuries comme *?Synallactes aenigma* et *?Benthodytes lingua* ainsi que des péracarides probablement de l'ordre des Cumacés. Les taxons uniques au faciès O à sédiments anciens sont des suspensivores comme des Démosponges de la famille des Cladorhizidés et des polychètes sédentaires incertae sedis formant des tumuli bombés bien caractéristiques. Les détritivores exclusifs sont des astérides *?Hymenaster violaceus*, des holothuries *?Benthodytes lingua* et des carnivores tels des gastéropodes de la famille des Pterotracheidés et des poissons Liparidés.

Le faciès C⁺ 2-5% est composé surtout d'une faune fixée avec une prédominance de suspensivores tels des spongiaires Hexactinellides Incertae sedis alvéolés qui sont uniques à ce faciès, des octocoralliaires appartenant aux familles des Isididés et des Umbellulidés et des corallimorphaires de la famille des Sideractiidés. Les détritivores les plus abondants sont des isopodes Munnopsidés et des holothuries *?Peniagone gracilis*. Des poissons ophidioides sont les carnivores les plus abondants. Les taxons exclusifs de ce faciès sont des bivalves appartenant aux Vésicomydés.

Le faciès C⁺ 10% abrite en plus grande abondance une faune en majorité mobile et détritivore tels des sipunculien *?Nephasoma elisae*, des échinides *?Plesiadiadema globulosum* et des holothuries *?Mesothuria murrayi*, *?Paelopatides* sp. et *?Pannychia moseleyi*. Les suspensivores les plus abondants de ce faciès sont des spongiaires Hexactinellides de la famille des Hyalonematidés et des octocoralliaires Primnoidés. Les carnivores sont des méduses de la famille des Trachynemidés et des décapodes du genre *?Plesiopenaeus*, taxons exclusifs de ce faciès au même titre que des spongiaires démosponges du genre *?Phakellia*.

Le faciès C⁺ 15% se distingue par une faune essentiellement mobile en majorité suspensivore tels des actinies *?Liponema*, *?Actinoscyphia* sp. et des polychètes membres des Sabellidés. Les détritivores les plus abondants sont représentés par des échinides de la famille des Aeropsidés laissant une piste sinueuse caractéristique et des holothuries *?Peniagone vitrea*. Les carnivores abondants sur ce faciès sont des Archaeogastéropodes et des siphonophores de la famille des Rhodaliidés. Les

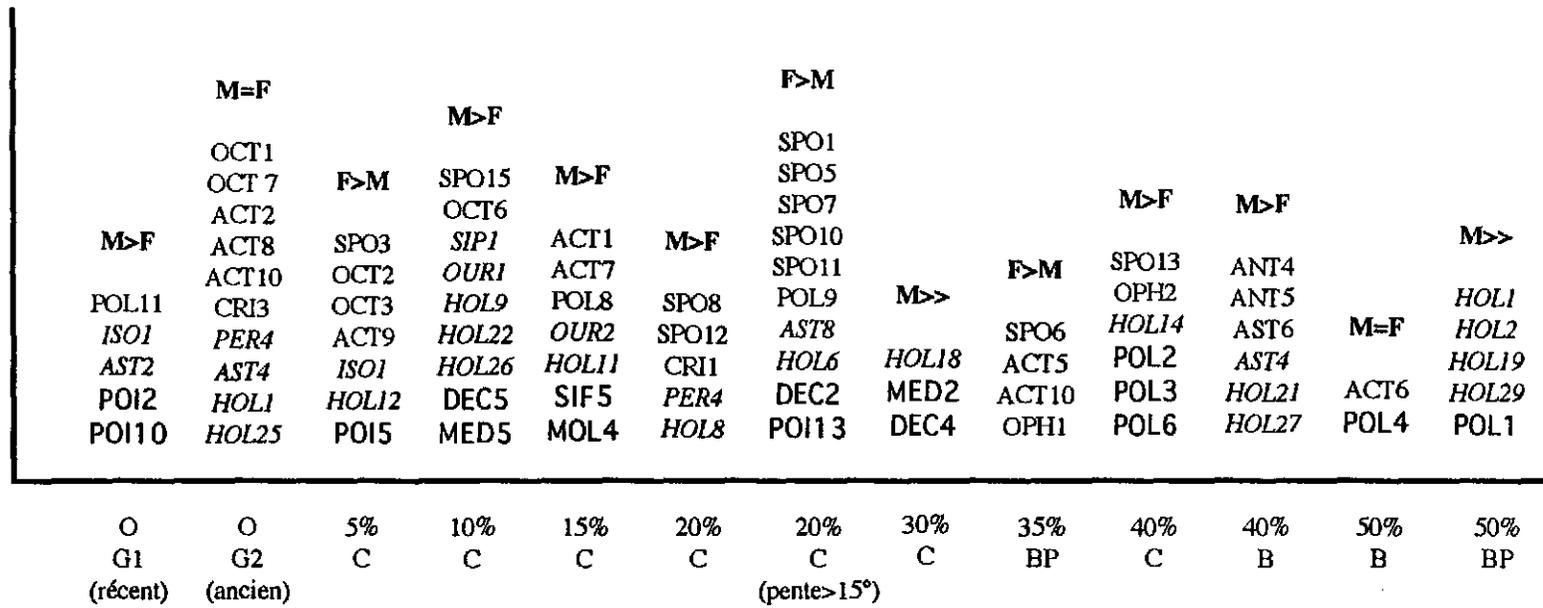


Fig. 85. Représentation graphique des assemblages faunistiques les plus abondants au sein de chaque faciès. Les différences d'écriture définissent le groupe trophique auquel appartient chaque taxon (en partant du haut, on distingue les suspensivores, les détritivores et les carnivores/nécrophages). Cette représentation est faite à partir des pics de densité maximale.

taxons exclusifs de ce faciès sont en majorité carnivores comme les siphonophores Physonectes, les Néogasteropodes membres des Turridés, des polychètes Polynoïdes ou Aphroditides et des poissons ?*Coryphaenoides yaquinae*. Les suspensivores uniques à ce faciès sont des spongiaires de la famille des Caulophacidés.

Le faciès C⁺ 20% est caractérisé par des organismes mobiles en majorité suspensivores comme des spongiaires du genre *Poecillastra*, des crinoïdes libres de la famille des Antedonidés. Les détritivores sont des pércarides de l'ordre des Cumacés et des holothuries ?*Meseres macdonaldi*. Les taxons uniques à ce faciès sont des spongiaires du genre *Hyalonema*, des céphalopodes Cirroteuthides et des galathées au rostre arrondi.

Le faciès C⁺ 30% est composé surtout d'une faune abondante mobile en majorité carnivore comme des céphalopodes du genre *Benthesicymus* (exclusifs de ce faciès), et des méduses de la famille des Nausithoidés. Les détritivores communs à ce faciès sont des holothuries nageuses ?*Enypniastes eximia*.

Le faciès de pente >15° C⁺ 20 à 40 % se différencie par une faune fixée en majorité suspensivore représentée par des spongiaires Hexactinellides Incertae sedis en forme d'anneau, d'autres en forme de coupe, ou des membres des Rossellidés, des Euretidés et des Demosponges de la famille des Cladorhizidés ainsi que des polychètes sédentaires Incertae sedis vivant dans des tubes contorsionnés d'une quarantaine de cm de long. Les détritivores les plus abondants sur ce faciès de pente sont des échinodermes tel des Brinsigidés à 10 bras et des holothuries du genre *Benthodytes*. Les carnivores sont des décapodes du genre *Nematocarcinus* et des poissons Bythitidés du genre *Typhlonus*. Le taxon exclusif de ce faciès de pente est un pércaride de l'ordre des Tanaidacés.

Le faciès C⁺ 40% est composé d'une majorité de carnivores polychètes Hesionidés, Aphroditidés et de polychètes nageurs Incertae sedis longs d'environ 10 cm et de couleur sombre. Les détritivores abondants sur ce faciès sont des holothuries ?*Peniagone intermedia*, tandis que les suspensivores sont des spongiaires du genre *Euplectella* et des ophiures sombres du genre *Ophiomusium*. Les taxons exclusifs de ce faciès sont des holothuries ?*Orphnurgus* et ?*Amperima naresi* ainsi que des ascidies Incertae sedis d'une trentaine de cm de diamètre et apparemment libres.

Le faciès B 40% se distingue par une abondance prédominante de détritivores mobiles comme des holothuries ?*Psychronaetes hanseni*, ?*Benthodytes typica* et des astérides du genre *Hymenaster*. Les suspensivores sont des antipathaires des genres *Bathypates patula* et *Bathypates lyra* ainsi que des Brisingidés du genre *Freyella*. Les taxons uniques à ce faciès sont en majorité des détritivores comme des pércarides amphipodes et des holothuries de la famille des Elpidiidés et du genre *Deima validum*. Le suspensivore exclusif de ce faciès est un octocoralliaire de la famille des Umbellulidés.

Le faciès B 50% ne comprend qu'un suspensivore en abondance, une actinie ?*Sincyonis tuberculata* et un polychète nageur carnivore aphroditide. Ce faciès comporte comme taxon exclusif l'antipathaire ?*Schizopathes crassa*.

Le faciès BP 35% est caractérisé par une faune suspensivore fixée comprenant des spongiaires en forme de vase du genre *Poecillastra*, des actinies du genre *Bolocera* et du genre *Actinoscyphia* ainsi que des ophiures identifiées comme ?*Ophiomusium armatum*. Un spongiaire Hexactinellide Incertae sedis en anneau bicorné semble être exclusif de ce faciès.

Le faciès BP 50% abrite une majorité d'holothuries détritivores en relativement forte abondance tels que ?*Synallactes aenigma*, ?*Synallactes profundus*, ?*Peniagone leander* ainsi qu'un membre du genre *Benthodytes*. Un polychète polynoïde de comportement trophique carnivore prolifère aussi sur ce faciès. Le taxon exclusif du faciès BP 50 % est un nudibranche (NUD1).

Les densités et les grandes tendances trophiques de ces assemblages faunistiques en affinité avec un gradient édaphique sont représentées sur la figure 87. Or si l'on représente la composition trophique des assemblages faunistiques en pourcentages pour chaque faciès, on observe une homogénéité de l'ordre de dominance quelquesoit les conditions édaphiques

Ainsi l'ordre de dominance des suspensivores sur les détritivores et enfin sur les carnivores est vérifiée sur tous les faciès. Les faciès où la faune est en plus grande abondance sont par ordre de priorité le faciès C⁺ 10%, les faciès de pente >15°, le faciès O à sédiments récents, le faciès C⁺ 15%, le faciès C⁺ 20%, le faciès BP 35%, le faciès C⁺ 2-5%, le faciès B 50%, le faciès BP 50%, le faciès O ancien, le faciès C⁺ 40%, le faciès C⁺ 30% et le faciès B 40%. On observe donc plus de faune sur les faciès à petite ou sans couverture nodulifère sur des sédiments récents. La figure 74 nous renseigne sur le fait que les mêmes proportions des différents embranchements sont en général respectées pour tous les faciès.

Hétérogénéité spatiale à l'intérieur des différents faciès

On a analysé ici la répartition spatiale intra-faciès, de certains taxons observés le plus fréquemment sur la zone d'étude. En effet une distribution spatiale plus ou moins agrégative peut renseigner aussi sur les relations fonctionnelles que certains organismes entretiennent avec leur substrat. L'hétérogénéité spatio-temporelle de certains peuplements peut, par le biais de bioperturbations (Tilot, 1991), créer une microhétérogénéité des habitats qui selon la théorie de l'équilibre de Sanders (1968) entrainerait des mécanismes de partitionnement des ressources

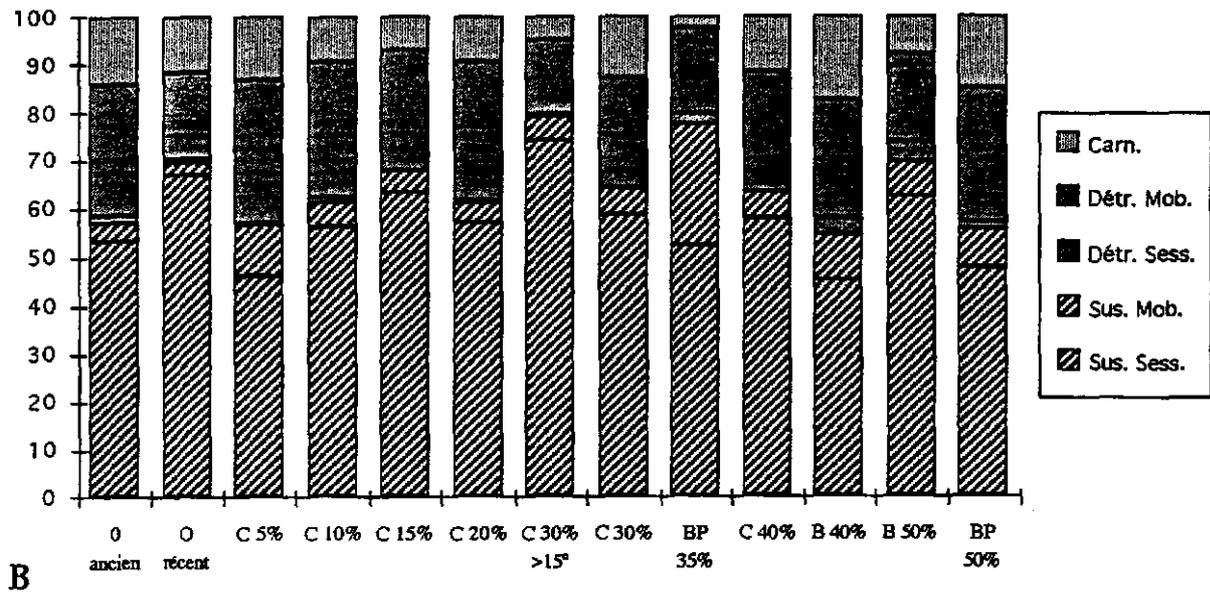
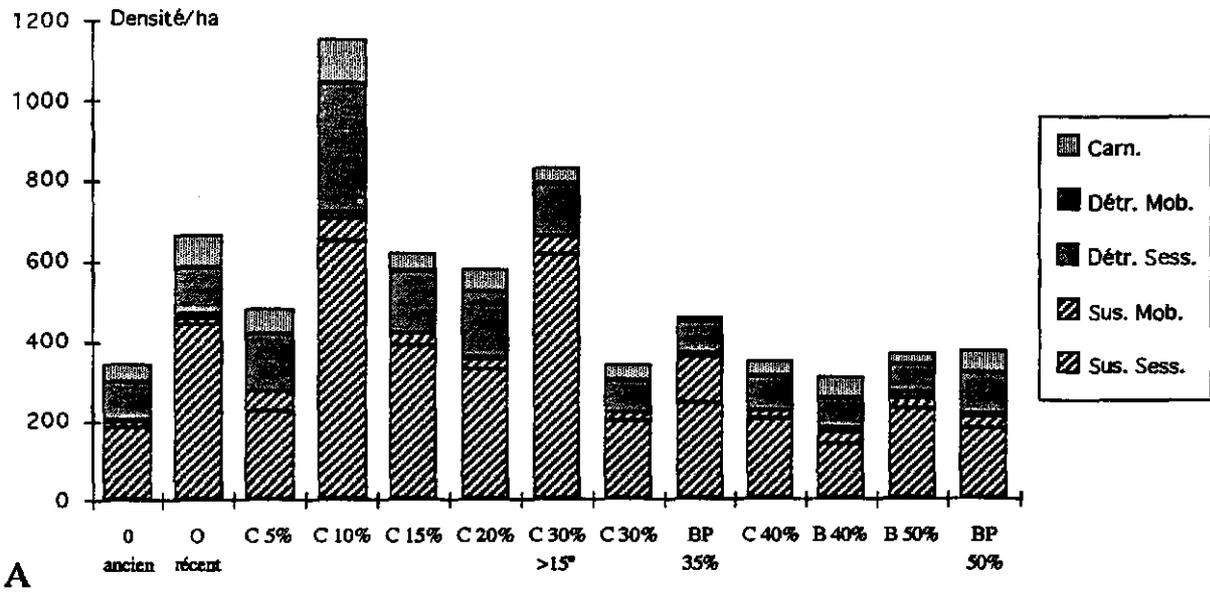


Fig. 87. a) Représentation graphique des groupes trophiques et fonctionnels en fonction d'un gradient édaphique sur le site de Nixo 45. b) Représentation graphique en pourcentages de la composition trophique et fonctionnelle de la faune du site de NIXO 45.

trophiques expliquant la grande richesse taxinomique trouvée en milieu abyssal.

Le choix s'est porté sur l'analyse de la répartition de deux taxons parmi les plus abondants du site d'étude provenant des embranchements et des groupes fonctionnels les plus représentés : les actinies, ?*Sincyonis tuberculata* et les holothuries, ?*Mesothuria murrayi*. On propose de suivre leurs distributions et de préciser l'échelle de l'hétérogénéité spatiale de leur population au sein des faciès O, C⁺, B et BP afin de comparer les distributions observées à certains types de distributions théoriques largement représentées dans la nature telles que:

- la répartition aléatoire correspondant à une distribution de Poisson;
- la répartition régulière correspondant à une distribution normale;
- la répartition agrégative correspondant principalement à une distribution binomiale négative.

Trois surfaces totales d'échantillonnage ont été considérées : le faciès O et le faciès B couvrant respectivement des superficies de 15.300 m² et de 15.400 m², 28.700 m² pour le faciès C⁺ et le faciès BP avec une superficie de 7.900 m².

La dispersion spatiale des taxons est estimée au moyen des rapports unissant la moyenne \bar{X} et la variance σ^2 pour différentes unités de surface (ou quadrats) : 50 m², 100 m², 200 m², 400 m², 800 m², 1600 m², 3200 m², 6400 m² (12800 m², 25600 m² pour le faciès C⁺).

Reposant sur le principe qu'

- une distribution est aléatoire lorsque $\bar{X} = \sigma^2$
- une distribution est régulière lorsque $\bar{X} > \sigma^2$
- une distribution est agrégative lorsque $\bar{X} < \sigma^2$

de nombreux indices de distribution ont été proposés afin de tester la déviation de la distribution observée par rapport à une distribution de Poisson.

En suivant les recommandations d'Elliot (1971), les indices de distribution suivants ont été retenus :

$$\text{le coefficient de Fisher : } d = \frac{\sigma^2}{\bar{X}}$$

- si $\overline{X} = \sigma^2$: la distribution est supposée aléatoire;
- si $d=0$: la distribution est supposée au maximum de régularité;
- si $d=\Sigma x$: la distribution est supposée au maximum de contagion (agrégative).

$$\text{l'index de Lexis} = \frac{\sigma^2}{\sqrt{\overline{X}}}$$

- si cet index est égal à 1 : la distribution est supposée aléatoire;
- si cet index est égal à 0 : la distribution est supposée au maximum de régularité;
- si cet index est égal à $\sqrt{\Sigma x}$: la distribution est supposée au maximum de contagion (agrégative).

$$\text{l'index de David et Moore (1954)} = \frac{\sigma^2}{\overline{X} - 1}$$

- si cet index est égal à 0 : la distribution est supposée aléatoire;
- si cet index est égal à -1 : la distribution est supposée au maximum de régularité;
- si cet index est égal à $\Sigma x - 1$: la distribution est supposée au maximum de contagion (agrégative).

$$\text{l'indice de Morisita : } I\delta = n \frac{\Sigma(x^2) - \Sigma x}{(\Sigma x)^2 - \Sigma x}$$

Cet indice est indépendant de la moyenne et du nombre total d'individus de l'échantillon. Par conséquent il représente un bon indice de comparaison de la répartition spatiale lorsque chaque échantillon est composé d'un nombre égal (n) de sous-unités.

- si $I\delta = 1$: la distribution est supposée aléatoire;
- si $I\delta = 1 - \frac{n-1}{\Sigma x - 1}$: la distribution est supposée au maximum de régularité;
- si $I\delta = n$: la distribution est supposée au maximum de contagion (agrégative).

Le tableau 18 représente les valeurs des différents indices de dispersion ainsi que les conclusions que l'on propose sur les types de distributions adoptées par les populations de *Sincyonis tuberculata* au sein des différents faciès étudiés.

La taille de la surface d'échantillonnage unitaire ou quadrat est essentielle à l'analyse de la distribution d'un taxon. L'on ne peut en effet détecter une répartition agrégative que lorsque la surface du quadrat est supérieure à celle occupée par un ou plutôt plusieurs agrégats de taxons. En effet sur les faciès C⁺ *Sincyonis tuberculata* commence à avoir une distribution agrégative d'après les index de Lexis, David et Moore et le coefficient de Fisher à partir de 1600 m², alors que sa distribution est

de type aléatoire à 400 m² et à 800 m². Par contre sur le faciès O la distribution de cette population d'actinie est aléatoire à 1600 m² alors qu'à 800 m² elle est agrégative. Dans ce dernier cas il se peut qu'à la grande échelle d'observation de 1600 m² la population de ?*Sincyonis tuberculata* soit répartie en petits agrégats distribués de façon aléatoire selon une loi de Poisson.

Morisita (1959) a proposé une méthode pour déterminer la taille des agrégats en utilisant son indice de dispersion I δ qui est influencé par la taille des quadrats. Comme il est recommandé d'aller jusqu'à 64 ou 128 fois la surface du plus petit quadrat (q), les surfaces de quadrats les plus grandes (25.600 m² = 512 q) sont hautement applicables à cette méthode. La variation du rapport :

$$\frac{I\delta \text{ pour 1 quadrat}}{I\delta \text{ pour 2 quadrats}}$$

pour des tailles croissantes de quadrat met en évidence les différences de répartition spatiale des peuplements.

Lorsque la distribution d'une population est régulière, I δ est fortement influencé par la taille des agrégats. Tandis que dans le cas d'une population agrégative avec des taxons distribués aléatoirement dans chaque agrégat, I δ reste relativement stable jusqu'à ce que les tailles du quadrat et de l'agrégat s'égalent correspondant aux pics représentés sur la figure 88, mais si la distribution des taxons au sein des agrégats est plus uniforme, I δ varie à nouveau. Le tableau 19 présente les variations du rapport des indices de Morisita comme énoncé précédemment pour les tailles croissantes de quadrats au sein des 4 faciès étudiés.

Sur la figure 88 on peut déceler la présence d'un pic distinct à 32 q renseignant sur la taille d'un agrégat de 1600 m² de la population de ?*Sincyonis tuberculata* sur le faciès O. Les 3 autres courbes suivent plutôt les mêmes tendances, légèrement agrégatives pour les quadrats de 100 m² et jusqu'à 400 m² sur le faciès C⁺ puis aléatoires. A partir de 6400 m² elles décroissent toutes, indiquant que ces surfaces d'échantillonnage sont assez grandes pour englober les agrégats éventuels que présenteraient ces populations d'actinies.

L'analyse des types de distribution adoptées par les populations de l'holothurie la plus fréquemment observée sur la zone Nixo 45, ?*Mesothuria murrayi* est présentée sur le tableau 20. Le faciès O n'est pas repris ici car aucune holothurie de cette espèce n'y a été observée.

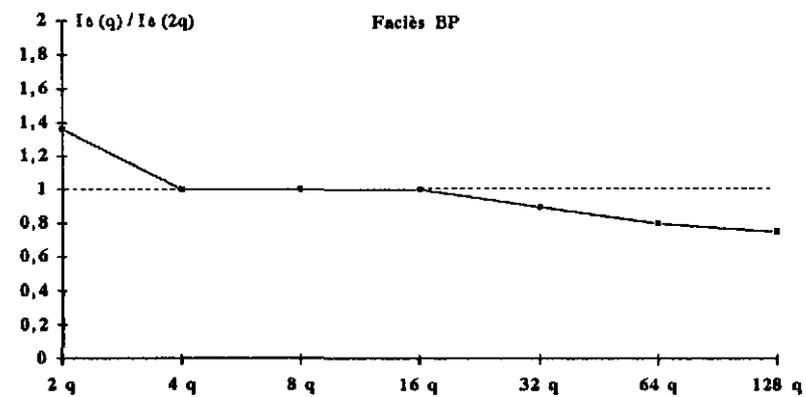
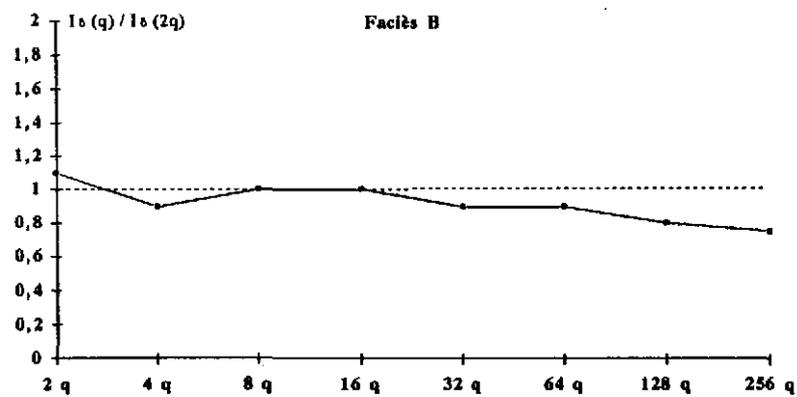
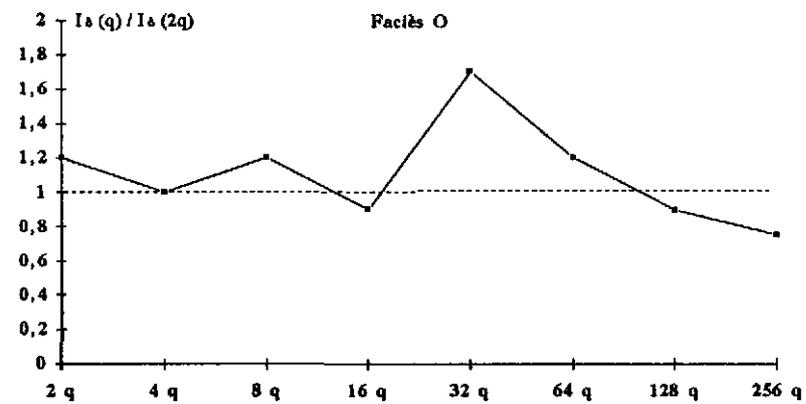
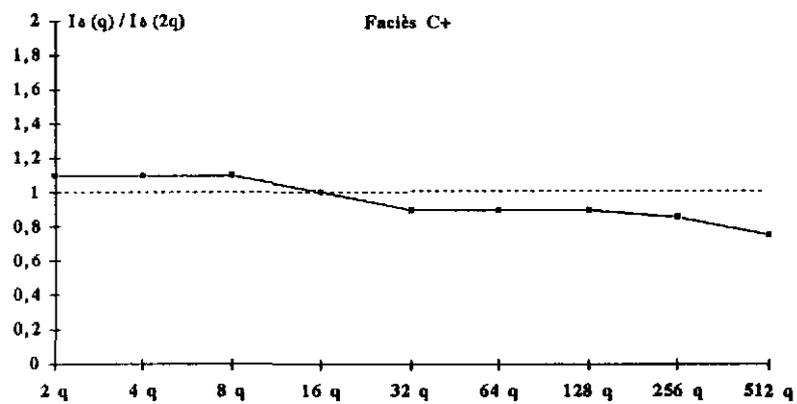


Fig. 88. Représentation graphique des distributions des populations de *Mesothuria murrayi* pour des tailles croissantes de quadrats au sein de 4 faciès sur le site de NIXO 45.

Tableau 18. (1) Récapitulation des tests de distribution des populations de *Sincyonis tuberculata* au sein des différents faciès nodulifères.

Taille des quadrats (m ²)	Coefficient de Fisher (d)	Indice de Morisita (M)	Indice de David et Moore (D & M)	Indice de Lexis (L)	Interprétation du type de distribution	Distribution de Poisson	Distribution binomiale négative selon la statistique "T" de Anscombe
<i>Faciès C+</i>							
$\Sigma x = 395$ taxons; surface = 28.700 m ²							
50	1,2	1,3	0,2	1,1	aléatoire (L, D&M); tendance agrégative (M, d)	oui	non
100	1,2	1,2	0,2	1,1	aléatoire (L, D&M); tendance aléatoire (M, d)	oui	non
200	1,3	1,1	0,3	1,1	tendance aléatoire (L, D&M, M, d)	oui	non
400	1,2	1	0,2	1,1	aléatoire (M, d); tendance aléatoire (D&M, L)	oui	non
800	1,6	1	0,6	1,2	aléatoire (M, d); tendance agrégative (D&M, L)	oui	non
1600	3	1,1	2	1,7	agrégative (L, D&M, d)	non	oui
3200	8,2	1,2	7,2	2,9	agrégative (L, D&M, M, d)	non	oui
6400	26	1,3	25	5,1	de plus en plus agrégative (L, D&M, M, d)	non	oui
12800	88	1,5	87	9,3	de plus en plus agrégative (L, D&M, M, d)	non	oui
25600	350	2	349	19	contagion maximale (L, D&M, M, d)	non	oui
<i>Faciès BP</i>							
$\Sigma x = 109$ taxons; surface = 7900 m ²							
50	1,3	1,5	0,3	1,1	aléatoire (L, D&M); tendance agrégative (M, d)	non	oui
100	1,1	1,1	0,1	1,1	aléatoire (L, D&M, M, d)	oui	non
200	1,2	1,1	0,2	1,1	aléatoire (L, M); tendance agrégative (D&M, d)	oui	non
400	1,8	1,1	0,8	1,3	aléatoire (M); tendance agrégative (D&M, L, d)	oui	non
800	2,3	1,1	1,3	1,5	aléatoire (M); tendance agrégative (D&M, d)	non	oui
1600	6	1,2	5	2,4	agrégative (L, D&M, d)	non	oui
3200	22,4	1,5	21,4	4,7	de plus en plus agrégative (L, D&M, M, d)	non	oui
6400	86	2	85	9,3	tendance vers contagion maximale (M, d)	non	oui

Tableau 18. (2) Récapitulation des tests de distribution des populations de *Sincyonis tuberculata* au sein des différents faciès nodulifères.

Taille des quadrats (m ²)	Coefficient de Fisher (d)	Indice de Morisita (M)	Indice de David et Moore (D & M)	Indice de Lexis (L)	Interprétation du type de distribution	Distribution de Poisson	Distribution binomiale négative selon la statistique "T" de Anscombe
<i>Faciès B</i>							
$\Sigma x = 195$ taxons; surface = 15.400 m ²							
50	1	1	1,7	0,9	aléatoire (d, M, L); tendance agrégative (D&M)	oui	non
100	0,9	0,9	8,6	0,9	aléatoire (d, L, M); agrégative (D&M)	oui	non
200	0,9	1	9	1	aléatoire (d, M); agrégative (D&M)	oui	non
400	1,2	1	0,2	1	aléatoire (L, D&M, M, d)	oui	non
800	1,4	1	0,4	1,2	aléatoire (L, D&M, M, d); tendance agrégative (L, D&M, d)	oui	non
1600	3,9	1,1	2,9	2	agrégative (L, M, D&M, d)	non	oui
3200	11,7	1,2	10,6	3,4	agrégative (L, D&M, M, d)	non	oui
6400	44,6	1,5	43,6	6,7	agrégative (L, D&M, M, d)	non	oui
12800	27	2	26	5,2	agrégative (L, D&M, M, d)	non	oui
<i>Faciès O</i>							
$\Sigma x = 15$ taxons; surface = 15.300 m ²							
50	1,1	3,8	9,9	1	aléatoire (d, L); tendance agrégative (D&M, M)	oui	non
100	1,2	3,1	0,2	1,1	aléatoire (L, D&M, M, d)	oui	non
200	1,4	3,1	0,4	1,2	aléatoire (L, D&M, M, d); tendance agrégative (L, D&M, d, L)	oui	non
400	1,6	2,6	0,6	1,3	aléatoire (L, D&M, M, d); tendance agrégative (L, D&M, d, L)	oui	non
800	2,4	2,9	1,4	1,5	agrégative (L, D&M, M, d)	non	oui
1600	2,1	1,7	1,1	1,4	tendance aléatoire (M, L, D&M, d)	oui	non
3200	2,2	1,4	1,2	1,5	tendance agrégative (L, D&M, d)	oui	non
6400	3,8	1,5	2,8	1,9	agrégative (L, D&M, M, d)	non	oui
12800	13	2	12	3,6	agrégative (L, D&M, M, d) presque contagion maximale	non	oui

On observe sur le tableau 20 que les populations de *Mesothuria murrayi* ont une distribution qui devient aléatoire entre 200 m² et 1600 m² sur le faciès B et entre 800 m² et 1600 m² sur le faciès C⁺. Alors que sur le faciès BP la distribution devient essentiellement agrégative à 800 m².

Afin de définir la taille des agrégats, on fait varier le rapport des indices de Morisita comme dans le cas précédent (tableau 21) et on les représente sur la figure 81.

On remarque que, contrairement aux populations d'actinies *Sincyonis tuberculata*, les holothuries *Mesothuria murrayi* ont des distributions et des tailles d'agrégats variables selon les faciès. En effet sur le faciès B le pic le plus important correspond à une surface de 200 m² et le deuxième à 800 m². Tandis que sur le faciès BP l'ordre d'importance des pics est inversé, l'agrégat le plus important se situe à une surface de 800 m² et le deuxième de moindre importance à 200 m². Le faciès C⁺ a des agrégats importants à 100 m² et à 400 m². Ce dernier pic concorde avec les résultats de l'analyse de l'hétérogénéité spatiale des populations d'holothuries du genre *Mesothuria* et *Benthogone rosea* (Sibuet, 1987). Comme pour les populations de *Sincyonis tuberculata* les courbes de variation du rapport des indices de Morisita sur les faciès B et C⁺ tendent vers une contagion maximale à partir de 2800 m².

Comparaison des données faunistiques recueillies par le Nautile avec celles de l'Epaulard

Les résultats du dépouillement quantitatif d'un trajet filmé par une caméra vidéographique du Nautile sur une distance de 1250 m sont présentés ici. Il s'agit du seul trajet de la campagne Nixonaut (1988) qui soit parcouru à vitesse régulière, en ligne droite et à une altitude de 5m environ. Ce transect passe sur un faciès nodulifère B moyen 40% de la zone de Nixo 45. Ces résultats nous permettent de comparer deux moyens différents d'exploration photographique menée par l'Epaulard et le Nautile. Les caractéristiques des caméras et les stratégies d'échantillonnage ont été décrits précédemment en insistant sur les différents angles et cadences de prises de vue.

	50	100	200	400	800	1600	3200	6400	12800
$\frac{I_8}{\bar{I}_8}$	$\frac{50}{100}$	$\frac{100}{200}$	$\frac{200}{400}$	$\frac{400}{800}$	$\frac{800}{1600}$	$\frac{1600}{3200}$	$\frac{3200}{6400}$	$\frac{6400}{12800}$	$\frac{12800}{25600}$
Faciès C ⁺	1,1	1,1	1,1	1	0,9	0,9	0,9	0,86	0,75
Faciès O	1,2	1	1,2	0,9	1,7	1,2	0,9	0,75	
Faciès B	1,1	0,9	1	1	0,9	0,9	0,8	0,75	
Faciès BP	1,36	1	1	1	0,9	0,8	0,75		

Tableau 19. Représentation graphique des variations du rapport des indices de Morisita définissant les distributions adoptées par les populations de *Sincyonis tuberculata* pour des tailles croissantes de quadrats au sein de 4 faciès sur le site de NIXO 45.

Tableau 20. Récapitulation des tests de distribution des populations de *Mesothuria murrayi* au sein des différents faciès nodulifères.

Taille des quadrats (m ²)	Coefficient de Fisher (d)	Indice de Morisita (M)	Indice de David et Moore (D & M)	Indice de Lexis (L)	Interprétation du type de distribution	Distribution de Poisson	Distribution binomiale négative selon la statistique "T" de Anscombe
<i>Faciès C+</i>							
$\Sigma x = 37$ taxons; surface = 28.700 m ²							
50	1,8	16,2	0,8	1,3	tendance aléatoire (d, L, D&M); agrégative (M)	non	oui
100	1,7	6,9	0,7	1,3	tendance aléatoire (d, L, D&M); agrégative (M)	non	oui
200	1,7	4,1	0,7	1,3	tendance aléatoire (d, L, D&M); agrégative (M)	non	oui
400	1,5	2,1	0,5	1,2	proche de l'aléatoire (M, d, D&M, L)	non	oui
800	1,5	1,5	0,5	1,2	proche de l'aléatoire (M, d, D&M, L)	oui	non
1600	1,4	1,2	0,4	1,2	proche de l'aléatoire (M, d, D&M, L)	oui	non
3200	2,9	1,5	1,9	1,7	proche de l'aléatoire (M, L); tendance agrégative (D&M, d)	non	oui
6400	2,6	1,2	1,6	1,6	proche de l'aléatoire (M, L); tendance agrégative (D&M, d)	non	oui
12800	8,4	1,5	7,5	2,9	agrégative (L, D&M, M, d)	non	oui
25600	33	2	32	5,7	contagion maximale (L, D&M, M, d)	non	oui
<i>Faciès BP</i>							
$\Sigma x = 16$ taxons; surface = 7900 m ²							
50	1	1,7	5,1	1	aléatoire (d, L, M); tendance agrégative (D&M)	oui	non
100	1,3	2,8	0,3	1,1	aléatoire (L, D&M, d); tendance agrégative (M)	non	oui
200	1,4	2	0,4	1,1	aléatoire (L, D&M); tendance agrégative (M, d)	oui	non
400	1,7	1,8	0,7	1,3	aléatoire (D&M, L, d); tendance agrégative (M)	non	oui
800	1,8	0,8	1,6	1,3	aléatoire (d, M); agrégative (D&M, L)	non	oui
1600	3	1,7	2	1,7	agrégative (L, D&M, d, M)	non	oui
3200	5,2	1,8	4,2	2,3	agrégative (L, D&M, d, M)	non	oui

6400	12	2	11	3,5	agrégative (M, d, L, D&M) tendance contagion maximale	non	oui
------	----	---	----	-----	--	-----	-----

Faciès B

$\Sigma x = 32$ taxons; surface = 15.400 m²

50	1,1	2,3	0,1	1	aléatoire (D&M, d, L); tendance agrégative (M)	oui	non
100	1,2	2,2	0,2	1,1	aléatoire (D&M, d, L); tendance agrégative (M)	non	oui
200	1,2	1,5	0,2	1,1	aléatoire (L, D&M, M, d)	oui	non
400	1,3	1,3	0,3	1,1	aléatoire (L, D&M, M, d)	oui	non
800	1	1	1,3	1	aléatoire (L, M, d); tendance agrégative (D&M)	oui	non
1600	1,6	1,2	0,6	1,3	aléatoire (L, M, d); tendance agrégative (D&M)	oui	non
3200	3,8	1,4	2,8	1,9	agrégative (L, D&M, M, d)	non	oui
6400	7	1,5	6	2,6	agrégative (L, D&M, M, d)	non	oui
12800	27	2	26	5,2	agrégative (L, D&M, M, d); tendance contagion maximale	non	oui

Tableau 21. Représentation graphique des variations du rapport des indices de Morisita définissant les distributions adoptées par les populations de *Mesothuria murrayi* pour des tailles croissantes de quadrats au sein de 3 faciès sur le site de NIXO 45.

	$\frac{16}{16}$	$\frac{50}{100}$	$\frac{100}{200}$	$\frac{200}{400}$	$\frac{400}{800}$	$\frac{800}{1600}$	$\frac{1600}{3200}$	$\frac{3200}{6400}$	$\frac{6400}{12800}$	$\frac{12800}{25600}$
Faciès C+		2,3	1,7	1,9	1,4	1,2	0,8	1,2	0,8	0,7
Faciès B		1	1,5	1,1	1,3	0,8	0,8	0,9	0,7	
Faciès BP		0,6	1,4	1,1	2,2	0,5	0,9	0,9		

La figure 90 représente les abondances des différents taxons observés et classés par embranchements. On note tout d'abord que sur les données vidéographiques du Nautile, les densités de toutes les catégories faunistiques sont en général plus importantes (1,4 à 1,7 fois plus que les données de l'Epaulard pour les embranchements prédominants). La densité totale de la mégafaune est estimée ici à 508 ind/ha alors qu'elle n'est que de 312 ind/ha d'après les données de l'Epaulard. Cela peut provenir de ce que la surface explorée le long de ce trajet du Nautile est inférieure (2500m²) à celle du trajet de l'Epaulard (3850m²). Ce résultat contredit les prévisions exprimées lors des stratégies de dépouillement quant à un plus petit nombre de taxons détectés sur un film vidéographique en raison d'une vue oblique plongeante, du défilement des images et de l'approche du Nautile pouvant faire fuir les organismes mobiles. Il s'avère que ce dernier point est réfuté par le nombre de poissons observés sur le trajet du Nautile (20 ind/ha, c'est à dire 12x plus que sur les images Epaulard).

La faune observée du Nautile respecte en général les mêmes proportions de composition taxinomique que celle observée par l'Epaulard. On retrouve à nouveau une majorité de cnidaires (228 ind/ha) par rapport aux échinodermes (132 ind/ha) composés respectivement de 93% d'actinies et de 67% d'holothuries. Toutefois la densité des échiuriens est plus importante (48 ind/ha contre 11 ind/ha sur les données de l'Epaulard). En effet les tumuli d'environ 210 cm de long sur 65 cm de large que ces animaux construisent sont plus facilement détectables sur les films vidéographiques du Nautile. Par contre les polychètes errantes sont plus facilement détectées sur les images de l'Epaulard et abondent avec une densité de 44ind/ha (1,6 fois plus que sur les images vidéographiques du Nautile). Sur ce transect filmé on détecte des sipunculien et des mollusques gastéropodes alors qu'aucun membre de ces embranchements n'a été détecté sur le passage de l'Epaulard.

Néanmoins on n'a pas pu identifier les taxons de façon aussi précise que sur les images de l'Epaulard et par conséquent on n'a pas dépassé le niveau d'identification taxinomique de l'ordre.

La figure 91 représente la composition trophique et fonctionnelle de la faune observée sur le faciès B 40% à partir de l'Epaulard et du Nautile. C'est à nouveau les mêmes proportions et ordres de prédominance qui sont observés avec toutefois environ 0,5 x plus de suspensivores et de détritivores

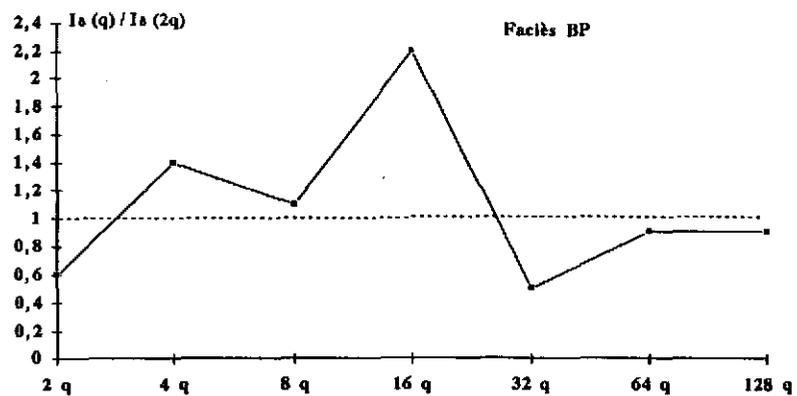
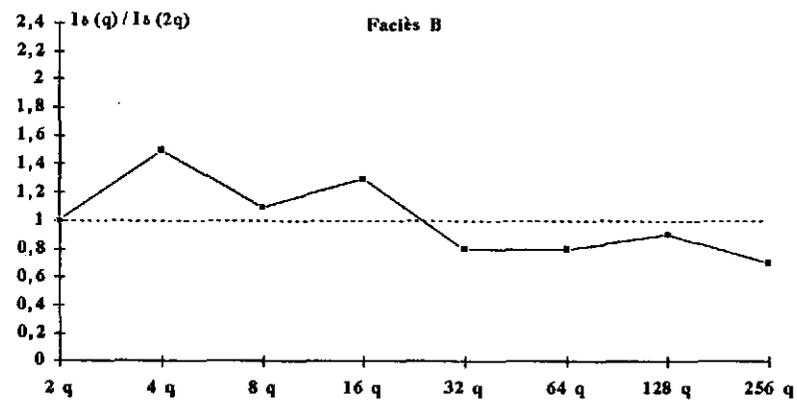
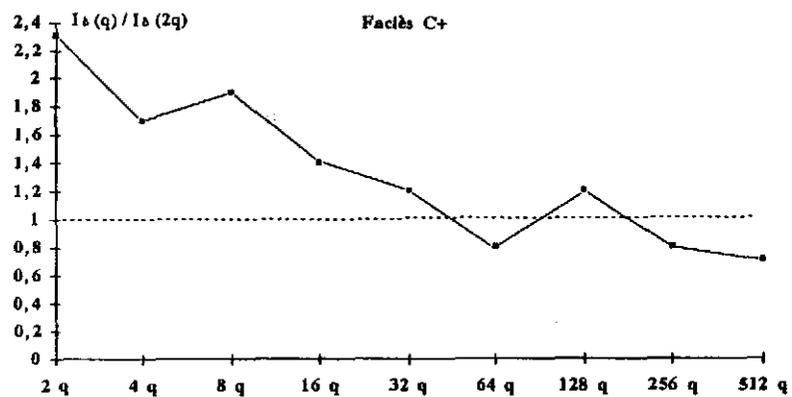


Fig. 89. Représentation graphique des distributions des populations de *Sincyonis tuberculata* pour des tailles croissantes de quadrats au sein de 3 faciès sur le site de NIXO 45.

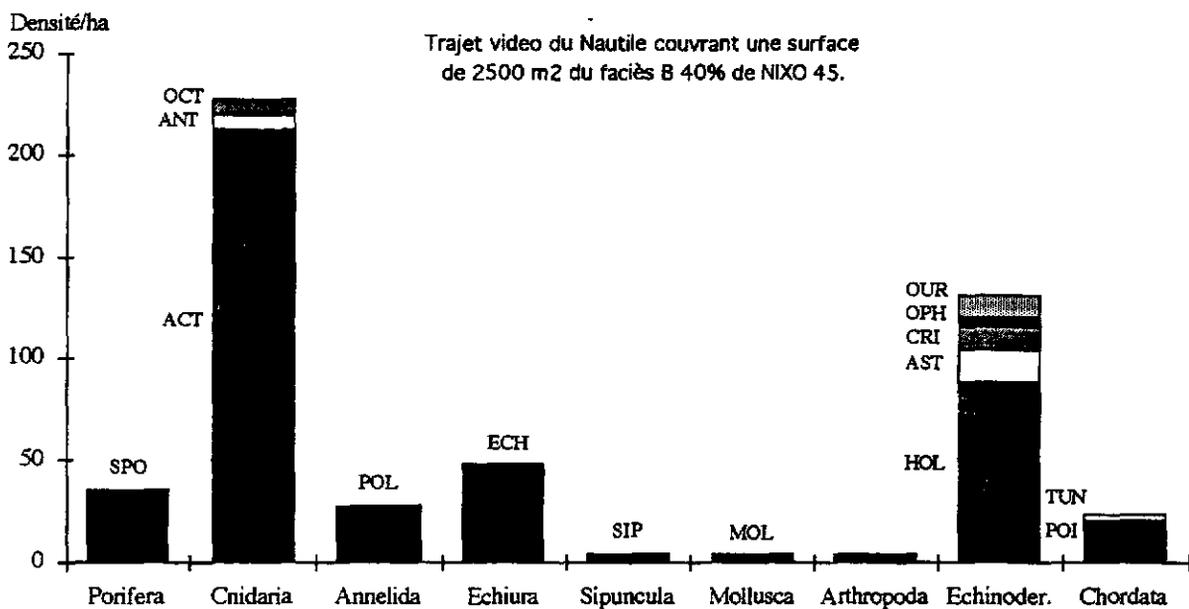
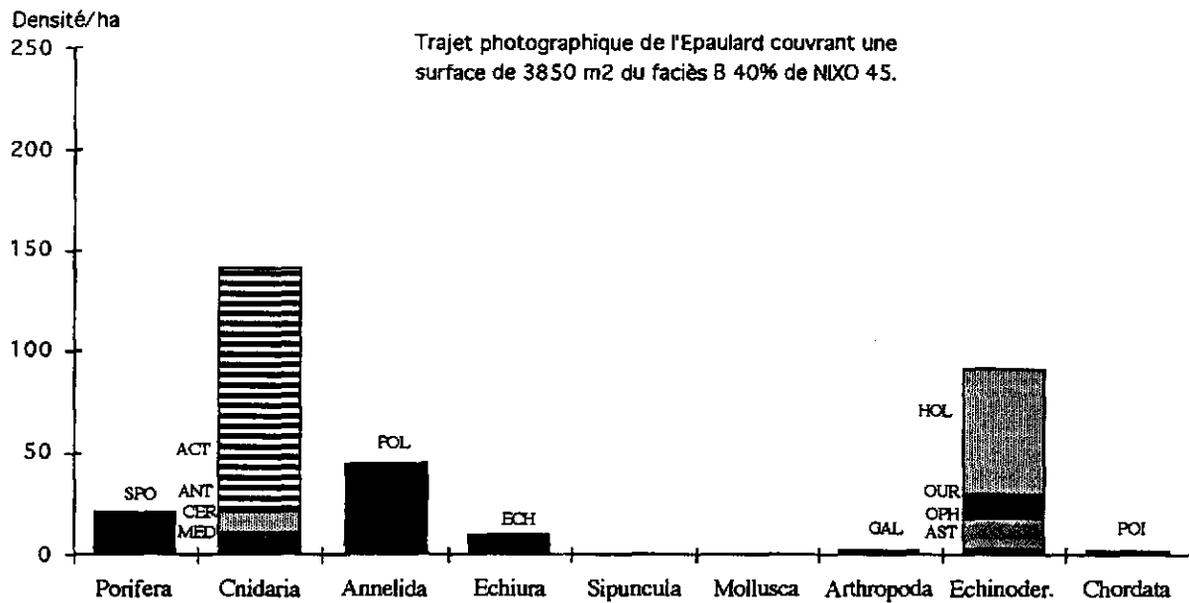


Fig. 90. Représentation graphique des abondances des taxons, classés par embranchements, observés par le Nautile sur un trajet de 1250 m et couvrant une surface de 2500 m² du faciès B 40 % lors de la campagne Nixonaut. Comparaison avec les abondances observées par l'Epaulard sur un faciès homologue.

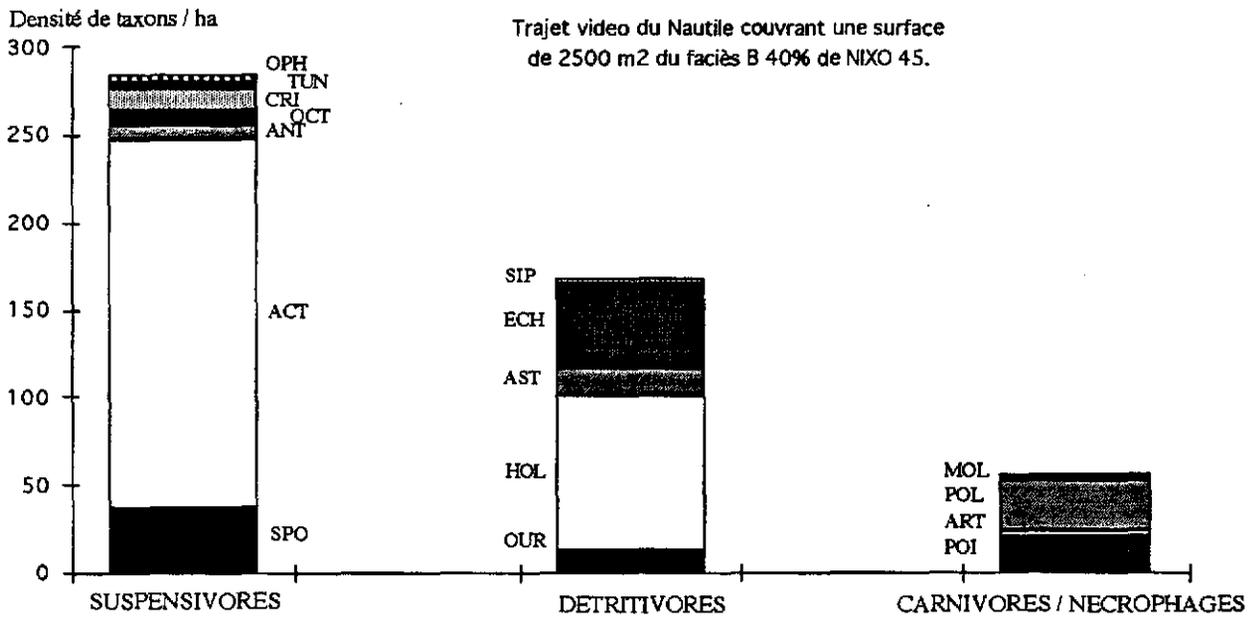
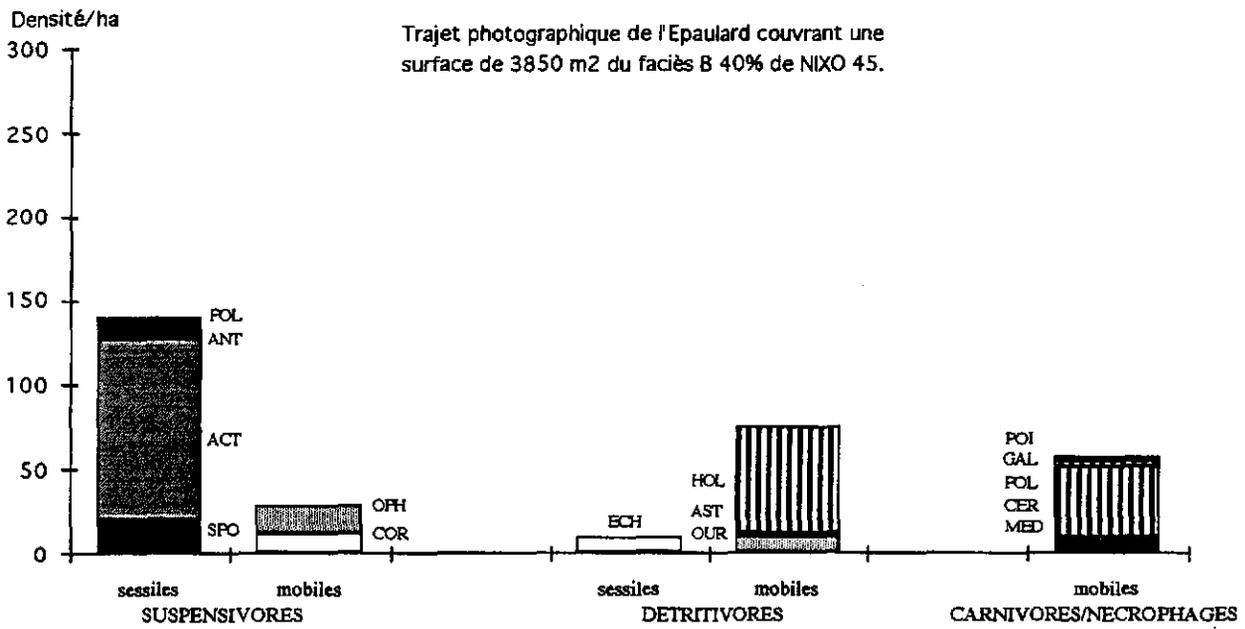


Fig. 91. Représentation graphique des abondances des taxons, classés par groupes trophiques et fonctionnels, observés par le Nautile sur un trajet de 1250 m et couvrant une surface de 2500 m² du faciès B 40 % lors de la campagne Nixonaut. Comparaison avec les abondances observées par l'Epaulard sur un faciès homologe.

alors que les carnivores et les nécrophages respectent à peu près la même densité totale car l'abondance des polynoïdes observés sur les images de l'Epaulard contrebalancent la densité plus forte de poissons sur les films du Nautilé.

Le site de NIXO 41

Abondance et composition faunistique classée par embranchements taxinomiques

Sur ce site les données faunistiques de trois faciès ont été dépouillées, les faciès A 30 %, C⁺ 30 % et B 35%. Comme le faciès A est trop peu représenté sur le site de Nixo 45 pour être exploité quantitativement, on l'explore ici pour la première fois malgré un nombre de photos plus petit que celui généralement retenu pour le site de Nixo 45. Le faciès A est composé de petits nodules à surface lisse de 20 à 30 mm de diamètre (cf. la description s'y référant dans le contexte général). Sur le site de Nixo 41, ce faciès a 30 % de couverture nodulifère.

Les faciès C⁺ 30% et B 35% ont été analysés afin d'être comparés aux faciès homologues du site de NIXO 45. En raison de données exploitables plus limitées, les surfaces attribuées aux différents faciès analysés sont inférieures à celles de NIXO 45 estimées à environ 3850 m² par faciès. En effet sur le site de NIXO 41, le faciès A 30 % ne couvre que 2950 m², le faciès C⁺ 30%, 3100 m² et le faciès B 35 %, 2300m².

Le moyen d'exploration du site de NIXO 41 diffère aussi de celui de NIXO 45. En effet, il s'agit du système remorqué "R.A.I.E" prenant des photographies toutes les 32 secondes à une altitude approximative de 5m. De plus la stratégie d'échantillonnage diffère : sur Nixo 45 les transects du parcours de "l'Epaulard" sont plus méandres et échantillonnent les faciès plus finement (figure 20) que les longs parcours rectilignes du "R.A.I.E." traversant le site de NIXO 41 (figure 21). Or les photographies ressemblent à celles prises par "l'Epaulard" avec les mêmes objectifs et prise de vue verticale mais celles à une altitude suffisante (5m) pour une analyse à la fois qualitative et quantitative sont moins nombreuses.

La figure 92 récapitule la composition faunistique classée par embranchements des 3 faciès étudiés de NIXO 41. On remarque que les échinodermes (622 ind/ha) dominent en abondance par rapport aux cnidaires (459 ind/ha). Or rappelons que les densités de ces deux embranchements atteignent respectivement des valeurs bien moindres de 86 ind/ha et 204 ind/ha sur le faciès C⁺ 30% du site de NIXO 45. Ainsi non seulement les densités sont nettement plus élevées sur le faciès C⁺ 30% de NIXO 41 mais les échinodermes prédominent avec une majorité d'ophiures alors que sur le site de NIXO 45 les holothuries sont les membres principaux des échinodermes.

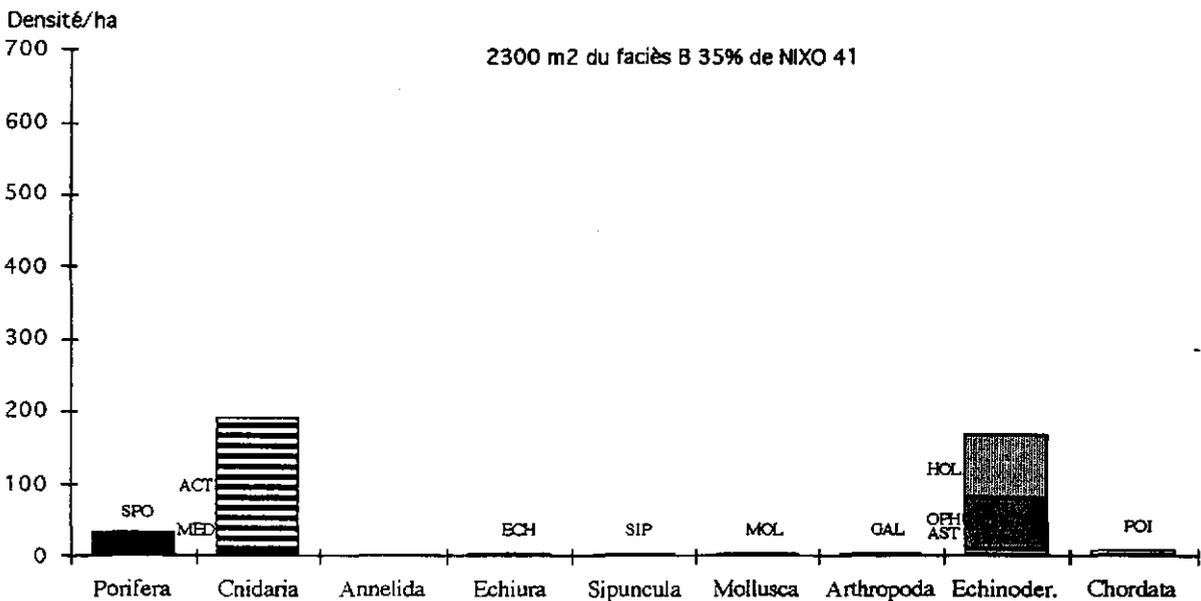
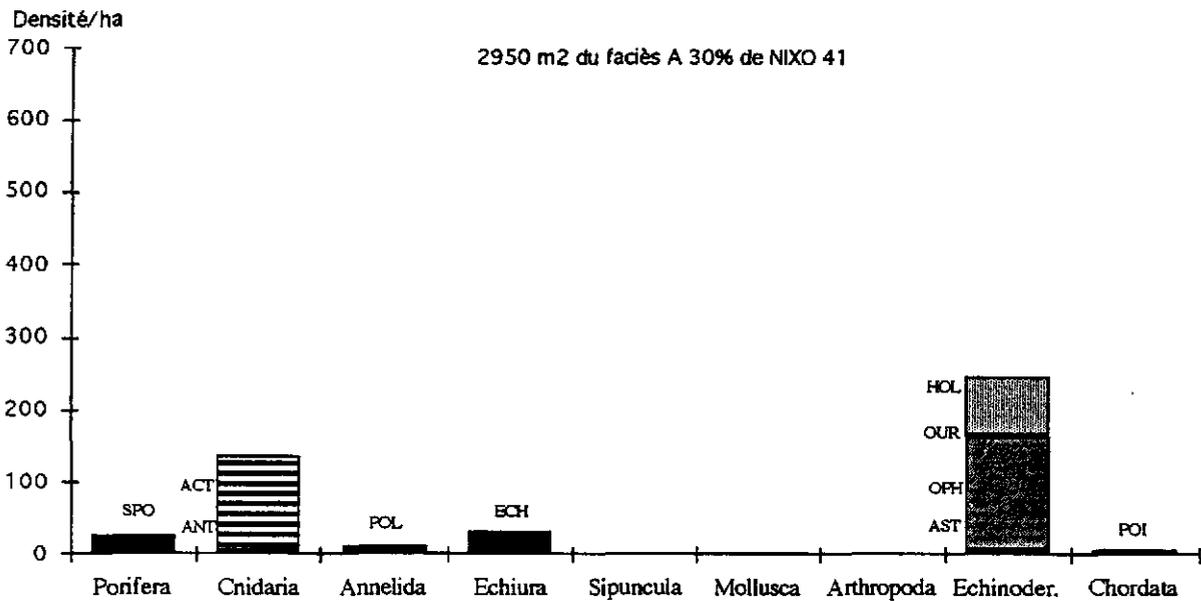
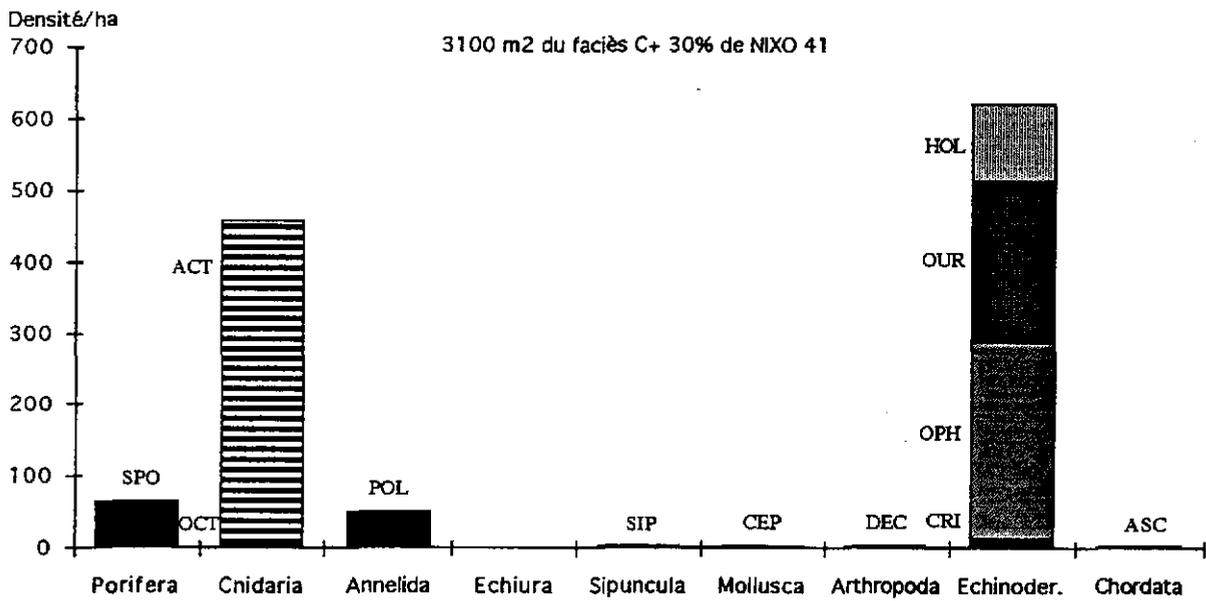


Fig. 92. Représentation graphique des abondances des taxons, classés par embranchements, observés par le R.A.I.E. sur 3 faciès du site de NIXO 41.

De plus le faciès C⁺ 30% est caractérisé par une densité 2,5 fois plus importante d'actinies (456 ind/ha). Les spongiaires sont au nombre de 65 ind/ha, tandis que leur densité n'est que de 18 ind/ha sur le site de NIXO 45. Quant aux polychètes et aux échinides, leurs densités respectives sont 3,2 fois et 2,6 fois plus élevées sur le site de NIXO 41. Seules les holothuries ont des densités en moyenne de 9 ind/ha sur les deux sites.

Sur le faciès A 30% la même prédominance des échinodermes (247 ind/ha) sur les cnidaires (135 ind/ha) se vérifie en moindre importance. La densité des cnidaires rappelle celle (141 ind/ha) du faciès B 40% de NIXO 45, tandis que la densité plus importante des échinodermes se rapproche de celle observée sur le faciès de pente C⁺ 20 à 40 % du site de NIXO 45. Mais sur le faciès C⁺30%, les ophiures (156 ind/ha) représentent principalement les échinodermes alors que ce sont les crinoïdes qui prédominent sur le faciès de pente de NIXO 45. Sur le faciès A 30%, on détecte aussi une relativement forte densité (30 ind/ha) d'échiuriens, représentant près du double de la plus grande abondance (16 ind/ha) recensée sur le faciès B 50 % du site de NIXO 45.

La composition faunistique du faciès B 35% de NIXO 41 ressemble plus à celle rencontrée sur NIXO 45. On retrouve une légère prédominance des cnidaires (190 ind/ha) sur les échinodermes (168 ind/ha) comme sur le faciès B 40% de NIXO 45 où ces densités sont moindres (respectivement 141 ind/ha et 91 ind/ha).

Composition faunistique en termes de groupes trophiques et fonctionnels

Les taxons observés ont été reclassés en groupes trophiques et fonctionnels afin de vérifier si la prédominance observée sur les faciès C⁺ 30% et A 30% des échinodermes sur les cnidaires conduit à des assemblages faunistiques en majorité détritivores plutôt que suspensivores comme sur le faciès B 35% et tous les faciès étudiés de NIXO 45.

Or la figure 93 représente bien la prédominance des suspensivores sur les détritivores par le fait que les ophiures, membres principaux des échinodermes sur Nixo 41, sont principalement suspensivores. On retrouve ainsi le même ordre de prédominance trophique que sur le site de NIXO 45.

Les suspensivores sessiles du faciès C⁺ 30% atteignent des densités comparables à celles observées sur le faciès de pente C⁺ 20 à 40 % de NIXO 45. La densité relativement importante des détritivores mobiles avoisine celle du faciès C⁺ 10 % de NIXO 45.

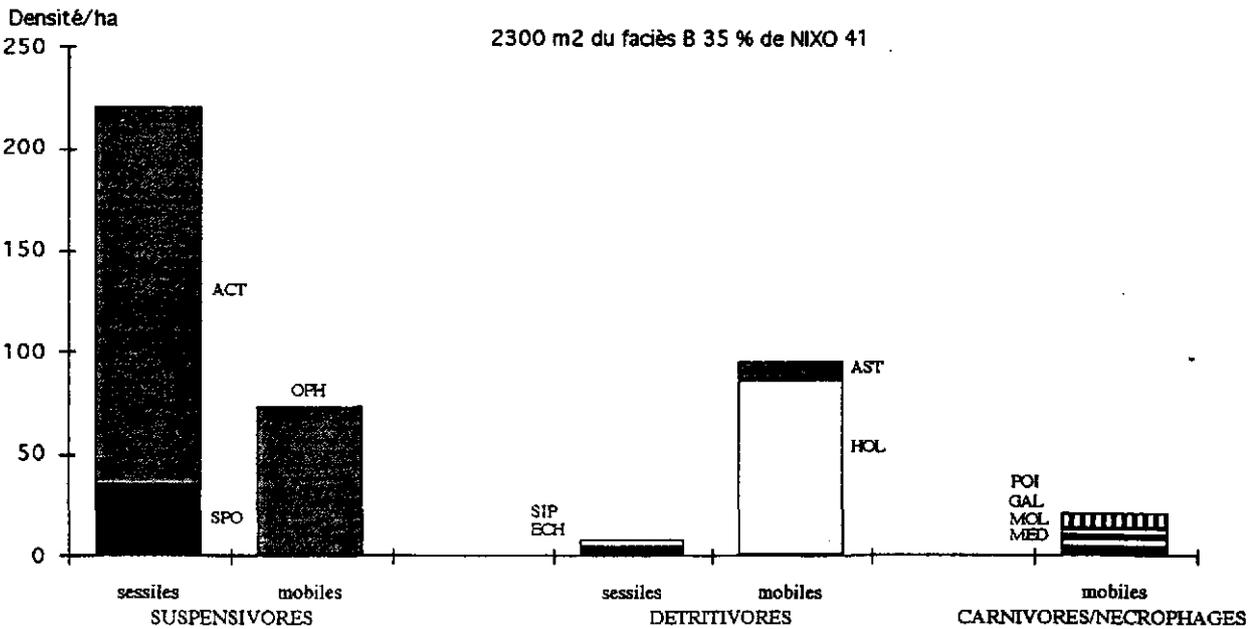
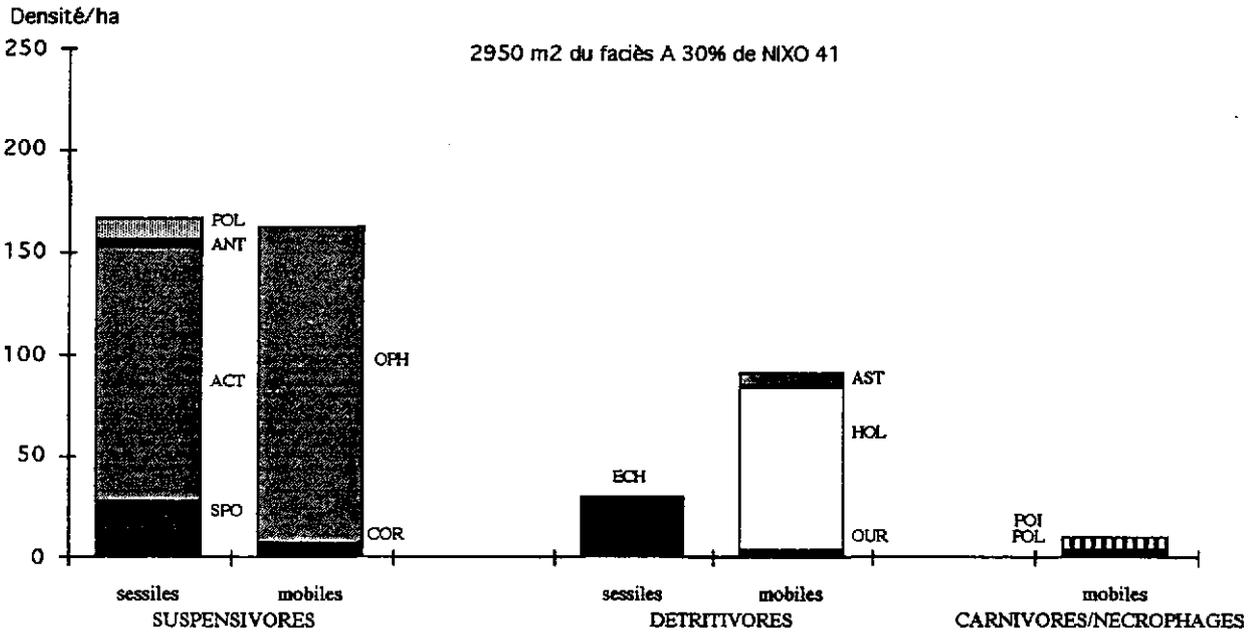
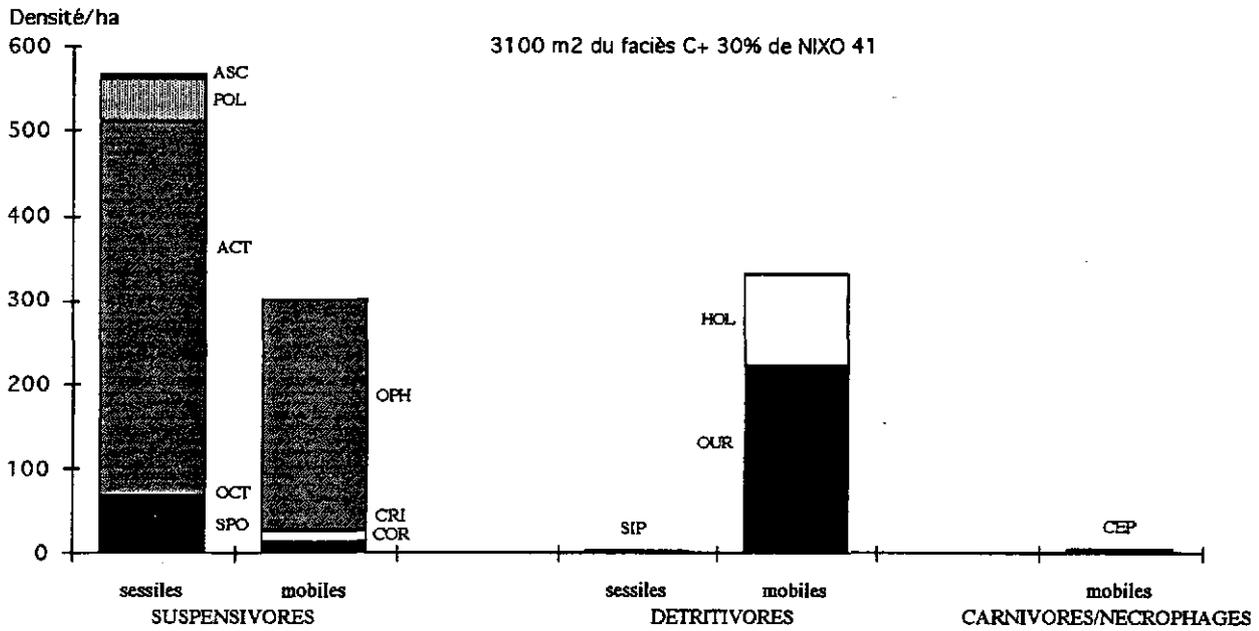


Fig. 93. Représentation graphique des abondances des taxons, classés par groupes trophiques et fonctionnels, observés par le R.A.I.E. sur 3 faciès du site de NIXO 41.

Le faciès A, de par l'importance de sa population d'ophiures, est remarquable par les densités presque équivalentes de suspensivores mobiles et sessiles ainsi que par la proportion relativement importante de détritivores sessiles représentés par les échiuriens.

Les suspensivores mobiles que sont les ophiures sont en relativement petite abondance (73 ind/ha) sur le faciès B 35% mais leur densité avoisine néanmoins celle des holothuries étant les membres principaux des détritivores mobiles.

Analyse quantitative à l'échelle des taxons observés

La figure 94 représente les 20 taxons les plus abondants sur la totalité du site de NIXO 41. On constate que la plupart des taxons sont les mêmes que ceux les plus observés sur le site de NIXO 45 (figure 79). Ainsi on retrouve parmi les taxons les plus abondants, par ordre de prédominance 232 ind/ha de *?Sincyonis tuberculata* (ACT 6), 174 ind/ha de *?Ophiomusium armatum* (OPH 1) (une densité unique à ce site), 83 ind/ha de *?Plesiodiadema globulosum* (OUR 1), 25 ind/ha de *?Psychronaetes hansenii* (HOL 21), 23 ind/ha d'actinies *?Actinernus verrill* (ACT 7) et 23 ind/ha de polychètes incertae sedis vivant dans des tubes contorsionnés de 40 cm de long (POL 9). Les abondances particulières de cette zone sont celles des crinoïdes libres *?Fariometra parvula* (CRI 1), des ophiures *?Ophiomusium armatum* (OPH 1), des ophiures représentant une version sombre de *?Ophiomusium armatum* (OPH 2), des holothuries *?Psychronaetes hansenii* (HOL 21), *?Paelopatides sp.* (HOL 22), des échiuriens *?Jacobia birsteini* (ECH 1) et des spongiaires du genre *?Pheronema* (SPO 14) et des hexactinellides incertae sedis en forme de disque alvéolé (SPO 3).

Distribution des différentes holothuries au sein des faciès étudiés

Après avoir étudié la composition des différents embranchements ainsi que des groupes trophiques et fonctionnels au sein des faciès du site de NIXO 41, on propose d'étudier la distribution des holothuries au niveau du taxon. Ceci afin de percevoir les affinités que ces taxons bien représentés pourraient avoir avec un contexte édaphique spécifique.

La figure 95 énumère toutes les holothuries observées sur les faciès étudiés du site de NIXO 41. Aucun taxon n'est exclusif à cette zone car ils ont déjà été observés sur le site de NIXO 45. On peut constater ici que certaines holothuries marquent des affinités avec des conditions édaphiques particulières :

Les *?Synallactes aenigma* (HOL 1) préfèrent ici les faciès C⁺ 30% et B 35% où elles abondent avec une densité de 16 ind/ha. Cette densité est proche de celle observée sur le faciès C⁺ 30 % du site de NIXO 45 (18 ind/ha) mais s'éloigne des faibles densités (3 ind/ha)

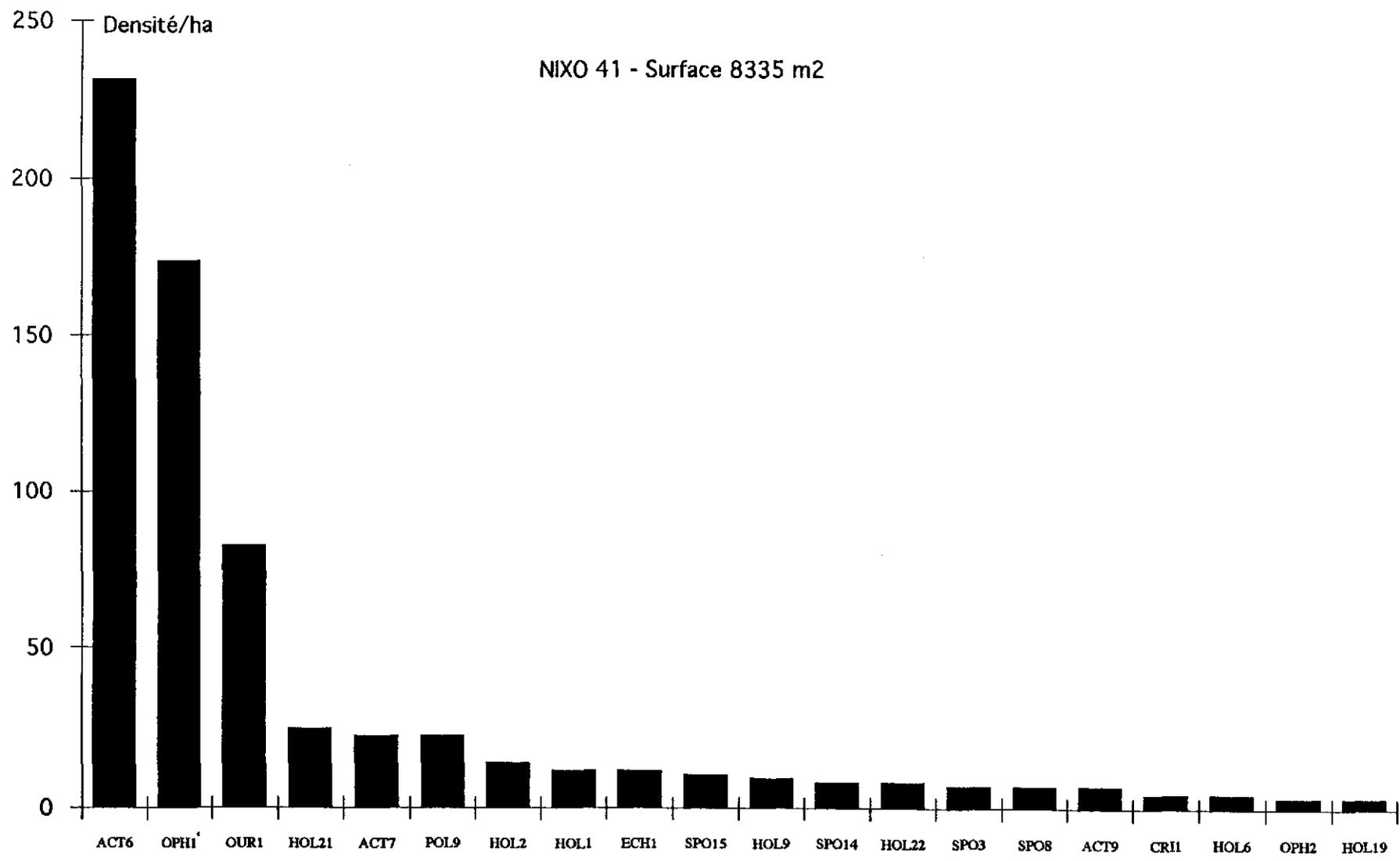


Fig. 94. Représentation graphique de la densité des 20 taxons les plus abondants sur le site de NIXO 41.

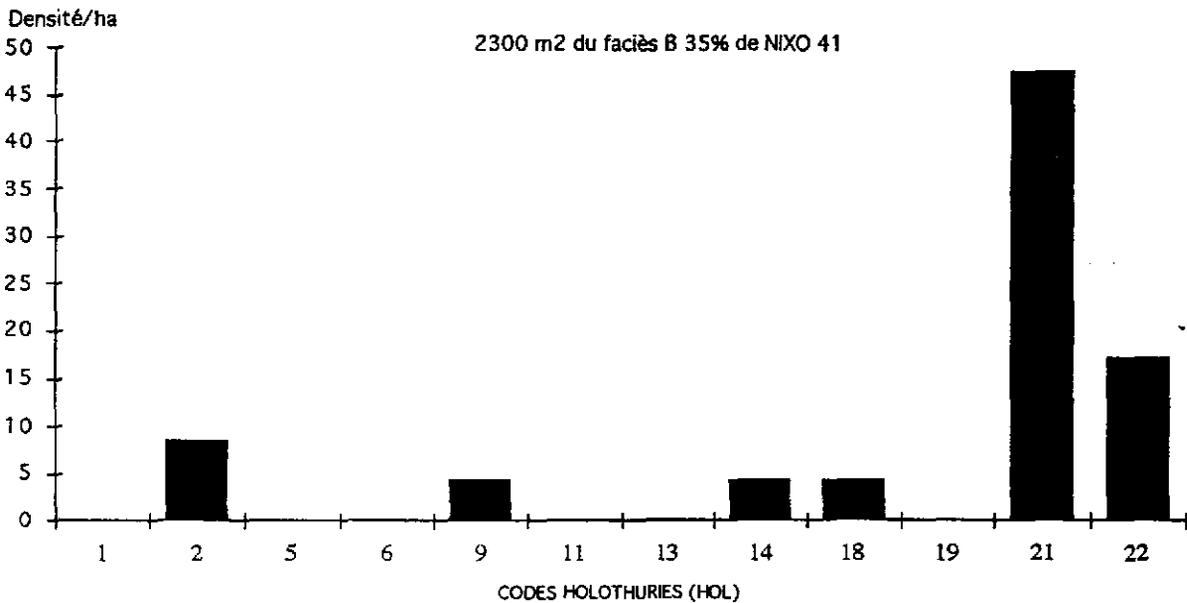
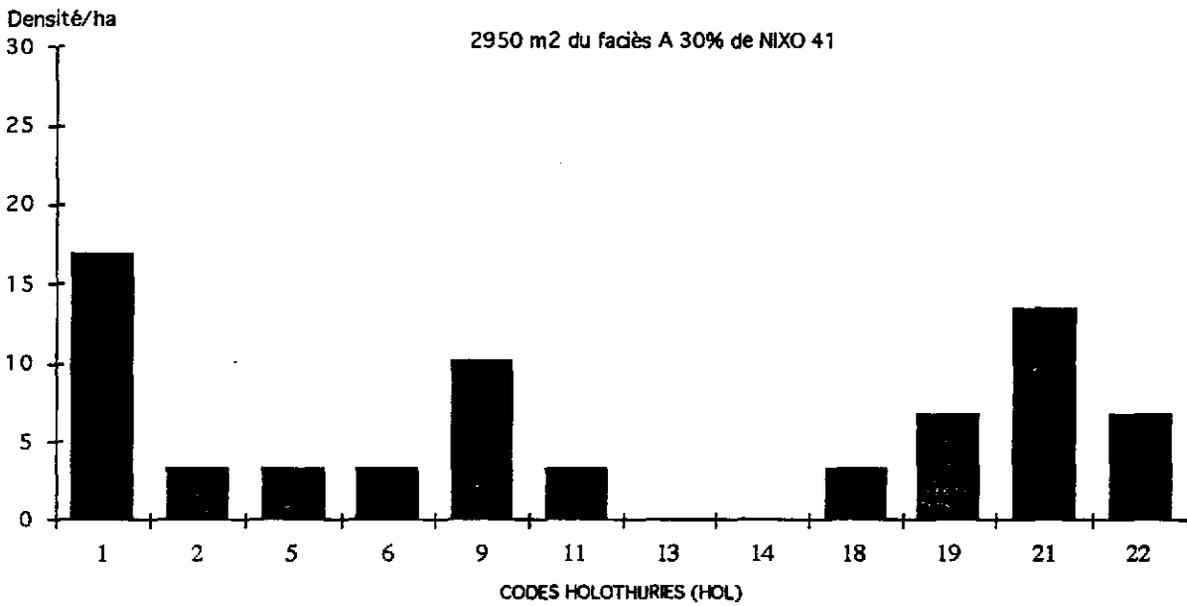
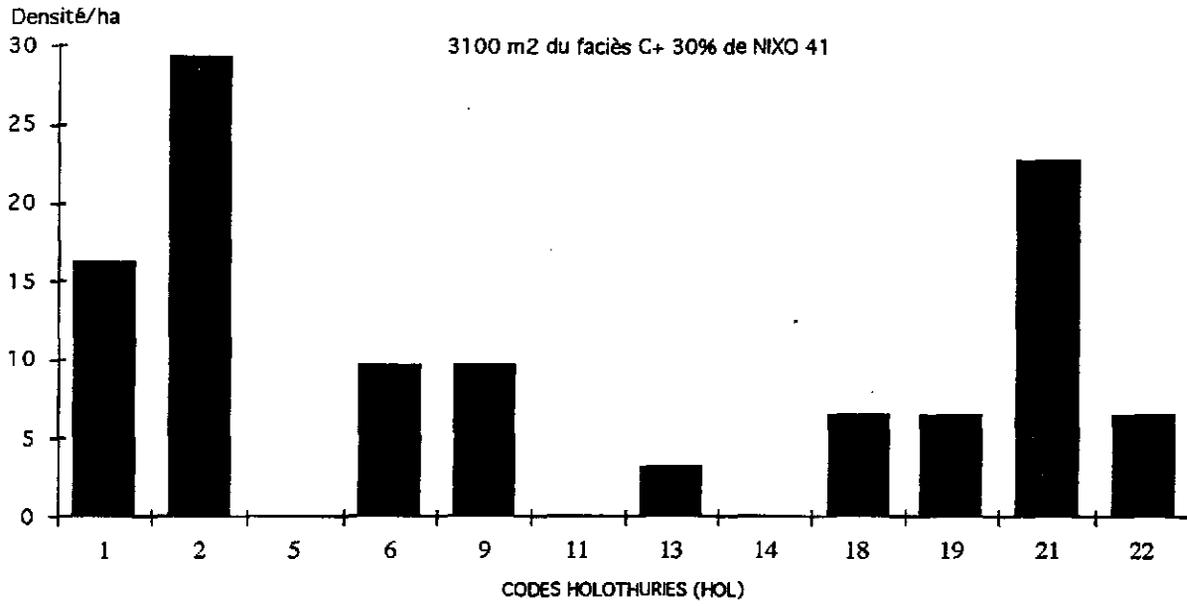


Fig. 95. Représentation graphique de la distribution des abondances observées par les holothuries au sein des faciès étudiés de NIXO 41.

enregistrées sur les faciès B 40% de NIXO 45. Faute de données suffisantes, on n'a pas pu vérifier si ces holothuries abondent préférentiellement sur le faciès O de sédiments anciens comme sur le site de NIXO 45 où leur densité culmine à 21 ind/ha.

Des ?*Synallactes profundus* (HOL2) ont été recensées sur les 3 faciès de NIXO 41, mais plus particulièrement sur le faciès C⁺ 30% où leur abondance est de 29 ind/ha. Or sur le faciès homologue du site de NIXO 45, il n'est observé qu'une densité de 5 ind/ha. Par contre ces holothuries abondent avec une densité comparable (25 ind/ha) sur les faciès BP 50%.

Des ?*Deima validum* (HOL5) n'ont été identifiées que sur le faciès A 30% en faible densité (3 ind/ha). Ce résultat est similaire à celui observé sur le faciès B 40% du site de NIXO 45.

Des holothuries du genre ?*Benthodytes* (HOL6) n'ont été observées que sur les faciès A 30% et plus particulièrement sur le faciès C⁺ 30% avec une densité de 10 ind/ha. On a constaté que sur le site de NIXO 45, elles préfèrent (16 ind/ha) les faciès de pente C⁺ 20 à 40%.

Des ?*Mesothuria murrayi* (HOL9) abondent plus particulièrement sur le faciès A 30% avec une densité de 14 ind/ha. On a noté que sur le site de NIXO 45 elles préfèrent le faciès C⁺ 10% où leur densité est de 40 ind/ha.

Des ?*Peniagone vitrea* (HOL 11) et des ?*Amperima rosea* (HOL13) n'ont été observées que sur le faciès A 30% avec une faible densité de 3 ind/ha. C'est avec cette densité que ?*Peniagone vitrea* abonde sur le faciès C⁺ 15% de NIXO 45 alors que ?*Amperima rosea* préfère le faciès C⁺ 2 à 5% avec une densité de 5 ind/ha.

Des ?*Peniagone intermedia* (HOL 14) n'ont été détectées que sur le faciès B 35% avec une densité de 4 ind/ha. Ces holothuries n'ont pas été recensées sur les faciès B 40% de NIXO 45 mais ont été recensées sur le faciès C⁺ 40% de ce site où elles abondent plus particulièrement avec une densité similaire de 6 ind/ha.

Des ?*Peniagone leander* (HOL 19) préfèrent les faciès C⁺ 30% et A 30% avec des abondances de 7 ind/ha. Ces résultats confirment ceux observés sur NIXO 45 (C⁺ 30%).

Des ?*Enypniastes eximia* (HOL 18) préfèrent le faciès C⁺ 30% avec une abondance de 7 ind/ha. Ce résultat se vérifie (6 ind/ha) sur le même faciès du site de NIXO 45 au sein duquel elle abonde et plus particulièrement sur le faciès C⁺ 10% avec une densité de 25 ind/ha.

Des ?*Psychronaetes hanseni* (HOL 21) abondent sur tous les faciès et surtout sur le faciès

B 35% avec une densité relativement élevée de 47 ind/ha. C'est sur le faciès homologue du site de NIXO 45 qu'elles abondent mais avec une densité plus faible de 10 ind/ha.

Des holothuries ? du genre *Paelopatides* (HOL22) ont été observées plus fréquemment sur le faciès B 35% avec une densité de 4 ind/ha. C'est avec la même densité qu'elles abondent sur le faciès C⁺ 10% du site de NIXO 45.

Ainsi des données provenant de régions nodulifères et de profondeurs similaires ont pu être comparées malgré des systèmes d'exploration et des stratégies d'échantillonnage différents.

Le faciès B 35 % a une composition et des abondances faunistiques similaires au même faciès du site de NIXO 45.

Par contre le faciès C⁺ 30 % diverge de celui de Nixo 45 par sa plus grande abondance faunistique et par l'inversion de l'ordre de dominance généralement observé sur les sites de la présente étude. En effet les échinodermes prédominent avec une densité importante d'ophiures qui de par leur comportement trophique suspensivore maintiennent tout de même la prépondérance des suspensivores sur les détritivores.

Le faciès A 30 % ressemble au faciès B 40 % concernant sa population de cnidaires et au faciès de pente C⁺ 20 à 40 % pour la majorité observée d'échinodermes. Ce faciès est aussi caractérisé par une densité relativement élevée d'échiuriens détritivores sessiles.

Aucun taxon n'est exclusif au site de NIXO 41. En effet tous les taxons observés sur ce site ont déjà été identifiés sur celui de NIXO 45.

En prenant l'exemple des holothuries, on a constaté que certaines ont le même habitat préférentiel et les mêmes abondances que leurs homologues de NIXO 45 : ?*Synallactes aenigma*, ? une certaine holothurie du genre *Benthodytes*, ?*Psychronaetes hanseni*. et les holothuries nageuses ?*Peniagone leander* et ?*Enypniastes eximia* .

Le site d'ECHO 1

Abondance et composition faunistique classée par embranchements taxinomiques

Le "Deep Tow Instrumentation System" est utilisé comme moyen d'exploration photographique du site "d'ECHO 1" qui est situé à une profondeur moindre (en moyenne 4500m) à l'Est des sites de NIXO 45 et de 41 (figure 15). Les trois faciès O, B 45 %, C 40 % analysés ici ont leurs homologues sur le site de NIXO 45 à l'exception du contexte sédimentaire des faciès B 45 % et C 40 % datant de l'Oligocène pour les couches les plus anciennes (au lieu du Plio-Quaternaire). La stratégie d'échantillonnage est différente, la cadence de prises de vue varie entre 7 et 26 secondes. Deux échelles d'observation sont offertes par les deux types d'objectifs, 50 mm et 70 mm (téléobjectif), donnant des informations complémentaires pour chaque photographie. Ainsi le téléobjectif permet de rattraper, sur des surfaces néanmoins plus petites, le désavantage pour une identification faunistique d'une altitude généralement trop élevée (8,5 m de moyenne). La zone totale analysée est de 12 400 m² en utilisant l'objectif de 50 mm et de 8300 m² pour les plages photographiques vues par le téléobjectif.

La figure 96 représente la composition et l'abondance faunistique de la totalité des deux zones dépouillées. On remarque, dans le cas des surfaces visionnées au téléobjectif, une abondance plus importante des spongiaires (71 ind/ha) par rapport aux échinodermes (59 ind/ha) et aux cnidaires (52 ind/ha). Alors que les surfaces vues au travers d'un objectif de 50 mm abondent essentiellement en échinodermes (123 ind/ha) de par la forte abondance des échinides (65 ind/ha). L'altitude de la caméra ne permet pas d'identifier des organismes de petite taille et de formes complexes ce qui expliquerait la plus petite abondance de spongiaires et d'octocoralliaires sur les photographies prises avec l'objectif de 50 mm. De plus les surfaces étudiées étant différentes, l'estimation de l'abondance de certains animaux serait fonction de l'hétérogénéité spatiale de leurs populations comme l'indiquent les estimations de densité des populations de spongiaires (1,5 fois plus avec le téléobjectif), des octocoralliaires (5 fois plus avec le téléobjectif), des échinides (3 fois plus avec le 50 mm), des holothuries (2 fois plus avec le 50 mm), des sipunculien (2,3 fois plus avec le 50 mm) et des échiuriens (4,3 fois plus avec le 50 mm). Par contre les méduses, les actinies (à 9 ind/ha près), les crinoïdes (à 7 ind/ha près), les astérides (à 2 ind/ha près), les ophiures, les polychètes, les mollusques, les arthropodes, les ascidies et les poissons conservent les mêmes estimations selon les deux méthodes d'exploration photographique. Et comme les deux séries de surfaces analysées diffèrent d'un facteur 1,5 on propose d'utiliser à buts comparatifs avec les données de NIXO 45 que les densités vues par un objectif de 50 mm pour des surfaces de faciès similaires.

Cette prédominance des échinodermes sur la surface totale de photographies prises avec un objectif de 50 mm se démarque des résultats observés sur le site de NIXO 45 mais rappelle néanmoins ceux observés sur les faciès A 30 % et C⁺ 30 % du site de NIXO 41. Or cette prédominance des échinodermes n'est pas causée par une surabondance d'ophiures comme sur NIXO 41 mais par une abondance d'holothuries et d'échinides dont les prévalences respectives

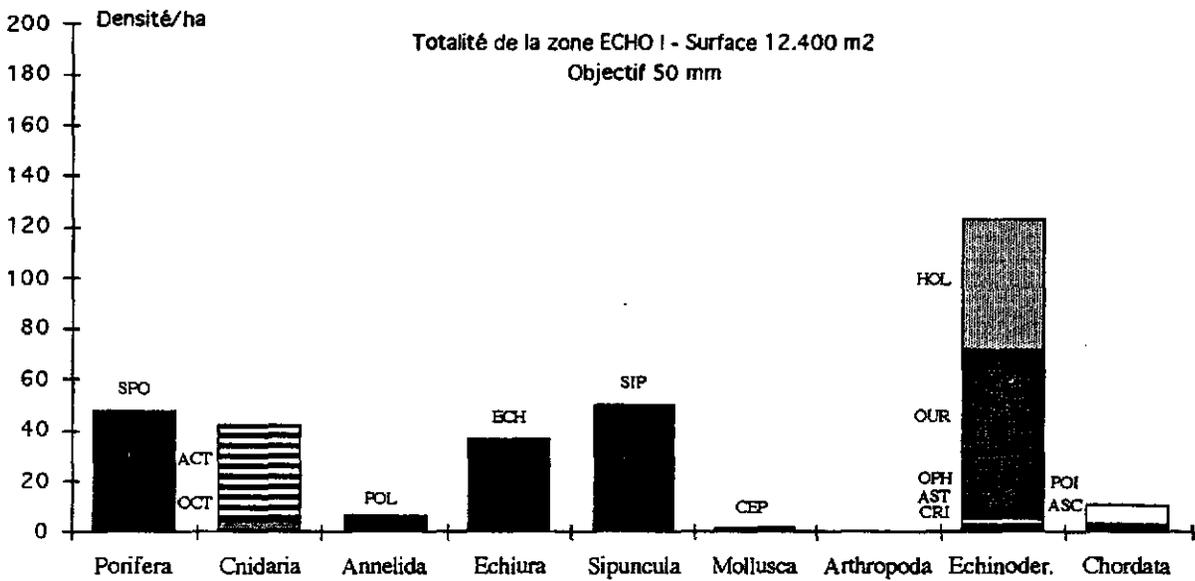
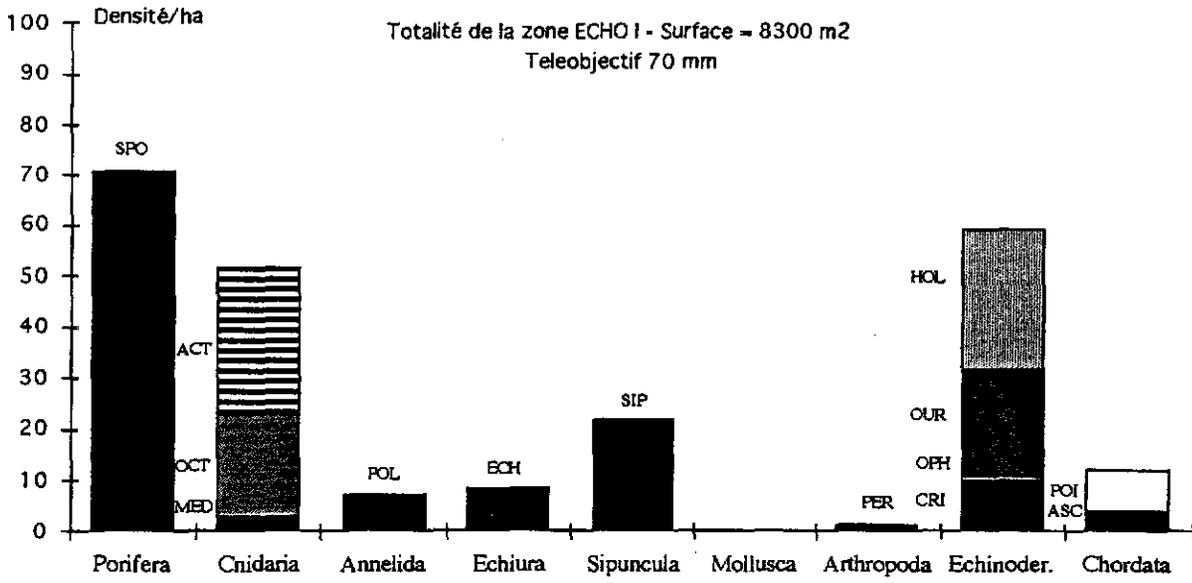


Fig. 96. Représentation graphique des abondances des taxons, classés par embranchements, observés par le Deep Tow sur la totalité du site d'ECHO 1. Deux types d'objectifs ont été utilisés : un téléobjectif (70 mm) et un objectif de 50 mm.

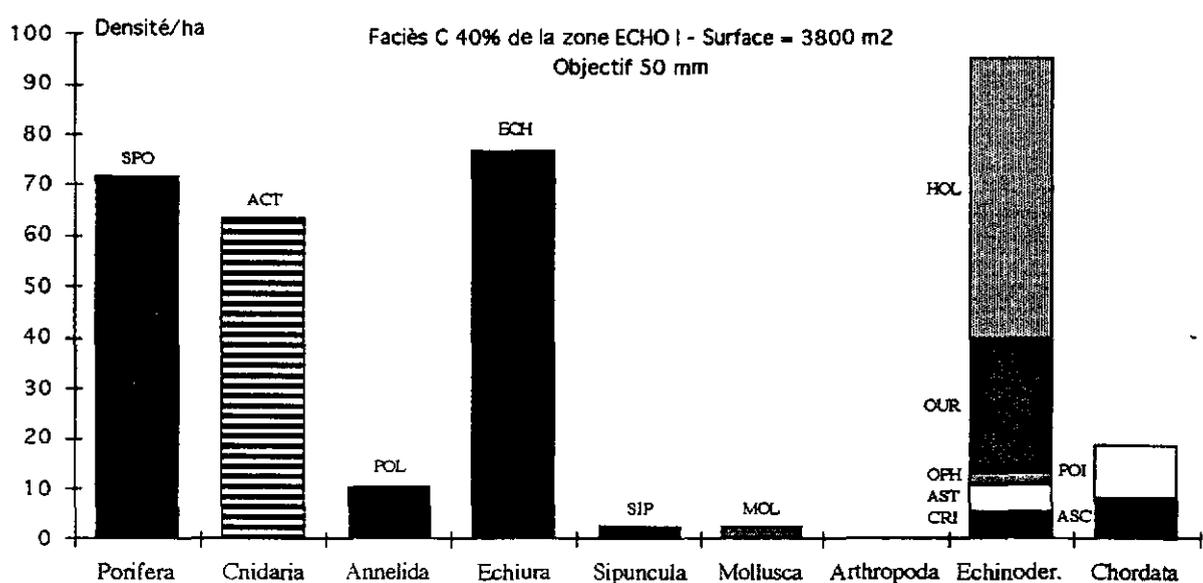
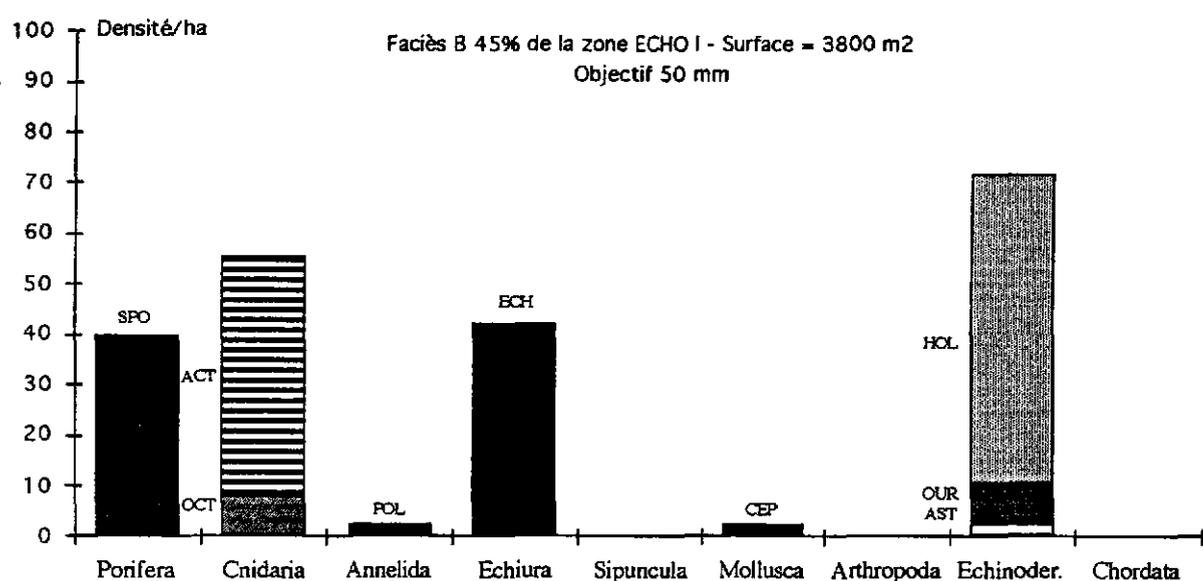
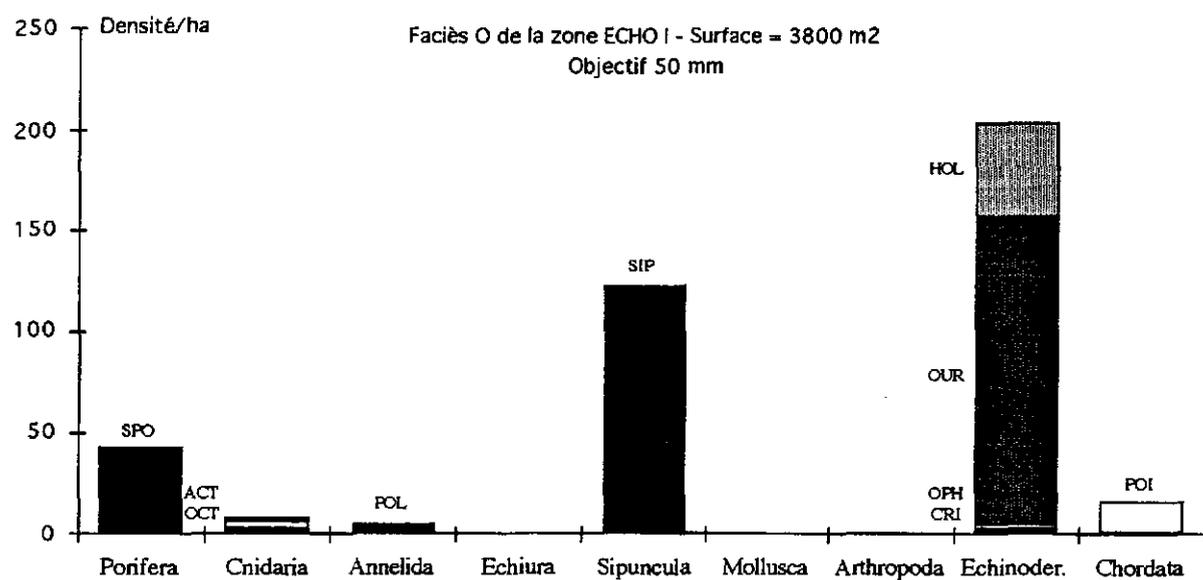


Fig. 97. Représentation graphique des abondances des taxons, classés par embranchements, observés par le Deep Tow pour les 3 faciès du site d'ECHO 1. étudiés au travers d'un objectif de 50 mm. du site d'ECHO 1.

varient en fonction des faciès. On note aussi une population importante de sipunculien (50 ind/ha) et d'échiuriens détectés grâce aux formes particulières de leur bioperturbation.

La figure 97 illustre la variation de la composition faunistique, observée au travers d'un objectif de 50 mm, pour les faciès O, B 45 % et C 40 %.

On observe sur les 3 faciès la même prédominance des échinodermes avec une majorité d'échinides sur le faciès O et d'holothuries sur les deux autres faciès. Les populations de spongiaires, d'actinies, de polychètes, d'échiuriens et de cordés sont plus abondantes sur le faciès C 40 % composé de sédiments anciens.

Le faciès O de sédiments anciens est caractérisé par une densité élevée d'échinodermes (204 ind/ha) à majorité d'échinides dont c'est l'habitat préférentiel (151 ind/ha) ainsi que d'une population relativement importante de sipunculien (122 ind/ha) et de poissons (16 ind/ha). Le faciès O homologue du site de NIXO 45 a une densité plus faible d'échinodermes (114 ind/ha) composés en parts plus égales d'échinides (34 ind/ha), d'holothuries (45 ind/ha) et de crinoïdes (26 ind/ha). Par contre les populations des échiuriens (0 ind/ha) des deux sites sont similaires ainsi que celles des holothuries, des mollusques et des poissons à 2 ind/ha près.

Le faciès B 45 % à sédiments anciens est constitué principalement d'échinodermes (72 ind/ha) avec une majorité d'holothuries (61 ind/ha), de cnidaires (56 ind/ha dont 48 ind/ha sont des actinies), d'échiuriens (42 ind/ha) et de spongiaires (40 ind/ha). Ce faciès a des populations similaires d'astérides, d'holothuries, de sipunculien, d'ascidies, de céphalopodes et d'échinides (à 3 ind/ha près) avec le faciès homologue à sédiments récents. Tandis que le faciès B 45 % à sédiments anciens partage approximativement les mêmes densités de populations des spongiaires du faciès B 50 % à sédiments récents du site de NIXO 45 ainsi que du faciès B 35 % du site de NIXO 41.

Le faciès C 40 % à sédiments anciens abrite principalement des échinodermes (96 ind/ha) comprenant une majorité d'holothuries (56 ind/ha). Ce faciès est l'habitat préférentiel des échiuriens (77 ind/ha), des spongiaires (72 ind/ha), des actinies (64 ind/ha), des ascidies (8 ind/ha) et des polychètes (11 ind/ha). Les densités de populations de crinoïdes, d'astérides, de sipunculien et de mollusques sont similaires à 3 ind/ha près à leurs homologues du faciès C⁺ 40 % de NIXO 45.

La composition faunistique des 3 faciès étudiés classée par groupes trophiques et fonctionnels est représentée sur la figure 98.

On note que les détritivores, par l'abondance des sipunculien, des échinides et des échiuriens, sont prédominants sur tous les faciès. Ce groupe trophique abonde plus particulièrement

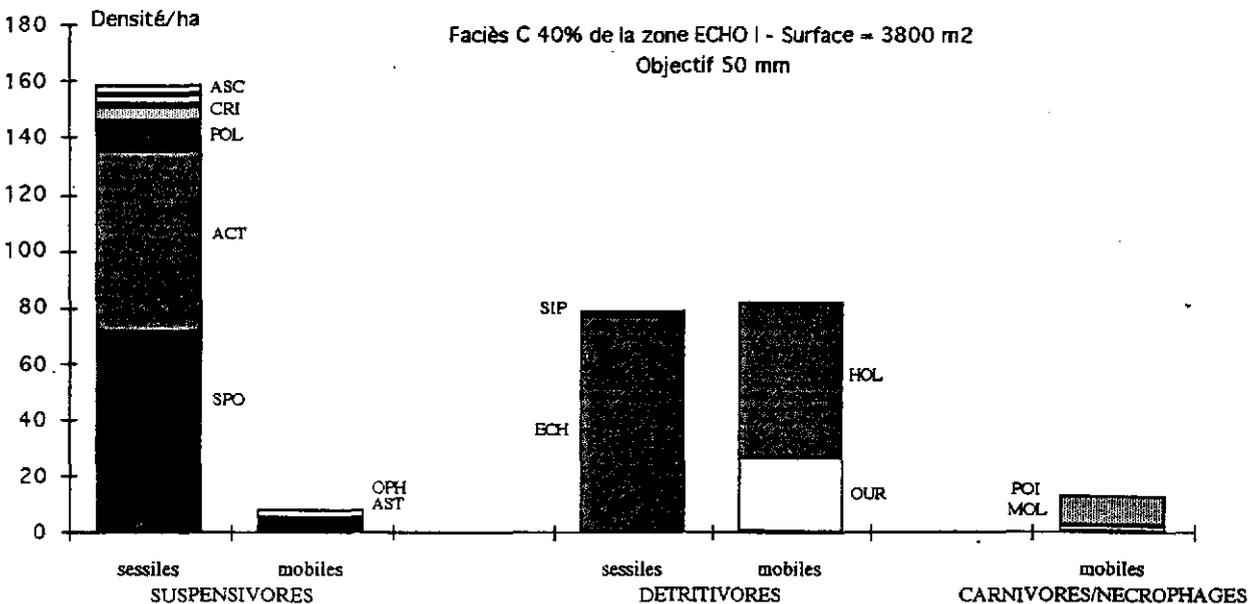
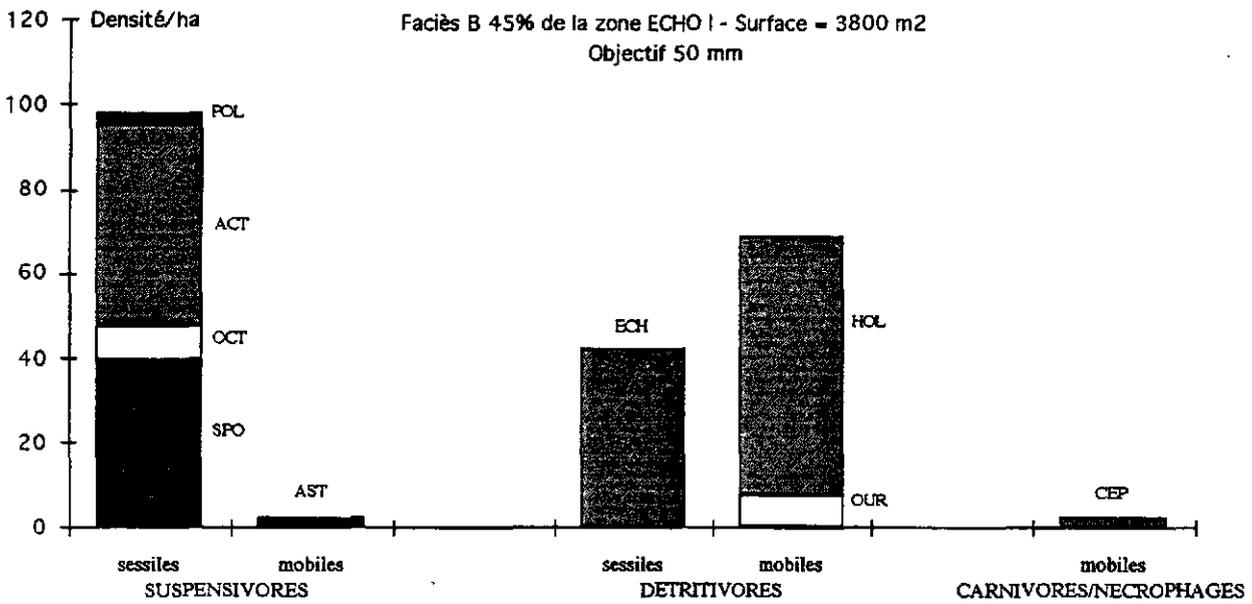
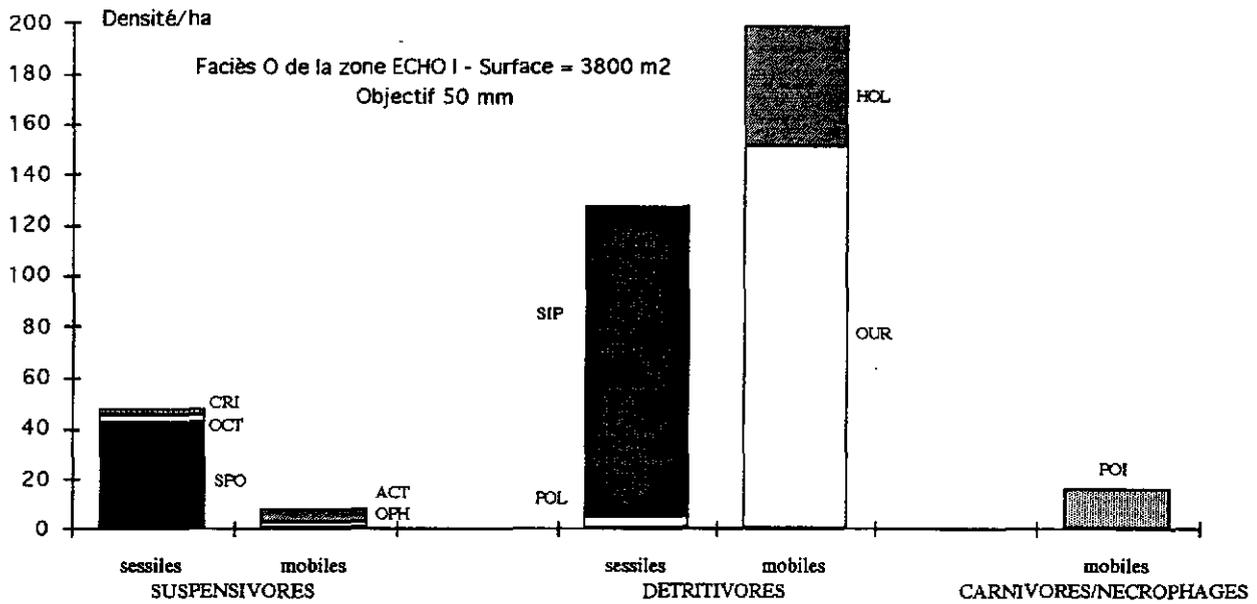


Fig. 98. Représentation graphique des abondances et des compositions faunistiques des taxons, classés par groupes trophiques et fonctionnels, observés par le Deep Tow pour les 3 faciès du site d'ECHO 1 étudiés au travers d'un objectif de 50 mm.

sur le faciès O à sédiments anciens (326 ind/ha). Les suspensivores sont plus nombreux sur le faciès C⁺ 40 %. Ces résultats diffèrent de ceux observés sur des faciès homologues de NIXO 45 et 41 (figures 77,78 et 93).

Afin de vérifier l'effet de l'échelle d'observation sur l'estimation de la composition faunistique d'un même parcours, on propose d'examiner les résultats du dépouillement des photographies prises avec un téléobjectif de 70 mm (figure 99).

L'ordre de dominance des abondances change en faveur des spongiaires dont les habitats préférentiels semblent être les faciès à sédiments anciens C⁺40 % et O où les densités culminent respectivement à 96 ind/ha et 92 ind/ha. C'est aussi sur le faciès O qu'abondent les octocoralliaires (44 ind/ha). Les échinodermes par contre ont des densités avoisinant (96 ind/ha) celles des spongiaires sur leur habitat préférentiel, le faciès C⁺ 40 %. Des actinies n'ont été observées que sur les deux faciès nodulifères et plus particulièrement sur le faciès B 45 %.

En comparant les figures 97 et 99 se rapportant aux deux objectifs différents, on constate que la composition faunistique de chaque faciès est différente selon l'objectif utilisé. Les caractéristiques faunistiques au sein de chaque faciès sont les suivantes :

Le faciès O à sédiments anciens observé au travers d'un téléobjectif abrite une nette majorité de spongiaires (96 ind/ha) et de sipunculiens (64 ind/ha) alors que la population de cnidaires tend à égaler celle des octocoralliaires (44 ind/ha). Ce même faciès photographiquement échantillonné au travers d'un objectif de 50 mm inverse l'ordre de dominance des abondances en étant composé principalement d'échinodermes dont 73 % sont des échinides. Ces organismes sont en effet près de 10 fois plus nombreux que leurs homologues dénombrés sur les surfaces échantillonnées au téléobjectif. Néanmoins, indépendamment de la différence des échelles d'observation, les sipunculiens et les polychètes sédentaires conservent les mêmes densités de population. De plus dans les deux cas les sipunculiens prédominent préférentiellement sur ce faciès.

Le faciès B 45 % à sédiments anciens échantillonné au téléobjectif montre une dominance des cnidaires (64 ind/ha) sur les échinodermes (44ind/ha) et les spongiaires (36 ind/ha). Le faciès homologue examiné au travers d'un objectif de 50 mm conserve les mêmes densités d'actinies mais des densités approximativement doubles pour les spongiaires et les holothuries ainsi que pour la totalité des échinodermes. Quant aux échiuriens leur population est augmentée d'un facteur de 3,5.

Le faciès C 40 % à sédiments anciens parcouru au téléobjectif est caractérisé par une abondance quasi équivalente (à 4 ind/ha près) des échinodermes et des spongiaires (96 ind/ha). Le faciès homologue examiné avec un objectif de 50 mm abrite une population d'échinodermes de

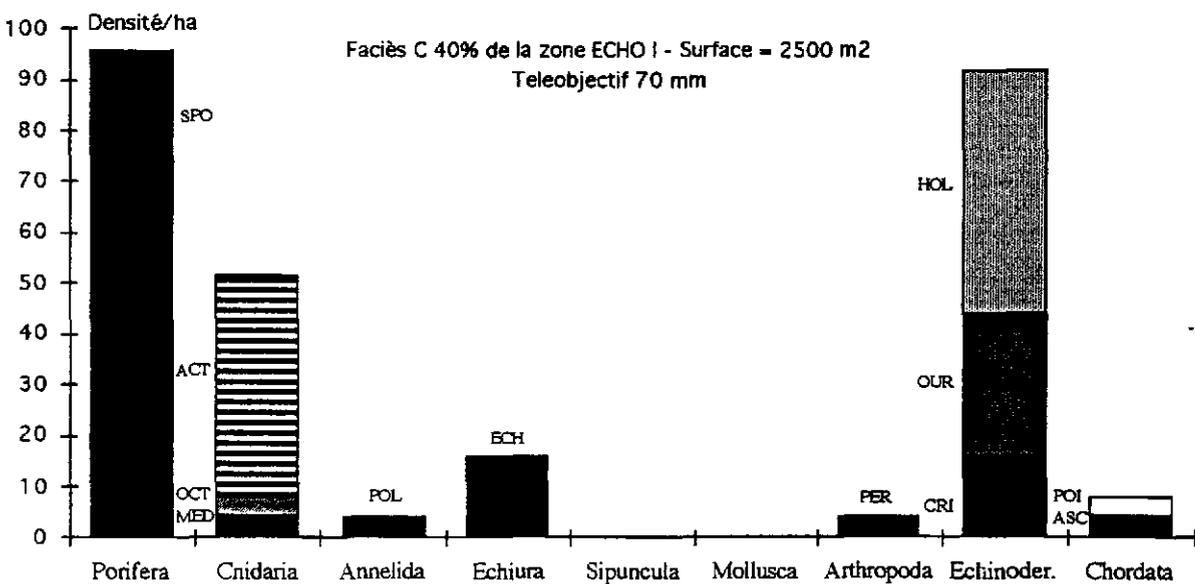
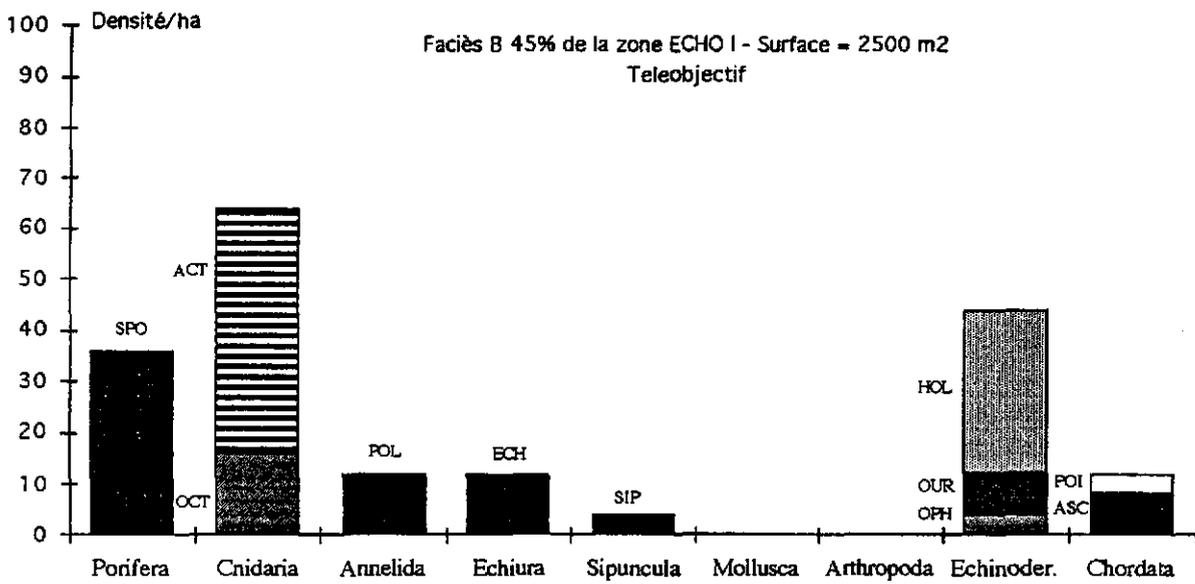
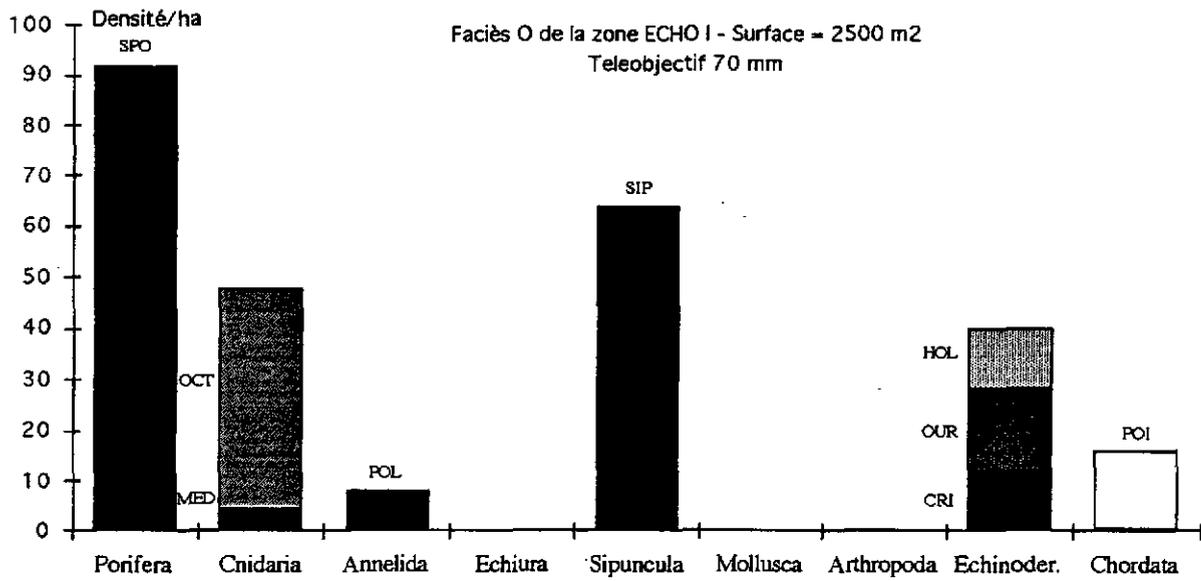


Fig. 99. Représentation graphique des abondances des taxons, classés par embranchements, observés par le Deep Tow pour les 3 faciès du site d'ECHO I. étudiés au travers d'un téléobjectif de 70 mm.

même densité à 4 ind/ha près ainsi que des densités 1,2 fois plus élevées d'actinies, 2,3 fois plus élevées de cordés et jusqu'à 4,8 fois plus élevées pour les échiuriens dont c'est le faciès préférentiel.

Ainsi les habitats préférentiels conservés indépendamment des échelles différentes d'observation sont les suivants :

Le faciès C⁺ 40 % pour les spongiaires, les échiuriens et les crinoïdes.

Le faciès O pour les sipunculiens et les poissons.

Ces résultats concordent avec les grandes tendances faunistiques des faciès homologues du site d'étude de NIXO 45.

Composition faunistique en termes de groupes trophiques et fonctionnels

On propose de vérifier si l'ordre de prévalence des comportements trophiques et fonctionnels suit l'inversion de celui observé au niveau des embranchements prédominants sur les surfaces photographiées au téléobjectif.

La figure 100 illustre bien cette inversion par rapport aux photos prises avec un objectif de 50 mm. Ce sont les suspensivores qui prédominent sur les détritivores quel que soit le faciès. L'habitat préférentiel des suspensivores est le faciès C⁺40 % où ils prédominent avec une densité de 168 ind/ha. C'est sur ce même faciès qu'abondent préférentiellement les détritivores mobiles (80 ind/ha) alors que les détritivores sessiles préfèrent, tout comme les carnivores et les nécrophages, le faciès O (68 ind/ha).

Ces résultats concordent avec ceux des faciès homologues de NIXO 45 mise à part une abondance plus importante des détritivores mobiles sur les détritivores sessiles du faciès O. Rappelons aussi que les données prises par un objectif de 50 mm révèlent les mêmes préférences pour les suspensivores, les détritivores sessiles ainsi que les carnivores et les nécrophages alors que les détritivores mobiles préfèrent le faciès O.

Analyse quantitative à l'échelle des taxons observés

La composition faunistique est examinée à l'échelle des taxons en recherchant l'identité des taxons les plus abondants selon les deux échelles d'observation. La figure 101 montre

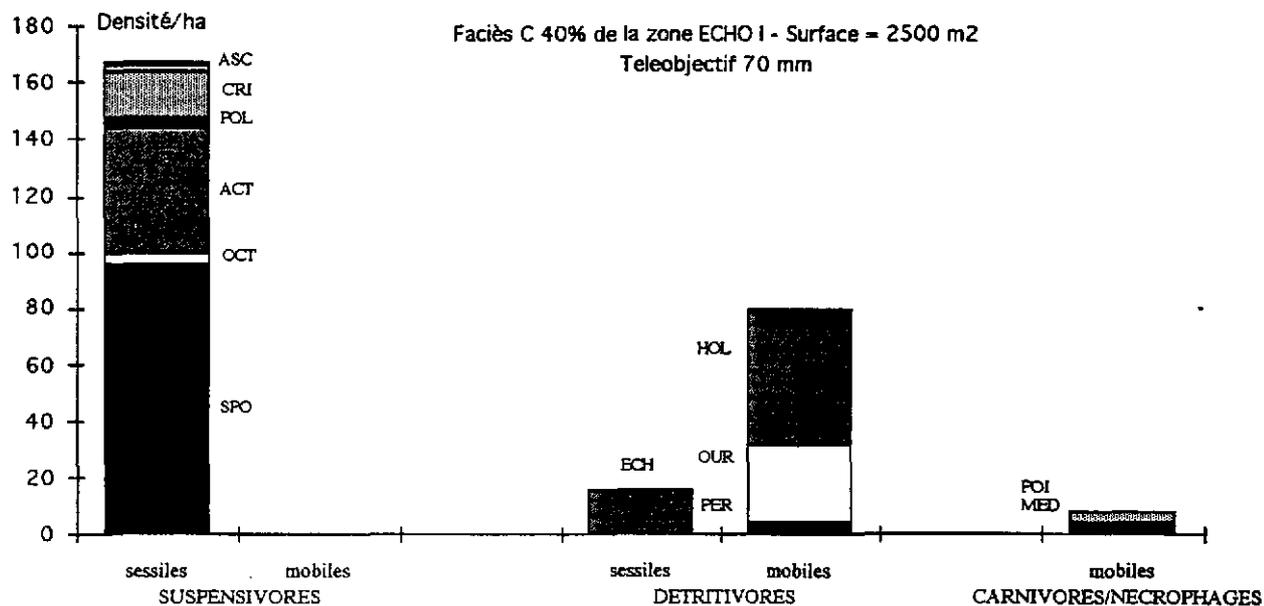
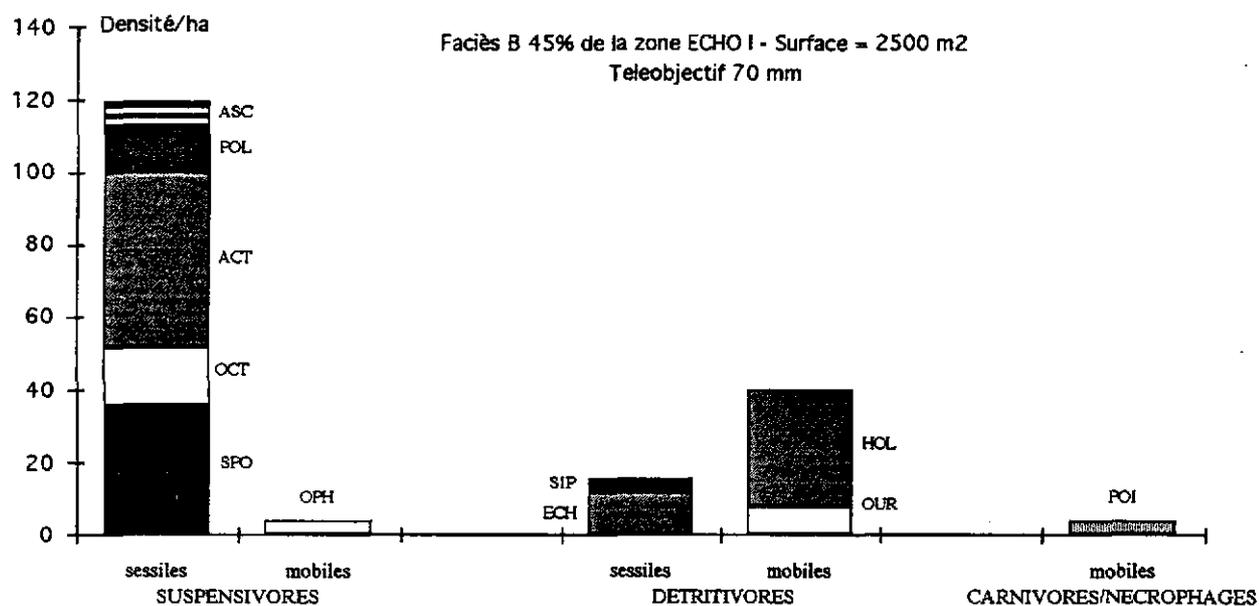
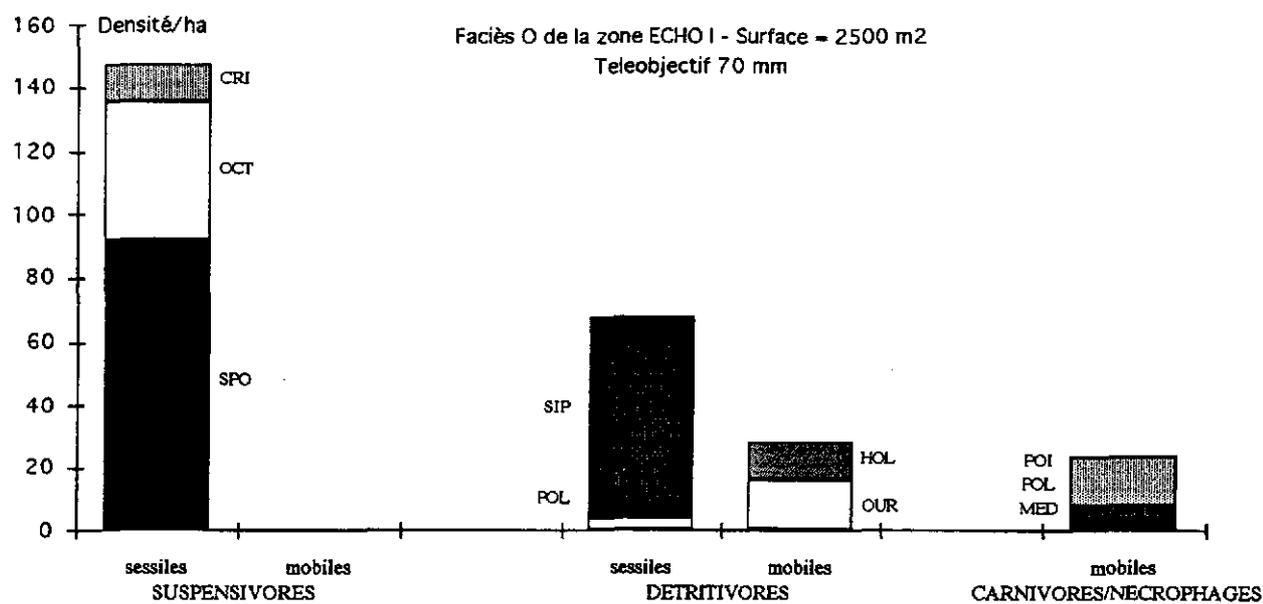


Fig. 100. Représentation graphique des abondances et des compositions faunistiques des taxons, classés par groupes trophiques et fonctionnels, observés par le Deep Tow pour les 3 faciès du site d'ECHO 1 étudiés au travers d'un téléobjectif de 70 mm.

que mises à part les actinies *?Sincyonis tuberculata* (ACT 6), les taxons qui prédominent dans chacun des cas ne sont pas les mêmes ou ne respectent pas le même ordre d'abondance.

Les surfaces analysées au travers d'un objectif de 50 mm, abondent principalement en formes de bioturbation laissées par des organismes fouisseurs détritvovres tels des échinides irréguliers de la famille des Aeropsidés (OUR 2), des sipunculiens de la famille des Sipunculidés ou des Golfingiés (SIP 1) et par des échiuriens de la famille des Bonellidés (ECH 1).

A la surface des sédiments, on observe des assemblages faunistiques où prédominent des actinies suspensivores sessiles *?Sincyonis tuberculata* (ACT 6), des spongiaires Hexactinellides incertae sedis en forme d'anneau (SPO 1), des Hexactinellides de la famille des Hyalonematidés (SPO14), des Polymastiés (SPO 27), des Euretés *?Eurete erectum* (SPO 11), des Hyalonematidés du genre *?Hyalonema* (SPO 15), des octocoralliaires de la famille des Plumularidés (OCT 1) et des polychètes incertae sedis aux longs tubes contorsionnés (POL 9).

Les échinodermes détritvovres sont des échinides *?Plesiodiadema globulosum* (OUR 1) et des holothuries membres des Synallactidés, *?Synallactes profundus* (HOL 2), *?Meseres macdonaldi* (HOL 8), *?Mesothuria murrayi*. (HOL 9), *?Synallactes aenigma* (HOL 1), et des membres des Elpidiidés, *?Pentagone gracilis* (HOL 12), *?Amperima rosea* (HOL 13) et des Deimatidés *?Orphnurgus* (HOL 3).

Le seul carnivore mobile est un poisson ophidiidé (POI 2).

Les taxons suivants sont aussi parmi les 20 taxons les plus abondants du site de NIXO 45 (figure 79) : *?Sincyonis tuberculata* (ACT 6), des octocoralliaires de la famille des Plumularidés (OCT 1), des spongiaires du genre *?Hyalonema* (SPO 15), *?Plesiodiadema globulosum* (OUR 1), *?Mesothuria murrayi* (HOL 9), des polychètes incertae sedis aux longs tubes contorsionnés (POL 9). On reconnaît aussi certains taxons parmi les plus abondants de NIXO 41 tels : *?Sincyonis tuberculata* (ACT 6), des échiuriens *?Jacobia basteini* (ECH 1), des spongiaires des genres *?Pheronema* (SPO 14), *?Hyalonema* (SPO 15), des échinides *?Plesiodiadema globulosum* (OUR 1), des polychètes incertae sedis aux longs tubes contorsionnés (POL 9) et des holothuries *?Synallactes aenigma* (HOL 1), *?Synallactes profundus* (HOL 2), *?Mesothuria murrayi* (HOL 9).

On reconnaît sur les surfaces échantillonnées au téléobjectif la plupart des taxons observés avec un objectif de 50 mm mais dans un ordre d'abondance différent. En effet, vont prédominer : des Polymastiés (SPO 27), des actinies *?Sincyonis tuberculata* (ACT 6), des sipunculiens de la famille des Sipunculidés ou des Golfingiés (SIP 1), des octocoralliaires de la famille des

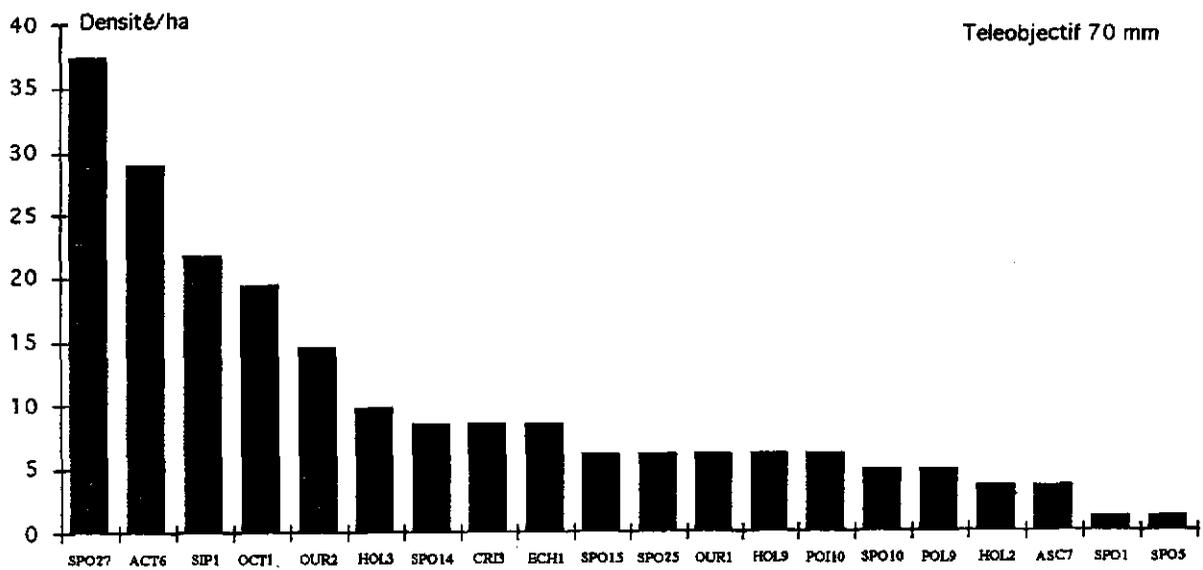
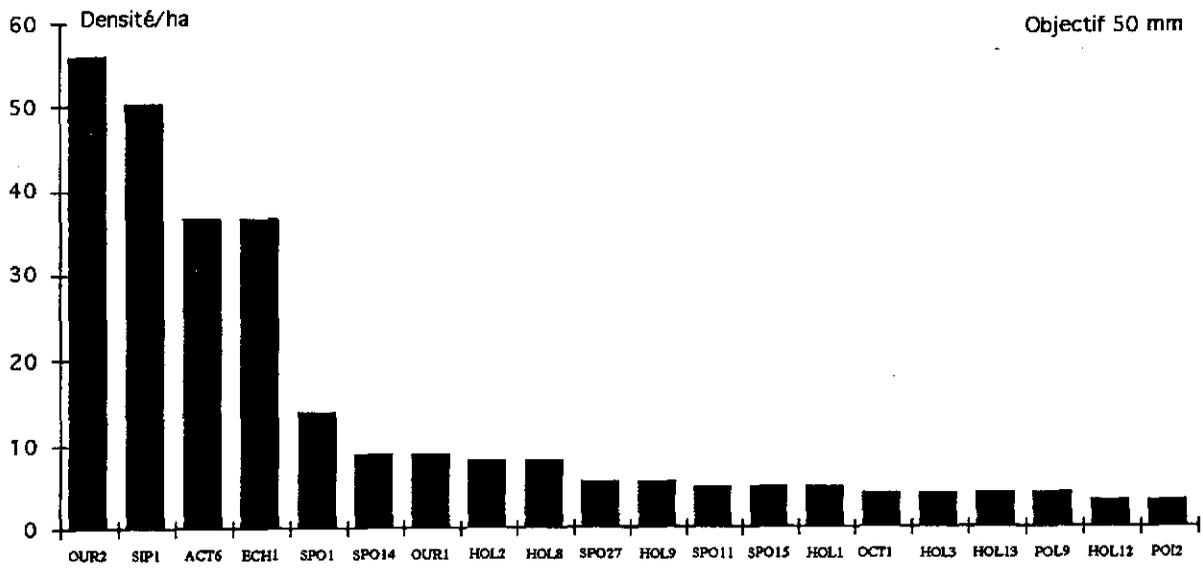


Fig. 101. Représentation graphique de la densité des taxons les plus abondants sur le site de d'ECHO 1 observés au travers d'un objectif de 50 mm et d'un téléobjectif (70 mm).

Plumularidés (OCT 1), des organismes fousseurs détritvovres tels des échinides irréguliers de la famille des Aeropsidés (OUR 2) et des Deimatidés ?*Orphnurgus* (HOL 3).

Les taxons qui abondent exclusivement, à l'échelle d'observation du téléobjectif, sont des suspensivovres sessiles, des crinoïdes fixés du genre ?*Ptilocrinus* (CRI 3) qui font aussi partie des 20 taxons les plus abondants du site de NIXO 45, des poissons du genre *Ipnops* (POI 10), des Demosponges du genre ?*Chondrocladia* (SPO 10), des Hexactinellides de la famille des Rossellidés (SPO 5) et des ascidies composées incertae sedis (ASC 7). Ces taxons sont d'ordinaire (avec un objectif de 50 mm) difficiles à discerner sur un substrat nodulifère.

Distribution des différentes holothuries au sein des faciès étudiés

Afin de détecter la variabilité des distributions à l'échelle taxinomique et l'existence éventuelle d'habitats préférentiels au sein des faciès O, B 45 % et C⁺ 40 % de sédiments anciens, on propose de suivre, sur les figures 102 et 103, la distribution des abondances des différentes holothuries observées sur le site d'ECHO 1 en fonction des deux échelles d'observation.

Les figures 102 et 103 illustrent l'existence de préférenda pour certaines caractéristiques édaphiques. La description de ces faciès est la suivante :

Le faciès O à sédiments anciens, indépendamment de l'échelle d'observation, abrite préférentiellement des Synallactidés ?*Meseres murrayi* (HOL 8) abondant de 19 ind/ha sur les surfaces vues au travers de l'objectif de 50 mm et de 4 ind/ha au téléobjectif. Deux taxons semblent être exclusifs de ce faciès : des Deimatidés ?*Deima validum*. (HOL 5) détectées au travers de l'objectif de 50 mm et des ?*Psychropotes verrucosa* (HOL 23) vues au téléobjectif. Ces préférenda ne concordent pas avec ceux exprimés sur le site de Nixo 45, portant plutôt sur des faciès non représentés sur les surfaces étudiées d'ECHO 1, C⁺ 10 % pour ?*Psychropotes verrucosa* , C⁺ 20 % pour ?*Meseres murrayi* et B 40 % pour ?*Deima validum*. Ces résultats ne vérifient pas non plus ceux du site de NIXO 41 où ces taxons n'ont pas été recensés sauf ?*Deima validum*, un des taxons exclusifs du faciès A 30 %.

Le faciès B 45 % à sédiments anciens, indépendamment de l'échelle d'observation, abrite préférentiellement des Laetmogonidés ?*Psychronaetes hanseni* (HOL 21), des Psychropotidés ?*Psychropotes longicauda* (HOL 17) et des Synallactidés ?*Mesothuria murrayi* (HOL 9). Des ?*Synallactes profundi* (HOL 2) avec une densité de 13 ind/ha, ?*Orphnurgus* (HOL 3) avec 11 ind/ha, ?*Benthodytes sp.* (HOL 6) et les taxons exclusifs ?*Paelopatides sp.* (HOL 22) abondent plus particulièrement sur ce faciès examiné au travers d'un objectif de 50 mm. Ces observations ne

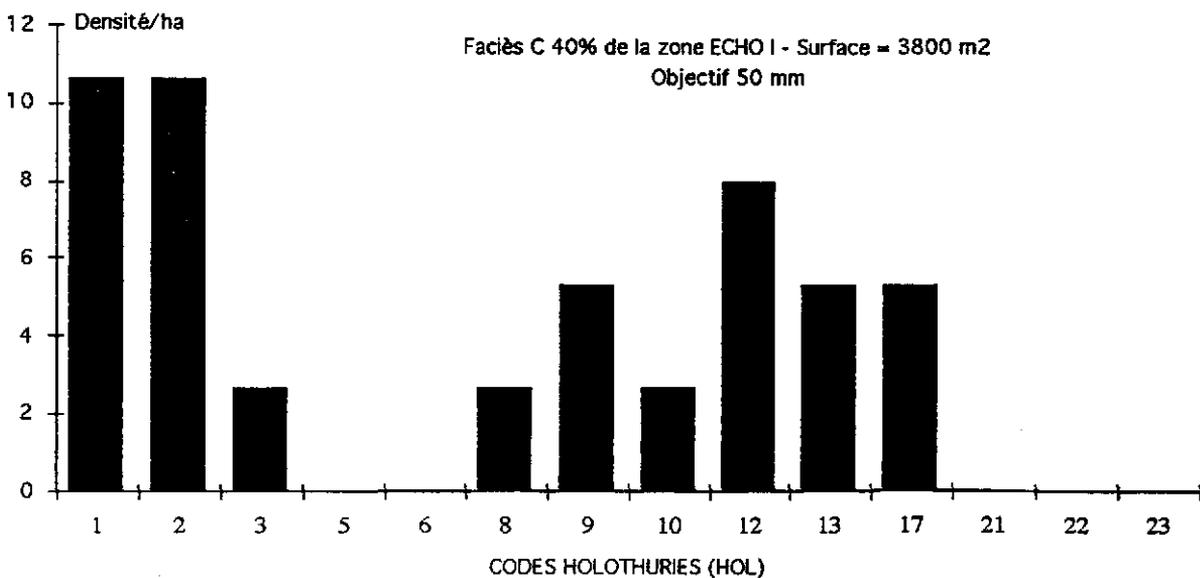
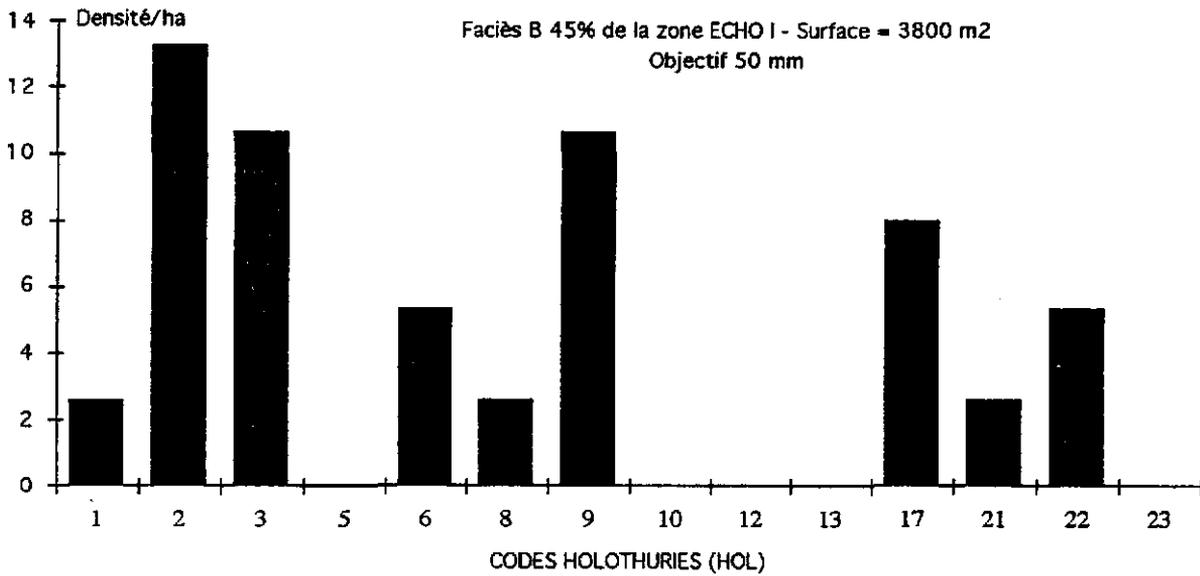
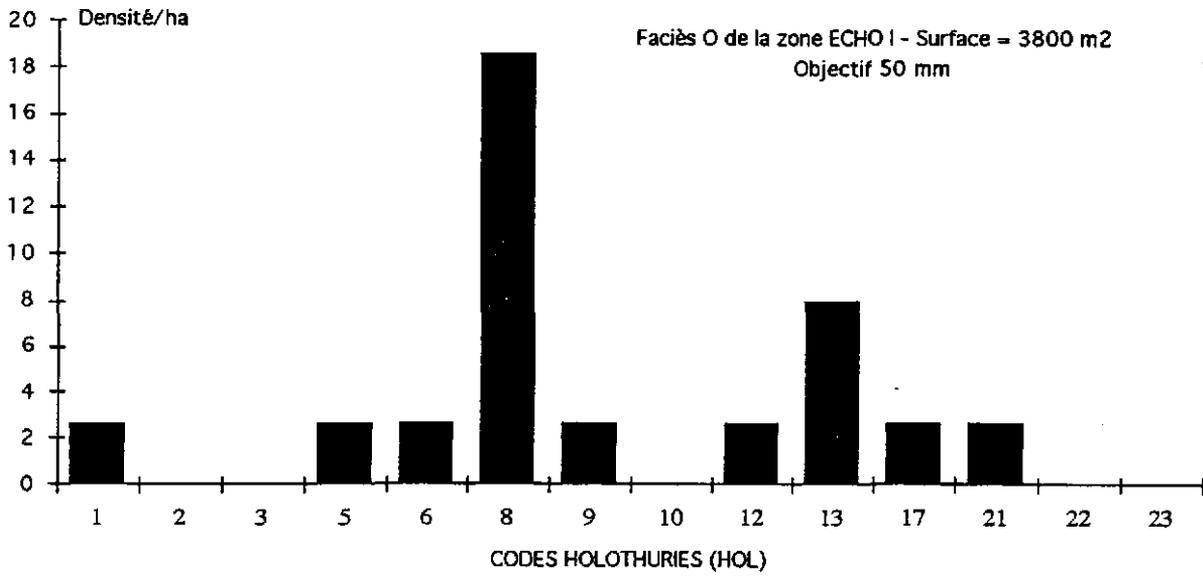


Fig. 102. Représentation graphique de la distribution des abondances observées par les holothuries au sein des faciès étudiés d'ECHO 1. Surfaces analysées au travers d'un objectif de 50 mm.

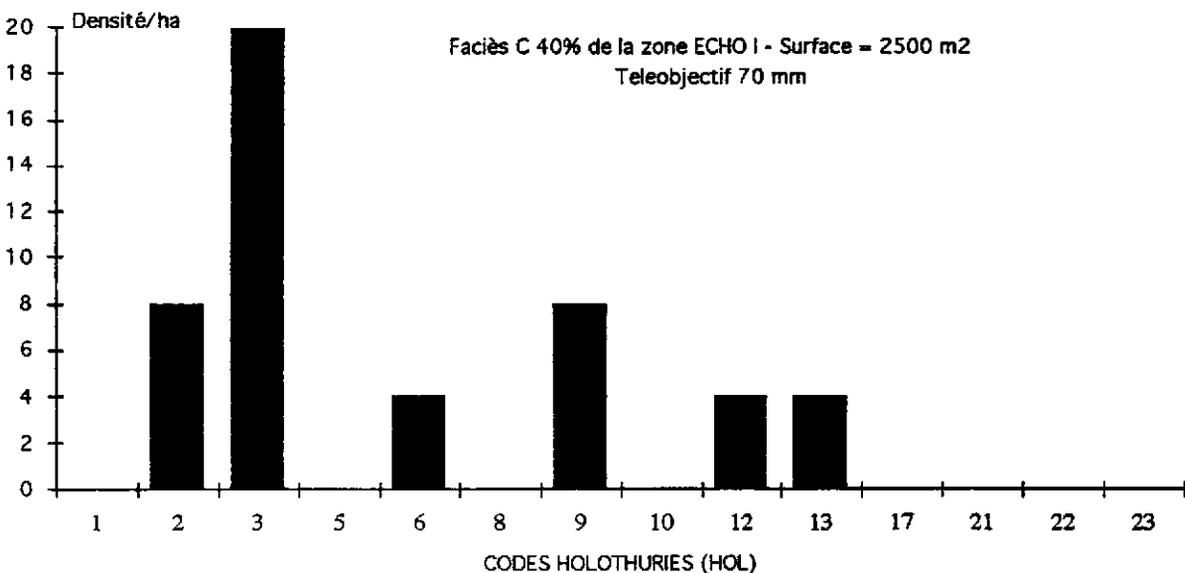
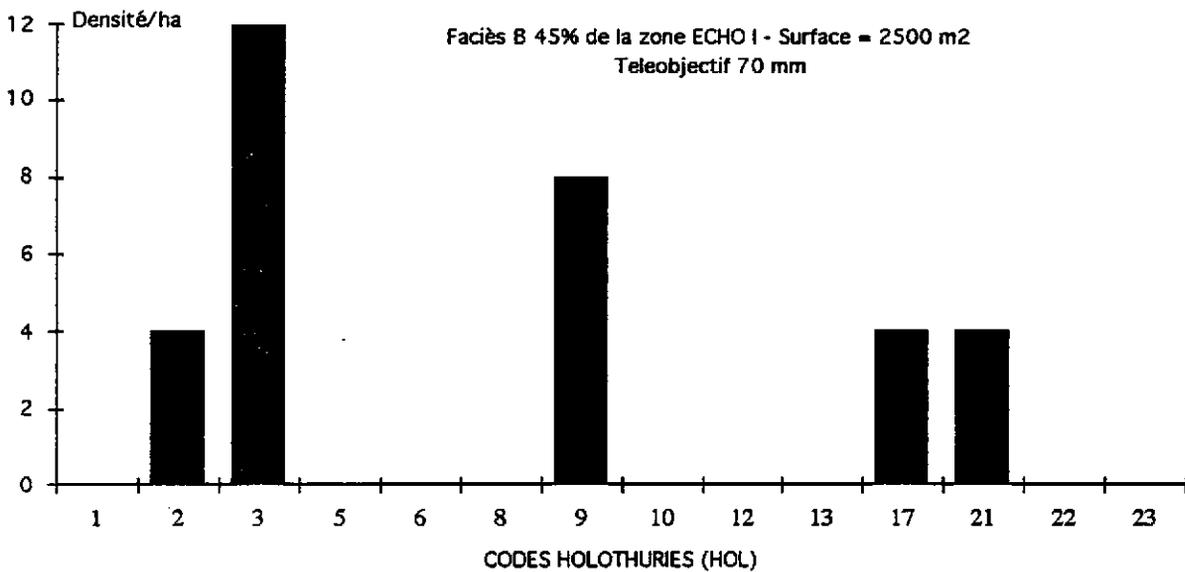
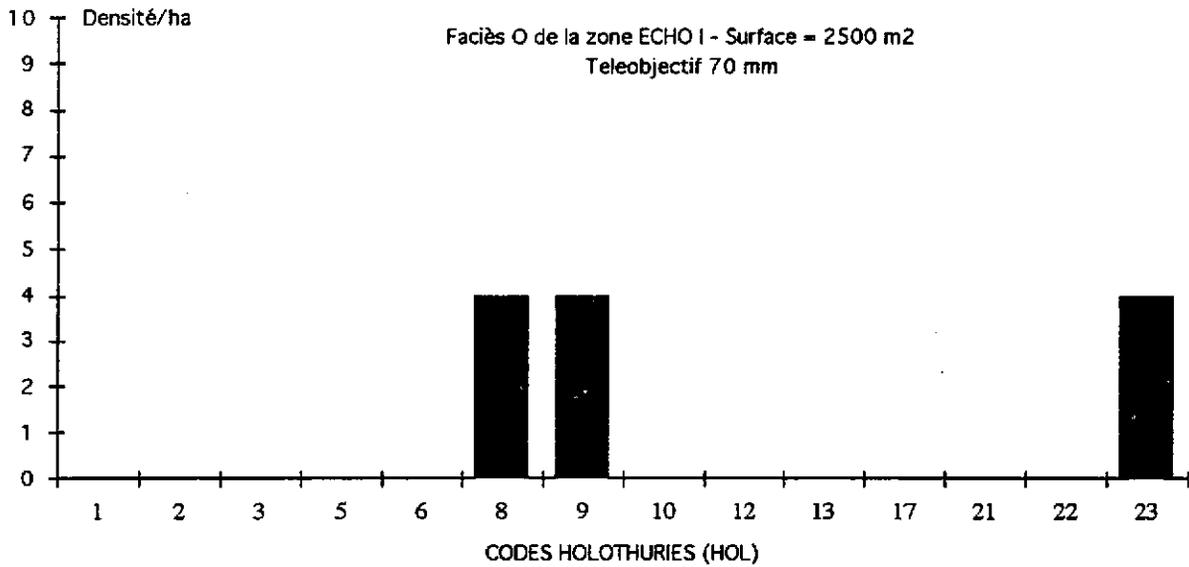


Fig. 103. Représentation graphique de la distribution des abondances observées par les holothuries au sein des faciès étudiés d'ECHO 1. Surfaces analysées au travers d'un téléobjectif de 70 mm.

sont pas vérifiées sur le site de NIXO 45, elles le sont par contre sur celui de NIXO 41 pour *?Psychronaetes hansenii* et *?Paelopatides sp.*

Le faciès C⁺ 40 % à sédiments anciens, indépendamment de l'échelle d'observation, abrite préférentiellement des *?Peniagone gracilis* (HOL 12) qui sont exclusifs à ce faciès. D'autres holothuries pour la plupart membres des familles des Elpidiidae sont uniques à ce faciès examiné au travers d'un objectif de 50 mm comme, *?Peniagone papillata* (HOL 10) et au téléobjectif comme *?Amperima rosea* (HOL 13), *?Peniagone gracilis* (HOL 12), *?Benthodytes sp.*(HOL 6). Tandis que des *?Synallactes aenigma* (HOL 1) abondent préférentiellement à des densités de 11 ind/ha sur les photographies de ce faciès vues avec un objectif de 50 mm, *?Synallactes profundii* (HOL 2) avec 11 ind/ha et *?Orphnurgus* (HOL 3) avec 20 ind/ha au téléobjectif. Ces observations sont vérifiées sur le site de NIXO 45 pour le taxon exclusif *?Orphnurgus* et pour des holothuries du genre *?Benthodytes*. Par contre, aucun de ces résultats n'est observé sur le site de NIXO 41.

Estimation des biomasses sur les différents sites d'étude

Les biomasses de la mégafaune observée sur les trois sites d'études (NIXO 45, NIXO 41 et Echo 1) sont estimées à partir des valeurs de poids frais unitaires moyens (Mahaut, 1991). En se référant aux données de Vinogradov (1953), ces poids frais sont transformés en poids de matière organique, connaissant la teneur en eau de chaque organisme. Le poids de carbone organique est considéré par Salonen et al. (1976) comme équivalent à 51,8 % du poids de la matière organique sèche.

L'évaluation de la biomasse (mgC/m^2) est fonction des densités des différents taxons et de leurs poids individuels moyens en mgC. Ne sont comparées ici que des ensembles faunistiques de même catégorie dimensionnelle, par conséquent, les poissons sont mis à part. Les estimations de biomasse représentées sur le tableau 23 sont calculées à partir des valeurs de densité et de poids individuel moyen exposés sur le tableau 22.

Les biomasses totales des assemblages des invertébrés mégabenthiques observés varient selon les différents sites étudiés : Celle de NIXO 45 est 1,8 fois moins importante que celle de NIXO 41 qui elle-même est 6,2 fois supérieure à celle d'Echo 1 (au téléobjectif). L'analyse des contributions qu'apportent les composants faunistiques à la biomasse totale renseigne sur les différences des biomasses sur chaque site d'étude. Ces données de biomasse, regroupées par groupes trophiques, sont représentées sous forme de pourcentages sur les figures 104 et 105.

Tableau 22. Estimations des poids individuels et des densités des différents taxons observés sur les 3 sites d'étude.

Taxons	Poids individuel (mgC)	Densités (individus $10^{-4}/m^2$)			
		Nixo 45	Nixo 41	Echo I	
				70 mm	50 mm
<i>Profondeurs moyennes (m)</i>		4950	4850	4500	4500
Spongiaires	3885	56	43	71	48
Cnidaires Octocoralliaires	260	105	1	20	4
Cnidaires Hexacoralliaires	23078	135	267	29	38
Echinodermes Crinoïdes	64	61	5	10	2
Echinodermes Astérides	2672	6	5	0	2
Echinodermes Ophiurides	128	13	178	1	2
Echinodermes Holothuries	4180	64	94	28	52
Echinodermes Echinides	710	36	83	20	65
Mollusques Céphalopodes	55685	0	1	0	1
Echiura	1000	2	12	8	37
Arthropodes Décapodes	3272	4	1	0	0
Cordés Tuniciers	10	0	1	4	2
<i>Densité totale des invertébrés mégabenthiques</i>		489	693	191	253
Cordés Poissons	138900	9	5	8	8
<i>Densité totale de la mégafaune</i>		498	698	199	261

Tableau 23. Estimations des biomasses (mgC/m^2) des différents taxons observés sur les 3 sites d'étude.

Taxons	Biomasses (mgC/m^2)			
	Nixo 45	Nixo 41	Echo I	
			70 mm	50 mm
<i>Profondeurs moyennes (m)</i>	4950	4850	4500	4500
Spongiaires	22	17	28	19
Cnidaires	3	0	0,5	0,1
Octocoralliaires				
Cnidaires	311	615	67	88
Hexacoralliaires				
Echinodermes	0,4	0	1	0
Crinoïdes				
Echinodermes	1,6	1	0	1
Astérides				
Echinodermes	0,2	2	0	0
Ophiurides				
Echinodermes	27	39	12	22
Holothuries				
Echinodermes	3	6	1,5	5
Echinides				
Mollusques	0,8	7	0	5
Céphalopodes				
Echiura	0,2	1	1	4
Arthropodes	1	0	0	0
Décapodes				
Cordés	0	0	0	0
Tuniciers				
<i>Biomasse totale des invertébrés mégabenthiques</i>	385	691	111	144
Cordés	119	67	117	113
Poissons				
<i>Biomasse totale de la mégafaune</i>	504	758	228	257

NIXO 45 Biomasse totale = 385 mgC/m²
Surface = 71.100 m²

NIXO 41 Biomasse totale = 691 mgC/m²
Surface = 8335 m²

Carnivores Nécrophages

$\Sigma = 2 \text{ mgC/m}^2$

Poissons = 119 mg/m²

3% Cérianthaires



34% Céphalopodes

13% Scypho
et Hydroméduses

50% Décapodes

Détritivores

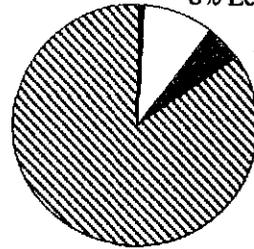
$\Sigma = 32 \text{ mgC/m}^2$

1% Echiuriens

8% Echinides

5% Astérides

86% Holothuries



1% Crinoïdes + Brisingides + Ophiurides

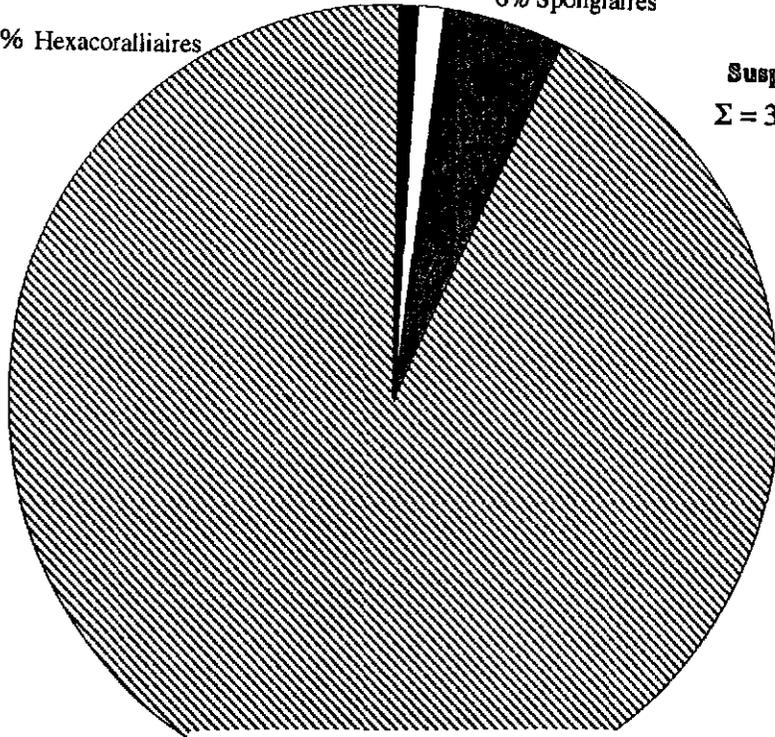
1% Octocoralliaires

6% Spongiaires

92% Hexacoralliaires

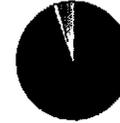
Suspensivores

$\Sigma = 351 \text{ mgC/m}^2$



1% Scypho
et Hydroméduses

5% Décapodes



94% Céphalopodes

Carnivores Nécrophages

$\Sigma = 7 \text{ mgC/m}^2$

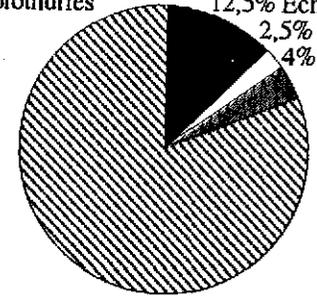
Poissons = 67 mgC/m²

81% Holothuries

12,5% Echiuriens

2,5% Echinides

4% Astérides



Détritivores

$\Sigma = 48 \text{ mgC/m}^2$

Suspensivores

$\Sigma = 636 \text{ mgC/m}^2$

1%

Crinoïdes + Octocoralliaires
+ Ophiurides

2%

Spongiaires

97 % Hexacoralliaires

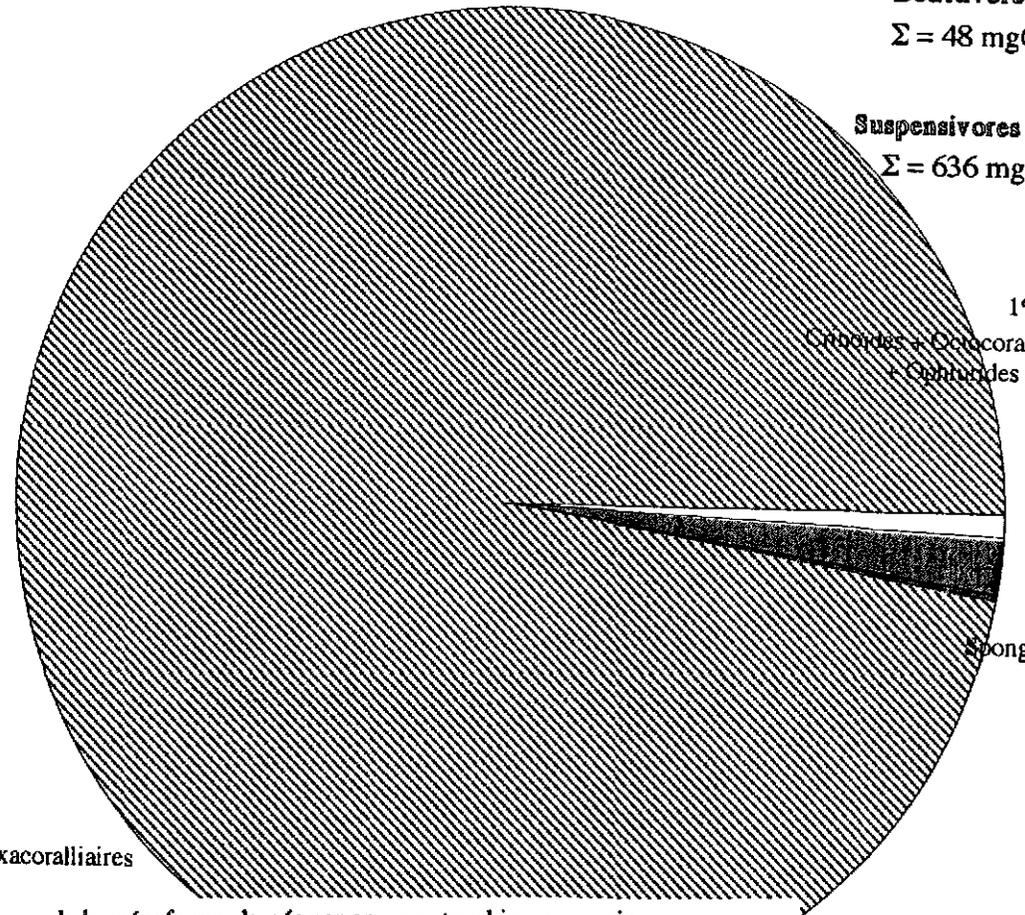


Fig. 104. Représentation graphique des estimations de biomasse de la mégafaune classée par groupes trophiques au sein des sites d'étude de Nixo 45 et 41. La composition faunistique est exprimée en pourcentages et les surfaces des cercles sont proportionnelles aux valeurs de biomasse.

ECHO I
70 mm

Biomasse totale = 111 mgC/m²
Surface = 8300 m²

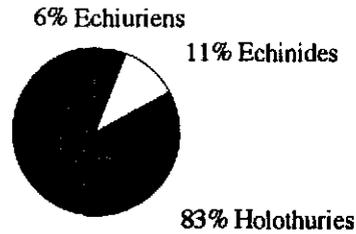
Carnivores Nécrophages

Carnivores invertébrés = 0,04 mgC/m²

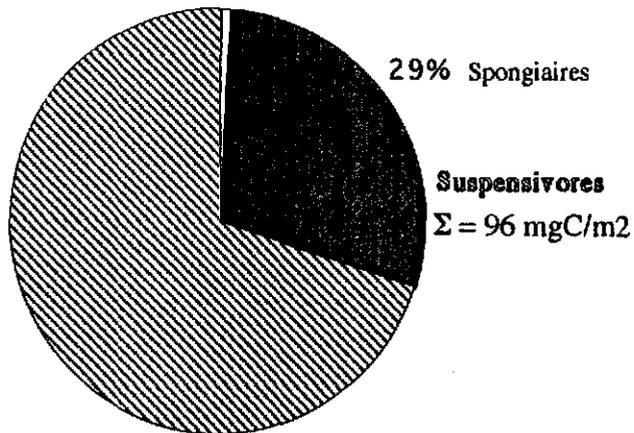
Poissons = 117 mgC/m²

Détritivores

Σ = 15 mgC/m²



1% Crinoïdes + Octocoralliaires + Ophiurides



70% Hexacoralliaires

Suspensivores

Σ = 96 mgC/m²

ECHO I
50 mm

Biomasse totale = 144 mgC/m²
Surface = 12.400 m²

Carnivores Nécrophages

Σ = 5 mgC/m²

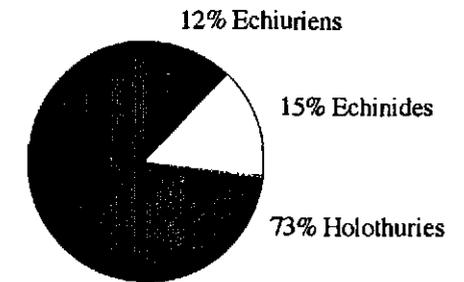
Poissons = 113 mgC/m²

100% Céphalopodes

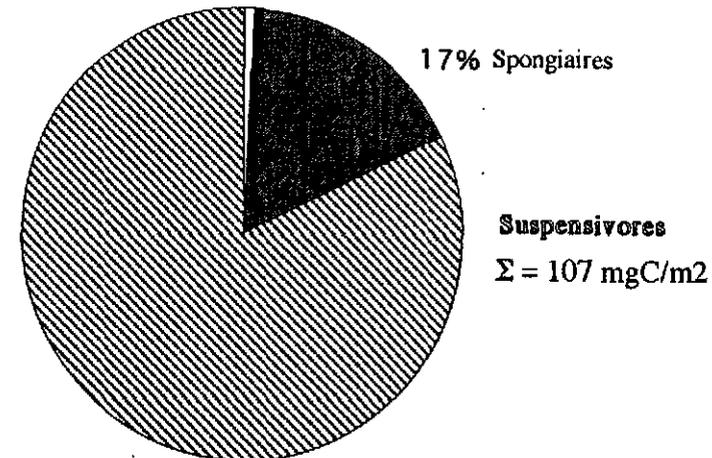


Détritivores

Σ = 32 mgC/m²



1% Crinoïdes + Brisingides + Octocoralliaires + Ophiurides



82% Hexacoralliaires

Suspensivores

Σ = 107 mgC/m²

Fig. 105. Représentation graphique des estimations de biomasse de la mégafaune classée par groupes trophiques au sein du site d'étude d'ECHO 1 analysé au travers des objectifs de 50 mm et de 70 mm. La composition faunistique est exprimée en pourcentages et les surfaces des cercles sont proportionnels aux valeurs de biomasse

Estimation des biomasses de la mégafaune sur les sites de NIXO 45 et de NIXO 41

Les figures 104 et 105 montrent qu'en matière de biomasse l'ordre de dominance des trois groupes trophiques respecte celui observé pour l'estimation des densités. En effet la biomasse que représente les suspensivores est plus importante que celle des détritivores, qui elle-même surclasse celle des carnivores. La biomasse des suspensivores du site de NIXO 45 (351 mgC/m^2) est environ 11 fois celle des détritivores (32 mgC/m^2) qui elle-même est 16 fois supérieure à celle des carnivores et des nécrophages (2 mgC/m^2). Les poissons, quant à eux, ont une biomasse estimée à 119 mgC/m^2 .

Si l'on compare ces données de biomasse à celles du site de NIXO 41, on découvre une biomasse totale presque deux fois plus importante que celle de NIXO 45. En effet, les biomasses des suspensivores, des détritivores et des carnivores sont respectivement environ 2; 1,5 et 3,5 fois plus importantes sur le site de NIXO 41.

Or bien que les estimations de biomasse soient rapportées à l'hectare, il faut tenir compte du fait que les abondances ont été estimées à partir de surfaces différentes (la surface totale de dépouillement de NIXO 45 est 8,5 fois plus grande que celle de NIXO 41) et que par conséquent les faciès étudiés sur le site de NIXO 45 ne sont pas tous représentés sur NIXO 41. Les comparaisons ne peuvent se faire qu'au sein de faciès homologues sur chacun des sites. Ainsi sur le site de NIXO 45, les biomasses de la faune observée sur les 3 faciès homologues de NIXO 41 sont estimées à 1225 mgC/m^2 avec 90,3% d'hexacoralliaires (en prenant le faciès B 40 % comme homologue du faciès A 30 %, trop peu représenté sur NIXO 45). Cette biomasse est (cette fois l'ordre de grandeur est inversé) 1,7 fois plus importante que celle observée sur NIXO 41.

Néanmoins les proportions entre les différents groupes trophiques au sein de NIXO 41 peuvent être révélatrices d'une certaine homogénéité des assemblages trophiques sur deux provinces nodulifères similaires. Ces proportions sur le site de NIXO 41 sont légèrement différentes de celles sur la totalité du site de NIXO 45 : les biomasses des suspensivores (636 mgC/m^2) sont 13 fois plus importantes que celles des détritivores (48 mgC/m^2) qui elles-mêmes sont 7 fois supérieures à celles des carnivores et des nécrophages (7 mgC/m^2). La biomasse des poissons est presque deux fois moindre que celle estimée sur la totalité du site de NIXO 45 où leur abondance semble associée aux substrats purement sédimentaires ou à faible couverture nodulifère. Si l'on ne considère sur le site de Nixo 45 que les faciès homologues de ceux observés sur NIXO 41, on note que les proportions sont très différentes entre les faciès homologues : les suspensivores (1133 mgC/m^2) sont environ 7 fois plus importants que les détritivores (173 mgC/m^2) dont la biomasse est 4 fois plus importante que celle des carnivores (43 mgC/m^2).

En examinant sur la totalité des sites de NIXO 45 et de NIXO 41, les proportions des différents composants faunistiques impliqués dans l'estimation de la biomasse de chaque groupe

trophique, on constate que :

Les biomasses des suspensivores sont composées dans les deux cas d'environ le même pourcentage moyen d'hexacoralliaires (95 %), de spongiaires (4 %) et de crinoïdes, de brisingidés, d'octocoralliaires et d'ophiurides (1 %). Cette contribution dominante des hexacoralliaires se vérifie à la même profondeur dans le bassin du Cap Vert (Sibuet, 1980).

Les biomasses des holothuries composent 83,5 % des détritivores sur les deux sites. Néanmoins les holothuries ne représentent qu'un faible pourcentage (7 %) de la biomasse totale de la mégafaune sur les deux sites de NIXO alors que ce groupe peut représenter près de 20 % de la biomasse totale d'une station du golfe de Gascogne à des profondeurs comparables (Sibuet, 1987). Les astérides conservent le pourcentage moyen de 4,5 % alors que les échiuriens et les échinides varient de biomasse selon le site d'étude. En effet, la biomasse des échinides ne représente que 2,5 % de celle des détritivores de NIXO 41 alors que sur NIXO 45, cette classe représente 8 % de la biomasse des détritivores. Inversément la biomasse des échiuriens ne représente que 1 % de celle des détritivores du site de NIXO 45 et par contre 12,5 % de la biomasse des détritivores du site de NIXO 41. Ceci provient de ce que les échiuriens habitent préférentiellement des faciès à haute couverture nodulifère comme ceux sélectionnés sur le site de NIXO 41, tandis que les échinides abondent plutôt sur les faciès sans nodules ou à petite couverture nodulifère, bien représentés sur le site de NIXO 45.

Les biomasses des invertébrés carnivores et des nécrophages varient aussi en fonction du site étudié. Sur le site de NIXO 45, les décapodes représentent 50 % de ce groupe trophique alors qu'ils ne sont que 5 % sur NIXO 41. Par contre la biomasse des céphalopodes est beaucoup plus importante (94 %) sur le site de NIXO 41 que ne l'est celle de NIXO 45 (34 %).

En ne prenant sur le site de NIXO 45 que les 3 faciès homologues de NIXO 41, on découvre que les hexacoralliaires représentent 98 % et les spongiaires 2 % des suspensivores. Ces pourcentages sont semblables à ceux observés sur le site de NIXO 41. Par contre au sein des détritivores, les échinides ne représentent que 1 % de la biomasse composée principalement de 46 % d'holothuries ne contribuant qu'à 6% de la biomasse totale. La biomasse des carnivores est dominée par 86 % de méduses ce qui diffère avec les résultats observés sur NIXO 41.

Estimation des biomasses de la mégafaune sur le site d'ECHO 1

La faune du site d'ECHO 1 observe le même ordre de dominance des groupes trophiques que les sites de NIXO 41 et 45 (figure 105). Si l'on prend, sur le site de NIXO 45, les faciès homologues de ceux étudiés sur le site d'ECHO 1, on observe une biomasse totale de 1024 mgC/m² répartie en 963,3 mgC/m² de suspensivores (9 fois plus que ceux d'ECHO 1), 97,42 mgC/m² de détritivores (3 fois plus que pour ECHO 1) et 40,28 mgC/m² de carnivores invertébrés (8 fois plus que sur ECHO 1).

Rappelons que les deux objectifs, 50 mm et 70 mm (téléobjectif), offrent deux échelles d'observation complémentaires permettant de "rattraper" le désavantage, pour les surfaces observées au travers d'un objectif de 50 mm, d'une altitude généralement trop élevée pour une identification faunistique du même ordre de précision que celle exercée sur les sites de NIXO 45 et 41.

D'après les données faunistiques observées au travers d'un objectif de 50 mm, les biomasses des suspensivores sont bien plus faibles sur ce site (107 mgC/m^2) et ne sont que 3 fois supérieures à celles des détritivores (32 mgC/m^2) qui elles-mêmes sont 7 fois plus importantes que celles des carnivores et des nécrophages ($4,5 \text{ mgC/m}^2$). Par contre la biomasse des poissons est relativement importante (113 mgC/m^2) et avoisine celle estimée sur la totalité du site de NIXO 45. Il en est de même pour les estimations de biomasses des détritivores et des carnivores qui équivalent approximativement à celles de NIXO 45 pour des groupes trophiques équivalents.

Les pourcentages de biomasse des composants faunistiques au sein de chaque groupe trophique sont légèrement différents de ceux observés sur les sites de NIXO 41 et 45. En effet, la biomasse des suspensivores d'ECHO 1 est représentée par une proportion plus importante de spongiaires (17 % au lieu de 6 % sur les faciès homologues de NIXO 45) au détriment de celle des hexacoralliaires diminuant d'environ de 12% par rapport à NIXO 45. La biomasse des détritivores est composée d'une part relativement importante d'holothuries (73 %) par rapport à celle de 44 % des faciès homologues de NIXO 45. De même, les échiuriens (12 %) ont une part similaire à celle observée sur le site de NIXO 41. La biomasse des carnivores est entièrement représentée par des céphalopodes et ressemble de ce fait à celle de NIXO 41.

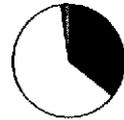
Les estimations de biomasse résultant de l'analyse des données d'ECHO 1 au téléobjectif (70 mm) sur une surface équivalent approximativement à celle du site de NIXO 41, sont plus faibles (111 mgC/m^2) que celles estimées au travers d'un objectif de 50 mm (144 mgC/m^2). En effet la biomasse des détritivores apparaît environ 2 fois inférieure tandis que celle des carnivores invertébrés est nulle. Seules les biomasses des suspensivores et de la catégorie des poissons avoisinent celles observées sur les vues prises avec un objectif de 50 mm. Ces données de biomasse vues au téléobjectif sont nettement inférieures à celles observées sur les sites de NIXO 45 et 41 (exceptée la catégorie des poissons). Si l'on considère les différents pourcentages des composants faunistiques intervenant dans les groupes trophiques, on observe les mêmes tendances que celles exprimées par les données prises avec un objectif de 50 mm avec toutefois une part plus importante de 12 % des spongiaires au détriment des hexacoralliaires et une participation plus grande des holothuries à la biomasse des détritivores aux dépens des échiuriens. Cette participation des holothuries (83 %) ressemble à celles observées sur les sites de NIXO 45 et 41.

Meriadzek

Biomasse totale = 99 mgC/m²
Surface = 71.400 m²

Carnivores Nécrophages
 $\Sigma = 7 \text{ mgC/m}^2$
Poissons = 140 mgC/m²

2% Autres



36% Mollusques (majorité Céphalopodes)
+ Tuniciers

64% Crustacés (majorité Décapodes)

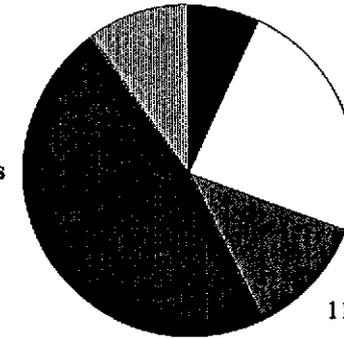
10% Hexacoralliaires

8% Ophiurides

46,5% Holothuries

24% Echinides

11,5% Astérides



Détritivores

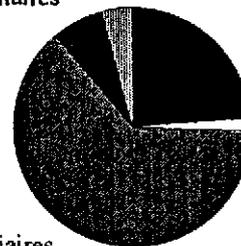
$\Sigma = 61 \text{ mgC/m}^2$

4% Ophiurides

7% Hexacoralliaires

24% Octocoralliaires

2% Crinoïdes + Brisingides



63% Spongiaires

Suspensivores

$\Sigma = 31 \text{ mgC/m}^2$

Fig. 106. Représentation graphique des estimations de biomasse de la mégafaune par groupes trophiques au sein du site de Meriadzek dans le golfe de Gascogne (Mahaut, 1991). La composition faunistique est exprimée en pourcentages et les surfaces des cercles sont proportionnels aux valeurs de biomasse.

Estimation des biomasses de la mégafaune sur la Terrasse de Meriadzek

On propose une comparaison des biomasses et des contributions relatives des composants faunistiques estimés sur les sites de la présente étude avec celles d'une région bien étudiée du golfe de Gascogne, la Terrasse de Meriadzek (Mahaut, 1991) située à une profondeur moindre aux environs de 2000m. La figure 106 présente les biomasses de chaque groupe trophique partitionnées par composants faunistiques. La surface totale échantillonnée équivaut approximativement à celle du site d'étude de NIXO 45.

Les dominances des biomasses des différents groupes trophiques diffèrent de celles observées sur les sites d'étude de Clarion-Clipperton. En effet, la biomasse relativement importante des détritivores (61 mgC/m^2) domine celle des suspensivores (31 mgC/m^2) et des carnivores (7 mgC/m^2). La catégorie des poissons est relativement plus importante (140 mgC/m^2) que celle observée sur les autres sites d'étude.

Les biomasses des suspensivores sont environ 11 fois moindres que celles de NIXO 45. Par contre, celles des détritivores et des carnivores sont respectivement presque 2 et 3,5 fois supérieures à celles estimées sur le site de NIXO 45. Les pourcentages de biomasses des composants faunistiques au sein de chaque groupe trophique, mises à part les carnivores et les nécrophages, sont en général très différents de ceux observés sur les autres sites étudiés :

Dans le cas de la Terrasse de Meriadzek, seulement 46,5 % d'holothuries (par rapport aux 86% du site de NIXO 45) contribuent à la biomasse relativement importante des détritivores (61 mgC/m^2). En compensation, on observe un pourcentage 3 fois plus important d'échinides et 2,3 fois plus d'astérides. De plus 18 % de la biomasse des détritivores provient d'ophiurides et d'hexacoralliaires qui d'après la littérature ont un comportement trophique plutôt suspensivore sur les sites d'étude.

Au sein des suspensivores, la part des biomasses des spongiaires de la Terrasse de Meriadzek prédomine (63 %) sur celle des octocoralliaires (24 %). Ce pourcentage des spongiaires est environ 10,5 fois celui observé sur le site de NIXO 45 alors que celui des octocoralliaires est 24 fois plus! Par contre, les biomasses des hexacoralliaires sont 13 fois moins importantes que leurs homologues de NIXO 45 en ce qui concerne leur contribution à la biomasse totale des suspensivores. Seuls les crinoïdes et les brisingidés respectent (à 1 % près) le même pourcentage de biomasse que leurs homologues du Pacifique.

Les biomasses des invertébrés carnivores et des nécrophages sont principalement représentées (64 %) par les arthropodes en majorité décapodes comme pour les 50 % de décapodes observés sur le site de NIXO 45. De même le pourcentage de céphalopodes (36 %) dans la biomasse des carnivores est similaire sur les deux sites.

Tableau 24. Composition et poids individuels moyens de la macrofaune et de la meiоfaune sur le site de DOMES C (Hecker et Paul, 1979). Ce tableau sert de table de conversion des différentes unités de poids à partir desquelles on peut estimer des biomasses..

Taxons	Poids frais total (mg/m ²)	Teneur en eau (%)	Poids sec (mg/m ²)	Cendres (%) *	Matière organique (mg/m ²)	Taux de conversion **	C organique (g/m ²)	Densité de taxons/m ²
<i>Macrofaune</i>								
Polychètes	165,52	78,10	36,25	4,45	(frais)	28,88	51,80	14,96
Tanaïdacs	9,33	80,33	1,83	27,87	(sec)	1,32	51,80	0,69
Isopodes	21,37	80,33	4,20	27,87	(sec)	3,03	51,80	1,57
Bivalves	19,33	48,00	10,05	70,40	(sec)	2,97	51,80	1,54
Gastéropodes	12,61	75,45	3,10	3,00	(frais)	2,72	51,80	1,41
Bryozoaires	32,29	80,00	6,46	10,00	(frais)	3,23	51,80	1,67
Spongiaires	25,62	80,00	5,12	10,00	(frais)	2,56	51,80	1,33
Hydrozoaires	0,41	80,00	0,08	10,00	(frais)	0,04	51,80	0,02
Actinies	0,02	85,64	0,00	2,21	(frais)	0,00	51,80	0,00
Brachiopodes	321,03	85,00	48,15	2,50	(frais)	40,13	51,80	20,79
Hémichordés	5,48	82,00	0,99	7,84	(frais)	0,56	51,80	0,29
Sipunculien	0,01	82,00	0,00	7,84	(frais)	0,00	51,80	0,00
Echiuriens	2,54	82,00	0,46	7,84	(frais)	0,26	51,80	0,13
Ophiures	0,03	63,00	0,01	25,00	(frais)	0,00	51,80	0,00
Echinides	5,59	73,33	1,49	85,31	(sec)	0,22	51,80	0,11
Crinoïdes	0,15	62,60	0,06	25,00	(frais)	0,02	51,80	0,01
Holothuries	2,89	79,00	0,61	50,00	(sec)	0,30	51,80	0,16
Aplacophores	0,15	85,00	0,02	2,50	(frais)	0,02	51,80	0,01
Polyplacophores	1,15	85,00	0,17	2,50	(frais)	0,14	51,80	0,07
Scaphopodes	0,02	85,00	0,00	2,50	(frais)	0,00	51,80	0,00
Oligochètes	0,14	78,10	0,03	4,45	(frais)	0,02	51,80	0,01
Pycnogonides	0,15	75,00	0,04	5,00	(frais)	0,03	51,80	0,02
Cumacés	0,08	80,33	0,02	27,87	(sec)	0,01	51,80	0,01
Amphipodes	2,09	78,00	0,46	6,28	(frais)	0,33	51,80	0,17
Cirripèdes	5,69	30,39	3,96	92,00	(sec)	0,32	51,80	0,16
Ascidies	8,52	90,20	0,83	6,52	(frais)	0,28	51,80	0,14
Incertae sedis	0,74							0,42
Total	643,53							149,16
<i>Meiofaune</i>								
Nématodes	1,77	79,30	0,37	2,61	(frais)	0,32	51,80	0,17
Ostracodes	6,43	56,00	2,83	20,00	(sec)	2,26	51,80	1,17
Copépodes	0,31	87,76	0,04	12,20	(frais)	0,00	51,80	0,00
Autres	0,04							1,05
Total	8,55							108,00

(*): Vinogradov (1953); (**): Salonen et al., 1976.

Σ Total macrofaune = 45,28 mgC/m²

CCFZ

Macrofaune Limivore

Meiofaune

Macrofaune suspensivore

7% Arthropodes

38% Annélides

<0,001% Copépodes

12,38% Nématodes

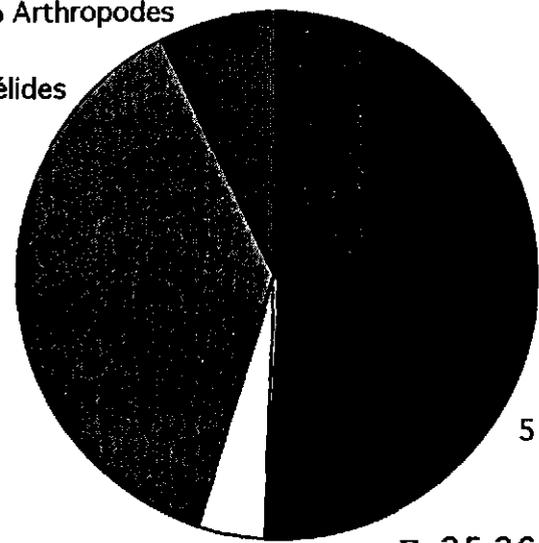
17% Polychètes

16% Bivalves

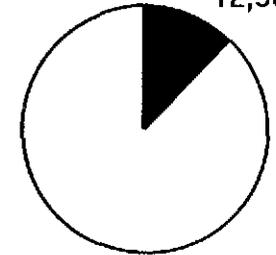
1% Tuniciers

53% Autres

Σ= 9,92 mgC/m²



Σ=35,36 mgC/m²



Σ=1,34 mgC/m²

MERIADZEK

Macrofaune Limivore

Meiofaune

Macrofaune suspensivore

Mollusques 18,40%

Ostracodes 8,19%

Tuniciers 9,80%

Arthropodes 42,30%

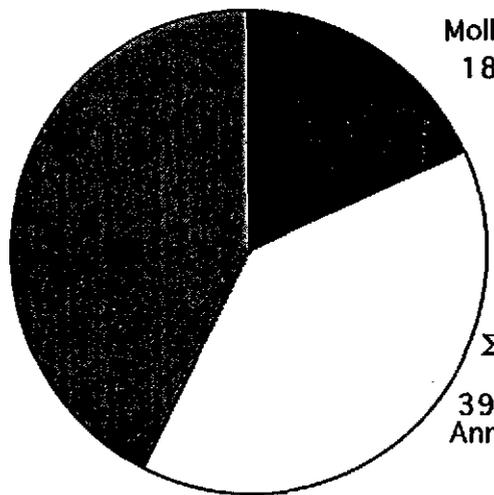
43,43% Copépodes

36,70% Bivalves

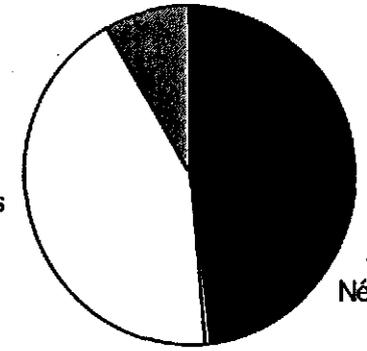
53,50% Polychètes

48,37% Nématodes

Σ=5,21 mgC/m²



Σ=73,07 mgC/m²



Σ=17,82 mgC/m²

Microbiota

Σ = 64 mgC/m²

Fig. 107. Représentation graphique des estimations de biomasse de la macrofaune et de la méiofaune pour le site de DOMES C (Hecker et Paul, 1979) et le site de Meriadzek dans le golfe de Gascogne (Mahaut, 1991). La composition faunistique est exprimée en pourcentages et les surfaces des cercles sont proportionnels aux valeurs de biomasse.

Estimation des biomasses de la macrofaune et de la méiofaune

Afin de comparer les structures trophiques des différents compartiments faunistiques, on propose d'examiner les estimations de biomasse de la macrofaune et de la méiofaune de la zone de Clarion et de Clipperton proposées par Hecker et Paul (1979). Ces auteurs ont échantillonné la macrofaune (métazoaires retenus sur un tamis de 250 μm) et la méiofaune (métazoaires retenus par une maille de 40 μm) sur trois sites d'étude, DOMES A, B, et C. Les résultats présentés ici proviennent du site le plus proche des sites d'étude, le site de DOMES C situé à 16 ° N et à 126 ° W sous le courant nord équatorial (cf. figure 15).

Ces données proviennent du dépouillement de 38 carottiers USNEL de 0,25 m². A partir des données de biomasse en mgC/m², on présente sur la figure 107 les biomasses des différentes catégories trophiques en les comparant à celles de la Terrasse de Meriadzek (Mahaut, 1991). Sur cette figure apparaît le terme de limivore adopté, pour la macrofaune, par Mahaut (1991), par référence à la définition de Pérès (1976), qui décrit les organismes absorbant non seulement le sédiments mais aussi les éléments organiques qu'il contient selon un niveau de sélection variable.

L'analyse des données de macrofaune et de méiofaune de Hecker et Paul (1979) et leur classification au sein des catégories trophiques mettent en évidence une prédominance (3,5 fois plus importante) des limivores sur les suspensivores. Ces auteurs observent une densité de 268 ind/m² qui est plus importante que celle observée sur les sites de DOMES A et B ainsi qu'une plus grande abondance de suspensivores.

Cette densité est comparable à celle de 238 ind/m² proposée par Paul et Jumars (1976) mais nettement inférieure à l'estimation de 356 ind/m² avancée par Wilson et Hessler (pers. comm. dans Mullineaux, 1989) pour le site de DOMES C. Mais elle se situe en situation intermédiaire entre deux régions du Pacifique à profondeurs égales car elle est environ 2 fois plus abondante que la macrofaune (115/m²) du Pacifique central oligotrophe (Hessler et Jumars, 1974) et presque 3 fois moindre que celle d'environ 750/m² située près de l'Equateur à 3°N. Cette densité de macrofaune est aussi 2,5 fois plus importante que celle observée, à profondeur égale et avec la même méthode d'échantillonnage, en Atlantique dans le bassin du Cap Vert (Sibuet, 1980) et 1,2 fois celle mesurée sur la faille de Vema (Khripounoff et al., 1980).

De même la biomasse de la macrofaune de la Terrasse de Meriadzek est dominée par des limivores tout comme sa mégafaune l'est par des détritivores. Tout en étant conscient que les différences de profondeur entre les deux sites rendent toutes comparaisons téméraires, on constate que la macrofaune de Mériadzek est 1,6 fois plus importante que celle de la zone de Clarion-Clipperton (CCFZ).

Les pourcentages de biomasse représentés par les différents composants faunistiques de chacun des groupes trophiques varient aussi selon la zone considérée.

Le site de DOMES C est composé de 53 % de suspensivores taxinomiquement différents de ceux de la Terrasse de Meriadzek. Il s'agit d'exemplaires de petite taille, des juvéniles de la mégafaune (spongiaires, actinies, brachiopodes, ophiures, crinoïdes et cirripèdes) que Hecker et Paul (1979) ont découverts sur leurs carottiers et qui sont trop petits pour être détectés sur des photographies comme le reste de la mégafaune. Ces juvéniles n'ont pas été pris en compte dans les estimations de la macrofaune de Meriadzek. Si l'on exclut ces juvéniles on retrouve une biomasse de faune suspensivore de 4,6 mgC/m² composée essentiellement de 17 % de polychètes, de 16 % de bivalves et de 1 % de tuniciers. Ces proportions respectent le même ordre de dominance que celui observé sur le site de Meriadzek pour une biomasse de suspensivores presque deux fois moindre. Toutefois sur ce dernier site aucune polychète détritivore (selon les définitions de comportement trophique de Jumars et Fauchald, 1977) ne semble avoir été identifiée alors que ces organismes constituent 38 % de la biomasse des limivores de Domes C. Les estimations de Paul et Jumars (1976) sont légèrement différentes quant à la contribution des cnidaires à la biomasse totale de la macrofaune du site de DOMES C. En effet ce groupe faunistique est dominant de par une contribution de 55 % à la biomasse totale de la macrofaune. Cette importance en biomasse des cnidaires semble propre à ce site étant donné leur moindre importance observée dans le Pacifique central (Hessler et Jumars, 1974).

La biomasse de la macrofaune limivore de Meriadzek est dominée par deux embranchements, les annélides (39,30%) et les arthropodes (42,30%) alors que celle deux fois plus faible du Pacifique est dominée par des annélides (38 %) en majorité polychètes. On observe aussi 7% d'arthropodes tels des tanaïdacs, des isopodes, des pycnogonides, des cumacés et des amphipodes. La contribution des mollusques à la biomasse des limivores de Meriadzek est 4,6 fois plus importante que celle de DOMES C. L'importance des polychètes comme représentants dominants en abondance de la macrofaune de DOMES C rappelle les résultats de Paul et Jumars (1976) découvrant 30,6 % de polychètes sur le site de DOMES C tandis que pour Hessler et Jumars (1974) ce pourcentage est de 55,1 % sur un site du Pacifique central. Ces résultats concordent aussi avec ceux de Sibuet (1980) où ce groupe faunistique contribue à 52 % de la macrofaune échantillonnée dans le bassin du Cap Vert. On retrouve par ailleurs à ces stations abyssales de l'Atlantique une biomasse et une composition trophique similaires du reste de la macrofaune indiquant une certaine homogénéité des structures trophiques dans les bassins abyssaux.

Tout en tenant compte des différences de profondeur rendant audacieuse toute comparaison de données brutes de biomasse, on constate à nouveau que la biomasse de la méiofaune est plus

importante sur la terrasse de Meriadzek (cette fois d'un facteur 13). Celle du site de DOMES C comprend une majorité d'ostracodes (87,61 %) alors que des nématodes et des copépodes constituent la biomasse relativement importante de la méiofaune de Mériadzek.

Ces estimations sur la méiofaune de DOMES C concordent avec les valeurs proposées par Renaud-Mornant et Gourbault (1990) sur 17 stations localisées à l'Ouest du site de NIXO 45, entre 130°54W-130°41W et 14°06N-14°33N à des profondeurs variant entre 4960m et 5154m. En effet ces auteurs ont mis en évidence des biomasses de 0,2 à 3,2 mgC/m² composées par contre d'une majorité de nématodes (84-100%) et de copépodes (0-10%) et interprètent ces faibles valeurs de biomasse comme résultant d'une importante contribution de juvéniles et du nanisme des formes adultes (60-80 %) dont la présence serait une forme d'adaptation à de faibles ressources nutritives. Ces pourcentages de nématodes sont similaires à ceux observés aux mêmes profondeurs par Paul et Jumars (1976) sur le site de DOMES C, par Rachor (1975) au large du Portugal, par Dinet et Vivier (1977) dans le golfe de Gascogne, par Dinet (1973) dans le Sud-Est de l'Atlantique et par Pfannkuche (1985) dans le Nord-Est de l'Atlantique. Il est néanmoins supérieur au 56-85 % de nématodes recueillis dans le Pacifique central par Hessler et Jumars (1974) dans les mêmes conditions bathymétriques et hydrographiques. Mais ce pourcentage plus faible pourrait provenir d'une taille de maille trop large pour retenir les juvéniles.

Les mesures de Hecker et Paul (1979) sur les 3 sites de DOMES A, B, et C ont montré que les abondances et les biomasses les plus importantes ont été trouvées sur le site de DOMES C que l'on vient de présenter. De plus ces auteurs ont détecté une présence plus marquée de suspensivores confirmée par les résultats de la présente étude sur la mégafaune.

Estimations du flux de carbone organique particulaire

En cherchant l'origine d'une telle abondance, on s'est interrogé sur l'apport énergétique arrivant sur le benthos. Comme aucune mesure du flux organique particulaire n'a été obtenue par le déploiement de pièges à particules, on a recherché dans la littérature les valeurs de production primaire de surface afin d'estimer le flux de carbone organique particulaire originaire de la surface en utilisant la formule proposée par Berger et al. (1987) :

$$J = (9 \times PP) / Z + (0,7 \times PP) / Z^{0,5}$$

J est le flux particulaire de carbone organique exprimé en gC/m²/an

PP est la production primaire estimée à la surface de la zone étudiée en gC/m³/an

Z est la profondeur moyenne du site en m

Or la production primaire à la surface du site de DOMES C est relativement importante en atteignant environ $125 \text{ gC/m}^3/\text{an}$ (par rapport à celle de $90 \text{ gC/m}^3/\text{an}$ des sites de DOMES A et B) d'après les calculs de Berger et al (1987) fondés sur des données de latitude, de distributions de phosphates, et de distances par rapport aux côtes.

Ces estimations confirment celles de Koblenz-Mishke et al. (1970) basées sur des mesures de C^{14} mais par contre contredisent celles proposées par El-Sayed et Taguchi (1979) en mesurant la distribution verticale de la chlorophylle a sur les sites de DOMES A, B, C. En effet le site C, le plus proche des sites d'étude, a la production primaire la plus importante des 3 sites avec $148,6 \pm 57 \text{ mgC/m}^3/\text{j}$ ou $54,23 \pm 20,8 \text{ gC/m}^3/\text{an}$, valeur nettement inférieure à celles précitées. Ces auteurs ont pu mettre en évidence une variation saisonnière de la production primaire avec des minima entre août et octobre et des maxima de février à mars. Or si l'on examine de plus près les positions de leurs stations au site C, on les trouve plus au nord que le site de DOMES C (où la production primaire est environ de $125 \text{ gC/m}^3/\text{an}$ selon Berger et al., 1987) et sur des zones de productivité plus faibles qui d'après les estimations de Berger et al. (1987) relèveraient d'une productivité primaire d'environ $90 \text{ gC/m}^2/\text{an}$. De même la localisation des sites d'étude sur la méiofaune de Renaud-Mornant et Gourbault (1990) correspond à une zone de productivité primaire de $125 \text{ gC/m}^3/\text{an}$ en se référant aux estimations de Berger et al. (1987)

Par conséquent pour les sites d'étude plus méridionales de NIXO 45 et 41, on propose d'adopter comme estimation de production primaire la valeur moyenne de $150 \text{ gC/m}^3/\text{an}$. Cette valeur ainsi que celle de la profondeur moyenne de 5000 m caractérisant le site de NIXO 45 ont été intégrés dans la formule de Berger et al. (1987) :

$$J = (9 \times 150) / 5000 + (0,7 \times 150) / 5000^{0,5}$$

Ainsi le flux particulaire (J) est estimé à $1,75 \text{ gC/m}^2/\text{an}$ ou $4,79 \text{ mgC/m}^2/\text{j}$

Cette valeur de flux est supérieure à celle de $0,2 \text{ mgC/m}^2/\text{j}$ mesurée à 5800 m de profondeur dans le circuit (gyre) central de la zone oligotrophique au nord des îles Hawaii (Smith et al., 1989), mais a par contre une valeur similaire à celle de $4,38 \pm 1,37 \text{ mgC/m}^2/\text{jour}$ évaluée par Vangriesheim et Khripounoff (1990) avec des pièges à particules pour la Terrasse de Meriadzek à 2100m de profondeur. Cette station se trouve, comme le site de NIXO 45, en milieu mésotrophe avec une production primaire moyenne de surface aux environs de $110 \text{ gC/m}^2/\text{an}$. On retrouve aussi un flux comparable de $3,29 \text{ mgC/m}^2/\text{jour}$ à la station du Cap vert se trouvant à 4900 m de profondeur (Sibuet, 1987).

Les résultats de Hecker et Paul (1979) ont mis en évidence un gradient est-ouest de densité,

de biomasse et du pourcentage de la contribution des suspensivores plus importants sur le site oriental de DOMES C. Ce gradient semble être le reflet de la production primaire de surface d'après les estimations de Berger et al. (1987). Ces résultats confirment le fait que le contrôle des abondances faunistiques de l'épibenthos abyssal se fait en fonction de l'apport énergétique que constitue le flux de sédimentation de la matière organique particulaire générée dans la couche photique (Rowe, 1971, Sokolova, 1972, Menzies et al., 1973, Steele, 1974; Thiel, 1975; 1979; Rowe et Staresnic, 1979; Khripounoff, 1979; Hinga et al., 1979; Wangersky et Wangersky, 1981; Stockton et Delaca, 1982; Vinogradova et Tseitlin, 1983).

On pourrait aussi interpréter ce gradient comme résultant du degré de proximité du système d'apport latéral de matière organique particulaire. En effet, le site de DOMES C est directement en aval du courant à forte productivité de Californie et dans la partie orientale du système des courants équatoriaux du Pacifique. Sachant que les suspensivores sont corrélés à l'abondance des particules en suspension on rappelle que certaines mesures de courants enregistrées à une altitude de 6m atteignent des valeurs moyennes de 2 à 5 cm/sec avec des maxima de 24 cm/sec pouvant recréer une érosion locale et une redéposition des sédiments (NOAA, 1981).

En reprenant les estimations globales des biomasses se rapportant aux trois catégories trophiques, on constate qu'elles n'ont pas les mêmes proportions pour chacun des sites. En effet la biomasse de la mégafaune de la zone de Clarion et de Clipperton est nettement supérieure (presque 4 fois) à celle de Mériadzek qui par contre abrite des biomasses de macrofaune et de méiofaune respectivement 1,7 et 13 fois plus importantes.

Si l'on examine les rapports des biomasses de chaque catégorie faunistique sur les valeurs de flux particulaire de carbone organique, on constate que les rapports ne sont pas similaires.

Sur le site de NIXO 45, ce rapport pour la mégafaune est de 80,4. Sur celui de NIXO 41, il est de 329 en tenant compte de la production primaire plus élevée de $180 \text{ gC/m}^3/\text{an}$ alors que sur le site d'ECHO 1, ce rapport est de 35 en tenant compte de la productivité primaire plus faible de $125 \text{ gC/m}^3/\text{an}$. Enfin le rapport pour la Terrasse de Meriadzek est de 22,6 pour un flux particulaire de $4,38 \text{ mgC/m}^2/\text{jour}$.

Le rapport de la biomasse totale de la macrofaune sur le flux particulaire de carbone organique est de 11 pour le site de DOMES C et de 17,9 pour la Terrasse de Meriadzek.

Enfin concernant la méiofaune, ce rapport est de 4 pour la Terrasse de Meriadzek et de 0,3 pour le site de DOMES C.

**DISCUSSIONS
GENERALES**

DISCUSSIONS GENERALES

Celui qui excelle ne discute pas,
Il maîtrise sa science et se tait.

Lao-Tseu, Tao tö King, LXXXI

Comparaison des différents engins d'observation in situ utilisés

Le submersible habité "Nautilé" permet de discriminer sur les sites étudiés les morphologies des organismes selon une prise de vue oblique, différente de la vue verticale de "l'Epaulard". L'impression des couleurs et le défilement des images vidéographiques complète l'identification des photographies recueillies par "l'Epaulard" et renseigne sur l'éthologie des organismes observés. Ainsi la nage complexe de certaines holoturies a pu être filmée (Tilot, 1990c). Cependant les images vidéographiques du "Nautilé" ne pourraient suffire à établir une base de référence photographique servant à créer un atlas d'une zone géographique telle que celle de Clarion-Clipperton comme réalisé ici sur la base d'une quantité impressionnante de photographies prises par "l'Epaulard", le "R.A.I.E", la "TROIKA" et "l'E.R.J.I.". En effet les photographies fixes de ces engins permettent par la précision des détails et par leur altitude plus basse de prise de vue (par rapport au "Nautilé") de pousser plus loin l'identification taxinomique. Les images vidéographiques sont donc un bon complément à une base de référence déjà très documentée. Ainsi par une bonne connaissance des formes faunistiques, on peut reconnaître du premier coup d'oeil des formes morphologiques par ailleurs difficiles à identifier.

Les résultats de l'échantillonnage vidéographique du "Nautilé" montrent que les abondances faunistiques des suspensivores et des détritivores du site de NIXO 45 sont surestimées (respectivement de 1,4 et de 1,7 fois) par rapport aux valeurs proposées à partir de "l'Epaulard". La densité des carnivores est à peu près similaire par le fait que l'abondance de polychètes errantes apparaissant sur les photographies de "l'Epaulard" est contrebalancée par une plus grande densité de poissons observés à partir du "Nautilé". Ces résultats sont surprenants étant donné la mauvaise précision de la vue plongeante sur un fond hétérogène de champs de nodules, le défilement des images et le fait que l'approche du "Nautilé" pourrait plutôt faire fuir les animaux. Comme proposé dans l'analyse quantitative, cette "surestimation" des densités pourrait provenir de ce que les surfaces explorées par le "Nautilé" sont de 2500 m² et par conséquent inférieures à celles de 3850 m² échantillonnées par "l'Epaulard". Toutefois la comparaison des résultats montre que la composition faunistique est respectée dans ses proportions mise à part une quantité 4 fois plus grande d'échiuriens observée sur les images du "Nautilé". Les formes particulières de bioturbation que sont des tumuli de

vue plongeante et par le champ de vision plus large du "Nautilé".

L'engin remorqué "R.A.I.E" est équipé de la même caméra que "l'Epaulard" et recueille par conséquent des photographies similaires. Les différences entre les données recueillies par les deux engins résident dans les stratégies d'échantillonnage et le fait que le "R.A.I.E" puisse plus difficilement être manoeuvré et garder une altitude constante étant tributaire des tensions oscillatoires du câble qui le remorque. Néanmoins, il a comme avantage sur "l'Epaulard" de pouvoir explorer des terrains plus accidentés. Ainsi les plages photographiques à une altitude "acceptable" pour une analyse quantitative (5 m au maximum) ont été sélectionnées le long d'un transect. La stratégie d'échantillonnage sur le site de NIXO 41 diffère de celle adoptée sur le site de NIXO 45, se traduisant notamment par une cadence de prise de vue plus espacée (32 sec) que celle de 5 sec de "l'EPAULARD" sur le site de NIXO 45. Par conséquent la contiguïté des surfaces photographiées n'est pas respectée sur le site de NIXO 41 comme elle l'est sur celui de NIXO 45. L'engin remorqué "R.A.I.E" est bien adapté pour prospecter, sur de longues distances, des conditions édaphiques hétérogènes et détecter des organismes bien visibles à plus haute altitude ou des formes plus particulières de bioturbation comme les tumuli qu'édifient les échiuriens.

On ne peut tirer de conclusions sur les engins par le fait que les estimations des abondances sont différentes pour des faciès homologues car plusieurs facteurs interviennent tels notamment la différence géographique des sites et celle des surfaces échantillonnées (1,3 fois plus petites sur le site de NIXO 41). Les abondances plus élevées sur le site de NIXO 41 peuvent être expliquées par le fait que ce site est plus méridional que NIXO 45 et se trouve dans une zone de productivité primaire plus importante comprise entre 150 et 250 gC/m²/an (Berger et al, 1987). Seules la composition faunistique du faciès B35 % est la même que celle du faciès homologue B40% sur le site de NIXO 45 où les cnidaires dominent légèrement les échinodermes. La précision des clichés permet de constater que les taxons vus sur le site de NIXO 41 ont déjà été observés sur celui de NIXO 45. Néanmoins, on ne peut conclure sur une absence de taxons exclusifs au site de NIXO 41 car les surfaces explorées sont 8,5 fois plus petites que celles de NIXO 45.

L'engin remorqué du "Deep TOW instrumentation system" a les mêmes inconvénients (en plus exagérés) que l'engin remorqué "R.A.I.E" par le fait que les mouvements oscillatoires sont plus importants et que la plupart des photographies vues au travers d'un objectif de 50 mm ont été prises à une altitude trop élevée pour pousser une identification taxinomique du même ordre que pour les photographies prises par "l'Epaulard" ou "le R.A.I.E" (à une altitude de 5 m). De plus la cadence de prise de vue varie entre 7 et 26 secondes et la surface photographiée est éclairée de façon non uniforme par les flashes. Ainsi les estimations des surfaces ont été adaptées pour traiter que les plages éclairées uniformément à l'intérieur d'un cercle dont la taille varie en fonction de l'altitude. Le téléobjectif permet de pousser l'identification des organismes sur des surfaces plus petites (donc plus tributaires des répartitions spatiales des espèces). Les clichés pris à une altitude élevée permettent

seulement de détecter les grandes formes faunistiques ainsi que des traces importantes de bioturbation comme les tumuli créés par les échiuriens.

Comme pour le "R.A.I.E", la différence des données quantitatives ne permet pas de mettre en cause uniquement les engins d'observation in-situ différents. En effet la nette dominance des échinodermes représentés essentiellement par des échinides sur le faciès 0 composés de sédiments anciens et d'holothuries sur les faciès B45% et C40% semble propre au site d'ECHO 1, proche de DOMES C et confirme les données de Paul et Jumars (1976) et de Morvan (1991).

Description comparative des assemblages épibenthiques définis sur les sites d'étude

Richesse taxinomique

La richesse taxinomique du site de NIXO 45 est de 122 taxons différents dont 37 échinodermes représentés principalement par 26 holothuries et 27 cnidaires. Ces valeurs illustrent le fait que les 240 taxons (159 taxons si l'on supprime les taxons relevant classiquement de la macrofaune et du zooplancton) dont 46 échinodermes représentés par 31 holothuries sont recensés sur la zone de Clarion-Clipperton (cf. Analyse qualitative) n'ont pas tous été observés en raison principalement de la différence des surfaces échantillonnées variant d'un facteur d'environ 50. L'embranchement des échinodermes, qui avait déjà été remarqué lors d'une étude préliminaire (Tilot et al., 1988) comme étant l'embranchement le plus diversifié sur le site de NIXO 45, n'est pas le plus diversifié taxinomiquement sur la totalité de la faune de la zone de Clarion-Clipperton. En effet, ce sont les cnidaires composés de 59 taxons différents qui dominent en diversité l'embranchement des échinodermes pourtant au nombre relativement élevé de 46 taxons différents (figure 70). Or les tailles des surfaces échantillonnées, le contexte édaphique, les courants, les variables biotiques et les valeurs de productions primaires sont pour beaucoup dans l'expression de la diversité de cet embranchement comme il sera discuté ultérieurement dans ce chapitre.

Sur le site de NIXO 45, la richesse taxinomique totale observée de 122 taxons est supérieure à celle proposée par Du Castel (1982) pour le même site. Cet auteur n'a différencié que 14 taxons différents dont 6 holothuries. Cette différence importante de diversité taxinomique serait en partie due à la différence de taille des surfaces étudiées. En effet, Du Castel (1982) a échantillonné une surface totale de 17 280 m² alors que la présente étude porte sur une surface de 71 070 m². Les valeurs de diversité taxinomique de cette étude concordent plutôt avec celles de Foell et Pawson (1986) sur une zone située près du site de DOMES C, au Nord-Est de NIXO 45. Ces auteurs recensent plus de 80 taxons dont 38 échinodermes parmi lesquels 24 holothuries, 10 poissons et seulement 12 taxa sessiles. Pour Pawson (1988), l'embranchement des échinodermes présente la plus grande diversité taxinomique sur un site échantillonné photographiquement au sud-ouest de la zone de NIXO 45.

Les échinodermes sont aussi les plus diversifiés pour Morvan (1991) explorant des sites sur différentes longitudes de la zone de Clarion-Clipperton. Cet auteur a répertorié une totalité de 50 invertébrés et de 7 poissons.

Ces richesses taxinomiques peuvent être comparées aux 90 espèces dont 35 échinodermes observés dans le Nord-Est de l'Atlantique par Haedrich et al. (1980) à 2504-3113 m de profondeur. Toutefois ces auteurs n'ont recensé que 25 espèces différentes à des profondeurs équivalentes (3879-4986 m) à celles des sites analysés dans cette thèse. Cette diminution de la diversité avec l'augmentation de la profondeur (Rex, 1983) se vérifie dans le cas des mesures de Haedrich et al. (1980) et non pour la présente étude où de fortes diversités prévalent à des profondeurs abyssales. Ces résultats concordent avec ceux de Sibuet (1977) et Gage et al. (1983), observant une grande diversité des échinodermes dans des profondeurs bathyales et abyssales (2740-3540m).

Abondance faunistique

La densité totale de la mégafaune est estimée à 498 ind/ha sur le site de Nixo 45. Cette valeur est inférieure à celle de 538/ha proposée par Du Castel (1982) sur le même site. Mais, comme précisé précédemment, les surfaces échantillonnées par Du Castel sont 4 fois moindres et expliqueraient en partie les valeurs surestimées des densités rapportées à l'hectare. De plus les faciès échantillonnés ne reflètent pas, comme dans cette étude, l'hétérogénéité réelle du site de Nixo 45 et certains microfaciès pourraient être surreprésentés par rapport aux autres faciès.

Par contre la densité totale de 498 ind/ha sur le site de Nixo 45 estimée dans la présente étude est supérieure à celle de 310 ind/ha mesurée sur une surface photographiée de 27 183 m² par Ozturgut et al. (1978) sur le site de DOMES C, évalué par ces auteurs comme le site le plus abondant faunistiquement des 3 sites de DOMES. Or non seulement la surface photographiée par ces auteurs est 2,6 fois plus petite mais ce site se trouve sous une zone de production primaire 2,5 fois plus faible que le sites de NIXO 45 (comme exposé précédemment lors des estimations de biomasses des sites étudiés). Des valeurs similaires d'abondance sur des sites proches de DOMES C sont proposées. En effet, Hecker et Paul (1977) ont dénombré une densité de 305 ind/ha pour une surface de 27 183 m² près de DOMES C; Foell (1988) a dénombré une densité totale de 363 ind/ha à partir d'une surface de 9260 km² située à 15°N-126°W près de DOMES C; Paul et Jumars (1976) proposent une densité totale comparable de 341 ind/ha pour une surface échantillonnée de 81 355 m² du site C de DOMES. La densité totale de 356 ind/ha avancée par Pawson (1988) sur le même site se rapproche plus de l'estimation proposée ici malgré le fait que la surface étudiée ne soit que de 31 196 m². Foell et al. (1989) proposent des densités de 361 ind/ha pour une surface filmée de 1 087 542 m² sur un site localisé au sud-ouest du site de NIXO 45. Ces densités plus importantes témoignent d'une production primaire plus grande de 180 gC/m²/an. Par contre les estimations de Morvan (1991), sur un site voisin de NIXO 45 couvrant une surface de 11 068 m², sont nettement supérieures (938 ind/ha) à celles proposées dans cette thèse.

Les estimations de densités pour des stations situées aux mêmes profondeurs en Atlantique sont en général plus faibles. En effet, on observe dans le bassin du Cap vert à 4950 m de profondeur des densités faibles comme celles de 300 ind/ha (Sibuet et al., 1982). Or cette estimation a été établie sur une surface relativement petite de 2217 m². Cette densité est néanmoins supérieure à celle de 123

ind/ha mesurée à partir du chalutage d'une surface de 28 750 m² sur la même station. Un autre site localisé à 4440 m dans la plaine abyssale de Demerara en océan Atlantique équatorial comporte une densité mégafaunistique de 106 ind/ha. Cette densité est considérée comme faible par rapport à celle de 246 ind/ha mesurée sur un site localisé à 4840 m et soumis à un flux particulière 1,6 fois plus grand (Sibuet et al., 1984). Enfin, une densité similaire à celle mesurée sur le site de NIXO 45 a été observée sur une station du golfe de Gascogne située à 4440 m de profondeur (Sibuet et al., 1980). Ces dernières estimations de densité ne vérifient pas la tendance générale soulignée par Smith et Hamilton (1983) d'une diminution des densités corrélée à un accroissement de la profondeur.

Composition faunistique

La composition faunistique de la mégafaune sur la totalité du site de NIXO 45 est caractérisée par une dominance de la densité des cnidaires (258 ind/ha) sur celle des échinodermes (180 ind/ha) et des spongiaires (56 taxons/ha) (figure 73). Les cnidaires sont composés principalement d'actinies (135 ind/ha) et d'octocoralliaires (105 ind/ha) alors que les échinodermes sont représentés par une majorité d'holothuries (64 ind/ha) et de crinoïdes (61 ind/ha). Ces résultats exposés en détail lors de la présentation de l'analyse quantitative, ne vérifient pas ceux de Du Castel (1982) pour qui les échinodermes prédominent largement (351 ind/ha) sur les cnidaires (113 ind/ha). Néanmoins d'après cet auteur, les représentants principaux de ces deux embranchements sont, comme dans la présente étude, les holothuries (178 ind/ha) et les actinies dont la densité est relativement importante (106 ind/ha). D'après Hecker et Paul (1977), les échinodermes dominent aussi de 69 % la totalité de la mégafaune du site de DOMES C tandis que pour Foell et al. (1986) et Foell (1988) leur pourcentage est de 51,5%.

Cet embranchement est dominant sur la plupart des stations abyssales échantillonnées dans le nord de l'Atlantique. Comme celles situées à des profondeurs de 3244 m à 3740 m où les échinodermes, par la surabondance de deux espèces d'ophiures, ont été recensés comme composant 88 % de la densité de la mégafaune. Ce pourcentage d'ophiures diminue de 17 % de 3879 à 4986 m de profondeur (Haedrich et al., 1980). Grassle et al. (1975) montrent que la mégafaune est dominée par des ophiures et des échinides à 1778-1830 m de profondeur. Ainsi l'importance de cet embranchement peut varier en fonction de la profondeur. Rice et al. (1982) ont observé une surabondance de pennatulidés à 980 m supplantée à 1400 m par celle des échinodermes.

La densité des holothuries sur NIXO 45 est de 64 ind/ha. Cette densité est proche de l'abondance maximale de 53 ind/ha observée sur une échelle des profondeurs échantillonnées par chalut entre 3992 et 4252 m dans le golfe de Gascogne (Sibuet et al., 1980). Une estimation similaire est celle observée de 50 ind/m² dans le bassin de Porcupine (Rice et al., 1982) mais celle-ci est bien moindre que les valeurs de 160 à 4230 ind/ha mesurées en mer de Norvège entre 2000 m et 3000 m (Dahl et al., 1978). Par contre les densités des holothuries rapportées en Atlantique pour des profondeurs similaires à la présente étude sont très faibles comme celle de 30 ind/ha sur un site à 4950 m du bassin du Cap vert (Sibuet et al., 1982).

L'embranchement des cnidaires prédomine dans la composition faunistique de sites localisés à différentes longitudes de 135,8° W à 126°20W entre les zones de fractures de Clarion et de Clipperton aux mêmes profondeurs que celles de la présente étude. Le site le plus proche de celui de NIXO 45 est caractérisé par une majorité d'actinies atteignant une densité de 360 ind/ha (Morvan, 1991). De même Pawson (1988) dénombre une majorité d'actinies (186 ind/ha), représentant le double de la densité des ophiures et des spongiaires, associée aux importantes couvertures nodulifères explorées sur un site au Sud-Ouest de NIXO 45. En Atlantique, dans le golfe de Gascogne sur un site soumis à des courants de 10 cm/sec, il a été observé une population d'actinies aux densités comparables à celles de NIXO 45 (Sibuet et al., 1980) tandis que dans le bassin du Cap vert, une majorité d'octocoralliaires (139 ind/ha) prédomine (Sibuet et al., 1982).

Structure trophique des assemblages épibenthiques

Sur le site de NIXO 45, les suspensivores surclassent par leur abondance (374 ind/ha) les détritivores (114 ind/ha) sur la totalité du site ainsi que sur chacun des faciès (figures 77,78 et 87). Selon Du Castel (1982), la dominance des suspensivores est légère (258 ind/ha) par rapport à celle de 252 ind/ha des détritivores. Tandis que pour Pawson (1988) elle est plus importante (75 %) sur un site localisé au Sud-Ouest de NIXO 45. Par contre sur le site de DOMES C, les détritivores sont un peu plus nombreux (50 %) que les suspensivores (43 %) (Ozturgut et al., 1978). La densité des détritivores sur le site de NIXO 45 peut être comparée à celle observée de 90 ind/ha sur le site du bassin du Cap vert à 4950 m. (Sibuet, 1982). Les estimations de densité des carnivores (53 ind/ha) du site de NIXO 45 peuvent être comparées à celles de 40 ind/ha observées sur la station à 3000 m du golfe de Gascogne (Sibuet, 1977).

On observe aussi une majorité de suspensivores sur certains sites abyssaux de l'océan Atlantique comme à 4840 m sur la plaine abyssale de Demerara, dans l'océan Atlantique équatorial où ce groupe trophique est représenté par 106 ind/ha (Sibuet et al., 1984). Ces auteurs ont pu mettre en évidence les corrélations entre le flux particulaire et le groupe trophique dominant. Ainsi au pied du cône de l'Amazonie à 4440 m de profondeur, les détritivores dominent avec un flux particulaire 1,6 fois plus important que sur la station à 4840 m.

L'assertion que les suspensivores sont prépondérants en zone oligotrophe (Sokolova, 1968) vérifie les données de Demerara mais non celles de la présente étude. En effet on devrait s'attendre à observer, sur la zone de fractures de Clarion et de Clipperton, plus de suspensivores sur les sites les plus pauvres en production primaire de surface. Ainsi il y aurait un gradient d'ouest en est avec plus de suspensivores sur les sites oligotrophes de DOMES A et B par rapport au site C. De même le site C étant plus pauvre que les sites de NIXO 45 et de NIXO 41 en zone mésotrophe (avec des valeurs de production primaire comprises entre 150 et 250 gC/ m²/ an selon Berger et al., 1987), devrait plus abonder en suspensivores. Or les différences des valeurs de production primaire ne sont pas les seuls facteurs structurant les assemblages épibenthiques, il y aurait aussi l'apport horizontal de particules nutritives sédimentant lors de la dérive vers l'ouest de courants provenant de zones de production

primaire élevée. Lors de cette dérive vers l'ouest l'abondance des particules en suspension décroît progressivement. Ainsi le site de DOMES C est caractérisé par une majorité d'échinodermes (Paul et Jumars, 1976) représentés essentiellement par des échinides (Morvan, 1991). Ces auteurs ont mis en évidence un gradient de dominance des actinies à l'ouest (proche de NIXO 45) et des échinides à l'est situé à 126°20W-13°07N (proche d'Echo 1) accompagné par une augmentation générale de l'abondance. Ce même gradient de dominance est observé dans la présente étude sur les sites de NIXO 45 et 41. Les actinies se seraient adaptées à des ressources plus faibles énergétiquement.

Conjugué à ces observations et sur des sites plus occidentaux, une croissance accrue de suspensivores (7% à 49 %) a été observée du site de DOMES A vers celui de DOMES C (Hecker et Paul., 1977); De même au sud de DOMES C, les suspensivores sont plus abondants, comme exposé dans cette thèse, sur les sites de NIXO 45 et de NIXO 41 (de par l'importance des ophiures). Cette abondance ne pourrait être expliquée dans le cas présent par une adaptation à des ressources plus faibles ou à des conditions oligotrophes (Sokolova, 1968) puisque les sites sont en zone mésotrophe mais plutôt par un contexte édaphique et hydrologique particuliers ainsi qu'il sera exposé ultérieurement.

Les habitats préférentiels et leurs assemblages faunistiques

Sur les sites de NIXO 45 et de NIXO 41, on observe le même ordre de dominance et de proportionnalité des suspensivores sur les détritivores et les carnivores quel que soit le faciès (figure 87), seuls les composants faunistiques des groupes trophiques diffèrent. On remarque une abondance totale plus forte sur les faciès C⁺ 10 % et le faciès C⁺ de pente > 15° sur NIXO 45 (figure 74). Les cnidaires (en majorité des octocoralliaires) sont les composants principaux des assemblages faunistiques propres à chaque faciès (figures 76, 85, 86). Afin de ne pas réitérer les descriptions des assemblages faunistiques de chaque faciès ayant été détaillées dans l'analyse quantitative, seuls sont cités ici les éléments de comparaison relevés dans la littérature.

La plus grande abondance des suspensivores est observée sur le faciès O à sédiments anciens et sur le faciès de pente C⁺ 20 à 40 % alors que les détritivores abondent surtout sur le faciès C⁺ 10%. Les faciès O à sédiments anciens et le faciès C⁺ 15 % abritent le plus de taxons exclusifs. Ces données confirment, en les détaillant, celles de Tilot et al.(1988). De même, Du Castel (1982) découvre aussi une abondance de la faune fixée suspensivore ainsi que des perturbations de surface sur les faciès C⁺ et B. Elle explique cette abondance par la géomorphologie et les conditions hydrodynamiques du site ainsi qu'il sera exposé dans le paragraphe s'y référant. De même l'ordre d'abondance faunistique par faciès est le même que celui observé dans la présente étude en privilégiant (dans l'ordre) : les faciès C⁺, O, B et A. Une majorité d'octocoralliaires a été observée sur le faciès O comme dans cette étude sur le faciès homologue composé de sédiments récents tandis que les actinies prédominent sur les faciès C⁺ et B. Les habitats préférentiels démarqués par Du Castel (1982) ne sont pas vérifiés dans la présente étude de par les différences de précision de l'analyse, des surfaces explorées et des stratégies d'échantillonnage comme exposé précédemment.

Par contre l'analyse de Markov utilisée par Du Castel (1982), rassemblant des nodules de structure interne et de teneurs en métaux voisins (figure 13), a permis à l'auteur d'associer ces groupes à des conditions différentes d'environnement auxquelles la faune est sensible. Certains résultats de cette analyse concordent avec ceux de cette thèse. En effet, on observe aussi plus d'animaux mobiles sur les faciès C⁺ et BP.

Les caractéristiques faunistiques des faciès explorés par Pawson (1988) au Sud-Ouest de NIXO 45 ne s'ont pas vérifiées dans la présente étude. En effet les ophiures et les échinides réguliers ne préfèrent pas le faciès O sur le site de NIXO 45 mais plutôt respectivement le faciès BP 35% et le faciès C⁺ 2-5%. De plus cet auteur nie la présence de spongiaires et d'actinies sur le faciès O alors que des Pachastrellidés abondent de 69 ind/ha et des Hormathiidés sont au nombre de 13 ind/ha sur le faciès O du site de NIXO 45. Néanmoins les résultats suivants sont similaires à ceux présentés dans cette thèse : les densités totales les plus élevées sont observées sur des couvertures nodulifères moyennes, les densités les plus basses sont associées à des couvertures nodulifères denses (et non aux faciès O) et la densité des actinies varie en fonction de la couverture nodulifère.

Les résultats communs à ceux que Foell et al., 1989 ont proposés, pour un site plus à l'est de NIXO 45, sont les suivants : les échinides *Plesiodiadema globulosum* abondent préférentiellement sur les faciès à petite couverture nodulifère et les crinoïdes fixées sont notamment (pour le cas de NIXO 45) associées à des faciès nodulifères de 20 à 40 % de couverture.

En passant à l'échelle des taxons, on pourrait proposer la zone d'étude de Clarion-Clipperton comme étant une sous-région zoogéographique selon les termes employés par Hansen (1975) au vue des espèces nouvelles qui lui sont exclusives, telles celles identifiées comme *Peniagone leander* (Pawson et Foell, 1986), *Psychronaetes hanseni* (Pawson, 1983), (au contraire de *Plesiodiadema globulosum* et *Dytaster gilberti* qui sont plus cosmopolites dans le Pacifique). Sur le site de NIXO 45, les suspensivores les plus fréquemment observés appartiennent aux cnidaires et représentent les familles des Actinostolidés, des Actinernidés, des Primnoidés et des Isididés alors que les détritivores les plus fréquents sont des Bathycrinidés et des Ophiuridés. Les spongiaires les plus observés sont des Hyalonematidés et des Pachastrellidés. Les taxons exclusifs les plus abondants sont sur les faciès O à sédiments anciens et sur le faciès C⁺ 15 %.

Les taxons les plus abondants sur les 3 sites de NIXO 45, 41 et d'ECHO 1 sont : les actinies *?Sincyonis tuberculata*, des spongiaires du genre *?Hyalonema*, des holothuries *?Mesothuria murrayi*, des polychètes incertae sedis vivant dans des tubes contorsionnés de 40 cm de long et des échinides *?Plesiodiadema globulosum*.

Facteurs contraignants : Courants, géomorphologie et hétérogénéité édaphique

Les courants de fond sur le site de DOMES C furent mesurés pendant 6 mois avec un chapelet de courantomètres (Hayes, 1979). Les vitesses de courant mesurées à 6 m au dessus du fond sont de 0 à 12 cm/sec et oscillent selon une rotation quasi symétrique des courants de marée avec une légère

résultante moyenne vers le Nord-Ouest ainsi que le témoignent certaines photographies par la présence d'un dépôt uniforme de sédiments floconneux à la périphérie des nodules. Les vitesses de courant sont maximales à 30 m au-dessus du fond. Ces données courantologiques concordent avec celles de travaux antérieurs menés sur des sites voisins (Harvey et Patzert, 1976). Les profils de température indiquent une faible stratification des 200 premiers mètres au dessus du fond et l'absence de mélange dans la couche au voisinage du fond. Ainsi le gradient de vitesse sur un champ nodulifère est influencé par les vitesses de courants au-dessus de la couche du fond et la topographie du fond.

La morphologie du site de NIXO 45 en horsts et grabens (cf. contexte général) favorise l'accélération des courants et la création de pentes (figure 10). Les faciès B et C⁺, localisés sur la colline ouest et entre les plateaux au sud et au centre, semblent être le lieu de circulation d'un courant d'après l'abondance des organismes suspensivores sessiles et leur orientation (Du Castel, 1982). En effet, la faune fixée peut servir de marqueurs de courants de fond (Heezen et Hollister, 1971; Kennett, 1982). Les faciès O à sédiments récents sont, dans les parties les plus profondes, dans l'axe du graben tandis que les faciès BP sont sur les pentes et les sommets des Horsts. Au Nord-Est des plateaux (Du Castel, 1985), des rides et des sillons de 10 à 20 cm de large sur environ 1m de long sont observés sur le replat des marches. Ces structures évoquent "les furrows" décrits par Hollister et al. (1974), Lonsdale et Spiess (1977), Kennett (1982), Flood (1983) et sont associées à un fort courant local (10 à 15 cm/sec). Ces "furrows" sont orientés N40 à N50 et leur formation résulterait d'un courant de direction parallèle (Flood, 1983) qui serait alors identique à la direction du courant actuel, observé à 100 m environ de ces marches grâce aux organismes fixés et orientés N40 et N50 (Du Castel, 1982).

Les suspensivores sont souvent localisés à des endroits de flux particuliers importants (Ebling et al., 1948; Pequegnat, 1964; Riedl, 1971; Hughes, 1975; Genin et al., 1986). L'impact des courants sur la faune épibenthique a été évalué par Jumars et Nowell (1984) et Butman (1987). Son action sur les populations de suspensivores a été étudiée par La Barbera (1984), Merz (1984), Sebens et Koehl (1984), Holland et al. (1986) et Muschenheim (1987) et celle sur les détritivores par (Taghon et al., 1980; Miller et Jumars, 1986). L'efficacité des suspensivores dépend de la vitesse de flux des particules en suspension, étant déterminé par la vitesse de courant, la concentration de matière en suspension et l'efficacité du système de récolte (Leonard et al., 1988). Lorsque les courants dépassent environ 7 cm/sec à 1 m au dessus du benthos, les détritiques sur le fond peuvent être remis en suspension (Lampitt, 1985) et ainsi être mélangées activement et rapidement de façon logarithmique sur l'épaisseur de la couche d'eau au voisinage de l'interface des sédiments (Cacchione et al., 1978; Jumars et Gallagher, 1982; Hollister et al., 1984; Jumars et Nowell, 1984). Mais plus l'altitude par rapport au fond augmente, plus l'efficacité du mode trophique des suspensivores décroît car plus faibles sont les concentrations de particules en resuspension. Ainsi beaucoup de suspensivores passifs sont de grande taille en élevant leurs filtres à une hauteur suffisante pour récolter plus de nourriture là où le courant est plus fort (Rice et al., 1979; Jumars et Gallagher, 1982; Fujita et al.,

1987). Par conséquent les courants peuvent agir sur les populations de suspensivores en affectant les taux de ressources nutritives (Sebens, 1984; Leonard et al., 1988), la dispersion larvaire et le transport de sédiments (Cacchione et al., 1988). Des augmentations locales de suspensivores ont été corrélées à des variations de régimes de courants (Peguegnat, 1964; Sebens, 1984; Sibuet et Segonzac, 1985).

La présente étude sur le site de NIXO 45 a recensé une abondance importante et diversifiée de suspensivores. Ainsi qu'il a été exposé dans l'analyse qualitative, les observations des spécialistes conjuguées aux informations extraites de la littérature (tableaux 12, 13 et 14) classent les organismes suivants comme faisant partie des suspensivores : les spongiaires, les alcyonaires, les cérianthaires, les actiniaires, les corallimorphaires, les antipathaires, les archaéogastéropodes, les polychètes sédentaires, les cirripèdes, les brachiopodes, les crinoïdes, les ophurides, les brisingides et les ascidies. Les octocoralliaires et les crinoïdes prédominent sur les faciès de pente favorisant l'accélération du courant (Du Castel, 1982). Les témoins de courants généralement observés sur les sites étudiés sont les crinoïdes penchés dans le sens du courant, les commatules en position de "feeding-net" tournés vers le courant, les hydraires *Branchiocerianthus imperator* et les cerianthaires dans le sens du courant....Il est fréquent d'observer des ophiures sur de longues tiges de spongiaires du genre *Hyalonema* pour mieux capter les particules en suspension. Ce comportement a aussi été observé par Fujita et Ohta (1988) dans le cas de l'ophiure *Asteronyx loveni*.. Une forte dominance d'actinies, comparable à celle observée sur le site de NIXO 45, associée à des courants de 10 cm/sec a été observée sur un site localisé à 4440 m de profondeur dans le golfe de Gascogne (Sibuet et al., 1980).

En dehors des suspensivores, certains détritivores se sont adaptés à une vie pélagique. En effet, on peut observer sur la zone de Clarion-Clipperton de nombreuses "holothuries nageuses" qui ont été identifiées et dont les comportements ont été décrits dans l'analyse qualitative des assemblages épibenthiques. Certaines sont des "nageuses vraies" selon les définitions de Miller et Pawson (1990), passant la plupart du temps dans la colonne d'eau telles *Eynpniastes eximia*, *Peniagone leander* et *Peniagone diaphana*.. Elles ne sont pourtant pas des suspensivores d'après l'examen de leurs contenus gastriques mais peuvent vivre de façon mésopélagique en se nourrissant de la resuspension des particules détritiques que pourraient provoquer leurs battements natatoires si ce n'est les courants. Ce comportement particulier pourrait être l'étape intermédiaire d'une adaptation évolutive à une vie essentiellement mésopélagique tout comme celle que mènerait *Pelagothuria natatrix* n'ayant jamais été observée ailleurs que dans la colonne d'eau (Ludwig, 1894; Chun, 1900; Etman, 1926). Or la position la plus fréquemment adoptée par *Eynpniastes eximia* sur les sites étudiés est celle adoptée en cas de situation de courant d'après Ohta (1985), en apposant le velum comme voile opposé à la direction du courant et en utilisant les podias ventro-latéraux comme freins. Ces holothuries ont été observées à moins de 5m d'altitude puisque les caméras étaient à peu près à cette altitude sur les plages photographiques sélectionnées dans la présente étude or cela ne donne aucune indication sur l'altitude maximale ou "de croisière" que peuvent prendre ces organismes. En effet, une *Peniagone*

leander a été vue à 250 m environ d'altitude et certaines *Enypniastes eximia* à 50 m du fond (Pawson, 1976; 1982) et jusqu'à 3000 m d'altitude pour certaines formes juvéniles (Billett et al., 1985). Ce positionnement à différentes altitudes marqueraient les variations de courants et de flux particuliers. Différentes motivations pourraient susciter un tel comportement comme la fuite face à un prédateur (ou l'engin d'observation) ou face à un danger quelconque comme des courants de turbidité (Ohta, 1983). Ce pourrait être aussi pour échapper à la turbulence de la couche d'Ekman au voisinage du fond ou comme moyen de déplacement à moindre coût énergétique en cherchant les courants les plus rapides tout en se laissant flotter. Une autre motivation serait de servir à la dispersion pour un mode de reproduction vivipare comme c'est le cas pour *Enypniastes eximia* (Ohta, 1983) ou pour rechercher des sources d'approvisionnement. Enfin ce pourrait être pour des raisons physiologiques, afin d'augmenter par le battement des voiles et des podias l'échange gazeux compensant le manque d'organes respiratoires spécialisés ou enfin pour augmenter l'efficacité d'une assimilation parentérale par les mouvements et l'augmentation de la surface corporelle (Miller et Pawson, 1990). Les holothuries "nageuses facultatives" d'après les définitions de Miller et Pawson (1990), de la zone d'étude sont les suivantes : *Psychropotes verrucosa*, *Psychropotes semperiana*, *Psychropotes longicauda* et *Benthodytes valdiviae*.. Celles qui ont une morphologie adaptée à la nage sont : *Pannychia moseleyi* et *Benthodytes typica*.

Les courants, observés in situ sur le site de DOMES C par un système de caméra conjugué à des courantomètres et des néphélomètres immergé pendant 1000 jours, ne seraient pas assez forts pour provoquer l'érosion mais assez pour empêcher la déposition des particules (Gardner et al., 1984). Ces auteurs concluent de même que l'activité biologique n'est pas suffisante pour garder les nodules à la surface mais elle est la seule cause des changements dans l'environnement des nodules. En effet d'après leurs observations, la décomposition des excréments des holothuries s'est faite en un mois et le film muqueux d'un hémicordé en 12 jours. De plus, de la faune a été observée en train de ramper et de "brouter" le film recouvrant la surface des nodules. Mais ces observations sur une très petite surface du fond et durant biologiquement un long laps de temps sont bien trop courtes pour mesurer un phénomène d'âge géologique même récent. Or d'après Hoffert et al. (1992), la répartition actuelle des nodules serait la conséquence de la dynamique des courants profonds dûs aux variations des climats quaternaires et la vision des champs de nodules ne serait d'ailleurs qu'à l'existence de mécanismes d'érosion actuels (moins de 210 000 ans) qui une fois interrompus provoqueraient l'enfouissement rapide des nodules. De plus, l'environnement nodulifère présente une microtopographie assez hétérogène pour créer des mouvements turbulents car les sédiments nodulifères sont plus sensibles à l'érosion créée par des vitesses de courants plus faibles que les sédiments dépourvus de nodules (Lonsdale et Southard, 1974).

L'utilisation du schéma d'écoulement hydrodynamique sur les nodules pour prédire à priori les patterns de distribution des organismes épibenthiques est un moyen de déterminer l'importance relative des processus physiques sur ceux biologiques dans la structuration des communautés abyssales. Deux facteurs structurants des communautés épibenthiques sont le schéma d'écoulement et

la disponibilité de nourriture particulière. Mullineaux (1989), a mis en évidence une distribution verticale de l'épifaune sur des nodules du site de DOMES C. Ainsi les suspensivores habitent préférentiellement au sommet des nodules de texture lisse et au taux élevé de contacts tandis que les détritivores colonisent la base des nodules caractérisée par une texture plus rugueuse de la surface, un faible taux de cohésion, un faible taux de contact particulière et un taux plus élevé de déposition.

Facteurs structurants biotiques

La richesse taxinomique relativement importante caractérisant les assemblages faunistiques de la zone de Clarion-Clipperton peut être considérée comme la conséquence de deux processus à l'échelle temporelle : le premier, à long terme, relève d'une diversité évolutive à l'origine de la spéciation et de la distribution géographique des espèces assemblées en communautés épibenthiques à l'état d'équilibre, le second à court terme est situé dans un contexte écologique impliquant des mécanismes de déséquilibre tels que la compétition exclusive, la prédation et la variation stochastique pouvant conduire à une extinction locale des espèces. Deux théories proposent d'expliquer le maintien de la richesse taxinomique à l'état d'équilibre dans le domaine abyssal généralement pauvre en ressources nutritives.

D'une part la théorie de la stabilité temporelle de "l'équilibre" proposée par Sanders (1968) selon laquelle la diversité serait expliquée par la stabilité de conditions environnementales physiques ayant permis la mise en place de stratégies adaptatives évolutives qui minimiseraient la compétition. Selon Valentine (1973), la richesse taxinomique d'une organisation faunistique en état d'équilibre serait l'expression d'un partage des maigres ressources nutritives par une plus grande spécialisation des régimes alimentaires. A l'échelle de l'évolution des espèces, la diversité taxinomique serait selon Abele et Walters (1979) expliquée par les faibles chances d'extinction de la distribution d'espèces rares sur les vastes étendues du domaine abyssal. Les assemblages faunistiques très diversifiés taxinomiquement feraient partie d'un écosystème arrivé à maturité et hautement prévisible (Margalef, 1963). En considérant la grande tendance sur la zone d'étude vers un opportunisme trophique des assemblages faunistiques (cf. classification des comportements trophiques des taxons de Clarion-Clipperton, tableaux 12,13 et 14), on propose plutôt l'hétérogénéité de l'habitat comme étant le facteur causant le partage des ressources et à l'origine de la diversité taxinomique. Cette seconde explication de la théorie de la stabilité de Sanders est aussi avancée par Jumars (1975, 1976), Thistle (1981), Jumars et Gallagher (1982), Jumars et Eckman (1983) à l'échelle de l'ambit (sphère d'influence) individuelle des organismes épibenthiques. L'hétérogénéité des conditions édaphiques des sites nodulifères et sédimentaires étudiés expliquerait donc la richesse taxinomique relativement importante des assemblages épibenthiques partitionnés en habitats préférentiels selon un gradient édaphique (ainsi qu'il a été démontré dans la présente étude par l'analyse factorielle des correspondances).

La deuxième explication pour la diversité taxinomique, observée sur la zone d'étude, découle des théories de "disequilibrium" c'est à dire du contrôle de communautés terrestres et intertidales par la prédation (Paine, 1966; Paine et Vadas, 1969; Harper, 1969; Connell, 1970; Dayton, 1971). Mais un tel mécanisme entretenant à court terme une diversité faunistique par "disequilibrium" ne peut suffir à expliquer la richesse taxinomique sur une échelle biogéographique impliquant plutôt des mécanismes évolutifs à long-terme. On propose plutôt l'hypothèse de perturbations biologiques intermédiaires qui maintiendraient l'hétérogénéité spatio-temporelle des peuplements. Ces perturbations minimiseraient par la prédation les interactions compétitives afin de permettre la co-existence des espèces et le partage des mêmes ressources nutritives (Connell, 1978). Ce processus favoriserait un comportement trophique généraliste et le chevauchement de régimes alimentaires à large spectre comme il semble être le cas dans la présente étude. Cependant ce "généralisme" alimentaire peut très bien ne refléter que la pénurie des ressources nutritives dans le monde abyssal. (Hessler et Jumars, 1974; Jumars et Gallagher, 1982). Les perturbations biologiques intermédiaires créent certains microenvironnements susceptibles d'être colonisés par l'immigration latérale d'espèces épibenthiques motiles ou par l'établissement de propagules larvaires. Les microenvironnements bioturbés peuvent piéger le flux de particules organiques et par conséquent provoquer un accroissement local des ressources nutritives. Cet enrichissement incite une activité biologique plus grande ainsi qu'un taux de décomposition plus élevé (Aller and Aller, 1986) attirant des espèces opportunistes colonisatrices (Grassle and Sanders, 1973). Ainsi comme ces microenvironnements ne sont pas créés simultanément, on observe une mosaïque de microenvironnements perturbés à différentes étapes de colonisation. Cette mosaïque maintiendrait un état permanent de "disequilibrium" (Bernstein et al., 1978; Thistle, 1979; Rex, 1981). L'importance de perturbations naturelles d'origine biotique et les traces de son activité sur le substrat peuvent aussi maintenir en équilibre des communautés adoptant des comportements trophiques différents (Probert, 1984) comme sont organisés les assemblages épibenthiques de Clarion-Clipperton. Elles peuvent aussi créer un déséquilibre des communautés trophiques si elle sont trop importantes. On peut citer à ce propos l'étude de Thayer (1979) expliquant le net déclin de la population de suspensivores sessiles vivant sur des substrats meubles pendant le Phanérozoïque par l'activité croissante bioperturbante des détritivores. Ce même phénomène se produit sur des environnements marins actuels (Rhoads et Young, 1970; Peterson, 1977).

Exemple d'activité biologique à l'interface de l'eau et des sédiments

Il est présenté ici un exemple de microenvironnement perturbé illustrant les interactions pouvant se produire à l'interface eau-sédiment entre les facteurs biotiques et physiques et leurs conséquences sur les communautés épibenthiques dans un environnement nodulifère.

L'étude des traces récentes d'activité animale dans le domaine profond est relativement limitée. Certains auteurs ont entrepris de les décrire (Heezen et Hollister, 1971; Clarke, 1968;

Hollister et al., 1975; Ekdale et Berger, 1978; Kitchell, 1979; Mauviel, 1982; Mauviel et Sibuet, 1985). Les traces de bioturbation sur un environnement nodulifère peuvent prendre quelques semaines pour se dégrader d'après les observations *in-situ* de Gardner et al. (1984) mais l'association de ces traces à un organisme particulier reste peu documenté.

Description et identification de la trace de bioturbation

Une forme particulière de bioturbation a été étudiée à l'interface "eau-sédiment" (Tilot, 1991a, 1991b, 1992a cf. Annexe 3). Il s'agit en effet d'un tumulus allongé, circulaire ou en forme de croissant de 210 cm de long, de 65 cm de large et de 40 cm de haut caractérisé en général par un sillon médian. Ce tumulus est associé à un terrier de 5 cm de diamètre souvent entouré d'un bourrelet circulaire de quelques cm d'épaisseur. Cette forme de bioturbation n'a pas été reportée par Heezen et Hollister (1971), Hollister et al. (1975) et Thiel (1975) mais des formes similaires avec toutefois un orifice sur le sommet d'un tumulus circulaire et des marques rayonnantes autour de l'orifice du terrier ont été identifiées comme abritant des échiuriens dans le golfe de Gascogne (Datta Gupta, 1981; Mauviel, 1982; Mauviel et Sibuet, 1985), en Antarctique (Kitchell et al., 1978) et dans le bassin de Santa Catalina au large de la côte californienne (Smith et al., 1986). L'auteur de cette forme de bioturbation est un échiurien de la famille des Bonellidés, *Jacobia birsteini*. (Ohta, comm. pers.). Cet échiurien déploie un proboscis, morphologiquement analogue au lobe céphalique, sur la surface des sédiments qui peut atteindre 5 à 10 fois la longueur de son corps (Ohta, 1984) estimé à environ 150 cm de long. D'après l'examen des photographies des sites de Clarion-Clipperton, la taille de proboscis la plus grande est de 820 cm de long. L'extrémité de la trompe céphalique, d'une largeur estimée à 15 cm, a une forme bilobée typique des Bonellidés (Zenkevitch, 1966). Les tumuli n'abritent que des femelles échiuriens étant donné que les mâles Bonellidés sont des formes néoténiques, ne mesurant que quelques millimètres et vivant en général dans la cavité coelomique des femelles (Zenkevitch, 1966). Ce dimorphisme sexuel est une forme de stratégie adaptative à l'environnement abyssal. D'après Tilot (1992), le terrier de *Jacobia birsteini*, observé sur les photographies de la zone de Clarion-Clipperton serait en forme de L et le tumulus serait créé par l'excrétion du matériel fécal au fond du terrier. Ce terrier serait situé horizontalement dans la couche intermédiaire des sédiments sur une épaisseur de 10-13 cm à 20-35 cm (Berger et al., 1979). Le sillon médian marqué de fissures transversales est provoqué par les mouvements de l'échiurien dans son terrier se gonflant de sédiments ingérés ou les excréant (Elder, 1975).

Comportement trophique

D'après les observations faites en environnement littoral (Gilsen, 1940; MacGinitie et MacGinitie, 1968; Risk, 1973) et dans le milieu abyssal (Sokolova, 1986), les échiuriens femelles se nourrissent en étendant lentement leur proboscis afin de sonder le substrat et de ramasser le film de détritus dans lequel peut être inclus des foraminifères agglutinés, des komokiacés, des xénophyphores, des squelettes de diatomées et des granules minéraux (Sokolova, 1986). Ces détriti

sont ensuite rassemblés sur la face ventrale exposée à l'océan et transportés avec du sédiment fin par un film muqueux jusqu'à l'orifice buccale afin d'être avalés. Le proboscis se rétracte rapidement et complètement dans le terrier (Sokolova, 1986).

Cet auteur décrit le comportement trophique des échiuriens comme étant plutôt non sélectif, de type opportuniste d'après l'examen de son contenu intestinal. Ekdale (1985, 1988) propose les mêmes conclusions pour des traces fossiles d'échiuriens qui auraient été des opportunistes de stratégie r et ayant un large spectre de régime alimentaire et de tolérance environnementale. D'après une expérimentation sur des échiuriens d'environnement littoral, Jaccarini et Schembri (1977) concluent que les Bonellidés adoptent un comportement ditrophique de détritivore, en recueillant le film de détritus à la surface du substrat, et de suspensivore, en recueillant des particules en "resuspension" dans l'eau avoisinant le substrat au moyen de la face ventrale adhérente du proboscis. Ce comportement "ditrophique" est partagé par différentes espèces abyssales (Fauchald et Jumars, 1979; Taghon et al., 1980; Dauer et al., 1984). Selon Taghon et al. (1980) les espèces ditrophiques sont bien adaptées pour exploiter des écotones entre les microenvironnements occupés de façon prédominante par un des deux groupes trophiques. La mise en place de cette hétérogénéité des assemblages trophiques peut aussi fluctuer en fonction de la variabilité temporelle ou saisonnière du flux de carbone organique (Tyler, 1988). Ce comportement ditrophique serait aussi une stratégie adaptative à une hétérogénéité édaphique créée par une activité biologique (notamment les tumuli).

Les observations sur Clarion-Clipperton rendent compte de proboscis prenant quelque fois des directions perpendiculaires au milieu de leur parcours en quête de nourriture. Ce pourrait être pour éviter un obstacle ou un prédateur ou par réaction phototaxique à l'encontre de traces précédentes. En effet, Ohta (1984) prône un comportement trophique, adapté par les échiuriens aux faibles ressources en abyssal, qui ferait que ceux-ci évitent de repasser sur leurs traces (thigmotaxisme). Une autre observation (Gilsen, 1940) sur leur comportement trophique expliquerait la présence des bourrelets autour des terriers comme provenant du mélange de sédiments et de mucus déposés lors du nettoyage du proboscis.

Habitat préférentiel

Une étude quantitative (Tilot, 1992) sur la présence de cette forme de bioturbation en fonction des différentes conditions édaphiques observées sur le site de NIXO 45 montre qu'elle est associée préférentiellement à des sédiments récents datant du Plio-Quaternaire couverts d'une population d'environ 50 % de petits nodules de 2 à 3 cm de diamètre (faciès BP 50 %) et qu'elle n'apparaît pas sur des fonds sans nodules (faciès O) quelles que soient les caractéristiques lithostratigraphiques des sédiments (anciens, datant de l'Oligocène au milieu du Miocène ou récents, datant du Plio-Quaternaire). Ainsi on peut utiliser ces formes de bioturbation comme indicateurs biologiques d'un certain faciès nodulifère (faciès BP 50 %). L'abondance des tumuli est associée au gradient de couverture nodulifère et à l'abondance de la population de détritivores mais non à l'abondance totale de la mégafaune, comme c'est le cas en Atlantique pour les formes de bioturbation observées par

Mauviel et Sibuet (1985).

Indicateurs de courants

L'étude quantitative montre aussi que les échiuriens sont de bons indicateurs de courants étant rhéotaxiques sur les faciès B et C⁺ mais non sur le faciès BP où ils abondent plus particulièrement. Or rappelons que Du Castel (1982) découvre aussi que les faciès B et C⁺, localisés sur la colline ouest et entre les plateaux au sud et au centre du site de NIXO 45, semblent être le lieu de circulation d'un courant d'après l'abondance des organismes suspensivores sessiles et leur orientation. La forme des tumuli présente généralement un aspect hydrodynamique sur les faciès B et C⁺ avec une extrémité plus arrondie et boursouflée probablement due à l'excrétion des sédiments au fond du terrier tandis que l'autre extrémité est terminée en pointe dans la direction de l'orifice du terrier. Cette forme hydrodynamique rappelle la traîne décrite par Underwood et Lambert (1974) et Jain et Fischer (1980) qui se forme derrière une hémisphère en situation de courant. Cette traîne marquée d'une ligne de crête est le résultat d'une baisse de régime de courant manifesté derrière un obstacle (Karcz, 1968) ou d'un obstacle s'opposant au transport horizontal de particules en suspension (Allen, 1982). Rappelons aussi que les substrats hétérogènes comme les champs de nodules sont plus sensibles à l'action érosive de courants généralement trop faibles pour affecter un substrat vierge de nodules (Lonsdale et Southard, 1974). Les tumuli, de par leur taille, ne font qu'encourager cette action érosive.

Rôle de cette forme de bioturbation dans l'hétérogénéité spatio-temporelle des assemblages épibenthiques

Comme évoqué précédemment lors de la présentation des facteurs structurants biotiques, l'hétérogénéité de l'habitat causerait le partage des ressources qui serait à l'origine de l'importante richesse spécifique observée en milieu abyssal (Sanders, 1968). Comme cette hétérogénéité de l'habitat est généralement considérée comme étant de l'ordre de la sphère d'influence (ambit) des organismes, les tumuli créés par les Bonellidés ont un rôle majeur comme facteurs structurants. Ces formes de bioturbation représentent des microenvironnements où peuvent se réfugier certaines espèces et de ce fait elles favorisent la diversité des espèces en réduisant la compétition exclusive et les risques d'extinction (Menge et Sutherland, 1976). Elles représentent aussi des formes de perturbations intermédiaires comme proposées par Conwell (1978) pour son modèle explicatif de la diversité spécifique faisant partie de la théorie du "disequilibrium".

Les Bonellidés peuvent aussi être considérés comme des espèces pionnières (Mauviel et al. (1987) responsables d'un changement durable d'un microenvironnement propice à être colonisé ultérieurement par l'immigration latérale d'espèces benthiques motiles. Le tumulus peut piéger le flux latéral de particules, augmenter les réserves nutritives locales et favoriser en cela l'activité biologique et les taux de décomposition (Aller et Aller, 1986). On peut retrouver différentes étapes de colonisation au sein d'un faciès où ces formes de bioturbation abondent ayant pour résultat une

mosaïque d'une succession spatio-temporelle de différentes espèces colonisatrices maintenant ainsi un processus de "disequilibrium" permanent et simultané (Bernstein et al., 1978; Thistle, 1979; Rex, 1981). Les espèces pionnières observées ponctuellement sur les tumuli du site de NIXO 45 sont des xenophyophores, ?*Reticulammina* sp. et ?*Stannophylum* sp. ainsi que certains néogastéropodes (Turridés). Une étude photographique à long terme sur ces tumuli pourrait seule permettre d'identifier les espèces pionnières et les différentes étapes de la colonisation.

Rôle de cette forme de bioturbation dans le contexte édaphique

L'activité biologique à l'interface eau-sédiment a un rôle fondamental dans le remaniement physico-chimique de la couche superficielle des sédiments. Les terriers augmentent l'interface d'un facteur mille ou plus. Les sédiments peuvent devenir complètement anoxiques par l'activité microbienne. Les galeries creusées par l'infaune sont principalement responsables du mélange des éléments organiques, métalliques et des radionuclides inclus dans les sédiments (Richardson et al., 1985; Meadows, 1986). Les anciennes galeries et terriers ont aussi une action sur l'environnement sédimentaire étant irrigués par l'eau percolant sous un gradient de pression qui est fonction de la force des courants passant à l'interface eau-sédiment (Ray et Aller, 1985). Les organismes fouisseurs et leurs comportements trophiques ont un rôle important dans la porosité, la compaction, la cohésion et la teneur en eau des sédiments (Meadows, 1986). Une bioturbation intense peut complètement mélanger les sédiments en homogénéisant la composition et la taille des grains et en favorisant l'hétérogénéité biogéochimique.

En retour, il existe un effet rétroactif important du point de vue écologique par le fait que les propriétés géotechniques des sédiments ont un rôle dans l'organisation des principaux assemblages épibenthiques (Pérès, 1982) et en particulier sur la composition des groupes trophiques de la macrofaune (Deming, 1985).

L'importance des facteurs biotiques sur la stabilité des sédiments a été reconnu depuis longtemps (Ginsberg et Lowenstrom, 1958; Sanders, 1958). Smith (comm. pers.) a estimé que 3 à 6 % des fonds du bassin de Santa Catalina ont été sujet à des remaniements par advection résultant du comportement trophique d'un seul grand échiurien. Ainsi selon cet auteur, une particule sédimentaire passera en moyenne 10 fois dans la cavité digestive d'un échiurien avant d'être enfouie de façon permanente. Smith et al. (1986) ont estimé que 1500 ml/m²/an de sédiments passent par les échiuriens et qu'il ne faut que 70 ans pour que sur une épaisseur de 10 cm, la couche superficielle des sédiments du bassin de Santa Catalina soit ingérée par les échiuriens. Les Bonellidés cimentent leur terrier par un mélange de boue et de mucus rendant les sédiments plus compacts et cohésifs. Par contre par l'excrétion de matériel fécal au fond de leur terrier, ils provoquent une poussée de sédiments créant un tumulus composé de sédiments peu cohésifs.

Les observations des tumuli sur la zone de Clarion-Clipperton montrent que ceux-ci sont toujours dépourvus de nodules à leur surface. Il en est de même pour d'autres organismes fouisseurs

toujours dépourvus de nodules à leur surface. Il en est de même pour d'autres organismes fousseurs (Heezen et Hollister, 1971, Piper et Fowler, 1980; Paul, 1976). Par contre des nodules ont été trouvés à l'intérieur des tumulis (Smith, comm.pers.). Ces observations contredisent notamment Saguez (1985) et Raab (1972) imputant à l'activité bioturbante le rôle de maintenir les nodules à la surface de sédiments bien plus récents alors qu'en fait ce serait la conséquence de la dynamique des courants profonds dûs aux variations des climats quaternaires (Hoffert et al., 1992). Néanmoins la bioturbation joue un rôle essentiel (Shirayama et Swinbanks, 1986) par le brassage des sédiments, pouvant ne pas être perçu à l'échelle de temps biologique (Gardner et al., 1984), dans la diagénèse des sédiments et la croissance des nodules.

Estimation de l'impact d'une exploitation minière des nodules polymétalliques et mesures compensatoires

La province de nodules polymétalliques de Clarion-Clipperton a suscité de nombreuses études exploratoires à buts commerciaux depuis la découverte de l'intérêt économique des gisements sous-marins de cette région dans les années 1970. Des études extensives sur l'environnement des nodules furent menées par les différents consortia miniers impliqués dans l'exploitation des grands fonds afin d'évaluer les conséquences d'une exploitation des champs de nodules polymétalliques et d'établir dans un cadre international des régulations de protection de l'environnement (Ozturgut, 1978) ainsi que des zones protégées servant de réserves aux biota et de références à des études comparatives sur les zones "impactées". Ces investigations se sont faites parallèlement au développement d'une technologie minière hauturière adaptée aux grands fonds. L'impact d'une exploitation sur l'épibenthos et la plume benthique (la remise en suspension des sédiments) provoquée par le collecteur de nodules a suscité plusieurs "études d'impact *in situ*" (Tilot, 1988b, 1989a). Ces études tentent de simuler l'impact d'une exploitation et de mesurer la réponse de l'épibenthos sur une échelle de temps afin de comprendre la dynamique du fonctionnement d'un écosystème en réponse à l'ensevelissement. Une connaissance approfondie de l'hétérogénéité du milieu et de la structure de l'épifaune benthique est nécessaire à cette évaluation. Or les données de dynamique des populations sur un environnement nodulifère sont inexistantes ainsi que les réactions de l'épibenthos à la plume benthique (Jumars, 1981). De plus quel sera la réaction du substrat une fois privé de couverture nodulifère ?

On présume que certains groupes trophiques seront plus affectés que d'autres et que les plus affectés seront tout d'abord les suspensivores sessiles. Les études d'impact *in-situ* essaient de mesurer les réponses à un gradient d'enfouissement et de déterminer le seuil de mortalité de l'épifaune. Les communautés impactées vont-elles revenir vers la même situation qu'elles connaissaient antérieurement ou bien vont-elles s'adapter en choisissant des habitats préférentiels ? Ces études d'impact *in situ* proposent de définir la succession des communautés faunistiques ainsi que les assemblages de taxons qui pourraient servir comme indicateurs d'un certain degré d'enfouissement. Elles proposent aussi de déterminer l'effet chronique sur l'épibenthos d'une plume

benthique stagnant sur un long laps de temps ainsi que le seuil de sensibilité des phénomènes de recolonisation dans l'espace.

Les programmes d'études d'impact *in situ* en cours sont menés sur deux zones du Pacifique : le programme allemand "DISCOL" (DISturbance et reCOLonization) dans le bassin du Pérou (Tilot, 1989b, 1990a) et les programmes américains financés par la N.O.A.A. dans le Pacifique tropical Nord-Est près de DOMES C (Tilot, 1990b, 1992c). Les résultats préliminaires restent encore confidentiels.

Le programme allemand est la première simulation d'impact *in situ* qui se fait sur une large surface circulaire de 10 km². Le substrat est labouré aux moyens d'une sorte de herse qui enterre les nodules et remanie les sédiments sur environ 15 cm de profondeur. Les différentes étapes d'une recolonisation sont suivies sur une succession de périodes de deux ans. Les résultats préliminaires sur la description des différents compartiments faunistiques et environnementaux sont présentés dans Tilot (1989b, 1990a)

Le programme américain a commencé ses études d'impact *in situ* par l'échantillonnage, sur le site d'ECHO 1, des sédiments sur des traces de collecteur prototype (Spiess et Weydert, 1987). Il se poursuit dans un projet d'expérimentation *in situ* ayant comme objectif la détermination de la dose critique d'enfouissement" (Smith et al., 1988). Ce projet est mené actuellement sur de grandes surfaces afin d'étudier l'impact chronique d'une resédimentation de plume benthique sur une épaisseur de 5 cm environ.(Tilot,1990b, 1992c).

Les sites nodulifères explorés dans la présente d'étude se caractérisent par la présence de nombreux suspensivores et par une plus grande abondance faunistique sur des faciès à petite couverture nodulifère et des faciès de pente. Ces suspensivores seront plus sévèrement affectés par la plume benthique.

La plume benthique provoquée par le ramassage des nodules polymétalliques affecterait, par sa redéposition sur de larges étendues non exploitées, la faune suspensivore et l'épifaune benthique sessile. Les obstacles d'origine biologique que représentent les tumuli ne provoqueraient que d'autant plus la remise en suspension des sédiments au passage des collecteurs.

Rappelons qu'il existe des environnements marins dont le contexte édaphique est bouleversé par la compétition des suspensivores et des détritivores. Ainsi l'activité bioperturbatrice, la remise en suspension et la pelletisation des sédiments créées par les détritivores peuvent exclure la communauté de suspensivores en obstruant leurs structures respiratoires et en modifiant la cohésion du substrat.

Un autre cas de perturbation profonde du milieu édaphique, est celle de la stagnation dans les boues sublittorales de pétrole provenant d'épandages accidentels. La première réaction des assemblages épibenthiques est un taux élevé de mortalité et une exclusion de la population des détritivores entraînant une augmentation de la population de suspensivores et une plus grande cohésion du substrat par le cimentage de particules mêlées de boue exécuté par les nombreux organismes tubicoles. L'étape ultérieure consiste en une recolonisation des détritivores et au déclin de

la population des suspensivores.

On propose de citer à nouveau les échiuriens comme exemple d'organismes dont l'activité bioperturbatrice revêt une importance écologique dans le remaniement et la dépollution des sédiments (rappelant celui des lombrics en écologie terrestre). En effet une zone côtière californienne fut fortement affectée par la décharge d'eaux usagées ayant pour conséquence le déclin et l'exclusion de la population d'échiuriens (Stull, 1982). Néanmoins ceux-ci réapparurent et assainirent les sédiments par leurs activités bioturbante, respiratoire et alimentaire. Cet exemple démontre le rôle important que pourrait avoir les échiuriens dans le remaniement des substrats bouleversés par l'exploitation des champs de nodules. Les échiuriens se sont révélés lors d'une expérimentation *in situ* dans le bassin de Santa Catalina (Smith et al., 1986) comme pouvant s'adapter à un ensevelissement de 4 à 10 cm d'épaisseur. Cette adaptation propre aux espèces abyssales d'échiuriens relève soit d'une plus grande résistance de la part d'organismes fouisseurs, soit d'une recolonisation rapide d'espèces opportunistes au large spectre de régime alimentaire (Smith et al., 1986). Une expérimentation *in situ* telle celle de Smith et al. (1986) utilisant des caméras stationnées sur une longue période de temps aideraient à comprendre les mécanismes de recolonisation de surfaces bioturbées. De plus l'utilisation de marqueurs tels des grains de sédiments colorés de teintes fluorescentes visibles sous un éclairage ultraviolet ou "luminophores" (Mahaut et Graf, 1987) pourraient être utilisés dans une étude quantitative par échantillonnage benthique lors de laquelle on pourrait mesurer le remaniement des sédiments recouverts au préalable par une couche de luminophores

Comme mentionné dans l'analyse qualitative, la grande diversité taxinomique de l'environnement abyssal présenté dans cette étude rappelle celles caractérisant des milieux tropicaux côtiers (Vinogradova, 1982; Sanders, 1968, 1969; Rex, 1973, 1976; Sibuet, 1977; Haedrich et al., 1980; Rowe et al., 1982; Paterson et al., 1985). C'est ainsi qu'en consultant la littérature sur l'environnement particulier des récifs coralliens marqués aussi par une très grande richesse taxinomique et par une grande stabilité spatio-temporelle, on découvre notamment les expériences de Downing et al. (1985), proposant des récifs artificiels comme lieux de colonisation aux communautés faunistiques locales. On pourrait imaginer des modules de colonisation déployés sur les substrats bouleversés par une exploitation minière des nodules polymétalliques. Ces modules créeraient une mosaïque de microenvironnements dont l'hétérogénéité édaphique serait propice à la colonisation successionale d'espèces opportunistes entretenant une diversité des communautés faunistiques à court-terme. L'hétérogénéité des microenvironnements minimiserait les interactions compétitives afin de permettre le partage des ressources nutritives. De plus, ces "récifs artificiels" pourraient piéger le flux de particules organiques et provoquer un accroissement local des ressources nutritives. On pourrait installer ces modules sur des pentes ou sur des sites caractérisés par des courants plus marqués où, d'après les données sur le site de NIXO 45, la faune abonde plus particulièrement (comme sur les collines ou entre les plateaux de NIXO 45 où sont localisés les faciès C⁺ et B d'après Du Castel, (1982)). Ces modules pourraient avoir une certaine hauteur calculée sur celle des longues tiges de suspensivores tels des spongiaires *Hyalonema* sp. afin de capter les particules là où le

courant est le plus fort (Rice et al., 1979). Sachant qu'une microtopographie hétérogène peut créer des mouvements turbulents et que le substrat nodulifère est plus sensible à l'érosion créée par des vitesses de courants faibles (Lonsdale et Southard, 1974), ces modules installés sur des zones à proximité de celles impactées, pourraient aussi favoriser la remise en suspension des sédiments empêchant l'enfouissement des nodules (Hoffert et al., 1992) ou même créer une certaine érosion qui dégagerait des couches enfouies de champs de nodules... Ainsi en installant des obstacles artificiels dont les formes accentueraient les schémas d'écoulement hydrodynamique ainsi que le piégage de nourriture particulière, on recréerait les facteurs physiques et biotiques structurant les assemblages épibenthiques richement diversifiés d'un environnement nodulifère tel que décrit dans la présente étude. On pourrait de même créer des habitats préférentiels selon un gradient édaphique de couverture ou de microhétérogénéité de l'environnement puisque ce facteur semble être déterminant dans la hiérarchisation des assemblages faunistiques d'après les résultats présentés dans cette thèse sur certains sites de la zone de Clarion-Clipperton.

BIBLIOGRAPHIE

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABELE L. G. et K. WALTERS, 1979. Marine benthic diversity: A critique and alternative parameters, *J. Biogeogr.*, 6 : 115-126.
- AGASSIZ A., 1872. Revision of the Echini. *Illustrated Catalogue of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University*, 7 (1) : 1-242.
- AGASSIZ A., 1872. Revision of the Echini. *Illustrated Catalogue of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University*, 7 (3) : 381-629.
- AGASSIZ A., 1879. Preliminary report on the Echini of the exploring expedition of H.M.S. "Challenger". *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 14 : 190-212.
- AGASSIZ A., 1881. Report on the Echinoidea dredged by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. *Report of the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. "Challenger" 1873-76*, 3 (9) : 1-321.
- AGASSIZ A., 1890. Notice of *Calamocrinus diomedea*, a new stalked crinoid from the Galapagos, dredged by the U.S. Fish Commission steamer "Albatross", Lieut. Commander Z.L. Tanner, U.S.N., commanding. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University*, 20 (6) : 165-167.
- AGASSIZ A., 1898. Reports on the dredging operations off the west coast of Central America, Mexico and the Gulf of California, by the U.S.S. "Albatross" during 1891. Preliminary report on the Echini. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University*, 32 (5) : 71-86.
- AGASSIZ A., 1904. The Panamic Deep Sea Echini. Report XXXII on an exploration off the west coasts of Mexico, Central and South America, and off the Galapagos Islands. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 31 : 1-243.
- AGASSIZ A. et H.L. CLARK, 1907. Hawaiian and other Echini. The Cidaridae. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 34 (1) : 1-43.
- AGATEP C.P., 1967. Some elapsipodid holothurians of Antarctic and Subantarctic seas. *Antarctic Res. Ser.*, 11 : 49-71.
- ALDRED R.G., K. RIEMANN-ZURNECK, H. THIEL et A.L. RICE, 1979. Ecological observations on the deep-sea anemone *Actinoscyphia aurelia*. *Oceanologica acta*, 2 : 389-396.
- ALDRED R.G., M. NIXON et J. YOUNG, 1978. The blind octopus *Cirrothauma*. *Nature*, 275 : 547-549.
- ALDRED R.G., M. NIXON et J. YOUNG, 1983. *Cirrothauma murrayi* chun, a finned octopod. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B 301 : 1-54.
- ALLEN J.A., 1983. The ecology of deep-sea molluscs. In : *The Mollusca*, Vol. 6, Ecology. W.D Russel-Hunter Ed., Academic Press, New-York : 29-75.
- ALLEN J.A. et H.L. SANDERS, 1966. Adaptations to abyssal life as shown by the bivalve *Abra profundorum* (Smith). *Deep-Sea Research*, 13 : 1175-1184.
- ALLEN J.A. et R.E MORGAN, 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. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 294 : 413-546.
- ALLEN J. R. L., 1982. *Sedimentary structures, their character and physical basis*, 643 p., Elsevier, Amsterdam.
- ALLER J. Y. et R. C. ALLER, 1986. Evidence for localized enhancement of biological activity associated with tube and burrow structures in deep-sea sediments at the HEBBLE site, western North Atlantic, *Deep-Sea Res.*, 33 : 755-790.
- ALLER R. C., 1977. The influence of macrobenthos on chemical diagenesis of marine sediments, Thesis, Number of 600 p., Yale University, New Haven.
- ALLER R. C., 1984. The importance of relict burrow structures and burrow irrigation in controlling solute distributions, *Geochim. Cosmochim. Acta*, 48 : 1929-1934.
- ALTON M., 1966. Bathymetric distribution of the sea stars off the Northern Oregon coast. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 23 : 1673-1714.
- AMOS A. F., O. A. ROELS, C. GARSIDE, T. C. MALONE et A. PAUL, 1977. Environmental aspects of nodule mining. in *Marine Manganese Deposits*, G. P. Glasby Eds., Elsevier Publication Compagny, Amsterdam, Oxford, New York, 391-437.
- ANDERSON J., 1979. Nutrient chemistry in the tropical north Pacific: Domes sites A, B and C. in *Marine Geology and Oceanography of the Pacific Manganese Nodule Province*, J.L. Bishoff and D.Z. Piper Eds., Plenum Press, New York, 113-161.
- BACKER E.T. et R.A. FEELY, 1979. Chemical composition, size distribution and particle morphology of suspended particulate matter at Domes sites A, B and C: Relationships with local sediment composition. in *Marine Geology and Oceanography of the Pacific Manganese Nodule Province*, J.L. Bishoff and D.Z. Piper Eds., Plenum Press, New York, 163-201.
- BAILEY-BROCK J. et P. KNIGHT-JONES, 1976. Spirorbidae (Polychaeta) collected by R.V. Vitjos from abyssal depths of the Pacific ocean. *J. Zool. London*, 181 : 315-321.
- BARHAM E. G., N. J. AYER Jr et R. E. BOYCE, 1967. Macrobenthos of the San Diego trough: Photographic census and observations from bathyscaphe, Trieste. *Deep-Sea Research*, 14 : 773-784.
- BARNES A.T., L.B. QUENTIN, J.J. CHILDRESS et D.L. PAWSON, 1976. Deep-sea macroplanktonic sea cucumbers : suspended sediment feeders captured from deep submergence vehicle. *Science*, 194 : 1083-1085
- BARNES R.D., 1968. *Invertebrate Zoology*, 2nd Edition, W.B. Saunders Company.

- BARTSCH I., 1983. Ophiuroidea (Echinodermata) from the northwestern Atlantic deep-sea "Meteor", Forsch. Ergebnisse, Reihe D, 36 : 13-20.
- BAYER F.M., G.L. VOSS et C.R. ROBINS, 1970. Report on the marine fauna and benthic shelf-slope communities of the Isthmian Region. University of Miami, RSMAS. Prepared for Batelle Memorial Institut, Columbus Laboratories, U.S. Atomic Energy Commission Prime Contract N° AT(26-1)-171.
- BEIERSDORF H., 1987. Interpretation of seafloor relief and acoustic facies in the Clarion-Clipperton block southeast of Hawaii in terms of depositional diagenetic and tectonic processes. *Geologisches Jahrbuch*, D87 : 27-69.
- BELYAEV G.M., 1971. Deep water holothurians of the genus *Elpidia*. In *Fauna of the Kurile-Kamchatka Trench and its environment*, Vol. 92., Vyeniamin Grigor'yevich Bogorov Ed., Trudy Instituta Okeanologii, P.P. Shirshova, 326-367 (In Russian).
- BELYAEV G.M., 1972. Hadal bottom fauna of the World Ocean. Publ. for the Smithsonian Institution, Washington by the Israel Progr. of Sci. Translat. Jerusalem, 199 p.
- BELYAEV G.M., 1985. Abyssal starfishes of the genera *Eremicaster* and *Abyssaster* (Porcellanasteridae): Composition and distribution, *Revue Zoologique*, LXIV (6).
- BELYAEV G.M., VINOGRADOVA N.G., 1961. Etude des faunes des fosses profondes. Tome 1 : 125-132.
- BERGER W. H., A. A. EKDALE et P. P. BRYANT, 1979. Selective preservation of burrows in deep-sea carbonates, *Mar. Geol.*, 32 : 205-230.
- BERGER W. H., E. VINCENT et H. R. THIERSTEIN, 1981. The deep sea record: Major steps in Cenozoic ocean evolution. *SEPM Special Publication*, 32 : 489-504.
- BERGER W.H., K. FISHER, C. LAI et G. WU. 1987. Ocean productivity and organic carbon flux. Overview and map of primary production and export production. University of San Diego. SID ref. 87-30.
- BERGQUIST F., 1978. Sponges. Hutchinson of London.
- BERNE S., 1979. Détermination des caractéristiques des caméras Benthos 377 équipant le poisson RAIE et mesure des objets photographiques sur le fond. *Rapport Interne COB/3GM*, IFREMER, Janvier 1979.
- BERNSTEIN B. B., R. R. HESSLER, R. SMITH et P. A. JUMARS, 1978. Spatial distribution of benthic Foraminifera in the central North Pacific, *Limnol. Oceanogr.*, 23 : 401-416.
- BILLETT D.S.M., 1991. Deep-Sea holothurians. *Oceanog. Mar. Biol. Annual Review*, 29 : 259-317.
- BILLETT D.S.M., B. HANSEN et Q.J. HUGGETT, 1984. Pelagic Holothurioida (Echinodermata) of the northeast Atlantic. *Proceedings of the fifth international conference*, Galway, 24-29 September 1984 : 399-411.
- BILLETT D.S.M., B. HANSEN et Q.J. HUGGETT, 1985. Pelagic Holothurioida of the North Atlantic. in *Echinodermata*. B.F. Keegan and BDS O'Connor Eds. Balkema/Rotterdam, pp 399-411.
- BILLETT D.S.M., C. LLEWELLYN et J. WATSON, 1988. Are deep-sea holothurian selective feeders?. in *Echinoderm Biology*. Burke et al. Eds., Balkema/Rotterdam, 421-429.
- BISOL P.M., R. COSTA, M. SIBUET, 1984. Ecological and genetical survey on two deep-sea holothurians: *Benthogone rosea* and *Benthodytes typica*. *Marine Ecology - Progress Series*, 15 : 275-281.
- BOONE L., 1933. Scientific results of cruises yachts "Eagle" and "Ara", 1921-1928. Coelenterata, Echinodermata, and Mollusca. *Bulletin of the Vanderbilt Marine Museum*, 4 : 1-217.
- BOSS K., 1982. Mollusca. in : *Synopsis and Classification of Living Organisms*, Mc Graw-Hill, pp 945-1166.
- BOUCHET P. et A. WAREN, 1979. The abyssal molluscan fauna of the Norwegian Sea and its relation to other faunas. *Sarsia*, 64 : 211-43.
- BOUCHET P. et A. WAREN, 1980. Revision of the North-East Atlantic bathyal and abyssal Turridae (mollusca, gastropoda). *The Journal of Molluscan Studies*, 8 : 1-120.
- BOUCHET P. et A. WAREN, 1985. Mollusca Gastropoda : taxonomical notes on tropical deep water Buccinidae with descriptions of new taxa. *Mem. Mus. Nat. Hist. Natur. Ser. A. Zool.*, 133 : 457-499.
- BOUCHET P. et J. LUTZEN, 1976. *Pisolaria*, nouveau genre de gastéropode, parasite de l'holothurie abyssale *Oneirophanta mutabilis*. *Compte-rendu de l'Académie des Sciences de Paris*, 282 : 1013-1016.
- BOURGOIN A., M. GUILLOU et C. MORVAN, 1985. Etude préliminaire de l'épifaune des sédiments meubles de la rade de Brest (Finistère, France) à l'aide d'une caméra vidéo sous-marine. *Annales de l'Institut Océanographique*, 61 (1) : 39-50.
- BOURNE D., B. HEEZEN, 1965. A wandering enteropneust from the Abyssal Pacific and the distribution of Spiral Tracks on the Sea Floor. *Science*, 150 : 60-62.
- BRACONNOT J.C., 1970. Mises au point à l'usage des étudiants d'océanographie biologique. Fasc. 1. Salpides et Doliolides. Groupement des océanographes de l'université Paris VI. Station zoologique Villefranche sur mer.
- BRIEN P., C. LEVI, M. SARA, O. TUZAT et J. VACELET, 1973. Spongiaires zoologie III, Fasc. I. P.P. Grassé Masson et Cie. Ed. Paris : 1-716.
- BRUUN A.F., 1953. Problems of life in the deepest deep-sea. *Nat. Geogr. Mag.*, 26 (5) : 247-262.
- BRUUN A.F., 1956a. The abyssal fauna : its ecology, distribution and origin. *Nature*, 177 : 1105-1108.
- BRUUN A.F., 1956b. Animal life of the deep-sea bottom. The Galathes deep-sea expedition 1950-1952. Vol. L., Allen & Unwin Ltd : 149-195.
- BUTMAN C.A., 1987. Larval settlement of soft-sediment invertebrates: The spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 25 : 113-165.
- CACCHIONE D.A., W.C. SCHWAB; M. NOBLE et G. TATE, 1988. Internal tides and sediment movement on horizon Guyot Mid-Pacific mountains. *Geo. Marine Letters*, 8 : 11-17.

- CALLENDER E. et C. BOWSER, 1980. Manganese and copper geochemistry of interstitial fluids from manganese nodule-rich pelagic sediments of the north eastern equatorial Pacific ocean. *American Journal of Science*, **280** : 1063-1096.
- CAREY A.G. Jr., 1972. Food sources of sublittoral, bathyal and abyssal asteroids in the Northeast Pacific Ocean. *Ophelia*, **10** : 35-47
- CARLGREEN O., 1956. Actinaria from depths exceeding 6000 meters. *Galathea Report*, **2** : 9-16.
- CARNEY R. et A. CAREY, 1976. Distribution pattern of holothurians on the northeastern Pacific (Oregon, USA) continental shelf, slope, and abyssal plain. *Thalassia Jugoslavica*, **12** : 67-74.
- CARNEY R. et A. CAREY, 1982. Distribution and diversity of holothuroids (Echinodermata) on Cascadia Basin and Tufts Abyssal Plain. *Deep-Sea Research*, **29 (5A)** : 597-607.
- CARPENTER P.H., 1884. Challenger scientific results, Zoology 11.
- CARPENTER P.H., 1888. Challenger scientific results, Zoology 20.
- CHARLES C., HERROUIN G., LENOBLE J.P., REYSS D., SAGET Ph., SIBUET M. and TILOT V., 1989. "Environmental Impact of deep-sea mining". PREUSSAG - Yuzhmoregeologiya. IFREMER memorandum n°89 143.
- CHERBONNIER G., 1941. Etude anatomique et biogéographique sur deux *Cucumaria* abyssaux: *C. abyssorum* Theel et *C. albatrossi* n. sp. *Bulletin du Museum d'histoire naturelle (Paris)*, Série 2, **13** : 93-103.
- CHERBONNIER G., 1964. Myriotrochus bruuni Hansen, holothurie apode récoltée en 1962 par le bathyscaphe "Archimède" dans la fosse du Japon. *Vie et milieu*, **17** : 169-172.
- CHERBONNIER G. et M. SIBUET, 1972. Résultats scientifiques de la campagne Noratlante: Astérides et Ophiurides, *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, 3ème Série, **102**.
- CHUN C., 1900. Aus den Tiefen des Weltmeeres. Jena, Gustav Fisher, p 549.
- CLARK A.H., 1907. Descriptions of new species of recent unstalked Crinoids from the North Pacific Ocean. *Proceedings of the United States National Museum*, **33 (1559)** : 69-84.
- CLARK A.H., 1908. Notice of some crinoids in the collection of the Museum of comparative Zoology. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University*, **51 (8)** : 233-248.
- CLARK A.H., 1920. A new name for *Heliaster multiradiatus* (Gray). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **33** : 183.
- CLARKE A.H., 1960. A giant ultra-abyssal Cocculina (*C. superba* n.sp.) from the Argentina Basin. *Natur. Hist. Pap. Nat. Mus. Canada*, **7** : 1-4.
- CLARKE A.H., 1961. Abyssal molluscs from the South Atlantic Ocean. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **125 (12)** : 345-387.
- CLARKE A.H., 1962a. Annotated list and bibliography of the abyssal marine molluscs of the world. *Bull. Nat. Mus. Canada*, **181** : 1-114.
- CLARKE A.H., 1962b. On the composition, zoogeography, origin and age of the deep-sea mollusc fauna. *Deep-Sea Research*, **9** : 291-306.
- CLARK A.H. et A.M. CLARK, 1967. A Monograph of the Existing Crinoids. Suborders Oligophreata (concluded) and Macrophreata. *U.S. National Museum Bulletin N° 82*, **1 (5)** : 1-860.
- CLARK A.M., 1981. Notes on Atlantic and other Asteroidea. 3. The families Ganeriidae and Asterinidae, with description of a new asterinid genus. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology*, **45 (7)** : 359-380.
- CLARK H.L., 1901a. Echinoderms from Puget Sound. Observations made on the echinoderms collected by the parties from Columbia University in Puget Sound in 1896 and 1897. *Proceedings of the Boston Society of Natural History*, **29** : 323-337.
- CLARK H.L., 1901b. Holothurians of the Pacific Coast of North America. *Zoologischer Anzeiger*, **24** : 162-171.
- CLARK H.L., 1907. The Apodous Holothurians. *Smithsonian Contributions to Knowledge*, **35** : 1-206.
- CLARK H.L., 1910. The echinoderms of Peru. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University*, **52 (17)** : 321-358.
- CLARK H.L., 1911. North Pacific Ophiurans in the collection of the United States National Museum. *U.S. National Museum Bulletin*, **75** : 1-302.
- CLARK H.L., 1913. Echinoderms from Lower California, with descriptions of new species. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **32** : 185-236.
- CLARK H.L., 1913. Echinoderms from Lower California, with descriptions of new species. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **32** : 185-236.
- CLARK H.L., 1915. Catalogue of recent Ophiurans based on the collection of the Museum of Comparative Zoology. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, **25 (4)** : 165-376.
- CLARK H.L., 1917a. Ophiuroidea. Report XVIII and XXX on the scientific results of the expedition of the "Albatross" to the tropical Pacific, 1899-1900 and 1904-1905. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University*, **1 (12)** : 429-453.
- CLARK H.L., 1917b. Hawaiian and other Pacific Echini. The Echinoneidae, Nucleolitidae, Urechinidae, Echinocorythidae, Calymnidae, Pourtalesiidae, Palaeostomatidae, Aeropsidae, Palaeopneustidae, Hemiasteridae and Spatangidae. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, **46 (2)** : 85-283.
- CLARK H.L., 1920a. Asteroidea. Report XXXII on the scientific results of the expedition of the "Albatross" to the tropical Pacific, 1904-1905. *Memoirs of the Museum of comparative Zoology at Harvard College*, **39 (3)** : 69-114.

- CLARK H.L., 1920b. Holothuroidea. Report XXXIII on the scientific results of the expedition of the "Albatross" to the tropical Pacific, 1899-1900. *Memoirs of the Museum of comparative Zoology at Harvard College*, 39 (4) : 121-154.
- CLARK H.L., 1923. Echinoderms from Lower California with descriptions of new species : supplementary report. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 48 (6) : 147-163.
- CLARK H.L., 1924. The Holothurians of the Museum of Comparative Zoology. The Synaptinae. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University*, 65 (13) : 459-501.
- CLARKE R.H., 1968. Burrow frequency in abyssal sediments. *Deep-Sea Research*, 15 : 379-400.
- COCHONAT P., J. F. LENAT, P. BACHELERY, P. BOIVIN, B. CORNAGLIA, C. DENIEL, P. LABAZUY, E. LE DREZEN, P. LIPMAN, G. OLLIER, B. SAVOYE, P. VINCENT et M. VOISSET, 1990. Importance des dépôts gravitaires dans la mise en place d'un système volcano-sédimentaire sous-marin (Volcan de la Fournaise, Ile de la Réunion). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série II*, 311 : 679-686.
- COHEN D. M. et D. L. PAWSON, 1977. Observations from the DSRV Alvin on populations of benthic fishes and selected larger invertebrates in and near DWD-106. NOAA. Baseline report of environmental conditions in deepwater dumpsite 106.
- CONAN G., M. ROUX et M. SIBUET, 1981. A photographic survey of a population of stalked crinoid diplocrinus (annacrinus) *Wyville Thomsoni* (Echinodermata) from the bathyal slope of the Bay of Biscay. *Deep-Sea Research*, 28 :
- CONNELL J. H., 1970. A predator-prey system in the marine intertidal region. 1. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*. *Ecol. Monogr.*, 40 : 49-78.
- CONNELL J. H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs, *Science*, 199 : 1302-1310.
- COOK H. E., 1975. North american stratigraphic principles as applied to deep sea sediments. *American Association of Petroleum and Geologists Bulletin*, 59 : 817-837.
- CRAIG C. H. et D. T. SANDWELL, 1988. Global Distribution of Seamounts from Seasat Profiles. *Journal of Geophysical Research*, 93 : 10408-10,42.
- CRERAR D. A. et H. L. BARNES, 1974. Deposition of deep-sea manganese nodules. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 38 : 279-300.
- CUENOT L., 1948. Les Echinodermes, Traité de zoologie, Tome XI, Masson et Cie, 1-363.
- CUTLER E.B. et N.J. CUTLER, 1980. Deep-sea sipuncula from the Gulf of Gascogne. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 60 : 449-459.
- CUTLER E.B. et N.J. CUTLER, 1980. Sipuncula collected by the R/V Vema. *J. Zool. London*, 190 : 193-209.
- DAHL E., L. LAUBIER, M. SIBUET et J.O. STROMBERG, 1977. Some quantitative results on benthic communities of the deep Norwegian sea. *Astarte*, 5 : 61-79.
- DATTAGUPTA A.K., 1981. Atlantic echiurans. Part I. Report on twenty-two species of deep-sea echiurans of the North and South Atlantic Ocean. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris*, 3 : 353-378.
- DATTAGUPTA A.K., 1977. A new genus and a new species of bonneline Echiura from the Caribbean deep-sea. *Proc. Zool. Soc.*, 30 : 17-23.
- DAUER D. M., C. A. MAYBURY et R. M. EWING, 1959 Feeding behavior and general ecology of several spionid polychaetes from the Chesapeake Bay, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 54 : 21-38, 1981.
- DAVID B. et M. SIBUET, 1985. Distribution et diversité des échinides. *Peuplements profonds du Golfe de Gascogne. Campagne Biogas*. L. Laubier et C. Monniot Eds, IFREMER : 509-534.
- DAVID F.N. et P.G. MOORE, 1954. Notes on contagious distributions in plant populations. *Ann. Bot.*, 18 : 47-53.
- DAVIES T. A. et D. S. GORSLINE, 1976. Oceanic sediments and sedimentary processes. in *Chemical Oceanography*, J. P. R. Chester and R. Chester Eds., Academic Press, 1-80.
- DAWYDOFF C., 1959. Classe des Echiuriens. Traité de zoologie. Tome V, (1), 855-907.
- DAYTON P.K. et R.R. HESSLER, 1972. Role of biological disturbance in maintaining diversity in the deep-sea. *Deep-Sea Research*, 19 : 199-208.
- DAYTON P. K., 1989. Competition, disturbance and community organization: The provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community, *Ecol. Monogr.*, 41 : 351-389, 1971.
- DEICHMANN E., 1930. The holothurians of the western part of the Atlantic ocean. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, 71 : 41-226.
- DEICHMANN E., 1940. Report on the holothurians collected by the Harvard-Havana Expedition 1938 and 1939, with a revision of the Molpadonia of the Atlantic Ocean. *Mem. Soc. Cub. Hist. Nat. "Felipe Poey"*, 14 : 183-240.
- DEICHMANN E., 1954. The holothurians of the gulf of Mexico. *Fishery Bulletin*, Fish Wilde Service U.S., 55 : 381-410.
- DEMING J. W., 1985. Distribution and activity of bacterial populations in abyssal sediments, in *Peuplements profonds du golfe de Gascogne*, edited by L. Laubier et C. Monniot, pp. 177-182, IFREMER, Brest.
- DESBROYERES D., 1980. Sphaerodoridae (annélides polychètes) profonds du Nord-Est Atlantique. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 4ème Série, 2 (1) : 109-128.
- DESBROYERES D., F. GAILL, L. LAUBIER et Y. FOUQUET, 1985. Polychaetons annelides from hydrothermal vent ecosystems: An ecological overview. *Biol. Soc. Wash. Bull.*, 16 : 103-116.
- DESBROYERES D., J. Y. BERVAS et A. KHRIPOUNOFF, 1980. Un cas de colonisation rapide d'un sédiment profond, *Oceanol. Acta*, 3, 285-291.
- DE RIDDER C. et J.M. LAWRENCE, 1982. Food and feeding mechanisms: Echinoidea. In : *Echinoderm nutrition*. M.Jangoux et J.M. Lawrence Eds, A.A. Balkema Publishers, Rotterdam : 57-115.

- DE VAUGELAS J., Deep-sea lebensspuren: remarks on some echiuran traces in the Porcupine Seabight, northeast Atlantic, *Deep-Sea Res.*, **36** : 975-982.
- DICK R. E. et E. J. FOELL, 1985. Analysis of SIO deep tow photographs of mining device tracks, "ECHO I" cruise, mining test site. Unpublished report number MS-200-151 of deep sea ventures, INC.
- DINET A., 1973. Distribution quantitative du meiobenthos profond dans la région de la dorsale de Walvis (Sud-Ouest Africain). *Marine Biologie*, **20** : 20-26.
- DINET A. et M.H. VIVIER, 1977. Le meiobenthos abyssal du golfe de Gascogne. I. Considérations sur les données quantitatives. *Cahiers de Biologie Marine*, **18** : 85-97.
- DODERLEIN L., 1887. Die Japanischen Seeigel. I. Cidaridae und Saleniidae. Stuttgart, **1** : 59.
- DODERLEIN L., 1921. Die Asteriden der Siboga-Expedition. II. Porcellanasteridae, Astropectinidae, Benthoplectinidae. *Siboga-Expedition 46b* : 1-47.
- DOUMENC D.A. et M. VAN PRAET, 1987. Ordre des Actiniaires des Ptychodactiniaires, des Grallimorphaires. *Traité de zoologie*, tome III (3), publié sous la direction de P.P. Grassé : 257-401.
- DOWNEY M., 1986. Smithsonian contribution to zoology, Report n° 435 : 1-57.
- DOWNING N., R.A. TUBB, C.R. EL-ZAHR et R.E. MCCLURE, 1985. Artificial reefs in Kuwait, northern arabian gulf. *Bulletin of Marine Science*, **37** (1) : 157-178.
- DUBOIS A., 1988. Le genre en zoologie: Essai de systématique théorique. *Mémoires du Museum d'Histoire Naturelle*, **139** : 130p.
- DU BUIT M.H., 1978. Alimentation de quelques poissons téléostéens de profondeur dans la zone du seuil de Wyville Thomson. *Oceanologica acta*, **1** : 129-134.
- DU CASTEL V., 1982. Relation faune-substrat dans les faciès abyssaux à nodules polymétalliques du Pacifique Tropical Est. DEA, Université de Bretagne Occidentale, 30 p.
- DU CASTEL V., 1985. Etablissement d'une carte géologique au 1/20.000^e d'un domaine océanique profond dans une zone riche en nodules polymétalliques du Pacifique Nord (zone Clarion-Clipperton). Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- DUNCAN R. A. et I. MCDUGALL, 1976. Linear Volcanism in French Polynesia. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, **1** : 197-227.
- DYER M.F., W.G. FRY, P.D. FRY et G.J. CRANMER, 1982. A series of north sea benthos surveys with trawl and headline camera. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **62** : 297-313.
- DYMOND J., M. LYLE, B. FINNEY, D. Z. PIPER, K. MURPHY, R. CONARD et N. PISIOS, 1984. Ferromanganese nodules from Manop sites H, S and R. Control of mineralogical and chemical composition by multiple accretionary processes. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **48** : 931-949.
- EBLING F.J., A. KITCHING, R.D. PURCHON et R. BOSSINDALE, 1948. The ecology of the Lough Ine rapids with special reference to water currents. 2. The fauna of the Saccorhiza canopy. *J. Anim. Ecol.*, **17** : 223-244.
- EDWARDS C.L., 1907. The holothurians of the north Pacific coast of North America. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, **33** : 49-68.
- EHRlich H. L., 1978. Conditions for bacterial participation in the initiation of manganese deposition around marine sediment particles. in *Methods, Metals and Assessment*, W. E. Krumbein Eds., Ann Arbor Science, Michigan, 839-845.
- EKDALE A. A., 1985. Paleocology of the marine endobenthos, *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **50** : 63-81.
- EKDALE A. A., 1988. Pitfalls of paleobathymetric interpretations based on trace fossil assemblages, *Palaios*, **3** : 464-472.
- EKDALE A.A. et W.H. BERGER, 1978. Deep-sea ichnofaciès: Modern organism traces on and in pelagic carbonates of the western equatorial Pacific. *Paleogeograph. Paleoclimat. Paleoecol.*, **23** : 263-278.
- EKMAN S., 1926. Systematisch phylogenetisch studien über Elaspoden und Aspidochiroten. *Zoologische Jahrbucher, Abteiluns für*.
- EL-SAYED S.Z. et T. SATORU, 1979. Phytoplankton standing crop and primary productivity in the tropical Pacific. in *Marine Geology and Oceanography of the Pacific Manganese Nodule Province*, J.L. Bishoff and D.Z. Piper Eds., Plenum Press, New York, 241-285.
- ELDERS C. A., 1975. Experimental approaches in neoichnology, in *The Study of Trace Fossils*, edited by R.W. Frey, pp. 513-536, Springer Verlag, New York.
- ELLIOTT J.M., 1971. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Freshwater biological association, Scientific publication n°25.
- ELTON G.S., 1927. Animal ecology. Sidgwick and Jackson Eds., London.
- EWING M. et R. A. DAVIES, 1967. Lebensspuren photographed on the ocean floor, in *Johns Hopkins Oceanographic Studies N°3*, edited by pp. 259-294.
- FARRELL J. W. et W. L. PRELL, 1989. Climatic change and CaCO₃ preservation: An 800 000 years bathymetric reconstruction from the central equatorial Pacific ocean. *Paleoceanography*, **4** : 447-466.
- FAUCHALD K., 1977. Some nereid polychaetes from deep water. *Essays polychaetous annelids*. Mem. Dr. Olga Hartman. Los Angeles : 157-171.
- FAUCHALD K. et P.A. JUMARS, 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Marine Biology Annual Review*, **17** : 193-284.
- FELL F.J., 1961. *Bulletin N.Z. Dep. Scient. Ind. Res.*, **142** : 79 pp.
- FELL F.J., 1982. Echinodermata. in *Synopsis and classification of living organisms*, McGraw Hill, 785-818.

- FILATOVA Z.A., 1958. Au sujet de quelques nouvelles espèces de mollusques Bivalvia du Nord-Ouest de l'Océan Pacifique. *Tr. IN-TA Océanologie AN URSS*, Tome 27 : 208-218.
- FILATOVA Z.A., 1961. Quelques nouvelles données sur les mollusques bivalvia des fosses de Cavan. *Océanologie*, Tome 1 : 133-135.
- FILATOVA Z.A., 1969. The quantitative distribution of the deep-sea bottom fauna. in: *The Pacific Ocean*. Vol. 7. Biology of the Pacific Ocean. Book 2 : The deep sea bottom fauna. V.G. Kurt Ed., Moscou : 202-216.
- FISHER W.K., 1905. New starfishes from the deep water off California and Alaska. *Bulletin of the U.S. Bureau of Fisheries*, 4 : 291-320.
- FISHER W.K., 1907a. Note of Eremicaster, a genus of starfishes. *Zoologischer Anzeiger*, 32 (1) : 12-14.
- FISHER W.K., 1907b. The Holothurians of the Hawaiian Islands. *Proceedings of the United States National Museum* 32 : 637-744.
- FISHER W.K., 1910. New starfishes from the North Pacific. *Zoologischer Anzeiger*, 35 : 545-553.
- FISHER W.K., 1911. Asteroidea of the North Pacific and adjacent waters. Part 1. Phanerozoia and Spinulosa. *U.S. National Museum Bulletin*, 76 : 1-419.
- FISHER W.K., 1928-1930. Asteroidea of the North Pacific and adjacent waters. Part 2 & 3. Forcipulata. *U.S. National Museum Bulletin*, 76 : 1-245; 1-356.
- FOELL E., 1986. Photographs of Invertebrate megafauna from Abyssal depths of the N. Eastern Eq. Pacific O. *Ohio Journal of Science*, 86 (3).
- FOELL E. et D. PAWSON, 1985. Photographic atlas of abyssal megafauna from the Clarion-Clipperton fracture zone, north-eastern equatorial Pacific. *4th International Deep Sea Biology Symposium (Hamburg)*, :
- FOELL E., H. HENNIGAR et D. PAWSON, 1969. Assessment of abyssal benthic megafauna on a ferromanganese nodule deposit using videotaped television survey data. Offshore Technology Conference, May 1-4, Texas.
- FOELL E. J., 1988. Videotape and photograph imagery-based analysis of abyssal megafauna near domes site C in the eastern tropical Pacific. *5th Deep-Sea Biology Symposium*, Brest : 87.
- FOELL E. J. et D. L. PAWSON, 1986. Photographs of invertebrate megafauna from abyssal depths of the north-eastern equatorial Pacific ocean. *Ohio Journal of Science*, 86 : 61-68.
- FOELL E., R. DICK et D. PAWSON, 1986. Occurrence, distribution and populations of benthic megafauna near Domes Site C as discerned from videotape recordings and bottom photographs. Final Report to NOAA/OME under contract N° 50 DGNC-5-00133.
- FRANCESCHINI G.A., 1979. The solar radiation environment in the eastern tropical north Pacific. in *Marine Geology and Oceanography of the Pacific Manganese Nodule Province*, J.L. Bishoff and D.Z. Piper Eds., Plenum Press, New York, 1-41.
- FRIEDRICH G., 1979. Manganese nodules - A contribution to the BMFT/DFG special program. *Komm. Geowiss. Gemeinsh.*, VIII : 29-49.
- FRIEDRICH G. et W. PLUEGER, 1974. The distribution of manganese, iron, cobalt, nickel, copper and zinc in manganese nodules in various fields. *Meerestechnik*, 6 : 203-206.
- FUJITA T., S. OHTA, 1988. Photographic observations of the life style of a deep-sea ophiuroid *Asteronyx loveni* (Echinodermata). *Deep Sea Research*, 35 : 2029-2043.
- FUJITA T., S. OHTA et T. OJI, 1987. Photographic observations of the stalked crinoid *Metacrinus rotundus* Carpenter in the Suruga Bay, Central Japan. *Journal of Oceanographical Soc. of Japan*, 43 : 333-343.
- GAGE J. D., 1978. Animals in deep-sea sediments. *Proc. R. Soc. Edinburgh*, 76B : 77-93.
- GAGE J.B., D.S.M. BILLET, M. JENSEN et P.A. TYLER, 1985. Echinoderms of the Rockall Trough and adjacent areas, 2 : Echinoidea and Holothurioidea. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)*, 48 (4) : 173-213.
- GAGE J.B., M. PEARSON, D.S.M. BILLET, A.M. CLARK, M. JENSEN, G.L.J. PATERSON, TYLER, 1984. Echinoderm zonation in the Rockall Trough (NE Atlantic). *Proceedings of the 5th International Echinoderm Conference*, 24-29 Septembre 1984.
- GARDNER W. D., L. G. SULLIVAN et E. M. THORNDIKE, 1984. Long-term photographic, current, and nephelometer observations of manganese nodule environments in the Pacific. *Earth Planet. Sci. Lett.*, 70 : 95-109.
- GEISTDOERFER P., 1973. Régime alimentaire des Macrouridae. *Revue des travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 42 : 109-112.
- GEISTDOERFER P., 1978. Ecologie alimentaire des Macrouridae. *Revue des travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 42 : 177-260.
- GENIN A., P. K. DAYTON, P. F. LONSDALE et F. N. SPIESS, 1986. Corals on seamount peaks provide evidence of current acceleration over deep-sea topography. *Earth Planet. Sci. Lett.*, 322 : 59-61.
- GEORGE R. Y. et R. P. HIGGINS, 1979. Eutrophic hadal benthic community in the Puerto Rico trench, *Ambio Spec. Rep.*, 6 : 51-58.
- GHIORSE W. C., 1980. Electron microscope analysis of metal-depositing microorganisms in surface layers of basaltic sea ferromanganese concretions. *Biogeochemistry of ancient and modern environments*, Canberra, Australia : 345-354.
- GILSEN T., 1940. Investigations on the ecology of echiurus, *Acta Universitatis Linden*, 36 : 3-35.
- GINSBERG R. N. et H. A. LOWENSTAM, 1958. The influence of marine bottom communities on the depositional environment of sediments, *J. Geol.*, 66 : 310-318.
- GISLEN T., 1956. Crinoids from depths exceeding 6000 meters. *Galathea Report*, 2 : 61-62.
- GOLDBERG E., 1954. Marine Chemistry. 1. Chemical scavengers of the sea. *Journal of Geology*, 62 : 249-265.
- GOY J., 1979. Méduses. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud, 35 : 263-296.

- GRASSLE J.F., 1991. Deep sea benthic biodiversity, the ocean bottom supports communities that may be as diverse as those of any habitat on Earth. *Bioscience*, **41** (7) : 464-469.
- GRASSLE J.F. et H.L. SANDERS, 1973. Life histories and the role of disturbance. *Deep-Sea Research*, **20** : 643-659.
- GRASSLE J.F. et W. SMITH, 1976. A similarity measure sensitive to the contribution of rare species and its use in investigation of variation in marine benthic communities. *Oecologia*, **25** : 13-22.
- GRASSLE J.F., H.L. SANDERS, R.R. HESSLER, G.T. ROWE et T. McLELLAN, 1975. Pattern and zonation: A study of the bathyal megafauna using the research submersible Alvin. *Deep-Sea Research*, **22** : 457-481.
- GRAY J.E., 1851. Description of some new genera and species of Spatangidae in the British Museum. *Annals and Magazine of Natural History*, Serie 2, **7** : 130-134.
- GRAY J.E., 1855. An arrangement of the families of Echinida, with descriptions of some new genera and species. *Proceedings of the Zoological Society of London* : 35-39.
- GRAY J. S., 1981. The ecology of marine sediments. An introduction to the structure and function of benthic communities, 185 p., Cambridge University Press, Cambridge.
- GREENSLATE J., 1974. Microorganisms participate in the construction of manganese nodules. *Nature*, **249** : 181-185.
- GREENSLATE J., R. R. HESSLER et H. THIEL, 1974. Manganese nodules are alive and well on the sea floor. *10th Anniversary Conference*, : 171-181.
- GREIG J.A., 1921. Echinodermata. Rep. Scient. Results "Michad Sars" N. Atl. deep sea Exped. 3, **2** : 1-47.
- GRINNELL J., 1924. Geography and evolution. *Ecology*, **5** : 225-229.
- GUNDLACH H., V. MARCHIG et C. SCHNIES, 1979. What is the origin of the metals in the manganese nodules? in *Marine Raw materials and Sea Technique*, P. Halbach Eds., Verlag Geneckauf, Essen, 46-82.
- HAEDRICH R.L. et G.T. ROWE, 1977. Megafaunal biomass in the deep sea. *Nature*, **269** : 141-142.
- HAEDRICH R.L. et N.R. HENDERSON, 1974. Pelagic food of *Coryphaenoides armatus*, a deep benthic rattail. *Deep-Sea Research*, **21** : 739-744.
- HAEDRICH R.L., G.T. ROWE and P.T. POLLONI, 1975. Zonation and faunal composition of epibenthic populations on the continental slope south of New England. *J. Mar. Res.*, **33** : 191-212.
- HAEDRICH R.L., G.T. ROWE and P.T. POLLONI, 1980. The megabenthic fauna in the deep sea south of New England, USA. *Mar. Biol.*, **57** : 165-179.
- HALBACH P., 1974. Comparison of material properties of limnic and marine manganese nodules. *Erzmetall*, **27** : 161-210.
- HALBACH P., 1980. The metallic Minerals of the Pacific seafloor. *Geol. J.*, **45** : 407-422.
- HALBACH P. et D. PUTEANUS, 1984. The influence of the carbonate dissolution rate on the growth and composition of Co-rich ferromanganese crusts from Central Pacific seamount areas. *Earth And Planetary Science Letters*, **68** : 73-87.
- HALBACH P. et M. OZKARA, 1979. Morphological and geochemical classification of deep-sea ferromanganese nodules and its genetical interpretation. *Colloques Internationaux du CNRS*, Gif sur Yvette : 77-88.
- HALBACH P. et M. OZKARA, 1979. Pelagic manganese nodule types and their growth conditions. *Marine Raw Materials and Sea Technology*, Essen : 83-101.
- HALPERN J.A., 1968. Biological investigations of the deep sea. 38. A new western Atlantic *Dipsacaster* (Echinodermata, Asteroidea) with the distribution of known species. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **81** : 231-240.
- HAMADA T., Y. DEGUICHI, Y. FUKUDA, T. HABE, H. HIRANA, Y. KANIE, N. KAMAMOTO, S. MIKAMI, J. OBATA, T. OKUTANI et K. TANABE, 1978. Recent advancement of the rearing experiments of Nautilus in Japan. *Venus, Japanese Journal of Malacology*, **37** (3).
- HANSEN B., 1956. Holothurioida from depths exceeding 6000 meters. *Galathea Report. Scientific Results of the Danish Deep-Sea Expedition Round the World 1950-52*, **2** : 33-54.
- HANSEN B., 1967. The taxonomy and zoogeography of the deep-sea holothurians in their evolutionary aspects. *Studies in Tropical Oceanography (Miami)*, **5** : 480-501.
- HANSEN B., 1972. Photographic evidence of a unique type of walking in deep-sea holothurians. *Deep-Sea Research*, **19** : 401-462.
- HANSEN B., 1975. Systematics and biology of the deep-sea holothurians. Pt. I Elaspoda. *Galathea Report. Scientific Results of the Danish Deep-Sea Expedition Round the World 1950-52*, **13** : 5-262.
- HARADA K. et S. NISHIDA, 1976. Biostratigraphy of some marine manganese nodules. *Nature*, **260** : 770-771.
- HARADA K. et S. NISHIDA, 1979. Biochronology of some Pacific manganese nodules and their growth mechanism. *Colloques Internationaux du CNRS*, Gif sur Yvette : 25-30.
- HARPER J. L., 1969. The role of predation in vegetational diversity. *Brookhaven Symp. Biol.*, **22**, 48-62.
- HARTLAUB C., 1895. Reports on the dredging operations off the west coast of Central America to the Galapagos, to the west coast of Mexico, and in the Gulf of California, in charge of Alexander Agassiz, carried on by the U.S. Fish Commission steamer "Albatross", during 1891, Lieut. Commander Z.L. Tanner, U.S.N., commanding 13. Die Comatuliden. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University*, **27** (4) : 129-152.
- HARTMANN M., 1979. Evidence for early diagenetic mobilization of trace metals from dislocation of pelagic sediments. *Chemical Geology*, **26** : 277-293.
- HARTMANN M., P. KOEGLER, P. MUELLER et E. SUESS, 1975. Results of research on manganese nodules. in *Geoscientific research in the area of manganese nodule research*, G. Friedrich Eds., Federal Ministry on Research and Technology, Bonn, 60-113.

- HARTMAN W.D., 1982. Porifera. In : *Synopsis and classification of living organisms*. S.P. PARKER Ed, Mc-Graw Hill Corp., Tome 1 : 641-666.
- HARVEY R. et J.D. GAGE, 1988. Echinoderm distributions in the rockall trough and adjacent areas. *5th Deep-Sea Biology Symposium*, Juin-Juillet.
- HARVEY R.R. et W.C. PATZEVIT, 1976. Deep current measurements suggest long waves in the eastern equatorial Pacific. *Science*, 193 : 883-885.
- HAYES S., 1979. Benthic current observations at Domes sites A, B, C in the tropical central North Pacific ocean, in *Marine Geology and Oceanography of the Pacific Manganese Nodule Province*, edited by J.L. Bischoff and D.Z. Piper, pp. 83-112, Plenum Press.
- HECKER B., 1988. Variation in megafaunal assemblages on the continental margin south of new england. *5th Deep Sea Biology Symposium*, Brest :
- HECKER B. et A.Z. PAUL, 1977. Benthic baseline survey of the Domes area. Domes final report under NOAA contract 03-6-022-35141, 115 p.
- HECKER B. et A. PAUL, 1979. Abyssal community structure of 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*, J.L. Bischoff and D.Z. Piper Eds., Plenum Press, New York, 287-307.
- HEDING S.G., 1928. Synaptidae. N° 46 in "Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition, 1914-16." *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening*, 85 : 105-323.
- HEDING S.G., 1931. On the classification of the Molpadids. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening*, 92 : 275-284.
- HEDING S.G., 1935. Holothurioidea I. Apoda, Molpadioidea, Gephyrothurioidea. *Danish Ingolf Expedition*, 4 : 1-84.
- HEDING S.G., 1940. Die holothurien der deutschen Tief-see expedition. II. Aspidochirote und Elaspode Formenwies. *Ergebn. Dt. Tiefsee Exped. "Valdivia"*, 24 : 317-375.
- HEDING S.G., 1942. Holothurioidea. II. Aspidochirotida, Elaspoda, Dendrochirota. *Dan. Ingolf. Expedit.* 4, 13 : 1-39.
- HEEZEN B. C. et C. D. HOLLISTER, 1971. *The face of the deep*, 659 p., Oxford University Press, New York.
- HEEZEN B. et C. HOLLISTER, 1971. *The face of the deep*. Oxford University Prsee, New York, 659 p.
- HEIN P. et M. VOISSET, 1978. Les nodules polymétalliques de la zone Clarion Clipperton: Faciès et géochimie, *Rapport Interne*, Centre National pour l'Exploitation des Océans.
- HEKINIAN R., B. R. ROSENDAHL, D. S. CRONAN, Y. DMITRIEV, R. V. FODOR, R. M. GOLL, M. HOFFERT, S. E. HUMPHRIS, D. P. MATTEY, J. NATLAND, N. PETERSEN, W. ROGGENTHEN, E. L. SCHRADER, R. K. SRIVASTAVA et N. WARREN, 1978. Hydrothermal deposits and associated basement rocks from the Galapagos spreading center. *Oceanologica Acta*, 1 : 473-482.
- HENDLER G., 1982. The feeding biology of *Ophioderma brevispinum*. J. Internat. Echinod. Conf., Tampa Bay, J.M. Laurence ed. A.A. Balkema, Rotterdam.
- HEROUARD E., 1899. Troisième note préliminaire sur sur les Holothuries provenant des dragages du yacht "Princesse Alice". Révision de la sous-famille des Elpidiinae et description de nouvelles espèces. *Bull. Soc. Zool. de France*, 24 : 170-175.
- HEROUARD E., 1902. Holothuries provenant des campagnes de la "Pricesse Alice" (1892-1897). *Résultats Camp. Scientif. Prince Albert I*, 21 : 1-61.
- HEROUARD E., 1923. Holothuries provenant des campagnes des yachts "Pricesse Alice" et "Hirondelle II" (1898-1915). *Résultats Camp. Scientif. Prince Albert I*, 66 : 1-163.
- HERRING P.J., 1974. New observations on the bioluminescence of echinoderms. *J. Zool. London*, 172 : 401-418.
- HERRON E. M., 1972. Sea-Floor Spreading and the Cenozoic History of the East-Central Pacific. *Geological Society of America Bulletin*, 83 : 1671-1692.
- HERROUIN G., LENOBLE J.P., REYSS D., SIBUET M. and TILOT V., 1989. Report on the mission to USSR concerning the Environmental Impact studies on commercial mining of a nodule province in the CCFZ. (confidentiel)
- HESSLER R.R. et J.O. STRÖMBERG, 1989. Behavior of janiroidean isopods (Asellota), with special reference to deep-sea genera. *Sarsia*, 74 : 145-159.
- HESSLER R.R. et P.A. JUMARS, 1974. Abyssal community analysis from replicate box cores in the central North Pacific. *Deep-Sea Research*, 21 : 185-209.
- HESSLER R.R., G. WILSON et D. THISTLE, 1979. The deep-sea isopods: A biogeographic and phylogenetic overview. *Sarsia*, 64 (1-2) : 67-75.
- HESSLER R. R., J. D. ISAACS et E. L. MILLS, 1972. Giant amphipod from the abyssal Pacific ocean, *Science*, 175 : 636-637.
- HEYE D., 1975. Growth relationships of manganese nodules. *Geologisches Jahrbuch*, E5 : 3-122.
- HEYE D., 1988. The internal microstructure of manganese nodules and their relationship to the growth rate. *Marine Geology*, 26 : 59-66.
- HINGA K.J., N. McSIEBURTH et G.R. HEATH, 1979. The supply and use of organic material by the deep-sea benthos. *Journal of Marine Research*, 37 : 557-579.
- HOFFERT M., A. M. KARPOFF, A. CHAAS et G. PAUTOT, 1978. The sedimentary deposits of the Tiki Basin South East Pacific, passage from carbonate oozes to "metalliferous sediments", Colloques Internationaux du CNRS, La Génèse des Nodules de Manganèse, Gif sur Yvette.

- HOFFERT M., R. LE SUAVE, G. PAUTOT, A. SCHAAF, P. COCHONAT, Y. MOREL, P. LARQUE, 1992. Caractérisation, par observations directes à l'aide du submersible NAUTILE, de structures érosives actuelles des zones à nodules polymétalliques du Pacifique nord équatorial : les "taches grises". Compte rendu à l'Académie des Sciences (submitted).
- HOLLAND N.D., J.R. STRICKLEV et A.B. LEONARD, 1986. Particle interception, transport and rejection by the feather star *Oligometra serripinna* (Echinodermata: Crinoidea) studied by frame analyses of video tapes. *Marine Biology*, **93** : 11-126.
- HOLLISTER C. D., A. R. M. NOWELL et P. A. JUMARS, 1984. The dynamic abyss, *Sci. Amer.*, **250** : 42-53.
- HOLLISTER C. D., B. C. HEEZEN et K. E. NAFE, 1975. Animal traces on the deep-sea floor, in *The Study of Trace Fossils*, edited by R.W. Frey, pp. 493-510, Springer Verlag, Berlin.
- HONJO S., 1980. Material fluxes and modes of sedimentation in the mesopelagic and bathypelagic zones. *J. Mar. Res.*, **38** : 53-97.
- HUGGET Q.J., 1987. Mapping of hemipelagic versus turbiditic muds by feeding traces observed in deep-sea photographs. in *Geology and Geochemistry of Abyssal Plains*, P.P.E. Wearer and Thomson Eds.. *Geol. Soc. Spec. Publ.* **31** : 105-112.
- HUGHES R.G., 1975. The distribution of epizoites on the hydroid *Nemertesia antennina*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **55** : 275-294.
- HUH C. A., 1982. Radiochemical and chemical studies of manganese nodules from three sedimentary regions in the north Pacific. PhD Thesis, University of Southern California, Los Angeles, 305.
- INGRAM C.L et R.R. HESSLER, 1983. Distribution and behavior of scavenging amphipods from the central North Pacific. *Deep-sea Research*, **30** : 683-706.
- INGRAM C.L. et R.R. HESSLER, 1987. Population biology of the deep-sea amphipod *Eurythenes gryllus* : inferences from instar analyses, *Deep-sea Research*, **34** : 1889-1910.
- JACCARINI V. et P. SCHEMBORI, 1977. Feeding and particle selection in the echivran worm *Bonellia viridis* Rolando (Echivra : Bonelliidae).
- JAIN S. C., and E. E. FISCHER, 1980. Scour around bridge piers at high flow velocities, *J. Hydraul. Div. Am. Soc. Civ. Engrs.*, **106** : 1827-1842.
- JANGOUX M., 1982. Food and feeding mechanisms : Asteroidea. In : *Echinoderm nutrition*. M.Jangoux et J.M. Lawrence Eds, A.A. Balkema Publishers, Rotterdam : 117-159.
- JONES N.S. The systematics and distribution of Cumacea from depth exceeding 200 meters. *Galathea Report*, **10** : 99-177.
- JORGENSEN C.B., 1966. The biology of suspension feeding. Pergamon Press, New York.
- JUMARS P.A., 1974. A generic revision of the Dorvilleidae (Polychaeta), with six new species from the deep North Pacific. *Zool. J. Lin. Soc.*, **54** (2) : 101-135.
- JUMARS P.A., 1976. Deep-sea species diversity: Does it have a characteristic scale? *J. Mar. Res.*, **34** : 217-246.
- JUMARS P. A., 1975. Environmental grain and polychaete species' diversity in a bathyal community, *Mar. Biol.*, **30** : 253-266.
- JUMARS P. A. et E. D. GALLAGHER, 1982. Deep-sea community structure: three plays on the benthic proscenium, in *The Environment of the Deep Sea*, edited by W.G. Ernst and J.G. Morin, pp. 217-255, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- JUMARS P. A. et J. ECKMAN, 1983. Spatial structure within deep-sea benthic communities, in *The Sea*, edited by G.T. Rowe, pp. 399-451, Wiley-Interscience, New York.
- JUMARS P.A. et A.R.M. NOWELL, 1984. Fluid and sediment dynamic effects on marine benthic community structure. *Ann. Zool.*, **24** : 45-55.
- JUMARS P. et K. FAUCHALD, 1977. Between community contrasts in successful polychaete feeding strategies. *Ecology of marine benthos*, B.C. Coull Ed, University of S. Coroling Press, Colombia : 1-20.
- KARCZ I., 1968. Fluvial obstacle marks from the wadis of the Negev (Southern Israel), *J. Sedim. Petrol.*, **38** : 1000-1012.
- KAUFMANN R. S., W. W. WAKEFIELD et A. GENIN, 1989. Distribution of epibenthic megafauna and lebensspuren on two central North Pacific seamounts. *Deep-Sea Research*, **36** : 1863-1896.
- KENNETT J.P., 1982. Marine Geology. Prentice Hall INC, Englewood Cliffs, 815 p.
- KENSLEY B., 1982. Deep-water Atlantic Anthuridea (Crustacea: Isopoda). *Smithsonian Contributions to Zoology*, **346** : 1-60.
- KHRIPOUNOFF A., 1979. Nutrition des invertébrés benthiques abyssaux : exemple des holothuries et des isopodes. In : *Relations trophiques dans l'Ecosystème benthique abyssal : descriptions et bilan énergétique*. Thèse de Doctorat de 3ème cycle. Université P. et M. Curie, Paris : 13-54.
- KHRIPOUNOFF A., D. DESBRUYERES et P. CHARDY, 1980. Les peuplements benthiques de la faille de Vema: Données quantitatives et bilan d'énergie en milieu abyssal. *Oceanologica Acta*, **3** : 187-198.
- KHRIPOUNOFF A. et M. SIBUET, 1980. La nutrition d'échinodermes abyssaux. I. Alimentation des holothuries. *Marine Biology*, **60** : 17-26.
- KHRIPOUNOFF A. et M. SIBUET, 1980. La nutrition d'échinodermes abyssaux I. Alimentation des holothuries. *Marine Biology*, **60** : 17-26.
- KHRIPOUNOFF A., P. CRASSOUS, D. DESBRUYERES et J. LECOZ, 1985. Peuplements profonds du golfe de gascogne. Laubier et Monniot Eds., IFREMER : 101-118.
- KIRKEGAARDS J.B., 1956. Benthic Polychaeta from depths exceeding 6000 meters. *Ibid.*, **2** : 63-78.

- KITCHELL J.A., 1979. Deep-sea foraging pathways: An analysis of randomness and resource exploitation. *Paleobiology*, 5 (2) : 107-125.
- KITCHELL J. A. et D. L. CLARK, 1979. A multivariate approach to biofacies analysis of deep-sea traces from the central arctic. *Journal of Paleontology*, 53 : 1045-1067.
- KITCHELL J. A., J. F. KITCHELL, G. L. JOHNSON et K. L. HUNKINS, 1978. Abyssal traces and megafauna: Comparison of productivity, diversity and density in the Arctic and Antarctic. *Paleobiology*, 4 : 171-180.
- KLINKHAMMER G. P., 1980. Early diagenesis in sediments from the eastern equatorial Pacific, II - Pore water metal results. *Earth and Planetary Science Letters*, 49 : 81-101.
- KNUDSEN J., 1964. Scaphopoda and Gastropoda from depths exceeding 6000 m. *Galathea Report*, 7 : 125-136.
- KNUDSEN J., 1970. The systematics and biology of abyssal and hadal Bivalvia. *Galathea Report*, 11 : 7-241.
- KNUDSEN J., 1979, IX. Deep-sea bivalve, in : *Pathways in malacology*, S.V.D. Spoel and A.C.V. Bruggen Eds, J. Leverde - Scheltema L Holkema, Utrecht, 195-224.
- KOBLENTZ-MISHKE O.J., V.V. VOLKOVISINKY et J.G. KABANOVA, 1970. Plankton primary production of the world ocean. in "Scientific Exploration of the South Pacific". Standard book n° 309-01755-6, Natural Academy of Science, Washington, 183-193.
- KOEHLER R., 1897. Echinodermes recueillis par l'Investigator dans l'Océan Indien. Mem. 1. Les ophiures de mer profonde. *Annales des Sciences Naturelles, Série 8*, 4 : 277-372.
- KOEHLER R., 1909. Echinodermes provenant des campagnes du yacht Princesse-Alice (Astérides, Ophiures, Echinides et Crinoïdes). *Res. Camp. Sci. Prince de Monaco*, Tome 34 : 1-317.
- KOEHLER R., 1914. Echinodermata of the Indian Museum, Echinoidea, 1 : 18.
- KOEHLER R. et C. VANEY, 1905. Echinodermata of the Indian Museum. Holothuroidea. Indian Museum Calcutta, 22 p.
- KOLMER D.W. Acrocirridae (annelides polychètes) abyssaux: Golfe de Gascogne et Méditerranée. in *Peuplement Profonds du Golfe de Gascogne*, IFREMER, pp 355-364.
- KRAMP P.L., 1956. Hydroids from depths exceeding 6000 meters. *Galathea Report*, 2 : 17-20.
- KRAMP P.L., 1959. Stephanoscyphus (Scyphozoa). *Ibid.*, 1 : 173-188.
- KRISHNASWAMI S., A. MANGINI, T. H. THOMAS, P. SHARMA, J. K. COCHRAN, K. K. TUREKIAN et P. D. PARKER, 1982. ¹⁰Be and Th isotopes in manganese nodules and adjacent sediments: Nodule growth histories and nuclide behavior. *Earth And Planetary Science Letters*, 59 : 217-234.
- LA BARBERA M., 1984. Feeding currents and particle capture mechanisms in suspension feeding animals. *Ann. Zool.*, 24 : 71-84.
- LAGARDERE J.P., 1977. Recherche sur la distribution verticale et sur l'alimentation des crustacés décapodes benthiques de la pente continentale du Golfe de Gascogne. Analyse des groupements carcinologiques. *Bulletin du Centre d'Etudes et de Recherches Scientifiques*, 11 : 367-440.
- LALOU C., L. KUT, E. BRICHET, G. POUPEAU et P. ROMARY, 1979. Techno encrustation part I: Radiometric studies. Colloques Internationaux du CNRS "La Génèse des Nodules de Manganèse", 289 : 261-269.
- LAMPITT R.S. et D.S.M. BILLET, 1984. Deep-sea echinoderms: A time and motion study. Proceedings of the 5th International Echinoderm Conference, Galway, 24-29 Sept.
- LAMPITT R.S. et G.L.J. PATERSON, 1987. The feeding behaviour of an abyssal sea anemone from *in situ* time lapse photographs and trawl samples. *Oceanologica acta*, 10 : 455-461.
- LAMPITT R.S. et M.P. BURNHAM, 1983. A free fall time lapse camera and current meter system "Bathysnap" with notes on foraging behaviour of a bathyal decapod shrimp. *Deep-Sea Research*, 30 : 1009-1017.
- LAROCK P. A. et H. L. EHRLICH, 1979. Observations of bacterial microcolonies on the surface of ferro-manganese nodules from Blake plateau by scanning electron microscopy. *Microbial Ecology*, 2 : 84-96.
- LAUBIER L., D. REYSS et M. SIBUET, 1985. L'utilisation des sous-marins habités pour l'étude de l'écosystème abyssal. Le cas particulier des sources hydrothermales. *Bulletin de l'Institut Oceanographique de Monaco*, 4 : 107-129.
- LAUBIER L. et M. SIBUET, 1979. Ecology of the benthic communities of the deep North-Est Atlantic. *Ambio*, 6 : 37-42.
- LEMICHE H., B. HANSEN, F.J. MADSEN, O.S. TENDAL et T. WOLFF, 1976. Hadal life as analyzed from photographs. *Vid. medd. Dan. naturhist. foren.*, 139 : 263-336.
- LEONARD A.B., J.R. STRICKLER et N.D. HOLLAND, 1988. Effects of current speed on filtration during suspension feeding in *oligoneura serripinna* (Echinodermata: Crinoidea). *Marine Biology*, 97 : 111-125.
- LEVENSTEIN R. Ya., 1971. A new polychaete species of the genus *Macellicephaloides* from the Aleutian Trench. *J. Fish. Res. Board Canada*, 28 (10) : 1429-1431.
- LEVI C., 1964. Spongiaires des zones bathyale, abyssale et hadale. *Galathea Report*, 7 : 63-112.
- LEVI C., 1972-1973. *Galathea Report*, 7.
- LEVIN L.A., D.J. DEMASTER, L.D. MCCANN et C.L. THOMAS, 1986. Effects of giant protozoans (class xenophyophorea) on deep-seamount benthos. *Marine Ecology Progress Series*, 29 : 99-104.
- LEVIN L.A. et C.L. THOMAS, 1989. The influence of hydrodynamic regime on infaunal assemblages inhabiting carbonate sediments on central Pacific seamounts. *Deep-Sea Research*, 36 : 1897-1915.
- LEWIS J.B., 1982. Feeding behaviour and feeding ecology of the Octocorallia (Coelenterata : Anthozoa). *Journal Zoological of London*, 196 : 371-384.
- LE SUAVE R., M. VOISSET, J. F. BOURILLET, P. COCHONAT, J. GUILLAUME, E. DREZEN, Y. MOREL, G. OLLIER, S. REY, S. RICOU et P. SAGET, 1987. Mise en évidence de phénomènes tectoniques et érosifs récents

- en domaine intraplaque profond, à l'aide du S.A.R. (Système Acoustique Remorqué). Exemple du Pacifique nord équatorial. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, Série II., 305 : 1211-1216.
- LITVINOVA N.M. et M.N. SOKOLOVA, 1971. Feeding of deep-sea ophiuroids of the genus *Amphiophiura*. *Okeanologiya*, 11 : 240-247.
- LUDWIG H., 1893. Vorläufigen Bericht über die auf den Tiefsee-Fahrten des "Albatross" (Frühling 1891) im Ostlichen Stillen Ocean erbeuteten Holothurien. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University*, 24 : 105-114.
- LUDWIG H., 1894. Reports on an exploration off the west coasts of Mexico, Central and South America, and off the Galapagos Islands, in charge of Alexander Agassiz, by the U.S. Fish Commission steamer "Albatross", during 1891, Lieut. Commander Z.L. Tanner, U.S.N., commanding. XII. The Holothurioidea. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 17 (3) : 1-183.
- LUDWIG H., 1905. Asteroidea. Reports on an exploration off the west coasts of Mexico, Central and South America, and off the Galapagos Islands during 1891 by the "Albatross", A. Agassiz XXXV; Reports on the scientific results of the expedition to the Tropical Pacific in charge of A. Agassiz aboard the "Albatross", from Aug. 1899 to Mar 1900. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 32 : 1-292.
- LUDWIG H., 1907. Diagnose neuer Tiefsee-Seesterne aus der Familie der Porcellanasteriden. *Zoologischer Anzeiger*, 31 : 312-319.
- LUDWIG H., 1910. Notomyota, eine neue Ordnung der Seesterne. *Sitzungsberichte der Preussischen Akademie der Wissenschaften*, 23 : 435-466.
- LUKE S.R., 1982. *Catalog of the Benthic Invertebrate Collections, Echinodermata*. Scripps Institution of Oceanography Reference Series, University of California, n° 82-5 : 66p.
- LUTKEN C.F. et T. MORTENSEN, 1899. Reports on an exploration off the west coasts of Mexico, Central and South America, and off the Galapagos Islands, in charge of A. Agassiz, during 1891 on the "Albatross". *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University*, 23 (2) : 93-208.
- LYMAN T., 1869. Preliminary report on the Ophiuridae and Astrophytidae dredged in deep water between Cuba and the Florida Reef, by L.F. de Pourtales, Assist. U.S. Coast Survey. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University*, 1 (10) : 309-354.
- LYMAN T., 1878. Ophiuridae and Astrophytidae of the "Challenger" expedition, 1. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University*, 5 : 65-163.
- LYMAN T., 1879. Ophiuridae and Astrophytidae of the "Challenger" expedition, 2. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University*, 6 (2) : 17-83.
- LYMAN T., 1882. Report on the Ophiuroidea dredged by HMS "Challenger" during the years 1873--6. *Report of the scientific results of the voyage of HMS "Challenger", 1873-1876*, 5 (14) : 1-386.
- LYMAN T., 1883. Report on the Ophiuroidea. Reports of the Results of Dredging the Caribbean in 1878-1879 and along the Atlantic coast of the United States in 1880 by the "Blake". *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University*, 10 : 227-287.
- MACGINITIE G. E. et N. MACGINITIE, 1968. Echiuroidea, in *Natural History of Marine Animals*, edited by pp. 184-193, McGraw-Hill, New York.
- MACURDA D. et D. MEYER, 1976. The identification and interpretation of stalked crinoids (echinodermata) from deep-water photographs. *Bulletin of Marine Science*, 26 (2) : 205-215.
- MADSEN F.J., 1951. Ophiuroidea. *Report of the Swedish Deep-Sea Expedition 1947-1948*, 2 (9) : 108-117.
- MADSEN F.J., 1953. Holothurioidea. *Report of the Swedish Deep-Sea Expedition 1947-1948*, 2 (12) : 151-173.
- MADSEN F.J., 1956a. *Primoella krampi* n.sp. A new deep-sea Otocoral. *Galathea Report*, 2 : 21-22.
- MADSEN F.J., 1956b. Echinoidea, Asteroidea and Ophiuroidea from depths exceeding 6000 meters. *Ibid.*, 2 : 23-32.
- MADSEN F.J., 1961.a The Porcellanasteridae. A monographic revision of an abyssal group of sea-stars. *Galathea Report*, 4 : 33-174.
- MADSEN F.J., 1961.b On the zoogeography and origin of the abyssal fauna in view of the knowledge of the Porcellanasteridae. *Galathea Report*, 4 : 177-218.
- MADSEN F.J., 1977. The ophiuroidea (Ophiuroidea). *Galathea Report. Scientific Results of the Danish Deep-Sea Expedition Round the World 1950-52*, 14 : 109-122.
- MADSEN J., 1947-1948. Holothurioidea. Reports of the Swedish Deep-Sea Expedition, Vol. II, n° 12.
- MAHAUT M.L., 1991. Modélisation à l'état stable du cycle du carbone dans le réseau trophique profond de la Terrasse de Meriadzek (golfe de Gascogne). Thèse de Doctorat, Université de Paris VI.
- MAHAUT M. L. et G. GRAF, 1987. A luminophore tracer technique for bioturbation studies, *Oceanol. Acta*, 10 : 323-328.
- MAHAUT M.-L., P. GEISTDOERFER et M. SIBUET, 1990. Trophic strategies in carnivorous fishes : their significance in energy transfer in the deep-sea benthic ecosystem (Meriadzek Terrace - Bay of Biscay), *Progress in Oceanography*, 24 : 223-237.
- MARGALEF R., 1963. On certain unifying principles in ecology, *Amer. Nat.*, 97 : 357-374.
- MASSIN C., 1982. Effects of feeding on the environment : Holothuroidea. In : *Echinoderm nutrition*, M.Jangoux et J. Lawrence Eds, A.A. Balkema Publishers, Rotterdam : 493-497.
- MAUCHLINE J. et J.D.M. GORDON, 1985. Trophic diversity in deep-sea fish. *Fish. Biol.*, 26 : 527-535.
- MAUVIEL A., 1982. La bioturbation actuelle dans le milieu abyssal de l'Océan Atlantique Nord, Thèse de 3ème Cycle, Number of 103 p., Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- MAUVIEL A. et M. SIBUET, 1985. Répartition des traces animales et importance de la bioturbation. in *Peuplements profonds du Golfe de Gascogne*. Campagne Biogas. L. Laubier et C. Monniot Eds, IFREMER.

- MAUVIEL A., H. NGUYEN, R. CHESSELET, M. SIBUET, Y. YOKOYAMA et G. AUFFRET, 1982. Etude des variations des taux de bioturbation par la spectrométrie gamma non destructive (GeHP) dans trois zones sédimentaires de l'Atlantique Nord, à 2000 m et à plus de 4000 m de profondeur. *Actes Colloq. Int. CNRS. Bull. Int. Geol. Bassin d'Aquitaine*, Bordeaux, 31 : 257-274.
- MAUVIEL A., K. JUNIPER et M. SIBUET, 1987. Discovery of an enteropneust associated with a mound-burrows trace in the deep-sea : ecological and geochemical implications. *Deep-Sea Research*, 34 (3) : 329-335.
- MAUVIEL F., 1988. Synthèse des documents disponibles sur les courants de surface. IFREMER. *Rapport Interne*.
- MCLENDON, J.F., 1909. The ophiurans of the San Diego region. *University of California Publications in Zoology*, 6 : 33-64.
- MEADOWS P. S., 1986. Biological activity and seabed sediment structure, *Nature*, 323 : 207.
- MENARD H. W., 1964. *Geology of the Pacific Ocean*, McGraw-Hill Inc., New York, 271 p.
- MENZIES R.J., 1962. On the food and feeding habits of abyssal organisms as exemplified by the Isopoda. *Int. Revue ges Hydrobiol.*, 47 : 339-358.
- MENZIES R.J., R.Y. GEORGE et G.T. ROWE, 1973. *Abyssal environment and ecology of the World Oceans*. John Wiley & Sons Wiley, XXIII, 488p.
- MERZ R.A., 1984. Self-generated versus environmentally produced feeding currents: A comparison for the Sabellid polychete *Eudistycilia vancouveri*. *Biol. Bull.*, 167 : 200-209.
- MEYER D.L., 1982. Food and feeding mechanisms: Crinozoa. In : *Echinoderm nutrition*. M. Jangoux et J.M. Lawrence Eds, A.A. Balkema Publishers, Rotterdam : 25-42.
- MEYER K., 1973. Surface and manganese nodule facies, encountered on the R/V Valdivia cruise 1972/73. *The Origin and Distribution of Manganese Nodules in the Pacific and Prospects for Exploration*, Honolulu : 125-130.
- MICHELIN J.L.H., 1858. Revue du genre *Mellita*. *Revue et Magasin de Zoologie Pure et Appliquée*, Serie 2, 10 : 360-361.
- MILLAR R.H., 1959. Ascidiacea. *Galathea Report*, 1 : 189-210.
- MILLER D.C. et P.A. JUMARS, 1986. Pellet accumulation, sediment supply and chowding as determinants of surface deposit-feeding rate in *Pseudopolydora Kempii japonica* Imajima Hartman (Polycheta: Spionidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 99 : 1-17.
- MILLER J., 1988. Analysis of swimming behaviour in four species of bathyal holothurians. *5th Deep-Sea Biology Symposium*, 26 Juin-1 Juillet 1988.
- MILLER J. et D. PAWSON, 1989. *Hansenothuria Benti*, new genus, new species (Echinodermata : Holothuroidea) from the Tropical Western Atlantic : a bathyal epibenthic holothurian with swimming abilities. *Proc. Biology Soc. Wash.*, 102 (4), 977-986.
- MILLER J. et D. PAWSON, 1990. Swimming sea Cucumbers (Echinodermata : Holothuroidea) : a survey with analysis of swimming behavior in Far Bathyal Species. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences*, 35, 1-16.
- MILLS E., 1983. Problems of deep-sea biology: An historical perspective. in *The Sea*, G. T. Rowe Eds., 1-79.
- MINITCHEV C., 1969. Nudibranchiata, mollusques (gastropodes, opisthobranchia). *Biologie de l'Océan Pacifique. Sciences*, 2 : 42-44.
- MITSUKURI K., 1912. Studies on actinopodons holothuroidea. *J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo*, 29 (2) : 1-238.
- MONNIOT C., 1984. Les invertébrés suspensivores : adaptations à un régime carnivore chez les tuniciers. *Oceanis*, 10 : 605-621.
- MONNIOT C. et F. MONNIOT, 1973. Ascidies abyssales récoltées au cours de la campagne océanographique Biaçores par le "Jean Charcot". *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, 121 : 390-475.
- MONNIOT C. et F. MONNIOT, 1974. Ascidies de l'Atlantique récoltées par le "Jean Charcot" (campagnes Noratlante, Walda, Polygas). *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, 226 : 721-786.
- MONNIOT C. et F. MONNIOT, 1975. Abyssal tunicates: an ecological paradox. *Annales de l'Institut Océanographique*, 51 : 100-129.
- MONNIOT C. et F. MONNIOT, 1977. Tuniciers benthiques profonds du Nord-Est Atlantique. Résultats des campagnes Biogas. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, 466 : 696-722.
- MONNIOT C. et F. MONNIOT, 1978. Recent work on the deep-sea tunicates. *Oceanogr. Mar. Biology Ann. Rev.*, 16 : 181-228.
- MONNIOT C., F. MONNIOT et F. GAILL, 1975. Les sorberacea: une nouvelle classe de tuniciers. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, 116 : 77-122.
- MONNIOT F., 1979. Microfiltres et ciliatures branchiales des Ascidies littorales microscopie électronique. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Série 4, 1 (4) : 843-859.
- MORGAN C., 1991. Geographical distributions of benthic megafauna in the Clarion-Clipperton zone. NOAA report 1991.
- MOROSITA M., 1959. Measuring the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ.*, Serie E, 2 : 215-235.
- MORTENSEN T., 1903. Echinoidea, Part 1. *Danish Ingolf Expedition*, 4 : 1-193.
- MORTENSEN T., 1907. Echinoidea, Part 2. *Danish Ingolf Expedition*, 4 : 1-200.
- MORTENSEN T., 1927. *Handbook of the Echinoderms of the British Isles*. Oxford University Press, London, 471 p.
- MORTENSEN T., 1938. On the vegetarian diet of some deep-sea Echinoids, *Annot Zool. Japon*, 17 (3,4) : 225-230.
- MORTENSEN T., 1940. A Monograph of the Echinoidea. III. 1, Aulodonta. C.A. Reitzel, Copenhagen, 370p.
- MORTENSEN T., 1950. A Monograph of the Echinoidea, Spatangoida 1. C.A. Reitzel, Copenhagen, Tome 1, 432p.
- MORTENSEN T., 1951a. A Monograph of the Echinoidea Spatangoida 2 C.A. Reitzel, Copenhagen, Tome 2, 593p.

- MORTENSEN T., 1951b. Echinoidea. *Report of the Swedish Deep-Sea Expedition 1947-1948*, 2 (3) : 45-48.
- MORTON B., 1981. Prey capture in the carnivorous septibranchs *Poromya granulata* (Bivalvia : Anomalodesmata, Poromyacea). *Sarsia*, 66 : 241-256.
- MORTON B., 1983. Feeding and digestion in Bivalvia. Physiology part 2. *The Mollusca*, 5 : 65-131.
- MORTON B., 1987. Siphon structure and prey capture as a guide to affinities in the abyssal septibranch Anomalodesmata (Bivalvia). *Sarsia*, 72 : 49-69.
- MULLER P.J. et E. SUESS, 1979. Productivity, sedimentation rate and sedimentary organic matter in the oceans. 1. Organic carbon preservation. *Deep-Sea Research*, 26 : 1347-1362.
- MULLINEAUX L. S., 1989. Vertical distributions of the epifauna on manganese nodules: Implications for settlement and feeding. *Limnology and Oceanography*, 34 : 1247-1262.
- MURINA V. V., 1976. New abyssal species of echinurans from the Pacific and Atlantic Oceans, *Zool. Zh.*, 55 : 837-843.
- MUSCHENHEIM D.K., 1987. The role of hydrodynamic sorting of seston in the nutrition of benthic suspension feeder, *Spio setosa* (Polychaeta: Spionidae). *Biol. Oceanogr.*, 4 : 265-288.
- NEWMAN W., 1967. Shallow-water versus deep-sea octolasmis (Cirrepedia Thoracica) crustaceana. 12, part. 1.
- NEWMAN W., 1974. Two new deep-sea cirrepedia (Ascothoracica and Acrothoracica) from the Atlantic. *J. Mar. Biology Ass. U.K.*, 54 : 437-456.
- NICKERSON C. R., 1978. Consolidation and permeability characteristics of the deep sea sediments: north central Pacific ocean, MSc Thesis, Number of 212 p., Worcester Polytechnic Institute, Worcester.
- NIELSEN J., 1966a. On the genera *Acanthonus* and *Typhlonus* (Pisces, Brotulidae), *Galathea Report*, 8 : 33-47.
- NIELSEN J., 1966b. Synopsis of the innopidae (Pisces, Iniomi). The description of two new abyssal species *Galathea Report*, 8 : 49-75.
- NIELSEN J.G., 1964. Fishes from depths exceeding 6000 meters. *Galathea Report*, 7 : 113-124.
- NIXON M., 1986. The diets of Cephalopods. In : *Cephalopod life cycles*, Volume 2, P. Boyle Ed, Academic Press, London.
- N.O.A.A., 1981. Final programmatic environmental impact statement. NOAA. *Technical Report*.
- ODUM E.P. 1971. Fundamentals of ecology. Saunders, Philadelphia.
- OHTA S., 1983. Photographic census of large-sized benthic organisms in the bathyal zone of Suruga Bay, Central Japan. *Bull. Oceano. Res. Inst. Univ. Tokyo*, 15 : 1-244.
- OHTA S., 1984. Star-shaped feeding trace produced by echivran worms on the deep-sea floor of the Bay of Bengal. *Deep-Sea Research*, 31 (12) : 1415-1432.
- OHTA S., 1985. Photographic observations of the swimming behavior of the Deep-sea Pelagothuriid Holothurian. *Enepmiastes* (Elosipeda, Holothuroidea). *Journal of the Oceanographical Society of Japan*, 41 (1) : 121-133.
- OKADA H., S. OHTA et N. NIITSUMA, 1980. Lebensspuren photographed on the deep-sea floor of Sugura Bay, Central Japan, *Geoscience Reports of Shizuoka University*, 7 : 31-36.
- OKUTANI T., 1969. Synopsis of bathyal and abyssal megaloinvertebrates from Sagami Bay and south Boso Peninsula trawled by R/S Soyo-Maru. *Bulletin of the Tokai Regional Fisheries Research Laboratory*, 57 : 1-61.
- OKUTANI T., 1974. Review and new records of abyssal and hadal molluscan fauna in Japanese and adjacent waters. *Venus*, 33 (1) : 23-39.
- OKUTANI T., 1982. Characteristics and distribution of abyssal megalobenthos fauna around the proposed dumping site st. B in the Northwest Pacific Basin. Surv. Rep. on Mar. biota and background in connection with ocean dumping of low-level radioactive wastes (1977-1980). Plankton and Benthos. *Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, 20p.
- OLIVER G., 1979. Adaptations of some deep-sea suspension-feeding Bivalvus (*Limopsis* and *Bathyaxca*). *Saista*, 64 (1-2).
- OMORI M., W. VERVOORT, 1986. Observations and living specimen of the giant hydroid *Brandioce riantus* imperator. *Zoologische mededelingen Rijksmuseum Historie te Teiden*, 60 (16).
- OZTURGUT E., G. ANDERSON, R.E. BURNS, J.W. LAVELLE et S.A. SWIFT, 1978. Deep ocean mining of manganese nodules in the North Pacific: Preliminary environmental conditions and anticipated mining effects. NOAA Tech. Memorandum ERL Mesa-33, 133p.
- OZTURGUT E., J. W. LAVELLE, O. STEFFIN et S. A. SWIFT, 1980. Environmental investigations during manganese nodule mining tests in the north equatorial Pacific in November 1978. NOAA. *Technical Memorandum*.
- OSHIMA H., 1915. Report on the holothurians collected by the "Albatross" in the northwestern Pacific. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 48 : 213-291.
- OSHIMA H., 1916-1919. Northwestern Pacific holothurians collected by the "Albatross". *Zool. Mag. Tokyo*, articles from Volumes 28-31.
- OSTERGREN H., 1938. Studien über die Seewalzen, göte borgs. *Vetensk. Och. Vitterh. Samh. Handl.*, 5B : 1-151.
- OUBINTSIEV G.B., 1972. Géomorphologie et tectonique des fonds de l'Océan Pacifique. *Sciences* : 394.
- OUCHAKOV P.V., 1952. Etude des faunes d'eaux profondes. *Origine*, 6 : 100-102.
- OUCHAKOV P.V., 1953. Nouvelle vision sur la famille des polychètes phyllodocidae (polychaeta). *Tr. zoologique IN-TA AN URSS*, 13 : 207-209.
- OUCHAKOV P.V., 1955. Famille de la classe des polychètes, les Amhroditidae de la fosse des Kouriles-Kamtchatka. *Tr. IN-TA Océanologie AN URSS*, 12 : 311-321.
- OUCHAKOV P.V., 1972. Polychètes (nogampra équipe, détachement) ordre des phyllodoa docista. *Sciences*, pp. 272 (faune URSS N.C. n° 102, T.1).
- OUCHAKOV P.V., 1975. Famille des phyllodocidae des eaux profondes (polychètes, phyllodocidae) de la fosse Sud-Sandwich. *Tr. IN-TA Océanologie AN URSS*, Tome 103 : 143-150.

- OWEN J. M., H. L. SANDERS et R. R. HESSLER, 1967. Bottom photography as a tool for estimating benthic populations. in *Deep-Sea Photography*, J. B. Hershey Eds., Johns Hopkins Press, Baltimore, 229-234.
- PAINE R. T., 1966. Food-web complexity and species diversity, *American Naturalist*, 100 : 65-75.
- PAINE R. T. et R. L. VADAS, 1969. The effects of grazing by sea urchins, *Strongylocentrotus spp.*, on benthic algal populations, *Limnol. Oceanogr.*, 14 : 710-719.
- PARKER R.H., 1963. Zoogeography and ecology of some macroinvertebrates, particularly mollusks, in the Gulf of California and the continental slope off Mexico. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening*, 126 : 1-178.
- PARKER R.H., 1964. Zoogeography and ecology of macroinvertebrates of Gulf of California and continental slope of Western Mexico. In *Marine Geology of the Gulf of California*, T.H. van Andel and G.G. Shor Jr. Eds, American Association of Petroleum Geologists : 331-376.
- PARKER S., 1982. Synopsis and Classification of living organisms, McGraw Hill, 1-1232.
- PASTERNAK F.A., 1964. The deep-sea pennatularians and antipatharians obtained by R/S Vityaz in the Indian Ocean. Trudy Instituta Okeanologii, AN SSSR 69.
- PASTERNAK F.A., 1975. Umbrella des eaux profondes de la mer des Caraïbes et du chenal de Porto Rico, Tome 100 : 160-173.
- PASTERNAK F.A., 1976. Nouvelles données dans la composition et la propagation de zoatharia (hexacorallia Antipatharia) dans les eaux profondes des océans Pacifique, Indien et Atlantique, Tome 99 : 45-58.
- PATERSON G.L.J., 1985. The deep-sea Ophiuroidea of the North Atlantic Ocean. *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Ser. Zool.*, 49 (1) : 1-162.
- PATERSON G.L.J., P.Y.D. LAMBSHEAD et M. SIBUET, 1985. The Ophiuroidea fauna of the Bay of Biscay : its distribution and diversity. In : *Peuplements profonds du Golfe de Gascogne. Campagne Biogas*. L. Laubier et C. Monniot Eds, IFREMER : 491-507.
- PAUL A. et P. JUMARS, 1976. Preliminary report on the benthos of the north equatorial Pacific ocean. *Progress Report*.
- PAUL A. Z., 1976. Deep-sea bottom photographs show that benthic organisms remove sediment cover from manganese nodules, *Nature*, 263 : 50-51.
- PAUL A. Z., E. M. THORNDIKE, L. G. SULLIVAN, B. C. HEEZEN et R. D. GERARD, 1978. Observations of the deep-sea floor from 202 days of time-lapse photography. *Nature*, 272 : 812-814.
- PAUTOT G. et M. HOFFERT, 1984. Les nodules du Pacifique Central dans leur environnement géologique: Campagne COPANO 1979. *Résultats des Campagnes à la Mer*, CNEXO, n°28 : 202p.
- PAUTOT G. et M. MELGUEN, 1979. Influence of deep water circulation and sea-floor morphology on the abundance and grade of central south Pacific manganese nodules. in *Marine Geology and Oceanography of the Pacific Manganese Nodule Province*, J.L. Bishoff and D.Z. Piper Eds., Plenum Press, New York, 621-649.
- PAWSON D., 1963. Some echinozoans from north of New Zealand. *Trans. R. Soc. New Zealand Zoology*, 5 : 197-224.
- PAWSON D., 1967. Elapsipod Holothurians of Antarctica I Genus *Amperina*. *Bull. Southern Calif. Acad. Sc. Los Angeles*, 66 (1) : 54-58.
- PAWSON D., 1976. Some aspects of the biology of deep-sea echinoderms. *Thallossia Jugoslavica*, 12 (1) : 287-293.
- PAWSON D., 1977. Molpadiid Sea Cucumbers (Echinodermata : Holothuroidea) of the Southern Atlantic, Pacific, and Indian Oceans. In *Biology of the Antarctic Seas VI*, D.L. Pawson Ed., Antarctic Research Series n° 26 : 97-123.
- PAWSON D., 1982. Deep-Sea echinoderms in the tongue of the ocean, Bahama Islands: A survey using the research submersible Alvin. *Australian Museum Memoir*, 16 : 129-145.
- PAWSON D., 1983. *Psychronaetes hanseni*, a new genus and species of Elapsipodan sea cucumber from the eastern central Pacific (Echinodermata : Holothuroidea). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 96 (1) : 154-159.
- PAWSON D., 1985. *Psychropotes Hyalinus*, new species. A swimming elapsipod sea cucumber (Echinodermata : Holothuroidea) from the North Central Pacific Ocean. *Proc. Biology Soc. Wash*, 98 (2), 523-525.
- PAWSON D., 1988. Analysis of some Omco seafloor photographs from cruises GR 7901, 8005 and 8102: Megafauna and manganese nodule data part 1. Omco Report.
- PAWSON D., 1988. Preliminary analysis of megafauna in seafloor photographs from the Clarion-Clipperton fracture zone, Eastern Pacific ocean. *5th Deep Sea Biology Symposium*, Brest :
- PAWSON D. et E. FOELL, 1983. Atlas of photographs of megafauna from the study area. Report n° MS-200-146.
- PAWSON D. et E. FOELL, 1984. An annotated atlas of abyssal echinoderms from the Clarion-Clipperton Fracture Zone, equatorial eastern north Pacific. *Proceedings of the 5th International Echinoderm Conference*, Galway, 24-29 Sept.
- PAWSON D. et E. FOELL, 1986. Peniagore Leander new species, an abyssal Benthopelagic Sea Cucumber (Echinodermata : Holothuroidea) from the Eastern Central Pacific Ocean. *Bulletin of Marine Science*, 38 (2) : 293-299.
- PAX F., M. VAN PRAET et P. DOUMENC, 1987. Les Antipathaires. *Traité de zoologie*, Tome III, fasc. 3. Cnidaires, publié sous la direction de P.P. Grassi.
- PEARCY W.G., D.L. STEIN et R.S. CARNEY, 1982. The deep-sea benthic fish fauna of the northeastern Pacific ocean on Cascadia and Tufts abyssal plains and adjoining continental slopes. *Biological Oceanography*, 1 : 375-428.
- PEARCY W.G. et J.W. AMBLER, 1974. Food habits of deep-sea macrourid fishes off the Oregon coast. *Deep-Sea Research*, 21 : 745-759.

- PEARSON M. et J.D. GAGE, 1984. Diets of some deep-sea brittle stars in the Rockall Trough. *Marine Biology*, **82** : 247-258.
- PEARSON M. et J.D. GAGE, 1984. Diets of some deep-sea brittle stars in the Rockhall Trough, *Marine Biology*, **82** : 247-258.
- PENNANT T., 1777. *British Zoology*. Vol. 4, illustrated, London, Warrington London.
- PEQUEGNAT W.E., 1964. The epifauna of a California siltstone reef. *Ecology*, **45** : 272-283.
- PERES J., 1965. Aperçu sur les résultats de deux plongées effectuées dans le ravin de Puerto Rico par le bathyscaphe Archimède. *Deep-Sea Research*, **12** : 883-892.
- PERES J. M., 1982. Major benthic assemblages, 642 p., Wiley, Chichester.
- PERRIER R., 1896. Sur les Elaspodes recueillis par le "Travailleur" et le "Talisman". *Comptes rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, Série D, **123** : 900-903.
- PERRIER R. et REMY, 1902. Holothuries. Exd. Scientif. Travailleur Talisman : 273-554.
- PETERSON C. H., 1977. Competitive organization of the soft-bottom macrobenthic communities of the southern California lagoons, *Mar. Biol.*, **43** : 343-359.
- PFANNKUCHE O., 1985. The deep-sea meiofauna of the Porcupine seabight and abussal plain (NE Atlantic). Population, structure, distribution, standing stocks. *Oceanologica Acta*, **8** : 343-354.
- PIPER D. Z. et B. FOWLER, 1980. New constraint on the maintenance of Mn nodules at the sediment surface, *Nature*, **286** : 880-883.
- PIPER D. Z., H. E. COOK et C. T. GARDNER, 1979. Lithic and acoustic stratigraphy of the equatorial north Pacific: Domes sites A, B and C. in *Marine Geology and Oceanography of the Pacific Manganese Nodule Province*, J.L. Bishoff and D.Z. Piper Eds., Plenum Press, New York, 309-347.
- POUTIERS J.M., 1984. Septibranches abyssaux de l'Océan Indien occidental (mollusques bivalves Anomalodesmata). *Journal of Conchology*, **31** : 281-306.
- ROBERT P. K., 1984. Disturbance, sediment stability, and trophic structure of soft-bottom communities, *J. Mar. Res.*, **42** : 893-921.
- PUJOS A., 1987. Mise en place de la circulation au Pacific central équatorial et des assemblages de nanofossiles calcaires au Néogène (Leg DSDP 85). -I- Influence de la glaciation antarctique entre 15 et 7 Ma au Néogène. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **8** : 431-439.
- PUTEANUS D., G. P. GLASBY, P. STOFFERS et H. KUNZENDORF, 1991. Hydrothermal iron-rich deposits from the Teahitia-Mehetia and Macdonald hot spot areas, Southwest Pacific. *Marine Geology*, **98** : 389-409.
- RAAB W., 1972. Physical and chemical features of Pacific deep-sea manganese nodules and their implications to the genesis of nodules, in *Ferromanganese Deposits on the Ocean-Floor*, edited by D.R. Horn, pp. 31-49, National Science Foundation, Washington D.C.
- RACHOR E., 1975. Quantitative untersuchungen über meiobenthos der Nordostatlantischen tiefsee. *Meteor Forschung Ergebnisse*, Ser. D, **21** : 1-10.
- RAMACHANDRAN V., 1988. Les ombres de la perception des formes. *Pour la Science*, **132** : 84-91.
- RAY A. J. Et R. C. ALLER, 1985. Physical irrigation of relict burrows: Implication for sediment chemistry. *Marine Geology*, **62** : 371-379.
- REID R.G.B. et A.M. REID, 1974. The carnivorous habit of members of the septibranch genus *Cuspidaria* (mollusca : bivalvia). *Sarsia*, **56** : 47-56.
- RENAUD-MORNANT J., 1986. Rapport sur le meiobenthos récolté lors de la campagne Nixo 47. Rapport confidentiel.
- RENAUD-MORNANT J. et GOURBAULT N., 1988. Meiobenthos from the deep-sea sediments of polymetallic nodules formation sites in northeastern tropical Pacific. 5ème Congrès de Biologie Abyssale. Brest.
- RENAUD-MORNANT J. et GOURBAULT N., 1990. Evaluation if abyssal meiobenthos in the eastern central Pacific (CCFZ). *Progress in Oceanography*, **24** : 317-329.
- REX A., 1976. Biological accomodation in the deep-sea benthos: Comparative evidence on the importance of predation and productivity. *Deep-Sea Research*, **23** : 975-987.
- REX M., 1981. Community structure in the deep-sea benthos. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **12** : 331-353.
- REX M. A., 1983. Geographic patterns of species diversity in the deep-sea benthos. in *Deep Sea Biology*, G. T. Rowe Eds., John Wiley & Sons, New York, 453-472.
- RHOADS D. C., 1974. Organism-sediment relations on the muddy sea floor, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **12** : 263-300.
- RHOADS D. C., E. C. REVELAS et J. D. GERMANO, 1986. Development of a UV fluorescence imaging system for *in situ* detection of petroleum in marine sediments, *O.T.C.*, **5275** : 441-444.
- RHOADS D. C., R. A. LUTZ, R. M. CERRATO et E. C. REVELAS, 1982. Growth and predation activity at deep-sea hydrothermal vents along the Galapagos rift, *Journal Marine Research*, **40**, 503-516.
- RICE A., R. ALDRED, E. DARLINGTON et R. WILD, 1982. The quantitative estimation of the deep sea megabenthos; a new approach to an old problem. *Oceanol. Acta*, **5** : 1.
- RICE A.L., 1981. The abdominal locking mechanism in the deep-sea shrimp genus *Glyphocrangon* (decapoda, Glyphocrangonidae). *Crustaceana*, **40** : 316-319.
- RICE A.L., R.G. ALDRED, D.S.M. BILLET et M.H. THURSTON, 1979. The combine use of an epibenthic sledge and a deep-sea camera to give quantitative relevance to macro-benthos samples. *Ambio Special Report*, **6** : 59-63.
- RICHARDSON M. D., K. B. BRIGGS et D. K. YOUNG, 1985. Effects of biological activity by abyssal benthic macroinvertebrates on a sedimentary structure in the Venezuela Basin, *Mar. Geol.*, **68** : 243-267.

- RICOU A., 1990. La dynamique sédimentaire en milieu intraplaque océanique dans les zones riches en nodules polymétalliques (Zone Clarion-Clipperton, Pacifique nord-est). Thèse de Doctorat, Université des Sciences de la Vie et de la Terre, Strasbourg.
- RIEDL R., 1971. Water movement. in *Marine Geology*, O. Kinne Ed., Vol. I, Part 2, 1123-1156.
- RIEMANN F., 1983. Biological aspects of deep-sea manganese nodule formation. *Oceanologica Acta*, 6 : 303-311.
- 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.
- RISK M. J., 1973. Silurian echiuroids: Possible feeding traces in the Thorold sandstone, *Science*, 180 : 1285-1287.
- RISSO A., 1826. Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale et particulièrement de celles des environs de Nice et des Alpes maritimes, Tome 5, F.-G. Levrault, Paris : 289-293.
- ROBSON G.C., 1930. Cephalopoda. I. Octopoda. "Discovery" Report, 2 : 371-402.
- ROCK I., 1987. La perception anorthoscopique. *Pour la Science*, 43 : 112-123.
- ROMERO-WETZEL, 1987. Sipunculans as inhabitants of very deep narrow burrows in deep-sea sediments. *Marine Biol.*, 96 : 87-91.
- ROMERO-WETZEL, 1989. Branched burrows systems of the enteropneust *stereosalanus canadensis* (Spengel) in deep-sea sediments of the Vøring plateau, Norwegian Sea. *Sarsta*, 74 : 85-89.
- ROPER C.F.E. et W.L. BRUNDAGE Jr, 1972. Cirrate Octopods with associated Deep-Sea Organisms : New Biological Data Based on Deep Benthic Photographs (Cephalopoda). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 121 : 1-46.
- ROUX M., 1980. Les Crinoïdes pédonculés (Echinodermes) photographiés sur les dorsales océaniques de l'Atlantique et du Pacifique. Implications biogéographiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, Série D, 291 : 901-904.
- ROUX M., 1985. Les crinoïdes pédonculés (Echinodermes) de l'Atlantique N.E. : inventaire, écologie et biogéographie. *Peuplements profonds du Golfe de Gascogne. Campagne Biogas*. L. Laubier et C. Monniot Eds., IFREMER : 479-489.
- ROWE G.T., 1968. Distribution patterns in populations of large deep-sea benthic invertebrates off North Carolina. PhD Thesis. Duke University, Durham, N.C., 296 p.
- ROWE G.T., 1971. Benthic biomass and surface productivity. in : *Fertility of the sea*. J.D. Costlow, Gordon & Bread Eds., 441-454.
- ROWE G.T., 1971. Observations on bottom currents and epibenthic populations in Hatteras submarine canyon. *Deep-Sea Research*, 18 : 569-581.
- ROWE G.T. et N. STARESIMIC, 1979. Sources of organic matter to the deep-sea benthos. in: *The Deep Sea Ecology and Exploitation. Ambio Special Report*, 6 : 19-24.
- ROWE G.T. et R.J. MENZIES, 1969. Zonation of large benthic invertebrates in the deep sea off the Carolinas. *Deep-Sea Research*, 16 : 531-537.
- ROWE G. T. et M. SIBUET, 1983. Recent advances in instrumentation in deep-sea biological research. in *The Sea*, G. T. Rowe Eds., John Wiley & Sons Inc.,
- SAGUEZ G., 1985. Etude de la morphologie, de la structure interne et de la lithologie des nodules polymétalliques de la zone Clarion-Clipperton. Relations avec l'environnement. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest,
- SAINT GUILY B. et H. LACOMBE, 1977. Courants marins. in *La Terre, les Eaux, l'Atmosphère*, Eds., Gauthier-Villars, Paris, 135-152.
- SALDANHA L., 1962. Régime alimentaire de *Synaphobranchus* au large des côtes européennes. *Cybiurn*, 3e série, 8 : 91-98.
- SALONEN K., J. SARVALA, I. HAKALA et M.L. VILJANEN, 1976. The relation of energy and organic carbon in aquatic invertebrates. *Limnology and Oceanography*, 21 : 724-730.
- SANDERS H.L., 1969. Brookhaven Symp. Biol., 22 : 78-81.
- SANDERS H.L. et J.A. ALLEN, 1985. Studies on deep sea Protobranchia (Bivalvia) ; the family Mallettiidae. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, 49 : 195-238.
- SANDERS H.L. et R.R. HESSLER, 1969. Ecology of the deep-sea benthos. *Science*, 163 : 1419-1424.
- SANDERS H. L., 1958. Benthic studies in Buzzards Bay. 1. Animal-sediment relationships, *Limnol. Oceanogr.*, 3 : 245-258.
- SANDERS H. L., 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist*, 102 : 243-282.
- SANDERS H.L., R.R. HESSLER et G.R. HAMPSON, 1965. An introduction to the study of deep-sea benthic faunal assemblages along the Gay Head-Bermuda transect. *Deep-Sea Research*, 12 : 845-867.
- SHELTEMA A.H., 1981. Comparative morphology of the radulae and alimentary tracts in the aplacophora. *Malacologia*, 20 : 361-383.
- SHELTEMA A.H., 1985. The genus *Prochaetoderma* (aplacophora, mollusca): initial account. In : *Peuplements profonds du Golfe de Gascogne*, L. Laubier et C. Monniot Eds IFREMER : 391-396.
- SCHNEIDER J., 1981. Manganese nodules in the deep-sea. Formation, occurrence and ecological consequences of mining. *Natur und Museum*, III : 114-124.
- SCHULENBERGER E. et R.R. HESSLER, 1974. Scavenging abyssal amphipods trapped under oligotrophic central North Pacific Gyre waters. *Marine Biology*, 28 : 185-187.
- SEBENS K.P., 1984. Water flow and coral colony size: Interhabitat comparisons of the octocoral *Alcyonium siderium*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 81 : 5473-5477.

- SEBENS K.P. et M.A.R. KOEHL, 1984. Predation on zooplankton by the benthic anthozoans *Alcyonium siderium* (Alcyonacea) and *Metridium senile* (Actinaria) in the New England subtidal. *Marine Biology*, **81** : 255-271.
- SHIRAYAMA, Y. et D. SWINBANKS, 1986. Oxygen profiles in deep-sea calcareous sediment calculated on the basis of measured respiration rates of deep-sea meiobenthos and its relevants to manganese diagenesis, *La mer*, **24** : 75-80.
- SHOR G., 1959. Reflexion studies in the eastern equatorial Pacific. *Deep-Sea Research*, **5** : 283-285.
- SIBUET M., 1974. Echinodermes de la mer d'Alboran. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, 3ème Série, **231** : 789-798.
- SIBUET M., 1976. Le genre *Hymenaster* (osterides) dans l'Océan Atlantique. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, **256** : 304-324.
- SIBUET M., 1977. Répartition et diversité des échinodermes (holothurides-astérides) en zone profonde dans le golfe de Gascogne. *Deep-Sea Research*, **24** : 549-563.
- SIBUET M., 1978. *Synallactes longipapillata* nov. sp., nouvelle espèce d'holothurie d'un genre rarement représenté dans l'Océan Atlantique. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 3ème Série, **354 (515)** : 311-318.
- SIBUET M., 1979. Adaptation des échinodermes à la vie abyssale. *Actes du Colloque Européen sur les Echinodermes*, 3-8 Septembre 1979, 233-240.
- SIBUET M., 1980. Adaptation des échinodermes à la vie abyssale. in: *Echinodermes: Present and Past*, M. Jangoux Ed., AD Balkema/Rotterdam, 233-240.
- SIBUET M., 1980. Résultats de la campagne de biologie benthique dans le bassin du Cap Vert Seabed 2 (Nov. 1980). Rapport du contrat CEA TMC/14575. Fascicule 3. IFREMER.
- SIBUET M., 1982. Résultats de la campagne de biologie benthique dans le bassin du Cap Vert Seabed 2 (Nov. 1980). Rapport du contrat CEA TMC/14575, Fasc. 3 Biologie.
- SIBUET M., 1984. Les invertébrés détritivores dans l'écosystème abyssal. Sélection de la nourriture et régime alimentaire chez les holothuries. *Oceanis*, **10** : 623-639.
- SIBUET M., 1984. Quantitative distribution of echinoderms (Holothuroidea, Asteroidea, Ophiuroidea, Echinoidea) in relation to organic matter in the sediment, in deep-sea basins of the Atlantic Ocean. In : *Echinoderms, Proceedings of the fifth international echinoderms conference, Galway, 24-29 September 1984*, B.F. KEEGAN et B.D.S. O'CONNOR Eds : 99-108.
- SIBUET M., 1987. Structure des peuplements benthiques en relation avec les conditions trophiques en milieu abyssal dans l'Océan Atlantique. *Thèse de Doctorat d'Etat ès Sciences Naturelles*, Université P. et M. Curie, Paris : 280p.
- SIBUET M., A. KHRIPOUNOFF, J. DEMING, R. COLWELL et A. DINET, 1982. Modification of the gut contents in the digestive tract of abyssal holothurians. In : *Proceedings of International Echinoderms Conference*, Tampa Bay, J.M. Lawrence Ed, A.A. Balkema, Rotterdam : 421-428.
- SIBUET M., C. LAMBERT, R. CHESSELET et L. LAUBIER, 1989. Density of major size groups of benthic fauna and trophic input in deep basins of the Atlantic ocean. *Journal of Marine Research*, **47** : 851-867.
- SIBUET M., C. MONNIOT, D. DESBRUYERES, A. DINET, A. KHRIPOUNOFF, G. ROWE et M. SEGONZAC, 1984. Peuplements benthiques et caractéristiques trophiques du milieu dans la plaine abyssale de Demerara. *Oceanologica Acta*, **7 (3)**.
- SIBUET M., D. DESBRUYERES et A. MAUVIEL, 1980. Etude des photographies de fond réalisées sur les stations du programme "Biogas" dans le golfe de Gascogne. Rapport du contrat CEA TMC II/14265.
- SIBUET M. et J.M. LAURENCE, 1981. Organic content and biomass of abyssal holothurians (Echinodermata) from the Bay of Biscay. *Mar. Biol.*, **65** : 143-147.
- SLADEN W.P., 1883. The Asteroidea of H.M.S. "Challenger" Expedition (Preliminary Notices). 2. Astropectinidae. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology*, **17** : 214-269.
- SLADEN W.P., 1889. Asteroidea, *Report of the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. "Challenger" 1873-76*, **30** : 1-893.
- SLINTER C.P., 1901. *Siboga Exped.* : 44-48.
- SLOAN N., 1980. Aspects of the feeding biology of Asteroids. *Oceanogr. Mar. Biology Ann. Rev.*, **18** : 57-124.
- SLUITER C., 1901a. Neue holothurien aus der Tief-see des Indischen archipel gesammelt durch die Siboga Expedition. *Tijdschr. ned.dirck. Veveen (2)*, **7** : 1-28.
- SLUITER C., 1901b. Die holothurien der Siboga Expedition. *Siboga Exped.*, **44** : 1-142.
- SMITH A.B., 1980. The structure, function and evolution of tube feet and ambulacral pores in irregular Echinoids, *Palaeontology*, **23** : 39-83.
- SMITH C. R., 1992. Factors controlling bioturbation in deep-sea sediments and their relation to models of carbon diagenesis, in *in press in "Deep-Sea Food Chains: Relation to the Global Carbon Cycle*, edited by G.T. Rowe, pp. Kluwer, Dordrecht, the Netherlands.
- SMITH C. R. et S. C. HAMILTON, 1983. Epibenthic megafauna of a bathyal basin off southern California: patterns of abundance, biomass, and dispersion. *Deep-Sea Research*, **30** : 907-928.
- SMITH C. R., P. A. JUMARS et D. J. DEMASTER, 1986. In situ studies of megafaunal mounds indicate rapid turnover and community response at the deep-sea floor, *Nature*, **323** : 251-253.
- SMITH Jr. K. L., 1978. Benthic community respiration in the N.W. Atlantic Ocean: *In situ* measurements from 40 to 5200 m, *Mar. Biol.*, **47** : 337-347.
- SMITH Jr. K. L. et R. R. HESSLER, 1974. Respiration of benthopelagic fishes: *In situ* measurements at 1230 meters, *Science*, **184** : 72-73.
- SMITH K., P. WILLIAMS et E. DRUFFEL, 1989. Upward fluxes of particulate organic matter in the deep North Pacific. *Nature*, **337** : 724-726.

- SMITH K.L., R.J. BALDWIN et J.L. EDELMAN, 1989. Supply of and demand for organic matter by sediment communities on two central north Pacific seamounts. *Deep-Sea Research*, **36** : 1917-1932.
- SOKOLOVA M.N., 1957. The feeding of some carnivorous deep-sea benthic invertebrates of the far eastern seas and the northwest Pacific Ocean. *Trudy Inst. Okeanol.*, **20** : 279-301. (traduction publiée en 1959 dans *Marine Biology* par l'American Institute of Biological Sciences, Washington, B.Y. Nikitin Ed : 227-244).
- SOKOLOVA M.N., 1959. On the distribution of deep-water bottom animals in relation to their feeding habits and the character of sedimentation, *Deep Sea Research*, **6** : 1-4.
- SOKOLOVA M.N., 1968. Relationships between feeding groups of bathypelagic macrobenthos and the composition of bottom sediments. *Oceanology*, **8** (2) : 141-151.
- SOKOLOVA M.N., 1972. Trophic structure of deep-sea macrobenthos. *Marine Biology*, **16** : 1-12.
- SOKOLOVA M.N., 1986. Data on the feeding of deep-water bottom invertebrates, in *Feeding of Marine Invertebrates in Natural Habitat*, edited by Shirshov Institut of Oceanography, pp. 99-101, Academy of Sciences of the USSR.
- SPIESS F.N. et M. WEYDERT, 1987. Operational aspects, geology and physical effects of dredging, in *Environmental Effects of Deep-sea Dredging. Final report to the National Oceanic and Atmospheric Administration on contract NA 83-SAC-00659*, Reference 87-5, 1-23.
- SPIESS F.N. et P.F. LONSDALE, 1982. Deep Tow rise crest exploration techniques, *Marine Technology Society Journal*, **16** : 67-75.
- SPIESS F.N., R. HESSLER, G. WILSON et M. WEYDERT, 1987. Environmental effects of deep sea dredging, *NOAA Report*, **87-5** : 85p.
- STEELE J.M., 1974. The structure of marine ecosystems. Blackwell Sc. Publ., Oxford, 128 p.
- STOCK J.H., 1978a. Abyssal Pycnogonida from the North-eastern Atlantic Basin, Part I. *Cahiers de Biologie Marine*, **19** : 189-219.
- STOCK J.H., 1978b. Abyssal Pycnogonida from the North-eastern Atlantic Basin, Part II. *Cahiers de Biologie Marine*, **19** : 397-413.
- STOCK J.H., 1984. The deep-water Pycnogonida of the Safari cruises to the Indian Ocean. *Bulletin du Museum National d'Histoire naturelle de Paris*, **6** : 701-709.
- STOCKTON W.L. et T.E. DECALA, 1982. Food falls in the deep-sea: Occurrence, quality and significance. *Deep-Sea Research*, **29A** : 157-169.
- STULL J. K. et C. I. HAYDOCK, 1982. Effect of bioturbation by *Listriolobus pelodes* (Echiura) on coastal shelf sediment modified by a major California wastewater discharge, *EOS*, **63** : 105.
- TAGHON G. L., A. R. M. NOWELL et P. A. JUMARS, 1980. Induction of suspension feeding in spionid polychaetes by high particulate fluxes, *Science*, **210** : 562-564.
- TAYLOR J.D., N.J. MORRIS et C.N. TAYLOR, 1980. Food specialization and the evolution of predatory prosobranch gastropods. *Paleontology*, **23** : 375-409.
- TENDAL O., 1972. A monograph of the Xenophyphoria (Rhizopoda, Protozoa). *Galathea Report*, **12** : 3-103.
- THAYER C. W., 1979. Biological bulldozers and the evolution of marine benthic communities, *Science*, **203** : 458-460.
- THEEL H., 1879. Preliminary report on the Holothuridae of the exploring voyage of H.M.S. "Challenger", I. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, **5** (19) : 1-20.
- THEEL H., 1882. Report on the Holothurioidea dredged by H.M.S. "Challenger" during the years 1873-1876, I. *Report of the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. "Challenger" 1873-76*, **4** (13) : 1-176.
- THEEL H., 1886a. Report on the Holothurioidea dredged by H.M.S. "Challenger" during the years 1873-1876, II. *Report of the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. "Challenger" 1873-76*, **14** (39) : 1-290.
- THEEL H., 1886b. Report on the results of dredging by the United States Coast Survey Steamer "Blake". III. Report on the Holothurioidea. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University*, **13** (1) : 1-21.
- THIEL H., 1975. The size structure of the deep-sea benthos. *Int. Revue Ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, **60** (5) : 575-606.
- THIEL H., 1978. The faunal environment of manganese nodules and aspects of deep-sea time scale. in *Methods, Metals and Assessment*, W. E. Krumbein Eds., Ann Arbor Science, Michigan, 887-896.
- THIEL H., 1979. Structural aspects of the deep-sea benthos. *Ambio*, **6** : 25-31.
- THIEL H., 1979. Structure aspects of the deep-sea benthos in the deep-sea ecology and exploitation. *Rev. Ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, **60** : 575-606.
- THIEL H., 1981. Verschmutzung und vergiftung der meere. Zur notwendigkeit des meeresumweltschutzes. in *Die Plünderung der meere: Ein Gemeinsames erbe wird Zerstückelt*, V. W. Graf Eds., Taschenbuch Verlag, Frankfurt, 131-160.
- THIEL H., 1983. Meiobenthos and nanobenthos of the deep sea. in *The Sea*, G. T. Rowe Eds., 167-230.
- THISTLE D., 1981. Natural physical disturbance and communities of marine soft bottoms, *Marine Ecology Progress Series*, **6** : 223-228.
- THISTLE D., 1979. Harpacticoid copepods and biogenic structures: Implications for the deep-sea diversity maintenance, in *Ecological Processes in Coastal and Marine Systems*, edited by R.J. Livingstone, pp. 217-231, Plenum Press, New York.
- THISTLE D., 1982. Aspects of the natural history of the harpacticoid copepods of San Diego Trough, *Biological Oceanography*, **1** : 225-238.
- THISTLE D., 1983. The role of habitat heterogeneity in deep-sea diversity maintenance, *Deep-Sea Res.*, **30A** : 1235-1245.
- THISTLE D. et G.D.F. WILSON, 1987. A hydrodynamically modified, abyssal isopod fauna. *Deep-sea Research*, **34** : 73-87.

- THISTLE D.J., Y. YINGEST and K. FAUCHALD, 1985. A deep sea benthic community exposed to strong near bottom currents on the Scotian Rise (Western Atlantic). *Mar. Geol.*, **66** : 91-112.
- THOMSON B.E., 1980. A new bathyal Sipunculan from southern California with ecological notes. *Deep-sea Research*, **27A** : 951-957.
- THOMSON C.W., 1873. *The depths of the sea*. Octavo. MacMillan and Co., London, 527pp.
- THOMSON J., et T. R. S. WILSON, 1980. Burrow-like structures at depth in a Cape Basin red clay core, *Deep-Sea Res.*, **27A** : 197-202.
- THORNDIKE E. M., R. D. GERARD, L. G. SULLIVAN et A. Z. PAUL, 1982. Long-term, time-lapse photography of the deep ocean floor. in *The Ocean Floor*, R. A. S. a. M. Talwani Eds., John Wiley & Sons Ltd., 255-275.
- THORSON G., 1974. Bottom communities. *Geological Society of America Memoirs*, **67** : 461-534.
- THURSTON M.H., 1979. Scavenging abyssal amphipods from the North-east Atlantic Ocean. *Marine Biology*, **51** : 55-68.
- TIFFON Y., 1987. Ordre des Cerianthaires. *Traité de zoologie*, Tome III, Fasc. 3. Publié sous la direction de D. Doumenq : 212-256.
- TILOT V., 1988. Review of Environmental Impact studies on deep-sea polymetallic mining in the Eastern Central Pacific Ocean. Contrat CEE CDC/88/7730/IN/01.
- TILOT V., 1989a. "Meeting report on Environmental Impact studies in commercial nodule mining". Contrat CEE CDC/89/7730/IN/01.
- TILOT V., 1989b. "Report on the German DISCOL II Expedition". Contrat CEE CDC/89/7730/IN/01.
- TILOT V., 1990a. "Report on a mission to the zoologisches Institut der Christian Albrechts Universität zu Kiel".
- TILOT V., 1990b. "Report on the U.S. Quagmire II Cruise". Contrat CEE CDC/89/7730/IN/01.
- TILOT V., 1990c. "The review of megafauna in the Nixonaut cruise". Film présenté à une réunion de "United Nations Law of the Sea Treaty", Août 1990.
- TILOT V., 1991a. "Qui construit les pyramides abyssales ?", 3ème Congrès Français de Sédimentologie, Brest, 17-22 Novembre 1991.
- TILOT V., 1991b. "Who builds the deep-sea pyramids ?", 6th Deep-Sea Biology Symposium, Copenhagen, (30/06/91 - 05/07/91).
- TILOT V., 1992a. "A particular and ecologically important type of biological activity in a deep sea nodule province of the Tropical East Pacific", *Deep-Sea Biology* (submitted).
- TILOT V., 1992b. "Deep-sea exploratory means for analyzing epibenthic megafaunal assemblages in a nodule area of the tropical Northeast Pacific Ocean." Symposium on Ocean Technology 27-29 Août 1992. National Institute of Oceanography, Dona Paula, GOA, Inde.
- TILOT V., 1992c. Preliminary report on the description of megafaunal assemblages and manganese nodule coverage along transects taken during the benthic impact experiment cruise June 24-July 14, 1991. NOAA contract through The Research Corporation of the University of Hawaii.
- TILOT V., R. LE SUAVE et M. SIBUET, 1988. Biological and environmental relationship in a manganese nodule province between Clarion and Clipperton fracture zones: Preliminary study to any benthic assessment in deep seabed mining. *5th Deep Sea Biology Symposium*, Brest : p. 86
- TIXIER-DURIVAUULT A., 1964. Stolonifera et Alcyonacea. *Galathea Report*, **7** : 43-58.
- TOURPAIEVA E.P., 1956. Espèces de Pantopodes Heteronymphon de la partie Nord-Ouest de l'Océan Pacifique. *Bulletin MOIN*, Tome 61 : 67-72.
- TOURPAIEVA E.P., 1971a. Pycnogonida d'eaux profondes (pantopoda) récoltés dans la fosse des Kouriles-Kamtchatka. *Tr. IN-TA Océanologie AN URSS*. T. **92** : 274-291.
- TOURPAIEVA E.P., 1974. Pycnogonida de la mer d'Ecosse et des eaux environnantes. Tome 98 : 277-305.
- TRACEY J. I., G. H. SUTTON, W. D. NESTEROFF, J. GALEHOUSE, C. C. VONDERBORCH, T. MOORE, J. LIPPS, U. Z. BILAL UL HAQ et J. P. BECKMANN, 1971. Leg 8 summary. in *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, Eds., U.S. Government Printing Office, Washington D.C., 17-42.
- TURNER R. D., 1973. Wood-boring bivalves, opportunistic species in the deep sea, *Science*, **180** : 1337-1379.
- TYLER P.A., 1980. Deep-sea Ophiuroids. *Oceanog. Mar. Biology Ann. Rev.*, **18** : 125-153.
- TYLER P. A., 1988. Seasonality in the deep sea, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **26** : 227-258.
- TYLER P.A. et D.S.M. BILLET, 1987. The reproductive ecology of Elaspodid Holothurians from the NE Atlantic. *Biological Oceanography*, **5** : 273-296.
- UNDERWOOD J. R. et W. LAMBERT, 1974. Centroclinal cross strata, a distinctive sedimentary structure, *J. Sedim. Petrol.*, **44** : 1111-1113.
- USUI A., 1979. Minerals, metal contents and mechanism of formation of manganese nodules from the central Pacific basin (GH76-1 and GH77-1 areas). in *Marine Geology and Oceanography of the Pacific Manganese Nodule Province*, J.L. Bishoff and D.Z. Piper Eds., Plenum Press, New York, 651-689.
- VADAN C. et A. GUILLE, 1984. Les Ophiuridae (Ophiuroidea, Echinodermata) de la campagne MD 32 du Marion Dufresne autour de l'île de la Réunion, *Bulletin du Museum d'Histoire Naturelle de Paris*, 4ème Série, **6 (3)** : 583-615.
- VALENTINE J. W., 1973. *Evolutionary Paleocology of the Marine Biosphere*. Prentice-Hall, New Jersey.
- VAN ANDEL T. J. et G. R. HEATH, 1973. Geological results of Leg 16: The central equatorial Pacific west of the East Pacific Rise. in *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, Eds., U.S. Government Printing Office, Washington D.C., 937-949.
- VAN-PRAET M., 1985. Nutrition of sea anemones. *Adv. Mar. Biol.*, **22** : 65-99.

- VAN PRAET M., 1990. Food Intake and Digestion in Sea Anemones. Mellinger J. (ed.). Animal Nutrition and Transport Processes. 1. Nutrition in wild and Domestic. *Annals comp. Physiol. Basel Karger*, **5** : 24-35.
- VERVOORT W., 1966. Bathyal and abyssal hydroids. *Galathea Report*, **8** : 98-174.
- VINOGRADOV A.P., 1953. The elementary chemical composition of marine organisms. *Memoir Sears Foundation for Marine Research*, **2**, 647p.
- VINOGRADOVA M.E. et V.B. TSEITLIN, 1983. Deep-Sea pelagic domain (aspects of bioenergetics). in *Deep-Sea Biology, The Sea, Vol. 8*, G.T. Rowe Ed., 123-165.
- VINOGRADOVA N.G., 1962. Vertical zonation in the distribution of the deep-sea benthic fauna in the ocean. *Deep-Sea Research*, **8** : 245-250.
- VON MARENZELLER, 1893. Contribution à l'étude des Holothuries de l'Atlantique Nord. *Result. Comp. Scient. Prince Albert I*, **6** : 1-22.
- VON STACKELBERG U., 1979. Sedimentation, hiatuses and development of manganese nodules: Valdivia site Va 13/2, northern central Pacific. in *Marine Geology and Oceanography of the Pacific Manganese Nodule Province*, J.L. Bishoff and D.Z. Piper Eds., Plenum Press, New York, 559-586.
- VON STACKELBERG U., 1982. Influence of hiatuses and volcanic ash rains on the origin of manganese nodules of the equatorial north Pacific. *Marine Mining*, **3** : 3-4.
- VON STACKELBERG U., 1984. Significance of benthic organisms for the growth and movement of manganese nodules, equatorial north Pacific. *Geo-Marine Letters*, **4** : 37-42.
- VON STACKELBERG U. et H. BEIERSDORF, 1991. The formation of manganese nodules between the Clarion and Clipperton fracture zones southeast of Hawaii. *Marine Geology*, **98** : 411-423.
- VON STACKELBERG U. et V. MARCHIG, 1987. Manganese nodule from the equatorial north Pacific ocean. *Geologisches Jahrbuch*, **D87** : 123-227.
- VOSS G., 1988. The biogeography of the deep-sea octopoda. *Malacologia*, **29** (1) : 295-307.
- VOSS G.L., 1967. The biology and bathymetric distribution of deep-sea. Cephalopods. *Stud. trop. Oceanogr. Inst. mar. Sci. Miami*, **5** : 511-535.
- VOSS G.L., 1969. Division of biology. D. und L. Rosenstiel school of marine and atmospheric science : Annu. Rep., 1968-1969. Miami : 11-14.
- VOSS G. et W. PEARCY, 1990. Deep-water octopods (Mollusca : Cephalopoda) of the Northeastern Pacific. *Proceedings of the Californian Academy of Sciences*, **47** (3) : 47-94.
- VOSS N., 1985. Systematics, Biology and Biogeography of the cranchiid cephalopod genus *Teuthowenia* Coeopsida. *Bull. of Marine Science*, **36** (1) : 1-85.
- WANGERSKY P.J. et C.P. WANGERSKY, 1981. The manna effect: The structure of benthic populations. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* **66** : 777-786.
- WAREN A. et M. SIBUET, 1981. *Ophiculima* (Mollusca Prosobranchia) a new genus of Ophiuroid parasites. *Sarsia*, **66** : 103-107.
- WAREN A. et R.S. CARNEY, 1981. *Ophiolamia armigeri* gen. et sp. n. (Mollusca, Prosobranchia) parasitic on the abyssal ophiuroid *Ophiomusium armigerum*. *Sarsia*, **66** : 183-193.
- WARNER G., 1982. Food and feeding mechanisms : Ophiuroidea. In : *Echinoderm nutrition*. M.Jangoux et J.M. Lawrence Eds, A.A. Balkema Publishers, Rotterdam : 161-181.
- WENDT J., 1974. Encrusting organisms in deep-sea manganese nodules. *Spec. Publ. Inst. Ass. Sed.*, **1** : 437-447.
- WICKINS J.F., 1983. Catches of large lysianassid amphipods in baited traps at the nuclear energy authority dump site during June 1979. *Deep-Sea Research*, **30** : 83-86.
- WIGLEY R. L. et R. B. THEROUX, 1981. Macrobenthic invertebrate fauna of the middle Atlantic bight region: Part II. Faunal composition and quantitative distribution. *U.S. Geological Survey Professional Paper*, **529-N** : 198 p.
- WILSON G.D.F., 1983. Systematics of a specimen 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 of the University of California, San Diego*, **25** : 1-64.
- WILSON G. D. F., 1990. RUM 3... R/V New horizon cruise Quagmire II : 23 April - 17 May 1990. NOAA. Post cruise report.
- WILSON G.D.F. et R.R. HESSLER, 1987. The effects of manganese nodule test mining on the benthic fauna in the North Equatorial Pacific. in *Environmental Effects of Deep-sea Dredging*. Final report to the National Oceanic and Atmospheric Administration on contract NA 83-SAC-00659, Reference 87-5, 24-86.
- WILSON Jr R. R., K. L. SMITH Jr et R. H. ROSENBLATT, 1985. Megafauna associated with bathyal seamounts in the central north Pacific basin. *Deep-Sea Research*, **32** : 1243-1254.
- WOLFF T., 1960. The hadal community : An introduction. *Deep-Sea Research*, **6** (2) : 95-724.
- WOLFF T., 1962. The systematics and biology of bathyal and abyssal Isopoda Asellota, *Galathea Report*, **6** : 7-70.
- WOLFF T., 1970. The concept of the hadal or ultra-abyssal fauna, *Deep-Sea Res.*, **17** : 983-1003.
- WOLFF T., 1976. Utilization of seagrass in the deep-sea. *Aquat. Bot.*, **2** : 161-174.
- WOLFF T., 1977. Diversity and faunal composition of the deep-sea benthos. *Nature*, **267** : 780-785.
- WOLFF T., 1979. Macrofaunal utilization of plant remains in the deep-sea. *Sarsia*, **64** (1/2) : 117-136.
- YOUNG D.K., W.H. JOHN, M.D. RICHARDSON et A.W. LOHANICK, 1985. Photographs of deep-sea Lebenspuren: A comparison of sedimentary provinces in the Venezuela Basin, Caribbean Sea. *Mar. Geol.*, **68** : 269-301.
- ZENKEVITCH H., 1966. The systematics and distribution of abyssal and hadal (ultra-abyssal) Echiuroidea. *Galathea report*, **8** : 175-184.

- ZENKEVITCH H., 1970. Photographic atlas of the Pacific ocean seabed. *Trudy Instituta Okeanologii*, P.P. Shirshova, 265-266.
- ZENKEVITCH H. et J.A. BIRSTEIN, 1956. Studies of the deep-water and related problems. *Deep-Sea Research*, 4 : 54-64.
- ZENKEVITCH L.A., 1963. *Biology of the seas of the USSR*. George Allen & Unwin, London, pp 955.
- ZENKEVITCH L.A., 1964. Nouveaux représentants Echiuroidea d'eaux profondes de l'Océan Indien. Tome 1 : 178-182.
- ZENKEVITCH L. A., 1957. New genus and two new species of deep-sea Echiuroidea from the far eastern seas and northwestern part of the Pacific Ocean, *Trudy Instituta Okeanologii, Moskva*, 23 : 291-295.
- ZEZINA O., 1975. On some deep-sea brachiopods from the Gay Head-Bermuda transect. *Deep-Sea Research*, 22 : 903-912.

ANNEXES

ANNEXE 1

Liste des spécialistes consultés

Phylum PROTOZOA	Cl. Xenophyophorea	A. Gooday O. Kamenskaya L. Levin C. Maybury O. Tendal	(R.U.) (U.R.S.S.) (R.U.) (R.U.) (Danemark)	
Phylum PORIFERA	Cl. Demospongiae	N. Boury-Esnault	(Fr., Endoume)	
	Cl. Hexactinellida	W. Hartman V. Koltun C. Levi D. Pawson O. Tendal J. Vacelet	(E.U.) (U.R.S.S.) (Fr., Museum) (E.U.) (Danemark) (Fr., Endoume)	
Phylum CNIDARIA	Cl. Hydrozoa	J. Bouillon J. Goy M. Van Praët W. Vervoort	(Belgique) (Fr., Museum) (Fr., Museum) (Pays-Bas)	
		O. Siphonophora	C. Carré F. Pagès P. Pugh	(Fr., Villefranche s/mer) (Espagne) (R.U.)
		Cl. Scyphozoa	J. Bouillon	(Belgique)
		Cl. Anthozoa	F.M. Bayer	(E.U.)
	subcl. Alcyonaria	M. Grasshoff	(R.F.A.)	
	O. Gorgonacea	M.J. d'Hondt	(Fr., Museum)	
	O. Pennatulacea	M. Opresko H. Zibrowius	(E.U.) (Fr., Endoume)	
	subcl. Zoantharia	D. Doumenc	(Fr., Museum)	
	O. Actinaria	D. Fautin K. Riemann-Zürneck M. Sokolova O. Zezina H. Zibrowius	(E.U.) (R.F.A.) (U.R.S.S.) (U.R.S.S.) (Fr., Endoume)	
	O. Scleractinia	H. Zibrowius	(Fr., Endoume)	
	O. Antipatharia	M. Grasshoff M.J. d'Hondt M. Opresko H. Zibrowius	(R.F.A.) (Fr., Museum) (E.U.) (Fr., Endoume)	
	O. Ceriantharia	D. Doumenc D. Fautin K. Riemann-Zürneck H. Zibrowius	(Fr., Museum) (E.U.) (R.F.A.) (Fr., Endoume)	
	Phylum CTENOPHORA		C. Carré	(Fr., Villefranche s/mer)
Phylum ANNELIDA	Cl. Polychaeta	C. Bussau D. Desbruyères L. Laubier	(R.F.A.) (Fr., IFREMER) (Fr., IFREMER)	

		T. Miura	(Japon)
		F. Pleijel	(Suède)
		E. Southward	(R.U.)
Phylum ECHIURA		S. Edmonds	(Australie)
		S. Ohta	(Japon)
		C. Smith	(E.U.)
Phylum SIPUNCULA		C. Bussau	(R.F.A.)
		E. Cutler and N. Cutler	(E.U.)
		P. Gibbs	(R.U.)
		M. Rice	(E.U.)
Phylum MOLLUSCA	Cl. Bivalvia	P. Bouchet	(Fr., Museum)
		M. Rex	(E.U.)
		A. Waren	(Suède)
	Cl. Gastropoda	P. Bouchet	(Fr., Museum)
		M. Rex	(E.U.)
		A. Waren	(Suède)
	O. Nudibranchia	C. Poizat	(Fr., Marseille)
		R. Turner	(E.U.)
	Cl. Cephalopoda	G. Aldred	(R.U.)
		S. von Boletzky	(Fr. Banyuls)
		M. Clarke	(R.U.)
		T. Kubodera	(Japon)
		M. Nixon	(U.K.)
		T. Okutani	(Japon)
		C. Roper	(E.U.)
		N. Voss	(E.U.)
		R. Young	(E.U.)
Phylum ARTHROPODA			
Subph. CHELICERATA	Cl. Pycnogonida	C. Allan Child	(E.U.)
		M. de Saint Laurent	(Fr. Museum)
		J. Stock	(Pays-Bas)
		M. Türkay	(R.F.A.)
Subph. CRUSTACEA	Super O. Peracarida	J. Svavarsson	(Islande)
		M. Türkay	(R.F.A.)
	O. Mysidacea	J.P. Lagardère	(Fr. Endoume)
	O. Cumacea	M. Ledoyer	(Fr. Endoume)
	O. Tanaidacea	C. Allan Child	(E.U.)
		A.B. Williams	(E.U.)
	O. Isopoda	C. Allan Child	(E.U.)
		R. Hessler	(E.U.)
		J. Stromberg	(Suède)
		J. Svavarsson	(Islande)
		D. Thistle	(E.U.)
		A.B. Williams	(E.U.)
		G. Wilson	(Australie)
	O. Amphipoda	Ph. Laval	(Fr., Villefranche s/mer)
	subo. Hyperiidea		
	O. Decapoda	C. Allan Child	(E.U.)
	Natantia	A. Crosnier	(Fr. Museum)
		J.P. Lagardère	(Fr. Endoume)
		M. Türkay	(R.F.A.)
		A.B. Williams	(E.U.)
	Reptantia	C. Allan Child	(E.U.)
		A. Crosnier	(Fr. Museum)

		I. Gordon J.P. Lagardère M. de Saint Laurent J. Stock M. Türkay A.B. Williams	(R.U.) (Fr. Endoume) (Fr. Museum) (Pays-Bas) (R.F.A.) (E.U.)
Phylum ECHINODERMATA			
Subph. CRINOZOA	Cl. Crinoidea	A. Clark J. Durham D. Pawson M. Roux	(R.U.) (E.U.) (E.U.) (Fr., Reims)
Subph. ASTEROZOA	Cl. Stelleroidea subcl. Asteroidea	D. Blake A. Clark L. Maluf D. Pawson M. Sibuet	(E.U.) (R.U.) (E.U.) (E.U.) (Fr., IFREMER)
	subcl. Ophiuroidea O. Ophiurida	A. Clark G. Hendler L. Maluf D. Pawson M. Sibuet	(R.U.) (E.U.) (E.U.) (E.U.) (Fr., IFREMER)
Subph. ECHINOZOA	Cl. Echinoidea	A. Gebruk G. Hendler D. Pawson M. Roux M. Sibuet	(U.R.S.S.) (E.U.) (E.U.) (Fr., Reims) (Fr., IFREMER)
	Cl. Holothuroidea	D. Billett R.S. Carney A. Gebruk M. Jangoux L. Maluf C. Massin D. Pawson M. Sibuet	(R.U.) (E.U.) (U.R.S.S.) (Belgique) (E.U.) (Belgique) (E.U.) (Fr., IFREMER)
Phylum HEMICHORDATA	Cl. Enteropneusta	M. Romero-Wetzel E. Southward	(R.F.A.) (R.U.)
Phylum CHORDATA			
Subph. TUNICATA	Cl. Ascidiacea	L. Cole C. Monniot F. Monniot	(E.U.) (Fr. Museum) (Fr. Museum)
	Cl. Thaliacea	J.C. Braconnot	(Fr. Villefranche s/mer)
Subph. VERTEBRATA	Cl. Osteichthyes	E. Anderson P. Castle D. Cohen P. Geistdoerfer T. Iwamoto N. Merrett J. Nielsen B. Seret	(Afrique du Sud) (Nouvelle Zélande) (E.U.) (Fr. Museum) (E.U.) (U.K.) (Danemark) (Fr. Museum)
	Cl. Mammalia	G. Demuizan E. Hussenot D. Robineau	(Pérou) (Fr. Brest) (Fr. Museum)

ANNEXE 2

**Liste des codes utilisés en fonction du niveau d'identification,
selon la classification de Parker (1982)**

- XEN : Xenophyophores, Cl. Xenophyophores, Super Cl. Rhizopodes, Embr. des Protozoaires;
 SPO : Spongiaires, Embr. des Porifères;
 HYD : Hydriaires, O. Hydroïdes, Cl. Hydrozoaires, Embr. des Cnidaires;
 MED : Méduses, O. Coronates et O. Semaestonies, Cl. Scyphozoaires, Embr. des Cnidaires;
 SIF : Siphonophores, O. Siphonophores, Cl. Hydrozoaires, Embr. des Cnidaires;
 OCT : Octocoralliaires, O. Gorgonnaires et O. Pennatulaires, Cl. Anthozoaires, Embr. des Cnidaires;
 CER : Cerianthaires, O. Cerianthaires, Cl. Anthozoaires, Embr. des Cnidaires;
 CTEN: Ctenophores, Embr. des Ctenophores;
 ANT : Antipathaires, O. Antipathaires, Cl. Anthozoaires, Embr. des Cnidaires;
 ACT : Actiniaires, O. Actiniaires, Cl. Anthozoaires, Embr. des Cnidaires;
 CEP : Cephalopodes, Cl. Cephalopodes, Embr. des Mollusques;
 NUD : Nudibranches, O. Nudibranches, Cl. Gastropodes, Embr. des Mollusques;
 MOL : Mollusques, Embr. des Mollusques;
 POL : Polychètes, Cl. Polychètes, Embr. des Annelides;
 SIP : Sipunculien, Embr. des Sipunculien;
 ECH : Echiuriens, Embr. des Echiuriens;
 PYC : Pycnogonides, Cl. Pycnogonides, Embr. des Arthropodes;
 PER : Peracarides, Super O. Peracarides, Cl. Crustacés, Embr. des Arthropodes;
 ISO : Isopodes, O. Isopodes, Super O. Peracarides, Cl. Crustacés, Embr. des Arthropodes;
 DEC : Decapodes, O. Decapodes, Super O. Peracarides, Cl. Crustacés, Embr. des Arthropodes;
 GAL : Galathée, F. Galatheïdes, infra O. Anomoures, O. Decapodes, Super O. Peracarides,
 Cl. Crustacés, Embr. des Arthropodes;
 CRI : Crinoïdes, Cl. Crinoïdes, Embr. des Echinodermes;
 AST : Asterides, sous-Cl. Somasteroïdes, Cl. Asterides, Embr. des Echinodermes;
 OPH: Ophiurides, sous-Cl. Ophiuroïdes, Cl. Astérides, Embr. des Echinodermes;
 OUR : Oursins, Cl. Echinoides, Embr. des Echinodermes;
 HOL : Holothuries, Cl. Holothurides, Embr. des Echinodermes;
 ENT: Enteropneustes, Cl. Enteropneustes, Embr. des Hemichordés;
 ASC : Ascidies, Cl. Ascidiacés, sous Embr. Tuniciers, Embr. des Chordés;
 SAL : Salpe, O. Salpidés, Cl. Thaliacés, sous Embr. Tuniciers, Embr. des Chordés;
 POI : Poissons, Cl. Osteichthyens, sous Embr. Vertébrés, Embr. des Chordés.

ANNEXE 3

Un exemple d'activité biologique à l'interface eau-sédiment :

article soumis à la revue de Deep sea Research

**BIOLOGICAL ACTIVITY IN A DEEP SEA NODULE ECOSYSTEM OF THE
TROPICAL NORTH EAST PACIFIC**

V. TILOT

IFREMER, Centre de Brest, DRO/EP, BP 70, 29280 Plouzané, France

Abstract

The analysis of a collection of more than 156.000 seafloor photographs along 1665 km of abyssal hills informs us on biological activity in a manganese nodule area between 127°W-135°W and 12°N-15°N in the Tropical North East Pacific. Among diverse and numerous ichnofacies, a quite conspicuous structure is discovered : a big generally elongated gashed mound in average of 210 cm long, 65 cm large and 40 cm high associated to a round, often collared, burrow of 5 cm in diameter. The burrower is identified by the shape of its proboscis, which is seen stretched over more than 8 meters, as belonging to the Bonelliidae family, *Jacobia birsteini*. After a quantitative study we discover that this echiuran prefers recent (Plio-Quaternary) sediments densely (50%) covered by small nodules (2-3cm). The abundance of mounds is not correlated to the total abundance of the megafauna but to the abundance of deposit feeders. These bonellids appear to be good economical and biological indicators of current direction, lithostratigraphic sediment features, nodule coverage and size. Their feeding adaptative strategy and their action on habitat as well as on epibenthic faunal assemblages is discussed. They also seem to be quite well adapted to sediment burial and would be essential in reworking the seafloor after major disturbance such as nodule mining.

Introduction

The study of the biological activity produced by megafauna on the deep seafloor informs us on the structure of deep sea communities and their action on the environment. We have conducted our study in an oligotrophic area of the tropical North East Pacific, between the Clarion and the Clipperton fracture zones (CCFZ) located at 127°W-135°W and 12°N-15°N (figure 1).

The seafloor landscape is modelled by abyssal hills covered by extensive polymetallic nodule deposits of considerable interest to future deep sea mining. By the understanding of the structure and the functioning of the nodule ecosystem, one can assess the impact of future ocean mining. Since 1975, IFREMER has explored its mining concession by means of Seabeam, Side Scan Sonar, boxcores and cameras. Deep sea photography provides an effective method covering much larger areas than does the sampling and therefore able to explore the eventual patchiness of the fauna and its activity as well as interactions with other components of epibenthic assemblages and with its environment. A collection of more than 156,000 seafloor images has been taken along 1665 km by the free unmanned vehicle "Epaulard" and the towed fish "Raie". Lately IFREMER's manned submersible "Nautil" filmed for about 55 hours the seafloor during the Nixonaut cruise (1988). Most animals in this part of the ocean have never been sampled nor even observed, therefore photographic material is very precious by enabling

to identify taxons and observe their behaviour *in situ*. These documents help completing the few identifications of sampled animals which could hardly be recognized after preservation.

The analysis of the sea bottom by such an extensive collection of photographs helped us to discover a conspicuous feature of biological activity. In this study we tried to identify the maker of this ichnofacies, its ethology and the occurrence of this adaptative strategy to specific nodule habitats and megafaunal assemblages. The implications of its action on the sediment-water interface is then debated.

Materials and Methods

The environmental conditions of the bottom are conditioned by a low water temperature of 1.06°C, generally low bottom currents of 3 to 5 cm/sec with maxima of 10 cm/sec (Hayes, 1988; Hollister et al., 1984) and a sedimentation rate for siliceous ooze of 3 to 8 cm/1000 yrs.

Description of the ichnofacies and its maker

This particular ichnofacies is a big mound of around 210 cm long, 65 cm large and 40 cm high. Tension gashes appear at the surface and delineate a long groove (figure 2A). The mound has one extremity flattened and pointed towards a circular burrow of 5 cm in diameter.

At first we detected on some photographs a sort of long string (2.6 meters long on figure 2A) coming out of the burrow. It has been identified by Ohta (pers. comm.) as the proboscis, morphologically analogous to the cephalic lobe, of an echiuran worm, *Jacobia birsteini*, belonging to the Bonellid family (figure 2B). The extremity of the proboscis has an anchor shape, 15 cm large in average, which is the typical bilobate shape of these members of the Bonellid family (Zenkevitch, 1966). Although the specimen sampled at 6150 m near the Kouriles-Kamchatka trench was only 50-70 mm long for the body and 55-70 mm for the proboscis, according to this author the length of the body can attain 100 mm and the proboscis 80 mm. However it is known that the proboscis can distend to about 5 to 10 times its length (Ohta, 1984) and that, conversely to other echiurans, the Bonellid family is incapable of autotomy of its proboscis (Dawydoff, 1959).

These cephalic lobes belong to female echiurans since the males are only a few millimeters long blocked in a larval stage, illustrating therefore a perfect example of neoteny. These males live on the female coelomic cavity or in her uterine apparatus. This pronounced sexual dimorphism is an adaptative strategy to life at great depths, with reduced opportunities of interspecific encounters, similar to the one observed by the angler-fishes of the order of Lophiiformes. Females produce numerous eggs which are mostly fertilized intra-uterinally. After dispersal at a trochophore stage, settlement occurs next and young females generally burrow in vicinity of their mother. This would explain maybe the occurrence of several patches

of active juxtaposed mounds, each one attended with an independent orifice. Most probably the body is in the mound and moulds its shape. Our size estimates for these echiurans are : a body of around 2 m and a proboscis that could extend up to more than 10 meters. The longest we have observed was 8.20 meters long.

One would want to know at what speed these mounds would form. According to Smith et al. (1986), after *in situ* experimenting on U-shaped echiuran mounds at a depth of 1240 m in the Santa Catalina Basin, the rate of faecal deposition is of 1 to 2 cm/month. This rate is about 1000 times higher than the long term sedimentation rate in the same area. We could build a rough comparison on basis of these results in spite of the differences in burrowing strategies, environments and depths.

Although it is generally admitted that big-sized burrows tend to be shallow in the deep (Okada et al., 1980), some burrows of diameters ranging from 1 mm to 3 cm can penetrate into 45 cm of sediments (Berger et al., 1979) and up to at least 1.5 m for a diameter of only 0.5 mm (Nickerson, 1978; Thomson and Wilson, 1980). Some echiurans have been found in straight vertical burrows lined with green slime at a depth of about 6 cm, however generally most burrows of several centimeters in diameter, as illustrated in our case, are found in the transition layer (10-13 cm to 20-35 cm) and they are nearly always horizontal (Berger et al., 1979). Smith (pers. comm.) has sampled these mounds and found nodules inside, which argues in favour of the fact that the burrow would be lying under the nodules, in the transition layer. The fact that nodules are buried under the mound is quite important when considering the theory that bioturbation is supposed to be the main factor keeping the nodules at the surface (Saguez, 1985) of comparatively much younger sediments (Hoffert et al., 1992). The tension gashes along the central groove are made by the swollen body pushing the covering sediment when ingesting and probably excreting (since we do not see another opening by which generally echiurans excrete faecal pellets forming a coned mound). This hypothesis of backfilling its burrow with faecal material, resulting from active skimming of the surface, is also advanced by Elder (1975) and Smith (in press). The tension gashes on the mound occur even when the proboscis is extended, therefore the observation of de Vaugelas (1989) cannot apply here because these gashes do not only appear when the echiuran is fully retracted. We assume that *Jacobia birsteini* makes L-shaped burrows in our study area, the shorter branch being connected to the burrow opening. We admit with de Vaugelas (1989) and Ohta (1984) that because of their generally low respiratory rates in the deep sea (Smith and Hessler, 1974; Smith, 1978) these echiurans can dispense with well-defined U-shaped burrows except for some cases as *Prometheor benthophila* (Ohta, 1984). The mounds we encountered in our study area did not have all the same elongated shape, some were crescent-shaped (figure 2C) encircling the burrow, others were circular (figure 3A) which could suggest that the echiuran's body would eventually curl up under the mound.

This particular big elongated mound associated to a burrow has not been reported as a typical ichnofacies or lebensspur by Heezen and Hollister (1971), Hollister et al. (1975) and Thiel (1975). In the classification made by Ewing and Davis (1967) it could be close to II A2 as being an accessory structure beside a central hole, although a central pit is observed in the middle of their mound. Datta Gupta (1981) reports this form of bioturbation in the Bay of Biscay as created by echiurans making U-shaped burrows with mounds 10 cm high. The opening on the flat has generally radiating or spoke-like impressions. Smith et al. (1986) studied similar mounds associated to shallow pits created by an echiuran probably *Prometheor benthophila* in the Santa Catalina Basin at 1240 m depth. The collarless burrows could resemble Kitchell and Clark (1979) biofascies VI which occur for 58% of Arctic abyssal plains but are not accompanied by burrows. This ichnofacies has also been reported in the Antarctic (Kitchell et al., 1978). It could also be comparable to a quite similar gashed round mound-rosette burrow association made by de Vaugelas (1989) in the NE Atlantic at a depth of 1676 m. The presumed maker, an echiuroid worm would be assumed to make also a L-shaped burrow as for *Jacobia birsteni* in our case. Mauviel (1982), Mauviel and Sibuet (1985) have recorded the same observation without explaining it. Ohta (1984) explained the gashed mound as being created by an echiuran in search of a new feeding area. Most noteworthy also is the fact that we have never observed any radiating spokes around the burrow as it is the case for other bonellids (Hollister et al., 1975; Berger et al., 1979; Ohta, 1984; de Vaugelas, 1989). These radiating spokes may be concealed by the nodule cover, however we did not see any of these traces on uncovered sediments either.

Feeding behaviour

Although species are expected to adapt to the deep by modifying their physiology and behaviour, we shall consider the knowledge we can collect from intertidal echiurans. On basis of shallow-water echiuran feeding behaviour (Gilsen, 1940; MacGinitie and MacGinitie, 1968; Risk, 1973) and personal observations, a female echiuran feeds by slowly extending, by peristaltic wave production (Zenkevitch, 1966), her proboscis with the ventral side up, probing the sediment water interface in order to skimm the nodule coverage and sediment. Thus it picks up detritus, empty diatom shells, mineral granules, agglutating Foraminifera, Komokiacea, Xenophyophorea, (Sokolova, 1986). These detriti are then rolled over the upper side of the proboscis with fine sediments adhering by the secretion of mucus from the ventral wall. The detritic film mixed with mucus is carried in strings along the ventral furrow to the mouth in order to be swallowed. The proboscis is then quickly and completely withdrawn into the burrow. Figure 3B shows us the proboscis at this stage of retraction. It then will not be seen during digestion or rest. Therefore I totally agree with Ohta's comments (1984) and do not support Zenkevitch's theory (1957) on *Jacobia birsteini's* feeding behaviour. I could not tell if the studied echiuran was obeying to thigmotaxis since former traces are indetectable by

photography on a nodule cover or on adjoining sediments. However I observed several times a sharp change in the direction taken by a proboscis, which could as well be a phototactic reaction to older traces but also to any other obstacle.

On some photographs of our area we observed that the burrow is circled by a thick collar (5 cm) made up of sediment mixed with mucus which according to Gilson (1940) results from the cleaning process of the proboscis which in *Jacobia birsteini* may be enhanced by the fact that, according to Datta Gupta's descriptions (1981), the mouth is surrounded, at the sides and the back, by lip like structures (figure 3C).

Quantitative study

Different nodule habitats (called Facies) have been determined by Hein and Voisset (1978). We have explored in a quantitative study the habitat effect on the occurrence of our bonellid mounds. Therefore we chose areas of varying nodule coverage, size and of different lithostratigraphic sediment features (determined by Du Castel, 1985): nodule Facies C composed of soft recent sediments (siliceous pelagic clays from the Plio-Quaternary) covered (30%) by large (10 cm in diameter), uneven scattered nodules, Facies B composed of soft recent sediments covered (40%) by nodules of 5 cm in diameter, Facies BP composed of soft recent sediments and covered densely (50%) by nodules of 2-3 cm in diameter, Facies O (with rarely to no nodules) in recent soft sediments and finally Facies O in old (Oligocene to middle Miocene) compact sediments (outcropping carbonate ooze, which inhibits the growth of nodules (Hoffert et al., 1978), pleated by a thin layer of siliceous pelagic clay).

These different Facies are present in an especially well studied area of around 400 km² called Nixo 45 which is located in the french mining concession (W130°-W130°10'; N14°08'-N13°56'). We analyzed 10,000 m² of each Facies by means of photographs taken by the free unmanned vehicle "Epaulard". We selected long transects that were the most representative of each Facies (by map gridding it) at an altitude of around 4.5 m enabling us to detect megafauna and tracks bigger than 3 cm. Photographs were taken every 5 seconds in order to cover contiguous areas. All visible megafauna and bioturbation was then recorded as well as all ethological observation on and above the seafloor such as rheotaxis, thigmotaxis, swimming behaviour (for example the very interesting adaptative swimming behaviour of holothurians), feeding behaviour (for example the predatory behaviour of some Cnidarians), colour patterns (which with behavioural postures translate underlying motivational systems remarkably well illustrated in Cephalopoda)...

Results

The nodule Facies effect

Table 1 enumerates and describes the mounds within each Facies. The results show that we encounter more mounds (65) in Facies BP composed of small nodules covering 50% of the seafloor and nearly no mounds (1) in Facies O. It is interesting to observe that the number of mounds increases with the nodule coverage (1 to 65 for a coverage 0 to 50%). Our bonellids appear to prefer a cover of small sized (2-3 cm) nodules to big nodules (>10 cm) and their number increases as the size of the nodules decreases. Therefore it appears that nodule coverage and size determine the number of our bonellids.

The quantitative description does not delineate independent categories. For example, in Facies BP we can observe a gashed mound in the same direction as the current with no proboscis drawn out of the burrow.

We were interested to collect information on the eventual rheotaxism of these mound builders since we observe this behaviour with some cnidarians such as *Branchiocerianthus imperator*, *Umbellula* or some echinoderms (such as crinoids and holothurians such as *Psychoprotos longicauda*). The results show that the animals are mostly rheotaxic in Facies B and C and not where they are the most abundant in Facies BP.

The proboscis was generally observed perpendicularly to the mound and therefore to the current. No generalization can be made because of the small number of proboscis seen (a total of 5). This small number may be due to the artefact of the "Epaulard" approaching with lights and noise thus frightening the echiurans. This has been also suggested by de Vaugelas (1989) in order to explain the fact that he never observed any proboscis coming out of the bonellid burrows he described. It would be quite interesting to know more about the feeding habits of these deep sea builders. We may learn that they stay retracted for long periods which would agree with the low rates of biological activity (Gage, 1978) and with the fact that they are quite unprotected once out of their burrows. Smith et al. (1986) have results from their *in situ* experiment for a different depth (1240 m) and a different mound-builder, *Prometheor benthophila*, indicating that resting periods would last 30 days with no faecal deposition on the top of the mound.

The size of the elongated mounds decreases in proportion with its abundance/Facies : we observe maximum sizes of 210/90 cm in Facies BP and only one circular mound of 1 meter in diameter in Facies O. In this case, the bonellid may be curled up and not presumedly lying straight as in the elongated mounds.

For some mounds it was impossible to detect the adjacent burrow whether it was out of frame, whether it was concealed or taken for a nodule of the same size (which was probably the case in Facies BP).

The inflated mounds presenting tension gashes may be active mounds. However we observed that mounds without these features still had adjoining burrows, we infer that they could illustrate one stage of the burrowing. These flatter mounds are proportionally much more abundant in Facies BP (40/65) than in Facies B (9/28). However if they are relict burrows they may still be an important biological disturbance to the sediment-water interface as shall be debated later in the discussion.

Correlations with other megafaunal assemblages

Now that we discovered the preferential habitat of our bonellids we would like to know if the other deposit feeders or the other megafaunal trophic groups share quantitatively the same preferendum. Therefore we represented in figure 4 all the megafauna classified in trophic guilds which has been encountered in the different nodule Facies of our study.

First we can observe that the Facies concept has a biological meaning illustrated by the differences in the total megafaunal abundance and respectively in each trophic group. However we discover that within each Facies the proportions of the feeding guilds are roughly the same (suspension feeders > deposit feeders > carnivores) except for the Facies O where deposit feeders are about as abundant (43/ha) as carnivores (49/ha). Within each trophic group and whichever the Facies, we also have the same prevailing phyla: Cnidaria for suspension feeders, Holothuroidea for deposit feeders and Polychaeta for carnivores (except for Facies O where Pisces prevail). It is interesting to note that in Facies BP, Holothuroidea prevail highly (90/110) over the rest of the deposit feeders. We observe that it is not in Facies BP, where mounds are the most abundant (65/ha), that we encounter the highest amount of total megafauna (378/ha), but in Facies C (427/ha) where only 4 mounds occurred. Nevertheless it is in Facies O that we have the lowest amount of total megafauna (174/ha) and the less mounds (1/ha). Therefore echinurans and the other deposit feeders prefer Facies BP or densely (50%) covered areas with small nodules (2-3 cm) conversely to the rest of the megafauna which prefers Facies C covered only by 30% of large (10 cm) uneven nodules.

Effect of different lithostratigraphic sediment features

In order to test this effect, we analyzed photographs covering two different Facies O as formerly described : one of old compact sediments and the other of soft recent sediments. The results are illustrated on figure 5 where we can see that although the generally low total megafaunal abundance in both cases, there are more taxons (174/ha) on recent sediments than on old compact sediments (108/ha). The three trophic groups are almost equally present and rare on old sediments conversely to recent ones where suspension feeders prevail (82/ha) with a majority of Cnidaria.

Therefore old compact sediments are not favourable to megafauna of any trophic group nor to our mound builders, although the occurrence of only one mound in recent sediments does not mark a significant difference.

Discussion

In spite of their defenceless appearance, echiurans have well adapted to the harshness of the deep sea environment (Wolff, 1970; George and Higgins, 1979). The Bonelliidae are commonly represented in the abyss and may even reach the greatest depths (Datta Gupta, 1981; Murina, 1970; Zenkevitch, 1957). They resemble the Pogonophora by their great age, their morphological and taxonomical seclusion and by their vertical distribution (Zenkevitch, 1966).

The shape of the mounds

In this study we have observed that a female echiuran, presumably *Jacobia birsteini*, has a different building strategy to the one described by Ohta (1984), and makes conspicuous L-shaped burrows associated to big elongated mounds in a nodule province of the CCFZ area. These mounds are generally in the same direction as the current and have a hydrodynamical shape with one end pointed towards the burrow and the other rounder and more inflated with tension gashes (figure 2A). Although the mound takes basically the shape of the elongated echiuran body, its shape resembles the long-tailed obstacle marks which would be caused by skin friction behind isolated hemispheres (Underwood and Lambert, 1974; Jain and Fischer, 1980). This skin friction would cause the formation of a ridge line behind the hemisphere. Karcz (1968) explains it by the reduction in flow velocity. Allen (1982) has suggested another factor which could cause this process of tail formation: high rates of sediment transport. Even though we know that, in general, currents are very low (3 to 5 cm/sec with maxima of 10 cm/sec) in the CCFZ (Hayes, 1988) and oriented N40°-N50° (du Castel 1985) in the Nixo 45 area, no measurements have been made at less than 4 m above the sediment-water interface. Therefore bottom currents are unknown and may be of varying speed and direction when considering the microtopography effect of the Nixo 45 area. Indeed Facies BP, where mounds are the most abundant, is generally located in geological instable environments on slopes (up to 15°) close to overhanging cliffs while Facies B and C, where mounds take the same direction as the current, lie downwards on plateaus. According to the conspicuous hypothesis worked out by Hoffert et al (1992), on basis of *in situ* observation and sampling during Nixonaut (1988) with the manned submersible "Nautile", present bottom currents could be locally strong enough to prevent sedimentation and would be responsible for keeping nodules at the surface of comparatively much younger sediments. This could be correlated to the results of an experimental work on erosion of deep sea Pacific red clays outlining the fact that sediments

carrying nodules are more sensitive to the erosive action of weaker currents than noduleless sediments at identical conditions (Lonsdale and Southard, 1974).

Another explanation we could give to the shape of the elongated mounds would be that it would be moulded by the wrapping action of the bonellid's proboscis which could explain the nice rounded outlines of the mound except for the extremity close to the burrow. These mounds could act as obstacles to horizontal transport of particulate matter and thus could be skimmed over by the echiuran.

Local differences in faunal abundance and biological activities

Now why do we observe local differences in faunal abundances and biological activities in a deep sea environment of only 400 km² under the same conditions of low sedimentation rate and food supply, the latter being the controlling factor in deep sea ecologies according to Hessler et al. (1982), Turner (1973), Desbruyères et al. (1980) and Rhoads et al. (1982)?

According to Mauviel and Sibuet (1985), the abundance of big mounds is related to the abundance of the megafauna in general. The results of our study show that they are more related to the abundance of the deposit feeder group. The same authors relate also the abundance of big mounds to the level of nutrients and to factors determining trace conservation such as low current regime, sedimentation and mixing rate. In the light of their results, the quantity of mounds would decrease with depth, which is in contradiction with de Vaugelas's (1989) statements that gashed mounds are mostly found in the deepest station of his study at 4850 m, which is about the same depth as our study area.

The Suspension feeder-deposit feeder interaction

We already advanced the hypothesis of local differences attributed to topography, we should consider as well the interactions of the two main trophic guilds within a same nodule ecosystem and their actions on their habitat.

We have never observed any trophic group amensalism in our study area, we always had the three trophic guilds present in each habitat condition even in Facies O where megafauna was rare. We agree with Gray (1981) that amensalism is a question of scale-size of the study. It may exist at the scale of one of our big mounds (on an area of about 1.5 m²) but not over an area of 10,000 m² (the sample size of one of our selected nodule facies). Our results show that in areas densely covered with small nodules (Facies BP), the number of deposit feeders increases while the population of suspension feeders decreases. Elongated big mounds are abundant and represent natural disturbances which can play a critical role in interactions between these two trophic groups. Probert's (1984) study outlined the importance that natural disturbances and the ensuing biogenic alterations could have in maintaining trophically-mixed communities. We can refer to Thayer's study (1979) explaining the significant decline of immobile suspension feeders living on soft bottoms during the Phanerozoic by the increased

biological disturbance of the sediment by diversifying deposit feeders. The same phenomenon may happen in recent marine communities (Rhoads and Young, 1970; Peterson, 1977).

Feeding strategies

Thayer (1979) advanced the evolutionary theory that early deposit feeders were probably very trophically selective and had to adapt to abyssal conditions of low concentrations of organic matter by rapidly processing large volumes of sediment. It is admitted now that this trophic group moves a far greater bulk of marine sediments per unit of time than does any other animal activity (Aller, 1977).

Behavioural foraging efficiency is supposed to be correlated to the nutrient supply, but this statement does not seem to apply to our case. According to our observations, we do not believe that our bonellid uses the most efficiently the sediment surface despite the scarcity of nutrients because the proboscis is seen extended in all directions over such long distances. Therefore I agree with Ohta (1984) that on deep seafloor, where occurs low faunal densities, behavioural foraging efficiency is not relevant.

Jaccarini and Schembri (1977) described the selectivity of feeding of a shallow water bonellid. Thus different parts of the proboscis are specialized according to weight and particle quality. Conversely, Sokolova (1986) describes deep sea echiurans as feeble deposit-sorters according to their intestinal contents. We propound that they may be opportunistic in their feeding. Interestingly, Ekdale (1988) came to the same conclusions by the interpretation of trace fossil echiurans which would be r-selected opportunists and feeding generalists with broad environmental tolerances (Ekdale, 1985). Bonellids could share both feeding behaviours : suspension and deposit feeding. Jaccarini and Schembri (1977) suggest that the bonellid they experimented on could be able to collect fine particles suspended in the water by means of the sticky ventral surface of their cephalic lobe. Sometimes resuspended bottom material can be an important food source and several faunal species are capable of both methods of feeding (Fauchald and Jumars, 1979; Taghon et al., 1980; Dauer et al., 1984). Taghon et al. (1980) proposed that ditrophic species are well adapted to exploit ecotones between patches occupied predominately by either trophic group which occurs with a temporal variability or seasonality in particulate organic carbon flux (Tyler, 1988). We could also infer this adaptative ditrophic behaviour to a biologically generated habitat heterogeneity.

The high diversity in deep sea

We find in our results a relatively high diversity in the study area with 134 different taxons of visible megafauna. This argues in favor of Valentine's statement (1973) that in oligotrophic deep sea areas, species have to adapt, on the evolutionary time-scale, to great specialization and to refined biological interactions minimizing competitive interactions in order

to acquire sufficient food by a finer resource partitioning. However for Abele and Walters (1979), the large abyssal areas, over which rare species are broadly distributed, are responsible at an evolutionary level of the high diversity and the reduced chances of extinction. This hypothesis on dietary specialization in resource partitioning is part of the "stability-time" equilibrium explanation brought by Sanders' theory (1968). We could define this highly diversified abyssal environment as being a very predictable and mature ecosystem (Margalef, 1963). In our case of echinurans presumably feeding generalists and opportunists, we would rather favour, in agreement with Jumars (1975, 1976), Thistle (1981), Jumars and Gallagher (1982), Jumars and Eckman (1983), the second explanation to the Sander's equilibrium theory which would be based on habitat heterogeneity causing resource partitioning mechanisms leading to faunal diversification. This habitat heterogeneity is generally at the scale of the ambit of individual organisms (Jumars, 1975, 1976; Thistle, 1979, 1983). We shall consider the big mounds as part of this scale of biogenic features which generally occurs at a much smaller level (for example: branching tests of agglutinating Foraminifera, animal tubes and burrows...). Thus the big elongated mounds or positive relief structures (Rhoads, 1974) are important by creating habitat patches and boundary roughness which may contribute to sediment erosion and transport. Such patches would hinder competitive exclusion by providing refuges from predators, reduce the risk of extinction and thereby favour high diversities (Menge and Sutherland, 1976). Smith et al. (1986) counted in the Santa Catalina Basin at 1240 m depth a density of 0.14 m^{-2} large mounds 10 cm high and 30 cm in diameter. However intermediate disturbances would promote high diversity by preventing competitive exclusion as Conwell (1978) proposed in a model.

Spatio-temporal heterogeneity of epibenthic assemblages

Deep sea diversity may be explained, only on a short-term scale, by another theory, "the disequilibrium" theory deriving from theories of predator control in intertidal and terrestrial communities (Paine, 1966; Paine and Vadas, 1969; Harper, 1969; Connell, 1970; Dayton, 1971). Intermediate Biological disturbances help to maintain the spatio-temporal heterogeneity of communities by depressing through predation competitive interactions to allow co-existence of species sharing the same resources (Conwell, 1978). This process would promote generalist lifestyle where diets are broad and overlapping as for presumably our bonellids and other large deposit feeders such as elapsidid holothurians. However this dietary generalism may only reflect food scarcity in the abyss (Hessler and Jumars, 1974; Jumars and Gallagher, 1982). The mound and burrow builders are pioneer species according to Mauviel et al. (1987) responsible of a long-lasting microenvironment favourable to subsequent colonization by lateral immigration of motile benthic species or settlement by larval propagules. Sediments will be trapped in depressions such as burrows while positive relief structures will stop horizontal transport of organic matter. These local nutrient supplies will enhance biological activity and

decomposition rates (Aller and Aller, 1986). Hence opportunistic species will colonize disturbed patches whether competitors are reduced or absent (Grassle and Sanders, 1973) or whether they respond to a resource without reference to competitors. When patches are not disturbed simultaneously, a mosaic of different successional stages of colonization occurs thus maintaining a process of contemporaneous disequilibrium (Bernstein et al., 1978; Thistle, 1979; Rex, 1981). Thus quite often we observed on the top of our big mounds different species of Xenophyophorea, presumably *Reticulammina sp* and *Stannophylum sp* (Tendal, pers. comm.) and occasionally some neogastropoda (Turridae) (Waren, pers. comm.). It would be quite interesting to follow with long-term time-lapse monitoring systems the successional stages of colonization of patch dynamics on our mounds.

The importance of relict burrows

Relict burrows with one or several entrances are irrigated by pressure gradients driven by overlying currents and can thus produce a functioning ghost community which modifies the sedimentary environment long after the inhabitants have passed on (Ray and Aller, 1985). Sedimentary solute distributions are maintained by biogenic transport and relocation of reactive particles, the introduction of organic and mineral secretions from burrow inhabitants to the sediment and advective irrigation by percolation of the burrow with overlying water (Thomson and Wilson, 1980; Aller, 1984). Preservation of these burrows results from the combination of a high surficial sediment strength, a low sedimentation rate, diffusive sediment mixing by infauna, retracking by epifauna and the action of bottom currents. Therefore biological activity has a key role in the chemistry and physics of the top layer of marine sediments. Animal burrows can increase the water-sediment interface by a thousand-fold or more and sediments can become totally anoxic by microbial activity. In this way, bioturbation inhibits erosion and controls the sediment diagenesis.

The biological mixing of sediments

The biological mixing of deep sea sediments and their organic, metallic and radionuclide elements are mainly created by infaunal organisms (Richardson et al., 1985; Meadows, 1986). There is a strong biological action on sediment porosity, water content, cohesion and compaction due to burrowing and feeding activities. Hence intensive bioturbation may completely mix sediments by homogenizing sediment grain sizes and composition and by promoting biogeochemical heterogeneity.

In turn, there is an ecological feedback because geotechnical properties represent an important factor in community organization, particularly in the trophic structure of the macrofauna (Deming, 1985) and major benthic assemblages (Peres, 1982). Smith (in press) has determined that 3-6% of Santa Catalina's seafloor has been "subjected to advecting mixing resulting from funnel feeding and faecal mound formation by a large echiuran worm". He

estimated that "a sediment particle will, on average, pass 10 times in an echiuran gut before permanent burial". Smith et al.(1986) assessed that the echiurans processed sediment at the rate of $1500 \text{ ml.m}^{-2}.\text{year}^{-1}$ and that in only 70 years the top 10 cm of sediment layer can be turned over by echiurans. The importance of biotic factors in affecting sediment stability has long been recognized (Ginsberg and Lowenstam, 1958; Sanders, 1958).

Our bonellid, as sedentary deposit-feeder, binds its burrow by cementation of mud and mucus so that a tighter fabric results with greater compaction and cohesion. But it will fill its burrow with faecal material which will push the overlying sediments and form a gashed mound, thus creating pelletal surfaces and sediments with an open fabric with a low cohesion and compaction.

An interesting fact is that these mounds, as well as other types of mounds such as those made by asteroids, are devoid of nodules at their surface and there is no evidence of nodules piled up on the mound's outline in an otherwise densely covered nodule area. This observation has been made for other burrowed organisms by Heezen and Hollister (1971), Piper and Fowler (1980) and Paul (1976). It contradicts the fact that several authors (Saguez, 1985; Raab, 1972) assess that nodules are kept at the surface of much younger sediments mainly by the action of biological activity. However benthic organisms play a role that may not be observed by human time scales (Gardner et al., 1984) and most probably biological activity helps the diagenesis of sediments and therefore the growth of the nodules by the mixing of deep sea sediments. According to Shirayama et Swinbanks (1986), this biological activity is essential to manganese diagenesis.

The role of echiurans in impacted areas

What shall be the impact of future nodule mining? The abundance of big mounds in average of 210 cm long, 65 cm large and 40 cm high may be a physical obstacle to the nodule collector and once impacted would provoke a great resuspension of sediment which would add to the sediment plume caused by the mining. This plume will resediment and bury the nodules and epifauna over large areas.

In some marine areas, deposit feeders may exclude suspension feeders by their activity which suspends sediment or faeces thus clogging the suspension feeder's filters and respiratory structure and pelletizing the seafloor which will become an open fabric losing its cohesion.

In other cases such as after an oil spill in sublittoral muds, the first response of benthic communities is the high mortality and exclusion of the deposit feeding population. In reaction, the population of suspension feeders increases and the bottom becomes firmer with the cementation of the numerous tube dwellers binding mud with entrapped particles. The next stage is the recolonization by deposit feeders and the decrease in the suspension feeders population.

The following case enhances the ecological importance of the echiuran's biological activity in reworking and depolluting sediments. A Californian coastal zone was heavily impacted by waste-water discharge primary treated which first produced the decline and exclusion of the echiuran population (Stull, 1982). However these reappeared and their activity at the interface greatly improved the sediment quality by their burrowing, respiratory and feeding activities. This example shows how necessary echiurans would be to rework devastated sediments after seabed mining.

On basis of the results from the Santa Catalina Basin experiment, Smith et al. (1986) conclude that whether recolonization can be very rapid, whether deep sea epibenthic fauna is much more resistant to burial (up to 4-10 cm) than shallow water epifauna.

Echiurans may adapt to sediment burial by the fact that first they are burrowers and next that they seem to be selected opportunists and quite open feeding generalists as explained earlier. They also appear to be essential in reworking sediments.

Further investigation

It would be most interesting to complete our study by following, *in situ* experimentation as did Smith et al. (1986), the burrowing and feeding procedure of our bonellids. Long-term time-lapse cameras could record the animal's behaviour and the recolonization of the disturbed patches. As suggested by Smith et al. (1986), tracer glass beads could be used in a qualitative study by being sprinkled on the top of a mound. We can then follow their course : whether they would be buried, whether presumedly they would be found on the outline of the mound. We would suggest for a quantitative study the use of luminophores (Mahaut and Graf, 1987) which are fluorescent coloured sand grains visible under ultraviolet illumination. The counting could be made by digital image processing with the protocol developed by Rhoads et al. (1986). This technique is used in coastal engineering studies of sediment displacement but could very well be applied in bioturbation studies. We could sprinkle luminophores around the burrow over several square meters, selecting different directions (in relation with the current axis) for each tested mound in order to have a better idea of the echiuran's feeding strategy. We could carry out another *in situ* experimentation, inspired by the study made by de Vaugelas (1989). Thus we would introduce a corer in the mound and try to catch the echiuran in its burrow (and maybe try to aspirate it by another device). We could then verify the connection between the burrow and the mound and infer, as resistance to penetration breaks, at what penetration depth lies the bonellid in its cavity.

We also need more information on local environmental conditions and recommend monitoring systems with deployment of currentmeters and sediment traps on the seafloor and in the first few meters above.

Conclusions

We agree with Datta Gupta (1981) that echiurans are important components of the deep sea. Our study shows that they are good biological indicators of current direction, nodule coverage, nodule size, lithostratigraphic sediment features and good indicators of the abundance of deposit feeders. Our bonellids are therefore most valuable and economical indicators in regard of the cost and the hardness of deep seafloor *in situ* exploratory studies. We collected valuable information of their ethology and we form assumptions on their conspicuous adaptative feeding strategy.

Our bonellids have an ecologically important role in generating habitat heterogeneity and in stimulating dynamics in epifaunal assemblages. They also have a salient role in sediment irrigation mixing and diagenesis and therefore have an action on nodule formation. Further information on local environmental conditions at the deep seafloor would be necessary, we would recommend the deployment of sediment traps and currentmeters. We also suggest an *in situ* experimentation procedure in order to have more information on the ethology of this bonellid and record the faunal successional dynamics in a conspicuous biologically disturbed area.

In the case of a heavy plume effect due to nodule mining, we assess that echiurans are well adapted and very important for the post disturbance phase by reworking the sediments, such as earthworms on land, and the water sediment interface.

Acknowledgements

We gratefully acknowledge IFREMER staff in the departments of Marine Geology and Deep Sea Environment for giving us access to their photographic documents and their supportive help in our analysis.

References

- Abele, L. G., and K. Walters, Marine benthic diversity: A critique and alternative parameters, *J. Biogeogr.*, **6**, 115-126, 1979.
- Allen, J. R. L. (Eds.), *Sedimentary structures, their character and physical basis*, 643 p., Elsevier, Amsterdam, 1982.
- Aller, J. Y., and R. C. Aller, Evidence for localized enhancement of biological activity associated with tube and burrow structures in deep-sea sediments at the HEBBLE site, western North Atlantic, *Deep-Sea Res.*, **33**, 755-790, 1986.
- Aller, R. C., The influence of macrobenthos on chemical diagenesis of marine sediments, Thesis, Number of 600 p., Yale University, New Haven, 1977.
- Aller, R. C., The importance of relict burrow structures and burrow irrigation in controlling solute distributions, *Geochim. Cosmochim. Acta*, **48**, 1929-1934, 1984.
- Berger, W. H., A. A. Ekdale, and P. P. Bryant, Selective preservation of burrows in deep-sea carbonates, *Mar. Geol.*, **32**, 205-230, 1979.
- Bernstein, B. B., R. R. Hessler, R. Smith, and P. A. Jumars, Spatial distribution of benthic Foraminifera in the central North Pacific, *Limnol. Oceanogr.*, **23**, 401-416, 1978.
- Connell, J. H., Diversity in tropical rain forests and coral reefs, *Science*, **199**, 1302-1310, 1978.
- Connell, J. H., A predator-prey system in the marine intertidal region. 1. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*, *Ecol. Monogr.*, **40**, 49-78, 1970.
- Datta Gupta, A. K., Atlantic echiurans part I. Report on twenty-two species of deep sea echiurans of the North and the South Atlantic ocean, *Bulletin du Museum d'Histoire Naturelle Paris, 4ème Série*, **3**, 353-378, 1981.
- Dauer, D. M., C. A. Maybury, and R. M. Ewing, Feeding behavior and general ecology of several spionid polychaetes from the Chesapeake Bay, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **54**, 21-38, 1981.
- Dawidoff, C., Classe des Echiuriens, in *Traité de Zoologie*, edited by P.P. Grassé, pp. 857-907, Masson et Cie, Paris, 1959.
- Dayton, P. K., Competition, disturbance and community organization: The provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community, *Ecol. Monogr.*, **41**, 351-389, 1971.
- de Vaugelas, J., Deep-sea lebensspuren: remarks on some echiuran traces in the Porcupine Seabight, northeast Atlantic, *Deep-Sea Res.*, **36**, 975-982, 1989.
- Deming, J. W., Distribution and activity of bacterial populations in abyssal sediments, in *Peuplements profonds du golfe de Gascogne*, edited by L. Laubier et C. Monniot, pp. 177-182, IFREMER, Brest, 1985.
- Desbruyères, D., J. Y. Bervas, and A. Khripounoff, Un cas de colonisation rapide d'un sédiment profond, *Oceanol. Acta*, **3**, 285-291, 1980.
- Du Castel, V., Etablissement d'une carte géologique au 1/20.000 d'un domaine océanique profond dans une zone riche en nodules polymétalliques du Pacifique Nord (zone Clarion-Clipperton), Thèse de Doctorat, Number of p., Université de Bretagne Occidentale, Brest, 1985.
- Ekdale, A. A., Paleocology of the marine endobenthos, *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **50**, 63-81, 1985.
- Ekdale, A. A., Pitfalls of paleobathymetric interpretations based on trace fossil assemblages, *Palaios*, **3**, 464-472, 1988.
- Elders, C. A., Experimental approaches in neoichnology, in *The Study of Trace Fossils*, edited by R.W. Frey, pp. 513-536, Springer Verlag, New York, 1975.
- Ewing, M., and R. A. Davies, Lebensspuren photographed on the ocean floor, in *Johns Hopkins Oceanographic Studies N°3*, edited by pp. 259-294, 1967.
- Fauchald, K., and P. A. Jumars, The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds, *Mar. Biol. Ann. Rev.*, **17**, 485-497, 1979.
- Gage, J. D., Animals in deep-sea sediments, *Proc. R. Soc. Edinburgh*, **76B**, 77-93, 1978.
- Gardner, W. D., L. G. Sullivan, and E. M. Thorndike, Long-term photographic, current, and nephelometer observations of manganese nodule environments in the Pacific, *Earth Planet. Sci. Lett.*, **70**, 95-109, 1984.
- George, R. Y., and R. P. Higgins, Eutrophic hadal benthic community in the Puerto Rico trench, *Ambio Spec. Rep.*, **6**, 51-58, 1979.
- Gilsen, T., Investigations on the ecology of echiurus, *Acta Universitatis Linden*, **36**, 3-35, 1940.
- Ginsberg, R. N., and H. A. Lowenstam, The influence of marine bottom communities on the depositional environment of sediments, *J. Geol.*, **66**, 310-318, 1958.

- Grassle, J. F., and H. L. Sanders, Life histories and the role of disturbance, *Deep-Sea Res.*, 20, 643-659, 1973.
- Gray, J. S. (Eds.), *The ecology of marine sediments. An introduction to the structure and function of benthic communities*, 185 p., Cambridge University Press, Cambridge, 1981.
- Harper, J. L., The role of predation in vegetational diversity, *Brookhaven Symp. Biol.*, 22, 48-62, 1969.
- Hayes, S., Benthic current observations at Domes sites A, B, C in the tropical central North Pacific ocean, in *Marine Geology and Oceanography of the Pacific Manganese Nodule Province*, edited by J.L. Bischoff and D.Z. Piper, pp. 83-112, Plenum Press, 1979.
- Heezen, B. C., and C. D. Hollister (Eds.), *The face of the deep*, 659 p., Oxford University Press, New York, 1971.
- Hein, P., and M. Voisset, Les nodules polymétalliques de la zone Clarion Clipperton: Faciès et géochimie, *Rapport Interne*, Centre National pour l'Exploitation des Océans, 1978.
- Hessler, R. R., J. D. Isaacs, and E. L. Mills, Giant amphipod from the abyssal Pacific ocean, *Science*, 175, 636-637, 1972.
- Hessler, R. R., and P. A. Jumars, Abyssal community analysis from replicate box cores in the central North Pacific, *Deep-Sea Res.*, 21, 185-209, 1974.
- Hoffert, M., A. M. Karpoff, A. Chaas, and G. Pautot, The sedimentary deposits of the Tiki Basin South East Pacific, passage from carbonate oozes to "metalliferous sediments", Colloques Internationaux du CNRS, La Génèse des Nodules de Manganèse, Gif sur Yvette, 1978.
- Hollister, C. D., B. C. Heezen, and K. E. Nafe, Animal traces on the deep-sea floor, in *The Study of Trace Fossils*, edited by R.W. Frey, pp. 493-510, Springer Verlag, Berlin, 1975.
- Hollister, C. D., A. R. M. Nowell, and P. A. Jumars, The dynamic abyss, *Sci. Amer.*, 250, 42-53, 1984.
- Jaccarini, V., and P. J. Schembri, Feeding and particle selection in the echiuran worm *Bonellia Viridis* Rolando (Echiura: Bonelliidae), *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 28, 163-181, 1977.
- Jain, S. C., and E. E. Fischer, Scour around bridge piers at high flow velocities, *J. Hydraul. Div. Am. Soc. Civ. Engrs.*, 106, 1827-1842, 1980.
- Jumars, P. A., Environmental grain and polychaete species' diversity in a bathyal community, *Mar. Biol.*, 30, 253-266, 1975.
- Jumars, P. A., Deep-sea species diversity: Does it have a characteristic scale?, *J. Mar. Res.*, 34, 217-246, 1976.
- Jumars, P. A., and J. Eckman, Spatial structure within deep-sea benthic communities, in *The Sea*, edited by G.T. Rowe, pp. 399-451, Wiley-Interscience, New York, 1983.
- Jumars, P. A., and E. D. Gallagher, Deep-sea community structure: three plays on the benthic proscenium, in *The Environment of the Deep Sea*, edited by W.G. Ernst and J.G. Morin, pp. 217-255, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 1982.
- Karcz, I., Fluvial obstacle marks from the wadis of the Negev (Southern Israel), *J. Sedim. Petrol.*, 38, 1000-1012, 1968.
- Kitchell, J. A., and D. L. Clark, A multivariate approach to biofacies analysis of deep-sea traces from the central arctic, *Journal of Paleontology*, 53, 1045-1067, 1979.
- Kitchell, J. A., J. F. Kitchell, G. L. Johnson, and K. L. Hunkins, Abyssal traces and megafauna: Comparison of productivity, diversity and density in the Arctic and Antarctic, *Paleobiology*, 4, 171-180, 1978.
- MacGinitie, G. E., and N. MacGinitie, Echiuroidea, in *Natural History of Marine Animals*, edited by pp. 184-193, McGraw-Hill, New York, 1968.
- Mahau, M. L., and G. Graf, A luminophore tracer technique for bioturbation studies, *Oceanol. Acta*, 10, 323-328, 1987.
- Margalef, R., On certain unifying principles in ecology, *Amer. Nat.*, 97, 357-374, 1963.
- Mauviel, A., La bioturbation actuelle dans le milieu abyssal de l'Océan Atlantique Nord, Thèse de 3ème Cycle, Number of 103 p., Université de Bretagne Occidentale, Brest, 1982.
- Mauviel, A., S. K. Luniper, and M. Sibuet, Discovery of an enteropneust associated with a mound-burrows trace in the deep sea: Ecological and geochemical implications, *Deep-Sea Res.*, 34, 329-355, 1987.
- Mauviel, A., and M. Sibuet, Répartition des traces animales et importance de la bioturbation, in *Peuplements profonds du golfe de Gascogne*, edited by L. Laubier et C. Monniot, pp. 157-173, IFREMER, Brest, 1985.
- Meadows, P. S., Biological activity and seabed sediment structure, *Nature*, 323, 207, 1986.

- Murina, V. V., New abyssal species of echiurans from the Pacific and Atlantic Oceans, *Zool. Zh.*, 55, 837-843, 1976.
- Nickerson, C. R., Consolidation and permeability characteristics of the deep sea sediments: north central Pacific ocean, MSc Thesis, Number of 212 p., Worcester Polytechnic Institute, Worcester, 1978.
- NOAA, Final programmatic environmental impact statement, NOAA, 1981.
- Ohta, S., Star-shaped feeding traces produced by echiuran worms on the deep-sea floor of the Bay of Bnegal, *Deep-Sea Res.*, 31, 1415-1432, 1984.
- Okada, H., S. Ohta, and N. Niitsuma, Lebensspuren photographed on the deep-sea floor of Sugura Bay, Central Japan, *Geoscience Reports of Shizuoka University*, 7, 31-36, 1980.
- Paine, R. T., Food-web complexity and species diversity, *American Naturalist*, 100, 65-75, 1966.
- Paine, R. T., and R. L. Vadas, The effects of grazing by sea urchins, *Strongylocentrotus spp.*, on benthic algal populations, *Limnol. Oceanogr.*, 14, 710-719, 1969.
- Paul, A. Z., Deep-sea bottom photographs show that benthic organisms remove sediment cover from manganese nodules, *Nature*, 263, 50-51, 1976.
- Perès, J. M., *Major benthic assemblages*, 642 p., Wiley, Chichester, 1982.
- Peterson, C. H., Competitive organization of the soft-bottom macrobenthic communities of the southern California lagoons, *Mar. Biol.*, 43, 343-359, 1977.
- Piper, D. Z., and B. Fowler, New constraint on the maintenance of Mn nodules at the sediment surface, *Nature*, 286, 880-883, 1980.
- Probert, P. K., Disturbance, sediment stability, and trophic structure of soft-bottom communities, *J. Mar. Res.*, 42, 893-921, 1984.
- Raab, W., Physical and chemical features of Pacific deep-sea manganese nodules and their implications to the genesis of nodules, in *Ferromanganese Deposits on the Ocean-Floor*, edited by D.R. Horn, pp. 31-49, National Science Foundation, Washington D.C., 1972.
- Ray, A. J., and R. C. Aller, Physical irrigation of relict burrows: Implications for sediment chemistry, *Mar. Geol.*, 62, 371-379, 1985.
- Rex, M. A., Community structure in the deep-sea benthos, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 12, 331-353, 1981.
- Rhoads, D. C., Organism-sediment relations on the muddy sea floor, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 12, 263-300, 1974.
- Rhoads, D. C., R. A. Lutz, R. M. Cerrato, and E. C. Revelas, Growth and predation activity at deep-sea hydrothermal vents along the Galapagos rift, *Journal Marine Research*, 40, 503-516, 1982.
- Rhoads, D. C., E. C. Revelas, and J. D. Germano, Development of a UV fluorescence imaging system for *in situ* detection of petroleum in marine sediments, *O.T.C.*, 5275, 441-444, 1986.
- Richardson, M. D., K. B. Briggs, and D. K. Young, Effects of biological activity by abyssal benthic macroinvertebrates on a sedimentary structure in the Venezuela Basin, *Mar. Geol.*, 68, 243-267, 1985.
- Risk, M. J., Silurian echiuroids: Possible feeding traces in the Thorold sandstone, *Science*, 180, 1285-1287, 1973.
- Saguez, G., Etude de la morphologie, de la structure interne et de la lithologie des nodules polymétalliques de la zone Clarion-Clipperton. Relations avec l'environnement, Thèse de Doctorat, Number of p., Université de Bretagne Occidentale, Brest, 1985.
- Sanders, H. L., Benthic studies in Buzzards Bay. 1. Animal-sediment relationships, *Limnol. Oceanogr.*, 3, 245-258, 1958.
- Sanders, H. L., Marine benthic diversity: A comparative study, *Amer. Nat.*, 102, 243-282, 1968.
- Shirayama, Y., and D. Swinbanks, Oxygen profiles in deep-sea calcareous sediment calculated on the basis of measured respiration rates of deep-sea meiobenthos and its relevants to manganese diagenesis, *La mer*, 24, 75-80, 1986.
- Smith, C. R., Factors controlling bioturbation in deep-sea sediments and their relation to models of carbon diagenesis, in *in press in "Deep-Sea Food Chains: Relation to the Global Carbon Cycle"*, edited by G.T. Rowe, pp. Kluwer, Dordrecht, the Netherlands, 1992.
- Smith, C. R., P. A. Jumars, and D. J. DeMaster, In situ studies of megafaunal mounds indicate rapid turnover and community response at the deep-sea floor, *Nature*, 323, 251-253, 1986.
- Smith Jr., K. L., Benthic community respiration in the N.W. Atlantic Ocean: *In situ* measurements from 40 to 5200 m, *Mar. Biol.*, 47, 337-347, 1978.
- Smith Jr., K. L., and R. R. Hessler, Respiration of benthopelagic fishes: *In situ* measurements at 1230 meters, *Science*, 184, 72-73, 1974.

- Sokolova, M. N., Data on the feeding of deep-water bottom invertebrates, in *Feeding of Marine Invertebrates in Natural Habitat*, edited by Shirshov Institut of Oceanography, pp. 99-101, Academy of Sciences of the USSR, 1986.
- Stull, J. K., and C. I. Haydock, Effect of bioturbation by *Listriolobus pelodes* (Echiura) on coastal shelf sediment modified by a major California wastewater discharge, *EOS*, 63, 105, 1982.
- Taghon, G. L., A. R. M. Nowell, and P. A. Jumars, Induction of suspension feeding in spionid polychaetes by high particulate fluxes, *Science*, 210, 562-564, 1980.
- Thayer, C. W., Biological bulldozers and the evolution of marine benthic communities, *Science*, 203, 458-460, 1979.
- Thiel, H., The size-structure of the deep-sea benthos, *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 60, 575-606, 1975.
- Thistle, D., Natural physical disturbance and communities of marine soft bottoms, *Marine Ecology Progress Series*, 6, 223-228, 1981.
- Thistle, D., Harpacticoid copepods and biogenic structures: Implications for the deep-sea diversity maintenance, in *Ecological Processes in Coastal and Marine Systems*, edited by R.J. Livingstone, pp. 217-231, Plenum Press, New York, 1979.
- Thistle, D., Aspects of the natural history of the harpacticoid copepods of San Diego Trough, *Biological Oceanography*, 1, 225-238, 1982.
- Thistle, D., The role of habitat heterogeneity in deep-sea diversity maintenance, *Deep-Sea Res.*, 30A, 1235-1245, 1983.
- Thomson, J., and T. R. S. Wilson, Burrow-like structures at depth in a Cape Basin red clay core, *Deep-Sea Res.*, 27A, 197-202, 1980.
- Turner, R. D., Wood-boring bivalves, opportunistic species in the deep sea, *Science*, 180, 1337-1379, 1973.
- Tyler, P. A., Seasonality in the deep sea, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 26, 227-258, 1988.
- Underwood, J. R., and W. Lambert, Centroclinal cross strata, a distinctive sedimentary structure, *J. Sedim. Petrol.*, 44, 1111-1113, 1974.
- Valentine, J. W. (Eds.), *Evolutionary Paleocology of the Marine Biosphere*, p., Prentice-Hall, New Jersey, 1973.
- Wolff, T., The concept of the hadal or ultra-abyssal fauna, *Deep-Sea Res.*, 17, 983-1003, 1970.
- Zenkevitch, L. A., New genus and two new species of deep-sea Echiuroidea from the far eastern seas and northwestern part of the Pacific Ocean, *Trudy Instituta Okeanologii, Moskva*, 23, 291-295, 1957.
- Zenkevitch, L. A., The systematics and distribution of abyssal and hadal (ultra-abyssal) echiuroidea, *Galathea Report*, 8, 175-185, 1966.

Table 1. Abundance and description of the mounds within each nodule facies

<i>Number of mounds per ha</i>	<i>Nodule Facies</i>							
	<i>Facies BP</i> 50%	<i>relative %</i>	<i>Facies B</i> 40%	<i>relative %</i>	<i>Facies C</i> 30%	<i>relative %</i>	<i>Facies O</i>	<i>relative %</i>
Total number of mounds	65		28		4		1	
<i>Quantitative description of the mounds</i>								
Mounds with proboscis	1	1,54	4	14	0	0	0	0
Mounds with burrows	13	20	15	54	0	0	1	50
Inflated mounds	25	38,5	19	68	2	50	1	50
Mounds in the same direction as the current	27	41,5	22	79	3	75	0	0
Maximum size of elongated mounds (cm)	210/90		180/60		140/20		100	

Figure caption

Fig. 1: The study area is located at W127°-W135° and N12°-N15° between the Clarion and the Clipperton fracture zones, in the North Pacific.

Fig. 2: A) An inflated and elongated mound (210 cm long, 65 cm large and 40 cm high) with tension gashes indicated, associated to a burrow (5 cm in diameter) with the echiuran's proboscis spread out. B) A view of the terminal end of a bonellid proboscis. C) A mound with a crescent-shape encircling the associated burrow.

Fig. 3: A) A mound of a circular shape with its associated burrow. B) The proboscis being retracted into the bonellid's burrow. C) Burrow with a thick collar (5 cm) made of sediment mixed to mucus which could result from the cleaning process of the proboscis.

Fig. 4: Distribution of the megafauna classified by trophic groups for each nodule facies.

Fig. 5: Distribution of the megafauna classified by trophic groups for different lithostratigraphic sediment features within nodule facies O.

