

DISTRIBUTION SPATIOTEMPORELLE DES SIPHONOPHORES AU DESSUS DES MARGES ATLANTIQUE ET MEDITERRANEEENNE

Gilbert PATRITI

Centre d'Océanologie de Marseille, Faculté des Sciences de Luminy, Case 901, 13288, Marseille cedex 9, France

ABSTRACT : Several diel cycles, with the help of opening closing net system, have been carried out during two missions in both the Northwestern Mediterranean Sea and the Bay of Biscay in Northeastern Atlantic Ocean above submarine canyons cutting into continental slope. A serie of oblique hauls were carried out simultaneously at different levels during several diel periods. The aims of this study is a preliminary estimation, in this area, of the siphonophores distribution and migration. This migrations are sometimes difficult to value and many causes able to screen diel migrations are examined. In relation with the environment where those diel migrations are produce and in account to recent paper on gelatinous organisms it is true that many siphonophores are able to take a part to the modification in fall of organic matter on the both continental slope and shelf. This fact is the consequence of passive horizontal stream transport coupled with vertical migrations of this organisms. Also the high predation capacity of siphonophores is able to increase the effect of modification on planktonic organisms.

RESUME : Au cours de deux missions, l'une en Atlantique dans le golfe de Gascogne, l'autre en Méditerranée Nord Occidentale, au dessus de canyons entamant le talus continental, des prélèvements zooplanctoniques, à l'aide de filets ouvrant-fermant, tirés simultanément, ont été effectués au cours de plusieurs cycles nyctéméraux. Le but de cette étude était une estimation préliminaire, dans ces zones, de la distribution verticale des siphonophores ainsi que leurs migrations verticales nyctémérales. Ces migrations étant parfois difficiles à mettre en évidence, plusieurs causes probables, susceptibles de masquer ces mouvements spatiotemporels, sont discutées. En relation avec le milieu où ces migrations se produisent et compte tenu des recherches récentes sur les organismes "gelatineux", il s'avère que les siphonophores peuvent prendre part à la modification de la richesse en matière organique du talus et du plateau continental de façon passive par le transport advectif du aux courants couplés aux migrations verticales de ces organismes. Cette contribution peut aussi être probablement accentuée par leurs importantes capacités de prédation pouvant influer fortement sur le milieu planctonique.

Introduction

Cette étude est liée aux programmes qui projettent de déterminer les caractéristiques des marges continentales en ce qui concerne les biotransferts.

Les migrations d'organismes pélagiques engendrent essentiellement des transferts de matière organique dans le sens vertical. Cependant des transferts horizontaux d'organismes pélagiques accumulés à certains niveaux, à la suite d'une migration verticale ou simplement par une concentration habituelle à un niveau préférentiel, peuvent aboutir à l'enrichissement

en matière organique de certaines zones, qui constituent un obstacle, comme le talus ou le plateau continental. Ces transports horizontaux occasionnés par les courants advectifs, en général créés par les vents dominants, se rencontrent surtout en surface. Deux précédentes notes (Macquart-Moulin, 1993 ; Macquart-Moulin et Patriti, 1993), envisagent, en Méditerranéenne nord-occidentale, la diffusion horizontale d'espèces de crustacés péracarides benthohyponeustoniques du plateau vers la marge. A l'occasion de leur migration vers la surface en phase nocturne, les animaux seraient entraînés vers le large, par les courants de dérive superficiels créés par les vents dominants de N et NW.

D'autre part, le talus et le plateau continental peuvent aussi être enrichis par une faune océanique transportée par des courants portant vers la côte. Pour les espèces inféodées au sédiment, au moins une partie de leur existence, et migrant verticalement vers un autre niveau, un déplacement advectif trop important peut leur être préjudiciable si le retour ne leur permet pas de retrouver le substrat de leur biotope habituel. De même les espèces qui sont inféodées de jour à un niveau bathymétrique précis migrant en surface la nuit et subissant un transfert horizontal trop important, peuvent être conduites en des zones où il leur est impossible de retrouver leur niveau habituel, c'est le cas d'espèces profondes, transportées au dessus du plateau continental ou de la marge. Quand le transfert se fait dans le sens côte-large, on peut constater par ailleurs une diffusion des organismes transportés sur la pente des canyons par les courants descendants spécifiques à la pente des canyons. Les courants compensateurs profonds et de sens inverse n'étant pas, dans ce cas là, en mesure d'équilibrer les transferts vers le large. Dans l'éventualité de transferts du large vers la côte, les canyons serviraient de refuge aux espèces profondes dérivant vers la marge et joueraient le rôle de trappe ou de piège vis-à-vis de certaines espèces pélagiques (Koslows et Ota, 1981). Les concentrations d'animaux pélagiques dans les canyons sont en partie liées à leur activité migratrice. Ce transfert des espèces qui effectuent des migrations et qui sont déplacées vers un biotope inhabituel (mysidacés, isopodes benthico-hyponeustoniques et amphipodes : Macquart-Moulin, 1992 ; Macquart-Moulin et Patriti, 1993 ; copépodes et euphausiacés pélagiques : Koslow et Ota, 1981) soit sur la marge, soit dans les canyons ou bien sur le plateau continental, affecte certainement d'autres groupes pélagiques ; c'est le cas, en particulier, dans le canyon de Toulon pour les foraminifères recueillis dans des pièges à particules (Blanc-Vernet et Le Campion, 1990 ; Degiovanni et al., 1992) et pour un isopode benthico-

hyponeustonique (Macquart-Moulin, 1992). Si l'enrichissement du talus continental par la matière organique transportée horizontalement concerne l'ensemble du zooplancton, il est nécessaire que soient mieux connues les modalités de comportements migratoires, les niveaux bathymétriques de localisation des organismes planctoniques ainsi que leurs variations saisonnières. Ainsi, si nous voulons, à terme, établir un bilan énergétique des biotransferts relatifs à la marge continentale, il nous paraît utile d'envisager l'étude du comportement et de la distribution des autres organismes susceptibles de participer à ces biotransferts.

Actuellement l'intérêt croissant pour les organismes "gélatineux" planctoniques porte un certain nombre d'auteurs à se pencher sur l'étude de leur distribution bathymétrique. Dans ce groupe d'animaux les siphonophores semblent occuper une place importante. Les migrations nycthémérales des siphonophores paraissent fréquemment difficiles à cerner et certaines ne sont qu'indirectement mises en évidence. Par ailleurs on constate parfois un manque de synchronisme et seule une partie de la population paraît concernée par la migration. Certains auteurs ont constaté que quelques siphonophores présentaient, dans leur distribution verticales, des variations qui pouvaient s'apparenter à des migrations verticales. Moore, 1949, 1953, notamment, établi que plusieurs espèces de siphonophores accomplissent des migrations verticales nycthémérales. Barham, 1963, relie les variations nycthémérales de profondeur de la D.S.L. aux variations de distribution verticale de *Nanomia bijuga*. Plusieurs résultats, quelquefois contradictoires, incitent à poursuivre les investigations dans ce domaine. La difficulté à résoudre ce problème, indépendamment de la complexité des migrations elles même, paraît en partie liée aux méthodes mettant en oeuvre des systèmes de prélèvement avec filets non fermants, aux pas ou à l'échelle d'échantillonnage ainsi qu'au manque de simultanéité des traits de filets. Actuellement il semble que les

systèmes de prélèvement élaborés puissent pallier ces inconvénients. En effet, des systèmes récents (Foxton, 1969 ; Baker *et al.*, 1973 ; Bourdillon *et al.*, 1978 ; Sameoto *et al.*, 1980) autorisent une exploration en continu ou simultanée des couches d'eau par filets ouvrant-fermant et de ce fait permettent une plus grande précision de l'échantillonnage spatiotemporel.

Pugh (1974, 1977, 1984) ainsi que Mackie *et al.* (1987) apportent une excellente contribution à l'étude des migrations chez les siphonophores. Laval *et al.* (1989), Andersen *et al.* (1992), par observation directe ou en utilisant le système de filets à nappes ouvrant-fermant, (BIONESS), mettent en évidence des migrations nycthémérales chez plusieurs calycophores. Selon ces auteurs il semblerait donc, actuellement, que beaucoup de migrations nycthémérales chez les siphonophores soient nettement confirmées. Cependant les descriptions antérieures qui n'ont pas établi ces migrations, ainsi que le manque de simultanéité de la plupart des méthodes de prélèvement utilisées récemment nous ont incités à nous pencher sur le problème en employant une méthode de prélèvements par filets ouvrant-fermant mis en oeuvre simultanément à différentes profondeurs.

Matériel et méthodes

La première mission "Cyaflux" s'est déroulée du 8 au 19 octobre 1989 en Méditerranée nord-occidentale dans le canyon de Toulon ($43^{\circ} 00' N$, $05^{\circ} 59' E$). Les échantillonnages ont été réalisés au cours de trois cycles nycthéméraux consécutifs sur une profondeur de 1200 m par des pêches obliques et horizontales dans l'axe du canyon aux niveaux moyens de 900, 700, 500, 300, 175, 125, 75, 25 et 0 m. Les filets employés étaient du type Ori (Omori, 1965), (2 m^2 d'ouverture, $330 \mu\text{m}$ de vide de maille). Les pêches étaient effectuées simultanément à 5 niveaux différents en deux palanquées, avec l'aide d'un dispositif ouvrant-fermant à déclenchement acoustique dérivé de celui décrit par Bourdillon *et al.*, 1978. Les palanquées, une de

200 à 0 m, l'autre de 1000 à 200 m, étaient espacées d'environ 1 h 30. Ainsi, hormis la surface qui était échantillonnée toutes les 1 h 30, les autres niveaux étaient exploités environ toutes les 3 h 20.

La deuxième mission "Ecofer 4" s'est déroulée du 7 au 13 mai 1991 dans le golfe de Gascogne, dans l'axe du canyon du cap Ferret ($44^{\circ} 44' N$, $2^{\circ} 22' W$). Un cycle nycthéméral y a été réalisé selon les mêmes méthodes que lors de la mission "Cyaflux". Les niveaux moyens de prélèvement étaient de 1800, 1400, 1000, 600, 350, 250, 150, 50 et 0 m toujours dans l'axe du canyon. Les palanquées (400-0 et 2000-400) étaient espacées de deux heures ; tous les niveaux étaient ainsi exploités toutes les 4 h 20, sauf la surface qui était exploitée toute les deux heures.

Il est intéressant de remarquer que le système d'échantillonnage utilisé pour ces deux missions permet l'exploration simultanée de cinq couches d'eau alors que les meilleurs systèmes employés jusqu'à présent (style BIONESS) ne permettent qu'une exploration en continu mais non simultanée. D'autre part, lors de ces deux missions, les prélèvements ont été effectués en minimisant au maximum les intervalles entre palanquées successives alors que beaucoup de prélèvements ne se font qu'à des intervalles beaucoup plus longs, souvent de l'ordre de plusieurs jours - 38 traits avec filet N 113 en 19 jours et 38 traits d'IKMT en 34 jours pour le SOUND cruise (Foxton, 1969 ; Pugh, 1974) - laissant trop de place aux variations non contrôlées (hydrologiques, météorologiques et écologiques) qui peuvent se produire durant cet espace temps, biaissant ainsi les interprétations que l'on peut en tirer.

Toutes les pêches à 0 m coupent la surface de façon à recueillir les espèces hyponeustoniques. Les heures indiquées sur les graphiques correspondent aux heures civiles françaises : heure d'hiver (T.U.+ 1h) pour "Cyaflux", heure d'été (T.U. + 2 h) pour "Ecofer".

Les conditions hydrologiques (Figure 9) font apparaître un fort gradient thermique à la sta-

tion méditerranéenne avec une thermocline établie aux environs de 100 m la température passant de 18,6 en surface à 14°C à 100 m. Le gradient halin, lui, est beaucoup plus faible. Sur la station atlantique les gradients sont beaucoup plus atténués: de 12,5 en surface à 4°C à 2000 m pour la température et de 35,1 en surface à 35,5‰ à 2000 m pour la salinité.

Les conditions lumineuses ont été différentes pour les deux missions. Sur la station méditerranéenne, durant les nuits de prélèvement, la lune provoquait en surface un accroissement de l'irradiance de $10^3 \mu\text{W cm}^{-2}$ en début de nuit à $10^1 \mu\text{W cm}^{-2}$ entre 0 et 3 h. Sur la station atlantique il n'y a pas eu d'influence lumineuse lunaire et l'irradiance nocturne de surface a été constamment proche de $5 \cdot 10^4 \mu\text{W cm}^{-2}$.

La définition des profondeurs moyennes pondérées (PMP) a été établie selon la formule suivante : $\text{PMP} = \Sigma (\underline{n}_i \times \underline{z}_i) / \Sigma \underline{n}_i$, où \underline{z}_i est la profondeur moyenne de pêche d'un prélèvement et \underline{n}_i le nombre d'individus pour 1000 m^3 à cette profondeur. Les PMP ont été calculées pour le jour et la nuit (en éliminant les prélèvements trop proches du coucher et du lever du soleil) et un test t a été appliqué afin de connaître la sig-

nificativité de la différence de profondeur pour chaque espèce représentative.

Résultats et discussion

Quelques dizaines d'espèces de siphonophores calycophores et physonectes ont été étudiées lors des deux missions.

En Méditerranée, si 9 groupes ou espèces ont été dénombrés, seules 4 espèces sont représentées en nombre suffisant pour faire l'objet d'un examen. Il s'agit de *Chelophyses appendiculata* (Eschscholtz, 1829), *Abylopsis tetragona* (Otto, 1823), *Lensia conoidea* (Keferstein et Ehlers, 1860), et *Bassia bassensis* (Quoy et Gaimard, 1833, 1834).

Chelophyses appendiculata : les plus fortes concentrations d'individus se rencontrent de jour comme de nuit entre 200 et 400 m avec en moyenne 65 ind. 1000 m^3 et quelques accumulations importantes aux niveaux 150 et 200 m et entre 50 et 100 m (Figure 1). Il est difficile d'après nos données de mettre en évidence une migration verticale nycthémérale (MVN). Les profondeurs moyennes pondérées (PMP) donnent bien une différence de 15 m entre le jour et

Tableau 1. Profondeurs moyennes pondérées (PMP) \pm erreur standard le jour et la nuit, et amplitude moyenne de la migration (dz) pour les espèces principales sur les sites méditerranéen et atlantique. Significativité du test t : * différent au niveau 0,005 ; ns : pas de différence significative au niveau 0,005

Espèces	PMP(jour)	PMP(nuit)	d Z(m)
Méditerranée			
<i>Chelophyses appendiculata</i>	183 \pm 17	168 \pm 13	15 ns
<i>Abylopsis tetragona</i>	125 \pm 23	91 \pm 29	34 ns
<i>A. tetragona</i> (Eudoxies)	54 \pm 10	71 \pm 19	- 17 ns
Atlantique			
<i>Lensia conoidea</i>	140 \pm 28	94 \pm 12	46 ns
<i>L. conoidea</i> (Eudoxies)	123 \pm 24	92 \pm 13	31 ns
<i>Lensia multicristata</i>	1338 \pm 82	154 \pm 51	1184 *
<i>Dimophyes arctica</i>	120 \pm 20	171 \pm 15	- 51 ns
<i>D. arctica</i> (Eudoxies)	248 \pm 29	200 \pm 20	48 ns
<i>Chuniphyes multidentata</i>	479 \pm 58	420 \pm 72	59 ns
<i>C. multidentata</i> (Eudoxies)	338 \pm 40	334 \pm 30	- 6 ns
<i>Clausophyes moserae</i>	927 \pm 76	793 \pm 99	134 ns

la nuit (Tableau 1) mais celle-ci n'est pas significative. Casanova (1980) en Atlantique N-E localise cette espèce dans la zone épipélagique et ne signale pas de migration verticale. Cependant Roe (1974), en Atlantique Nord, constate que *C. appendiculata* effectue une migration nocturne depuis le niveau de 250 m. Pugh (1974), dans l'Atlantique Nord, et Palma (1985), en Méditerranée Nord-Occidentale, estiment pour cette espèce la migration nocturne vers la surface, de 200 m pour le premier, d'une dizaine de mètres pour le second, mais Pugh constate que cette migration n'est visible qu'avec les prélèvements effectués avec l'IKMT alors qu'elle n'apparaît pas avec les prélèvements effectués au filet à plancton type IOSN. Cette différence serait imputable à l'échelle et au pas d'échantillonage (Mackie *et al.*, 1987). De même, Castelbon (1987) en Méditerranée, constate une ascension nocturne de *C. appendiculata* de plus de 500 m avec des prélèvements effectués à

l'IKMT. Laval *et al.* (1989), par observation directe depuis un submersible, considèrent la MVN de *C. appendiculata* comprise entre 100 et 150 m. Enfin, récemment, Andersen *et al.* (1992), en mer Méditerranée, donnent pour cette espèce une amplitude moyenne de migration de 170 m avec pour les individus les plus profonds une MVN de 260 m, en notant cependant que tous les individus ne migrent pas de façon cohérente et synchrone. Dans la partie Est de l'océan Indien, Musaeva (1976) estime les variations nycthémérales de niveaux de cette espèce entre 5,5 et 39 m selon les régions considérées.

Abylopsis tetragona : l'espèce se localise préférentiellement entre 50 et 100 m (moyenne : 27 ind. 1000 m⁻³) avec quelques maximums en période nocturne : 57 ind. 1000 m⁻³ et des minimums en période diurne. Quelques individus sont recueillis jusqu'à 600-700 m. En surface (0-50 m) sa densité est moyenne : 13,5 ind. 1000 m⁻³.

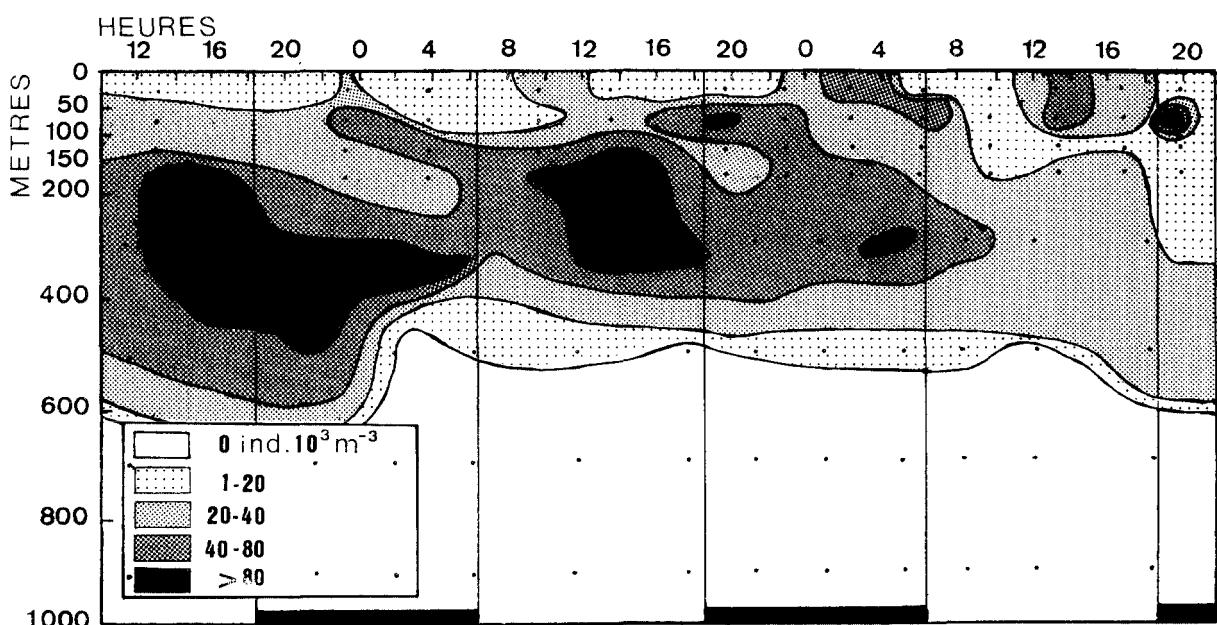


Figure 1. Distribution spatio-temporelle de *Chelophyses appendiculata* (stade polygastrique) dans le canyon de Toulon. Les heures et les profondeurs moyennes de prélèvements sont indiquées par un point. Les isolignes sont tracées en fonction du nombre d'individus par 1000 m³. Les périodes nocturnes limitées aux valeurs d'irradiance inférieure à 0,5 $\mu\text{W cm}^{-2}$, sont représentées, au cours des cycles nycthéméraux, par des lignes verticales et des bandes noires en bas du graphique.

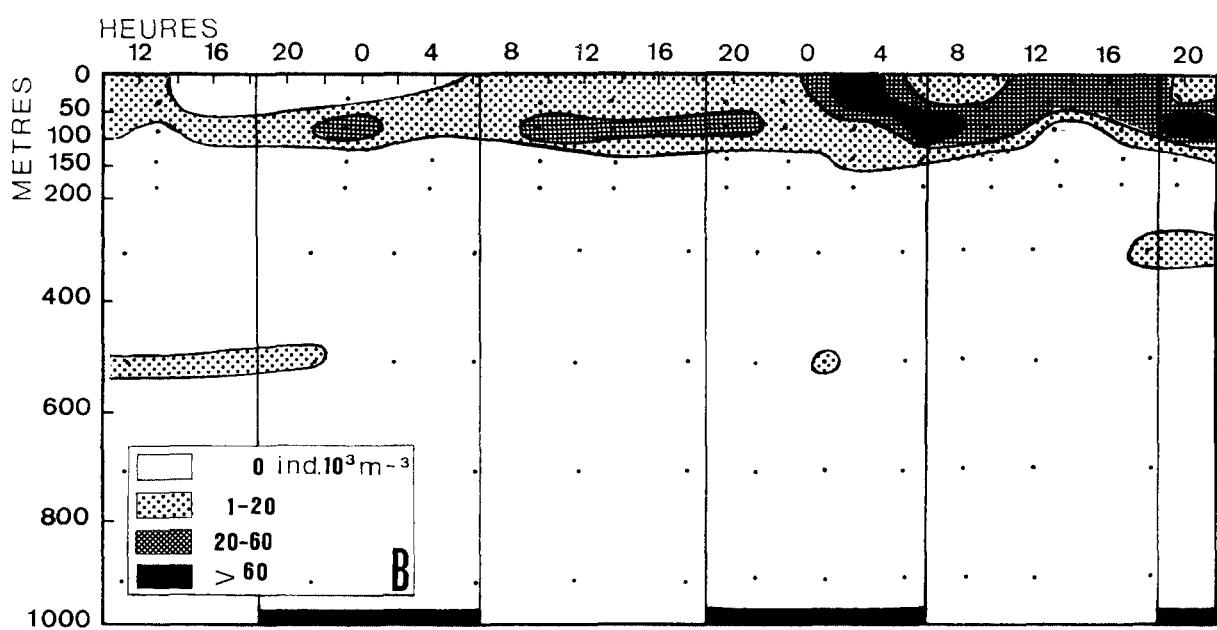
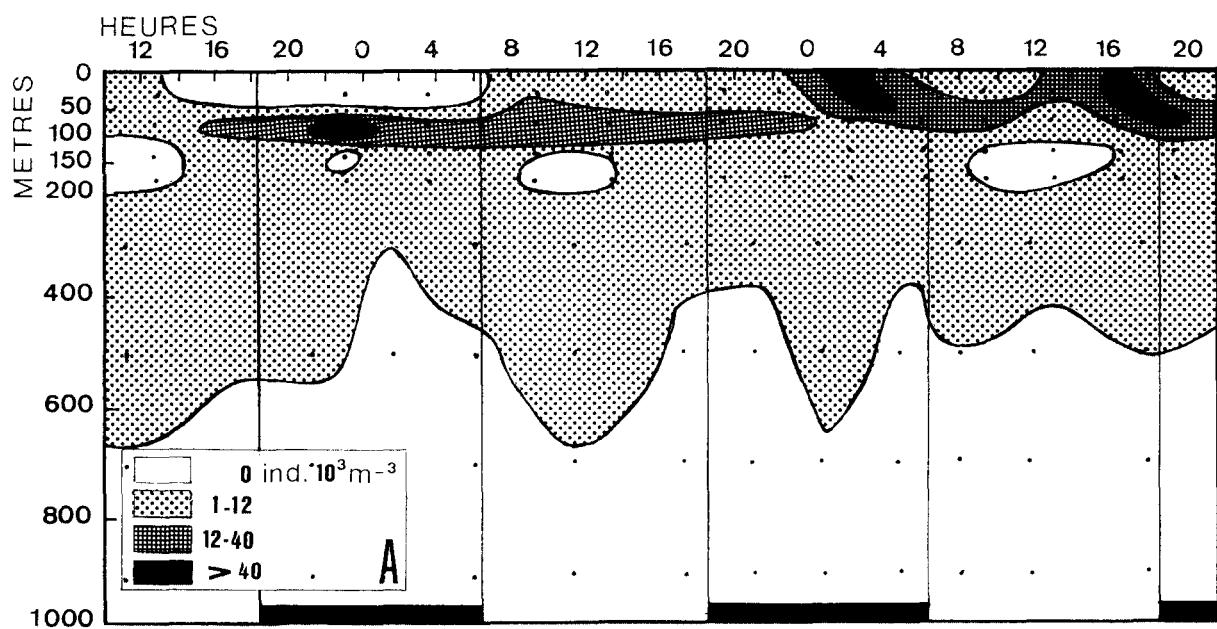


Figure 2. Distribution spatio-temporelle d'*Abylopsis tetragona* dans le canyon de Toulon.
A : stade polygastrique, B : eudoxies. Légende : voir Figure 1.

(Figure 2A). Les eudoxies se localisent aussi entre 50 et 100 m (moyenne : 27 ind. 1000 m⁻³) ou bien dans la couche hyponeustonique ; comme pour les formes adultes on constate quelques accumulations en période nocturne mais aussi en phase diurne et certains individus sont recueillis jusqu'à 500 m (Figure 2B). Comme pour l'espèce précédente nos données sont difficiles à interpréter même si l'on peut observer, pour les formes polygastriques, entre les niveaux 150-200 m, quelques minimums en périodes diurnes qui pourraient suggérer une migration nocturne de quelques dizaines de mètres vers le niveau 100-0. Par ailleurs pour les adultes les différences des profondeurs moyennes pondérées entre le jour et la nuit ne sont pas significatives (Tableau 1). Pour les eudoxies les profondeurs moyennes pondérées mettent en évidence une descente non significative durant la période nocturne (Tableau 1). Bigelow et Sears (1937), en Méditerranée, localisent *A. tetragona* à 16-43 m, avec

d'importants essaims d'individus à des profondeurs plus grandes. Moore (1949, 1953) estime la MVN moyenne de cette espèce à 89 m aux Bermudes et entre 70 et 80 m dans le courant de Floride. Le même auteur localise le niveau moyen diurne à 55 m aux Bermudes et à 85-104 m dans le courant de Foride. D'après Musaeva (1976) la MVN moyenne de cette espèce se situerait entre 3 et 61,5 m suivant différentes régions de l'océan Indien. Pour Palma (1985) les eudoxies d'*A. tetragona* ne présenteraient pas de migration nycthémérale. Pour Andersen *et al.* (1992) cette espèce effectuerait une importante migration passant de 430 m le jour à 60 m durant la nuit.

Lensia conoidea : espèce trouvée essentiellement en profondeur, entre 600 et 1000 m avec un faible effectif (moyenne : 1,65 ind. 1000 m⁻³). La plus grande densité se situe entre 800 et 1000 m (moyenne : 5,5 ind. 1000 m⁻³). L'espèce n'est pas récoltée au dessus de 100 m (Figure 3). Nos

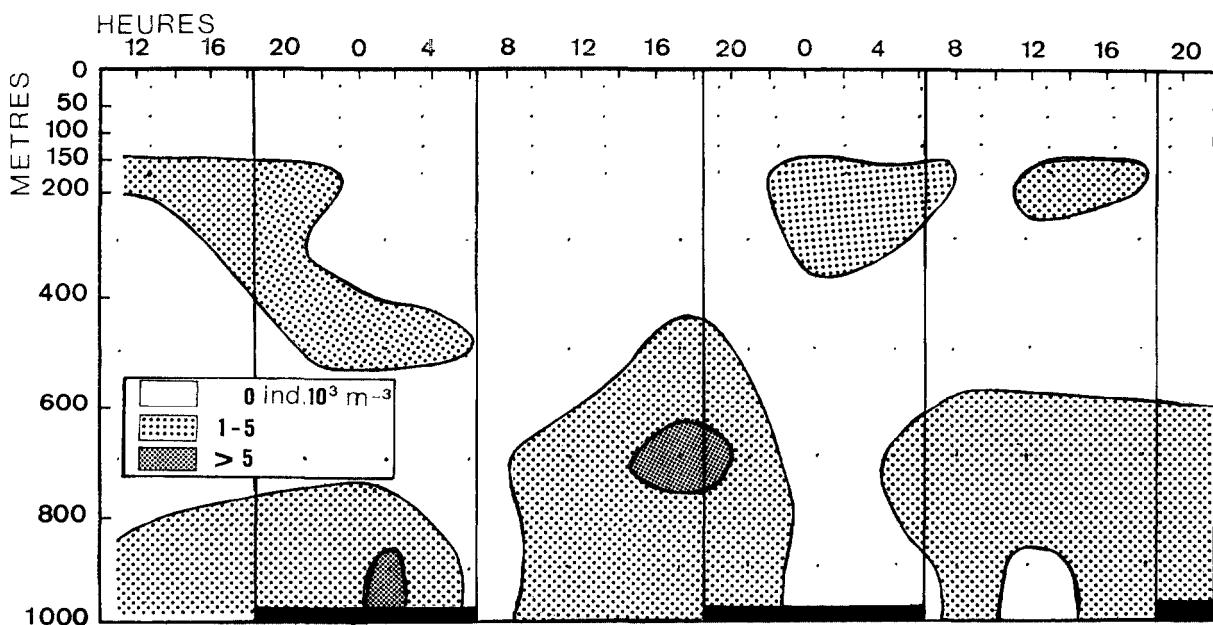


Figure 3. Distribution spatio-temporelle de *Lensia conoidea* (stades polygastrique) dans le canyon de Toulon.
Légende : voir Figure 1.

données ne semblent pas suffisantes pour établir la présence ou l'absence de mouvements nycthéméraux. Pour Casanova (1980), *L. conoidea* ne manifeste pas de migration évidente. Par contre Pugh 1984 en Atlantique N-E met nettement en évidence une migration verticale nycthémérale de cette espèce dans les 100 premiers mètres. La migration verticale de *L. conoidea* est aussi mise en évidence par Palma (1985), bien qu'elle soit de faible amplitude. Pour Andersen *et al.* (1992) *L. conoidea* aurait, durant le jour, une distribution bimodale avec un maximum entre 0 et 75 m et un autre plus profond entre 250 et 350 m. Durant la nuit la plupart des individus seraient retrouvés entre 75 et 150 m. Bigelow et Sears (1937) suggèrent que cette espèce puisse présenter en Mer Méditerranée une migration verticale saisonnière. Nos prélevements, sur les deux sites, sembleraient conforter cette hypothèse.

Bassia bassensis : espèce recueillie essentiellement en surface (0-50 m) avec une faible densité : 0,43 ind. 1000 m⁻³ et un maximum de 1,5 ind. 1000 m⁻³. Les eudoxies ne se rencontrent uniquement que dans la couche 0-50 m avec une densité plus importante que les adultes (moyenne : 1,4 ind. 1000 m⁻³, maximum 6 ind. 1000 m⁻³). Apparemment sans migration verticale cette espèce resterait cantonnée aux couches superficielles. Roe (1974), en Atlantique, estime que *B. bassensis* ne migre pas mais constate toutefois que les prélevements de ses échantillons ont été effectués bien en dessous du niveau moyen maximal de cette espèce. En Atlantique Moore (1949, 1953) estime le niveau moyen de cette espèce entre une dizaine et une soixantaine de mètres durant la journée. Dans le courant de Floride il note une migration d'une trentaine de mètres ainsi qu'une corrélation entre le niveau diurne et l'isotherme de 15°C. Par contre aux Bermudes il ne constate pas de migration. Dans l'océan Indien Musaeva (1976) ne note pas de différence sensible entre les niveaux diurnes et nocturnes. En Atlantique N.E. Casanova (1980)

donne une répartition bathymétrique localisée aux 100 premiers mètres et ne met pas de migration nycthémérale en évidence pour cette espèce.

Les autres espèces sont beaucoup moins représentées que les espèces précédentes, il s'agit de : *Eudoxoides spiralis* (Bigelow, 1911), un individu trouvé entre 50 et 100 m à 20 h. *Sulculeolaria guardivalvis* Blainville, 1834, un nectophore recueilli entre 50 et 0 m à 9 h. *Clausophyes ovata* (formes jeunes, voir Patriti, 1969 et Margulis, 1988) Keferstein et Ehlers, 1860, espèce bathy- ou mesopélagique qui n'est trouvée qu'en dessous de 400 m avec un maximum de 2,2 ind./1000 m⁻³. *Hippopodius hippopus* (Forskal, 1776), plusieurs nectophores recueillis entre 0 et 100 m durant la journée. Plusieurs *Physonectes* (Agalmidae indéterminés) ont aussi été recueillis. Ils se localisent préférentiellement dans les 200 premiers mètres où ils paraissent s'accumuler durant les périodes nocturnes.

En Atlantique un nombre d'espèces plus élevé a été recensé, il est vrai durant une période plus favorable (printemps) ; cependant, seule, la distribution de 7 espèces a pu être décrite : *Lensia conoidea* (Keferstein et Ehlers, 1860), *Muggiae kochi* (Will, 1844), *Lensia multicristata* (Moser, 1925), *Dimophyes arctica* (Chun, *Chuniphyes multidentata* Lens et Van Riemsdijk, 1908, 1897), *Muggiae atlantica* Cunningham, 1892, *Clausophyes moserae* (Margulis, 1988).

Lensia conoidea : très abondante cette espèce eurybathe est présente depuis 1600 m jusqu'en surface. Sa densité est maximale au niveau moyen de 100 m où elle se maintient durant tout le cycle nycthéméral (moyenne : 1699 ind. 1000 m⁻³, maximum : 3466 ind. 1000 m⁻³). Encore relativement abondante à 200 m la densité de ses effectifs diminue très rapidement en surface et dans la couche neustonique. Au niveau de 1400 m, durant le milieu de la dernière phase diurne, on peut remarquer un important effectif, isolé,

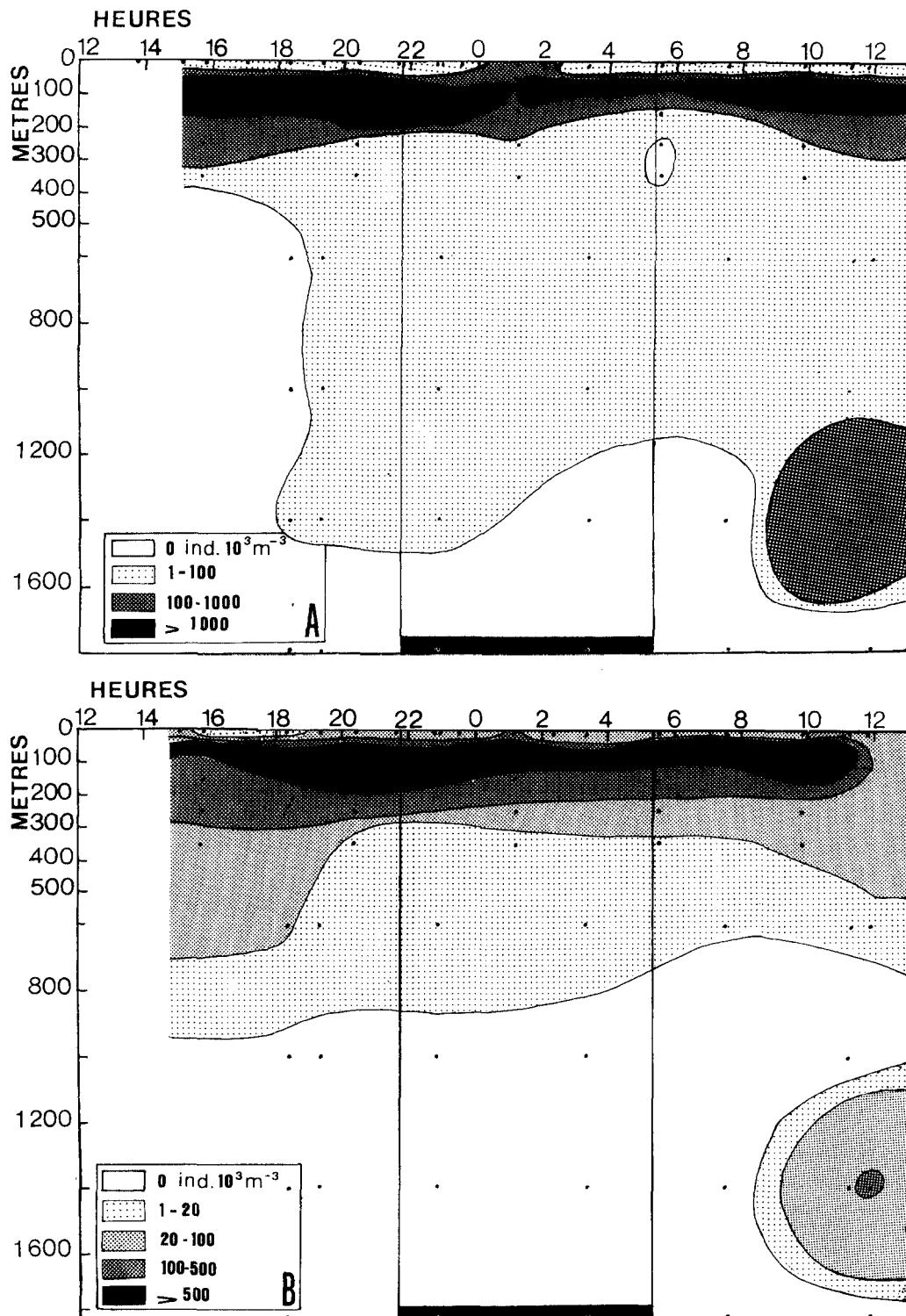


Figure 4. Distribution spatio-temporelle de *Lensia conoidea* dans le canyon du Cap-Ferret.
A : stades polygastriques, B : eudoxies, Légende : voir Figure 1.

(Figure 4A) se retrouvant aussi chez les eudoxies qui présentent à peu près la même distribution avec une moyenne de 1990 ind. 1000 m³ et un maximum de 2990 ind. 1000 m³ entre 50 et 150 m. (Figure 4B). L'important noyau d'individus retrouvés à 1400 m peut suggérer une migration verticale nycthémérale d'une partie de la population. En effet une importante fraction n'ayant pas été explorée durant les premières heures de la partie diurne du cycle nous pouvons établir un cycle entier par productibilité de nos données sur un demi cycle. Ainsi, au moins une fraction de la population de *L. conoidea* effectuerait une MVN de 1600-1200 m le jour jusqu'à 250-50 m la nuit, soit à peu près 1300 m. Cependant une importante partie de la population resterait confinée durant la journée dans la couche 250-50. Pour les formes adultes les profondeurs moyennes pondérées calculées sont de 140 m le jour et 94 m la nuit soit une différence de 46 m (non significatif, Tableau 1). Cette différence est affectée par l'importante quantité d'individus présents dans les couches superficielles, et ne peut représenter qu'une moyenne non représentative des migrations réelles des individus. En ce qui concerne les eudoxies les niveaux moyens pondérés sont du même ordre (Tableau 1) et les remarques concernant les adultes peuvent aussi s'appliquer aux stades monogastriques. Nos données montrent que *L. conoidea* est abondante en Atlantique aux alentours de 100 m, par contre, en Méditerranée elle se localise plus profondément (600-800 m), mais en abondance moindre. Cette différence de distribution, dont l'origine est peut être saisonnière, a aussi été notée dans le golfe de Marseille (Patriti, 1964) où cette espèce n'est récoltée en surface qu'au printemps ou durant les périodes chaudes quand certains vents dominants de N.N.W. créent des courants compensateurs qui ramènent des eaux profondes plus froides en surface. Sur la côte catalane Gili *et al.*, 1987 constatent la même distribution. En Atlantique cette espèce a aussi une répartition profonde

(infra-à bathypélagique) en été et en automne (Patriti, 1965 a et b, 1966). L'optimum préférentiel de température (aux alentours de 12-13°C) de *L. conoidea* semblerait régir sa distribution. Par contre la salinité (Figure 9), très différente (intervalle de 4‰) en Atlantique et en Méditerranée, aux niveaux où cette espèce manifeste sa présence, semble avoir moins d'influence. Nous avons vu, à propos de cette espèce, commune au site méditerranéen, quelles étaient selon les auteurs ses variations bathymétriques nycthémérales. Selon les auteurs récents il est possible que cette espèce manifeste une migration verticale. Les prélèvements méditerranéens ne confortent pas ces observations. Il semblerait cependant que la distribution, indépendamment des alternances jours-nuits, présente une répartition bimodale, certains individus étant recueillis aux alentours de 100-300 m d'autres plus profondément, entre 600 et 1000 m. Cette structure bimodale a déjà été mise en évidence par différents auteurs chez plusieurs espèces (Andersen *et al.*, 1992, pour *L. conoidea* ; Pugh, 1984 pour *L. multicristata*). Compte tenu de la présence au niveau moyen de 1400 m de nombreux individus, aussi bien des stades polygastriques que des stades eudoxies, les prélèvements atlantiques pourraient témoigner d'une manifestation de migration nycthémérale d'au moins une partie de la population bien que la répartition au niveau 100-300 soit très homogène durant tout le cycle nycthéméral.

Muggiaea kochi : beaucoup plus abondante que *M. atlantica* dans les 100 premiers mètres (moyenne : 516 ind. 1000 m³, maximum 2079 ind. 1000 m³) mais n'est, par contre, récoltée que durant la journée avec une distribution très localisée (Figure 5A). Bien qu'il soit difficile de savoir où se tient cette espèce durant la période nocturne il n'est pas possible de retrouver une migration en relation avec le cycle nycthéméral. Palma (1985), en Méditerranée N-W, constate que *M. kochi* présente de 0 à 150 m n'effectue pas de migration verticale.

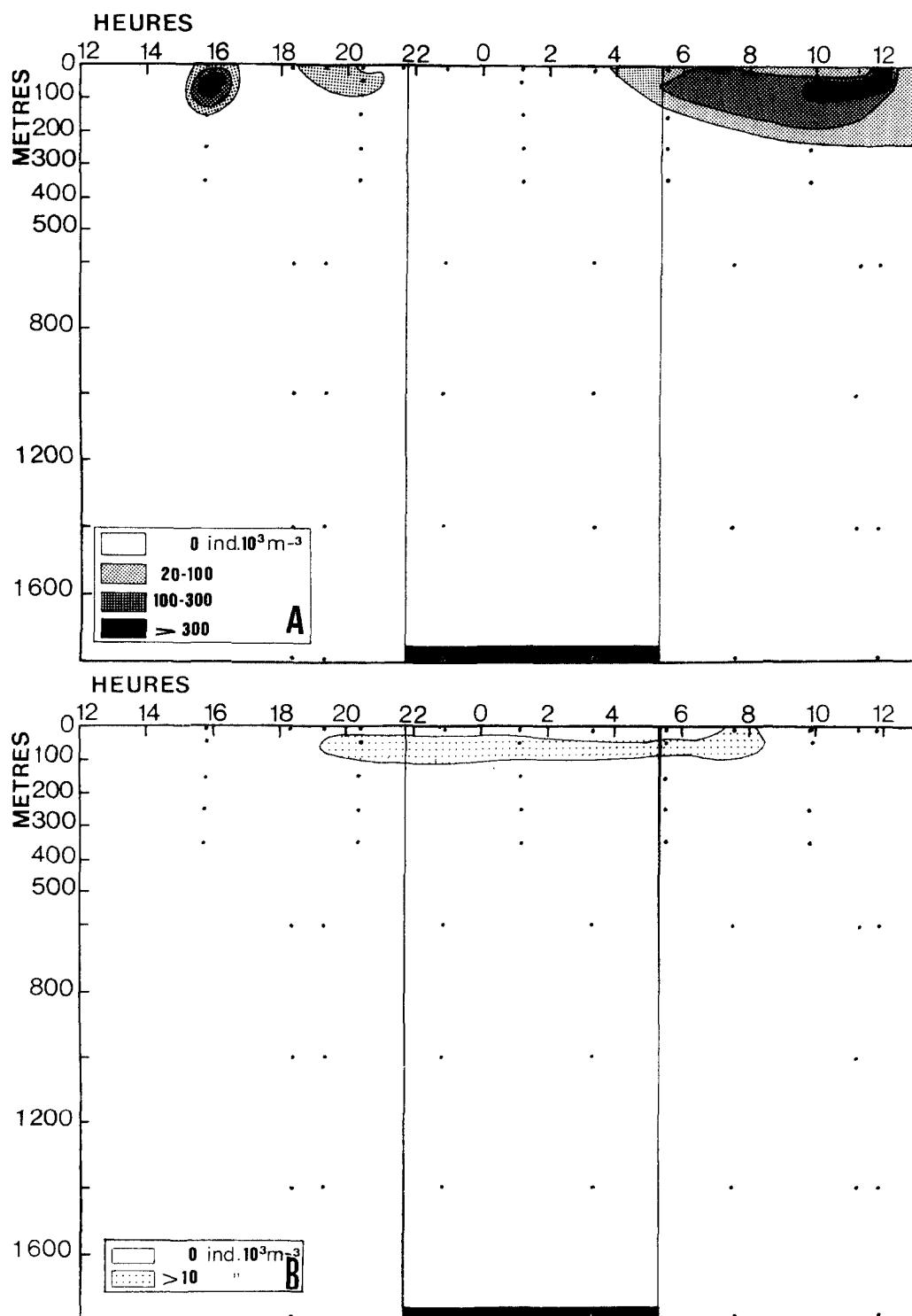


Figure 5. A : Distribution spatio-temporelle de *Muggiae atlantica* (stades polygastrique) dans le canyon du Cap-Ferret. B : Distribution spatio-temporelle de *Muggiae kochi* (stades polygastrique) dans le canyon du Cap-Ferret. Légende : voir Figure 1.

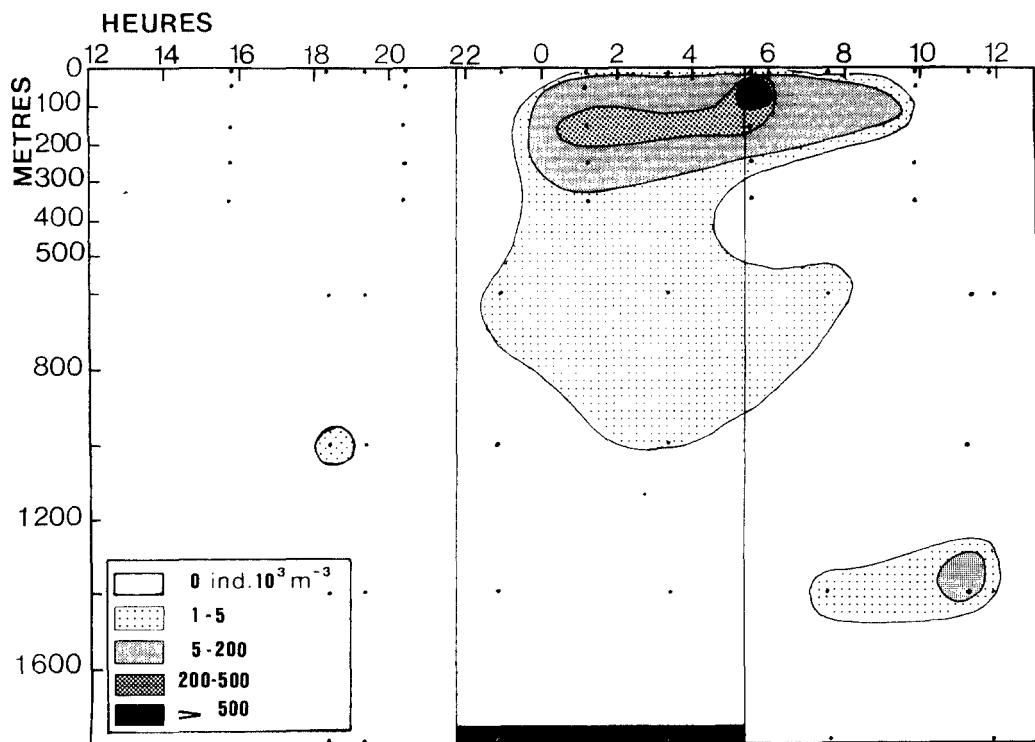


Figure 6. Distribution spatio-temporelle de *Lensia multicristata* (stades polygastrique) dans le canyon du Cap-Ferret. Légende : voir Figure 1.

Lensia multicristata : espèce récoltée de 1400 m jusqu'en surface (optimum entre 50 et 250 m). Elle se localise, la nuit et le matin du deuxième jour, au niveau moyen de 100-150 m avec une moyenne de 176 ind. 1000 m³ et un maximum 790 ind. 1000 m³). Comme pour *L. conoidea* on retrouve des essaims à 1000 m durant la fin de la première phase diurne et à 1400 m durant le milieu de la deuxième journée (Figure 6). Compte tenu de cela cette espèce paraît effectuer une migration verticale vers les couches de surface durant la période nocturne. Les profondeurs moyennes pondérées calculées accusent, en effet, une différence de 1184 m (Tableau 1) entre le jour et la nuit (1338 m le jour, 154 m la nuit) qui s'avère significative (Tableau 1). Pugh (1974) constate que cette espèce a une très large distribution bathymétrique avec un

maximum diurne aux alentours de 300 m. Cependant il ne met pas en évidence de migration verticale nocturne vers les couches superficielles. Par contre, en 1984, toujours en Atlantique N-E, ce même auteur note une MVN de *L. multicristata* vers la couche de 250 m, bien qu'une autre série de prélèvements "Miniseries", ne semble pas confirmer cette migration ; par ailleurs il s'avère que la distribution de *L. multicristata* est bimodale, l'effectif se différenciant en deux groupes, l'un au niveau de 300 m, l'autre à celui de 700 m. Roe (1974) et Casanova (1980), à peu près sur le même site, ne mettent pas en évidence de migration chez cette espèce.

Dimophyes arctica : cette espèce est récoltée depuis 1400 m jusqu'en surface ; son niveau moyen semble se stabiliser entre 50 et 250 m avec une moyenne de 73 ind. 1000 m³ et un

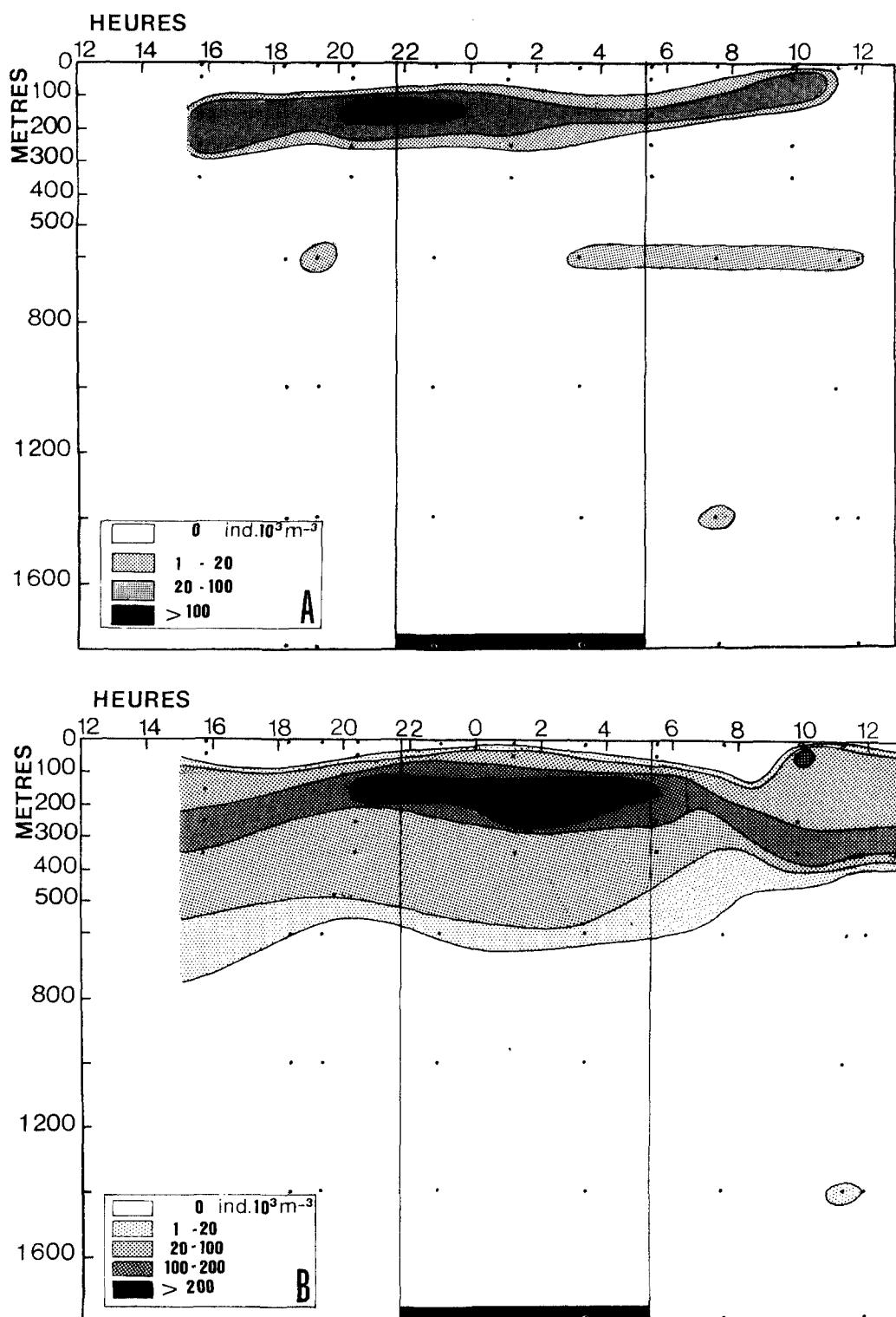


Figure 7. Distribution spatio-temporelle de *Dimophyes arctica* dans le canyon du Cap-Ferret. A : stades polygastriques, B : eudoxies. Légende : voir Figure 1.

maximum de 167 ind. 1000 m³ (Figure 7A). Les eudoxies (moyenne : 196 ind. 1000 m³), plus abondantes (maximum 296 ind. 1000 m³), se localisent au même niveau où la température est de l'ordre de 11,5 à 12°C (Figure 7B). Nos résultats laissent apparaître, dans la couche 100-200, une concentration des adultes au coucher du soleil, ainsi que quelques faibles concentrations diurnes ponctuelles entre 600 et 1400 m mais ne permettent pas de définir précisément une migration verticale même si la comparaison des profondeurs moyennes pondérées laisse apparaître une différence négative de 51 m non significative. Pour les eudoxies chez qui une concentration dans la couche 100-300 apparaît durant la totalité de la nuit l'infléchissement des isolignes, durant les phases diurnes, pourrait évoquer une migration nycthémérale (Figure 7B). Les profondeurs moyennes pondérées laissent en effet apparaître une MVN moyenne de 48 m mais non significative (Tableau 1). C'est une espèce eurybathe (Margulis, 1984) dont les maximums d'individus sont localisés aux alentours de 200-300 m (Totton 1954, Pugh, 1974). Elle est très répandue sauf en Méditerranée où elle est complètement absente. Par ailleurs il ne semble pas, d'après différents auteurs, que la MVN de *D. arctica* ait pu être mise en évidence (Pugh, 1974 ; Roe, 1974 ; Casanova, 1980, Piatowski, 1985).

Chuniphyes multidentata : espèce dont la localisation semble homogène durant le cycle et qui s'étend de 800 à 250 m. La moyenne est de 14,2 ind. 1000 m³ et le maximum d'individus de 29 ind. 1000 m³ (Figure 8A). Les PMP calculées donnent 479 le jour et 420 m la nuit soit une MVN de 59 m, mais cette différence n'est pas significative (Tableau 1). Les eudoxies, beaucoup plus abondantes (moyenne : 312 ind. 1000 m³, maximum : 576 ind. 1000 m³) ont la même répartition que les formes adultes (Figure 8B) et présentent une légère différence (~6 m) entre les niveaux diurne et nocturne (Tableau 1). C'est une espèce profonde, encore que les formes

jeunes puissent se rencontrer dans les couches superficielles (Casanova 1977, 1980), eurybathe (Margulis 1984), commune dans les trois océans mais rare en Méditerranée. Pour le moment aucun argument ne permet d'affirmer que cette espèce effectue des migrations verticales.

Muggiaea atlantica : cette espèce est bien localisée entre 100 m et la surface avec un nombre d'individus faible (moyenne 12,2 ind. 1000 m³, maximum 28 ind. 1000 m³). La couche neustonique paraît être évitée. Elle n'est recueillie que durant la soirée, la nuit et le matin tôt (Figure 5B). Nos données paraissent insuffisantes pour établir une variation nycthémérale dans la distribution de *M. atlantica*. C'est une espèce de nature néritique et épipélagique qui est rarement recueillie en même temps que *M. kochi*. Curieusement sur notre station atlantique les deux espèces alternent entre le jour et la nuit. La distribution allopatrice de ces deux espèces de *Muggiaea* a été mise en évidence depuis longtemps, l'exemple le plus démonstratif nous étant donné par Russell (1934) dans la Manche. En Méditerranée sur la côte N-E de l'Espagne *M. atlantica* et *M. kochi* alternent dans le temps au cours des saisons : *M. atlantica* en mai-juin, *M. kochi* en septembre-octobre (Gili *et al.*, 1987).

Clausophyes moserae : cette espèce a jusqu'à présent été désignée sous le nom de *C. ovata* Keferstein et Ehlers, 1860. Selon les travaux de Margulis, 1988 puis ceux de Pugh et Pagès, 1993 il semble qu'il faille actuellement utiliser le nom spécifique de *moserae*. Les formes adultes de cette espèce, localisées entre 600 et 1800 m, présentent un effectif assez faible (moyenne : 7 ind. 1000 m³ au niveau moyen de 1000 m (maximum : 13 ind. 1000 m³)). Les eudoxies ont été trouvées en très faible quantité (1 ind. 1000 m³) entre 600 et 1000 m. Nos données sont insuffisantes pour déterminer si cette espèce effectue des migrations verticales. En effet les profondeurs moyennes pondérées calculées donnent 927 m pour le jour et 793 m pour la nuit soit une MVN moyenne de 134 m

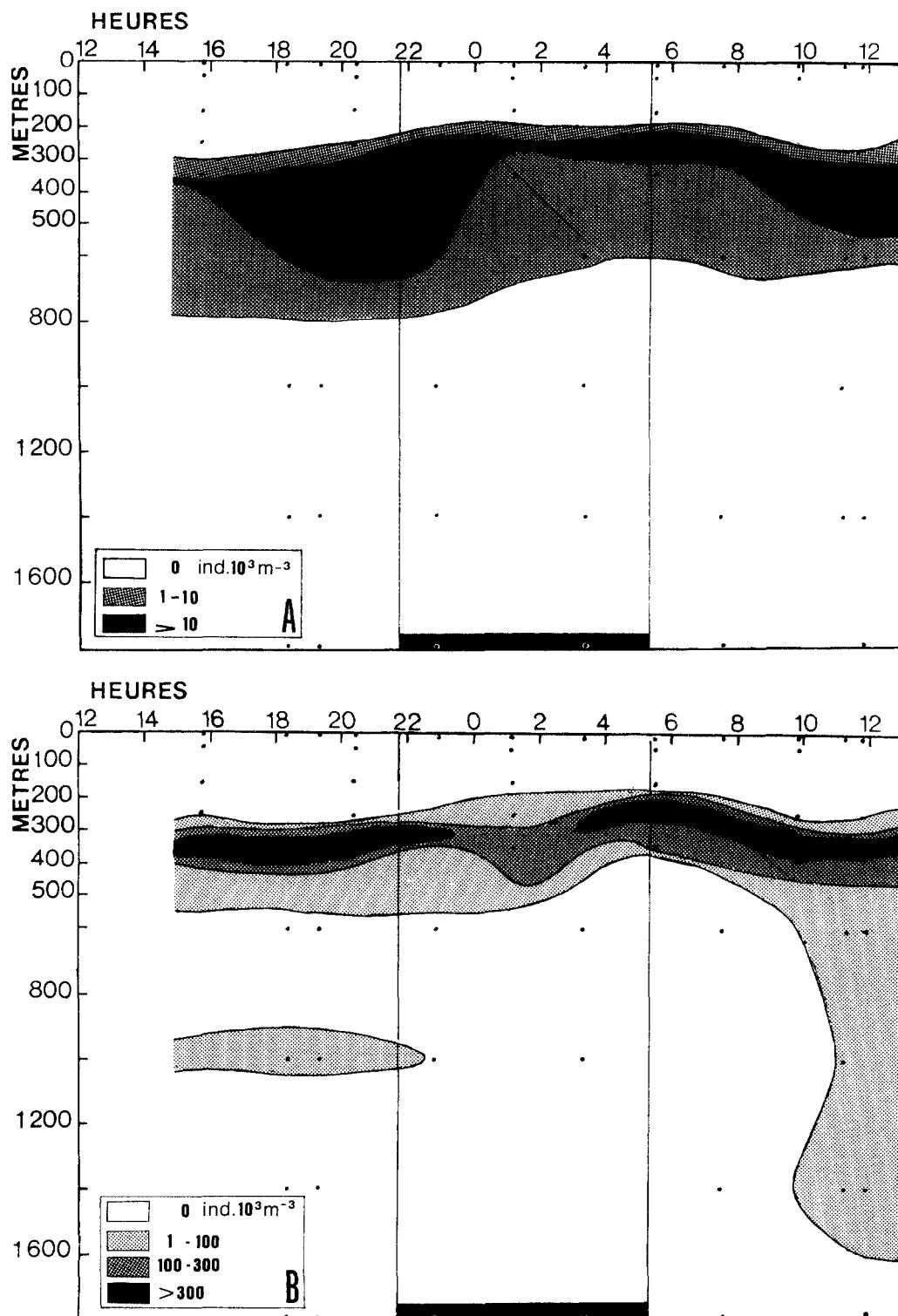


Figure 8. Distribution spatio-temporelle de *Chuniphyes multidentata* dans le canyon du Cap-Ferret.
A : stades polygastriques, B : eudoxies. Légende : voir Figure 1.

(Tableau 1). Le manque de significativité ne nous permet cependant pas de conclure positivement. Selon la plupart des auteurs la distribution bathymétrique de cette espèce est bien localisée entre les profondeurs de 400 et 1200 m, cependant quelques récoltes jusqu'à 3000 m et en surface (Totton, 1954) en font une espèce relativement eurybathe (Margulis, 1984). D'après Pugh (1974, 1984) *C. moserae* ne semble pas effectuer de migration nycthémérale.

Les autres familles ou espèces déterminées, trop rares pour faire l'objet d'une description précise, sont représentées par : *Heteropyramis maculata* Moser, 1925, un seul exemplaire recueilli à la profondeur moyenne de 600 m, *Lensia achilles* Totton, 1941, qui semble avoir une distribution plutôt profonde (600-1400), *Lensia lelouvetae* Totton, 1941 essentiellement retrouvée entre 600 et 1400 m, *Lensia hostile* Totton, 1941 quelques exemplaires recueillis entre 600 et 1400 m, *Lensia metvori* (Leloup, 1934) espèce eurybathe entre 100 et 1000 m, niveau

moyen préférentiel à 100 m, *Lensia hunter* Totton, 1941 retrouvée entre 350 et 1000 m, préférentiellement à 350 m. Par ailleurs quelques nectophores adultes et larvaires ainsi que des eudoxies de Prayidae (*Rosacea* spp. *Nectopyramis* spp.) ont aussi été recueillis. L'ensemble de cette famille semble se localiser entre 250 et 350 m ; cependant quelques exemplaires sont recueillis plus profondément jusqu'à 1400 m. Des Hippopodidae (*Vogtia serrata*, *V. glabra*, *V. spinosa* et *V. pentacantha*) ont aussi été récoltés aux niveaux moyens de 300-600 m. Pour les physonectes 16 nectophores de *Bargmania elongata* Totton ont été recueillis entre 300 et 400 m.

Conclusions

Compte tenu des saisons durant lesquelles les prélèvements ont été effectués la faune atlantique est plus riche que la faune méditerranéenne mais la comparaison des distributions des siphonophores

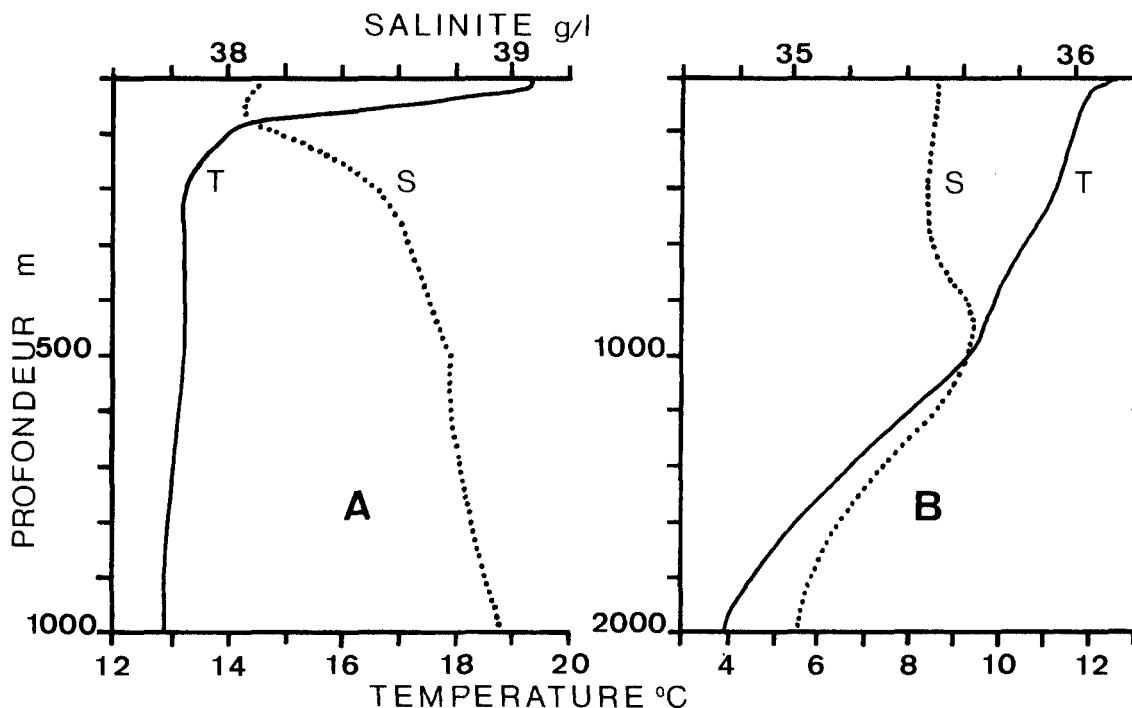


Figure 9. Température (T : trait continu) et Salinité (S : trait pointillé) dans les canyons de Toulon (A) et du Cap-Ferret (B).

atlantiques et méditerranéens ne peut être entreprise car seule l'espèce *L. conoidea* est commune aux deux séries de prélèvements et quelques remarques concernant sa distribution sont données plus haut. Nous remarquerons par ailleurs que ce sont les formes jeunes de *Clausophyes ovata* (Patriiti, 1969 ; Margulitis, 1988) qui ont été retrouvées sur la station méditerranéenne alors qu'en Atlantique ce sont les adultes d'une forme très proche qui ont été recueillies : *C. moserae* (voir Pugh et Pagès, 1993).

Les distributions que nous avons établies, en Atlantique comme en Méditerranée, mettent difficilement en évidence certains migrations verticales nycthémérales des siphonophores (une seule des différences établies entre les niveaux diurne et nocturne est significative : celle de *Lensia multicristata*, Tableau 1). Les conclusions obtenues par ailleurs d'après les auteurs récents qui mettent en lumière, et de façon assez précise, les migrations de plusieurs siphonophores, nous incitent à une certaine prudence. En admettant, à priori, que les migrations des siphonophores soient effectives, deux causes générales pourraient expliquer que certaines de nos données les révèlent mal : 1° les conditions de milieu, 2° les méthodes de prélèvement.

Il est possible que certaines conditions de milieu aient pu, soit interdire la migration des siphonophores étudiés, soit en réduire l'amplitude. Il semble que la température puisse jouer un certain rôle dans les migrations verticales du fait même que plusieurs espèces ont une distribution bathymétrique différente en période chaude et en période froide (Gili *et al.*, 1987) et qu'il est possible qu'il existe une migration en relation avec les variations saisonnières (Bigelow et Sears, 1937). D'autre part Moore (1949, 1953) constate dans le courant de Floride et aux Bermudes que les niveaux moyens diurnes de *Chelophyes appendiculata*, de *Bassia bassensis* ainsi que celui d'*Abylopsis tetragona* sont significativement corrélés avec les variations de l'isotherme 15°C. L'importante thermocline constatée à la

station méditerranéenne (Figure 9) semble pouvoir être un facteur limitant important. Ainsi sur la station méditerranéenne on constate que la majorité de l'effectif de *C. appendiculata* se retrouve, effectivement, aussi bien de jour que de nuit, au dessous de l'isotherme des 15°C qui se situe aux alentours de 75 m. La profondeur de l'effectif moyen se situant entre 170 et 180 m où la température est de l'ordre de 13 à 13,5°C. Par ailleurs on retrouve plusieurs concentrations importantes d'individus aux niveaux de 200-400 m où la température est de 13°C. Cependant, en ce qui concerne *A. tetragona*, la majorité de l'effectif se situe au niveau des 15°C dans la première partie du cycle et nettement au dessus dans la seconde partie. Pour les eudoxies de cette espèce la distribution est identique. Par ailleurs il faut remarquer que cette thermocline n'a pas empêché la migration de certains crustacés sensibles à ce facteur (Macquart-Moulin, 1993) et que sur la station atlantique le gradient thermique était assez faible. Il en est de même pour l'irradiance lunaire qui est, elle aussi, susceptible de modifier, d'interrompre ou d'interdire les migrations. En effet Moore (1949) et Moore *et al.* (1953) ont pu montrer que la migration des siphonophores était corrélée avec l'intensité lumineuse et que l'abondance superficielle nocturne était corrélée avec les phases de la lune. Comme pour les conditions thermiques mentionnées précédemment, lors des prélèvements sur la station méditerranéenne, l'irradiance nocturne a pu entraver la migration des siphonophores mais cette raison ne peut pas être évoquée pour la station atlantique où la lune était absente. Enfin les régions du talus continental où ont été effectués les prélèvements sont sujettes à de nombreuses perturbations par les mouvements horizontaux des masses d'eau qui peuvent altérer la distribution des organismes pélagiques et ainsi masquer leurs mouvements verticaux. Vérifiée, une telle altération des migrations pourrait apporter une démonstration de l'influence des biotransferts advectifs horizontaux.

La deuxième cause, qui a pu masquer les

migrations, réside dans les méthodes employées. En effet, la mise en évidence des migrations suppose d'abord que l'ensemble de la couche d'eau parcourue par l'organisme migrant soit explorée en totalité. Les migrations rapides, peuvent ne pas être mises en évidence pour peu que l'intervalle temps séparant les prélèvements soit trop important. Il en est de même pour les migrations d'amplitude peu étendue dont la mise en évidence suppose un échantillonnage d'autant plus précis dans l'espace que l'amplitude est faible. Une difficulté supplémentaire réside dans la distribution en essaim du plancton qui exigerait des prélèvements beaucoup plus longs de façon à éliminer les effets de cette distribution spatiale, mais qui, par ailleurs, nuiraient à l'interprétation des résultats en masquant les mouvements migratoires rapides. En fait les migrations décelées ou supposées chez les siphonophores seraient en majorité du genre lent, sinusoïdal, et continu (Pugh, 1974, 1977 ; Mackie *et al.*, 1987), or c'est ce type de migration dont la mise en évidence est plutôt favorisée par la méthode de prélèvement employée ici.

Si plusieurs espèces de siphonophores effectuent des migrations nycthémérales, même si certaines ne sont que de faible amplitude, nous pouvons envisager la participation des siphonophores aux biotransferts advectifs en fonction de leur comportement migratoire. Si certains siphonophores parcourrent, lors de leurs migrations verticales, des hauteurs d'eaux qui paraissent faibles (une dizaine de mètres), Musaeva (1976), plusieurs autres sont capables, par contre, de parcourir des distances de l'ordre, en général, de 200 m. Les transferts horizontaux seraient susceptibles de concerner les populations de siphonophores, quant à leur dépôt sur la marge continentale en tant que matière organique, encore que leur faible densité, comparée à celle des crustacés, ne doit pas favoriser une sédimentation passive sur le fond dans le cas d'organismes affaiblis ou morts. Ainsi, les espèces superficielles, comme *M. atlantica*, *M. kochi*, et *B. bassensis*, si elles

n'effectuent pas de migration verticale et n'étant pas retrouvées, ou très rarement, en dessous de 200 m, ne sembleraient pas devoir participer spécifiquement à l'enrichissement en matière organique des marges. Par contre toutes les autres espèces (*Chelophyes appendiculata*, *Abylopsis tetragona*, *Lensia conoidea* pour la mer Méditerranée, *Lensia multicristata*, *Lensia conoidea*, *Chuniphyes multidentata*, *Dimophyes arctica* et *Clausophyes moserae* pour l'océan Atlantique), dont la profondeur moyenne se situe en dessous de 100 m, ou qui effectuent des migrations verticales, peuvent intéresser les transferts horizontaux aux niveaux intermédiaires ou superficiels, s'accumuler sur la marge continentale ou bien être piégées dans les canyons côtiers comme ceux qui concernent notre étude ou celui de la Jolla (Koslow et Ota, 1981). Par ailleurs, il semble que la plupart des siphonophores, même de petite taille, de part la disposition de leurs filaments pécheurs, puissent prospecter un volume d'eau beaucoup plus important que ne le laisse supposer leur taille et ainsi capturer de très nombreuses proies. Ainsi, compte tenu de leurs capacités prédatrices, les siphonophores, malgré leurs effectifs réduits par rapport aux autres carnivores, auraient un impact très important dans la chaîne alimentaire (Biggs, 1976). D'autre part, de nombreux siphonophores sont capables de capturer et d'ingérer des proies de taille importante comme mysidacés, petits poissons, ou euphausiacés (Biggs, 1977 ; Purcell, 1980). Conjugué avec des quantités d'individus importantes l'efficacité de la capacité prédatrice des siphonophores leur permet de participer de façon conséquente, aux modifications de la biomasse globale, et d'intervenir au niveau de la chaîne trophique, avec un rendement très important. Ainsi, dans le golfe du Maine, Rogers *et al.* (1978) ont pu noter, par observation directe, des concentrations considérables du siphonophore physonecte *Nanomia cara* (jusqu'à 7 colonies au m⁻³). De telles concentrations de siphonophores, ainsi que celles d'autres organismes gélatineux

(salpes, cténophores ou méduses), peuvent prendre part, plus ou moins directement, à l'altération des stocks ichthyoplanctoniques : (Fraser, 1962 ; Zelikman, 1969 ; Biggs, 1976). C'est ainsi que Lough (1976) suggère une possible intervention des siphonophores sur les fluctuations de densité et sur la distribution des populations des larves de deux espèces de harengs en Atlantique.

Outre le rôle passif, relatif à leur comportement migratoire ou à leur niveau préférentiel, il nous faudra donc retenir, par ailleurs, le rôle actif que les siphonophores sont susceptibles de tenir en tant que prédateurs pouvant altérer l'équilibre trophique de certaines populations pélagiques. Ainsi, dans l'hypothèse de biotransferts advectifs enrichissant le talus et le plateau continental, les siphonophores, comme d'autres organismes, peuvent présenter une importance relative compte tenu de leurs migrations, surtout si l'on tient compte de leurs grandes capacités prédatrices, favorisées parfois par des concentrations importantes, accentuant de façon très significative la modification du milieu pélagique concerné par les biotransferts.

Références

- Andersen V. and Sardou J., 1992. The diel migrations and micronekton in the Northwestern Mediterranean Sea. 1. Euphausiids, mysids, decapods and fishes. *J. Plankton Res.*, 14(8): 1129-1154.
- Andersen V., Sardou J. and Nival P., 1992. The diel migrations and micronekton in the Northwestern Mediterranean Sea. 2. Siphonophores, hydromedusae and pyrosomids. *J. Plankton Res.*, 14(8): 1155-1169.
- Baker A. de C., Clarke M.R. and Harris M., 1973. The N.I.O. combination net(RMT 1 + 8) and futher developments of rectangular midwater trawls. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 53: 167-184.
- Barham E.G., 1963. Siphonophores and the deep scattering layer. *Science*, 140: 8826-8828.
- Bigelow H.B. & Sears M., 1937. Siphonophorae. *Rep. Danish Oceanogr. Exp. 1908-10 to the Mediterranean and adj. seas II* (Biol), 2: 1-144.
- Biggs D.C., 1976. Nutritional ecology of *Agalma okeni* and other siphonophores from the epipelagic western North Atlantic Ocean. Ph.D. Thesis, WHOI-MIT Jt. Program Biol. Oceanogr., 1-141.
- Biggs D.C., 1977. Field Studie of Fishing, Feeding, and Digestion in Siphonophores. *Mar. Behav. Physiol.*, 4: 261-274.
- Blanc-Vernet L. et Lecampion J., 1990. Résultats préliminaires sur les foraminifères benthiques recueillis par pièges à particules dans le canyon de Toulon (programme Ecomarge). *Rapp. P.-v. Réun. Comm. int. Explor. scient. Mer médit.*, 32(1): 283.
- Bourdillon A., Castelbon C. et Macquart-Moulin C., (1978). Un système d'ouverture-fermeture pour filets à plancton trainés horizontalement ou obliquement et disposés en série. *Ann. Inst. océanogr.*, 50(1): 41-50.
- Casanova J.P., 1977. *La faune pélagique profonde (zooplancton et micronecton) de la Province atlanto-méditerranéenne. Aspects taxonomique, biologique et zoogéographique*. Thèse Doct. Etat, Univ. de Provence, Marseille, 1-455.
- Casanova J.P., 1980. Campagnes du "Meteor" dans l'Atlantique N-E Siphonophores, Méduses et Thécosomes. Distribution verticale et comparaisons faunistiques avec la Méditerranée. "Meteor" Forsch-Ergebn. D,7: 15-32.
- Castelbon C., 1987. *Les migrations nycthémérales du zooplancton. Déterminisme expérimental des réactions locomotrices*. Thèse Doctorat ès Sc. Nat. Aix-Marseille II, 1-250.
- Degiovanni C., Blanc-vernet L., Le Campion J., Poydenot F., Roux M.R. et Weydert P., 1992. Etude des particules en suspension piégées dans le canyon sous-marin de Toulon (France). *C. r. Acad. Sci.*, 316, série 3, 127-132. Paris.
- Foxton P., 1969. Sond Cruise 1965 : biological

- sampling methods and procedures. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 49: 603-620.
- Fraser J.H., 1962. The role of ctenophores and salps in zooplankton production and standing crop. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.*, 153: 121-123.
- Gili J.M., Pages F., Riera T., 1987. Distribucion de las especies mas frecuentes de sifonoforos calicoforos en la zona norte del Mediterraneo occidental. *Inv. Pesq.*, 51: 323-338.
- Koslow J.A. and Ota A., 1881. The ecology of vertical migration in three common zooplankters in the La Jolla bight, April-August 1967. *Biol. Oceanogr.*, 1: 107-134.
- Laval Ph., Braconnat J.C., Carré C., Goy J., Morand P. and Mills C.E., 1989. Small-scale distribution of macroplankton and micronekton in the Ligurian Sea (Mediterranean Sea) as observed from the manned submersible *Cyana*. *J. Plankton Res.*, 11(4): 665-685.
- Lough R.G., 1976. The distribution and abundance, growth and mortality of George Bank-Nantucket Shoals herring larvae during the 1975-76 winter period. *Int. Comm. Northwest Atl. Fish. Res. Doc.*, 76/VI/123, 30pp.
- Mackie, G.O., Pugh P.R. and Purcell J.E., 1987. Siphonophore biology. *Adv. Mar. biol.*, 24: 97-262.
- Macquart-Moulin C., 1992. La migration nocturne de *Eurydice truncata* Norman, 1868 (Isopoda, cirolanidae) au dessus du plateau continental et de la marge. *Crustaceana*, 62(2): 201-213.
- Macquart-Moulin C. et Patriti G., 1993. Canyons sous-marins et advection vers la marge du plancton littoral. *Oceanol. acta.*, 16(2): 179-189.
- Margulis R.Y., 1984. The dependence of vertical distribution of the Siphonophora of the World Ocean on the boundaries of water layers. *Zh. Obshh. Biol.*, 45: 472-479.(en Russe).
- Margulis R.Y., 1988. Revision of the subfamily Clausophyinae (Siphonophora, Diphyidae). *Zool. Zh.*, 67: 1269-1281.(en Russe).
- Moore H.B., 1949. The zooplankton of the upper waters of the Bermuda area of the North Atlantic. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 12(2): 97pp.
- Moore H.B., 1953. Plankton of the Florida current. II. Siphonophora. *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.*, 2: 559-573.
- Moore H.B., Owre H., Jone E.C. and Dow T., 1953. Plankton of the Florida current. III. The control of the vertical distribution of zooplankton in the daytime by light and temperature. *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.*, 3: 83-95.
- Musaeva E.I., 1976. Distribution of siphonophores in the eastern part of the Indian Ocean. *Trud. Inst. Oceanol.*, 105: 171-197.(en Russe).
- Omori M., 1965. A 160 cm Opening-Closing Plankton Net. *Jour. Oceanogr. Soc. Japan.*, 21(5): 212-218.
- Palma S.G., 1985. Migracion nictemeral del macroplancton gelatinoso de la bahia de Villefranche-sur-Mer, Mediterraneo Noroccidental. *Inv. Pesq.*, 49(2): 261-274.
- Patriti G., 1964. Les siphonophores calycophores du golfe de Marseille. *Rec. Trav. St. Mar. End.*, 35: 185-258.
- Patriti G., 1965 a. Contribution à l'étude de Siphonophores Calycophores recueillis dans le golfe de Gascogne, note 1. *Rec. Trav. St. Mar. End.*, 37: 151-160.
- Patriti G., 1965. Contribution à l'étude de Siphonophores Calycophores recueillis dans le golfe de Gascogne, note 2. *Rec. Trav. St. Mar. End.*, 38: 15-31.
- Patriti G., 1966. Contribution à l'étude de Siphonophores Calycophores recueillis dans le golfe de Gascogne, note 3. *Rec. Trav. St. Mar. End.*, 41: 109-116.
- Patriti G., 1969. *Clausophyes massiliiana* sp. n. nouvelle espèce de siphonophore calycophore bathypélagique des eaux Méditerranéennes. *Téthys*, 1: 255-259.
- Piatkowaki U., 1985. Distribution, abundance

- and diurnal migration of macrozooplankton in Antarctic surface waters. *Meeresforsch.*, 30: 264-279.
- Pugh P.R., 1974. The vertical distribution of the siphonophores collected during the Sond Cruise, 1965. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 54: 25-90.
- Pugh P.R., 1977. Some observations on the vertical migration and geographical distribution of siphonophores in the warm waters of the North Atlantic Ocean. In "Proceedings of the Symposium on Warm Water Zooplankton", 362-378.
- Pugh P.R., 1984. The diel migrations and distributions within a mesopelagic community in the North east Atlantic. 7. Siphonophores. *Prog. in Oceanogr.*, 13: 461-489.
- Pugh P.R. et Pagès F., 1993. A new species of *Clausophyes* (Siphonophorae, Clausophyidae), with a redescription of *C. galeata* and *C. moserae*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 73: 595-608.
- Purcell J.E., 1980. Influence of siphonophore behavior upon their natural diet : evidence for aggressive mimicry. *Science, N.Y.*, 209: 1045-1047.
- Rogers C.A., Biggs D.C., Cooper R.A., 1978. Aggregation of the siphonophore *Nanomia cara* in the Gulf of Maine : observations from a submersible. *Fishery Bulletin*, 76: 281-284.
- Russell F.S., 1934. On the occurrence of the siphonophores *Muggiae atlantica* (Cunningham) and *Muggiae kochi* (Will) in the English Channel. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 19: 555-558.
- Sameoto D.D., Jaroszynski L.O. and Fraser W.B., 1980. Bioness, a new design in multiple net zooplankton samplers. *J. Fish. Res. Board Can.*, 37: 722-724.
- Totton A.K., 1954. Siphonophora of the Indian Ocean together with systematic and biological notes on related specimens from other oceans. "Discovery" Rep., 27: 1-162.
- Totton A.K., 1965. A Synopsis of the siphonophora. Trustees of the British Museum (Natural history), London 1965, 230pp.
- Zelikman E.A., 1969. Structural features of mass aggregations of jellyfish. (En Russe) *Okeanologiya* 9 (Traduction anglaise dans *Oceanology*, 9: 558-564).

This article was presented by professor K.-T. Kim.
It was accepted for printing on 30 September 1994.