

# QUELQUES ASPECTS DE LA DISTRIBUTION VERTICALE CHEZ LES APPENDICULAIRES EN MÉDITERRANÉE.

par

R. Fenaux

Station Zoologique, Villefranche-sur-Mer, Faculté des Sciences de Paris.

## Résumé

Les variations bathymétriques quantitatives des Appendiculaires ressemblent, en Méditerranée, à celles observées en Atlantique. Ces variations, ainsi que leur évolution saisonnière, ont été précisées pour les deux familles les plus importantes : Oikopleuridae et Fritillariidae. Enfin, les fluctuations annuelles et saisonnières du nombre d'espèces rencontrées aux différents niveaux, entre 0 et 500 mètres, ont été étudiées.

On sait depuis 1896 (Lohmann) que la partie la plus importante de la population des Appendiculaires se trouve, en Atlantique, à une profondeur inférieure à 200 mètres. Les couches les plus basses sont généralement très pauvres, à part quelques exceptions signalées dans la mer des Sargasses et l'Océan Antarctique (Lohmann et Bückmann, 1926). Plus tard, Lohmann et Hentschel (1939) ont précisé cette distribution : les Appendiculaires sont surtout nombreux dans les premiers cinquante mètres ; les deux genres numériquement les plus importants, *Oikopleura* et *Fritillaria* ont une distribution bathymétrique comparable, bien que le second genre soit généralement représenté par un plus petit nombre d'individus et que la diminution relative, avec la profondeur, soit moins rapide.

Le premier travail sur la répartition verticale en Méditerranée a été effectué à Messine par Lohmann en 1899. L'auteur conclut à une zone d'abondance jusqu'à 60 mètres, suivie d'une lente diminution jusqu'à 150 mètres ; dans les couches plus profondes, subsistent de rares individus. Certaines espèces, *Oikopleura parva*, *Fritillaria tenella*, *Fritillaria megachile* et *Folia gracilis*, absentes ou rares en surface, sont fréquentes à partir de 30 ou 60 mètres.

En 1963, nous avons publié une étude sur l'écologie et la biologie des Appendiculaires méditerranéens, en insistant surtout sur les résultats de pêches effectuées entre 0 et 75 mètres. Pour les zones plus profondes, nous nous étions borné à donner un aperçu de la présence ou de l'absence des espèces aux différents niveaux. Depuis, nous avons étudié (publication sous presse) la répartition verticale des huit espèces

principales, depuis la surface jusqu'à 500 mètres, d'après la fréquence de leur capture (nombre de pêches positives).

Il manquait une analyse d'ensemble des variations bathymétriques de la densité des populations et du nombre des espèces. Le but de cette note est de combler cette lacune.

## VARIATION BATHYMETRIQUE DE LA DENSITE.

### A. Aspect général.

Les résultats bruts fournis par le comptage des Appendiculaires des différents niveaux prospectés au cours des 21 pêches mensuelles étalées sur deux ans (Fenaux, 1963, p. 6), montrent une diminution générale progressive avec la profondeur (Tableau I). La densité est très nettement plus forte dans la première couche de 0 à 25 mètres, elle décroît ensuite de 25 à 50 mètres puis de 50 à 75 mètres. La comparaison avec les couches inférieures, plus épaisses et inégales, demande le regroupement des zones supérieures. Nous constatons alors la faible densité des populations à partir de 75 mètres et surtout de 150 mètres. Ainsi, dans les premiers 75 mètres on trouve 7.762 Appendiculaires représentant 72,7 p. 100 du nombre total ; dans les seconds, 2.162 individus seulement, soit 20,1 p. 100. De la surface à 150 mètres, 9.904 exemplaires ont été récoltés, c'est-à-dire 92,8 p. 100 de la totalité, alors que dans les 150 mètres suivants, le nombre global et le pourcentage sont ramenés respectivement à 601 et 5,6 p. 100. Les derniers 200 mètres enfin, contiennent 173 Appendiculaires, soit 1,6 p. 100.

TABLEAU I  
Variations bathymétriques quantitatives des Appendiculaires récoltés durant deux années de pêches mensuelles (1959-1961).

APPENDICULAIRES	NIVEAUX					
	0-25	25-50	50-75	75-150	150-300	300-500
Nombre total .....	3 355	2 501	1 966	2 162	601	173
Pourcentage .....	31,18	23,24	18,28	20,10	5,58	1,62
Nombre moyen au m <sup>3</sup> théorique ..	32	23,8	17,5	6,8	0,95	0,2

Afin de comparer tous les niveaux entre eux sans avoir à tenir compte de leur épaisseur, nous avons calculé le nombre des individus récoltés au mètre cube théorique (1). La décroissance du nombre des Appendiculaires rencontrés paraît ainsi régulière, de la surface jusqu'à 300 mètres (Fig. 1, T).

(1) Le volume théorique est égal au produit de la surface du cercle d'entrée du filet par le trajet parcouru. Dans le cas présent, ces volumes sont approximativement de 5 m<sup>3</sup> pour les trois premières couches, 15 m<sup>3</sup> pour la quatrième, 30 m<sup>3</sup> pour la cinquième et 40 m<sup>3</sup> pour la sixième. Comme il est bien évident que le coefficient de filtration du filet est inférieur à 1, les chiffres obtenus par cette méthode représentent un minimum.

Dans la dernière couche, le nombre d'individus au  $m^3$  est très faible, mais la diminution relative est moins élevée que pour les autres niveaux.

La représentation séparée des deux familles principales (1) permet de constater que les Oikopleuridae (Fig. 1, O) sont plus nombreuses que les Fritillaridae (Fig. 1, F). Cependant, la différence, très nette dans la zone supérieure, va en s'atténuant et devient peu perceptible dès la couche 150-300 mètres. De plus, la diminution relative en fonction de la profondeur est plus faible dans la seconde famille. C'est

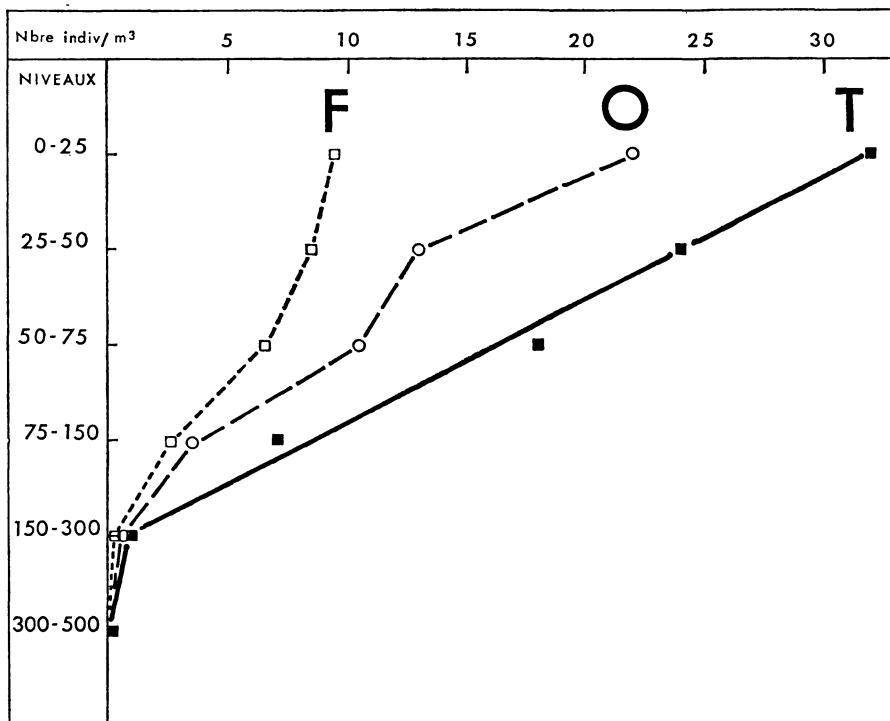


FIG. 1

Variation bathymétrique du nombre moyen d'Appendiculaires au  $m^3$  théorique.  
F : Fritillaridae ; O : Oikopleuridae ; T : total des Appendiculaires.

ainsi que dans la couche 75-150 mètres, le nombre des Oikopleuridae est égal au dixième de celui qu'on trouve en surface, alors qu'il atteint encore presque le tiers chez les Fritillaridae.

#### B. Variations saisonnières.

En Méditerranée, les variations saisonnières sont très importantes chez les Appendiculaires, tant en ce qui concerne la composition que

(1) Nous admettons (Fenaux, 1967) que la classe des Appendiculaires se divise en trois familles : Oikopleuridae, Fritillaridae et Kowalevskidae. La dernière est représentée par deux espèces, toujours récoltées en très petit nombre.

la densité des populations (Fenaux, 1963 et 1966). Elles ont des allures différentes dans les deux familles précitées (Fig. 2).

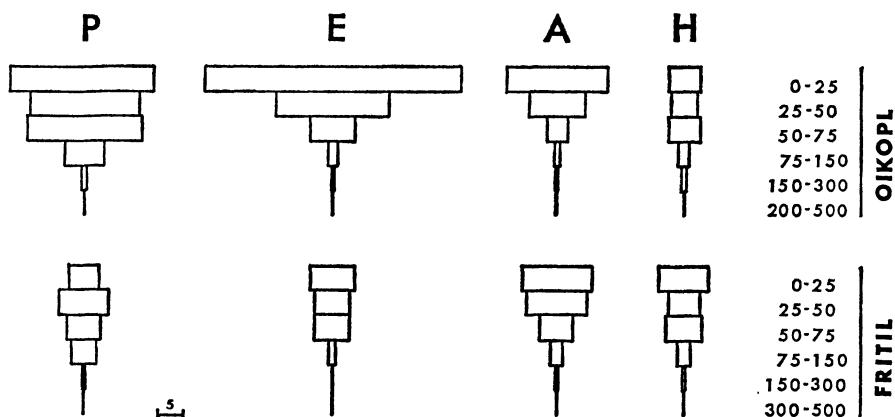


FIG. 2

Nombre moyen d'Appendiculaires au  $\text{m}^3$  théorique. Variation bathymétrique saisonnière établie sur deux années de pêches mensuelles.

P : printemps ; E : été ; A : automne ; H : hiver.

### *Oikopleuridae.*

Au printemps, le nombre moyen d'Oikopleurides au  $\text{m}^3$  théorique est à peu près égal et assez élevé dans les trois couches de 0 à 75 mètres (27,8 ; 22,1 ; 22,8). Il diminue sensiblement de 75 à 150 mètres tout en restant relativement important (8,2 ; ce qui est la valeur la plus forte trouvée à ce niveau). Dans les deux dernières couches, il est faible (0,7 et 0,2).

En été, la première zone est très peuplée (52), la seconde garde approximativement la même valeur qu'au printemps (23), alors que toutes les autres ont une représentation affaiblie (9 ; 2 ; 0,3 et 0,2).

En automne, la couche de 0 à 25 mètres est encore la plus importante, mais on ne trouve en moyenne qu'une vingtaine d'Appendiculaires au  $\text{m}^3$ . Dans les couches suivantes, les nombres décroissent assez régulièrement (10 ; 8 ; 3,6 ; 1,2 ; 0,6 ; 0,1).

En hiver enfin, on retrouve une situation un peu analogue à celle du printemps car les trois premières couches ont une densité sensiblement égale ; par contre, les valeurs sont bien plus faibles (6 ; 5,4 ; 6).

### *Fritillaridae.*

Chez les Fritillarides, on retrouve au printemps, en automne et en hiver, certaines situations observées chez les Oikopleurides. Par contre, en été, leur comportement est très différent.

Au printemps, la densité de population est presque égale dans les trois premières couches, avec un léger maximum, cependant, entre 25 et 50 mètres (6 ; 9,6 ; 6,3). La zone de 75 à 150 mètres est encore assez bien peuplée (4,6 individus au  $\text{m}^3$ , ce qui est la plus forte valeur de l'année trouvée à ce niveau).

En hiver également, et comme chez les Oikopleuridae, le nombre moyen dans les trois premières couches est peu différent avec, cette fois, un léger maximum en surface (9,6 ; 6,1 ; 6,7).

En automne encore, la représentation est très semblable à ce que nous avons vu dans l'autre famille. On observe une décroissance à peu près régulière de la densité avec la profondeur (13,8 ; 11,4 ; 6,4 ; 2,2 ; 0,1 ; 0,04). Les nombres des deux premières couches sont les plus élevés de l'année, pour tous les niveaux.

En été, on ne trouve aucune analogie avec ce qui a été observé chez les Oikopleurides ; les nombres sont faibles et peu différents dans les trois premiers niveaux prospectés (9 ; 7,1 ; 7,4 ; 1,4 ; 0,04 ; 0,01).

### VARIATION BATHYMETRIQUE DU NOMBRE D'ESPÈCES.

Le nombre total des espèces rencontrées à chaque niveau est indiqué dans le tableau II. On peut, à l'aide de ces chiffres, tracer des courbes dont les allures sont très différentes de celles qui concernent les variations quantitatives (Fig. 3).

TABLEAU II  
Nombre d'espèces rencontrées dans les différentes couches durant deux années de pêches.

APPENDICULAIRES	NIVEAUX					
	0-25	25-50	50-75	75-150	150-300	300-500
Appendiculaires	16	18	25	26	21	11
Oikopleuridae .	7	9	11	10	8	6
Fritillaridae ...	7	7	12	14	12	4

On trouve à peu près le même nombre d'espèces dans les deux premières couches (16 et 18). Vient ensuite une brusque augmentation de 50 à 75 mètres (25). Le maximum est atteint de 75 à 100 mètres (26). Les espèces sont encore sensiblement plus nombreuses entre 150 et 300 mètres (21) que dans les couches de 0 à 50 mètres. C'est de 300 à 500 mètres que la densité spécifique est la plus faible (11).

L'examen séparé des Oikopleuridae et des Fritillaridae montre qu'il y a, pour les deux familles, accroissement du nombre d'espèces dans les couches moyennes puis diminution aux niveaux inférieurs. Cependant, les deux courbes représentatives (Fig. 3) n'ont pas la même amplitude ; cela est dû aux tendances écologiques différentes de certaines espèces. En effet, si, comme l'a remarqué Lohmann (1933), il ne semble pas y avoir d'espèces vraiment bathypélagiques, un certain nombre d'entre elles paraissent néanmoins sténobathes. La majorité des espèces se rencontre à la fois dans les zones épipélagiques, mésopélagiques et même infrapélagiques ; mais, à partir de 50 mètres, viennent s'en ajouter d'autres qu'on ne rencontre généralement, en Méditerranée, ni dans la couche supérieure ni au-dessous de 300 mètres. Trois

seulement de ces espèces : *Oikopleura parva*, *Pelagopleura haranti* et *Folia gracilis*, appartiennent aux Oikopleuridae, ce qui explique la faible amplitude de la courbe. Par contre, sept sont des Fritillariidae : *Fritillaria aequatorialis*, *F. charybdae*, *F. fraudax*, *F. gracilis*, *F. fagei*, *F. urticans* et *F. venusta*.

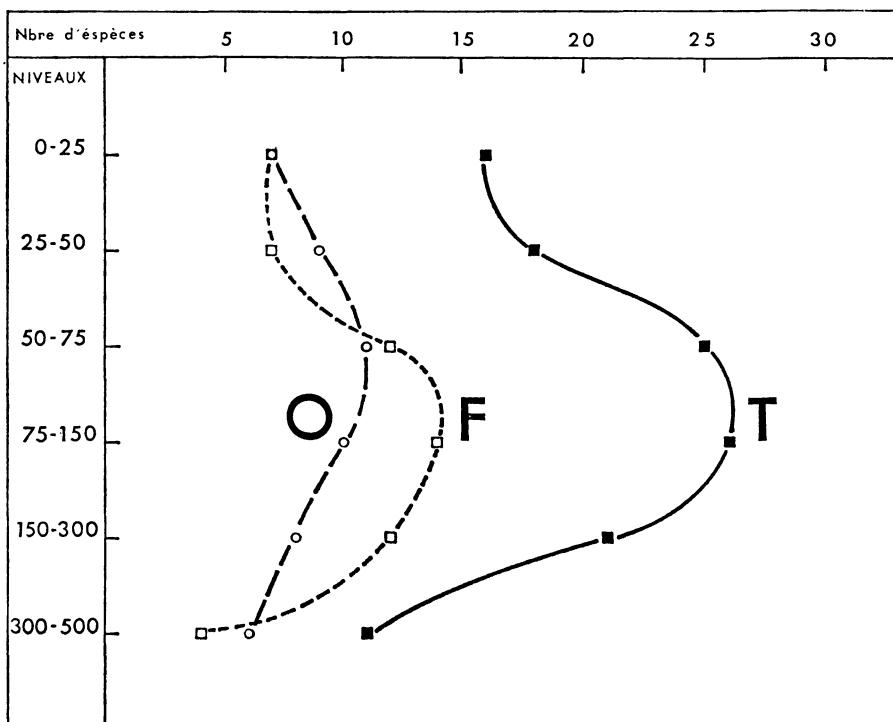


FIG. 3  
Variation bathymétrique du nombre d'espèces.

F : Fritillariidae ; O : Oikopleuridae ; T : total des Appendiculaires.

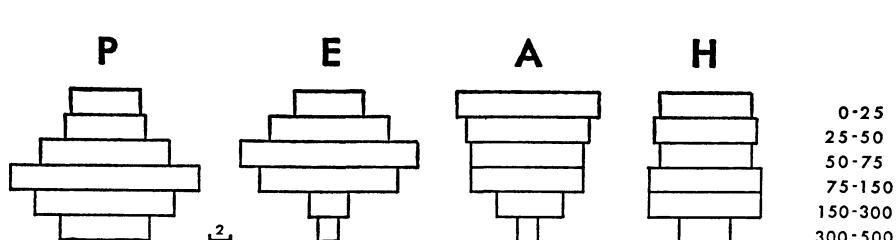


FIG. 4  
Variation saisonnière du nombre d'espèces dans les différentes couches,  
durant l'année 1960-1961.

P : printemps ; E : été ; A : automne ; H : hiver.

D'autre part, les niches écologiques de diverses espèces paraissant assez strictement délimitées (Fenauxt, 1963), nous ne serons pas étonnés de rencontrer d'importantes variations saisonnières dans cette distribution qualitative (Fig. 4). C'est ainsi que le plus grand nombre

d'espèces (19) a été trouvé au printemps dans la couche de 75 à 150 mètres. Ce maximum s'est déplacé entre 50 et 75 mètres en été (18) et a atteint la couche de 0 à 25 mètres en automne (14). En hiver, les cinq premières zones ont à peu près le même nombre d'espèces (9, 10, 9, 11, 11).

### Summary

The quantitative bathymetric variations of Appendicularians from the Mediterranean resemble those observed in animals from the Atlantic. These variations as well as their seasonal changes have been described for the two most important families: Oikopleuridae and Fritillaridae. In addition, annual and seasonal changes of the number of species found between 0 and 500 meters have been studied.

### Zusammenfassung

Die quantitative bathymetrischen Variationen der Appendikularien des Mittelmeers sind denen des Atlantischen Ozeans ähnlich. Diese Schwankungen, sowie ihr jahreszeitlicher Ablauf werden für die beiden wichtigsten Familien: die Oikopleuridae und die Fritillaridae beschrieben. Außerdem wurden die jährlichen und jahreszeitlichen Schwankungen der Anzahl der Arten, die man in den verschiedenen Niveaux zwischen 0 und 500 m Tiefe findet, untersucht.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- FENAUX, R., 1963. — Ecologie et biologie des Appendiculaires méditerranéens (Villefranche-sur-Mer). *Vie et Milieu*, Suppl. n° 16, 142 p.
- FENAUX, R., 1966. — Synonymie et distribution géographique des Appendiculaires. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 66, 1363, 23 p.
- FENAUX, R., 1967. — Les Appendiculaires des mers d'Europe et du bassin méditerranéen, in Faune de l'Europe et du bassin méditerranéen. *Masson édit.*, Paris, 116 p.
- FENAUX, R. — Distribution verticale de la fréquence chez quelques Appendiculaires. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 19 (*sous presse*).
- LOHMANN, H., 1896. — Die Appendicularien der Plankton-Expedition. *Ergebn. Atlant. Plankton-exped.*, 2 (E C) : 148 p.
- LOHMANN, H., 1899. — Untersuchungen über den Auftrieb der Strasse von Messina mit besonderer Berücksichtigung der Appendicularien und Challengerien. *S. B. preuss. Akad. Wiss.*, 20, pp. 384-400.
- LOHMANN, H., 1933-1934. — Tunicata. Appendicularia, in Kükenthal (W.) et Krumbach (T.). *Hand. der Zool.* 5, 2, pp. 1-202, Berlin, de Gruyter éd.
- LOHMANN, H. et BÜCKMANN, A., 1926. — Die Appendicularien der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. *Dtsch. Südpol-Exped.*, 18, pp. 63-231.
- LOHMANN, H. et HENTSCHEL, E., 1939. — Die Appendicularien im Südatlantischen Ozean. *Wiss. Ergebn. dtsch. atlant. Exped. "Meteor"*, 13, 3, pp. 153-243.