

APERÇU PRÉLIMINAIRE DE LA RÉPARTITION DU ZOOPLANKTON AU-DESSUS DE LA MARGE DE LA RÉGION PROVENÇALE (MÉDITERRANÉE NORD-OCCIDENTALE)

Gilbert PATRITI et Claude MACQUART-MOULIN

Résumé

Une évaluation de la biomasse zooplanctonique au dessus de la marge de la région provençale a été entreprise par différentes méthodes, depuis 1992. Les effectifs zooplanctoniques, leurs poids secs ainsi que leur composition en carbone ont été étudiés pour permettre, à long terme, l'évaluation des transferts advectifs sous l'influence du courant Liguro-provençal et des différentes conditions hydrologiques, dominantes dans la région. Cet aperçu préliminaire est basé sur les résultats de deux campagnes effectuées dans la partie sud-est du golfe de Marseille, dans l'axe des canyons de Planier et de la Cassidaigne.

Le zooplancton pélagique et néritique a été considéré ainsi que le plancton benthopélagique qui fournit parfois une portion non négligeable de la biomasse totale.

Le zooplancton transporté par le courant Liguro-provençal dans cette zone est susceptible de se concentrer, du moins transitoirement, au-dessus du plateau continental nord, y compris le golfe de Marseille.

Les poids secs mesurés confirment le caractère oligotrophe de la marge continentale provençale. Les valeurs de carbone, les valeurs d'azote ainsi que les rapports carbone/azote peuvent permettre, dans une première évaluation, de différencier certains groupes d'organismes zooplanctoniques.

Mots-clés : Zooplancton, biomasse, marge, transferts.

Abstract

Preliminary overview of zooplankton distribution above the Provençal shelf edge

Zooplanktonic biomass over the Provençal shelf edge is being assessed by different methods on several cruises since 1992. In order to enable a long term assessment of advective transfer under the influence of the Liguro-Provençal current and the hydrological conditions prevailing in the area, zooplankton abundance (number of individuals per cubic meter), dry weight and carbon equivalents are determined. This preliminary outline is based on the results of two cruises carried out in the axis of the Planier and Cassidaigne Canyons, located in the Southeastern area of the Gulf of Marseilles.

In fact the pelagic and the neritic zooplankton are taken into account, as is the benthoplankton. The latter supply sometimes provides an important proportion of the total biomass.

A large proportion of the biomass carried by the Ligurian current in this area may concentrate over the northern continental shelf, including that of the gulf of Marseilles.

The values of dry weight confirm the oligotrophic character of the Provençal continental margin and the carbon % values, like the C/N ratio, enable differentiation of the different zooplankton groups.

Key-words : Zooplankton, biomass, margin, transfers

INTRODUCTION

La strate de surface est souvent caractérisée par la présence d'une importante biomasse zooplanctonique, composée essentiellement d'animaux épipélagiques. Durant la nuit cette biomasse peut être renforcée par l'arrivée de nombreux animaux migrateurs des zones plus profondes, mésotrophiques et infrapélagique essentiellement. Cette concentration d'organismes pélagiques en surface a pour conséquence la possibilité de transfert de nombreux animaux loin de leur milieu d'origine sous l'influence des courants de surface, le plus souvent liés aux vents. Dans la zone frontière entre deux domaines, comme au niveau de la pente, par exemple, l'évaluation de la biomasse permet d'estimer quelles sont les quantités de matière organique mises en jeu par ces transferts. La partie sud du golfe de Marseille constitue une zone frontière complexe entre la zone océanique et deux aires continentales, le plateau provençal à l'est, étroit et creusé de profonds canyons, et le large plateau du golfe du Lion à l'ouest. Cette zone est sous l'influence du courant Liguro-provençal qui s'écoule d'est en ouest, transversalement aux axes des canyons et concerne les strates superficielle, intermédiaire et profonde (MILLOT, 1990). Pour la plupart des régimes de vents, au niveau du fond des canyons, il existe un courant portant vers le large (BOURCIER, 1978). Cependant la zone est fréquemment sujette à de forts coups de vents de NNO soufflant vers le large et qui induisent une forte dérive des eaux des couches superficielles d'orientation SSE très voisine de celle des canyons de la région. Un « upwelling » côtier est associé à cette dérive, et au niveau du fond la circulation se fait vers la côte par un courant de compensation. Les vents de NNO ne perturbent le Liguro-provençal que dans les couches superficielles et subsuperficielles. En profondeur, le flux du courant Liguro-provençal est continuellement perpendiculaire aux parois des canyons (MILLOT, 1990 ; JOHNS *et al.*, 1992). En dehors des « bouffées » de trans-

fert advectif superficiel NS déterminées par les coups de vents de NNO, le transfert dominant se fait d'est en ouest et représente l'injection du courant Liguro-provençal dans le système rhodanien et le golfe du Lion.

MACQUART-MOULIN & PATRITI (1993) ont montré les conséquences qui peuvent résulter, dans cette zone, du transfert des faunes migratrices benthopélagiques néritiques (notamment, péragarides) vers la pente. Les transferts advectifs des faunes migratrices océaniques bathy-, infra- et mésopélagiques peuvent ainsi aboutir à des concentrations sur la pente ou dans le canyon (KOSLOW & OTA, 1981) et une telle concentration est possible sur la bordure orientale du golfe du Lion, exposée au courant dominant.

L'étude qualitative et quantitative, dans le secteur sud de Marseille, de la faune épipélagique nocturne, et plus généralement de la faune des strates sous-jacentes sous l'influence du courant Liguro-provençal, a été entreprise dans le cadre du Programme national français d'océanographie côtière (PNOC). Elle doit permettre d'évaluer la biomasse zooplanctonique pouvant être impliquée dans les divers transferts advectifs locaux et de distinguer les animaux les plus concernés. Les veines littorales, centrales et plus océaniques du courant Liguro-provençal, contenant chacune des faunes spécifiques, justifient l'étude au dessus de l'ensemble de la marge, entre 50 et 1500 m de profondeur. Cette note ne constitue qu'un aperçu de l'approche concernant les transferts du zooplancton dans la zone prospectée. La poursuite des prélèvements doit nous permettre de déterminer et de définir, à plus long terme, les apports advectifs qui transitent de part et d'autre de la limite constituée par le haut du talus, d'estimer, de qualifier et de quantifier l'apport zooplanctonique du courant Liguro-provençal dans le système rhodanien, en général, et sur le plateau du golfe du Lion en particulier.

MÉTHODES ET TECHNIQUES

PRÉLEVEMENTS

Des séries de pêches planctoniques sont régulièrement effectuées depuis 1992, avec une périodicité saisonnière, dans le secteur sud de Marseille, selon deux radiales perpendiculaires à la pente. À chaque station est effectué, en extrême surface, un prélèvement horizontal de 10 mn à la vitesse de 2.5 nœuds à l'aide d'un filet rectangulaire

(1,0 x 1,5 m, 8 m de long, 330 µm de vide de maille), ainsi qu'une pêche verticale du fond à la surface à l'aide d'un filet de type ORI (OMORI, 1965) (2 m² d'ouverture, 8 m de long, 330 µm de vide de maille), gréé pour la pêche verticale. Les pêches horizontales sont toutes réalisées au milieu de la nuit afin de recueillir, outre la faune épipélagique permanente, les organismes migrateurs se concentrant en surface. Les pêches verticales fournissent la bio-

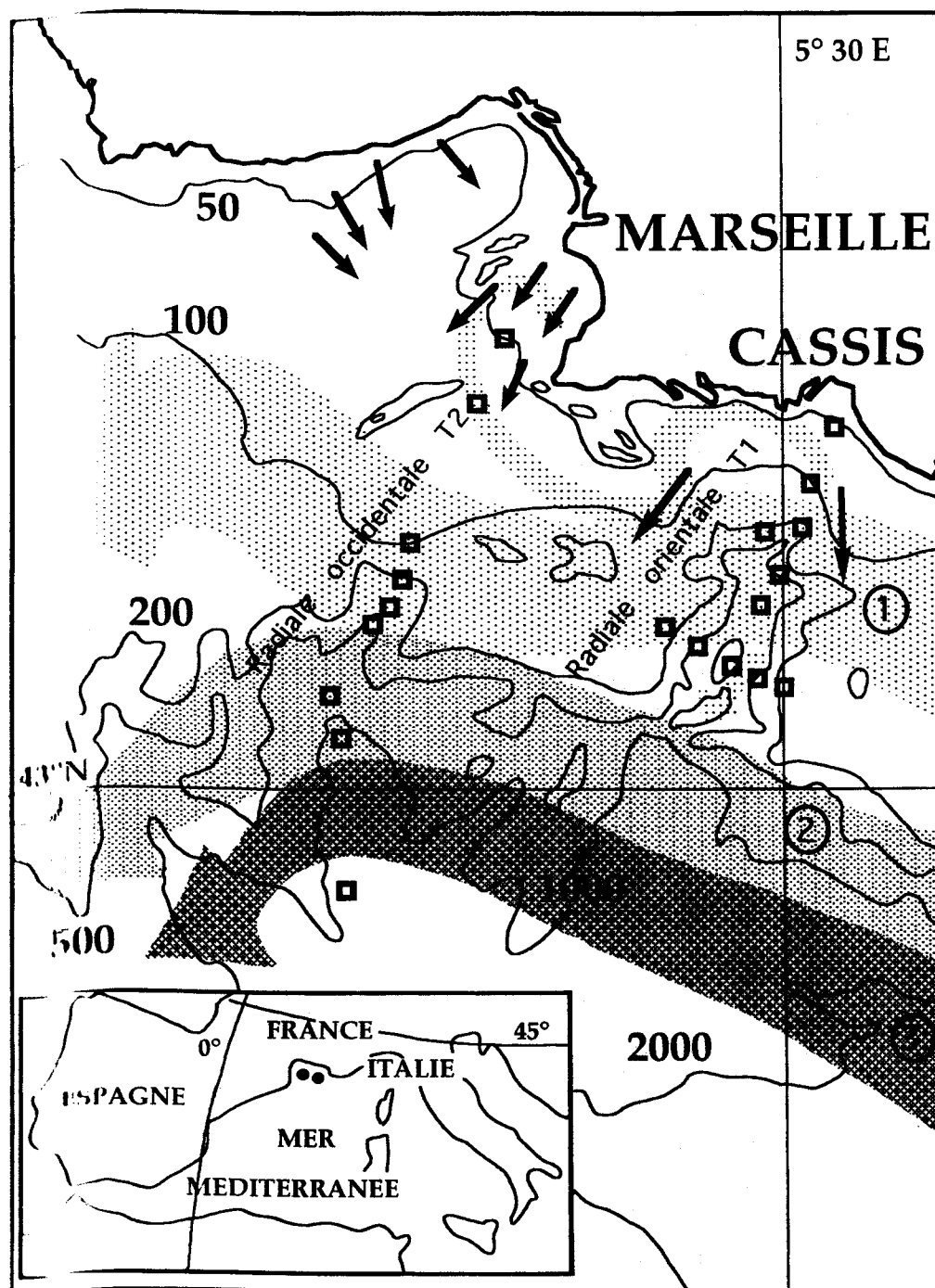


Fig. 1. Stations de prélèvements sur les radiales est (Cassis) et ouest (Marseille). Flèches noires : courants superficiels induits par les vents nord-nord-ouest (d'après CASTELBON, 1972 ; JOHNS *et al.*, 1992). En grisé 1 : courant Liguro-provençal, 2 : eaux levantines. Contours : 1 : eaux profondes (d'après MILLOT, 1990).

Fig. 1. Sampling stations on the east (Cassis) and west (Marseilles) transects. Arrows : surface north-north-west wind-induced currents (d'après CASTELBON, 1972 ; JOHNS *et al.*, 1992). Shaded area 1 : Liguro-Provençal current, shaded area 2 : intermediate Levantine current. Shaded area 3 : deep waters (from MILLOT, 1990).

masse zooplanctonique totale présente dans la colonne d'eau du fond à la surface. La première radiale (orientale) située au large de Cassis dans l'axe du canyon de la Cassidaigne (fig. 1) a été explorée au cours de la campagne Transmarge 1 (T1) (nuit du 29 au 30 janvier 1992). Onze stations ont été prospectées, dont 7 dans l'axe du canyon au-dessus des isobathes 50, 100, 200, 350, 500, 750, 1000 m, et 4 de part et d'autre du canyon sur les isobathes 200 et 500 m au niveau de la station la plus au large. La deuxième radiale (occidentale), située au sud de Marseille et passant par l'axe du canyon du Planier (fig. 1), est régulièrement explorée depuis février 1992. Au cours de chaque sortie, les prélèvements sont réalisés au-dessus des isobathes 50, 75, 90, 100, 200, 350, 500, 750, 1000, et 1500 m. Les résultats exposés dans cet article proviennent donc essentiellement de la campagne Transmarge 1 (T1) et de la campagne Transmarge 2 (T2), réalisée dans la nuit du 11 au 12 février 1992, soit douze jours après la campagne T1 sur la radiale orientale.

ANALYSE DES PRÉLÈVEMENTS

Les prélèvements sont concentrés et fixés à l'aide d'une solution de formol à 10 % puis triés sous la loupe binoculaire.

Analyse quantitative

Une partie du prélèvement est conservée pour les estimations de la biomasse. Les échantillons pesés représentent soit la totalité du zooplancton d'une partie aliquote du

prélèvement, soit un nombre connu d'individus des groupes les plus représentatifs du zooplancton. Cependant dans ce dernier cas les problèmes d'évaluation pondérale des organismes, à partir des poids spécifiques des individus des différents groupes et les problèmes de dessiccation (LOVEGROVE, 1962), ne permettent pas une évaluation globale précise. Après élimination des débris non constitutifs du zooplancton, du necton ou du macrozooplancton, l'échantillon est rincé plusieurs fois à l'eau douce, séché sur papier filtre et rincé rapidement à l'eau distillée, enfin desséché à 50 °C dans une étuve ventilée, durant 72 heures pour les petits échantillons, plusieurs jours pour les gros échantillons. La pesée au 1/10 de mg est effectuée sur balance Mettler AT. Après broyage fin et homogénéisation, les échantillons sont passés sur analyseur CHN LECO 800 (température de combustion : 950 °C) afin de déterminer leurs teneurs en carbone total et azote et les résultats sont donnés en pourcentage par rapport au poids sec. Les dosages de C et N sur les individus isolés concernent un mélange d'individus formolés en provenance des radiales hivernales T1 ou T2.

Analyse qualitative

L'ensemble du zooplancton pélagique étudié est divisé en groupes principaux : siphonophores, cladocères, ostracodes, copépodes, euphausiacés, larves d'euphausiacés, larves de brachyours, larves d'autres décapodes, ptéropodes, chétognathes, appendiculaires, salpes et œufs de poissons.

RÉSULTATS

CONSTITUANTS DU ZOOPLANCTON (tableau 1)

Le tableau 1 résume les résultats concernant les moyennes d'effectifs des radiales T1 et T2 pour les traits horizontaux d'une part, pour les traits verticaux d'autre part, sur le plateau continental et sur la pente à partir de l'isobathe 200 m.

Siphonophores

(*Chelophyes appendiculata* et *Lensia subtilis*)

Dans les traits de surface *C. appendiculata* est uniquement confiné aux stations du large sur la radiale orientale, mais sur l'ensemble des stations les effectifs sont distribués de façon plus homogène dans les traits verticaux.

Les effectifs sont en général plus importants sur la radiale occidentale (T2) notamment au-dessus du plateau continental (56 ind. 10^{-3} m^{-3} dans les traits superficiels). *L. subtilis* apparaît comme purement néritique et, quels que soient les prélèvements examinés, la répartition est homogène de l'isobathe 100 m jusqu'à la côte. L'espèce est plus régulièrement répartie sur la radiale orientale (T1) entre stations côtières et stations du large. Les densités d'individus sont similaires dans les prélèvements côtiers des deux radiales (à peu près 200 individus pour 10^3 m^3 en surface). Par contre elles sont largement plus importantes au large de Cassis, quels que soient les prélèvements (133 et 164 individus pour 10^3 m^3), qu'au large de Marseille (effectif pratiquement nul).

TABLEAU I. — Moyennes des effectifs du zooplancton (en nombre d'individus pour 10^3 m^3) sur trois sites d'étude : radiale est T1 (hiver), radiale ouest T2 (hiver). Les chiffres gras mettent en évidence les densités maximales d'effectif.

TABLE I. — Mean zooplankton abundance (individuals per 10^3 m^3) in two areas : eastern area T1 (winter), western area T2 (winter). The numbers in bold denote maximal abundance.

Espèces, groupes Prélèvements	Zones d'étude			
	Cassis T1		Marseille T2	
	Surface	Vertical	Surface	Vertical
<i>Chelophyes appendiculata</i>				
200-1500 Pente	36	1,2	20	9
0-200 Plateau continental	0,7	14	56	6
<i>Lensia subtilis</i>				
200-1500 Pente	133	164	0	1
0-200 Plateau continental	217	58	211	88
Cladocères				
200-1500 Pente	0	0	0	0
0-200 Plateau continental	0	0	0	0
Ostracodes				
200-1500 Pente	52	356	34	177
0-200 Plateau continental	165	328	583	395
Copépodes				
200-1500 Pente	52 497	16 249	193 615	5017
0-200 Plateau continental	40 588	27 245	234 120	45 115
Euphausiacés				
200-1500 Pente	0	0	0	0
0-200 Plateau continental	0	0	0	0
Euphausiacés (larves)				
200-1500 Pente	260	140	6163	877
0-200 Plateau continental	824	384	1692	381
Brachyours (larves)				
200-1500 Pente	446	31	24	0
0-200 Plateau continental	2605	66	346	166
Autres décapodes (larves)				
200-1500 Pente	1316	418	128	60
0-200 Plateau continental	2344	562	1726	396
Ptépodes				
200-1500 Pente	149	158	2553	99
0-200 Plateau continental	286	294	1199	474
Chétognathes				
200-1500 Pente	198	230	115	13
0-200 Plateau continental	114	236	47	36
Appendiculaires				
200-1500 Pente	13 489	10 701	2982	298
0-200 Plateau continental	12 425	18231	96 793	18 714
Salpes				
200-1500 Pente	2031	170	1143	29
0-200 Plateau continental	30	76	59	3
Oufs de poissons				
200-1500 Pente	819	258	361	45
0-200 Plateau continental	1084	922	12 534	1099

Ostracodes

Sur la radiale orientale, la distribution est homogène entre la colonne d'eau, et la couche de surface. Cependant les prélèvements horizontaux présentent une grande pauvreté dans la zone du large au dessus du canyon. La situation est identique à Marseille avec une concentration en effectif plus importante sur le plateau continental marseillais (583 ind. 10^{-3} m^{-3} dans les prélèvements superficiels, contre 165 ind. 10^{-3} m^{-3} sur le plateau continental est).

Copépodes

Les effectifs des copépodes sont de 3 à 5 fois supérieurs, selon les zones, sur la radiale ouest, que sur la radiale est. Sur la radiale ouest les effectifs sont surtout concentrés sur la tête de canyon (350 m) où se trouve le maximum d'effectif en surface (572 448 ind. 10^{-3} m^{-3}) et sur le plateau. Les densités enregistrées dans les traits verticaux sont importantes sur le plateau. Sur la radiale orientale les effectifs sont plus également répartis sur l'ensemble de la radiale et quelle que soit la nature des prélèvements.

Péracarides (mysidacés, amphipodes, isopodes), tableau II

Les péracarides benthopélagique, dont la distribution a déjà fait l'objet d'une étude (MACQUART-MOULIN & PATRITI, 1993), peuvent prendre une importance pondérale relative primordiale dans les prélèvements nocturnes de surface,

TABLEAU II. — Évaluation pondérale en poids secs (mg m^{-3}) des péracarides, établie à partir de la pesée d'individus, dans la couche de surface (H) et dans la colonne d'eau (V).

TABLE II. — Dry weight (mg m^{-3}) of peracarida in surface waters (H) and in the water column (V).

Profondeur (mètres)	Radiale (T1) Est		Radiale (T2) Ouest	
	29-30/01 1992		11-12/02 1992	
	H	V	H	V
50	0,507	0,077	0,093	0,020
75			0,140	0,019
90			0,659	0,100
100	0,325	0,011	3,776	0,050
150	0,150	0,021		
200	0,578	0,044	1,093	0,015
350	0,520	0,025	0,692	0,013
500	0,263	0,012	0,410	0,028
750	0,301	0,027		
1000	0,265	0,018	0,073	0,081
1500			0,019	0,008

notamment en hiver. Ils représentent 50 % de la biomasse pondérale lors de la radiale T1, sur l'isobathe 200 m et 67 % lors de T2 sur l'isobathe 100 m. Les péracarides bathypélagiques, peu nombreux, apparaissent essentiellement dans les pêches verticales au-dessus de l'isobathe 1000 m et au-delà (les mysidacés *Eucopia unguiculata* et *Boreomysis arctica*). Les espèces migratrices infra- et mesopélagiques, hypériens surtout, apparaissent comme plus nombreuses dans les pêches superficielles : rares sur le plateau continental, ces derniers présentent des pics de concentration à proximité du haut du talus dans la tête du canyon.

Euphausiacés

Les euphausiacés adultes n'apparaissent pas dans les prélèvements hivernaux. L'effectif global des larves (Calyptopis) est beaucoup plus important sur la radiale ouest que sur la radiale est (2 fois plus important sur les stations côtières, de 6 à 24 fois sur les stations au dessus de la pente). Sur la radiale ouest, le maximum d'effectif est localisé sur les isobathes 100 et 200 m au niveau de la limite du talus continental. Sur la radiale orientale ce maximum, plus proche de la côte, est situé sur les isobathes 50 et 100 m.

Brachyours (larves)

Le long des deux radiales les animaux sont presque uniquement localisés sur le plateau continental où les effectifs maximaux se rencontrent sur l'isobathe 50 m (1732 ind. 10^{-3} m^{-3} à l'ouest, 9354 ind. 10^{-3} m^{-3} à l'est). L'ensemble des effectifs est 5 fois plus important sur la radiale orientale que sur la radiale occidentale.

Décapodes (larves autres que celles de brachyours)

Les effectifs en surface sont à peu près identiques sur les deux radiales mais les récoltes dans la colonne d'eau sont plus riches dans les stations de la radiale orientale. Les effectifs sont toujours plus élevés au-dessus du plateau que sur la pente. La différence littoral-large est plus accentuée sur la radiale ouest que sur la radiale est.

Ptépodes

Le long de la radiale ouest la densité superficielle est maximale sur l'isobathe 1500 m, plus réduite et uniforme dans les autres stations. Sur la radiale orientale la densité des effectifs est nulle sur l'isobathe 1000 m, et maximale sur l'isobathe 100 m. Les densités observées sont 4 à 5 fois plus importantes sur la radiale ouest que sur la radiale est.

Chétognathes (*Sagitta setosa*, *S. lyra*)**Œufs de poissons**

Ce groupe est rare près du littoral, à l'isobathe 50 m. Sur la radiale ouest, les chétognathes se localisent sur le haut de la pente entre 100 et 500 m, aussi bien en surface que dans la colonne d'eau. Sur la radiale est, les effectifs, plus abondants, sont répartis de façon plus homogène sur l'ensemble de la marge.

Le long de la radiale ouest, les effectifs sont nettement localisés sur le plateau continental en deçà de 100 m et les stations du large sont presque complètement désertées. Le long de la radiale est les effectifs restent importants jusque sur la pente, la densité maximale étant observée entre 100 et 500 m dans l'axe du canyon. Au-delà, les effectifs diminuent fortement.

**Appendiculaires (*Oikopleura dioica*,
O. longicauda, *Fritillaria pellucida*)****BIOMASSE**

Sur la radiale ouest les effectifs sont très importants sur le plateau avec 268 062 ind. 10^{-3} m^{-3} sur l'isobathe 75 m pour les traits de surface, 34 000 ind. 10^{-3} m^{-3} sur l'isobathe 100 m pour les traits verticaux. Sur la radiale orientale les effectifs sont plus homogènes et les maximums sont observés sur la pente (750 m) pour les traits horizontaux (30 548 ind. 10^{-3} m^{-3}), sur le plateau (100 m) pour les traits verticaux (44 538 ind. 10^{-3} m^{-3}).

Poids sec (tableaux II, III, figure 2)**Salpes (*Salpa fusiformis*, *S. maxima*)**

La densité des effectifs est maximale sur la radiale orientale où le maximum est localisé en surface (2418 ind. 10^{-3} m^{-3}) au dessus de l'isobathe 500 m. Sur la radiale occidentale le groupe est présent exclusivement sur la pente, essentiellement en surface où la densité maximale est observée au dessus de l'isobathe 350 m (3709 ind. 10^{-3} m^{-3}). La proportion des récoltes dans la colonne d'eau par rapport aux récoltes de surface est très faible : (8 % pour la radiale est, 2 % pour la radiale ouest).

Les traits verticaux effectués du fond jusqu'en surface nous permettent de quantifier, quelle que soit la profondeur, la biomasse présente dans une colonne d'eau de 1 m² de section. Les poids secs au m² croissent proportionnellement avec la profondeur, quelles que soient les radiales considérées. La relation est plus significative le long de la radiale orientale où les valeurs sont comprises entre 44 mg m⁻² (au-dessus de l'isobathe 50 m) et 402 mg m⁻² (au-dessus de l'isobathe 1000 m) (tableau III). Le long de la radiale d'hiver de Marseille, les valeurs sont plus irrégulières et comprises entre 50 mg m⁻² (au-dessus de l'isobathe 75 m) et 589 mg (au-dessus de l'isobathe 500 m). La biomasse hivernale est apparue comme plus importante le long de la radiale ouest (274 mg m⁻²) que sur la radiale est (210 mg m⁻²). Considérée par unité de volume d'eau filtrée, les biomasses décroissent du littoral vers le large avec un schéma de distribution à peu près identique pour les

TABLEAU III. — Biomasse (poids secs) et carbone en mg par m³ pour la strate superficielle, en mg par m³ et en mg par m² pour l'ensemble de la colonne d'eau.

TABLE III. — Biomass (dry weight) and carbon (mg per m³) for the surface water ; mg per m³ and mg per m² for the whole water column.

Stations Profond. (m)	Distance au littoral (km)	T1 (poids secs)			T2 (poids secs)			T1 (carbone total)			T2 (carbone total)		
		Surf. m ³	Col. m ³	Col. m ²	Surf. m ³	Col. m ³	Col. m ²	Surf. m ³	Col. m ³	Col. m ²	Surf. m ³	Col. m ³	Col. m ²
1500	33				3,4	0,3	450				1,4	0,1	198
1000	22	2,7	0,4	402	1,8	0,5	507	0,9	0,1	192	0,6	0,2	189
750	17	1,2	0,5	359				0,5	0,2	151			
500	14,5	2,6	0,4	248	3,6	1,2	589	1,0	0,1	105	1,4	0,5	234
350	12,3	1,4	0,5	190	6,9	0,9	288	0,6	0,2	81	3,1	0,3	98
200	11,8	1,2	0,5	127	4,0	1	220	0,5	0,2	55	1,9	0,4	92
100-150	10	2	1,1	166	5,7	1,5	159	0,8	0,4	56	2,6	0,6	69
90-100	5,5	1,8	1,4	144	5,4	1,1	137	0,7	0,6	61	2,5	0,5	61
75	2				4,4	0,5	50				2,1	0,2	19
50	2	1,5	0,7	44	1,5	1,5	69	0,6	0,3	17	0,7	0,6	26
Moyenne		1,8	0,7	210	4,0	0,9	274	0,7	0,3	89,7	1,8	0,4	106

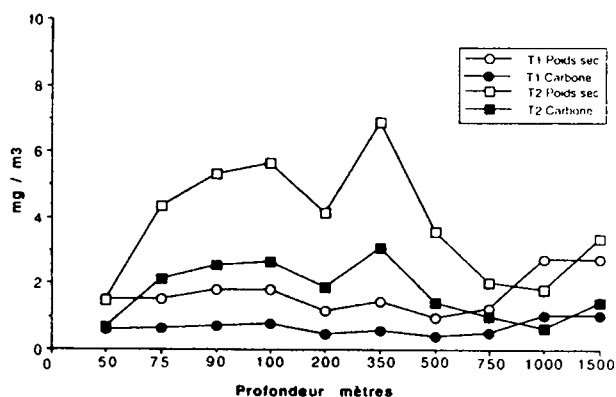


FIG. 2. — Biomasses zooplanctoniques exprimées en poids secs et en poids de carbone dans la couche superficielle des radiales hivernales (T1 et T2).

FIG. 2. — Zooplanktonic biomass as dry weight and as carbon in the surface waters of winter transects (T1 and T2).

deux radiales. Les quantités moyennes sont, ici encore, plus importantes sur la radiale ouest (moyenne de $0,9 \text{ mg m}^{-3}$, contre $0,7 \text{ mg m}^{-3}$ sur la radiale est).

Les valeurs de la biomasse zooplanctonique recueillie dans la couche superficielle sont en général comprises entre $1,2$ et $6,9 \text{ mg m}^{-3}$. La biomasse diminue généralement de la côte vers le large ; le plateau, ainsi que le haut du talus, étant en général plus riches sur les deux radiales considérées. Les moyennes sont nettement plus élevées le long de la radiale ouest ($4,0 \text{ mg m}^{-3}$) que le long de la radiale orientale ($1,8 \text{ mg m}^{-3}$). Les valeurs par unité de volume en surface sont de 2,6 à 11 fois plus importantes que celles observées dans la colonne d'eau, conséquence de l'accumulation du zooplancton dans la zone superficielle, notamment en période nocturne. Pour les animaux benthopélagiques néritiques (péracarides), une approximation pondérale a été établie d'après la pesée d'individus (tableau II).

Une évaluation pondérale des groupes les plus représentés nous permet d'avoir une estimation moyenne de la biomasse globale bien que chez les copépodes l'évaluation des poids moyens s'avère peu précise, la composition des populations (espèces, classes d'âges...) étant extrêmement variable d'un prélèvement à l'autre. On peut cependant estimer que les copépodes constituent, le long de la radiale orientale, entre 22 % et 58 % de la biomasse en surface et entre 26 % et 70 % dans la colonne d'eau. Le long de la radiale occidentale, ils représentent de 26 à 69 % dans la colonne d'eau, et de 43,7 à 100 % en surface. Les appen-

diculaires constituent 6 % de l'ensemble de la biomasse dans la colonne d'eau et 8 % en surface sur la radiale ouest et entre 6 et 26 % sur la radiale est. Les péracarides benthopélagiques ont représenté 3 % de la biomasse dans la colonne d'eau et 19 % en surface sur la radiale ouest. Sur la radiale orientale, ces chiffres se sont élevés respectivement à 4 et 17 % (tableau II). D'autres éléments peuvent constituer aussi une part non négligeable de la biomasse totale comme par exemple les salpes qui ne sont pas éliminées dans le protocole expérimental de pesée (*Salpa fusiformis*) ou les cladocères d'apparition sporadique mais importante. Le long de la radiale ouest les petites salpes représentent jusqu'à 11 % en surface à la station la plus océanique. Sur la radiale est, plus abondantes, elles ont représenté, aux stations du large, jusqu'à 41 % de la masse pondérale en surface et de 38 à 51 % dans les traits verticaux.

Carbone (tableau III, figure 2)

Dans la colonne d'eau comme en surface, les valeurs de carbone ont évidemment les mêmes distributions que celles des poids secs. Dans la couche superficielle, les valeurs sont comprises entre 17 et 234 mg C m^{-2} et entre $0,5$ et $3,1 \text{ mg C m}^{-3}$. Les moyennes sont nettement plus élevées le long de la radiale ouest (106 mg m^{-2} ; $0,4 \text{ mg m}^{-3}$; $1,8 \text{ mg m}^{-3}$) que le long de la radiale orientale ($89,7 \text{ mg m}^{-2}$; $0,3 \text{ mg m}^{-3}$; $0,7 \text{ mg m}^{-3}$).

Les teneurs de carbone total mesurées sur l'ensemble du zooplancton représentent dans nos résultats entre 21,16 et 48,50 % du poids de la biomasse zooplanctonique avec une moyenne de 40,78 pour T1 et de 42,06 %, pour T2. Il n'y a pas de différence significative entre les teneurs moyennes de surface et celles de la colonne d'eau. Les teneurs en azote sont comprises entre 4,74 % et 10,45 pour T1 et entre 7,18 et 10,49 pour T2. Les moyennes sont de 9,14 pour T1 et de 9,16 pour T2. Les rapports C/N sont compris entre 4,11 et 4,83 pour T1 et entre 4,40 et 4,74 pour T2, avec une moyenne de 4,41 pour T1, et de 4,55 pour T2.

Chez les organismes isolés (tableau IV) les pourcentages de carbone sont beaucoup plus variables passant de 16,4 % chez *Solmissius albescentis* à 57,4 % chez *Eucopia unguiculata*. Les valeurs relatives d'azote sont aussi variables passant de 4,3 % chez *Solmissius albescentis* à 11,9 % chez l'euphausiacé *Nematoscelis megalops*. Les rapports C/N sont compris entre 7,3 chez le mysidacé *Eucopia unguiculata* et 3,5 chez les siphonophores *Chelophyes appendiculata* et *Abylopsis tetragona*.

TABLEAU IV. — Composition chimique élémentaire en C, N et C/N des principaux organismes zooplanctoniques et micronectoniques.

TABLE IV. — Elementary chemical composition of C, N and C/N in the principal zooplanktonic and micronektonic organisms.

Fixation, saison	Matériel formolé, hiver			Gorsky et al., 1988 Matériel frais, printemps			Omori, 1969 Matériel frais, moyenne annuelle			Beers, 1966 Matériel frais, moyenne annuelle		
Classe, ordre, espèce	% C	% N	C/N	%C	N	C/N	%C	%N	C/N	%C	%N	C/N
Méduses												
<i>Solmissius albescens</i>	16,4	4,3	3,8							7,2*	2,89*	2,49*
<i>Pelagia noctiluca</i>	21,3	4,9	4,3	11,4	3,3	4,2						
Siphonophores										10,9	2,97	3,67
<i>Chelophyes appendiculata</i>	39,9	11,3	3,5	23,4	6,8	3,5						
<i>Abylopsis tetragona</i>	34,1	9,6	3,5	13,9	3,5	3,9						
<i>Lensia conoidea</i>	35,0	9,7	3,6									
Mollusques												
<i>Cavolinia inflexa</i>	26,3	4,1	6,4	25,6	4,6	5,6	22,0*	3,5*	6,3*	22,7*	3,25*	6,98*
Ostracodes	42,6	9,8	4,4									
Copépodes	47,1	10,7	4,4	41,9*	10,9*	4,0*	53,3	9,4	6,5	41,6	9,62	4,32
Mysidacés										40,7*	9,96*	4,09*
<i>Eucopia unguiculata</i>	57,4	7,8	7,3	43,1*	7,3*	5,9*						
<i>Anchialina agilis</i>	48,2	11,6	4,1									
<i>Siriella norvegica</i>	48,9	11,8	4,2				42,4*	11,0*	3,9*			
<i>Haplostylus lobatus</i>	46,3	11,4	4,1									
Amphipodes												
<i>Vibilia armata</i>	43,1	8,6	5,0									
<i>Platycelus cerratulus</i>	32,6	6,8	4,8				25,9	4,4	6,0			
<i>Eupromnoe minuta</i>	45,8	11,1	4,1									
Isopodes												
<i>Cirrolana borealis</i>	38,3	7,7	5,0									
<i>Eurydice truncata</i>	39,3	6,2	6,3									
Euphausiacés										40,7*	9,96*	4,09*
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	45,2	11,7	3,9	36,8	11,0	3,4	41,8*	10,3*	4,1*			
<i>Nematoscelis megalops</i>	47,0	11,9	3,9	35,6	9,7	3,7						
Décapodes												
<i>Gennadas elegans</i>	48,9	11,3	4,3	38,6	9,2	4,2	41,1*	9,3*	4,4*			
<i>Acanthephyra</i> sp.	44,7	10,5	4,3	34,0	9,2	3,8						
<i>Pasiphea sivado</i>	45,1	11,8	3,8	37,0	9,2	4,0						
<i>Sergestes arcticus</i>	51,5	9,3	5,5	46,2	11,7	4,0						
Chétognathes										28,3	7,84	3,61
<i>Sagitta lyra</i>	46,2	11,7	3,9	45,7*	10,8*	4,3*	45,6*	10,9*	4,2*			
Salpes												
<i>Salpa maxima</i>	34,4	8,4	4,0									
Appendiculaires	47,0	11,7	4,3	57,8*	11,7*	5,1*						
Poissons										37,9	9,68	3,91
<i>Cyclotone</i> sp.	46,2	10,7	4,3	37,3	8,5	4,5	41,5*	11,2*	3,7*			
<i>Nyctophium</i> sp.	40,4	9,8	4,1									

* valeurs mesurées pour des espèces ou des genres proches

DISCUSSION

Les concentrations d'animaux pélagiques en dehors de leur biotope habituel est souvent la conséquence de transferts advectifs à la suite des migrations vers la surface (ISAACS & SCHWARTZLOSE, 1965 ; PEREYRA *et al.*, 1969 ; MACQUART-MOULIN & PATRITI, 1993). HOPKINS *et al.* (1981) constatent que les concentrations d'organismes épi-pélagiques et mésopélagiques océaniques près du littoral, notamment le micronecton, conditionnées par les migrations verticales et les courants advectifs, entraînaient des concentrations de prédateurs benthiques. Les canyons constitueraient des pièges pour les espèces pélagiques océaniques migrantes dérivant vers le littoral (KOSLOW & OTA, 1981). En hiver, les groupes quantitativement les plus importants dans nos prélèvements sont essentiellement représentés par les copépodes et les appendiculaires qui occupent les stations côtières. Les effectifs de copépodes les plus abondants sont récoltés en surface durant la période nocturne. Les appendiculaires ne présentent pas de migrations verticales.

La comparaison des effectifs zooplanctoniques observés durant la période hivernale le long de la radiale orientale, en amont, et occidentale, en aval, nous permet une première observation sur le transfert est-ouest dans la zone étudiée. La majorité des groupes ou espèces examinés se concentrent sur le plateau continental marseillais. Chez quelques-uns de ces groupes, des effectifs importants sont aussi observés aux stations du large de la radiale orientale : *C. appendiculata*, copépodes, œufs de poissons. Ainsi le plateau nord-occidental se comporterait comme une zone d'accumulation pour les organismes transportés par la branche la plus littorale du courant Liguro-provençal, au même titre que les fonds de canyons et le haut de la pente. Il constituerait un lieu de concentration pour certaines espèces profondes ou migratrices (larves d'euphausiacés par exemple). Par ailleurs deux groupes présentent des effectifs plus importants sur la radiale orientale : les salpes, qui, compte tenu de leur caractère océanique, ne pénètrent que peu sur le plateau continental nord (Marseille et Cassis) et les larves de brachyours dont l'abondance peut être reliée à une population méroplanctonique localement circonscrite en relation avec des adultes inféodés au biotope benthique.

Sur la radiale occidentale, par unité de surface, et de façon générale, de nombreux organismes présentent leur maximum d'effectif sur le plateau continental et près du littoral ; seules les salpes se retrouvent en abondance au-delà de la pente, aux stations du large.

Par contre sur la radiale orientale la plupart des organismes présentent un maximum d'effectif sur la pente ou au-delà.

La biomasse zooplanctonique par unité de volume d'eau est apparue comme importante près du littoral et en général sur le plateau continental. La concentration des organismes sur le plateau ouest (marseillais) peut s'expliquer par l'influence possible du courant Liguro-provençal dont une branche remontante s'étale sur le plateau continental marseillais (*fig. 1*), alors que par régime de vents faibles, ou en régime de base, la composante de surface sur le site oriental est réfléchi au contact du massif et des îles situés à l'ouest de Cassis, puis redescend dans l'axe du canyon (CASTELBON, 1972 ; BOURCIER, 1978).

La variabilité constatée dans l'évaluation des poids secs et des teneurs relatives en carbone (et d'azote) est fonction des fluctuations écologiques et physiologiques (BOUCHER *et al.*, 1976 ; CONOVER & CORNER, 1968 ; OMORI, 1969), des conditions trophiques (GUERIN & GAUDY, 1977), des conditions de conservation et de traitement des échantillons (LOVEGROVE, 1962 ; GRAND PERRIN & CABIOCHE, 1968 ; FUDGE, 1968) et, évidemment, des méthodes de mesures et de prélèvement dont notamment l'utilisation de filets à vides de maille de tailles différentes. Pour GIGUERE *et al.* (1989), la conservation chimique (formol ou éthanol) réduit le poids sec de 37 à 43 %. Les méthodes de conservation altèrent plus ou moins les organismes et influent d'une part sur le contenu (valeurs absolues) et d'autre part sur les teneurs (valeurs relatives, exprimées la plupart du temps en pourcentages) des composants élémentaires. La conservation dans un milieu formolé, employée dans notre étude, favorise une diminution des valeurs absolues de carbone et d'hydrogène mais augmente leurs valeurs relatives (HOPKINS, 1968 ; CHAMPALBERT & KÉRAMBRUN, 1979). Les méthodes de rinçages paraissent aussi jouer une influence sur les résultats des dosages, les valeurs de carbone et d'azote ne variant pas forcément dans le même sens (GORSKY *et al.*, 1988).

En Méditerranée, des valeurs en poids secs, proches de celles obtenues par notre étude, sont notées par YANNOPOULOS & YANNOPOULOS (1976), CAMINAS (1983), FERNANDEZ DE PUELLES (1990). Cependant, de nombreux auteurs ont relevés des valeurs souvent supérieures. NIVAL *et al.* (1975) sur des stations analogues aux nôtres dans la couche 0 à 75 m donnent les valeurs de biomasse de 500 mg m⁻² en hiver à 3000 mg m⁻² au printemps. En zone néritique, dans la région de Banyuls, en hiver, RAZOULS & RAZOULS (1979) donnent des valeurs comprises entre 250

30 mg m⁻². SCHMIDT *et al.* (1992) estiment la biomasse planctonique, une quinzaine de kilomètres au large de ; à 1297,4 mg m⁻² en hiver et à 8456,4 mg m⁻² au temps dans la couche 200-0.

Les valeurs de biomasse observées en hiver sur nos ales sont comparables aux valeurs estimées ou évaluées ; les zones oligotrophes (BEERS, 1966 ; CURL, 1962 b).

Les valeurs relatives en carbone et azote des organismes pris par groupes ou par espèces sont en général plus ées que celles relevées par CURL (1962a,b) en antique, BEERS (1966) dans la mer des Sargasses, OMORI (1969) dans le Pacifique Nord, et GORSKY *et al.* (1988) en littérannée. Ces différences paraissent devoir être imputées aux méthodes de conservation (CHAMPALBERT & CHAMBRUN, 1979). Les différences de valeurs entre espèces ou groupes d'organismes sont toutefois à peu près stantes. Il est donc possible d'établir, à partir de leur composition chimique élémentaire, une hiérarchie entre les organismes. Méduses, siphonophores et thaliacés sont en général les plus pauvres en C et N alors que le reste du plancton, notamment les crustacés, présentent des valeurs beaucoup plus fortes dans le *tableau IV* (CURL, 1962 ; OMORI, 1969 ; LARSON, 1986 ; GORSKY *et al.*, 1988).

Il en est de même des rapports C/N qui permettent aussi une différenciation des organismes zooplanctoniques : méduses, siphonophores et thaliacés présentent de faibles valeurs (3,5 à 4,1), alors que de nombreux crustacés, mollusques ptéropodes et poissons présentent de fortes valeurs (5,1 à 7,3).

De manière générale, comme de nombreux auteurs, nous constatons que les organismes gélatineux, méduses, siphonophores, tuniciers, *Cavolinia inflexa*, présentent des faibles valeurs de C % et N % et que les ptéropodes présentent de fortes valeurs du rapport C/N. Nous avons par ailleurs noté, comme OMORI (1969), de faibles teneurs en C et N chez l'amphipode *Platyscelus serratus*. Une certaine homogénéité de composition en C % et N % chez les différentes espèces d'euphausiacés a aussi été observée (CURL, 1962a,b ; BEERS, 1966 ; OMORI, 1969 ; GORSKY *et al.*, 1988).

La poursuite des prélèvements sur plusieurs années nous permettra d'apprécier les fluctuations saisonnières et l'exploitation définitive de nos données sera associée aux caractéristiques hydrologiques disponibles dans le cadre du programme PNOC.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BEERS J.R., 1966.— Studies on the chemical composition of the major zooplankton in the Sargasso Sea off Bermuda. *Limnology and Oceanography*, **11** : 520-528.
- CHAMBRUN J., RAZOULS C. & RAZOULS S., 1976.— Composition chimique élémentaire en carbone et azote de *Centropages typicus* et *Temora stylifera*. Analyse des variations en fonction de la physiologie et des conditions écologiques. *Cahiers de Biologie Marine*, **17** : 37-43.
- CHAMBRUN M., 1978.— Courantologie du Canyon de Cassidaigne. *Tethys*, **83** : 275-282.
- CHAMBRUN J.A., 1983.— Datos preliminares sobre la biomasa zooplanctonica en el sector noroccidental del Mar de Alboran. *Boletín del Instituto Espanol de Oceanografia*, **1** (1) : 1-18.
- CHAMBRUN C., 1972.— Etude de la circulation des masses d'eau dans le golfe de Marseille. *Tethys*, **4** (2) : 269-312.
- CHAMPALBERT G. & KERAMBRUN P., 1979.— Influence du mode de conservation sur la composition chimique élémentaire de *Pontella mediterranea* (Copepoda : Pontellidae). *Marine Biology*, **51** : 357-360.
- CHAMBRUN R.J. & CORNER E.D.S., 1968.— Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycles. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **48** : 49-75.
- CURL H. Jr., 1962a.— Analyses of carbon in marine plankton organisms. *Journal of the Marine Results*, **20** : 181-188.
- CURL H. Jr., 1962b.— Standing Crops of Carbon, Nitrogen, and Phosphorus and Transfer between Trophic Levels in Continental Shelf Waters South of New York. *Rapports et Procès verbaux des réunions du conseil permanent international pour l'exploration de la mer*, **153** : 183-189.
- FERNANDEZ DE PUELLES M.L., 1990.— Evolucion temporal de la biomasa zooplanctonica en el mar Balear. *Boletín del Instituto Espanol de Oceanografia*, **61** (1) : 95-106.
- FUDGE H., 1968.— Biochemical Analysis of Preserved Zooplankton. *Nature*, **219** : 380-381.
- GIGUERE L.A., ST PIERRE J.F., BERNIER B., VEZINA A. & RONDEAU J.G., 1989.— Can we estimate the true weight of zooplankton samples after chemical preservation ? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **46** (3) : 522-527.
- GORSKY G., DALLOT S., SARDOU J., FENAUX R., CARRÉ C. & PALAZZOLI L., 1988.— C and N composition of some northwestern Mediterranean zooplankton and micronekton species.

- Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **124** (2) : 133-144.
- GRAND PERRIN R. & CABIOCHE C., 1968.— Aperçu sur l'action des procédés de conservation sur la biomasse d'organismes micro-nectoniques et macroplanctoniques. *Journal du conseil permanent international pour l'exploration de la mer*, **32** (2) : 209-215.
- GUERIN J.P. & GAUDY R., 1977.— Etude des variations du poids sec et de la constitution chimique élémentaire de *Tisbe holothuriae* (Copepoda : Harpacticoida) élevé sur différents régimes artificiels. *Marine Biology*, **44** : 65-70.
- HOPKINS T.L., 1968.— Carbon and Nitrogen content of fresh and preserved *Nematoscelis difficilis* a euphausiid crustacean. *Journal du conseil permanent international pour l'exploration de la mer*, **31** : 300-304.
- HOPKINS T.L., MILLIKEN D.M., BELL L.M., MCMICHAEL E.J., HEFFERNAN J.J. & CANO R.V., 1981.— The landward distribution of oceanic plankton and micronekton over the west Florida continental shelf as related to their vertical distribution. *Journal of Plankton Research*, **3** (4) : 645-658.
- ISAACS J.D. & SCHWARTZLOSE R.A., 1965.— Migrant Sound Scatterers : Interaction with the Sea Floor. *Science*, **150** : 1810-1813.
- JOHNS B., MARSALEIX P., ESTOURNEL C. & VÉHIL R., 1992.— On the wind-driven coastal upwelling in the gulf of Lions. *Journal of Marine System*, **3** : 309-320.
- KOSLOW J.A. & OTA A., 1981.— The Ecology of Vertical Migration in Three Common Zooplankters in the La Jolla Bight, April-August 1967. *Biological Oceanography*, **1** (2) : 107-134.
- LARSON R.J., 1986.— Water content, organic content, and carbon and nitrogen composition of medusae from the northeast Pacific. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **99** : 107-120.
- LOVEGROVE T., 1962.— The effect of Various Factors on Dry Weight Values. *Rapports et Procès verbaux des réunions de la CIESM*, **153** : 86-91.
- MACQUART-MOULIN C. & PATRITI G., 1993.— Canyons sous-marins et advection vers le talus continental du plancton néritique. *Oceanologica Acta*, **16** (2) : 179-189.
- MILLOT C., 1990.— The Gulf of Lions' hydrodynamics. *Continental Shelf Research*, **10** (9-11) : 885-894.
- NIVAL P., NIVAL S. & THIRIOT A., 1975.— Influence des conditions hivernales sur les productions phyto- et zooplanctoniques en Méditerranée Nord-Occidentale. V. Biomasse et production zooplanctonique — relations phyto-zooplankton. *Marine Biology*, **31** : 249-270.
- OMORI M., 1965.— A 160 cm Opening-Closing Plankton Net. *The Journal of the Oceanographical Society of Japan*, **21** (5) : 212-218.
- OMORI M., 1969.— Weight and chemical composition of some important oceanic zooplankton in the North Pacific Ocean. *Marine Biology*, **3** : 4-10.
- PEREYRA W.T., PEARCY W.T. & CARVEY F.E. Jr. 1969.— *Sebastes flavidus*, a shelf Rockfish Feeding on Mesopelagic Fauna, with Consideration of the Ecological Implications. *Journal of the fisheries research board of Canada*, **26** (8) : 2211-2215.
- RAZOULS C. & RAZOULS S., 1979.— Valeur énergétique de l'échelon secondaire pélagique dans différentes aires marines. *Vie Milieu*, **28-29** (1) sér. AB : 39-50.
- SCHMIDT S., NIVAL P., REYSS J.L., BAKIER M. & BUAT-MÉNARD P., 1992.— Relation between ^{234}Th Scavenging and zooplankton biomass in Mediterranean surface waters. *Oceanologica Acta*, **15** (2) : 227-231.
- YANNOPOULOS C. & YANNOPOULOS A., 1976.— Zooplankton biomass in the Saronikos Gulf, winter 1972-1973. *Acta Adriatica*, **18** (20) : 329-337.