

Distribution bathymétrique et spatiale des populations de *Gryphus vitreus* (brachiopode) sur la marge continentale (Nord-Ouest Méditerranée)

Distribution
Brachiopode
Bathyal
Mer Méditerranée

Distribution
Brachiopoda
Bathyal
Mediterranean Sea

Christian C. EMIG

Centre National de la Recherche Scientifique, GRECO « Écoprophyce » et RCP728, Station Marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille, France.

Reçu le 19/5/88, révisé le 6/10/88, accepté le 17/11/88.

RÉSUMÉ

La physiographie des fonds de la pente continentale de Provence et de Corse sur lesquels se développe la biocoenose à *Gryphus vitreus* correspond à deux catégories (I et II) de profils topographiques. Les variations de densité de *Gryphus vitreus* permettent de distinguer cinq zones bathymétriques en rapport avec la vitesse du courant : zones 1 et 5, moins de 10 individus. m⁻², le courant pouvant atteindre 0,5-1 nœud; zones 2 et 4, de 20 à 100 individus. m⁻², courant jusqu'à 1-1,5 nœud; zone 3, de 200 à 700 individus. m⁻², courant jusqu'à 1,5-2 nœuds. La direction du courant induit trois types de distributions bathymétrique et spatiale de ces zones de densité : type A sur le profil I, à pente continue dès le rebord du plateau continental; types B ou C sur le profil II, caractérisé par des plateaux « offshore », plus ou moins larges. Ces trois types sont décrits, et leurs caractéristiques sont analysées et discutées; ils débutent au niveau du rebord du plateau continental (100-120 m), et leur limite en profondeur et les limites des différentes zones sont fonction de l'inclinaison de la pente (10° et plus; moins de 10°).

Oceanologica Acta, 1989. 12, 2, 205-209.

ABSTRACT

Bathymetric and spatial distribution of the *Gryphus vitreus* (Brachiopoda) populations along the continental margin (NW Mediterranean)

The topography of the bottoms on which the *Gryphus vitreus* biocoenosis occurs along the continental slope of Provence and Corsica belongs to two categories of profiles. According to the variations of density of *G. vitreus*, one can establish five bathymetric zones directly related to the velocity of the bottom-current: zones 1 and 5, with 5 to 10 individuals. m⁻², current up to 0.5-1 knot; zones 2 and 4, with 20 to 100 individuals. m⁻², current reaching 1-1.5 knots; zone 3, with the highest density (200 to 700 individuals. m⁻²), current up to 1.5-2 knots. The direction of the current over the *Gryphus vitreus* biocoenosis induces three types of distributional limits of the density zones: type A on profile 1, with a continuous slope beyond the continental shelf-edge; types B and C on profile 2, with occurrence of a more or less broad offshore shelf. The three types are described and discussed; they occur from the continental shelf-edge (100-120 m) and their lower limit and the borders of the different density zones are related to the slope gradient (10° or steeper, and less than 10°).

Oceanologica Acta, 1989. 12, 2, 205-209.

INTRODUCTION

La biocoenose à *Gryphus vitreus* (cf. Emig, 1985) a pour espèce dominante et caractéristique exclusive le brachiopode *Gryphus vitreus* (Born), qui est une espèce

sténotope (selon la définition de Arnaud et Emig, 1987). Cette espèce constitue un excellent marqueur de l'extension de cette biocoenose et des conditions hydrodynamiques qui y règnent. En effet, les observations en submersible le long de deux radiales

provençales et les résultats des dragages sur une troisième radiale ont permis de définir trois types de distribution de cette espèce (Emig, 1987; Emig et Arnaud, 1988). Puis, la comparaison des données obtenues le long de profils topographiques de Provence et de Corse a conduit à proposer trois modèles de distribution, liés à des profils types et à la nature de la circulation au niveau du fond; car la largeur de la ceinture (de quelques centaines de mètres à plus de 6 km), que dessine la biocoenose à *Gryphus vitreus* le long de la marge continentale, est directement déterminée par la physiographie et par les conditions hydrodynamiques qu'elle induit (Emig, 1985; 1987; 1988). Cette ceinture est limitée sur le plateau continental par les biocoenoses circalittorales (détritique côtier ou détritique du large) et, en profondeur, par la biocoenose de la vase profonde bathyale.

MATERIEL ET MÉTHODES

Entre 1983 et 1987, des campagnes de dragages et de chalutages ont été effectuées en Corse (202 stations) et sur les côtes provençales (148 stations) avec les navires N/O *Catherine-Laurence*, *Korotneff* et *Antedon*. Deux plongées avec le submersible SMI *Griffon* ont eu lieu sur les radiales P3 (janvier 1986: Emig, 1987) et P1 (octobre 1987: Emig et Arnaud, 1988). Des profils topographiques, perpendiculaires aux isobathes, ont été établis dans chaque zone de travail (les principales radiales sont localisées sur les figures 1 et 2).

Les données obtenues par dragages ont été comparées aux densités observées en submersible, afin de reporter sur des profils topographiques non étudiés en plongée ces données exprimées en densité (voir Emig, 1987; Emig et Arnaud, 1988):

L'évaluation en submersible de la densité de *Gryphus vitreus* a été faite par comptage direct des individus sur des enregistrements en vidéo-cassettes et d'après des photographies. Cinq zones de densité ont

ainsi été reconnues: zones 1 et 5 avec moins de 10 individus/m⁻²; zones 2 et 4 avec 20 à 100 (moyenne 70); zone 3 avec 200 à 700 (moyenne 270) (Emig, 1987; Emig et Arnaud, 1988).

L'évaluation par dragage a été faite à partir de prélèvements effectués dans les mêmes zones que celles étudiées en submersible, en utilisant une drague Charcot-Picard (avec un filet de maille 10 mm) traînée pendant 15 minutes à la vitesse d'un nœud; cette évaluation donne en nombre d'individus par dragage: < 20 en zones 1 et 5; 50±30 en zones 2 et 4; > 90 en zone 5. Ces données permettent d'extrapoler les récoltes par dragage en densité par m² (voir ci-dessus) afin de pouvoir établir les zones de densité semblables sur toutes les radiales (fig. 2).

Les courants ont été évalués en vitesse, direction et limites bathymétriques lors des plongées en submersible; les données ont été complétées par l'emploi d'un sondeur Chromascope en basses fréquences (Emig et Arnaud, 1988).

RÉSULTAT

L'ensemble des profils topographiques dressés se répartissent en deux catégories (fig. 1, 2, 4): la catégorie I présente une pente continue (inclinaison entre 5 et 14°) dès le rebord du plateau continental; la catégorie II, après ce rebord plus ou moins accentué (mais toujours bien net au sondeur du navire), montre un plateau en pente douce (1-2°), large de quelques centaines de mètres à plus de 5 km, jusqu'à sa rupture de pente vers 150 m de profondeur, puis une pente régulière (inclinaison entre 2 et 16°).

Selon la distribution spatiale de *Gryphus vitreus* le long d'un profil pouvant présenter jusqu'à cinq zones de densité (fig. 2-4), on constate que les trois types de distribution étudiés sur la côte provençale (fig. 2: radiales P1 à P3) se retrouvent en Corse sous des conditions hydrodynamiques semblables. Le type A correspond au profil de catégorie I, sous des courants obliques ou parallèles à la pente; les types B ou C correspondent au profil de catégorie II, selon que les courants sont parallèles ou perpendiculaires à la pente (Emig, 1985; 1988; Emig et Arnaud, 1988). Ces trois types sont décrits ci-dessous.

Description des trois types de distribution

Tous les profils débutent au niveau de la rupture de pente du plateau continental (100-120 m) par la zone 1 qui s'étend jusque vers 120-140 m; cette zone peut apparaître comme une zone de transition avec l'étage circalittoral; mais en fait, la transition réelle entre la biocoenose circalittorale et la biocoenose à *Gryphus vitreus* est brutale, en quelques dizaines de mètres, au niveau même du rebord.

La limite d'extension en profondeur de la biocoenose à *G. vitreus* correspond à celle de la zone 5 qui, avec une densité similaire à celle de la zone 1, présente à la surface du sédiment une thanatocoenose quaternaire. Caractérisée par des coquilles de mollusques bivalves

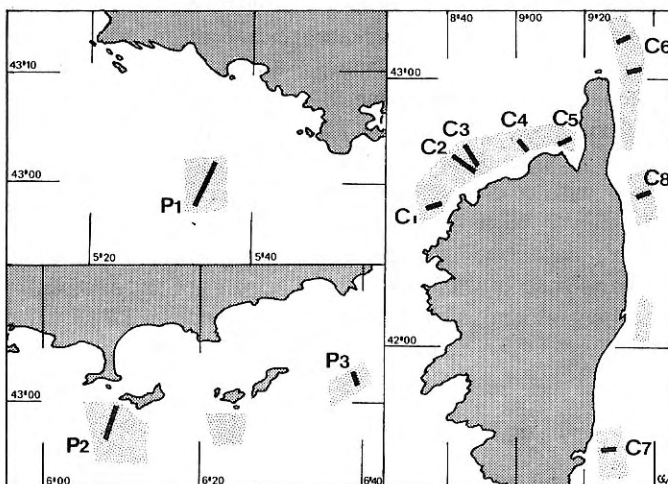


Figure 1
Localisation des zones étudiées de la biocoenose à *Gryphus vitreus* (en grisé) et des principales radiales en Provence et en Corse.
Locations of the investigated areas of *Gryphus vitreus* biocoenosis (shaded) and of the main transects in Provence and Corsica.

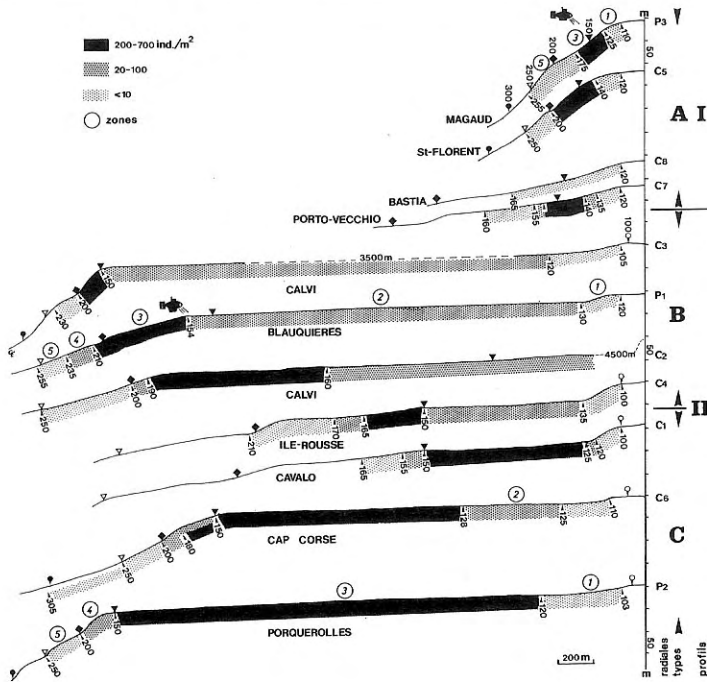


Figure 2

Principales radiales, regroupées par type et catégorie de profil topographique, avec distribution bathymétrique et spatiale des zones de densité de *Gryphus vitreus*; les radiales P1 et P3 ont été étudiées en submersible. La radiale C6 au nord du Cap Corse montre une plus grande extension des zones 3 et 5 qu'à l'est de ce cap pour un même profil. Voir explication dans le texte et localisation sur la figure 1.

Main topographic transects, ranked according to type and profile category, with bathymetric and spatial distribution of the density zones of *Gryphus vitreus*. Transects P1 and P3 were investigated by submersible. Transect C6, N of Cap Corse, shows a deeper extension of zones 3 and 5 than E of this cape on a similar profile. See explanation in text and Figure 1 for location.

(surtout de *Venus*), des débris de coraux ahermatypiques, des graviers (Gautier et Picard, 1957; Emig, 1985; 1987; Emig et Arnaud, 1988), cette thanatocoenose peut remonter en zone 4. Bien que la zone 5 puisse apparaître comme faisant la transition avec la biocoenose de la vase profonde bathyale, il existe là encore une étroite zone de transition entre cette biocoenose et la zone 5 (Emig et Arnaud, 1988).

Type A

Le type A (fig. 2, 3) se développe sur profil de catégorie I et présente seulement trois zones (1, 3, 5). Ce type, étudié en submersible par Emig (1987) sur la radiale P3, montre les mêmes caractéristiques sur des radiales de Corse. Sur des pentes de 10° à 14° , les limites bathymétriques inférieures des zones se situent vers 130, 200, 250 m (fig. 4). Dès que la pente est inférieure à 10° , on constate une remontée des limites inférieures des zones 3 et 5 jusqu'à 150 et 160 m (fig. 3, 4). La distribution spatiale des trois zones se maintient quelle que soit la pente (fig. 2). Néanmoins, sur des radiales à faible pente (5°), telles C7, d'étroites zones 2 et 4 peuvent apparaître.

La radiale C8, fortement envasée, ne présente qu'une faible densité de *G. vitreus* (zone 1-5). La zonation de la radiale C5 s'est modifiée entre 1984 et 1986; on a observé le remplacement de la zone 3 par une zone 2-4 (avec une forte mortalité de *G. vitreus* de toutes tailles) lié à un fort envasement du plateau continental et de la pente (dû probablement à de fortes décharges de sédiments terrigènes par suite de la déforestation du Cap Corse par le feu, pendant cette période).

Type B

Dans le type B, sur un profil de catégorie II, la zone 2 occupe tout le plateau en pente douce ($1-2^\circ$) avec une répartition assez homogène de *G. vitreus*, quelle que soit la largeur du plateau (de quelques centaines de

mètres à plus de 5 km) jusqu'à son rebord vers 150-160 m (fig. 2). En-dessous, la distribution des zones 3 à 5 est fonction de l'inclinaison de la pente (fig. 4). Ainsi, pour une forte pente (16° , radiale C3), seules les zones 3 et 5 sont présentes, puis entre 16° et 10° , apparaît une zone 4, réduisant la largeur de la zone 5. Pour cet intervalle de pente $16-10^\circ$, les limites inférieures des zones 3 et 5 se maintiennent respectivement vers 200 et 250 m. Entre 10° et 2° , on observe, comme dans le type A, une remontée des limites bathymétriques inférieures des zones 5, 4 et 3, respectivement, jusque vers 200, 170 et 165 m (fig. 3, 4).

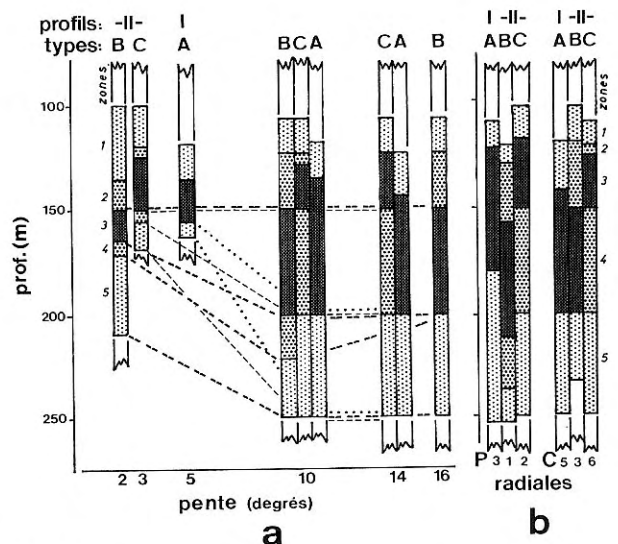


Figure 3

Distribution bathymétrique des zones de densité de *Gryphus vitreus* dans les trois types A, B et C : a) modélisée en fonction de l'inclinaison de la pente; b) comparaison des trois types en Provence et en Corse (d'après des radiales similaires).

Bathymetric distribution of the density zones of *Gryphus vitreus* in types A, B and C: a) modelling in relation to the incline of the continental slope; b) comparison of the three types on the coasts of Provence and Corsica (on the basis of similar transects).

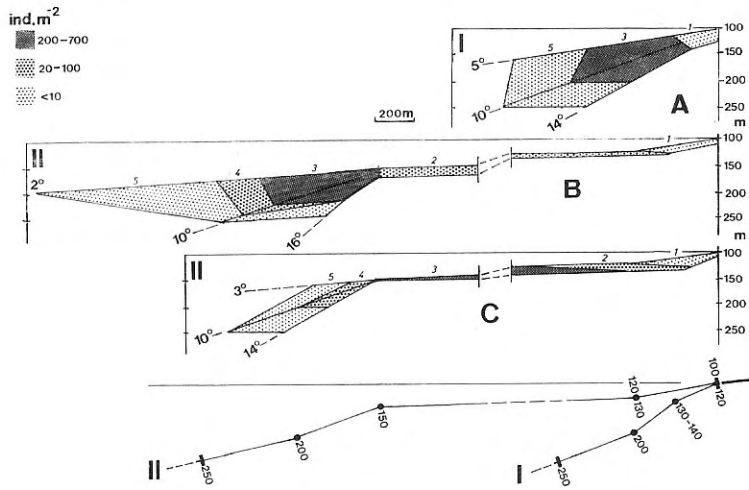


Figure 4

Modélisation de la distribution bathymétrique et spatiale des zones de densité de *Gryphus vitreus* pour les type A, B et C en fonction des deux catégories de profils topographiques, I et II, représentées schématiquement (profils du bas).

Modelling of the bathymetric and spatial distribution of the density zones of *Gryphus vitreus* for types A, B and C in relation to the two profile categories I and II (see bottom profiles).

L'extension spatiale de la zone 4 se maintient le long des profils, tandis que celle des zones 3 et surtout 5 augmente quand la pente diminue (fig. 2, 3); en fait (fig. 4), la zone 4 se développe au détriment de la zone 5 sur une pente supérieure à 10° et de la zone 3 pour une pente inférieure (Emig, 1988).

La radiale C2, malgré une faible pente, présente une distribution des zones proche de celle de la radiale P1 (fig. 2). Ceci peut s'expliquer par la localisation de C2 à proximité du canyon sous-marin de l'Île-Rousse, induisant de forts courants de fond, probablement liés aux accidents topographiques, jusqu'à des profondeurs supérieures à celles des radiales comme C4.

Type C

Contrairement au type B, mais sur des profils semblables (catégorie II), c'est sur le plateau que la densité maximale des *G. vitreus* (zone 3) s'observe, avec généralement une étroite zone 2 en arrière du plateau (fig. 2-4). Comme pour le type B, la limite bathymétrique des zones au-delà du rebord de ce plateau (vers 150 m) est fonction de l'inclinaison de la pente : entre 14° et 10° , les limites inférieures des zones 4 et 5 se maintiennent respectivement vers 200 et 250 m. Entre 10° et 3° , ces limites remontent respectivement jusqu'à 155 et 165 m (fig. 3, 4) et, en même temps, l'extension spatiale ne diminue que légèrement pour la zone 5, mais est très grande pour la zone 4 (fig. 2).

Dans la région du Cap Corse (fig. 1, 2 : radiale C6), en se déplaçant vers le Nord, les zones 3 et 5 atteignent des limites bathymétriques plus profondes, respectivement 180 et 305 m, probablement par extension en profondeur des courants parcourant le plateau au Nord du cap Corse sous l'effet des vents dominants (Ouest ou Est-Nord-Est).

Comparaison des types et discussion.

Des résultats antérieurs (Emig, 1985; 1987; Emig et Arnaud, 1988) ont conduit à établir une relation entre la vitesse et la direction des courants de fond selon la physiographie des fonds et la distribution en zones de densité de *Gryphus vitreus*. Ces courants sont induits par la dérive des masses d'eaux atlantiques en Mer Méditerranée et renforcés par les vents dominants :

— Leur vitesse, traduite par les zones de densité des *G. vitreus*, peut atteindre 0,5-1 nœud en zones 1 et 5, 1-1,5 nœud en zones 2 et 4, et 1,5-2 nœuds en zone 3;

— Leur direction (et vitesse), selon les catégories I ou II de profils topographiques, induit les trois types de distribution des zones de densité de *G. vitreus* : le type A (profil de catégorie I) et le type B (profil de catégorie II) sont soumis à des courants principalement obliques (depuis le plateau continental) ou parallèles à la pente; le type C (profil de catégorie II) est lié quant à lui à des courants perpendiculaires à la pente.

Les trois types A, B et C présentent des caractéristiques communes :

- la limite supérieure d'extension de *G. vitreus* correspond au rebord du plateau continental, et la largeur de la zone 1 est fonction de la pente (entre 2° et 10°), d'autant plus étroite et avec une limite bathymétrique inférieure plus profonde que la pente est plus forte (fig. 4);

- au-delà de 150 m, les limites bathymétriques des zones de densité dans les trois types changent selon que la pente est comprise entre 10° et 16° ou inférieure à 10° .

Pente comprise entre 10° et 16°

Les limites bathymétriques inférieures se maintiennent vers 250 m pour la zone 5 dans les trois types et vers 200 m pour la zone 3 (types A et B) et la zone 4 (type C; fig. 3, 4). Si l'extension maximale des courants de fonds se situe vers 250 m dans les localités étudiées, voire 300 m au nord du Cap Corse, elle peut s'étendre jusqu'à 400-500 m, voire 700 m, dans l'archipel toscan (Lumare, 1968) ou sur la côte algérienne (Maurin, 1962).

Les zones de densité traduisant la vitesse du courant, on observe que la zone 3 s'étend jusque vers 200 m dans les types A et B, mais que, quand la pente se rapproche de 10° , apparaît une zone 4 dans le type B, réduisant la largeur de la zone 5. Ceci traduit un courant plus fort en profondeur que dans le type A où les limites bathymétriques des vitesses de courants sont très nettes (Emig, 1987). Dans le type C, les courants sont moindres (zone 4) entre 150 et 200 m. Ainsi, les effets du courant en profondeur sont de type $B > A > C$, tandis que le maintien des limites bathymé-

triques conduit à une légère extension spatiale des zones 3 (types A et B) et zone 4 (type C) quand la pente passe de 16° à 10°. L'extension moyenne de la zone 5 est de type A > C > B, ce qui confirme les effets du courant énoncés ci-dessus.

Pente inférieure à 10°

Les limites inférieures des zones 3, 4, 5 remontent bathymétriquement (fig. 3), traduisant une extension moindre des courants en profondeur sur pente atténuée; mais, les effets des courants en profondeur sont ici de type B > C > A (fig. 3). Cette remontée semble liée aussi, dans les types B et surtout C, à une diminution de la largeur du plateau (fig. 2), et on observe aussi que la largeur de la zone 4 du type C et de la zone 3 du type B diminue; au contraire, celle de la zone 4 du type B se maintient, mais au détriment de la zone 3 (et non plus de la zone 5 comme précédemment) et la zone 5 s'accroît en largeur. Dans le type A, il n'y a pas de modification spatiale significative des zones 3 et 5, mais on peut observer l'apparition de zones 2 et 4 : ceci le rapproche alors du type C quant aux limites bathymétriques (fig. 2 : radiales C7 et C1; 3). L'extension spatiale moyenne de la zone 5 est de type B > A > C.

La figure 4 modélise les caractéristiques des trois types décrits. Chacun d'eux présente une distribution des zones de densité et une évolution spécifiques en fonction de l'inclinaison de la pente et des conditions hydrodynamiques; l'extension de la ceinture à *Gryphus vitreus* est de type B > C > A. L'inversion bathymétrique et spatiale des zones 2-3 et 3-4 (fig. 2, 3) dans les types B et C est induite par la direction des courants :

— obliques ou parallèles à la pente, avec le maximum de densité (donc les courants les plus forts) en-deçà du plateau;

— perpendiculaires à la pente, les plus forts courants étant sur le plateau.

Enfin, en comparant les trois radiales P1 à P3 de Provence avec les radiales similaires de Corse (fig. 3), on constate notamment que les trois types de profils corses présentent entre eux de bonnes similitudes bathymétriques, tandis qu'en Provence il y a un décalage bathymétrique, en particulier entre les types A et B. Cette différence pourrait être due au fait que la côte provençale est plus soumise à des perturbations (influence sédimentaire du Rhône, pollution...) que les côtes corses, aux conditions plus stables. Cette comparaison des résultats dans plusieurs zones géographiques permet aussi de souligner un aspect méthodologique, l'extension des données d'observations directe pour interpréter les résultats de dragages, ainsi que la validation à grande échelle du rôle primordial de la relation courant-pente sur la distribution de *Gryphus vitreus*.

Remerciements

Ce travail a été réalisé dans le cadre des programmes CNRS RCP728 et GRECO68 « Écoprophyce ». Les campagnes en mer ont été effectuées grâce aux moyens à la mer du CNRS-INSU (N/O Catherine-Laurence, N/O Koroneff, N/O Antedon) pour les chalutages et les dragages, et de la Marine Nationale (SMI Griffon et son navire-support BSIM Triton du GISMER) pour les plongées, sans lesquelles ce travail n'aurait pas eu le présent développement. Je remercie aussi L. Laubier, P. M. Arnaud et B. Laurin pour leurs critiques des versions antérieures de ce travail.

RÉFÉRENCES

- Arnaud P. M. et C. C. Emig (1987). La population, unité fonctionnelle de la biocoenose. *Actes Colloque National CNRS « Biologie des Populations »*, Lyon, septembre 1986, 69-72.
- Emig C. C. (1985). Distribution et synécologie des fonds à *Gryphus vitreus* (Brachiopoda) en Corse. *Mar. Biol.*, **90**, 1, 139-146.
- Emig C. C. (1987). Offshore brachiopods investigated by submersible. *J. expl. mar. Biol. Ecol.*, **108**, 261-273.
- Emig C. C. (1988). Distributional patterns along the Mediterranean continental margin (Upper Bathyal) using *Gryphus vitreus* (Brachiopoda) densities. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* (in press).
- Emig C. C. et P. M. Arnaud (1988). Observations en submersible sur la densité des populations de *Gryphus vitreus* (Brachiopodes) le

long de la marge continentale de Provence (Méditerranée occidentale). *CR Acad. Sci., Paris, sér. III*, **306**, 16, 501-505.

Gautier Y. et J. Picard (1957). Bionomie du banc du Magaud (Est des îles d'Hyères). *Recl. Trav. Stn. mar. Endoume*, **21**, 12, 28-40.

Lumare F. (1968). Osservazioni sulle zoocoenosi caratteristiche dei fondi da pesca a strascico dall'archipelago Toscano a La Spezia. *Prog. Ric. Risorse marine del fondo marino*, **25 B**, 5-29.

Maurin C. (1962). Étude des fonds chalutables de la Méditerranée occidentale (écologie et pêche). Résultats des campagnes des navires océanographiques « Président Théodore Tissier », 1957-1960, et « Thalassa », 1960-1961. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **26**, 2, 163-220.