

Università di Genova

Symposium Mediterranean Seas 2000

Norberto F. R. Della Croce
Editor

Istituto Scienze Ambientali Marine - Santa Margherita Ligure
1993

LA FAUNE BENTHIQUE PROFONDE DE MÉDITERRANÉE

LUCIEN LAUBIER¹ et CHRISTIAN C. EMIG²

¹ IFREMER, 155, rue Jean Jacques Rousseau, 92138 Issy-les-Moulineaux - ² Station Marine d'Endoume, rue de la Batterie des Lions, 13007 Marseille, France.

ABSTRACT

The recent history of the Mediterranean deep-sea conditions and fauna are briefly described. The different deep-sea environmental conditions, i.e. sedimentation, temperature, salinity, hydrology, deep-sea water masses, oxygen, organic material and carbon, are summarized. The history and these abiotic conditions can explain the specificities of the deep-sea fauna. In the Bathyal, the benthic biocoenoses on soft substrates, similar to those on the continental slope of the NE Atlantic, are: - the Shelf Detritic biocoenosis, characterized by the crinoid *Leptometra phalangium*, was previously considered as a Circalittoral assemblage; - the Bathyal Detritic Sands biocoenosis dominated by the brachiopod *Gryphus vitreus*, was recently investigated by submersible diving; - the White Corals biocoenosis, a probably relict assemblage; - the Bathyal Deep Mud biocoenosis. This latter develops into three main distributional zones and several facies, mainly that of *Funiculina quadrangularis* and that of *Isidella elongata*. The Abyssal fauna poorly known in the Mediterranean occurs beyond about 3000 m. The characteristics of the Mediterranean deep-sea fauna are reviewed and discussed. The conclusions focus on the importance to increase the investigations on the Mediterranean deep-sea and on the main interest of its fauna.

La Mer Méditerranée occupe environ 2 500 000 km² (moins de 0.8 % de l'océan mondial) et ses dimensions en font une petite mer, avec absence de marées (sauf en Adriatique). Elle communique avec l'Atlantique par le Détroit de Gibraltar et avec la Mer Rouge par le Canal de Suez. Sa profondeur moyenne est de 1650 m, ce qui est peu comparés aux 3800 m de l'océan mondial, et sa profondeur maximale atteint 5093 m, un peu moins de la moitié

de la fosse la plus profonde du Pacifique.

La zone bathyale (200–3000 m) occupe environ 60 % contre 15 % dans l'océan mondial et la zone abyssale (3000–6000 m) un peu plus de 13 % contre 76 %. Les profondeurs réellement abyssales sont rares en Méditerranée et l'étage bathyal occupe donc la surface la plus importante, par opposition avec l'étage abyssal dans les océans.

La Méditerranée perd des eaux profondes relativement riches en matériel minéralisé ou recyclé et reçoit des eaux atlantiques de surface, dont une grande partie du matériel minéral a été utilisée. Au-delà du seuil de Gibraltar, les eaux méditerranéennes à forte salinité et à densité élevée, formées par la concentration due à l'évaporation, s'enfoncent en profondeur par cascades jusqu'à l'équilibre et influencent une grande partie de l'Atlantique Nord Est. La Méditerranée manque d'upwellings importants. La circulation des masses d'eau est principalement thermohaline. La persistance d'eau de surface à salinité plus faible engendre le long des côtes un courant dirigé vers la droite (vu de terre).

La Méditerranée comprend deux grandes unités:

– la Méditerranée Occidentale (ou bassin occidental, couvrant 860 000 km²) est limitée par le seuil siculo-tunisien (≈ 400 m de profondeur) à l'Est et le seuil de Gibraltar (≈ 300 m) à l'Ouest. Sa profondeur maximale est de 3700 m et moyenne de 1615 m.

– la Méditerranée Orientale (ou bassin oriental) est deux fois plus étendue et un peu plus profonde (moyenne de 1656 m) que la Méditerranée Occidentale. Elle est formée de quatre mers différentes, Adriatique, Ionienne, Egée et Levant, ainsi que d'un bassin isolé par un seuil peu profond, la Mer Noire. Les eaux profondes de la Mer Noire sont riches en hydrogène sulfuré et en méthane et ne contiennent plus d'oxygène à partir de 190 m de profondeur (la limite semble avoir remonté de quelques dizaines de mètres depuis un demi-siècle). La Méditerranée Orientale est caractérisée par la présence d'une structure topographique et géologique majeure, appelée ride méditerranéenne, qui culmine à 700 m au-dessus de la plaine (Ryan et al., 1970).

HISTOIRE GÉOLOGIQUE RÉCENTE

A l'Oligocène, la Méditerranée, nommée Téthys, s'ouvrant sur l'Océan Atlantique et sur l'Océan Indien, était une partie de la Mésogée, créée durant le Jurassique inférieur. La Téthys a existé jusqu'au Tertiaire supérieur, mais perd définitivement toute communication avec l'Océan Indien au Miocène inférieur (Steininger et Rögl, 1984).

Ce qui s'est produit au Messinien reste sujet à discussion, car la Méditerranée était très certainement restée en communication avec l'Atlantique (Rögl et Steininger, 1984). Séparée de l'Atlantique, elle devient un bassin fermé, ce qui, en plusieurs étapes d'évaporation non compensée, a profondément changé les conditions de sédimentation et créé des circonstances favorables aux dépôts d'évaporites. Cette crise de salinité n'implique pas une dessiccation totale, des environnements marins ont probablement persisté localement.

Au début du Pliocène, la communication avec l'Atlantique est rétablie par une transgression soudaine. A partir du Pliocène supérieur, la Méditerranée présente graduellement son aspect actuel, tandis que le climat devient tempéré. C'est à ce moment que l'on voit apparaître dans la faune, initialement constituée d'espèces eurythermes et euryhalines, des espèces atlantiques boréales et tropicales qui ont successivement pénétré en Méditerranée (Fig. 1).

Au début du Quaternaire, les profondeurs de la Méditerranée étaient

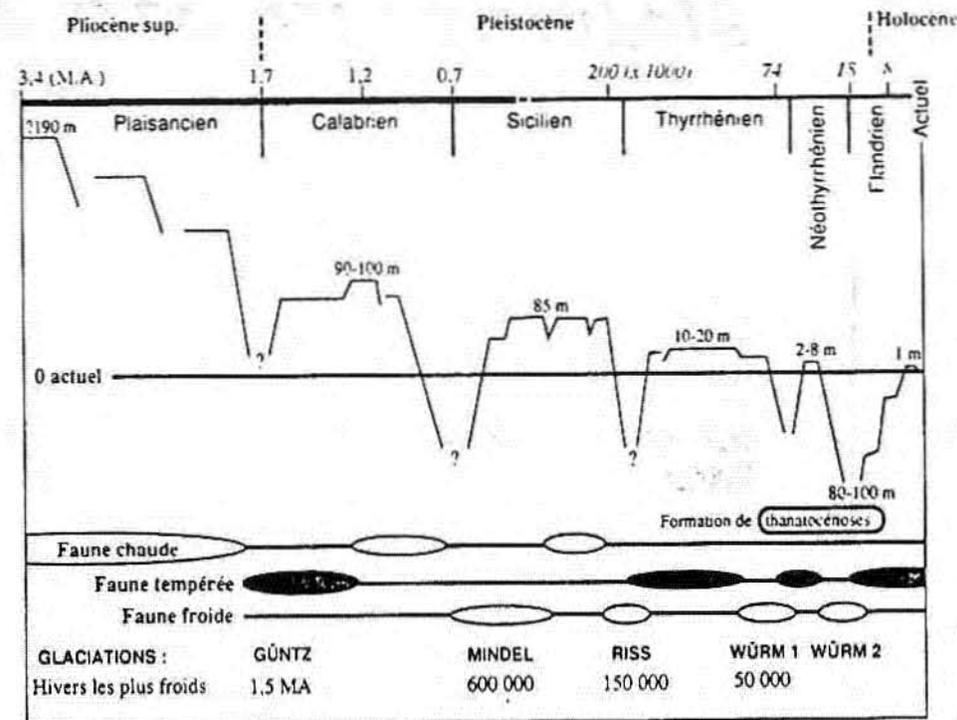


Fig. 1. Principales phases de succession des faunes en Méditerranée depuis le Pliocène durant les diverses périodes glaciaires et interglaciaires (marquées par les variations du niveau de la mer).

semblables à l'actuel et le Déroit de Gibraltar avait déjà un seuil de 300 m. Les seules variations du niveau de la mer étaient dues aux processus glacio-eustatiques de l'océan mondial. Les fluctuations climatiques durant le Quaternaire sont remarquables avec des successions de périodes glaciaires et interglaciaires (Fig. 1) qui sont accompagnées de variations de la salinité avec stratification thermiques des eaux et du changement périodique de la direction des courants dans le Déroit de Gibraltar (Maldonado, 1985; Poutiers, 1987; Grousset et al., 1988).

ENVIRONNEMENT PROFOND MÉDITERRANÉEN

Les substrats rocheux sont rares en Méditerranée profonde; ils sont encore très mal connus, car peu accessibles. Les sédiments meubles prédominent largement.

L'environnement profond débute dès la rupture de pente du plateau continental. Ce rebord du plateau correspond au début de l'étage bathyal. Sa profondeur varie selon les régions: elle est généralement entre 100 et 125 m; dans certains cas, cette rupture disparaît complètement par continuité entre un plateau escarpé et la pente elle-même. La pente continentale présente des caractéristiques variables d'une région à l'autre, depuis une pente modérée et longue (2-4°) à une pente courte et très inclinée (6-8°, parfois jusqu'à 20°). Elle est fréquemment entaillée par des vallées et canyons sous-marins. Les versants escarpés profonds de la Méditerranée (1500-3500 m), notamment en Mer Tyrrhénienne, traduisent une jeunesse liée à la tectonique récente (depuis le Pliocène) et à la forte subsidence des bassins profonds (Vannev et Gennesseaux, 1988).

Le glacis continental est beaucoup plus large au nord du Bassin Occidental qu'au sud; il est formé de plusieurs éventails sous-marins profonds par apports des fleuves (Rhône, Ebre...) depuis le Plio-Quaternaire.

La plaine abyssale (ou bathyale) commence vers 2600 m de profondeur; très plate, elle est parsemée de collines, sommets de diapirs perçants du sel messinien.

Sédimentation

Les processus de sédimentation reflètent les spécificités géologiques, climatiques et hydrologiques de la Méditerranée (Boillot et al., 1984; Maldonado, 1985): la sédimentation profonde y est différente de celle des

autres mers intérieures, et, dans l'ensemble, rappelle celle de l'Atlantique tropical. En outre, les régions nord sont situées dans une zone climatique avec précipitations saisonnières, celles du sud sont soumises à un climat aride. Le sédiment profond est généralement une vase fine, de type semi-pélagique et à granulométrie indépendante de la profondeur.

L'importance des dépôts est globalement fonction de la pente (pente faible = sédimentation continue; pente moyenne = sédimentation faible; pente forte = peu ou pas de sédimentation).

Dans le bassin occidental, au cours du Quaternaire récent, le taux de dépôt était faible, de 10 à 40 cm/1000 ans (Herman, 1972). Au niveau supérieur de la pente (\approx 100-300 m), la présence de thanatocénoses würmiennes atteste de cette faible sédimentation depuis 15 000 à 18 000 ans; entre la rupture et 160-300 m, ce sont les courants de fond, induits par la dérive atlantique, qui déterminent la distribution des sédiments. Sur le bas de pente, l'importance des dépôts est contrôlée par la topographie et par la nature et la quantité de particules y arrivant; et comme dans la plaine, le processus dominant est le dépôt par courant de turbidité.

Les faciès sédimentaires de la pente continentale sont composés de vases fines, peu homogènes; on peut en distinguer trois types: - les gravites déposés par des courants de densité, incluant des courants de turbidité; leur taux de sédimentation est fort, de $20-80 \text{ cm} \cdot 10^{-3} \text{ an}$; - les suspensites formés de dépôts semi-pélagiques résultant de particules terrigènes ou biogènes avec un taux de sédimentation le plus faible, $3-5 \text{ cm} \cdot 10^{-3} \text{ an}$; - les contourites mis en place sous l'influence de courants de fond.

Les sédiments biogènes (30 à 70 % de CaCO_3) sont de loin les plus fréquents en Méditerranée: ils sont principalement dus à des Foraminifères pélagiques (*Globigerina*), mélangés aux Coccolithophoridés et aux Ptéropodes (Emelyanov, 1972), ainsi qu'à des éléments biogènes (coquilles de mollusques et de brachiopodes, spicules d'éponges, débris de bryozoaires, d'échinodermes). A cet apport majeur s'ajoutent trois sources de matériel d'origine volcanique, éolienne, et d'origines diverses (courants de densité, tremblements de terre...) entraînés par des courants de turbidité.

La composition des boues dépend de la profondeur à cause des différences de dissolution de l'aragonite et de la calcite, la première se dissolvant plus vite que la seconde. La profondeur de compensation du carbonate (PCC) pourrait se situer vers 2500 m en Méditerranée (5500 m en Atlantique), car la PCC est fonction de la température, inhabituellement élevée dans les eaux profondes de la Méditerranée.

Température

La constance de la température en profondeur débute vers 200 m dans le Bassin Occidental et vers 400 m dans le Bassin Oriental. Cette température augmente en allant vers l'est: 12.8 °C dans le Bassin Algéro-Provençal, 13 °C dans la Mer Tyrrhénienne, 13.5 °C en mer Ionienne et 13.7 °C dans le Bassin du Levant. Néanmoins, ces fluctuations de quelques dixièmes de degré n'ont guère de conséquence sur les organismes profonds. Les isothermes 10 °C et 4 °C, qui jouent un rôle important dans la distribution des espèces profondes de l'océan mondial, n'existent évidemment pas en Méditerranée.

Salinité

Le déficit par évaporation est responsable de la forte salinité de la Méditerranée (en moyenne 38.5 g/l), malgré la compensation par les eaux de surface atlantiques à 36.1 g/l. Les eaux profondes homogènes, couvertes par une couche intermédiaire à salinité maximale, présentent une salinité de 38.5 à 38.6 g/l dans le centre du Bassin Occidental et de 38.0 à 38.5 g/l au large de la côte provençale. Dans le Bassin Oriental, le mélange des eaux donne une salinité d'environ 38.7 g/l. Il ne semble pas que les fluctuations de salinité aient une quelconque influence biologique en Méditerranée profonde. En revanche, la différence de salinité entre la Méditerranée et l'Atlantique semble être particulièrement discriminante.

Hydrologie

La Méditerranée fonctionne comme un bassin de concentration, dû à un bilan d'eau et de chaleur déficitaires. En effet, elle est principalement alimentée par les eaux de surface atlantiques entrant par le Déroit de Gibraltar; ces eaux compensent l'évaporation des eaux méditerranéennes (évaluée à une hauteur de 0.75 à 1 m par an), supérieure aux apports d'eau douce, et équilibrent le bilan en sel. Ce déficit permanent est tel que, dans les conditions climatiques actuelles, une période d'un millier d'années serait suffisante pour assécher l'ensemble du bassin. En outre, la couche d'eau profonde est plus dense que les eaux de l'océan aux mêmes profondeurs. Les différents bassins de la Méditerranée Orientale ont des bilans différents selon les saisons. Le temps de renouvellement des eaux de la Méditerranée est de

l'ordre de 75 à 100 ans (Poutiers, 1987).

Les eaux atlantiques de surface entrant par Gibraltar dans le Bassin Occidental se mélangent en partie avec les eaux intermédiaires levantines et avec les eaux profondes méditerranéennes. Ces eaux (entre 0 et 100 m) sont soumises à la force de Coriolis et à des gradients locaux de pression: ce sont des eaux bien aérées, à densité et concentration en sels nutritifs faibles. La couche d'eau intermédiaire, à forte densité avec une concentration des sels nutritifs moyenne, dans laquelle on peut reconnaître des eaux intermédiaires occidentales (entre $\approx 100-200$ m) et des eaux intermédiaires levantines arrivant du Bassin Oriental par le seuil siculo-tunisien (entre 200 à 500-700m), suivent une voie cyclonique. Le courant Ligure présente des variations saisonnières (par précipitations) et spatiales: 91 % du flux (2.7 à $0.94 \cdot 10^6 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) sont canalisés entre la côte et 8 milles au large. Les vitesses moyennes varient de $0.3-0.4 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ en surface à $0.25-0.31 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ dans la couche 0-100 m et $0.03 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ au-delà de 250 m (Béthoux et al., 1988; Castellón et al., 1990).

Les eaux profondes, dont le temps de résidence est de l'ordre de 100 ans en Méditerranée Occidentale, ont une circulation très lente jusqu'à Gibraltar. L'emplacement des zones majeures de formation de l'eau profonde et l'importance du courant sortant à Gibraltar (estimée à $36-45 \cdot 10^3 \text{ km}^3/\text{an}$), impliquent que l'eau profonde nouvellement formée se déplace d'environ 1300 à 1500 km/an. A une profondeur de 1000 m, la vitesse est de $\approx 1-2 \text{ cm/s}$, pouvant atteindre $\approx 50 \text{ cm/s}$ en période de tempête.

Par le déroit siculo-tunisien (Manzella et al., 1988), les eaux de surface d'origine atlantique (37 à 37.2 g/l) coulent vers le Bassin Oriental entre 0 et 200-250 m, et les eaux levantines, denses (38.7 à 38.8 g/l), surtout vers la Mer Tyrrhénienne entre 200-250 m et le fond. Cette sortie d'eau profonde ($6700 \text{ km}^3/\text{an}$) influence la circulation thermohaline de la Méditerranée. L'upwelling de l'eau profonde dans le Déroit de Messine apporte une preuve indirecte de la circulation profonde.

Dans le bassin levantin, les caractéristiques des masses d'eaux varient largement au cours de l'année et des mélanges verticaux ont lieu avec des tourbillons anticycloniques et courants NE de $\approx 30-40 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ à 80 m, $20 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ à 230 m, $5 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ à 490 m. Les eaux des fosses sous 5000 m ne sont pas anoxiques et le phénomène de renouvellement s'y produit également (Miller et al., 1970).

Formation des eaux profondes

Les échanges verticaux d'un bassin négatif (comme la Méditerranée) sont contrôlés par la convection plutôt que par la diffusion comme dans un bassin positif, mais les volumes formés (eau profonde) dépendent directement de la dilution et indirectement de la circulation interne, tandis que les échanges au niveau du seuil dépendent de sa profondeur relative par rapport à la profondeur du bassin et de sa largeur. Ces phénomènes sont probablement à l'origine des particularités les plus marquantes du milieu profond de la Méditerranée.

Un mécanisme climatique complexe conduit à la formation d'une eau profonde à densité égale à la couche intermédiaire, mais avec une concentration en sels nutritifs un peu plus forte. Cette eau profonde remplit plus de 70 % de toute la Méditerranée et se forme essentiellement dans quatre zones: – à l'extrême nord de la Mer Egée où se forment des eaux de fond très denses; – dans la partie centrale de la Mer Ionienne; – en Mer Adriatique; – dans la partie nord du Bassin Occidental, avec des mélanges sur une grande épaisseur (essentiellement en hiver) sous l'action du vent du nord et de la circulation thermohaline.

Oxygène dissous

La quantité d'oxygène dissous varie de 66 à 75 % de la saturation. La concentration est relativement forte à toute profondeur du Bassin Occidental (> 4 ml/l). La profondeur de compensation de l'oxygène se situe vers 100 m; en-dessous, la circulation des masses d'eau intermédiaire et profonde fait que l'apport en oxygène est toujours supérieur à son utilisation. En effet, les eaux profondes au moment de leur formation sont proches de la saturation en oxygène qui baisse ensuite par utilisation lente pour l'oxydation du matériel organique venant de la surface et la respiration des organismes. La concentration en oxygène dissous est plus faible près du fond avec une forte diminution dans les 15 cm au-dessus du sédiment (Brouardel et Fage, 1954).

Matière organique et carbone organique

La répartition verticale en Méditerranée des matières biogènes est caractéristique des zones tempérées oligotrophes. Sous la zone euphotique, le carbone organique particulaire est peu abondant, mais susceptible de varier

avec la saison, ce qui indique un transport rapide des particules vers le fond. La composition des particules en suspension en Méditerranée Occidentale est peu différente de celle des particules océaniques (Copin-Montégut, 1988); néanmoins, la teneur en matière terrigène est 3 – 4 fois plus importante, mais 90 % en masse des particules des eaux superficielles et 70 % des particules de la zone sub-euphotique sont biogènes: la teneur en particules est donc très liée à la production primaire. La matière organique diminue avec la profondeur (par exemple, de 0.2 à 0.6 mg/l à 100 m à 0.1 à 0.4 mg/l à 500 m).

Les dépôts annuels par km² de surface marine sont en valeur moyenne de 10 000 – 30 000 moles d'azote (la valeur minimale correspondant aux valeurs de l'Atlantique Nord) et de 160 – 500 moles de phosphore (Mignon, 1988). On constate une augmentation de 3 % par an des phosphates dans la couche d'eau profonde, donc une légère eutrophisation (Béthoux, 1989; Jacques, 1989).

Dans les sédiments, le carbone organique varie en Méditerranée de 0.2 à 1.6 % en poids sec, avec les plus faibles valeurs au centre du Bassin du Levant. Dans l'ensemble, la matière organique n'est pas très abondante, mais jamais absente. La profondeur est un facteur moins important que la proximité de la côte et la productivité de surface.

Dans les couches sapropéliques du Bassin Oriental, le carbone organique atteint 2 à 8 %, soit 10 à 40 fois plus que dans les sédiments oxydés (Herman, 1972). Les niveaux à sapropels indiquent des conditions anoxiques dues à une circulation déficiente des eaux profondes, ce qui s'est produit à plusieurs reprises durant le Quaternaire dans le Bassin Oriental.

ZONATION VERTICALE DES COMMUNAUTÉS BENTHIQUES PROFONDES DE SUBSTRAT MEUBLE

On reconnaît en Méditerranée profonde deux étages, l'étage bathyal, relativement bien connu dans sa partie supérieure, et l'étage abyssal, encore peu exploré.

L'étage bathyal commence à la limite de croissance des algues multicellulaires et s'étend le long de la pente continentale; sa limite inférieure coïncide avec celle de la distribution des espèces eurybathyales. D'abord subdivisé en épibathyal (formations du talus lui-même) et mésobathyal, il a été réuni en une seule unité, le bathyal. La transition avec le circalittoral se fait généralement de façon rapide par une courte zone de transition.

Le pourcentage des différents types trophiques (suspensivores, détritivores et limivores) varie avec la géomorphologie. Dans les canyons, s'établissent des

peuplements particuliers liés à la courantologie locale. Les peuplements bathyaux sont marqués par une certaine hétérogénéité dans la distribution et la

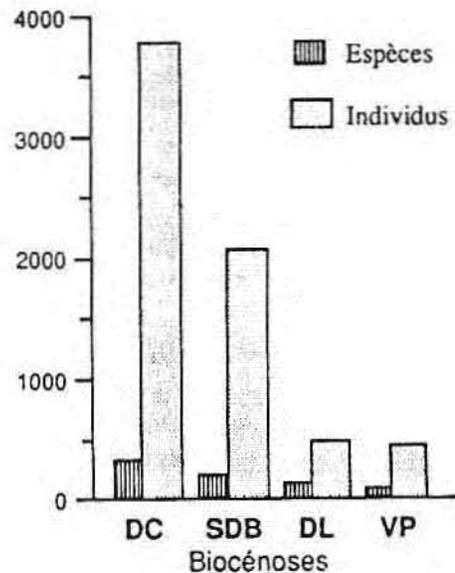


Fig. 2. Nombre moyen d'espèces et d'individus dans la biocénose circalittorale du Détritique Côtier (DC) et dans les biocénoses bathyales des Sables Détritiques Bathyaux (SDB), du Détritique du Large (DL) et de la Vase Profonde Bathyale (VPB), sur la côte provençale.

densité des espèces. La pente est souvent formée de marches d'escalier de quelques décimètres, substrat dur sur lesquels vivent préférentiellement des suspensivores (éponges, brachiopodes, anthozoaires...). La distribution des suspensivores est contrôlée par l'abondance de la nourriture et son transport par les courants, celle des détritivores et des limivores par la nourriture disponible sur le fond. On distingue actuellement les biocénoses benthiques suivantes.

ÉTAGE BATHYAL

Biocénose des fonds Détritiques du Large (DL)

S'étendant de 95–100 à 250–300 m, la DL se développe sur une vase sableuse, ou un mélange gravier-sable-vase où l'envasement, peu intense, est néanmoins supérieur à celui de la biocénose des Sables Détritiques Bathyaux (SDB). La DL est présente principalement sur les flancs des canyons, jusque vers 250–300 m, limite d'extension de courants pouvant dépasser 1–2 noeuds (Fig. 3). Quand l'envasement est plus important, la DL remplace la SDB avec laquelle a parfois été confondue, notamment sur les côtes provençales (de

Marseille aux Iles d'Hyères). L'affinité de la DL avec la biocénose de la Vase Profonde Bathyale (VPB) est de 84 % dans les canyons catalans.

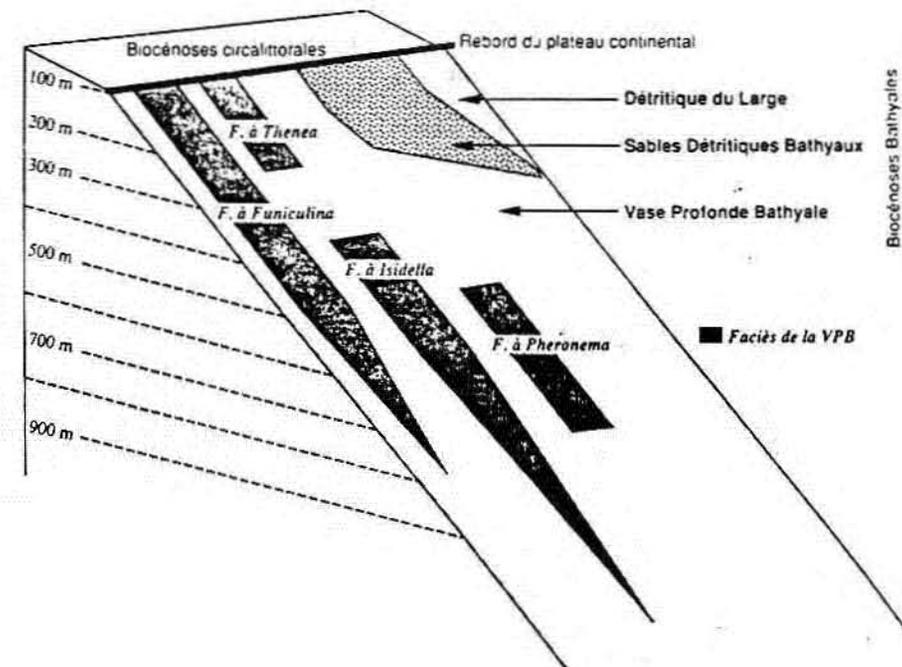


Fig. 3. Schéma de la distribution verticale des biocénoses bathyales des Sables Détritiques Bathyaux (SDB), du Détritique du Large (DL), de la Vase Profonde Bathyale (VPB) et de ses faciès. La surface des biocénoses et faciès ne correspond pas à leur extension, encore que dans le bathyal supérieur en Méditerranée nord-occidentale, la VPB est plus étendue que les SDB que le DL.

La DL est caractérisée par l'échinoderme *Leptometra phalangium*, dont la densité peut atteindre jusqu'à 30–50 individus/m² (Pérès et Picard, 1964; Reyss, 1973, 1974). Les espèces inféodées à la fraction gravier-sable-vase représentent en dominance moyenne 51 % du peuplement; 27 % sont à large distribution écologique, 3 % sabulicoles et 5 % vasicoles (Fig. 2).

Biocénose des Sables Détritiques Bathyaux (SDB)

La SDB se développe sur des sables vaseux détritiques avec graviers et thanatocénoses. L'espèce pilote dominante est le brachiopode *Gryphus vitreus*.

La SDB forme une ceinture depuis le rebord du plateau (100–120 m) jusque vers 160–300 m de profondeur selon la physiographie, entre la biocénose du Détritique Côtier (DC) et celle de la VPB (Emig, 1985) (Fig. 3). Cette biocénose peut persister jusqu'à 600–700 m dans le Bassin Oriental, quand le sédiment est grossier sous l'effet de courants de fond.

La faune (Fig. 2) est un mélange où prédominent par ordre décroissant polychètes, crustacés, mollusques et échinodermes. Les caractéristiques faunistiques de la SDB sont les suivantes: deux espèces-pilote, le brachiopode *Gryphus vitreus* et le scaphopode *Cadulus jeffreysi*; l'absence d'algues macrobenthiques, notamment de mélobésiées limitées au DC; le renouvellement des espèces de cnidaires par rapport aux DC et DL; les polychètes, groupe faunistique le plus abondant, formés en majorité d'espèces du DC profond et du bathyal supérieur; les mollusques (58 espèces) forment un stock original, dont sont absentes les espèces représentatives du DC, DL et VPB, avec des bivalves (39 espèces) et gastéropodes (13 espèces) inféodés aux petits substrats durs. *Venus casina*, espèce rhéophile, est parfois très abondante et ses coquilles constituent souvent avec celles de *Gryphus* la majeure partie des débris coquilliers. Les crustacés forment aussi un stock original, composé d'amphipodes, isopodes, mysidacés, cumacés. Les crinoïdes sont absents du peuplement, exceptionnellement quelques *Leptometra phalangium* existent dans les zones de transition DL-SDB; les autres échinodermes sont surtout représentés par des ophiures, l'oursin *Cidaris cidaris*, un *Echinus* et un spatangue (*Neolampas rostellata*) parfois très abondant vers 130–140 m (Falconetti, 1988) jusqu'à former un faciès, l'astérie *Sclerasterias richardi*. Les coraux jaunes, *Dendrophyllia cornigera*, sont souvent représentés par des individus isolés; cette espèce, installée en Méditerranée au cours du Pliocène, a présenté un maximum de prospérité dans la Mer Tyrrhénienne et aurait momentanément disparue lors du Würm.

Les espèces bathyales inféodées aux petits substrats durs sont une des caractéristiques dominantes du peuplement: elles représentent 4–16 % pour 15–30 % des individus. On peut citer le Zoanthaire *Parazoanthus marioni*, des bryozoaires, éponges et serpulidés; parmi les brachiopodes, *Gryphus vitreus*, *Neocrania anomala*, *Mergelia truncata*, *Megathyris detruncata*, *Terebratulina retusa*; présence d'*Ostreobium*, algue Chlorophycée perforante, dans la coquille de *Gryphus vitreus*.

Gryphus vitreus est une espèce suspensivore, épibionte de petits substrats durs. Forme sténotope, *G. vitreus*, réparti sur l'ensemble de la SDB, représente son espèce-pilote et le seul marqueur observable en continu par submersible grâce

à sa taille, sa densité et à son spectre de distribution verticale et horizontale. *G. vitreus* recherche des conditions hydrodynamiques avec courants de fonds modérés (0.5–2 noeuds) assurant le renouvellement des eaux et l'apport nutritionnel et une sédimentation faible à nulle (Emig, 1989).

Les profils topographiques sur lesquels se développe la SDB peuvent se répartir en deux catégories: la catégorie I présente une pente continue depuis le rebord du plateau continental, avec une inclinaison entre 5 et 14°; la catégorie II, après ce rebord plus ou moins accentué, montre un plateau " offshore " 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 avec une inclinaison entre 2 et 16°. La distribution spatiale de *G. vitreus* le long d'un de ces profils peut présenter jusqu'à 5 zones de densité, en fonction de la vitesse que peut atteindre le courant de fond (zones 1 et 5: 5–10 individus·m⁻², courant pouvant atteindre 0.5–1 noeud; zones 2 et 4: 20–100 individus·m⁻², courant jusqu'à 1–1.5 noeuds; zone 3: 200–700 individus·m⁻², courant jusqu'à 2 noeuds).

Dans cette biocénose, la température variant entre 12.5 et 14.5°C et la salinité de 37.5 à 38.5 g/l. Le sédiment est formé de sables bien classés (gravier, grossiers et fins), colmatés par une fraction fine pouvant atteindre 60 %, surtout en profondeur; il contient une très forte proportion de débris coquilliers (90 % provenant des individus vivant sur ces fonds) et de débris divers selon les localités (éponges, bryozoaires, piquants d'échinodermes, coraux...). La présence de thanatocoénoses est fréquente vers 180–200 m (Emig, 1987). Le rapport C/N varie de 10 à 12 et les valeurs d'oxygène dissous de 4.3 à 5.3 ml·l⁻¹. L'hydrodynamisme modéré semble bien être une caractéristique des fonds entre le rebord et quelques 160–300 m de profondeur; la plupart des auteurs ayant effectués des plongées en submersible relatent des courants, parfois vifs, dès le rebord passé, créant parfois des ondulations plus ou moins larges sur le fond. Un changement de la nature du fond vers 235–250 m se produit en dizaines de mètres.

La macrofaune de la SDB est remarquable par sa richesse spécifique et sa densité par rapport aux biocénoses bathyales voisines, Détritique du Large (DL) et VPB. Ainsi, la SDB contient environ 2 fois plus d'espèces et 4 fois plus d'individus que la DL, 3 fois plus d'espèces et 5 fois plus d'individus que la VPB, enfin 2 fois moins d'espèces et d'individus par rapport au Détritique Côtier (DC). On constate ainsi une décroissance DC > SDB > DL > VPB en relation avec l'envasement qui va croissant du DC jusqu'à la VPB (Figs. 2 et 3).

Cas du Bathylittoral

Considéré comme une zone de contact entre les étages Circalittoral et Bathyal, le Bathylittoral s'étendait théoriquement depuis la limite du circalittoral jusqu'à la disparition des algues unicellulaires. Il ne subsiste plus actuellement d'argument pour maintenir une zone Bathylittorale, au moins sur substrat meuble, et il convient d'en faire tout au plus une zone de transition (Pérès, 1985; Emig, 1985, 1989).

Biocénose de la Vase Profonde Bathyale (VPB)

La VPB se développe généralement sur une vase grise jaunâtre relativement compacte, depuis 150–300 m jusque vers 2000–2500 m ou plus. L'abondance de la faune diminue avec la profondeur, avec augmentation progressive des espèces exclusives et l'élimination des eurybathes. Le rapport C/N baisse avec la profondeur: en moyenne de 10–12 (100–200 m) à 9–8 entre 1000–1500 m.

La faune est relativement pauvre tant en espèces qu'en abondance. L'introduction d'espèces atlantiques est ici limitée par la profondeur du seuil de Gibraltar (≈ 300 m), par l'oligotrophie et l'homothermie de la Méditerranée ($\approx 13^\circ\text{C}$ sous 200 m). Bien que cette biocénose soit plus pauvre (en richesse spécifique et biomasse) en Méditerranée que dans le proche Atlantique, elle a une relative abondance sur la côte nord du Bassin Occidental, profitant souvent des apports des fleuves (Rhône, Ebre), d'upwellings locaux (de Toulon jusqu'à la frontière espagnole; en Mer d'Alboran), de phénomènes de cascade (en hiver dans le Golfe du Lion). L'apport terrigène est plus important sur les côtes européennes qu'africaines qui sont aussi à pente plus forte et soumises au courant atlantique.

La VPB est riche en espèces caractéristiques, comparée à d'autres biocénoses méditerranéennes (Picard, 1965; Carpine, 1970; Pérès, 1985); environ 40–50 % de ces espèces ont une distribution depuis la Norvège–Iles Faeroë jusqu'en Mauritanie (7 % seulement sont exclusivement profondes en Méditerranée); 16 % sont strictement méditerranéennes; 32 % sont cosmopolites, circum-tropicales; une comparaison avec la VPB au large de la Norvège montre que plus de 25 % des espèces sont communes et 10 % sont vicariantes.

Peu de données sont disponibles sur la distribution verticale et horizontale de ces espèces; néanmoins, il est clair que la zone bathyale de la marge

nord-africaine (de Gibraltar au Cap Bon) possède un petit nombre d'espèces absentes des autres régions du Bassin Occidental: parmi celles-ci, des espèces d'origine atlantique comme l'éponge *Asconema setubalense*, les décapodes *Plesionika antigai*, *Palinurus mauritanicus*, *Munida iris*, *Rochina carpenteri*, les gastéropodes *Calliostoma suturale* et *Sipho torus* et les bivalves *Modiolus politus* et *Chlamys septemradiata*.

La VPB s'appauvrit en allant vers l'est et les espèces à large distribution écologique tendent à augmenter (Carpine, 1970). Des observations en submersible de la macrofaune dans la Mer Ionienne, à 2900–3000 m (Pérès, 1968), ont dénombré un individu sur 100 m² (poissons, décapodes nageurs et marcheurs, une holothurie, un gastéropode).

La VPB peut se subdiviser en trois zones: – la zone supérieure avec un maximum d'espèces eurybathes, tendant à former une zone de transition entre le Circalittoral et la VPB; – la zone intermédiaire, la plus riche et la plus diversifiée, et aussi la mieux connue; – la zone profonde (peu connue) avec une décroissance bien marquée en diversité et présence de quelques espèces absentes des deux zones précédentes, comme les crustacés *Nematocarcinus ensifer* et *Polycheles sculptus*, l'astéride *Plutonaster bifrons*, enfin quelques poissons de grande taille, comme *Huloporphyrus* et *Bathypterois mediterraneus* qui ont été observé en bathyscaphe à plus de 1500 m, et *Chalinura mediterranea* et *C. guentheri* qui semblent être les poissons les plus profonds en Méditerranée (2400–2900 m). *Chalinura mediterranea* a été même capturé dans une nasse à 4505 m de profondeur en Mer Ionienne (Albertelli et al., 1992). Les observations en submersible ou en troïka sur les côtes de Provence montrent que la VPB, jusqu'à 1000 m, est riche en terriers divers (jusqu'à 50–60 /m²) (Pérès et Picard, 1955; Vaissière et Carpine, 1964; Vaissière et Fredj, 1964; Emig et Arnaud, 1988; Emig et Carrascosa, 1991).

La biomasse passe de 5.2–6.1 g/m² poids sec dans la biocénose circalittorale de la Vase Terrigène Côtière à 1.3–1.7 dans la VPB.

Plusieurs faciès peuvent être distingués dans les zones supérieure et intermédiaire (Fig. 3), en fonction de la qualité et la compaction du sédiment (Pérès et Picard, 1964; Vaissière et Fredj, 1964; Carpine, 1970; Reyss, 1973). Ces faciès sont:

– Le faciès de vase fluide à *Brissopsis lyrifera* dans le Bathyal supérieur, en fonction de l'apport de vase et d'argile, caractérisé par l'abondance de l'échinoderme irrégulier *Brissopsis lyrifera*, surtout dans les vallées sous-marines, tandis que dans la zone intermédiaire, c'est le cérianthe *Branchiocerianthus norvegicus* qui est commun.

– Le faciès de vase molle à *Funiculina quadrangularis* (pennatulaire) dans le Bathyal supérieur sur une pente quelque peu accentuée, avec le mollusque *Apporhais serresianus* (suspensivore), la Penaeide *Parapenaeus longirostris*, ainsi que la langoustine *Nephrops norvegicus*, qui, lorsqu'elles sont abondantes, font l'objet d'une pêche commerciale. Sur une pente plus faible, le pennatulaire *Kophobelemnion leuckarti* est abondant, généralement entre 200 et 250 m. Dans la zone intermédiaire, on remarque la présence de l'holothurie *Mesothuria intestinalis*, parfois associé avec l'astéride *Odontaster mediterraneus*.

– Le faciès de vase compacte à *Isidella elongata* (gorgonaire articulé) dans la zone bathyale intermédiaire. Ce faciès n'est présent que sur une pente inférieure à 5 % et il disparaît sur une pente plus accentuée, le sédiment étant toujours une vase fluide en surface mais compacte sous quelques centimètres. Ce faciès est présent dans la zone soumise aux eaux intermédiaires, généralement entre 400–800 m de profondeur. Les *Isidella* servent souvent de support aux oeufs des céphalopodes et des squales, prédateurs de crevettes. En outre, il semble que les crevettes penaeides qui se nourrissent en remuant la vase mettent en suspension des particules récupérées par les octocoralliaires. Penaeides et *Nephrops* ont une forte valeur commerciale, ce qui conduit à une surexploitation de ces zones. On y rencontre aussi quelques enclaves de coraux profonds (*Dendrophyllia ramea* et occasionnellement *Parantipathes larix*).

– Le faciès de vase sableuse à *Theneu muricata* du Bathyal supérieur, avec l'éponge *Rhodiella tissieri* et dans la zone intermédiaire le mollusque *Apporhais serresianus*. Ce faciès semble devoir être associé à celui à *Funiculina*.

– Le faciès à décantation à hexactinellides *Pheronema grayi* (éponges), vers 500 – 800 m, dans des zones à décantation.

Dans les canyons, plusieurs types de fonds ont été décrits, référables à des aspects de la VPB (car les affinités avec la VPB dépassent 50 %), du DL ou la SDB, notamment (Reyss, 1973):

– les fonds à *Salmacina dysteri* (polychète) sur sable fin envasé (100 – 250 m) avec un peuplement de mollusques, *Pinna pectinata* et *Pycnodonta cochlear*, de *Maldane glebifex* et *Haploops dellavallei*;

– les fonds à *Brisingella coronata* avec *Mesothuria intestinalis*, *Cidaris cidaris*, *Spatangus purpureus* (échinodermes) et *Venus casina*, en ceinture sur le pourtour des rechs sur un sédiment détritique envasé;

– les fonds à *Ophiacanthu setosa* et *Ophiotrix fragilis* (ophiures), avec *Anapagurus laevis*, en lentilles de détritique très envasé entre les fonds précédents et la VPB (300 et 350 m);

– les fonds à *Microcosmus vulgaris* et *Echinus acutus*, au sommet des pentes

sur le rebord avec une thanatocénose froide quaternaire;

– les fonds à *Venus casina* et *Hyalinoecia tubicola*, sur détritique grossier et graviers peu envasés;

– les fonds à *Caryophyllia clavus* et *Sarcodyctyon catenata* sur graviers envasés.

Biocénose des Coraux blancs

À l'exception des canyons de la région de Banyuls, où des colonies massives des deux espèces, *Mudrepora oculata* et *Lophelia prolifera*, ont été observées en submersible sur des falaises subverticales entre 250 et 300 m, cette biocénose ne subsiste que sous une forme relictive, isolée au sein de sédiments vaseux dans lesquels les colonies branchues de coraux sont littéralement enfoncées. La liste des espèces associées est très courte et on doit supposer que beaucoup d'espèces caractéristiques sont encore inconnues (notamment des éponges, cnidaires, ophiurides, crinoïdes) compte tenu des difficultés de récolte. L'appauvrissement de cette biocénose serait due à la nature oligotrophique des eaux, sauf dans quelques zones privilégiées.

ÉTAGE ABYSSAL

L'étage Abyssal est actuellement très mal connu en Méditerranée. Les conséquences actuelles et passées des conditions de milieu particulières sur la composition et la densité des biocénoses profondes doivent être prises en considération pour l'étage Abyssal. La Méditerranée était considérée comme n'ayant pas de véritable étage Abyssal, mais des recherches récentes françaises en Méditerranée ont corrigées ce point de vue (voir Fredj et Laubier, 1983). Nos connaissances actuelles de la macrofaune abyssale sont restreintes aux organismes restant sur un tamis d'une maille de 0.5 mm. Les moyens de prélèvement généralement utilisés sont des luges épibenthiques, le carottier Reineck et des chaluts.

L'Abyssal débute vers 3000 m en Méditerranée (Pérès, 1982). Or, dans le Bassin Occidental, cette profondeur n'est dépassée que dans quelques zones du Bassin Algéro-Provençal et le Bassin Tyrrhénien ne dépasse pas 3500 m. Depuis le rebord du plateau continental, les biocénoses sont marquée par un appauvrissement avec la profondeur, surtout en comparaison avec celles de l'Atlantique. Les changements drastiques dans la balance des eaux en

Méditerranée et le système de courants de Gibraltar, au cours du Quaternaire, ont été un lourd handicap pour l'introduction et l'établissement d'une faune profonde. De nos jours, les deux points majeurs dans l'introduction et la distribution de la faune profonde méditerranéenne restent l'homothermie proche des 13°C, qui élimine la majorité des espèces sténothermes froides et favorise les sténothermes chaudes, et l'oligotrophie plus ou moins bien marquée selon les régions.

Les travaux récents ont montré que les espèces de la faune profonde sont inférieures en taille à celles vivant dans les mêmes biotopes en Atlantique, et correspondent à des espèces vivant plus profondément en Atlantique dans des conditions trophiques comparables; le nombre des espèces et des individus est beaucoup faible en Méditerranée qu'en Atlantique. La composition faunistique connue actuellement est la suivante:

Aucune espèce de pélécytopodes n'est endémique ou abyssale dans le benthos profond de Méditerranée.

Les polychètes peuvent être divisés en trois groupes selon la distribution bathymétrique et géographique: les espèces atlantico-méditerranéennes vivant dans le bathyal et l'abyssal (comme *Paraonis gracilis*, *Laonice cirrata*, *Cirrophorus branchiatus*, *Glycera rouxi*) ou exclusivement dans l'abyssal (comme *Fauveliopsis brevis*, *Tharyx marioni*, *Prionospio cirrifera*), les espèces endémiques vivant aussi bien dans le bathyal que dans l'abyssal (comme *Aricidea annae*, *A. monicae*, *Paraonis lyra*) ou seulement dans l'abyssal (comme *Aedicira mediterranea*, *Macellicephala annae*, *M. laubieri*, *Aricidea aberrans*, *A. abyssalis*, *A. trilobata*), enfin une espèce unique du genre *Macellicephaloides*, connu uniquement de l'étage hadal (Laubier, 1972; Laubier et Ramos, 1972).

Pour les 18 espèces profondes exclusives de décapodes (sous 500 m; Durish, 1987), on distingue 1 endémique, 5 boréales, 11 sub-tropicales et 1 tropicale. Chez les polychelidés, fréquents en Méditerranée, seules deux espèces adultes, *Polycheles typhlops* (300 - 2025 m) et *Stereomastis sculpta* (1900 - 2400 m) sont connues alors que quatre formes larvaires sont décrites. Ce groupe est un bon exemple de décapodes benthiques profonds aveugles. Les polychelidés sont issus des erylidés, très communs dans les eaux littorales au Trias et Jurassique (mésozoïque) et représentent un des rares groupes de " fossiles vivants " en Méditerranée.

Les cumacés sont représentés par trois groupes qui ne remontent jamais au-dessus de 200 m (si on exclut les espèces eurybathes depuis le plateau continental jusque vers 3000 m): un groupe de 13 espèces endémiques entre 500-2500 m (*Diastylis jonesi*, *Leptostylis bacescoi* et *Procampylapsis bacescoi*),

un groupe d'une dizaine d'espèces eurybathes atlantico-méditerranéennes, depuis le rebord du plateau jusqu'à 3000 m (*Macrokyllindrus longipes*, *Bathycuma brevis*, *Procampylapsis armata* et *Platysympus typicus*) et un groupe d'espèces restreintes à la Mer Egée, jusqu'à 1500 m (*Macrokyllindrus aegus*, *Diastylis charcoti*, *Campylaspis vitrea*, *Leucon mediterraneus*) (Ledoyer, 1987).

Les amphipodes peuvent aussi se subdiviser en 4 groupes pour 154 espèces profondes, dont 31 sous 2000 m (5 exclusivement sous cette limite): un groupe à large distribution bathymétrique, un groupe d'espèces bathyales atlantico-méditerranéennes, un groupe d'espèces bathyales endémiques, enfin un groupe d'espèces endémiques profondes (plus de 2000 m), avec des éléments abyssaux (71 espèces pour les groupes 3 et 4) (Bellan-Santini, 1990).

Quantitativement, l'abondance de la macrofaune varie considérablement selon des régions. Dans la plaine " abyssale " du Bassin Occidental (2000-3000 m), le nombre moyen d'individus par prélèvement est de 750 (475 à 2113); les polychètes représentent 60-70 % du total, les cumacés 10 %, les pélécytopodes et isopodes < 10 %; à titre de comparaison, à des profondeurs semblables, l'abondance est de 1000-2000 individus dans le Golfe de Gascogne et 5000-10 000 sur la radiale Gay Head-Bermuda (où une abondance aussi faible qu'en Méditerranée Occidentale se trouve vers 4000-5000 m). Par rapport à l'Océan Atlantique, la diminution en biomasse dans les grandes profondeurs de Méditerranée est plus marquée que la diminution en nombre d'individus, ce qui correspond à une taille moyenne plus petite des espèces de Méditerranée.

Dans la Mer Ionienne (au large de Messine), la faune abyssale est encore plus pauvre: entre 3500-4000 m, 6-31 individus par prélèvement, tandis que dans la région de Matapan (Grèce), plus près de la côte, la faune apparaît plus riche. Dans cette dernière zone, il est surprenant que l'abondance augmente avec la profondeur: 62 individus à 1664 m, 71 à 3174 m, 139 à 4690 m. La présence de nombreuses traces d'*Echiurus abyssalis* (?) signifierait que la faune serait encore plus riche que ne l'indiquent les données ci-dessus.

Ainsi, quelques espèces typiquement abyssales, proches de celles de l'océan, sont présentes dans les grands fonds de la Méditerranée; certaines de ces espèces remontent dans le bathyal. En dépit d'un fort pourcentage d'espèces eurybathes, une véritable faune abyssale est présente en Méditerranée. Dans le Bassin Occidental, où la profondeur ne dépasse généralement pas les 3000 m, les formes abyssales sont moins abondantes que les espèces eurybathes et les espèces bathyales. Au contraire, les espèces abyssales dominent dans la fosse de

Matapan (Bassin Oriental).

La faune profonde comprend différents groupes, dont les plus caractéristiques sont:

- des espèces atlantico-méditerranéennes, la plupart bathyales;
- des espèces eurybathes et probablement eurythermes;
- des espèces bathyales endémiques, limitées à 2500 m;
- des espèces endémiques profondes (polychètes, cumacés, amphipodes, isopodes, tanaïdés).

On considère généralement que la faune abyssale est caractérisée par un renouvellement de la faune, mais, par suite de l'histoire et de la température de la Méditerranée, rien ne s'oppose à la descente d'espèces eurybathes dans les plus grandes profondeurs, le renouvellement ne pouvant se faire qu'entre des espèces purement bathyales et abyssales.

Méiobenthos abyssal

Comparé à la rareté générale du macrobenthos profond, surtout dans l'abyssal, l'abondance moyenne du méiobenthos profond paraît élevée avec 54 individus · 10 cm⁻² (33 à 78) dans le Bassin Occidental (entre 2116 et 2855 m); ces résultats correspondent, il est vrai, à ceux des zones les plus pauvres des Océans Indien et Atlantique (Pérès, 1982; Soyer, 1983). Dans le Bassin Occidental, l'abondance du méiobenthos est identique dans le bathyal et l'abyssal, sans grand changement avec la profondeur. En Mer Egée, l'abondance diminue avec la profondeur et le rapport grandes profondeurs/plateau continental est de 1/5. Plus de 50 % du méiobenthos habite dans la couche 0-2 cm du sédiment.

CARACTÉRISTIQUES DU BENTHOS PROFOND

Approche quantitative

Une approche quantitative (c'est-à-dire par le nombre d'espèces existant sous des profondeurs croissantes) met en évidence des limites bathymétriques objectives, marquées par des changements dans la composition faunistique de la macrofaune. La macrofaune méditerranéenne, qui compte actuellement quelques 4500 espèces, est loin d'être entièrement connue (Fredj et Laubier, 1983). Au cours des 25 dernières années, pour la faune strictement profonde (sous 200 m), plus de 30 % des espèces sont nouvelles pour la faune

méditerranéenne ou pour la science. Cet accroissement s'explique par l'utilisation de moyens d'observation directe et de nouveaux engins de récolte; citons, par exemple, les polychètes *Acanthicolepis cousteaui* et *Lagisca drachi*; la redécouverte de l'unique Stylastéride *Errina aspera*; l'étude du comportement du crabe *Geryon tridens* à 2200 m dans le Bassin Occidental; la distribution du brachiopode *Gryphus vitreus*.

Distribution verticale

Une polychète, *Lacydonia laureci*, récoltée dans la fosse de Matapan à 4690 m, est actuellement l'espèce la plus profonde en Méditerranée (Laubier, 1975). Une espèce de poisson (*Chalinura mediterranea*) a été récemment capturée à 4505 m de profondeur. Globalement en prenant en considération 3000 espèces (Fredj et Laubier, 1983), plus de 1/3 sont confinés dans les eaux littorales (0-50 m) et seulement moins de 1/3 dépassent 200 m et moins de 1/5 500 m. Mais ces proportions diffèrent de façon significative selon les stocks biogéographiques. En outre, les espèces endémiques sont généralement des espèces littorales, tandis que les espèces boréales augmentent avec la profondeur jusqu'à 20 % du nombre total d'espèces vivant entre 0 et 1000 m (Fig. 4).

Endémisme

L'endémisme méditerranéen est estimé à 15 - 16 % du nombre total d'espèces (Menzies, 1973). Les espèces endémiques montrent une distribution verticale particulière et la comparaison des données avec celles de la faune totale démontre que, quand la profondeur augmente, l'originalité de la Méditerranée décroît. L'endémisme de la faune profonde diminue rapidement avec la profondeur (Fig. 4) et il est difficile de proposer une hypothèse pour leur origine; il semble néanmoins que le maintien d'une certaine faune profonde pendant la crise du Messinien est l'une des origines possibles. Si réellement les bassins méditerranéens étaient profonds avant la crise de salinité au Messinien (Hsü et al., 1973), la vie de la faune bathyale était possible; or, la faune bathyale en Méditerranée durant le Miocène était plus abondante qu'actuellement. L'affinité étroite avec les espèces congénériques de la Méditerranée et de l'Atlantique atteste de leurs relations phylogénétiques et suggère aussi que les endémiques bathyaux méditerranéens actuels avaient des ancêtres de même habitat, arrivés de l'Océan quand les conditions étaient

favorables. Plusieurs des espèces endémiques actuelles sont des " paléo-endémiques ", car elles sont d'origine tertiaire. Depuis le Pliocène, le développement de l'endémisme a été facilité, les ancêtres provenant tant de

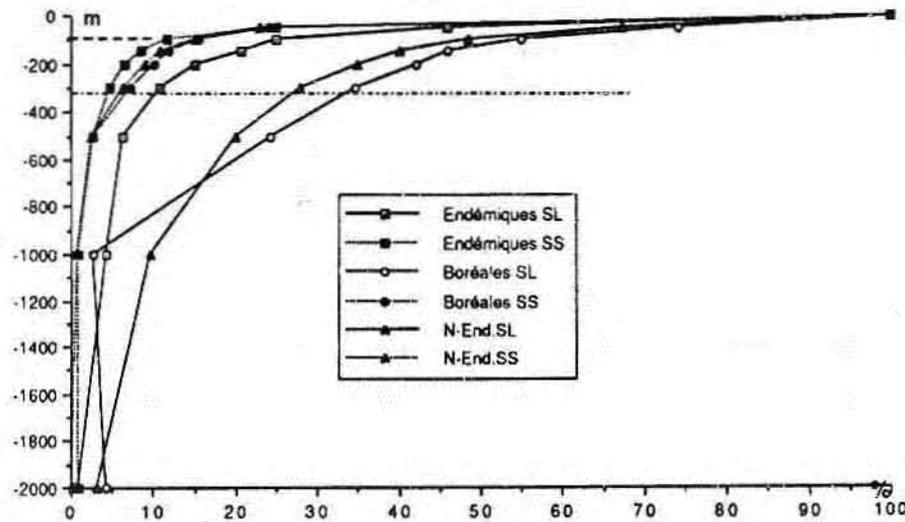


Fig. 4. Distribution verticale de 1244 espèces d'invertébrés benthiques (endémiques, boréales et non-endémiques) en Méditerranée: (SL), pourcentage des espèces de chaque groupe récoltées sous une profondeur donnée, quelque soit l'intervalle de leur distribution verticale; (SS), pourcentage des espèces de chaque groupe vivant strictement sous une profondeur donnée.

groupes " froids " que " chauds ". Le terme de néoendémique est plus approprié pour ces espèces ou sous-espèces ayant enrichies la faune méditerranéenne (cas chez les poissons et échinodermes; Tortonese, 1983).

Approche qualitative

L'analyse qualitative de la faune benthique profonde en Méditerranée peut être résumée ainsi:

- L'origine atlantique de la faune profonde méditerranéenne ne fait aucun doute. Les espèces nord européennes ou à large distribution prédominent, la plupart vivant dans des eaux néritiques hors de Méditerranée. La migration lessepsienne à travers le Canal de Suez n'a, jusqu'à présent tout au moins, apporté aucune contribution à la faune profonde de la Méditerranée Orientale.

- Comparée au proche océan, la faune profonde est relativement pauvre. Même si des recherches récentes ont conduit à découvrir de nouvelles espèces,

notamment dans les fosses, les groupes taxonomiques typiquement bathyaux ou abyssaux sont absents, ainsi que des espèces sténothermes froides qui représentent ailleurs la majeure partie de la faune.

- L'originalité de la faune méditerranéenne décroît graduellement avec l'augmentation de la profondeur. Avec quelques exceptions, toutes les espèces profondes peuvent être alliées à des espèces semblables dans le proche Atlantique. Si on admet qu'il y a un parallélisme entre le rang taxonomique d'un taxon endémique et le temps passé pour ce taxon dans son nouvel environnement, l'absence pratiquement totale de genres et de familles endémiques démontre clairement la jeunesse de la faune profonde méditerranéenne, jeunesse qui s'accroît avec la profondeur.

- L'un des aspects remarquables de la faune profonde en Méditerranée est le fait que la plupart des espèces appartiennent à des groupes anciens dans chaque embranchement (crinoïdes, aphroditidés, protobranches, filibranches, polychelidés), tandis que un nombre bien plus faible d'espèces représente des organismes spécialisés (*Anamathia*, le crabe *Geryon*, le crustacé *Munidopsis*...). Ceci n'est pas spécifique à la Méditerranée, mais à toute la faune abyssale.

- La plupart des espèces profondes méditerranéennes vivent dans les eaux littorales dans les autres océans (comme par exemple: *Leptometra celtica*, *Plutonaster bifrons*, *Amphilepsis norvegica*, *Nephtys ciliata*, *Dentalium agile*, *Anamathia rissoana*...).

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Ce bilan des connaissances sur le benthos profond de Méditerranée démontre la nécessité de nouvelles recherches; globalement, le benthos profond a été très peu étudié, ce qui rend actuellement toute synthèse impossible.

Le benthos profond méditerranéen présente des spécificités, dont le facteur le plus important est l'homothermie (correspondant à la température en surface pendant les mois les plus froids, soit environ 13°C). En Méditerranée, beaucoup d'espèces ne sont eurybathes que parce qu'elles sont eurythermes; les limites de distribution sont donc fixées par d'autres facteurs (salinité, granulométrie, pression, nourriture disponible, hydrodynamique).

Les biocénoses bathyales de la Méditerranée sont similaires à celles de la pente du NE Atlantique, mais appauvries en richesse spécifique et en abondance; à cause de la difficulté de pénétration des espèces en Méditerranée par le seuil de Gibraltar (300 m de profondeur, courant de fond à salinité forte et température élevée s'écoulant vers l'Atlantique), et de la difficile survie

liée à l'homothermie et à la pénurie en nourriture (relative oligotrophie de la Méditerranée).

L'inventaire de la faune profonde est loin d'être complet. De la limite arbitraire des 200 m jusqu'aux plus grandes profondeurs, le nombre d'espèces récoltées s'est accru de près de 30 % au cours des 25 dernières années. Or, fort peu de campagnes de prélèvement ont été faites et les différentes parties de la Méditerranée profonde n'ont pas été étudiées de façon égale: le Bassin Occidental et la partie nord du Bassin Oriental sont relativement bien connus, mais certaines zones n'ont jamais été prospectées. Les zones de transition (seuil de Gibraltar, Détroit siculo-tunisien, le Détroit de Messine, les canaux entre la Mer Egée et les îles grecques) devront être explorées en détail, tout comme la Plaine d'Herodote (au large de l'Égypte), les Monts Erastothenes qui culminent à 600 m ou encore la fosse située à l'est de Chypre.

Les récentes campagnes en mer pour la géologie, avec submersible, ont démontré l'importance des substrats durs à grandes profondeurs. Soulignons l'intérêt d'une étude comparative des communautés à Coraux blancs de Méditerranée et de l'Atlantique pour définir les conditions réelles des Scléactiniaires méditerranéens.

D'un point de vue écologique, la structure des écosystèmes profonds dès le rebord du plateau continental est très mal connue, en particulier les estimations en densité et biomasse et la composition des différents stocks trophiques. Récemment, des résultats originaux ont montré l'existence en Méditerranée d'organismes charognards attirés par des nasses appâtées à plus de 4000 m de profondeur: des sélaciens, des poissons macrourides, des amphipodes, des mysidacés, des décapodes, ont été capturés, révélant l'existence de ce compartiment trophique caractéristique de l'écosystème profond.

À la suite de la découverte de fosses à saumures froides en Méditerranée Orientale (Fosse du Bannock), et des communautés de grands bivalves observées dans le prisme d'accrétion des fosses de subduction (en particulier au Japon), on peut s'attendre à des découvertes analogues dans la région de la ride méditerranéenne, où des campagnes de plongée sont actuellement envisagées pour les géosciences.

La connaissance du flux de matière organique particulière atteignant le fond de la Méditerranée et ses fluctuations spatio-temporelles doit être poursuivie et largement développée (on ne sait rien du flux particulière en zone centrale des bassins), ainsi que l'importance du carbone organique labile comparé au taux de carbone total.

Les caractéristiques biologiques de la faune profonde, dès le rebord du

plateau continental, les stratégies de reproduction et de nutrition, le métabolisme des espèces méditerranéennes, sont complètement inconnus; des comparaisons avec les espèces atlantiques s'imposent.

L'expérimentation *in situ* par submersible devra être poursuivie; les premiers pas concernent le taux de bioturbation et les activités microbiologiques étudiés avec la soucoupe *Cyana* dans le Canyon des Stoechades (Provence) en 1982.

L'intérêt majeur de l'étude du benthos profond méditerranéen est lié au fait que la Méditerranée est un exemple unique d'une mer jeune, dont l'histoire paléocéologique récente, débutant à la crise messinienne, est relativement bien connue. Dans une telle approche, une meilleure connaissance de la faune profonde n'est pas seulement utile aux biologistes et océanographes, mais aussi aux géologues et paléontologues. Une meilleure collaboration entre les différents intérêts scientifiques faciliterait le progrès des connaissances.

La Méditerranée est et reste un important centre d'évolution avec création de nouvelles espèces endémiques et de futures spéciations. Ceci est facilité par la disponibilité de niches écologiques inoccupées ou peu occupées, dès que la profondeur s'accroît, corrélativement avec la diminution de la faune.

RÉFÉRENCES

- Albertelli G., Arnaud P.M., Della Croce N., Drago N., and A. Eleftheriou, 1992. The deep Mediterranean macrofauna caught by traps and its trophic significance, *C.R. Acad. Sci. Paris*, 315 (sér.III), 139–144.
- Bellan-Santini, D., 1990. Mediterranean deep-sea Amphipoda: composition, structure and affinities of the fauna, *Progr. Oceanol.*, 24, 275–287.
- Béthoux, J.P., 1989. Oxygen consumption, new production, vertical advection and environmental evolution in the Mediterranean Sea, *Deep-Sea Res.*, 36, 769–781.
- Béthoux, J. P., Prieur L., and J. H. Bong, 1988. Le courant Ligure au large de Nice, *Oceanologica Acta*, 9, 59–67.
- Boillot, G., Montadert L., Lemoine M., and B. Biju-Duval, 1984. *Les marges continentales actuelles et fossiles autour de la France*, Masson, Paris.
- Brouardel, J., and L. Fage, 1954. Variation de la teneur en oxygène de l'eau au proche voisinage des sédiments, *Deep-Sea Res.*, 1, 641.
- Carpine, C., 1970. Ecologie de l'étage bathyal dans la Méditerranée occidentale, *Mém. Inst. océanogr. Monaco*, 2, 1–146.

- Castellón, A., Font J., and E. Garcia, 1990. The Liguro-Provençal-Catalan current (NW Mediterranean) observed by doppler profiling in the Balearic Sea, *Sci. Mar.*, 54, 269-276.
- Copin-Montégut, C., 1988. Eléments majeurs des particules en suspension de la Méditerranée occidentale, *Oceanologica Acta*, 9, 95-102.
- Durish, Z., 1987. An analysis of the zoogeography of the decapod crustaceans (Crustacea, Decapoda) of the Mediterranean, *Oceanology*, 27, 352-356.
- Emig, C. C., 1985. Distribution et synécologie des fonds à *Gryphus vitreus* (Brachiopoda) en Corse, *Mar. Biol.*, 90, 139-146.
- Emig, C. C., 1987. Offshore brachiopods investigated by submersible, *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 108, 261-273.
- Emig, C. C., 1989. Distribution bathymétrique et spatiale des populations de *Gryphus vitreus* (Brachiopoda) sur la marge continentale en mer Méditerranée occidentale, *Oceanologica Acta*, 12, 205-209.
- Emig, C. C., and 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 nord-occidentale), *C. R. Acad. Sci. Paris*, 306 (sér. III), 501-505.
- Emig, C. C., and M. A. García-Carrascosa, 1991. Distribution of *Gryphus vitreus* (Born, 1778) (Brachiopoda) on transect P2 (Continental margin, French Mediterranean coast) investigated by submersible, *Sci. Mar.*, 55, 383-388.
- Emelyanov, E. M., 1972. Principal types of recent bottom sediments in the Mediterranean sea: their mineralogy and geochemistry, in *The Mediterranean Sea: a natural sedimentation laboratory*, edited by D.J. Stanley, Hutchinson and Ross, Stroudsburg.
- Falconetti, C., 1988. Le peuplements des fonds à *Neolampas rostellata* Agassiz (Echinide irrégulier) du banc du Magaud (Iles d'Hyères, France). *Vie mar.*, 9, 17-26.
- Fredj, G., and L. Laubier, 1983. The deep Mediterranean benthos, in *Mediterranean marine ecosystems*, edited by M. Moraitou-Apostolopoulou and V. Kiortsis, 109-145, NATO Conf. Ser., Plenum Press, New York.
- Herman, Y., 1972. Quaternary eastern Mediterranean sediments: micro-paleontology and climatic records, in *The Mediterranean Sea: a natural sedimentation laboratory*, edited by D.J. Stanley, Hutchinson and Ross, Stroudsburg.
- Hsü, K. J., Cita M. B., and W. B. F. Ryan, 1973. The origin of Mediterranean evaporites, in *Initial Reports of the Deep-Sea Drilling Project*, edited by W.B.F. Ryan, K.J. Hsu et al., 13, 1203-1231.

- Jacques, G., 1989. L'oligotrophie du milieu pélagique de Méditerranée occidentale: un paradigme qui s'estompe?, *Bull. Soc. zool. Fr.*, 114, 17-30.
- Laubier, L., 1972. Découverte du genre abyssal *Fauveliopsis* (Annélide Polychète) en Méditerranée occidentale, *C. R. Acad. Sc. Paris*, 274, 697-700.
- Laubier, L., 1975. *Lacydonia laureci* sp. n., Annélide Polychète nouvelle de l'étage abyssal de Méditerranée orientale, *Vie et Milieu*, 25 (1-A), 75-82.
- Laubier, L., and J. Ramos, 1972. Paraonidae (Polychète sédentaires) de Méditerranée, *Bull. Mus. Hist. nat.*, 168, 1097-1148.
- Ledoyer, M., 1987. Les cumacés méditerranéens profonds (Crustacea) des campagnes Biomède I et II et Balgim. Synthèse de la distribution bathyales du groupe en Méditerranée occidentale, *Mésogée*, 47, 59-70.
- Maldonado, A., 1985. Evolution of the Mediterranean basins and a detailed reconstruction of the Cenozoic paleoceanography, in *Western Mediterranean*, edited by R. Margaleff, 17-59, Pergamon, London.
- Manzella, G. M. R., Gasparini G.P., and M. Astraldi, 1988. Water exchange between the eastern and western Mediterranean through the Strait of Sicily, *Deep-Sea Res.*, 35, 1021-1035.
- Menzies, R. J., 1973. Biological history of the Mediterranean sea with reference to the abyssal benthos, *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 21(9), 717-723.
- Miller, A.R., Tchernia P., Charnock H., and D.A. McGill, 1970. Mediterranean Sea Atlas of temperature, salinity, oxygen profiles and data from cruises of R.V. *Atlantis* and R.V. *Chain* with distribution of nutrient chemical properties, *Atlas Series*, 3, Woods Hole Oceanographic Institution.
- Mignon, C., 1988. Etude de l'apport atmosphérique en métaux traces et sels nutritifs en milieu côtier méditerranéen, implications biogéochimiques, *Thèse Université Nice*, 205 p.
- Pérès, J. M., 1968. Observations effectuées à bord du bathyscaphe Archimède dans la fosse située au S-W de l'île de Sapienza (Mer Ionienne) (Campagne Grèce 1965, Plongées GR 9 et GR 10), *Ann. Inst. océanogr.*, 46, 41-46.
- Pérès, J.M., 1982. Major benthic assemblages, in *Marine Ecology*, edited by O. Kinne, vol. 5, 373-521, Wiley, Chichester.
- Pérès, J. M., 1985. History of the Mediterranean biota and colonization of the depths, in *Western Mediterranean*, edited by R. Margaleff, 198-232, Pergamon, London.
- Pérès, J. M., and J. Picard, 1955. Observations biologiques effectuées au large de Toulon avec le Bathyscaphe F.N.R.S.III de la Marine Nationale, *Bull. océanogr. Monaco*, 52(1061), 1-9.
- Pérès, J. M., and J. Picard, 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée, *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 31, 1-137.

- Picard, J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocoenoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 52, 1–160.
- Poutiers, J., 1987. Was there any deep water formation in the Mediterranean sea before 8000 years BP?, *Deep-Sea Res.*, 34, 309–312.
- Reyss, D., 1973. Les canyons sous-marins de la mer Catalane, le rech du Cap et le rech Lacaze-Duthiers. III. Les peuplements de macrofaune benthique, *Vie Milieu*, (B) 22, 529–613.
- Reyss, D., 1974. Les canyons sous-marins de la mer Catalane, le rech du Cap et le rech Lacaze-Duthiers. IV. Etude synécologique des peuplements de macrofaune benthique, *Vie Milieu*, (B) 23, 101–142.
- Rögl, F., and F. F. Steininger, 1984. Neogene Paratethys, Mediterranean and Indo-pacific seaways, in *Fossils and climate*, edited by P. Brenchley, 171–200, Wiley.
- Ryan, W. B. F., Stanley D. J., et al., 1970. The tectonics and geology of the Mediterranean Sea, in *The sea*, edited by A.E. Maxwell, vol. 2, 387–492, Wiley Interscience, New York.
- Soyer, J., 1983. Mediterranean sea meiobenthos, in *Mediterranean marine ecosystems*, edited by M. Moraitou-Apostolopoulou and V. Kiortsis, 95–109, NATO Conf. Ser. (I Ecol.), Plenum Press, New York.
- Steininger, F. F., and F. Rögl, 1984. Paleogeography and palinspastic reconstruction of the Neogene of the Mediterranean and Paratethys, in *The geological evolution of the eastern Mediterranean*, edited by J.E. Dixon and A.H.F. Robertson, 659–668, Blackwell, Oxford.
- Tortonese, E., 1983. Distribution and ecology of endemic elements in the mediterranean Fauna (Fishes and echinoderms), in *Mediterranean marine ecosystems*, edited by M. Moraitou-Apostolopoulou and V. Kiortsis, 57–84, NATO Conf. Ser., Plenum Press, New York.
- Vaissière, R., and C. Carpine, 1964. Compte rendu de plongées en soucoupe plongeante SP 300 (Région A 1), *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 63 (1314), 1–36.
- Vaissière, R., and G. Fredj, 1964. Contributions à l'étude bionomique de la Méditerranée occidentale (Côte du Var et des Alpes Maritimes – côte occidentale de Corse). Fascicule 5: Etude photographique préliminaire de l'étage bathyal dans la région de Saint Tropez (ensemble A), *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 64 (1323), 1–70.
- Vanney, J.R., and M. Gennesseaux, 1988. Versants escarpés dans une mer jeune: Reconnaissance en submersible en mer Tyrrhénienne, *Acta Geogr.*, 71, 1–12.

Publications récentes sur le sujet

- 174.** Emig C. C., 1997. Bathyal zones on the Mediterranean continental slope: An attempt. *Publ. Espec. Inst. Esp. Oceanogr.*, 23, 23–33.
- 237.** Emig C. C. & P. Geistdoerfer, 2004. Faune profonde en Mer Méditerranée : les échanges historiques, géographiques et bathymétriques. *Carnets de Géologie/Notebooks on Geology*, Article 2004/01 (CG2004_A01_CCE-PG), 10 p., 4 fig., 3 tabl.
- http://paleopolis.rediris.es/cg/CG2004_A01_CCE-PG/index-fr.html
- 238.** Emig C. C. & P. Geistdoerfer, 2004. The Mediterranean deep-sea fauna: historical evolution, bathymetric variations and geographical changes. *Carnets de Géologie/Notebooks on Geology*, Article 2004/01 (CG2004_A01_CCE-PG), 10 p., 4 fig., 3 tabl.

http://paleopolis.rediris.es/cg/CG2004_A01_CCE-PG/