

Peuplements de carnivores planctoniques gélatineux et structures productives en Méditerranée occidentale

Zooplankton carnivore
Structure de peuplement
Courant atlantique
Mer d'Alboran
Espèces indicatrices

Carnivorous zooplankton
Community structure
Atlantic current
Alboran Sea
Indicator species

Serge DALLOT^a, Jacqueline GOY^b, Claude CARRE^a

^a Station zoologique, BP 28, 06230 Villefranche-sur-Mer, France.

^b Muséum National d'Histoire Naturelle, 43 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France.

Reçu le 28/5/86, révisé le 23/12/86, accepté le 12/3/87.

RÉSUMÉ

Les carnivores planctoniques (chaetognathes, cténaires, méduses et siphonophores) récoltés dans la couche des 200 premiers mètres dans la baie ibéro-marocaine et en Méditerranée occidentale ont été utilisés pour obtenir une classification des stations en zones fauniques distinctes. Après calcul d'une matrice de distances de Sørensen entre récoltes et groupement à liens complets, on obtient 5 groupes de stations géographiquement cohérents : en Atlantique (2), en Mer d'Alboran, dans le secteur central et la région septentrionale de la Méditerranée. Les espèces caractéristiques des groupes — en terme de fréquence d'occurrence et d'abondance — ont été recherchées au moyen de tests G et de tests de la médiane.

Le peuplement atlantique de la zone du talus apparaît très différent de celui de la baie ibéro-marocaine et du détroit de Gibraltar, où ne subsistent principalement que des éléments néritiques et mésopélagiques en faibles quantités. En Méditerranée, l'apport du courant atlantique est limité en nombre d'espèces comme en biomasse. En Mer d'Alboran, les carnivores sont abondants et diversifiés. Le peuplement est dominé par *Sagitta enflata* et *Eucheilota paradoxa*, qu'accompagnent d'autres hydroméduses bourgeonnantes. Les espèces mésopélagiques y sont bien représentées (*Lensia meteori*, *Persa incolorata*, *Sagitta decipiens*, etc.), sous l'effet probable des mouvements verticaux des masses d'eau et de l'augmentation de la production secondaire. Les espèces habituellement considérées comme indicatrices du courant atlantique restent rares, sauf pour les formes néritiques *Sagitta friderici* et surtout *Muggiaea atlantica*. L'influence de l'utilisation de la biomasse produite par les zones d'affleurement de la Mer d'Alboran, associées à des courants tourbillonnaires complexes, se manifeste dans la structure démographique des populations dominantes : fort pourcentage de juvéniles de *S. enflata*, augmentation des proportions d'eudoxies chez les calycophores. Malgré son homogénéité, ce peuplement peut être subdivisé en trois variantes montrant les influences prédominantes des apports atlantiques, la proximité ou l'éloignement des zones d'affleurement. Le peuplement du secteur central de la Méditerranée subit une évolution progressive des abondances avec disparition des espèces méroplanctoniques et bourgeonnantes et augmentation des éléments océaniques (*Sagitta bipunctata*, *Eudoxoides spiralis* et *Rhopalonema velatum*). Le secteur nord-occidental présente une réduction extrême de la biomasse et une raréfaction des carnivores.

Ces zones fauniques méditerranéennes, du détroit de Gibraltar jusqu'à la Mer Ligure, peuvent donc s'interpréter en terme de succession depuis un stade initial à richesse spécifique maximale en raison du mélange de contingents d'espèces méroplanctoniques, néritiques, superficielles et profondes qui bénéficient de conditions trophiques très favorables. Le long du courant atlantique, le retour progressif à l'oligotrophie s'accompagne d'une maturation de la communauté avec augmentation de la régularité sous l'influence de la réduction, puis de la disparition des espèces à fort potentiel reproductif.

Oceanol. Acta, 1988. Océanographie pélagique méditerranéenne, édité par H. J. Minas et P. Nival. 193-209.

ABSTRACT

Gelatinous planktonic carnivore assemblages and productive structures in the Western Mediterranean Sea

Planktonic carnivores (chaetognaths, ctenophores, medusae and siphonophores) collected in the upper 200 metres of the Ibero-Moroccan bay and the Western Mediterranean were used to obtain a classification of stations in terms of distinct faunistic zones.

After calculation of a matrix of Sørensen's distance between samples and complete linkage clustering, 5 groups of geographically coherent stations emerge : these are in the Atlantic (2), in the Alboran Sea, in the central sector and in the northern region. The characteristic species of these groups — in terms of frequency of occurrence and abundance — were established by means of G-tests and median-tests.

The community of the Atlantic continental slope area appears to be quite different from that of the Ibero-Moroccan bay and of the strait of Gibraltar, where plankton consist mostly of neritic and mesopelagic forms. In the Mediterranean, the contribution of the Atlantic current is limited in species richness as well as biomass. In the Alboran Sea, carnivores are abundant and diverse. The community is dominated by *Sagitta enflata* and *Eucheilota paradoxa*. These are accompanied by other hydromedusae which reproduce by asexual budding. Mesopelagic species are well represented (*Lensia meteori*, *Persa incolorata*, *Sagitta decipiens*, etc.), probably as a result of the vertical movement of water masses and the augmentation of secondary production. Species usually considered to be indicators of the Atlantic current were rare except for the neritic forms *Sagitta friderici* and especially *Muggiaea atlantica*. The influence of the utilization of the biomass produced by the zones of upwelling in the Alboran Sea, associated with the complex eddying currents is obvious in the demographic structure of the dominant populations : a high percentage of juveniles of *S. enflata*, and an increased proportion of eudoxids of the calycophores. Despite its homogeneity, this community can be divided into 3 sub-groups, showing the predominant influences of the Atlantic contribution, and the proximity to or distance from zones of upwelling. The planktonic community of the central sector of the Mediterranean shows a progressive devolution of abundance with the gradual disappearance of meroplanktonic and budding species and the increase of oceanic forms (*Sagitta bipunctata*, *Eudoxoides spiralis* and *Rhopalonema velatum*). The north west sector shows an extreme reduction in biomass and in the number of carnivore species.

These faunistic zones of the Mediterranean, from the strait of Gibraltar to the Ligurian Sea, can therefore be interpreted in terms of succession, from an initial state of maximal diversity and abundance caused by the mixing of populations of meroplanktonic, neritic, shallow and deep species that benefit from the very favorable trophic conditions. Along the Atlantic current, the progressive return to oligotrophy is accompanied by a maturation of the community with enhanced regularity due to the reduction and eventual disappearance of species with strong reproductive potential.

Oceanol. Acta, 1988. Océanographie pélagique méditerranéenne, édité par H. J. Minas et P. Nival, 193-209.

INTRODUCTION

La Méditerranée est un bassin de concentration : le déficit en eau est compensé par le courant atlantique superficiel entrant par le détroit de Gibraltar. En dessous, le courant sortant d'eau méditerranéenne franchit un seuil à - 320 m. L'équilibre simultané des bilans thermiques et halins amplifie les flux d'un facteur 20 (Béthoux, Prieur, 1983).

Cette situation a des conséquences fauniques importantes : les peuplements planctoniques méditerranéens — où l'endémisme est limité — sont un sous-

ensemble des peuplements atlantiques excluant les éléments du mésoplancton profond et du bathyplancton. Un petit nombre d'espèces atlantiques ont une extension limitée à la Mer d'Alboran et au trajet du courant atlantique dans le bassin occidental, et constituent les classiques « indicateurs atlantiques » (Furnestin, 1968 ; 1979). Par ailleurs, on considère parfois que les apports de biomasse par Gibraltar déterminent l'essentiel de la richesse planctonique exceptionnelle de la Mer d'Alboran comparée au reste du bassin

occidental (Giron, 1963 ; Greze *et al.*, 1985). Cependant, ce point de vue minimise l'influence des structures productives permanentes bien mises en évidence notamment par la télédétection (Donde Và Group, 1984 ; Gascard, Richez, 1985 ; Ocean Color Working Group, 1985 ; Perkins, 1985). A l'est de la mer d'Alboran, la biomasse planctonique décroît (Jespersen, 1923 ; Boucher, Thiriot, 1972), mais les modalités et la vitesse de l'évolution vers l'oligotrophie typique de la Méditerranée restent mal connues.

La description des échanges hydrologiques et fauniques entre l'Océan Atlantique et la Méditerranée a été entreprise entre octobre et novembre 1981 au cours de la campagne Médiprod IV, depuis la baie ibéro-marocaine, le détroit de Gibraltar, la Mer d'Alboran et le bassin méditerranéen occidental, jusqu'à la Mer Ligure (Groupe Médiprod, 1984).

Ce travail concerne les chaetognathes, les cnidaires et les cténaïres. Toutes les espèces dénombrées sont des carnivores gélatineux qui exploitent principalement les crustacés du micro- et du méso-zooplancton. Leur taille varie entre 1 mm (jeune méduse) et 3 à 5 cm (*Sagitta lyra* et *Solmissus albescens*, physonesctes), ce qui les place dans le petit macroplancton. Leurs variations qualitatives et quantitatives seront utilisées d'une part comme traceur des transports entre sous-provinces fauniques contiguës, et, d'autre part, comme témoins de la production secondaire et de son utilisation.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le plancton a été récolté avec un filet triple (Razouls, Thiriot, 1972-1973) constitué de deux WP II standards, associés à un filet de même géométrie mais de 50 µm de vide de maille. On a effectué 61 pêches

verticales de 200 m à la surface et, dans le détroit de Gibraltar, quatre récoltes depuis des profondeurs inférieures (150-0 m et 100-0 m) : la réalisation de traits verticaux plus profonds était en effet impossible dans de bonnes conditions en raison du cisaillement de courant. L'essentiel de l'échantillonnage a été effectué en Mer d'Alboran sur 42 stations (fig. 1).

L'une des récoltes au filet de 200 µm a été utilisée pour les comptages. Les chaetognathes ont été séparés en trois stades de maturité suivant la cotation de Russell, et on a distingué les colonies polygastriques des siphonophores de leurs eudoxies. Les comptages ont été effectués de manière exhaustive dans la totalité des échantillons, sauf pour les stades de maturité de l'espèce dominante, *Sagitta enflata*, dont les effectifs ont été estimés après sous-échantillonnages à la boîte de Motoda et comptage de 40 à 100 individus par stade. Le second échantillon WP II a été réservé à la mesure du poids sec après tri manuel des plus gros organismes (salpes) et rinçage au formiate d'ammonium isotonique.

La position des stations et les mesures physiques, chimiques et biologiques obtenues sont réunies dans le rapport de campagne cité précédemment.

Analyse des données

La mise en évidence des diverses zones de peuplement a été effectuée à partir des données en présence-absence pour toutes les espèces, après calcul de la distance de Sørensen entre toutes les paires de stations :

$$DS_{i,j} = 1 - 2a / (2a + b + c)$$

a est le nombre d'espèces communes aux deux stations i et j , contenant respectivement $a + b$, et $a + c$ espèces. Cette distance varie entre 1 (pas d'espèces

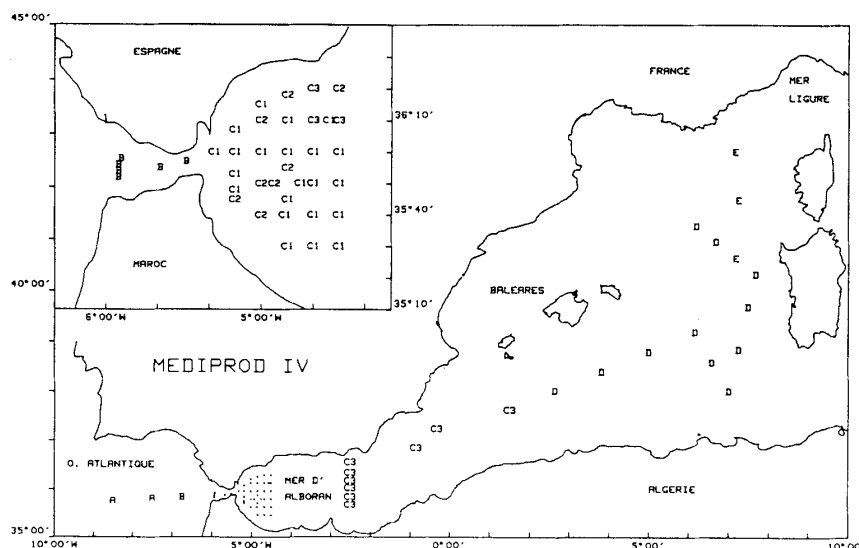


Figure 1
Position des prélèvements en Atlantique et en Méditerranée et localisation des groupes fauniques.
Position of the sampling stations in the Atlantic Ocean and Mediterranean Sea and localization of faunistic groups.

communes) et 0 (mêmes espèces présentes) et n'est pas influencée par le double zéro, propriété souhaitable lorsque les échantillons sont petits, ce qui est le cas.

Groupement des stations

Bien que le but recherché soit la délimitation de zones géographiques faunistiquement « homogènes », le groupement sous contrainte de contiguïté (Legendre, Legendre, 1984) n'a pas été nécessaire : un groupement hiérarchique à liens complets a produit en effet des groupes ayant spontanément la propriété désirée. Le positionnement non métrique des groupes de stations sur un plan a été effectué suivant la méthode de Guttman (1968) en utilisant le logiciel Systat®.

Nous n'avons pas utilisé de méthode particulière de groupement des espèces : la recherche habituelle de groupes exclusifs (Williams, 1971), où une espèce donnée ne peut se trouver que dans un seul groupe, est mal adaptée au cas présent où le même stock faunique est distribué suivant un continuum écologique complexe. En revanche, on a recherché les espèces indicatrices des groupes de stations (Field *et al.*, 1982).

Espèces indicatrices

Le caractère « indicateur » d'une espèce peut s'exprimer par des modifications de fréquence d'occurrence, ce qui est cohérent avec la métrique qualitative utilisée pour la formation des groupes de stations. L'hypothèse d'égalité des fréquences relatives est éprouvée au moyen du test G muni de la correction de Williams. Les espèces très rares, ainsi que les espèces toujours ou presque toujours présentes, ne peuvent pas être sélectionnées par ce test. Cependant nous avons observé pour ces dernières des contrastes quantitatifs entre les différents groupes. La signification de ces changements d'abondance a donc été éprouvée au moyen du test non paramétrique de la médiane : le test exact de Fisher est ici approprié (modèle de type III).

Pour chaque espèce, plusieurs comparaisons sont envisageables : pour des groupes de stations ordonnées suivant un axe géographique, on peut comparer les groupes successifs par paires, en regroupant ou non des zones voisines, ou bien rechercher les spécificités d'un groupe par rapport à tous les autres. Même en tenant compte de l'effet des tests multiples par la relation de Dunn-Sidak (Sokal, Rohlf, 1981), les probabilités correspondantes doivent cependant être considérées avec prudence dans la mesure où le processus de formation des groupes utilise les mêmes données.

Diversité spécifique

On a calculé pour chaque groupe de stations l'estimateur *jackknife* de la richesse spécifique et son intervalle de confiance (Heltsh, Forrester, 1983 ; Smith, Van Belle, 1984). Cette technique permet de réduire le

biais de l'estimation — important pour de petits échantillons — d'obtenir des intervalles de confiance et d'envisager des tests d'égalité, la distribution d'échantillonnage des estimateurs pouvant être considérée comme normale. Après avoir cumulé par espèce les relevés de chaque groupe, on a calculé les indices de diversité spécifique de Shannon (en bits par individu) et de régularité (Hurlbert, 1971). On a ensuite construit les diagrammes rangs-fréquences en coordonnées log-log afin d'estimer le stade d'évolution des peuplements suivant Frontier (1985).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Composition faunique globale

En tout 75 espèces ont été observées : 15 chaetognathes, 27 méduses, 32 siphonophores et 1 cténo-phore.

Phylum Chaetognatha

Ordre Aphragmophora, sous-ordre Ctenodontina

F. Sagittidae	
<i>Sagitta bierii</i>	Alvariño, 1961
<i>Sagitta bipunctata</i>	Quoy et Gaimard, 1827
<i>Sagitta decipiens</i>	Fowler, 1905 non Ritter-Zahony, 1911
<i>Sagitta enflata</i>	Grassi, 1881
<i>Sagitta friderici</i>	Ritter-Zahony, 1911
<i>Sagitta hexaptera</i>	D'Orbigny, 1843-1844
<i>Sagitta lyra</i>	Krohn, 1853
<i>Sagitta minima</i>	Grassi, 1881
<i>Sagitta planctonis</i>	Steinhaus, 1896
<i>Sagitta serratodentata</i>	(Krohn, 1853)
<i>Sagitta setosa</i>	Müller, 1847
<i>Sagitta sibogae</i>	Fowler, 1906
<i>Sagitta tasmanica</i>	Thomson, 1947

F. Pterosagittidae	
<i>Pterosagitta draco</i>	(Krohn, 1853)

Ordre Aphragmophora, sous-ordre Flabellodontina

F. Krohnittidae	
<i>Krohnitta subtilis</i>	(Grassi, 1881)

Phylum Cnidaria

Classe des Hydrozoa

Ordre Hydroida, sous-ordre Anthomedusae

F. Bougainvillidae	
<i>Lizzia blondina</i>	Forbes, 1848
<i>Koellikerina fasciculata</i>	(Peron et Lesueur, 1810)
F. Corymorphidae	
<i>Eucodonium brownei</i>	Hartlaub, 1907
<i>Paragotoea bathybia</i>	Kramp, 1942
F. Corynidae	
<i>Sarsia gemmifera</i>	Forbes, 1848
F. Cytaeididae	
<i>Cytaeis tetrastyla</i>	Eschscholtz, 1829
F. Euphysidae	
<i>Euphysa aurata</i>	Forbes, 1848
F. Hydractiniidae	
<i>Podocoryne minima</i>	(Trinci, 1903)
F. Pandeidae	
<i>Pandea conica</i>	(Quoy et Gaimard, 1827)
F. Tubulariidae	
<i>Ectopleura dumortieri</i>	(Van Beneden, 1844)
<i>Rhabdoon singulare</i>	Kieferstein et Ehlers, 1861
(synonyme de <i>Rhysomedusa pomponina</i> Vannucci et S. Moreira, 1966)	
F. Zancleidae	
<i>Zanclea costata</i>	Gegenbaur, 1856

Ordre Hydroida, sous-ordre Leptomedusae

F. Campanulariidae

Obelia spp.*Phialidium* spp.

F. Campanulinidae

Eucheilota paradoxa Mayer, 1900

Ordre Hydroida, sous-ordre Narcomedusae

F. Aeginidae

Aegina citrea Eschscholtz, 1829*Solmundella bitentaculata* (Quoy et Gaimard, 1833)

F. Cuninidae

Cunina spp.*Solmissus albescens* (Gegenbaur, 1856)

F. Solmarisidae

Solmaris spp.

Ordre Hydroida, sous-ordre Trachymedusae

F. Geryoniidae

Liriope tetraphylla (Chamisso et Eysenhardt, 1821)

F. Halicreatidae

Halicera conica Vanhöffen, 1902

F. Rhopalonematidae

Aglaure hemistoma Peron et Lesueur, 1810*Persa incolorata* McCrady, 1857*Rhopalonema velatum* Gegenbaur, 1856*Sminthea eurygaster* Gegenbaur, 1856

Ordre Siphonophora, sous-ordre Physonectae

F. Agalmidae

Agalma elegans (Sars, 1846)*Agalma okeni* Eschscholtz, 1825*Cordagalma cordiformis* Totton, 1932*Nanomia bijuga* (Delle Chiaje, 1841)

F. Athorybiidae

Athorybia rosacea (Forskål, 1775)

F. Forskaliidae

Forskalia edwardsi Koelliker, 1853

Ordre Siphonophora, sous-ordre Calycophorae

F. Abylidae

Abylopsis tetragona (Otto, 1825)*Bassia bassensis* (Quoy et Gaimard, 1834)*Enneagonum hyalinum* Quoy et Gaimard, 1827

F. Diphyidae

Chelophyes appendiculata (Eschscholtz, 1829)*Diphyes bojani* (Eschscholtz, 1829)*Eudoxoides spiralis* (Bigelow, 1911)*Lensia campanella* (Moser, 1925)*Lensia conoidea* (Kefenstein et Ehlers, 1860)*Lensia cossack* Totton, 1941*Lensia fowleri* (Bigelow, 1911)*Lensia hotspur* Totton, 1941*Lensia meteori* (Leloup, 1934)*Lensia multicristata* (Moser, 1925)*Lensia subtilis* (Chun, 1886)*Muggiaea atlantica* Cunningham, 1892*Muggiaea kochi* (Will, 1844)*Sulculeolaria chuni* (Lens et Van Riemsdijk, 1908)*Sulculeolaria quadrivalvis* Blainville, 1834

F. Hippopodidae

Hippopodius hippopus (Forskål, 1775)

F. Prayidae

Amphicaryon acaule Chun, 1888*Rosacea cymbiformis* (Delle Chiaje, 1822)*Desmophyes annectens* Haeckel, 1888

F. Sphaeronectidae

Sphaeronectes fragilis Carré, 1966*Sphaeronectes gamulini* Carré, 1966*Sphaeronectes gracilis* (Claus, 1873 ; 1874)*Sphaeronectes irregularis* (Claus, 1873)

Classe Scyphozoa

Ordre Coronata

F. Nausithoidae

Nausithoe punctata Koelliker, 1853

Phylum Ctenophorae

Ordre Thalassocalycida

F. Thalassocalycidae

Thalassocalyce inconstans Madin et Harbison, 1978

Plusieurs espèces sont nouvelles pour la Méditerranée :

Lensia hotspur, atlantique sub-tropicale, s'est révélée fréquente en Mer d'Alboran et un peu au-delà (stations 12, 13, 15, 16, 22, 24-28, 30-32, 34-44, 64-68 et 71) ;

Aegina citrea (station 29) très commune du golfe de Guinée jusqu'au Maroc ;

Thalassocalyce inconstans, signalée pour la première fois en Mer d'Alboran et dans le secteur central du bassin occidental (formes juvéniles surtout) est cependant commune dans la rade de Villefranche.

D'autres espèces sont nouvelles pour le bassin sud-occidental méditerranéen :

Eucheilota paradoxa, signalée de l'Atlantique tempéré-chaud et en Adriatique par Schmidt et Benovic (1977), a été récoltée en grande abondance en Mer d'Alboran ;

Sagitta bierii, caractéristique des zones de remontées d'eau du Pacifique et de l'Atlantique (Ducret, 1968 ; Casanova *et al.*, 1970), et récoltée par Lakkis (1977) sur les côtes libanaises, est trouvée pour la première fois en Mer d'Alboran (stations 31 et 43) ;

Paragotaea bathybia et *Rhabdoon singulare*, espèces considérées comme très rares sont ici en nombre exceptionnellement élevé (Goy, 1983) ;

Sphaeronectes gamulini (stations 16, 30, 31, 32, 35, 36, 41, 44, 46) et *S. fragilis* (stations 16 et 36), décrites de la rade de Villefranche ; la dernière est nouvelle en Atlantique (station 2).

La seule espèce endémique de Méditerranée, fréquente dans nos récoltes, est *Solmissus albescens*.

Influence des migrations verticales sur la composition faunique et l'abondance du mésoplancton

En Mer d'Alboran, qui constitue un ensemble manifestement bien individualisé, l'influence de l'heure a été examinée (23 pêches de jour et 19 de nuit).

Comme on pouvait s'y attendre (tab. 1), la biomasse augmente significativement la nuit ainsi que la fréquence d'occurrence de deux espèces : *Solmissus albescens*, espèce mésopélagique migrante bien connue (Benovic, 1973 ; Goy, Thiriot, 1976) et *Agalma okeni*. Le comportement de *Lensia conoidea*, dont les effectifs semblent augmenter de jour, est imprévu, des migrations verticales normales ayant été observées en Atlantique par Pugh (1984) et en Méditerranée par Palma (1985).

Les effectifs globaux des carnivores restent stables avec un pourcentage de valeurs supérieures à la médiane globale (17,6 individus par m³) de 53 % la nuit et de 48 % le jour, différence non significative qui indique que le peuplement carnivore de la Mer d'Alboran est dominé numériquement par des espèces épiplanctoniques.

Tableau 1

Différences significatives observées en mer d'Alboran entre les récoltes de jour et celles de nuit.
Observed significant differences between day and night samples in the Alboran Sea.

Variables	Nuit	Jour	Probabilité
Test de la médiane (médianes) (pourcentage de valeurs au-dessus de la médiane commune) :			
Biomasse	7,7 mg m ⁻³	4,9 mg m ⁻³	—
	74	30	0,012
<i>Lensia conoidea</i>	26	61	0,034
Test G (fréquences d'occurrences en %) :			
<i>Solmissus albescens</i>	63	17	0,003
<i>Agalma okeni</i>	16	0	0,036

Finalement, ces résultats suggèrent que la composition faunique des 200 premiers mètres n'est que peu affectée par les migrations verticales, ce qui est confirmé par la comparaison des estimateurs jackknifes de la richesse spécifique qui ne diffèrent pas significativement ($t = 0,95$ avec 40 ddl). Cela conduit à traiter globalement tous les résultats sans distinguer prélèvements de jour et de nuit.

Composition faunique et classification des stations

Le groupement des stations à liens complets (fig. 2), effectué sur la matrice de distances de Sørensen, permet de distinguer 5 ensembles géographiques (reportés sur la carte 1) :

- A comporte les deux stations atlantiques (1 et 2) situées au-delà du talus continental ;
- B réunit les stations (3 à 9) de la baie ibéro-marocaine et du détroit de Gibraltar ;
- C comprend tous les prélèvements de la Mer d'Alboran jusqu'au sud d'Ibiza (12 à 69), et a été divisé en 3 sous-groupes, C1, C2, C3 (voir plus loin) ;
- D correspond au secteur central (70 à 81) ;

— E aux stations 82 et 83 de la Mer Ligure ; la station 79, qui possède les mêmes caractéristiques globales — faible biomasse et très petit nombre d'espèces récoltées — est rattachée à ce dernier groupe.

Les particularités significatives de ces groupes sont examinées en fonction de la circulation générale des masses d'eau et des mécanismes productifs associés.

Groupes de l'Atlantique (tab. 2 et 3)

Groupe A

Les carnivores y sont abondants et diversifiés. Le peuplement est dominé par des espèces océaniques ou de talus à répartition verticale étendue (*Sagitta serrato-dentata*, *Pterosagitta draco*, etc.) les éléments mésoplanctoniques sont présents (*S. bierii*, *S. sibogae*, *S. hexaptera*) et les seules méduses sont holoplanctoniques (*Aglaura hemistoma*, *Rhopalonema velatum*, *Liriope tetraphylla*).

Groupe B

Les récoltes du détroit de Gibraltar et de la radiale en baie ibéro-marocaine sont très différentes : des 59 espèces atlantiques, 14 seulement sont communes aux groupes A et B. Les biomasses phyto- et zooplanc-

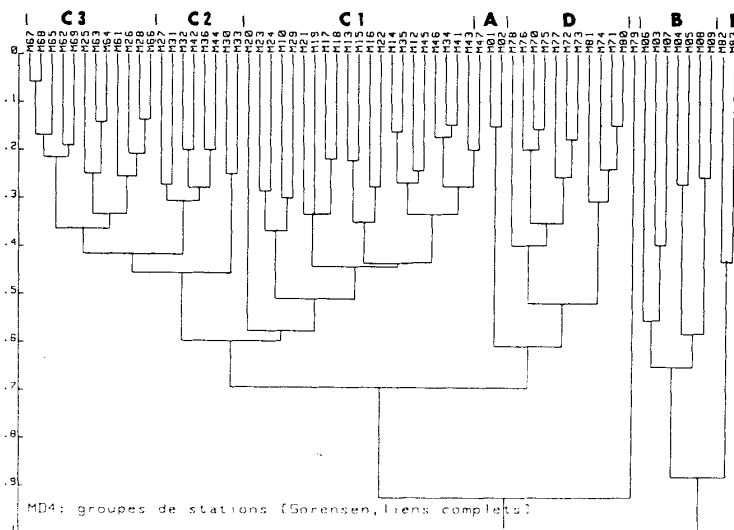


Figure 2
 Dendrogramme à lien complet des stations.
Complete linkage dendrogram for the stations.

Tableau 2

Caractéristiques générales moyennes des groupes de stations. La richesse spécifique estimée est l'estimateur jackknife entouré de ses limites de confiance à 95%, entre parenthèses lorsqu'inférieures à la valeur observée.

Mean global features of the station groups. Species richness is estimated by the jackknife technique with 0.95 confidence limits, and is shown in brackets when smaller than the observed value.

Groupes Nombre de stations	Zooplankton total Poids sec mg m ⁻³ (min., moy., max.)	Carnivores				
		Effectifs n/m ³ (moyenne)	Richesse spécifique observée	Richesse spécifique estimée	H'	Régularité
A 2	2,0-3,0- 4,0	7,7	33	(6)-38-69	3,74	0,74
B 7	0,3-1,0- 1,8	0,9	26	(24)-32-40	3,77	0,80
C1 22	1,6-5,9-21,4	15,6	53	56-63-69	2,44	0,43
C2 8	5,0-7,9-10,8	22,3	48	50-60-70	2,42	0,43
C3 12	4,0-7,4-10,4	17,9	43	44-49-53	2,94	0,54
D 11	0,8-3,9- 7,2	5,8	35	38-45-52	2,63	0,51
E 3	1,8-2,7- 3,8	0,3	11	(6)-16-27	2,64	0,76

Tableau 3

Abondances moyennes des espèces principales des deux groupes de l'Atlantique.

Mean densities of dominant species from the two Atlantic station groups.

A	n/m ³	B	n/m ³
<i>Sagitta serratodentata</i>	1,75	<i>Muggiaea atlantica</i>	0,20
<i>Pterosagitta draco</i>	1,14	<i>Sagitta friderici</i>	0,19
<i>Aglaura hemistoma</i>	1,01	<i>Bassia bassensis</i>	0,07
<i>Lensia subtilis</i>	0,67	<i>Abylopsis tetragona</i>	0,06
<i>Eudoxoides spiralis</i>	0,58	<i>Sagitta decipiens</i>	0,04
<i>Diphyes bojani</i>	0,55	<i>Chelophyes appendiculata</i>	0,04
<i>Sagitta decipiens</i>	0,40	<i>Lensia conoidea</i>	0,03
<i>Sagitta lyra</i>	0,30	<i>Agalma elegans</i>	0,03
<i>Sphaeroneustes irregularis</i>	0,24	<i>Aglaura hemistoma</i>	0,03
<i>Sagitta minima</i>	0,24	<i>Sagitta planctonis</i>	0,03
<i>Sagitta bierii</i>	0,23	<i>Nanomia bijuga</i>	0,03
<i>Sagitta bipunctata</i>	0,19	<i>Liriope tetraphylla</i>	0,03

toniques sont basses, les carnivores rares, avec prédominance des espèces côtières *Muggiaea atlantica* et *Sagitta friderici*, et présence d'espèces mésoplanctoniques comme *Sagitta decipiens*, *Persa incolorata*, *Lensia conoidea* et des juvéniles de *S. planctonis*.

Cette composition hétérogène s'accorde bien avec ce que nous savons de l'hydrologie de cette région influencée par la résurgence côtière marocaine (Allain, 1964) qui injecte en Mer d'Alboran une importante quantité de sels nutritifs (Minas *et al.*, 1984), sans pour autant augmenter dans le détroit la production primaire comme l'attestent les teneurs en chlorophylle et phéophytine *a* (tab. 4).

Groupes méditerranéens

Groupe C

Les groupes de stations localisés en Mer d'Alboran, et immédiatement plus à l'est, forment un ensemble caractérisé par des biomasses zooplanctoniques importantes, et une densité élevée de carnivores. Les richesses spécifiques sont fortes, ce qui n'est pas le cas des diversités et des régularités (tab. 2).

Le peuplement de la Mer d'Alboran (tab. 5 et 6) apparaît très largement dominé par le chaetognathe cosmopolite *Sagitta enflata*, ce qui est habituel dans cette région (Camiñas, 1983 a), mais les fortes densités

Tableau 4

Biomasses phyto- et zooplanctoniques moyennes dans la zone du détroit de Gibraltar. Valeurs intégrées 100-0 m (a), 100-0 m et 150-0 m (b), 200-0 m (c).

Mean phytoplankton and zooplankton biomass in the strait of Gibraltar area. Integrated values 100-0 m (a), 100-0 m and 150-0 m (b), 200-0 m (c).

Localisation	Nombre de stations	Chlorophylle <i>a</i> (mg m ⁻³)	Phéophytine <i>a</i> (mg m ⁻³)	Poids sec du zooplankton (mg m ⁻³)
Baie ibéro-marocaine (stations 4-7)	5	10,2 (a)	5,0	1,8 (c)
Détroit de Gibraltar (stations 8-10)	3	5,4 (a)	4,0	3,9 (b)
Maximum du NW Alboran (station 12)	2	82,1 (a)	24,1	21,4 (c)

Tableau 5
Espèces plus fréquentes en Mer d'Alboran.
Most frequent species in the Alboran Sea.

Espèces	Test G :	C	(A + B + D)	Probabilités
		Fréquences relatives	d'occurrence (%)	
<i>Muggiaea atlantica</i>		100	60	$2,7 \cdot 10^{-5}$
<i>Abylopsis tetragona</i>		100	80	$3,9 \cdot 10^{-3}$
<i>Eucheilota paradoxa</i>		98	25	$2,7 \cdot 10^{-8}$
<i>Sagitta enflata</i>		98	65	$8,6 \cdot 10^{-4}$
<i>Lensia meteori</i>		98	65	$8,6 \cdot 10^{-4}$
<i>Lensia conoidea</i>		97	30	$1,1 \cdot 10^{-7}$
<i>Lensia subtilis</i>		95	60	$1,0 \cdot 10^{-3}$
<i>Sagitta minima</i>		93	65	$8,7 \cdot 10^{-3}$
<i>Sphaeronectes gracilis</i>		81	25	$5,0 \cdot 10^{-5}$
<i>Liriope tetraphylla</i>		74	25	$4,0 \cdot 10^{-4}$
<i>Lensia hotspur</i>		69	15	$8,7 \cdot 10^{-5}$
<i>Thalassocalyce inconstans</i>		69	15	$8,7 \cdot 10^{-5}$
<i>Persa incolorata</i>		62	20	$2,0 \cdot 10^{-3}$
<i>Sphaeronectes gamulini</i>		60	25	$1,9 \cdot 10^{-4}$
<i>Obelia</i> spp.		50	5	$2,6 \cdot 10^{-4}$
<i>Cytaeis tetrastyla</i>		43	0	$8,0 \cdot 10^{-5}$
<i>Lizzia blondina</i>		31	0	$1,0 \cdot 10^{-3}$
<i>Rhabdoon singulare</i>		31	0	$1,0 \cdot 10^{-3}$
<i>Solmundella bitentaculata</i>		31	5	$1,3 \cdot 10^{-2}$
<i>Paragotoea bathybia</i>		24	0	$4,5 \cdot 10^{-3}$
<i>Sphaeronectes fragilis</i>		19	0	$1,2 \cdot 10^{-2}$

Tableau 6
Espèces plus abondantes en Mer d'Alboran.
Most abundant species in the Alboran Sea.

Espèces	Test de la médiane :	C	(A + B + D)	Probabilités
		médianes individus/m ³		
<i>Sagitta enflata</i>		7,93	0,06	$2,8 \cdot 10^{-4}$
<i>Eucheilota paradoxa</i>		2,08	0	$1,8 \cdot 10^{-8}$
<i>Sagitta decipiens</i>		1,90	0,07	$9,7 \cdot 10^{-7}$
<i>Muggiaea atlantica</i>		0,67	0,02	$1,8 \cdot 10^{-8}$
<i>Abylopsis tetragona</i>		0,62	0,08	$1,8 \cdot 10^{-8}$
<i>Lensia meteori</i>		0,32	0,04	$9,7 \cdot 10^{-7}$
<i>Sagitta minima</i>		0,22	0,04	$8,6 \cdot 10^{-3}$
<i>Lensia conoidea</i>		0,16	0	$4,7 \cdot 10^{-5}$
<i>Sphaeronectes gracilis</i>		0,06	0	$1,9 \cdot 10^{-5}$
<i>Liriope tetraphylla</i>		0,04	0	$3,4 \cdot 10^{-3}$
<i>Thalassocalyce inconstans</i>		0,03	0	$1,5 \cdot 10^{-4}$
<i>Lensia hotspur</i>		0,02	0	$2,4 \cdot 10^{-5}$

de la méduse bourgeonnante *Eucheilota paradoxa* sont inattendues. Ces deux espèces ne sont présentes qu'en deux stations de la zone atlantique et en très faibles nombres.

Ceci pose le problème des influences atlantiques directes en Mer d'Alboran. Les « indicateurs atlantiques » classiques sont surtout des copépodes (non étudiés ici) et des chaetognathes (Alvarino, 1957) ; or ces derniers ne sont ni très abondants ni très fréquents dans cette collection méditerranéenne, et ils ne dépassent pas l'extrémité orientale de la Mer d'Alboran (station 62, tab. 7, fig. 3). Ainsi, comme pour les biomasses de phytoplancton et de zooplancton, les effectifs constamment faibles de ces espèces indiquent que le transport passif à travers le détroit d'une communauté atlantique vers la Méditerranée ne peut rendre compte de la variété et de l'abondance du peuplement de la Mer d'Alboran ; d'autres mécanismes doivent être à l'œuvre.

Une thermographie infrarouge (Gascard, Richez, 1985) obtenue le 5 octobre montre l'eau froide de la résurgence espagnole au N-E et au N, et l'eau chaude du tourbillon anticyclonique, au S-E, où se situent quelques stations du quadrillage dense. La restitution des répartitions superficielles de la chlorophylle par télédétection (Ocean Color Working Group, 1985 ; Bricaut, Morel, comm. pers.) est en accord avec ce schéma : fortes concentrations dans la résurgence, plus restreintes au sud et sud-ouest contre la côte marocaine, et très faibles dans le tourbillon. Les mesures effectuées durant la campagne sont conformes à ces observations.

Comme l'influence des affleurements productifs de Gibraltar jusqu'à Málaga sur la biomasse du phytoplancton (Arias, 1975) et du zooplancton côtier est très fort (Camiñas, 1983 b ; Garcia, Camiñas, 1985), il est logique d'en conclure que l'abondance et la variété du peuplement carnivore sont la conséquence directe

Tableau 7

Abondances moyennes et fréquences absolues d'occurrence des espèces de chaetognathes considérés comme des indicateurs atlantiques.
Mean densities and absolute frequencies of occurrence for chaetognath species assumed to be Atlantic indicators.

Espèces :	Nombres moyens pour 100 m ³ (fréquences d'occurrence)					
	Atlantique			Méditerranée		
	A (2)	B (7)	C1 (22)	C2 (8)	C3 (12)	D + E (14)
<i>Pterosagitta draco</i>	114(2)	2,0 (3)	0,64 (4)	0,25 (1)	0,33 (2)	0
<i>Sagitta bierii</i>	23(2)	0,3 (1)	0,09 (1)	0,25 (1)	0	0
<i>Sagitta planctonis</i>	12(2)	3,0 (4)	4,55 (5)	2,75 (7)	0	0
<i>Sagitta friderici</i>	0	19 (5)	2,64 (12)	3,25 (3)	0,33 (2)	0
<i>Sagitta tasmanica</i>	0	0,3 (1)	0	0,50 (1)	0	0

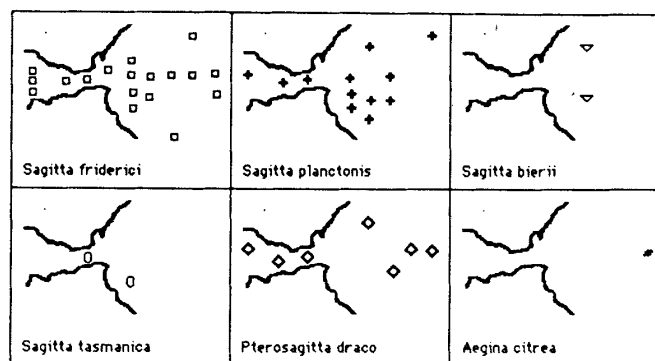


Figure 3

Localisation des indicateurs atlantiques dans le détroit de Gibraltar et à l'ouest de la Mer d'Alboran.

Localization of the Atlantic indicators in the strait of Gibraltar and in the western Alboran Sea.

de l'utilisation de cette production secondaire dans toute la Mer d'Alboran.

Son homogénéité d'ensemble, déjà notée, est parfaitement compatible avec l'existence d'une structure dynamique bien marquée et probablement permanente : durant la campagne Médiprod IV, la localisation par satellites de bouées Argos lâchées dans le jet atlantique a permis de préciser les vitesses et directions des courants de surface (Gascard, Richez, 1985). Une des bouées a atteint très rapidement la région du cap Tres Forcas, puis, après deux courtes boucles cycloniques au nord-ouest de l'îlot d'Alboran, est revenue par le grand tourbillon anticyclonique à proximité de son point de lancement au bout d'un mois, pour repartir à nouveau rapidement vers l'Est. Les deux autres bouées ont effectué des boucles cycloniques plus limitées en direction de la côte espagnole. De tels mécanismes contribuent à maintenir les populations épiplanctoniques au contact des régions les plus productives beaucoup plus longtemps que ne le laisseraient prévoir les vitesses et les directions moyennes du courant atlantique.

Les espèces à fort potentiel reproductif sont avantagées : l'abondance des stades juvéniles de *Sagitta enflata* et des eudoxies de calycophores est forte en Mer d'Alboran, ce qui peut être directement rattaché à l'abondance des proies : Purcell (1982) a montré que le nombre d'eudoxies produites en élevage par *Muggiaea atlantica* croissait avec la quantité de nourriture et s'annulait rapidement en cas de jeûne, ce qui est conforme aux observations *in situ*.

Les méduses d'hydrires sont variées (13 espèces ; Goy, 1983), et leur abondance en Mer d'Alboran peu profonde montre que les communautés benthiques bénéficient également de la production générale accrue. Une particularité marquante est la part que prennent les espèces bourgeonnantes comme *Eucheilota*, *Lizzia* et *Cytaeis*. La première, en particulier, est capable d'accroître très rapidement sa population : en élevage, lorsque la nourriture est abondante, elle libère en moyenne deux nouvelles méduses par 24 heures.

L'abondance des espèces mésoplanctoniques comme *Sagitta decipiens*, *Lensia conoidea*, *Lensia meteori* et *Persa incolorata* (Goy, 1964) est une autre caractéristique du peuplement de la Mer d'Alboran.

Le cas de *S. decipiens* pour laquelle nous disposons de données suffisantes est spectaculaire (tab. 8) : dans la couche des 200 premiers mètres, sa densité est bien supérieure aux valeurs observées dans le secteur des Baléares par Andreu (1979 ; 1984), ou par nous-mêmes au large de la rade de Villefranche. La situation apparaissait déjà qualitativement la même au début du siècle dans les récoltes du *Thor* s'étendant à toute la Méditerranée (Furnestin, 1970). Une part importante de la population de cette espèce est localisée de jour au-dessous de 200 m dans les conditions hydrologiques normales (au large de la rade de Villefranche, la médiane de la population observée durant trois années a été évaluée à 185 m), mais elle peut atteindre la surface dans les zones de remontée d'eau (Fagetti, 1972 ; Camiñas, 1985). Ce phénomène

Tableau 8
Densités moyennes de *Sagitta decipiens* en Méditerranée occidentale.
Sagitta decipiens mean densities from the Western Mediterranean Sea.

Zones	Auteurs	Nombre de récoltes	Filet	Profondeurs m	Moyenne n/m ³	Maximum
Villefranche point A (non publié) (de mars 1963 à mars 1966)		72	(280 µ) type Villefranche-H	300-0	0,10	0,34
Baléares Andreu (1979 ; 1984)		27	WPII (200 µ)	200-50 et	0,24	0,58
Campagnes Méditerranée I et II, octobre 1976, mars 1977		12	<i>idem</i>	200-100	0,40	0,76
Alboran Camiñas (1985) Zone néritique NW Campagne Málaga 775		32	<i>idem</i>	variable	0,62	4,90
Alboran présent travail Campagne Médiprod IV (1981)		38	<i>idem</i>	200-0	2,19	7,00

ne peut expliquer à lui seul, pour cette espèce comme pour les autres citées plus haut, les valeurs élevées de la Mer d'Alboran. Là encore, il est probable que les espèces du mésoplancton bénéficient de la fertilité particulière de la zone.

Sous-groupes de la Mer d'Alboran

Le groupe C a été divisé en trois sous-groupes en suivant partiellement la classification à liens complets : C1 (10, 12 à 24, 29, 34, 35, 41, 43, 45 à 47), C2 (27, 31, 32, 36, 42, 44) et C3 (25, 26, 28, 61 à 69). Une exception a été faite pour les deux stations isolées 30 et 33 qui ont finalement été rattachées à C2 (en sélectionnant la plus petite distance de Sørensen avec les échantillons cumulés des groupes candidats). On a vérifié que la fréquence relative des récoltes nocturnes était équivalente dans ces sous-groupes par un test d'indépendance ($G = 0,35$, non significatif avec 2 ddl).

Les sous-groupes obtenus n'ont pas une unité géographique aussi marquée que celle des zones principales. C1 a une large extension et réunit les 14 premières stations explorées en Mer d'Alboran dans l'ordre chronologique. Il correspond surtout au jet atlantique de direction principale est-ouest, à la zone riche

immédiatement au nord-est du détroit de Gibraltar (avec la station 12), ainsi qu'au quart sud-est du quadrillage occupé par l'extrémité occidentale du tourbillon anticyclonique (stations 17, 18, 19, 21). Ce sous-groupe est caractérisé par une grande variabilité des biomasses zooplanctoniques et comporte 53 espèces de carnivores (tab. 2). Chaque récolte en renferme en général moins de 20, les minimums s'observant dans le tourbillon anticyclonique et dans le jet atlantique. Les différences avec les autres sous-groupes sont peu marquées (tab. 9 et 10). Cependant les effectifs plus faibles de carnivores, la fréquence plus grande de *Bassia bassensis* — une des espèces importantes du détroit de Gibraltar (tab. 3) — la fréquence élevée de l'ensemble des « indicateurs atlantiques », montrent l'influence sensible des peuplements du détroit transportés par le courant atlantique. Il existe probablement une différenciation particulière du peuplement localisé dans le noyau plus chaud du tourbillon anticyclonique. Minas *et al.* (1984) ont montré que cette région d'eaux atlantiques peu salées et plus chaudes est le siège d'une importante régénération des sels nutritifs à partir de la dégradation des biomasses produites dans les zones d'affleurement voisines, ce qui crée un minimum subsuperficiel d'oxygène marqué. Les relevés correspondants sont

Tableau 9
Abondances moyennes des espèces principales des sous-groupes de stations de la Mer d'Alboran.
Mean densities of the dominant species from Alboran Sea station subgroups.

C1	n/m ³	C2	n/m ³	C3	n/m ³
<i>Sagitta enflata</i>	7,98	<i>Sagitta enflata</i>	11,71	<i>Sagitta enflata</i>	8,66
<i>Eucheilota paradoxa</i>	2,71	<i>Eucheilota paradoxa</i>	3,73	<i>Sagitta decipiens</i>	2,26
<i>Sagitta decipiens</i>	1,78	<i>Sagitta decipiens</i>	2,15	<i>Eucheilota paradoxa</i>	2,15
<i>Abylopsis tetragona</i>	0,75	<i>Abylopsis tetragona</i>	0,80	<i>Sagitta minima</i>	1,00
<i>Muggiaea atlantica</i>	0,69	<i>Muggiaea atlantica</i>	0,70	<i>Lensia conoidea</i>	0,68
<i>Lensia meteori</i>	0,31	<i>Lensia conoidea</i>	0,54	<i>Lensia subtilis</i>	0,65
<i>Sagitta minima</i>	0,30	<i>Persa incolorata</i>	0,45	<i>Muggiaea atlantica</i>	0,58
<i>Lensia subtilis</i>	0,26	<i>Lensia meteori</i>	0,29	<i>Abylopsis tetragona</i>	0,39
<i>Lensia conoidea</i>	0,10	<i>Lensia subtilis</i>	0,27	<i>Lensia meteori</i>	0,38
<i>Sphaeronectes gracilis</i>	0,07	<i>Sagitta minima</i>	0,25	<i>Sagitta lyra</i>	0,16
<i>Bassia bassensis</i>	0,07	<i>Thalassocalyce inconstans</i>	0,08	<i>Thalassocalyce inconstans</i>	0,13
<i>Persa incolorata</i>	0,05	<i>Sphaeronectes gracilis</i>	0,07	<i>Rhopalonema velatum</i>	0,13

Tableau 10

Espèces distinctives des sous-groupes de la Mer d'Alboran. Les probabilités du χ^2 sont corrigées pour tenir compte des comparaisons multiples.

Distinctive species from the Alboran Sea sub-groups. The Chi square probabilities were corrected for multiple comparisons.

Espèces	Test G :	C1	C2	C3	C1 . C2	C1 . C3	C2 . C3
		Fréquences relatives d'occurrence (%)			Probabilités corrigées		
<i>Bassia bassensis</i>		<u>82</u>	25	67	$1,6 \cdot 10^{-2}$	NS	NS
<i>Thalassocalyce inconstans</i>		50	<u>100</u>	83	$1,2 \cdot 10^{-2}$	NS	NS
<i>Sagitta planctonis</i>		23	<u>88</u>	0	$5,1 \cdot 10^{-3}$	NS	$1,3 \cdot 10^{-4}$
<i>Solmundella bitentaculata</i>		9	<u>72</u>	42	$2,8 \cdot 10^{-3}$	NS	NS
<i>Lizzia blondina</i>		32	<u>63</u>	8	NS	NS	$3,4 \cdot 10^{-2}$
<i>Krohnitta subtilis</i>		9	<u>63</u>	8	$1,6 \cdot 10^{-2}$	NS	$3,4 \cdot 10^{-2}$
<i>Cunina</i> sp.		0	<u>38</u>	0	$2,1 \cdot 10^{-2}$	NS	NS
<i>Forskalia edwardsii</i>		5	0	<u>83</u>	NS	$2,1 \cdot 10^{-5}$	$3,8 \cdot 10^{-4}$
<i>Sphaeronectes gamulini</i>		41	75	<u>83</u>	NS	$4,6 \cdot 10^{-2}$	NS
<i>Sphaeronectes irregularis</i>		23	63	<u>75</u>	NS	$1,1 \cdot 10^{-2}$	NS
<i>Aglaura hemistoma</i>		14	0	<u>58</u>	NS	$2,5 \cdot 10^{-2}$	$9,4 \cdot 10^{-3}$
<i>Eudoxoides spiralis</i>		0	0	<u>33</u>	NS	$1,3 \cdot 10^{-3}$	NS
<i>Solmissus albensens</i>		0	0	<u>33</u>	NS	$1,3 \cdot 10^{-3}$	NS
<i>Hippopodius hippopus</i>		0	0	<u>25</u>	NS	$4,7 \cdot 10^{-2}$	NS
Espèces	Test de la médiane :	C1	C2	C3	C1 . C2	C1 . C3	C2 . C3
		Médianes en individus/m ³			Probabilités corrigées		
<i>Abylopsis tetragona</i>		<u>0,75</u>	0,88	0,36	NS	$3,1 \cdot 10^{-2}$	NS
<i>Thalassocalyce inconstans</i>		0,01	<u>0,07</u>	0,06	$1,6 \cdot 10^{-2}$	NS	NS
<i>Sagitta minima</i>		0,12	0,28	<u>0,96</u>	NS	$3,1 \cdot 10^{-2}$	$2,7 \cdot 10^{-2}$
<i>Sagitta lyra</i>		0,02	0,04	<u>0,12</u>	NS	$3,1 \cdot 10^{-2}$	NS

Tableau 11

Indices de l'intensité de la reproduction chez quelques espèces abondantes. Les valeurs entre parenthèses correspondent à des données insuffisantes. Les plus grands ensembles homogènes reconnus par la procédure de test simultané sont entre accolades.

Reproduction intensity index for some abundant species. The data between brackets are insufficient. Larger nonsignificant subsets of groups recognized by a simultaneous test procedure are shown in brackets.

Groupes	A + B	C1	C2	C3	D	E
Juveniles (std1)/adultes (std3)						
<i>Sagitta enflata</i>	— { C1, D } – { D, C3 }	24,2	56,9	16,5	24,0	—
Eudoxies/colonies						
<i>Muggiaea atlantica</i>	1,6 { C2, B, C1 } – { B, C1, C3, D }	1,6	2,0	1,2	0,7	—
<i>Abylopsis tetragona</i>	1,4 { C3, A + B }	2,2	4,3	1,7	0,3	—
<i>Lensia subtilis</i>	0,6 { C3, C2, C1 }	2,2	2,3	2,4	1,3	—
<i>Lensia conoidea</i>	(0,7) { E, C2, C1, C3, D, A + B }	3,2	3,6	2,8	(2)	(14)

bien groupés (fig. 2), mais leur faible nombre ne permet pas de mettre en évidence des caractéristiques statistiquement significatives.

Le sous-groupe C2 occupe les deux extrémités d'une diagonale SW-NE, à proximité des zones de remontées d'eau de Marbella et Málaga, au Nord, et des petits affleurements de la côte marocaine visualisés par la télédétection, au Sud-Ouest. La biomasse

zooplanctonique moyenne est maximale, ainsi que les effectifs de carnivores et les proportions de juvéniles de *Sagitta enflata* et d'eudoxies de *Muggiaea atlantica* (tab. 11). D'autre part, la plus grande fréquence d'espèces mésoplanctoniques (*Sagitta planctonis*, *Krohnitta subtilis*) montre que ce groupe est influencé par les affleurements avec le double effet d'ascension des espèces profondes et d'utilisation de la biomasse secondaire qui vient d'être produite.

C3 comporte trois stations près de Málaga, toute la radiale Nord-Sud située au-delà du cap Tres Forcas, et s'étend vers l'Est jusqu'au sud d'Ibiza. Les chaetognathes « indicateurs » du courant atlantique y sont déjà fortement réduits en nombre et en fréquence. Le caractère côtier du peuplement s'atténue : 8 des méduses d'hydrides trouvées en C1 et C2 sont manquantes, seules les formes bourgeonnantes (*Cydaeis*, *Lizzia*), ou holoplanctoniques, se maintiennent. La proportion de juvéniles de *S. enflata* est faible, l'importance relative des eudoxies de *Muggiaea atlantica*, *Abylopsis tetragona* et *Lensia conoidea* diminue, ce qui peut indiquer une baisse des ressources alimentaires (fig. 4). Cette transition — toute relative — vers un peuplement à caractère océanique plus marqué, est corroborée par la plus grande fréquence ou l'apparition d'espèces comme *Aglaura hemistoma*, *Solmissus albescens* et *Eudoxoides spiralis*. On peut noter également l'augmentation des effectifs de deux espèces de talus fréquemment associées entre elles (tab. 9 et 10), *Sagitta minima* et *Lensia subtilis*, avec pour cette dernière une proportion d'eudoxies maximale.

Peu d'auteurs ont proposé une subdivision du peuplement zooplanctonique de la Mer d'Alboran. Les résultats obtenus lors de la campagne « Maroc-Iberia 1 » sur divers groupes holo- et méroplanctoniques (Vives *et al.*, 1975 ; Alcaraz, 1977 ; Andreu, 1983) ne permettent que la mise en évidence des contrastes entre les parties atlantiques et méditerranéennes de leur échantillonnage. D'autres collections intéressent les secteurs plus néritiques de la Mer d'Alboran (Rodriguez, 1983 ; Camiñas, 1985).

Ce dernier a étudié les chaetognathes le long des côtes espagnoles de Gibraltar à Málaga. Il a divisé ses stations en trois groupes en utilisant la méthode d'Alcaraz *et al.* (1975) : il s'agit d'une sorte d'ordination des objets basée sur le couple le plus différent en terme de coefficient de corrélation (linéaire ou de rang). On regroupe ensuite les stations subjectivement. Cette méthode a permis la mise en évidence d'un ensemble néritique étroit avec abondance de *S. friderici* dans sa partie orientale, d'une zone d'influence des affleurements de Marbella et de Málaga (*S. decipiens*), et d'une région plus au large où prédomine l'influence atlantique (avec *S. enflata* et *S. lyra*).

Dans la baie de Málaga, Rodriguez (1983) a montré qu'au sein du zooplancton, les carnivores holoplanctoniques sont relativement peu importants, à l'exception des formes pérennes *Abylopsis tetragona* et *Muggiaea atlantica*. Les autres carnivores sont sporadiques et leur apparition est interprétée comme un indice de l'influence du courant atlantique (*S. friderici*) et des eaux du proche large — où se situent des affleurements — sans distinction plus précise de l'origine des espèces rencontrées (*Solmaris* sp., *Lensia conoidea*, *L. subtilis*, *Eudoxoides spiralis*, *Chelophyes appendiculata*, *Bassia bassensis*, *Enneagonum hyalinum*). La profondeur variable des pêches, la plupart situées en zone très néritique, la prise en compte des variations d'abondance des espèces, les méthodologies très particulières de groupement utilisées, rendent impossible la comparaison avec nos sous-groupes C, dont aucun n'est d'ailleurs probablement représentatif de peuplements strictement côtiers.

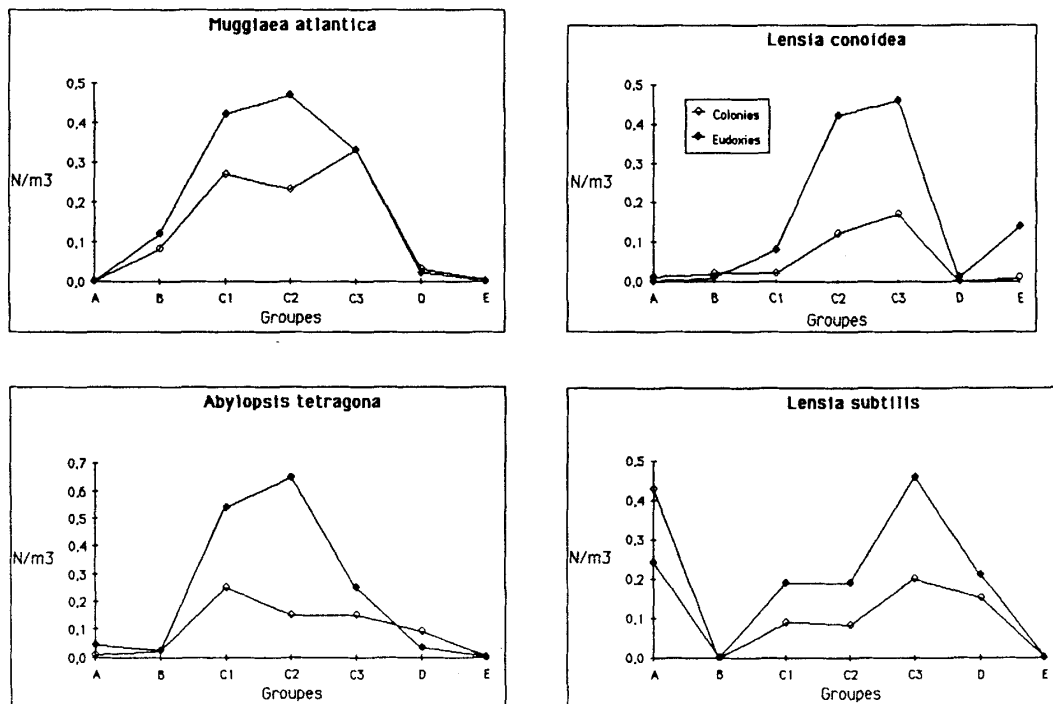


Figure 4
Changement d'abondance des colonies de calycophores et de leurs eudoxies dans les groupes de stations.
Variations in abundance of the eudoxid and polygastric phases of the calycophores in the station groups.

Groupes du bassin central : groupes D et E

Ces groupes (tab. 12) correspondent au passage progressif à l'oligotrophie, qui s'accompagne d'une réduction de la richesse spécifique des carnivores et du changement de l'ordre des principales espèces. Le trajet du navire suit très grossièrement le courant atlantique, Ouest-Est au large de l'Algérie, puis sa branche principale Sud-Nord, au large de la Sardaigne et de la Corse.

Groupe D

Il s'étend du sud des Baléares jusqu'au large de la Sardaigne. Le peuplement est encore dominé par *S. enflata*, les espèces de talus restent importantes, mais les *Eucheilota* deviennent rares. Ce sont les espèces typiquement océaniques comme *Sagitta bipunctata*, *Eudoxoides spiralis*, *Aglaura hemistoma* et *Rhopalonema velatum* qui caractérisent le mieux ce groupe (tab. 13).

On remarque que le passage du groupe C3 au groupe D s'opère brutalement avec la disparition de nombreuses espèces après la station 69. Cependant il semble exister un faciès intermédiaire entre les stations 67 à 73 avec des effectifs assez élevés et peu variables pour la plupart des espèces abondantes ou caractéristiques du groupe D.

Il est possible que ce maintien des niveaux trophiques supérieurs très loin des zones de production de la Mer d'Alboran traduise l'influence proche d'autres structures productives. On note en effet à la station 73 une

augmentation du carbone et de l'azote particulaires ainsi que de l'azote organique dissous, alors qu'il n'y a pas de sels nutritifs dans la couche euphotique. Effectivement, des observations par satellite, des côtes algériennes (Millot, 1985) et du sud-ouest de la Sardaigne (Ocean Color Working Group, 1985), ont révélé la présence de remontées d'eau fréquentes, associées à des tourbillons à moyenne échelle et à longue persistance dont les effets biologiques mériteraient une étude détaillée.

Groupe E

Compte tenu de la très faible quantité de mésoplankton récolté et du petit nombre de stations, l'échantillonnage est très certainement insuffisant. E montre cependant les caractéristiques estivales habituelles au centre de la divergence ligurienne. Il s'agit d'une communauté océanique évoluée, à régularité élevée, où les formes épiplanctoniques (*Agalma elegans*, *Chelophyes appendiculata*, *Sagitta bipunctata*) coexistent avec des espèces de profondeur (*Lensia conoidea*, *Sagitta lyra*, *Sagitta decipiens*). La plupart de ces espèces atteignent une biomasse individuelle importante et ont une durée de vie probablement longue.

Structure des peuplements et affinité entre groupes

La forme des diagrammes rangs-fréquences tracés en doubles coordonnées logarithmiques permet de préciser le degré d'évolution des peuplements. Frontier (1985) a colligé de nombreux exemples de tels dia-

Tableau 12

Abondances moyennes des espèces principales des groupes de stations du bassin central et septentrional de la Méditerranée occidentale.
Mean densities of the dominant species from central and septentrional Western Mediterranean Sea station groups.

D	n/m ³	E	n/m ³
<i>Sagitta enflata</i>	2,99	<i>Lensia conoidea</i>	0,10
<i>Lensia subtilis</i>	0,33	<i>Agalma elegans</i>	0,08
<i>Sagitta minima</i>	0,30	<i>Chelophyes appendiculata</i>	0,03
<i>Sagitta decipiens</i>	0,25	<i>Sagitta lyra</i>	0,03
<i>Sagitta lyra</i>	0,20	<i>Lensia meteori</i>	0,01
<i>Rhopalonema velatum</i>	0,17	<i>Sagitta bipunctata</i>	< 0,01
<i>Eudoxoides spiralis</i>	0,17	<i>Abylopsis tetragona</i>	< 0,01
<i>Sagitta bipunctata</i>	0,13	<i>Nanomia bijuga</i>	< 0,01
<i>Lensia meteori</i>	0,10	<i>Sagitta decipiens</i>	< 0,01
<i>Abylopsis tetragona</i>	0,10	<i>Hippopodius hippopus</i>	< 0,01
<i>Aglaura hemistoma</i>	0,10	<i>Haliscera conica</i>	< 0,01
<i>Muggiaea atlantica</i>	0,06	-----	

Tableau 13

Espèces plus fréquentes du groupe D.
Most frequent species from group D.

Espèces	Test G :	D	(A + B + C)	Probabilités
		Fréquences relatives d'occurrence (%)		
<i>Rhopalonema velatum</i>		100	45	$2.2 \cdot 10^{-4}$
<i>Sagitta lyra</i>		100	80	$4.5 \cdot 10^{-2}$
<i>Sagitta minima</i>		100	80	$4.5 \cdot 10^{-2}$
<i>Sagitta bipunctata</i>		82	12	$2.1 \cdot 10^{-5}$
<i>Aglaura hemistoma</i>		73	29	$9.2 \cdot 10^{-3}$
<i>Eudoxoides spiralis</i>		64	12	$8.9 \cdot 10^{-4}$
<i>Hippopodius hippopus</i>		45	8	$6.7 \cdot 10^{-4}$
<i>Cunina</i> sp.		36	6	$1.6 \cdot 10^{-2}$

grammes pour des communautés marines, en particulier pélagiques.

Il a défini un stade initial, ou stade 1, rencontré dans des milieux perturbés, comme les zones d'affleurement : l'abondance des espèces dominantes décroît rapidement avec l'augmentation de leur rang alors que les espèces intermédiaires ont des effectifs voisins, ce qui produit à la gauche du diagramme une concavité caractéristique dirigée vers le haut. L'évolution ultérieure du peuplement se traduit habituellement par une augmentation du nombre d'espèces et par l'apparition à gauche d'une convexité de plus en plus accentuée (stades 1' et 2). Un stade 3 est parfois observé en fin de succession avec une diminution de la diversité spécifique et une large linéarisation du diagramme rangs-fréquences, parfois compatible avec le maintien de la régularité à un niveau élevé. Dans le plancton, ces modifications accompagnent les successions écologiques qui se produisent dans le temps et dans l'espace suivant la dérive des masses d'eau.

Ces allures typiques se retrouvent dans les diagrammes rangs-fréquences construits pour les prélèvements cumulés par espèce dans chacun des groupes et sous-groupes (fig. 5).

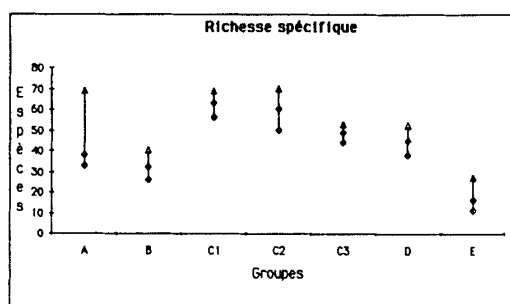


Figure 5
Diagrammes rangs-fréquences des groupes de stations (tab. 3, 5 et 6).
Rank-frequency diagrams of the station groups (tab. 3, 5 and 6).

Le groupe B, situé en baie ibéro-marocaine et dans le détroit de Gibraltar, montre un diagramme à nette concavité à gauche, mais sans dominance marquée des espèces principales qui sont d'affinité néritique. Les formes de profondeur, qui prédominent parmi les espèces de rang 4 à 13, ont des effectifs voisins, et donnent à ce peuplement une régularité élevée (fig. 6). Ces caractéristiques sont donc produites par un mélange de deux contingents spécifiques d'origines distinctes et d'abondances analogues. Ceci est compatible avec ce que nous savons des conditions biologiques et hydrologiques de cette région : très faibles biomasses et mouvements verticaux intenses des masses d'eau. La ressemblance avec un stade 1 est probablement fortuite, l'augmentation des populations carnivores n'intervenant qu'en Mer d'Alboran.

Les sous-groupes C possèdent des diagrammes voisins presque linéaires, très faiblement convexes, de type 1', avec une série d'irrégularités faibles en marches d'escalier. Ces dernières peuvent être le reflet de variations aléatoires d'échantillonnage, ou bien la

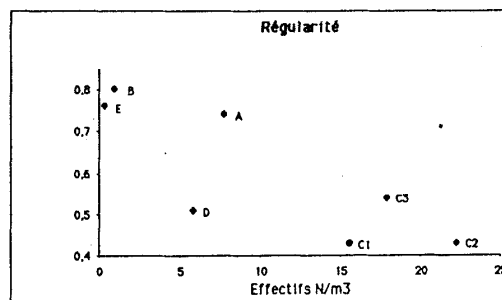


Figure 6
Variations de la régularité en fonction de l'abondance des espèces carnivores.
Variation of evenness versus density of carnivorous species.

conséquence d'un mélange de groupes d'espèces soumis à des contraintes différentes. C'est parfois le cas lorsqu'on mélange des prélèvements diurnes et nocturnes, le contingent d'espèces mésoplanctoniques migrantes s'ajoutant à celui de l'épiplancton. En fait, cet aspect du diagramme est conservé ici lorsqu'on distingue pêches de jour et pêches de nuit. L'analyse faunique de ces sous-groupes nous a effectivement montré la présence conjointe de plusieurs composantes : un ensemble superficiel autochtone comportant beaucoup de formes méroplanctoniques, des espèces mésoplanctoniques en partie inféodées aux eaux intermédiaires en provenance de l'est méditerranéen, et enfin des espèces transportées par le courant atlantique entrant. Cette complexité, déterminée par la structure hydrologique, et rendue stable par le renouvellement d'importantes ressources alimentaires, explique la forte richesse spécifique de C1 et C2 (fig. 7). Dans l'ensemble, ces diagrammes correspondent à une communauté juvénile où les espèces à stratégie « r », dominant sans échapper complètement au contrôle de leurs compétiteurs et de leurs prédateurs. Le diagramme de C3 a une convexité plus accentuée, ce qui correspond aussi à une régularité un peu plus forte et à une augmentation de diversité malgré une baisse limitée de la richesse spécifique.

La transition vers un stade 2 s'observe pour le groupe D : les abondances relatives des espèces de rang 2 à 11 décroissent lentement, ce qui maintient la régularité malgré la dominance marquée de *S. enflata*. Le diagramme du groupe E, construit avec trop peu d'individus, semble appartenir au même type.

Ces observations suggèrent que la suite des groupes de stations C1-C2, C3, D et E, qui correspondent au même contingent faunique et qui se suivent le long du trajet « moyen » du courant atlantique, peuvent illustrer un phénomène de succession écologique. Les changements de la régularité et de la forme des diagrammes évoluent conformément avec cette hypothèse. La richesse spécifique par contre décroît en liaison avec le retour à une oligotrophie de plus en plus marquée.

Le groupe A appartient aussi au stade 2 : c'est une communauté évoluée du proche large avec une diversité spécifique et une régularité forte et un diagramme rangs-fréquences convexe typique.

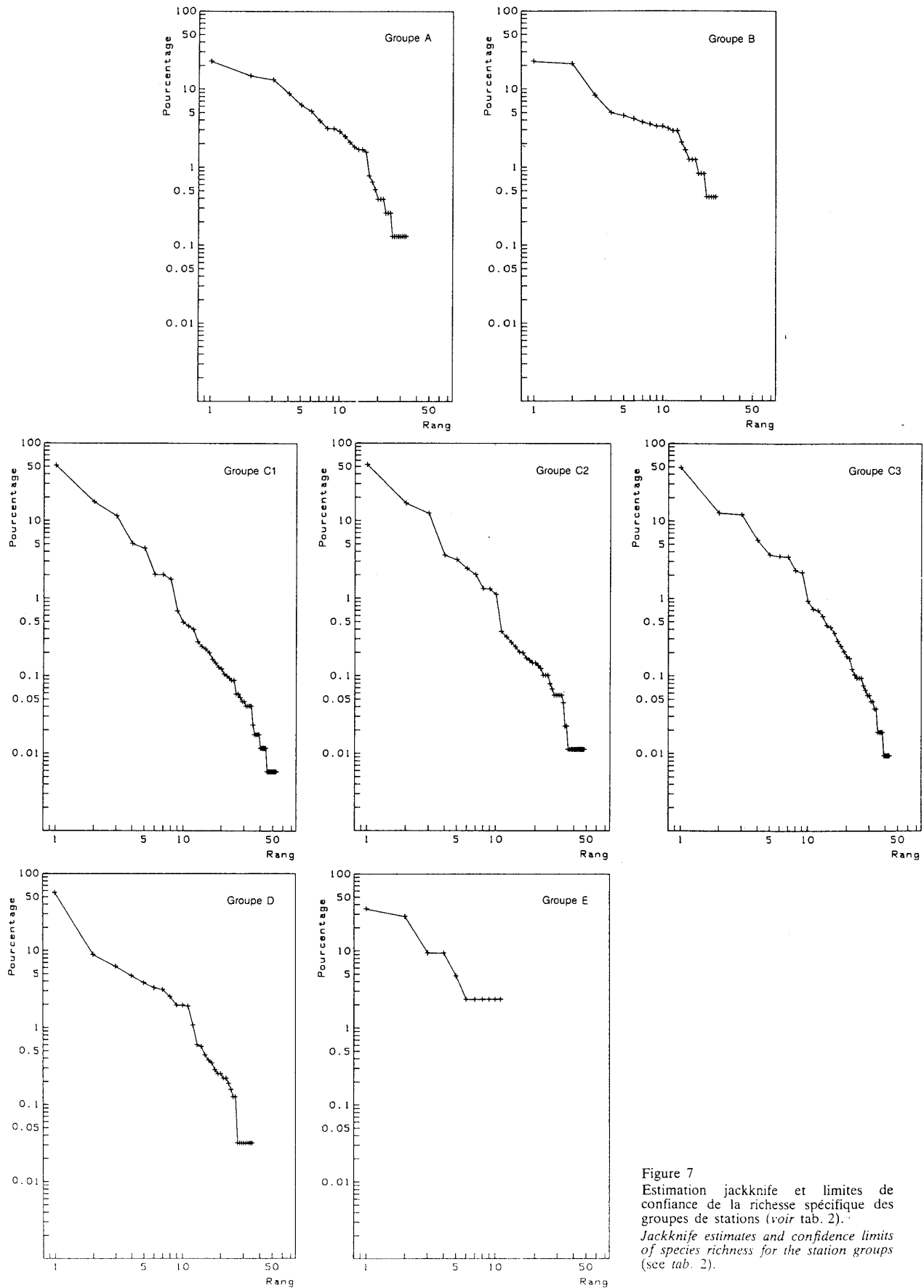


Figure 7
Estimation jackknife et limites de confiance de la richesse spécifique des groupes de stations (voir tab. 2).
Jackknife estimates and confidence limits of species richness for the station groups (see tab. 2).

Les distances euclidiennes normées entre les groupes et sous-groupes, calculées avec les descripteurs généraux du tableau 2 (biomasses zooplanctoniques moyennes et extrêmes, abondance, diversité et régularité des carnivores), et leur représentation sur un plan par positionnement multidimensionnel non métrique en connectant les plus proches voisins pour former l'arbre de longueur minimum, est en accord avec cette hypothèse de succession (fig. 8). L'axe 1 du graphe

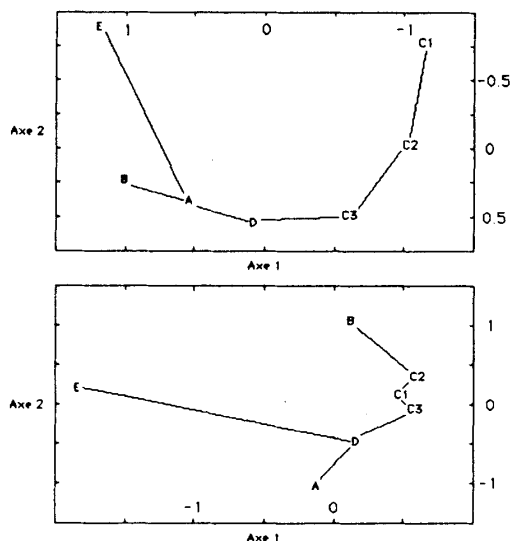


Figure 8
Positionnement non métrique et arbre de longueur minimum des divers groupes de stations. En haut : avec les caractéristiques générales du tableau 2 ; en bas avec les données fauniques (voir le texte).

Multidimensional scaling plot and minimum spanning tree for the station groups. Above : with the general features of Table 2 ; below with faunistic data (see text).

coïncide avec la maturation des peuplements et leur oligotrophie croissante. Ce type de représentation a aussi été utilisé avec les données fauniques, en recalculant les distances de Sørensen entre les groupes. L'évolution C-D-E, se retrouve. Le groupe B est voisin des sous-groupes C sous l'influence des espèces mésoplanctoniques et néritiques communes auxquelles s'ajoutent les indicateurs atlantiques. Le groupe A a peu de ressemblance avec B mais est proche de D, qui est connecté à E, en raison du même caractère océanique prédominant de ces peuplements.

CONCLUSION

L'étude des répartitions des espèces zooplanctoniques les plus abondantes en Atlantique et en Mer d'Alboran, ne permet pas de déterminer clairement l'influence réelle du détroit de Gibraltar : les copépodes dominants sont en effet les mêmes de part et

d'autre, ce qui laisse ouverte la possibilité d'apports massifs de biomasse vers la Méditerranée supposée plus oligotrophe. L'augmentation du nombre d'espèces en Mer d'Alboran par rapport à la baie ibéro-marocaine voisine, constatée par Giron (1963), Vives *et al.* (1975) et Greze *et al.* (1985) reste cependant difficile à expliquer par cette hypothèse. Ces derniers auteurs présentent l'inventaire de copépodes le plus complet, avec 286 espèces au total dont 106 exclusives de la Mer d'Alboran, 71 en Atlantique, et 109 communes, ce qui correspond à une valeur très basse de l'indice de similarité de Sørensen entre les deux régions adjacentes : 0,365. Le passage durant la nuit d'espèces mésoplanctoniques atlantiques qui resteraient dans les couches superficielles de la Méditerranée de jour en raison de l'existence d'une « barrière hydrologique » profonde à la limite des eaux atlantiques et méditerranéennes (Vives *et al.*, 1975), reste purement spéculatif et insuffisant, la proportion d'espèces concernées étant trop faible.

Les résultats de la campagne Médiprod IV montrent que les transferts fauniques à travers le détroit de Gibraltar sont réduits en nombre d'individus et d'espèces. En Mer d'Alboran, la grande variété des carnivores, leur abondance, et en particulier celle des espèces mésoplanctoniques, sont directement liées à la présence d'un système permanent d'affleurements. La nouvelle production est transportée par une circulation tourbillonnaire complexe qui assure une grande homogénéisation des peuplements, un contact prolongé et renouvelé avec les zones productives, et donc un transfert plus efficace vers les niveaux trophiques supérieurs : carnivores du mésoplancton, mais aussi poissons, céphalopodes et cétacés. Le peuplement carnivore de la Mer d'Alboran acquiert ainsi une grande originalité : présence d'indicateurs atlantiques qui disparaissent progressivement — peut-être sous l'effet de la compétition —, abondance d'espèces à fécondité élevée (*Sagitta enflata*) ou à multiplication asexuée rapide (*Eucheilota paradoxica*), ainsi que du méroplancton et des formes mésoplanctoniques.

A l'est de la Mer d'Alboran, le maintien dans le courant atlantique de l'abondance des carnivores à un niveau élevé suggère que les mécanismes hydrologiques associant enrichissements et cycloses jouent également avec efficacité le long des côtes algériennes.

Remerciements

Ce travail a été réalisé grâce à l'appui du CNRS : GRECO P4, « Production pélagique et phénomènes physiques », et UA 716, « Écologie du plancton marin ». L'état-major et l'équipage du N. O. *Jean-Charcot* nous ont permis de récolter notre matériel dans les meilleures conditions. Nous remercions également Michèle Etienne, ingénieur CNRS, pour sa participation au traitement informatique des données, Serge Frontier et deux arbitres anonymes pour leurs précieuses critiques et suggestions.

RÉFÉRENCES

- Alcaraz M., 1977. Cladoceros y ostracodos de los alrededores del estrecho de Gibraltar en junio-julio de 1972, *Res. Exp. Ci. B/O Cornide*, 6, 41-63.
- Alcaraz M., Manriquez M., Vazquez A., 1975. Ostracodos pelagicos del SW de Portugal. Estructura de las comunidades, *Invest. Pesq.*, 39, 379-396.
- Allain C., 1964. L'hydrologie et les courants du détroit de Gibraltar pendant l'été 1959, *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 28, 1-102.
- Alvariño A., 1957. Estudio del zooplancton del Mediterraneo occidental (campana del « Xauen »), en el verano de 1954, *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 81, 1-26.
- Andreu P., 1979. Quetognatos del Mediterraneo occidental en octubre de 1976, *Res. Exp. Ci. B/O Cornide*, 8, 161-172.
- Andreu P., 1983. Les Chaetognathes des alentours du détroit de Gibraltar, *Rapp. Comm. Inter. Mer Médit.*, 28, 9, 179-182.
- Andreu P., 1984. *Sagitta decipiens* (Chaetognatha) en el Mediterraneo occidental: diagramas T-S-plancton, *Res. Exp. Ci. B/O Cornide*, 12, 23-30.
- Arias D., 1975. Pigmentos y produccion primaria de la campana « Maroc-Iberia 1 », *Res. Exp. Ci. B/O Cornide*, 4, 101-112.
- Benovic A., 1973. Diurnal vertical migration of *Solmissus albens* in the southern Adriatic, *Mar. Biol.*, 18, 298-301.
- Béthoux J. P., Prieur L., 1983. Hydrologie et circulation en Méditerranée occidentale, *Pêtr. Tech.*, 299, 25-34.
- Boucher J., Thiriot A., 1972. Zooplancton et micronecton estivaux des deux cents premiers mètres en Méditerranée occidentale, *Mar. Biol.*, 15, 47-56.
- Camiñas J. A., 1983 a. *Sagitta enflata* Grassi and other Chaetognaths in the Alboran sea. Distribution and composition, *Rapp. Comm. Inter. Mer Médit.*, 28, 9, 183-184.
- Camiñas J. A., 1983 b. Datos preliminares sobre la biomasa zooplanctonica en el sector noroccidental del mar de Alboran, *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 1, 1, 1-18.
- Camiñas J. A., 1985. Quetognatos del mar de Alboran (Resultados de la campana « Malaga 775 »), *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 2, 77-87.
- Casanova J. P., Casanova-Soulier B., Ducret F., Rampal J., 1970. Inventaire de quelques pêches planctoniques profondes de l'Atlantique ouest-ibérique, *Cons. Inter. Explor. Mer, C.M./L.*, 7.
- Donde Va Group, 1984. Donde Va ? An oceanographic experiment in the Alboran Sea, *EOS, Trans. Am. Geophys. Union*, 65, 682-683.
- Ducret F., 1968. Chaetognathes des campagnes de l'Ombango dans les eaux équatoriales et tropicales africaines, *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 6, 95-141.
- Fagetti E., 1972. Bathymetric distribution of Chaetognaths in the South Eastern Pacific Ocean, *Mar. Biol.*, 17, 7-29.
- Field J. G., Clarke K. R., Warwick R. M., 1982. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 8, 37-52.
- Frontier S., 1985. Diversity and structure in aquatic ecosystems, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 23, 253-312.
- Furnestin M. L., 1968. Le zooplancton de la Méditerranée (bassin occidental). Essai de synthèse, *J. Cons. Inter. Explor. Mer*, 32, 25-69.
- Furnestin M. L., 1970. Chaetognathes des campagnes du Thor (1908-1911) en Méditerranée et en Mer Noire, Dana-Report 79, 1-51.
- Furnestin M. L., 1979. Aspects of the zoogeography of the Mediterranean plankton, in: *Zoogeography and diversity in plankton*. Édité par Van der Spoel et Pierrots-Bults, Bunge Sci. Publ., Utrecht, 11, 191-253.
- Garcia A., Camiñas J. A., 1985. Coastal variability of zooplankton biomass in the Northwestern sector of the Alboran sea, *Rapp. Comm. Inter. Mer Médit.*, 29, 9, 309-310.
- Gascard J. C., Richez C., 1985. Water masses and circulation in the western Alboran sea and in the strait of Gibraltar, *Progr. Oceanogr.*, 15, 157-216.
- Giron F., 1963. Copépodes de la mer d'Alboran, *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 27, 356-402.
- Goy J., 1964. Note sur l'écologie de l'hydroméduse *Persa incolorata* Mac Crady devant Villefranche-sur-Mer, *Vie Milieu*, 15, 565-568.
- Goy J., 1983. Les hydroméduses dans les parages du détroit de Gibraltar, *Rapp. Comm. Inter. Mer Médit.*, 28, 9, 133-134.
- Goy J., Thiriot A., 1976. Conditions estivales dans la divergence de Méditerranée nord-occidentale. II : Macroplankton et micronecton. Étude qualitative et estimation quantitative des cnidaires et des euphausiacés, *Annal., Inst. Océanogr., Paris*, 52, 32-44.
- Greze V. N., Kovalev A. V., Baldina E. P., Bileva O. K., Shmeleva A. A., 1985. Zooplankton transfer through the Gibraltar strait and peculiarities of its taxonomic composition and distribution in adjacent areas, *Invest. Pesq.*, 49, 3-13.
- Groupe Médiprod, 1984. Propriétés hydrologiques et chimiques des eaux du bassin occidental de la Méditerranée. Campagne Médiprod IV-15 octobre-17 novembre 1981, *Publ. CNEOX, Sér. Résultats des campagnes à la mer*, 26, 1-106.
- Guttman L., 1968. A general nonmetric technique for finding the smallest coordinate space for a configuration of points, *Psychometrika*, 33, 469-506.
- Heltsh J. F., Forrester N. D., 1983. Estimating species richness using the jackknife procedure, *Biometrics*, 39, 1-11.
- Hurlbert S. H., 1971. The nonconcept of species diversity : a critique and alternative parameters, *Ecology*, 54, 577-586.
- Jespersen P., 1923. On the quantity of macroplankton in the Mediterranean and Atlantic, *Rep. Dan. Oceanogr. Exp.*, 3, 3, 1-17.
- Lakkis S., 1977. Les Chaetognathes des eaux libanaises. Observations fauniques et écologiques, *Rapp. Comm. Inter. Mer Médit.*, 24, 10, 137-138.
- Legendre P., Legendre V., 1984. Postglacial dispersal of freshwater fishes in the Quebec peninsula, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41, 1781-1802.
- Millot C., 1985. Some features of the algerian current, *J. Geophys. Res.*, 90, 7169-7176.
- Minas H. J., Coste B., Minas M., 1984. Océanographie du détroit de Gibraltar et des parages annexes, *Courrier CNRS*, 57, 10-17.
- Ocean Color Working Group, 1985. Progress report. ESA Br-20, 1-59.
- Palma S., 1985. Migracion nictemeral del macroplankton gelatinoso de la bahia de Villefranche-sur-Mer, Mediterraneo noroccidental, *Invest. Pesq.*, 49, 261-274.
- Perkins H., 1985. Contributions to the oceanography of the western Alboran sea, NORDA Technical Note, 315, 1-116.
- Pugh P. R., 1984. The diel migrations and distributions within a mesopelagic community in the North East Atlantic. 7 : Siphonophores, *Progr. Oceanogr.*, 13, 461-489.
- Purcell J. E., 1982. Feeding and growth of the siphonophore *Muggiaea atlantica* (Cunningham, 1893), *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 62, 39-64.
- Razouls C., Thiriot A., 1972-1973. Données quantitatives du mésoplancton en Méditerranée occidentale (saisons hivernales 1966-1970), *Vie Milieu*, 23, 2 B, 209-242.
- Rodriguez J., 1983. Estudio de una comunidad planctonica neritica en el mar de Alboran. II : Ciclo del zooplancton, *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 1, 19-44.
- Schmidt H.-E., Benovic, 1977. Notes on Hydromedusae (Cnidaria) from the Adriatic Sea, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 57, 3, 635-640.
- Sokal R., Rohlf J., 1981. *Biometry*. 2ème éd., W. H. Freeman and Co, San Francisco, 859 p.
- Smith E. P., Van Belle G., 1984. Nonparametric estimation of species richness, *Biometrics*, 40, 119-129.
- Vives F., Santamaria G., Trepal L., 1975. El zooplancton de los alrededores del estrecho de Gibraltar en junio-julio de 1972, *Res. Exp. Ci. B/O Cornide*, 4, 7-100.
- Williams W. T., 1971. Principles of clustering, *Inter. Rev. Ecol. Syst.*, 2, 303-326.