

Campagnes du «Meteor» dans l'Atlantique N-E

Siphonophores, Méduses et Thécosomes

Distribution verticale et comparaisons faunistiques avec la Méditerranée

par

JEAN-PAUL CASANOVA

Laboratoire de Biologie animale (Plancton)

Université de Provence, Marseille, France

Avec 6 figures et 6 tableaux

«Meteor»-Expeditions in the NE-Atlantic: Siphonophores, Medusae and thecosomatous Pteropods

Summary

This material was collected on two time stations near by the Great Meteor Bank (36 series in april and 9 in july 1967) and the Josephine Bank (14 series in june 1967). For each series, the following hauls were done: 900—700, 700—500, 500—300, 300—200, 200—100 and 100—0 m, with the «Helgoland larva net» with changing bucket device.

The vertical distribution of the species (59 Siphonophores, 35 Medusae, 23 Thecosoms) show that the same bathymetric groups exist in these three different zoological taxa. Nevertheless, the diurnal migrations are absent in the Medusae, rare and weak in the Siphonophores and well evident in the Thecosoms.

Resumé

En avril, juin et juillet 1967, le «Meteor» a effectué plusieurs séries de récoltes verticales sur des stations de «longue durée». Elles nous ont été confiées pour l'étude des Méduses, Siphonophores et Thécosomes, par le Dr KINZER (Institut für Meereskunde de l'Université de Kiel), que nous remercions ici. Chacune de ces séries comprend 6 prélèvements aux niveaux suivants: 900—700, 700—500, 500—300, 300—200, 200—100 et 100—0 m, réalisés à l'aide d'un filet à larves de type «Helgoland», à collecteur multiple¹. Ce filet, caractérisé par un diamètre d'ouverture de 1.43 m

The faunistic lists suggest that the boundaries of many tropical species must be pushed northwards. In the same way, morphological variations of *Diacria trispinosa* (Thecosom) from different origins (Mediterranean, Atlantic and Pacific oceans) have been described and associated with zoogeography.

The relations between the Atlantic and Mediterranean fauna have been discussed. The absence in the Mediterranean of most of the species of Siphonophores and Medusae living west of Gibraltar is more the consequence of the hydrological barrier constituted by the high salinities and temperatures of the waters than of the shallow sill in the Strait of Gibraltar. The study of the variations of the bathymetric range of some Atlantic Thecosoms accidentally found in the Mediterranean prove the existence of a hydrological obstacle which prevent their acclimatization in this Sea.

et un vide de maille de 500 μ , tiré à la vitesse de 0.5 à 0.8 m/seconde, filtre 120 m³ d'eau sur une colonne de 100 m, soit environ 1000 m³ entre 900 m et la surface. Les séries, effectuées chacune en une trentaine de minutes, se répartissent à différentes heures du jour et de la nuit, sur 2 stations (fig. 1a):

— 1 station près du Grand Banc Météor, par 30° 18' N—29° 20' O, au-dessus de fonds de 4300 m, à l'ouest des Canaries et à la verticale des Açores:

36 séries effectuées entre le 21 et le 27—IV—1967, soit 203 échantillons²;

¹ Pour le détail de la méthodologie, se reporter au travail de KINZER & HEMPEL (1970).

² 5 séries sont incomplètes: 13 prélèvements manquent à différents niveaux.

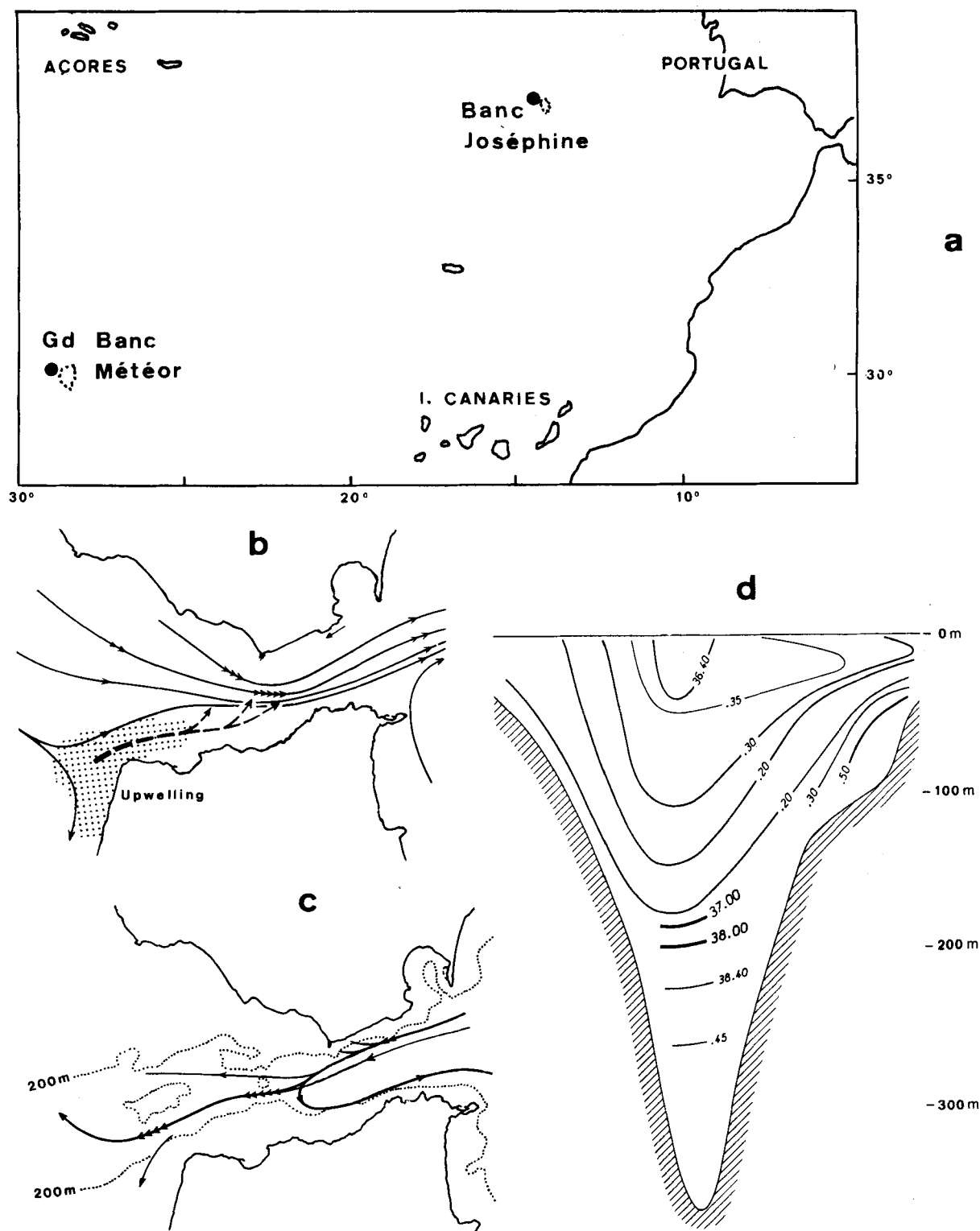


Fig. 1. a) Carte des stations; b—d) hydrologie du détroit de Gibraltar (d'après ALLAIN 1964, reproductions simplifiées): b) courant superficiel des eaux atlantiques, c) courant profond d'eau méditerranéenne, d) coupe hydrologique transversale lors du maximum du flux atlantique.

Fig. 1. a) Map of the stations; b—d) hydrology of the Strait of Gibraltar (after ALLAIN 1964, simplified copies): b) superficial current of Atlantic waters, c) deep current of Mediterranean water, d) transverse hydrological section when the Atlantic flow is at maximum.

9 séries³ effectuées entre le 20 et le 21—VII—1967, soit 54 échantillons;

— 1 station près du banc Joséphine, par 36°54' N—14°38' O, au-dessus de fonds de 1600 m, au sud-ouest du Portugal;

14 séries effectuées entre le 28 et le 29—VI—1967, soit 84 échantillons (examen des seuls Thécosomes).

Ces récoltes sont intéressantes à plus d'un titre car, outre les renseignements qu'elles apportent sur la distribution verticale des organismes au cours de la journée, elles permettent d'établir des listes faunistiques assez complètes étant donné le grand nombre d'échantillons prélevés.

De par leur situation, dans le secteur atlantique de la Province atlanto-méditerranéenne, elles permettent aussi des comparaisons faunistiques avec la Méditerranée et, notamment, de tester en tant qu'obstacle à la pénétration d'organismes en provenance de l'océan, le rôle du seuil de Gibraltar, dont la faible profondeur est toujours invoquée pour justifier l'absence des formes atlantiques profondes en Méditerranée. Nous orienterons donc la présentation des résultats dans l'optique de déterminer si le niveau bathymétrique d'une espèce de l'Atlantique peut s'opposer à son passage en Méditerranée.

Pour rendre compte de la distribution verticale des espèces, nous ne relaterons en totalité que les observations portant sur la plus longue des séries de récoltes, faite à la fin d'avril 1967 près du Grand Banc Météor; elle permet, en effet, de suivre cette distribution sur plusieurs cycles journaliers et celles effectuées trois mois plus tard dans les mêmes parages, beaucoup moins nombreuses, n'apportent rien de nouveau à ce sujet, sauf pour quelques espèces rares dont le comportement bathymétrique est ainsi précisé. Afin de compléter les inventaires faunistiques dressés pour avril, nous mentionnerons aussi les espèces qui ne figurent que dans ceux de juillet.

L'intérêt de la station effectuée près du Banc Joséphine réside précisément dans sa situation, car elle est susceptible d'apporter des informations sur l'influence des eaux méditerranéennes profondes, particulièrement marquée à proximité des côtes ibériques. Seuls les Thécosomes ont été retenus, leur systématique infraspécifique étant assez avancée pour que l'on puisse reconnaître à coup sûr les populations atlantiques et méditerranéennes de la plupart des espèces communes aux deux secteurs (RAMPAL 1975).

1. Rappels hydrologiques

Un bref rappel des conditions hydrologiques régnant dans le détroit de Gibraltar, lieu d'échanges actifs entre l'océan et la Méditerranée, s'impose.

³ En réalité, ces 9 séries n'ont pas été faites exactement au même point, mais par 30° 10' N—28° 55' O, au-dessus de fonds de 3000 m; la proximité des lieux de récolte permet cependant de les confondre en une même station.

Avec une profondeur n'excédant pas 300 m et une largeur de 15 km, le détroit de Gibraltar est traversé par deux courants de sens opposé: entrée en Méditerranée d'un courant superficiel d'eau atlantique légère, à salinité inférieure à 36.50 ‰, qui occupe en gros les 150 premiers mètres à partir de la surface, et sortie d'un courant compensateur profond d'eau méditerranéenne plus dense, à forte salinité, supérieure à 38.00 ‰ (fig. 1 b—d).

Les eaux atlantiques ont deux origines différentes, selon ALLAIN (1964): l'une provenant des côtes ibériques essentiellement, avec des salinités de 36.20 à 36.30 ‰ et des températures de 22° à 15.50 °C; l'autre, moins salée (35.90 à 36.20 ‰) et plus froide (moins de 15.50 °C), amenée par le puissant upwelling marocain d'été. Les eaux méditerranéennes regroupent différentes formations se mélangeant dans le détroit de Gibraltar et qui, lorsqu'elles pénètrent en baie ibéro-marocaine, ont des salinités supérieures à 38.30 ‰ pour des températures ne dépassant pas 13 °C. La profondeur de la ligne de discontinuité entre les deux flots, et donc leur puissance respective, varie selon le secteur et le cycle des marées, de quelques mètres à plus de 200 m.

2. Etude des différents groupes

2.1. Siphonophores

Nous commencerons par ces organismes pour lesquels nous avons donné, en 1972, un schéma de leur distribution verticale.

Pour interpréter les résultats, nous avons: 1/ séparé les prélèvements en 4 catégories, à savoir, ceux effectués le matin (entre 4 et 8 heures), dans la journée (entre 8 et 17 heures), le soir (entre 17 et 21 heures) et la nuit (entre 21 et 4 heures); 2/ calculé la moyenne des captures par prélèvement, afin de pouvoir comparer l'abondance des diverses espèces à un même niveau.

Il est apparu que les Siphonophores ne manifestent pas de migrations nycthémérales évidentes et que les espèces recueillies se répartissent en trois groupes selon leur comportement bathymétrique.

2.1.1. Rareté des rythmes circadiens chez les Siphonophores

Sur 59 espèces identifiées, 3 seulement, *Abylopsis eschscholtzi*, *Lensia fowleri* et *L. hostile*, semblent avoir tendance, soit à s'enfoncer dans la journée (les deux premières), soit à monter vers les couches plus superficielles pendant la nuit (la dernière) (tabl. 1).

L'existence de migrations nycthémérales chez un Siphonophore a déjà été mise en évidence par BARHAM (1963), qui a noté d'étroites relations entre les D.S.L. de mi-profondeur, dans la fosse de San Diego (Californie), et la présence de *Nanomia bijuga*.

Tableau 1. *Abylopsis eschscholtzi*, *Lensia fowleri* et *L. hostile*: nombre moyen de spécimens (eudoxies non comprises) récoltés en avril 1967 et nombre de prélèvements positifs/nombre total de prélèvements aux différents niveaux, le matin (M), dans la journée (J), le soir (S) et la nuit (N).

Table 1. *Abylopsis eschscholtzi*, *Lensia fowleri* and *L. hostile*: average number of specimens (excluding eudoxids) sampled in April 1967 and number of positive hauls/total number of hauls at different levels, during the morning (M), the day (J), the evening (S) and the night (N).

	<i>A. eschscholtzi</i>				<i>L. fowleri</i>				<i>L. hostile</i>			
	M	J	S	N	M	J	S	N	M	J	S	N
0 m	4.2 5/5	4.4 12/14	4.5 6/6	5.4 9/9	3.6 5/5	3.2 11/14	2.5 5/6	2.0 7/9				
100 m		0.5 3/13	0.5 2/6		0.7 2/6	0.5 5/13	0.2 1/6	0.6 5/10			0.2 1/6	0.2 2/10
200 m		0.2 2/13				0.1 1/13						
300 m		0.2 2/12								0.1 1/12	0.5 2/6	0.1 1/9
500 m						0.1 1/12				0.6 3/12	0.7 2/6	0.3 3/9
700 m					0.3 1/6				0.2 1/6	0.3 3/12		0.1 1/9
900 m												

Dans une étude postérieure à la nôtre, relative à des pêches verticales sur une station canarienne (croisière Sond, du «Discovery»), PUGH (1974) confirme la rareté des remontées nocturnes chez ces organismes. Elles existeraient cependant chez *Amphicaryon acaule*, *Hippodius hippopus* et *Chelophyes appendiculata*. Si la rareté de la première de ces trois espèces dans nos récoltes ne nous permet pas de discuter ces résultats, nous pouvons affirmer en revanche que les deux dernières n'y manifestent pas de rythmes nycthéméraux. Pour expliquer ces divergences dans les résultats, peut-être doit-on mettre en cause l'engin de capture; selon PUGH, en effet, les migrations de *H. hippopus* et *Ch. appendiculata* ne sont apparentes que dans les pêches à l'IKMT, celles au filet (type océan Indien Standard, modifié) ne les révélant pas.

Discutons maintenant le cas des trois espèces des récoltes du «Meteor» qui effectuent des déplacements nycthéméraux.

Abylopsis eschscholtzi et *Lensia fowleri*

Elles sont toujours présentes en surface, mais, dans la journée, les spécimens de la seconde se dispersent sur toute la colonne d'eau, jusqu'aux niveaux compris entre 700 et 900 m, tendance que l'on peut reconnaître aussi sur le graphique de distribution qu'en donne PUGH (fig. 6, p. 56). Toutes deux sont citées à la latitude de Gibraltar. Or, si *L. fowleri* est commune en Méditerranée, *A. eschscholtzi* n'y est qu'exceptionnellement mentionnée du sud du bassin occidental (SOENEN 1969) et de la périphérie du golfe du Lion (FURNESTIN 1960). Et lorsqu'on sait qu'elle peut être abondante par

endroits dans l'océan (480 spécimens, eudoxies comprises, dans les seules récoltes d'avril), on peut avancer que le milieu est l'unique obstacle à son installation en Méditerranée.

Lensia hostile

Cette espèce est plus rarement citée dans l'Atlantique: parages du Cap (TOTTON 1941), Atlantique tropical et secteur compris entre les Açores et les Canaries (MARGULIS 1972). Ces mentions, ajoutées à la nôtre et à celle de PUGH, laissent supposer que l'espèce ne remonte pas vers le nord au-delà des Canaries. Sa distribution, telle qu'elle est actuellement connue dans l'Atlantique, suffit à expliquer son absence en Méditerranée.

2.1.2. Groupements bathymétriques

Depuis une trentaine d'années, plusieurs études ont été faites sur la distribution verticale des Siphonophores; celles de MOORE (1949, 1953) dans l'Atlantique occidental, de PATRITI en Méditerranée (1964) et dans le golfe de Gascogne (1965 a et b, 1966), celles de KINZLER en Méditerranée (1965) et au sud du cap Blanc de Mauritanie (1977), sont plus particulièrement intéressantes, en regard du secteur considéré. Mais, par l'originalité de leur réalisation, les récoltes du «Meteor» ont apporté un maximum d'informations à ce sujet. Les données de PUGH, obtenues selon des prélèvements comparables dans leur principe, confirment très généralement le classement que nous avons établi; elles apportent en outre des précisions pour quelques espèces peu représentées dans notre matériel.

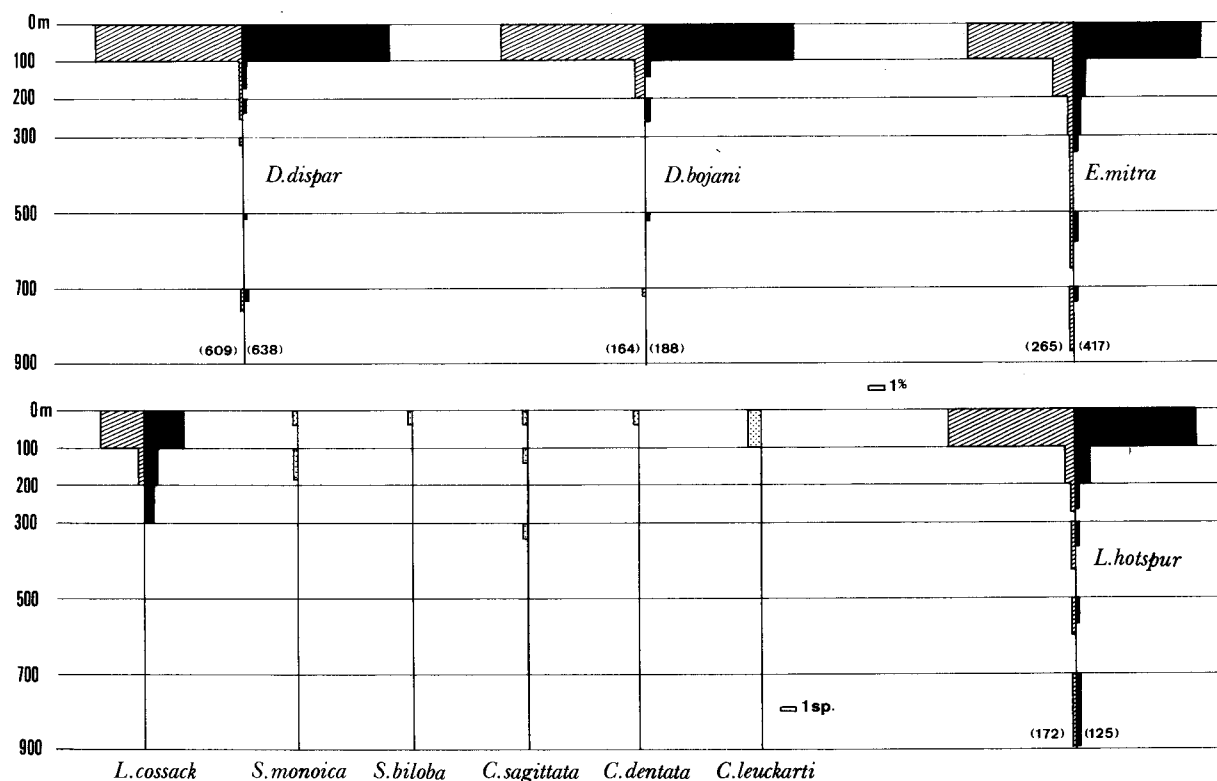


Fig. 2. Répartition bathymétrique des Siphonophores plus ou moins superficiels (stades polygastrique et eudoxie réunis) dans les récoltes de jour (hachures) et de nuit (en noir) ou totales (pointillés) en avril 1967, qui sont absents ou rares en Méditerranée. Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre total de spécimens qui, trop élevé, a été remplacé par des pourcentages.

Fig. 2. Depth distribution of more or less superficial Siphonophores (polygastric and eudoxid stages grouped) sampled by day (hatched) and by night (black), and totals (dotted) in April 1967, which are absent or rare in the Mediterranean. The numbers in brackets are the total number of specimens substituted by percentage.

Nous avons réuni dans les figures 2 et 3 les graphiques de répartition verticale de la plupart des espèces relevant des trois catégories: superficielles, eurybathes et profondes, qui sont absentes ou très rares en Méditerranée, et dans le tableau 2, les captures des autres espèces aux différents niveaux (à l'exclusion de celles portées dans le tableau 1).

1°) Espèces superficielles

De loin les plus nombreuses, elles comprennent aussi les formes les plus abondantes. On peut y distinguer deux ensembles:

— Espèces essentiellement superficielles, ne se rencontrant qu'accidentellement à des niveaux inférieurs à 300 m: *Diphyes dispar*, *D. bojani*, *Bassia bassensis*, *Abylopsis eschscholtzi*, *Lensia fowleri*, *L. cossack*, *Sulculeolaria chuni* et *Chelophyes appendiculata*.

— Espèces superficielles mais se trouvant également, en moindre abondance, à tous les niveaux: *Eudoxoides spiralis*, *E. mitra*, *Lensia subtilis*, *L. subtilis* «var.» *chuni*⁴, *L. hotspur*, *L. campanella* et *Hippododius hippopus*.

⁴ Cette forme, décrite comme une «variété» par TOTTON (1954), diffère de *L. subtilis* par la longueur plus petite du pédicelle du stomatocyste.

Nous rangerons aussi dans ce groupe les espèces, rares dans nos récoltes, mais pour lesquelles la littérature indique un habitat superficiel, à savoir *Agalma okeni*, *Nanomia bijuga*, *Sulculeolaria turgida*, *S. quadrivalvis*, *S. monoica*, *S. biloba*, *Ceratocymba sagittata*, *C. dentata*, *C. leuckarti* et *Abylopsis tetragona* (2 spécimens en surface, dans les récoltes de juillet).

La majorité des espèces de la catégorie 1 sont rares ou absentes en Méditerranée, bien que leurs effectifs soient souvent importants à l'ouest de Gibraltar (fig. 2), comme *Diphyes dispar*, très commune dans les trois océans, dans l'Atlantique eurafricain notamment, et dont la répartition en Méditerranée paraît correspondre au parcours du courant atlantique (CASANOVA 1970).

2°) Espèces eurybathes

Elles sont nombreuses avec *Dimophyes arctica*, *Lensia conoidea*, *L. multiristata*, *L. achilles*, *L. lelouvetean*, *L. exeter*, *L. hostile* et *L. meteori*, l'abondance de cette dernière augmentant toutefois entre 300 et 100 m.

Halistemma rubrum, *Rosacea plicata*, *R. cymbiformis*, *Amphicaryon acaule* et *A. ernesti*, plus rares, mais dont la distribution verticale est considérée comme analogue, peuvent leur être associées.

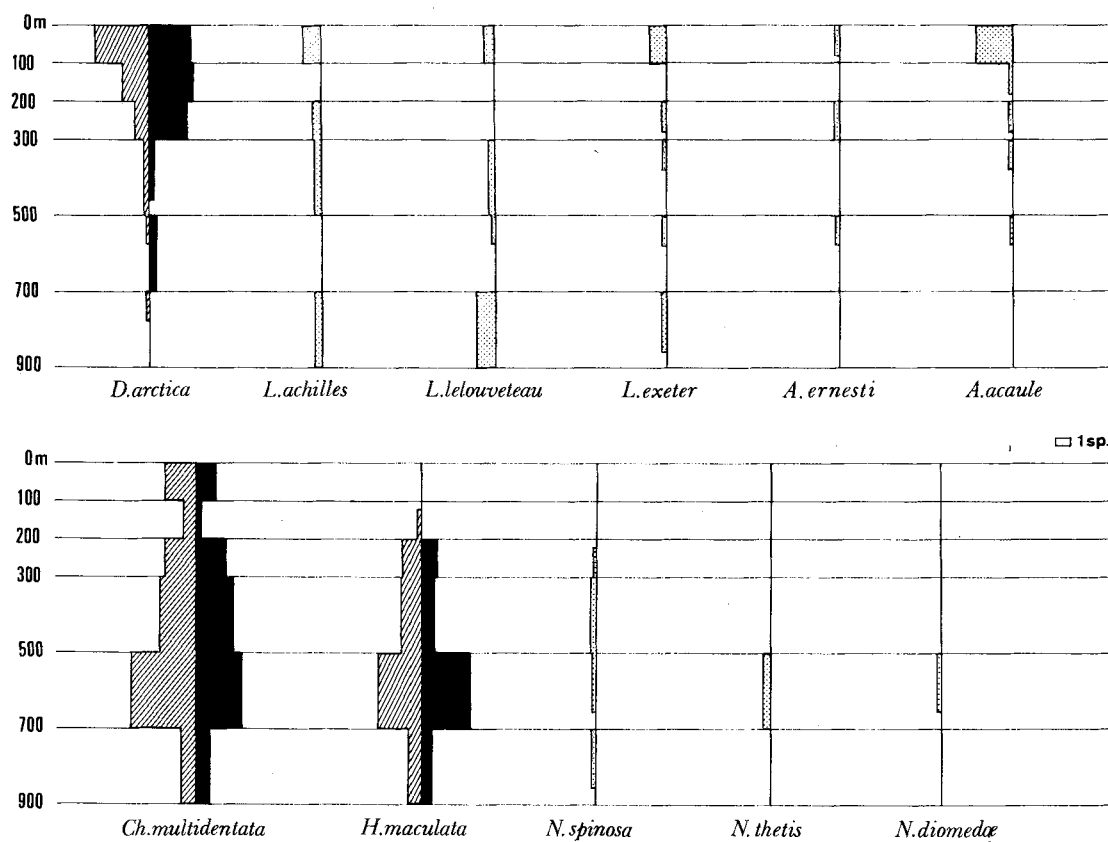


Fig. 3. Répartition bathymétrique des Siphonophores eurybathes (en haut) et profonds (en bas) (stades polygastrique et eudoxie réunis) dans les récoltes de jour (hachures) et de nuit (en noir) ou totales (pointillés) en avril 1967, qui sont absents ou rares en Méditerranée.

Fig. 3. Depth distribution of eurybath (top) and deep (bottom) Siphonophores (polygastric and eudoxid stages grouped) sampled by day (hatched) and by night (black), and totals (dotted) in April 1967, which are absent or rare in the Mediterranean.

Cinq d'entre elles seulement vivent avec certitude en Méditerranée; la distribution bathymétrique des autres (fig. 3) leur permettrait pourtant de franchir aisément le seuil de Gibraltar; il en est ainsi, par exemple, de *Dimophyes arctica*, bien représentée dans nos récoltes et largement répandue dans l'Atlantique tempéré, voire tropical, malgré son nom; il est vrai que deux formes ont anciennement été décrites chez cette espèce (CHUN 1897) et que le grand intervalle de température sous lequel elle vit (entre -1 et 22°C , selon TOTTON 1954) laisse supposer l'existence de races thermiques. Il reste que, eurybathe et très eurytherme, *D. arctica* aurait pu vaincre à la fois l'obstacle topographique du seuil de Gibraltar et celui de la température élevée des eaux méditerranéennes; mais la nature de ces dernières, selon toute vraisemblance, s'est opposée à son implantation.

3°) Espèces profondes

Leur diversité est grande encore, en dépit d'une relative rareté: *Heteropyramis maculata*, *Nectopyramis spinosa* et *Clausophyes ovata* ne remontant qu'exceptionnellement au-dessus de 200 m, *Chuniphyes multiden-*

tata, enfin, dont les jeunes colonies se rencontrent parfois dans les couches superficielles.

On peut y adjoindre, d'après les connaissances antérieures sur leur répartition verticale et malgré leur nombre restreint dans les prélèvements examinés, *Bargmannia elongata* (3 nectophores, entre 900 et 700 m, en juillet 1967), *Nectopyramis diomedæ*, *N. thetis*, *Vogtia pentacantha*, *V. serrata* et *Clausophyes massiliana*.

Voici un bref aperçu de ce que l'on sait de la distribution géographique et bathymétrique de ces espèces (fig. 3), élimination faite de *Clausophyes ovata* et des *Vogtia*, dont la présence en Méditerranée n'est peut-être pas aussi accidentelle qu'il paraît, car leur rareté (qui s'observe aussi ailleurs) semble être plus une de leurs caractéristiques que l'indice d'une acclimatation difficile au milieu méditerranéen. Quant à *Clausophyes massiliana*, elle est encore trop peu connue pour susciter des commentaires: notre mention, en 1972, entre les Açores et les Canaries (2 colonies dans 2 prélèvements entre 900 et 700 m, à 19 h 38 et 22 h 25) était la première depuis sa description à partir d'individus provenant du golfe de Marseille (PATRITI 1969); depuis, elle n'a été signalée, dans l'océan, que sur une ligne de stations suivant le 32^e parallèle nord (PUGH 1975).

Tableau 2. Siphonophores récoltés en avril 1967, dont la répartition bathymétrique n'est pas donnée dans les figures 2 et 3 et dans le tableau 1: nombre total de spécimens ou présence de nectophores (+). Les espèces sont groupées selon leurs tendances bathymétriques.

Table 2. Siphonophores sampled in April 1967, for which depth distribution is not given in Figs. 2 and 3 and in Table 1: total number of specimens or presence of nectophores (+). Species are grouped according to their bathymetric affinities.

Tendance	Espèces	Niveaux					
		900 m	700	500	300	200	100 0 m
± superficielle	<i>Agalma okeni</i>				+	+	++
	<i>Nanomia bijuga</i>					+	+
	<i>Hippopodius hippopus</i>	+	+	+	++	++	+++
	<i>Sulculeolaria turgida</i>			1		2	1
	<i>S. quadrivalvis</i>				1	1	2
	<i>S. chuni</i>	3		8		7	93
	<i>Lensia subtilis</i>	73	12	17	21	72	445
	<i>L. s. chuni</i>	20	7	14	29	118	192
	<i>L. campanella</i>	13	2	5	7	16	179
	<i>Chelophyes appendiculata</i>			1		1	25
	<i>Eudoxoides spiralis</i>	69	31	47	39	101	694
	<i>Bassia bassensis</i>	6			10	41	796
eurybathe	<i>Halistemma rubrum</i>	+			+	+	+
	<i>Lensia conoidea</i>	2		9	20	3	22
	<i>L. multicristata</i>	4	2	14	14	22	84
	<i>L. meteori</i>	11	4	42	141	104	81
	<i>Rosacea plicata</i>	1	7	14	18	26	91
	<i>R. cymbiformis</i>						
méso-bathypélagique	<i>Clausophyes ovata</i>	14	9	2	1		3
	<i>Cl. massiliana</i>	2					
	<i>Vogtia pentacantha</i>		+	+	+		
	<i>V. serrata</i>					+	
indeterminée	<i>Lychnagalma utricularia</i>	+	+				
	<i>Coradagalma cordiformis</i>		+				
	<i>Athorybia rosacea</i>						+
	<i>Stephalia corona</i>		+				
	<i>Forskalia cuneata</i>	+					
	<i>Liliopsis rosacea</i>			+			
	<i>Praya dubia</i>				+		
	<i>Lensia grimaldi</i>			2	3	1	8
	<i>L. challenger</i>	1		2	1	2	9
	<i>L. ajax</i>			1		2	2
	<i>Muggiaea bargmannae</i>	1					

Bargmannia elongata est mentionnée dans différents secteurs du nord-est Atlantique: sud-ouest des Açores (LELOUP 1955), golfe de Gascogne (BEAUDOUIN 1971, CASANOVA 1977), eaux canariennes (PUGH 1974) et mauritaniennes (KINZER 1977). C'est dans cette dernière région qu'elle est la moins profonde: entre 300 et 500 m. Partout ailleurs, elle se tient généralement au-dessous de 500 m, ce qui explique qu'elle ne puisse franchir le seuil de Gibraltar.

Heteropyramis maculata est bien représentée à la latitude des Canaries, puisque 107 spécimens figurent dans nos récoltes. C'est ce que confirment celles de PUGH. Quelques exemplaires sont observés çà et là dans les couches superficielles, mais la répartition de l'espèce dans l'Atlantique Nord, où, jusqu'à preuve du contraire, elle ne remonte pas au-delà des Canaries, explique qu'on ne puisse la rencontrer en Méditerranée.

Nectopyramis spinosa, *N. thetis* et *N. diomedae* sont largement répandues dans l'Atlantique, signalées jus-

que vers 60° N, mais sont peu abondantes. D'après les données acquises sur leur distribution verticale, c'est la première qui se rapprocherait le plus des couches superficielles. Leur faible importance numérique et les profondeurs auxquelles se tiennent les spécimens, généralement supérieures à celle du seuil de Gibraltar, s'opposent à leur pénétration en Méditerranée. Mais le cas de *Chuniphyes multidentata* montre que, même si ce premier obstacle pouvait être franchi [cela peut se concevoir aisément pour *N. spinosa* (fig. 3)], celui que constituent les caractéristiques particulières des eaux méditerranéennes subsisterait.

Chuniphyes multidentata, très commune dans les trois océans, l'est tout particulièrement sur les deux versants de l'Atlantique. Abondante vers 1000 m de profondeur dans le golfe de Gascogne (CASANOVA 1967), elle est considérée comme bathypélagique par tous les auteurs. Dans les parages canariens, elle se tient préférentiellement entre 600 et 800 m, selon LELOUP & HENTSCHEL (1935); c'est ce que confirment

nos observations près du Grand Banc Météor, où les captures plus nombreuses ont été faites entre 500 et 700 m, comme celles de PUGH. Cependant, selon BIGELOW & SEARS (1937), l'espèce peut gagner occasionnellement les couches superficielles; les prélèvements du «Meteor» révèlent que sa présence à ces niveaux est en fait moins rare qu'on pourrait le penser: 17 colonies, en effet, figurent entre 100 et 0 m et 6 entre 200 et 100 m. *Ch. multidentata*, abondante dans le proche Atlantique, en baie ibéro-marocaine notamment, devrait donc pouvoir franchir le seuil de Gibraltar. Or les observations en Méditerranée de cette forme aisément reconnaissable se limitent à deux: celles de LELOUP (1933) à l'est de la Corse et la nôtre (1970), d'une cloche supérieure, entre 600 et 200 m au large des côtes algériennes. BIGELOW & SEARS ont émis l'hypothèse que l'espèce passerait occasionnellement par Gibraltar, mais, faute de températures favorables dans les couches méditerranéennes profondes, n'y survivrait pas. Nous le pensons aussi, bien que la température ne semble pas le seul facteur responsable de la disparition des immigrants en Méditerranée.

Onze espèces, enfin, n'ont pas été comprises dans ce classement bathymétrique, leur présence étant sporadique et les données bibliographiques à leur sujet insuffisantes. C'est le cas de *Lychnagalma utricularia*, *Cordagalma cordiformis*, *Athorybia rosacea*, *Stephalia corona*, *Forskalia cuneata*, *Praya dubia*, *Liliopsis rosacea*, *Muggiaea bargmannae*, *Lensia grimaldi*, *L. challengerii* et *L. ajax*. Au vu de nos récoltes (tabl. 2), les trois dernières paraissent relativement superficielles.

2.1.3. Remarques biogéographiques

Ce qui caractérise les Siphonophores de ces échantillons, comme nous l'indiquions en 1972, c'est leur grande variété spécifique. En effet, 29 genres, comprenant 59 espèces, ont été identifiés, au stade polygastrique ou à celui d'eudoxie, ou aux deux à la fois. Notons ici qu'en dépit d'observations portant sur plusieurs années, 18 espèces seulement ont été dénombrées sur les côtes marocaines (FURNESTIN 1957), dans la zone nérétique ou sub-nérétique, il est vrai, peu favorable à la récolte des Siphonophores.

Comme on pouvait s'y attendre, toutes les espèces recueillies sont des formes du large. Des espèces communes dans le secteur marocain, mais de caractère nérétique, comme *Muggiaea atlantica*, ou semi-nérétique comme *Chelophyes appendiculata*, sont absentes ou rares dans les échantillons du «Meteor». C'est ce que confirment les observations de PUGH (1974) dans les parages canariens: 64 espèces ont été reconnues, parmi lesquelles *M. atlantica* n'est représentée que par un seul exemplaire.

Il est intéressant aussi de comparer ces récoltes avec celles de KINZER (1977) sur les côtes mauritaniennes. Quinze espèces seulement y ont été inventoriées; l'auteur voit dans cette faible diversité l'influence des

upwellings; en revanche, ceux-ci favorisent la présence de formes bathypélagiques à des niveaux moindres que dans les secteurs adjacents (Canaries, Grand Banc Météor).

Toutes les espèces du «Meteor» ont des affinités tropicales ou subtropicales; on y remarquera en particulier *Ceratocymba dentata*, dont il semble que ce soit la mention la plus septentrionale dans l'Atlantique; en effet, elle ne figure ni dans les inventaires de PUGH aux Canaries (1974) et sur une ligne de stations le long du 32^e parallèle nord (1975), ni dans ceux de KINZER (1977). Selon MARGULIS (1972, fig. 1), cette espèce ne dépasserait pas les côtes mauritaniennes vers le nord. Ses incursions au-delà de cette limite sont effectivement exceptionnelles, témoin les trois exemplaires que FURNESTIN (1957) mentionne d'une pêche entre la côte sud-marocaine et les Canaries.

2.2. Méduses

Nous traiterons plus succinctement ce deuxième groupe, car l'étude des formes superficielles ou eurybathes, dont l'aire atteint la latitude de Gibraltar mais exclut la Méditerranée, n'ajouterait rien aux conclusions tirées de celles des Siphonophores, à savoir que leur absence est due à la seule qualité des eaux. Nous n'envisagerons dans le détail que le cas de quelques espèces atlantiques profondes.

Examinons auparavant la distribution verticale des 35 espèces identifiées (tabl. 3), dont aucune, il faut le remarquer, ne manifeste de rythme nycthéral.

2.2.1. Groupements bathymétriques

On peut reconnaître les mêmes groupements bathymétriques que chez les Siphonophores, mais leur distinction est moins évidente.

1°) Espèces superficielles: il s'agit de *Liriope tetraphylla*, des espèces des genres *Pegantia* et *Cunina*, à l'exception, peut-être, de *Cunina fowleri*, rare dans les récoltes d'avril 1967 et qui ne figure qu'à un seul exemplaire dans celles de juillet, enfin de *Nausithoe punctata*.

2°) Espèces eurybathes: *Halicercia conica*, *H. bigelowi*, *Rhopalonema velatum*, *Sminthea eurygaster*, *Amphogona apicata*, *Aglaurea hemistoma* et *Solmundella bitentaculata*. Bien qu'on les rencontre à tous les niveaux, leur maximum d'abondance se situe en surface.

3°) Espèces méso- ou bathypélagiques: *Pantachogon haeckeli*, *Arctapodema amplum*, *A. australe*, *Crossota alba*, *Aegina citrea* et *Aeginura grimaldii*; on peut y adjoindre *Atolla vanhoeffeni*, d'après toutes les mentions antérieures, malgré sa présence ici à proximité de la surface.

Les autres espèces du tableau 3 n'ont pas été comprises dans ce classement, nos données, comme celles

Tableau 3. Méduses récoltées en avril 1967: nombre total de spécimens aux différents niveaux. Les espèces sont groupées selon leurs tendances bathymétriques.

Table 3. Medusae sampled in April 1967: total number of specimens at different levels. Species are grouped according to their bathymetric affinities.

Tendance	Espèces	Niveaux					
		900 m	700	500	300	200	100 0 m
superficielle	<i>Liriope tetraphylla</i>					6	57
	<i>Pegantha rubiginosa</i>						6
	<i>P. martagon</i>		1				4
	<i>P. laevis</i>						1
	<i>Cunina frugifera</i>						15
	<i>C. peregrina</i>			1			13
	<i>C. octonaria</i>						5
	<i>C. duplicata</i> (?)						1
	<i>Nausithoe punctata</i>					1	6
eurybathe	<i>Haliscera conica</i>	1	12	2	4	14	91
	<i>H. bigelowi</i>		5	2	1		3
	<i>Rhopalonema velatum</i>	15	11	19	36	47	349
	<i>Sminthea eurygaster</i>	10	10	21	9	18	170
	<i>Amphogona apicata</i>	2	1	15	12	5	39
	<i>Aglaura hemistoma</i>	2		2	2	3	40
	<i>Solmundella bitentaculata</i>		2	4	2		10
méso-bathy-pélagique	<i>Pantachogon haeckeli</i>	1					
	<i>Arctapodema australe</i>	1	6		1		
	<i>A. amplum</i>	1		1			
	<i>Crossota alba</i>		1				
	<i>Aegina citrea</i>	3	4				1
	<i>Aeginura grimaldii</i>	2					
	<i>Atolla vanhoeffeni</i>		2				6
indéterminée	<i>Euphysora furcata</i>					1	
	<i>Cladonema radiatum</i>						1
	<i>Cytaeis tetrastyla</i>						2
	<i>Rathkea africana</i>		1				1
	<i>Bougainvillia ramosa</i>						1
	<i>Calycopsis papillata</i>						1
	<i>Eutima gracilis</i> (?)						2
	<i>Halitrephes maasi</i>				1		
	<i>Aglantha elata</i>		1				
	<i>Solmaris corona</i>			1	1		
	<i>S. flavescens</i>		3				2
	<i>Cunina fowleri</i>			1			

des auteurs, étant insuffisantes pour leur assigner un niveau bathymétrique préférentiel.

Il faut souligner que ces pêches permettent de corriger l'appréciation du comportement bathymétrique de deux espèces, *Sminthea eurygaster* et *Amphogona apicata*, tenues respectivement pour méso-bathypélagique et bathypélagique (KRAMP 1959) et qui se révèlent plus abondantes en surface qu'en profondeur (tabl. 3).

2.2.2. Etude détaillée de trois espèces profondes

Il s'agit d'*Aegina citrea*, *Aeginura grimaldii* et *Atolla vanhoeffeni*. Le nombre de spécimens identifiés dans les prélèvements du «Meteor» étant faible, l'argumentation sera étayée par nos observations récentes (1977) sur 20 chalutages pélagiques effectués par la «Thalassa» (Institut des Pêches maritimes), à différentes profondeurs, dans l'Atlantique sud-européen (golfe de Gascogne et côtes ouest-ibériques).

Aegina citrea

Très largement répandue dans les zones tropicales et tempérées, cette espèce aurait une répartition bathymétrique variable selon la latitude: exclusivement profonde dans les parties les plus froides de son aire, elle présenterait des tendances eurybathes dans les eaux chaudes. C'est précisément ce dernier comportement qu'elle offre dans le secteur atlantique de la Province atlanto-méditerranéenne, comme le montrent les pêches d'avril 1967 (tabl. 3): la plupart des spécimens évoluent au-dessous de 500 m, un seul provenant du niveau de 100 à 0 m. On note aussi un exemplaire entre 300 et 200 m dans celles de juillet.

Nos observations sur les récoltes de la «Thalassa» confirmeront cette tendance: son niveau de prédilection avoisinerait 1000 m (tabl. 4), profondeur assez proche, semble-t-il, de sa limite supérieure de distribution; elle est rare, en effet, dans les couches de 600 m. Ces

Tableau 4. Abondance (nombre moyen de spécimens par trait théorique de 10 milles), à différents niveaux, de 3 Méduses profondes dans les chalutages de la «Thalassa» dans l'Atlantique sud-européen.

Table 4. Abundance (average number of specimens by theoretical trawling of 10 miles) at different levels of 3 deep Medusae in the South European Atlantic trawls by "Thalassa".

Niveaux (en m) \ Espèces	600	1000	1300—1600
<i>Aegina citrea</i>	0.4	9.0	7.7
<i>Aeginura grimaldii</i>	0.9	2.7	2.7
<i>Atolla vanhöffeni</i>	3.1	3.4	1.2

récoltes indiquent aussi une relative fréquence: elle est présente dans 15 chalutages à raison de 98 spécimens.

Selon RUSSELL (1953), elle existerait en Méditerranée, mais les mentions doivent en être exceptionnelles, car nous n'en avons trouvé aucune dans la littérature consultée.

Aeginura grimaldii

Largement distribuée dans les océans, à l'exception des eaux polaires et de la Méditerranée, cette espèce est moins fréquente et moins abondante que la précédente dans les prélèvements du «Meteor», comme dans ceux de la «Thalassa». Elle a aussi un habitat bathypélagique plus strict, puisqu'il n'existe, apparemment, aucune mention à des profondeurs inférieures à 500 m, dans le secteur considéré tout au moins. C'est bien ce que révèle sa distribution dans les récoltes précitées (tabl. 3 et 4).

Ces quelques remarques conduisent à attribuer à l'obstacle topographique constitué par le seuil de Gibraltar l'absence d'*A. grimaldii* en Méditerranée.

Atolla vanhöffeni

L'argument topographique tombe en revanche pour cette espèce, hôte des couches océaniques plus superficielles. Cela ressort parfaitement de l'examen de sa répartition bathymétrique:

— Dans les chalutages le long des côtes ibériques et dans le golfe de Gascogne (tabl. 4), elle n'est bien représentée qu'aux profondeurs inférieures ou égales à 1000 m. Au-delà, seuls 4 spécimens ont été identifiés sur deux stations; et encore, peut-on supposer qu'ils ont été récoltés lors de la descente ou de la remontée du chalut.

— Dans les prélèvements du «Meteor» (tabl. 3), où elle ne figure qu'en avril, la majorité des spécimens (6 sur 8) provient des niveaux compris entre 100 m et la surface; leur répartition sur 6 prélèvements différents souligne la réalité de leur présence dans la tranche d'eau superficielle (car il est difficile d'imaginer,

qu'originaires de niveaux plus profonds, ils soient chaque fois restés accrochés aux parois du filet). Trois d'entre eux étant mûrs, on doit admettre que, même à l'état adulte, l'espèce peut vivre à proximité de la surface. Rien ne s'oppose donc à la pénétration d'*A. vanhöffeni* en Méditerranée, si ce n'est les conditions hydrologiques bien particulières qui y règnent.

2.2.3. Remarques biogéographiques

Chez ces organismes encore, c'est la grande diversité spécifique qui ressort de l'examen des collections du «Meteor», puisque 35 espèces ont été inventoriées. Ce nombre représente les 2/3 de l'ensemble des Méduses signalées dans les eaux africaines: 55 d'après Goy (1973)⁵.

La comparaison avec les listes dressées pour les eaux marocaines (21 espèces, FURNESTIN 1959) et la région de Dakar (19 espèces⁶, Goy 1973) montre qu'à l'instar de ce que l'on observe chez les Siphonophores, la faune des Méduses est moins riche près des côtes nord-africaines qu'au large.

La faune du Grand Banc Météor est en outre différente de celle des régions précitées, puisqu'elle ne comprend que 8 espèces communes avec les eaux marocaines et 5 avec celles du Sénégal. Il y manque, en particulier, la plupart des espèces néritiques, telles que celles des genres *Phialidium* et *Obelia*.

En revanche, 4 espèces abondantes sont communes aux trois secteurs: *Liriope tetraphylla*, *Aglaura hemistoma*, *Rhopalonema velatum* et *Solmundella bitentaculata*, confirmation des observations de Goy d'après des inventaires d'Hydroméduses du Maroc, du Sénégal et du Brésil.

La présence de 2 espèces dans les parages du Grand Banc Météor mérite attention: d'une part, celle d'*Arctapodema australe*, jusqu'ici connue de l'Antarctique et du sud de l'océan Indien; d'autre part, celle de *Rathkea africana*, encore jamais signalée hors du secteur compris entre les caps Vert et Lopez (KRAMP 1959).

2.3. Thécosomes

Si la répartition verticale de ces Mollusques est bien connue en Méditerranée, il en va différemment dans le proche océan. Il est donc intéressant d'y préciser le comportement bathymétrique des espèces identifiées, ce qui permet des comparaisons fructueuses entre les deux aires marines.

2.3.1. Distribution verticale

Elle est indiquée dans la figure 4 pour les espèces dont on discutera ultérieurement des relations avec les

⁵ L'auteur a estimé ce nombre d'après la liste de DEKEYSER & DERIVOT (1961), déduction faite «des espèces douteuses ou tombées en synonymie».

⁶ Il ne s'agit ici que des Hydroméduses.

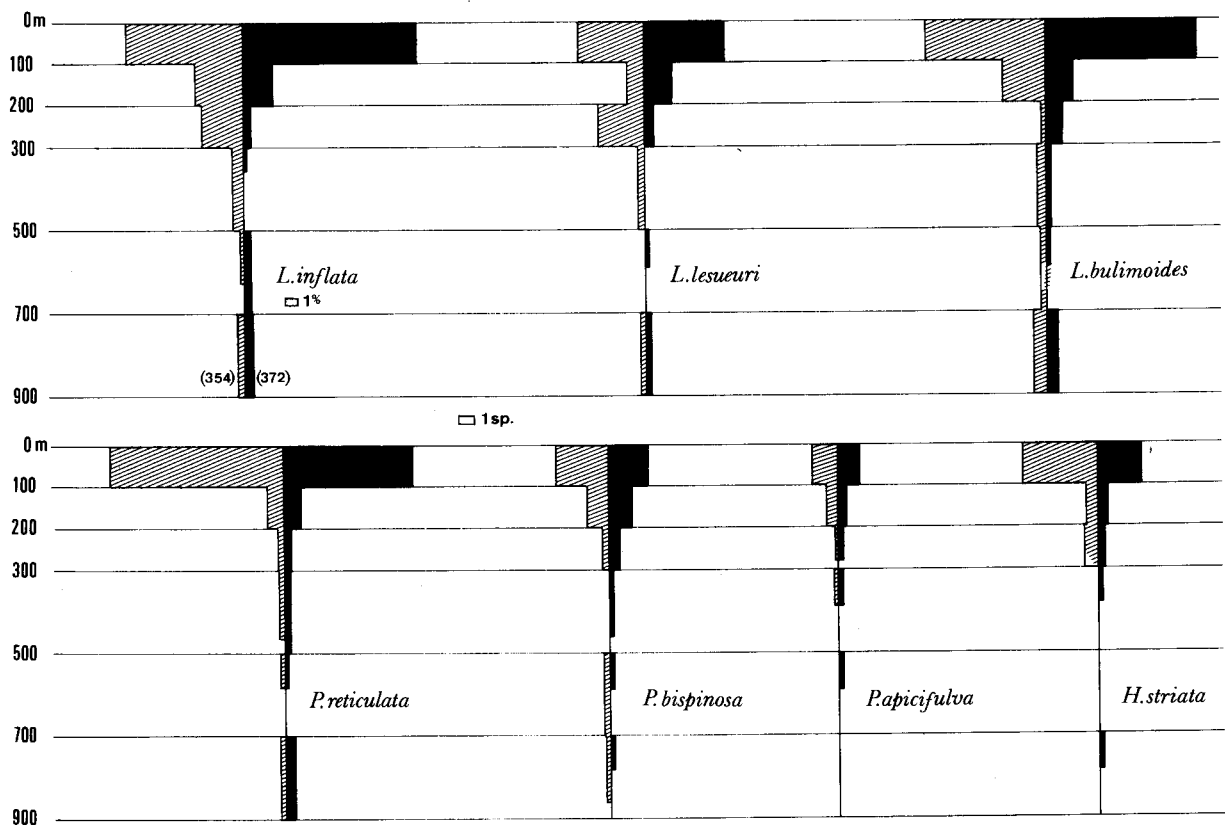


Fig. 4. Répartition bathymétrique de quelques Thécosomes récoltés de jour (hachures) et de nuit (en noir) en avril 1967. Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre total de *Limacina inflata* qui, trop élevé, a été remplacé par des pourcentages.

Fig. 4. Depth distribution of some Thecosoms sampled by day (hatched) and by night (black) in April 1967. The numbers in brackets are the total number of *Limacina inflata* substituted by percentage.

Tableau 5. Thécosomes récoltés en avril 1967, dont la répartition bathymétrique n'est pas donnée dans la figure 4: nombre total de spécimens aux différents niveaux. Les espèces sont groupées selon leurs tendances bathymétriques. Le cas de 2 espèces profondes aux rythmes nyctéméraux bien évidents est détaillé dans le tableau 6.

Table 5. Thecosoms sampled in April 1967, for which depth distribution is not given in Fig. 4: total number of specimens at different levels. Species are grouped according to their bathymetric affinities. The case of 2 deep species showing distinct diurnal migrations is detailed in Table 6.

Tendance	Espèces	Niveaux						
		900 m	700	500	300	200	100	0 m
superficielle ± stricte	<i>Creseis acicula</i>	2		1				31
	<i>Cuvierina columnella</i>				1	1		4
	<i>Cavolinia longirostris</i>			1		1		10
	<i>C. inflexa</i>							3
	<i>Peracelis moluccensis</i>	3				3		8
	<i>Cymbulia</i> sp.	1				2		43
superficielle ± eurybathe	<i>Creseis virgula</i>	8	3	9	9	12		145
	<i>Diacria quadridentata</i>	7	4	3	4	19		161
	<i>D. trispinosa major</i>	2	1	3	3	14		70
méso- bathypélagique.	<i>Clio cuspidata</i>	2	13	9	3	5		5
	<i>C. polita</i>	1		1				
	<i>Peracelis triacantha</i>	1	1	2	1			

Tableau 6. *Styliola subula* et *Clio pyramidata*: nombre total de spécimens capturés aux différents niveaux, et pourcentage entre 900–100 m et 100–0 m, le jour (J, entre 5 et 19 h) et la nuit (N, entre 19 et 5 h), en avril 1967.

Table 6. *Styliola subula* and *Clio pyramidata*: total number of specimens sampled at different levels and percentage between 900–100 m and 100–0 m, by day (J, between 5 and 19 h) and by night (N, between 19 and 5 h), in April 1967.

		900	700	500	300	200	100	0 m
<i>Styliola subula</i>	J	21	6	20	11	33	176	
		34 %						66 %
	N	4	5	4	8	14	219	
		14 %						86 %
<i>Clio pyramidata</i>	J	2	4	11	4	7	14	
		77 %						33 %
	N	3	1	1	3	3	17	
		39 %						61 %

populations de Méditerranée, et dans les tableaux 5 et 6 pour les autres.

2.3.1.1. Rythmes circadiens

L'existence de tels rythmes est repérable chez plusieurs d'entre elles, mais pour les espèces communes aux deux secteurs ils sont moins évidents que ceux décrits en Méditerranée (RAMPAL 1975). Il est vrai que la plupart des spécimens capturés par le «Meteor» sont des jeunes, dont les rythmes de migration sont précisément peu marqués, voire nuls.

Deux *Limacina* sur les trois identifiées dans ces prélèvements effectuent des déplacements nycthéméraux:

Limacina inflata est de loin la plus abondante du genre (726 spécimens contre 167 à *L. bulimoides* et 113 à *L. lesueuri*). La nuit, elle délaisse la couche de 300 à 100 m pour gagner massivement celle de 100 à 0 m, comportement déjà relevé dans l'Atlantique marocain (FURNESTIN 1961); on peut la qualifier d'eurybathe d'après sa répartition diurne (fig. 4).

Limacina lesueuri, également eurybathe, a un comportement voisin (fig. 4): les spécimens, presque aussi nombreux le jour entre 300 et 200 m qu'entre 100 et 0 m (15 et 20 spécimens respectivement), désertent la nuit les niveaux les plus bas pour les couches supérieures (entre 200 et 0 m).

Des phénomènes similaires s'observent chez trois formes profondes:

Styliola subula

La répartition bathymétrique des spécimens dans les prélèvements effectués à différents moments de la journée (tabl. 6) montre qu'il y a une tendance marquée à la montée en surface la nuit des adultes qui, le jour, ne se trouvent qu'à partir de 200 m de profon-

deur. Il y a donc différence d'habitat diurne entre jeunes et adultes, dont les premiers sont préférentiellement superficiels et les seconds mésopélagiques; c'est également ce qui s'observe en Méditerranée (RAMPAL 1975).

Clio pyramidata

En dépit du faible nombre de spécimens rencontrés (70 dans la croisière d'avril), on remarque chez cette espèce une montée nocturne (tabl. 6), particulièrement marquée chez les spécimens les plus grands (longueur comprise entre 5 et 7 mm). Dans les prélèvements diurnes, ceux-ci ne se rencontrent qu'au-delà de 300 m et aucun n'est adulte.

Clio cuspidata

Le faible nombre des captures ne permet pas de déceler de déplacements verticaux nets; cependant, pour les trois séries de récoltes, les niveaux de prédilection des grands spécimens (taille supérieure à 5 mm) se placent au-dessous de 500 m le jour, alors qu'ils s'étendent la nuit jusque dans la couche de 100 à 200 m.

2.3.1.2. Groupements bathymétriques

On peut classer la plupart des espèces d'après leur comportement bathymétrique diurne.

1°) Espèces superficielles

Certaines d'entre elles sont cantonnées dans les couches superficielles et subsuperficielles, comme *Cuvierina columnella*, *Cavolinia longirostris*, *C. inflexa*, *Creseis acicula*, *Peraclis moluccensis* et de jeunes *Cymbulia* dont il est difficile de donner la taille puisque la pseudoconque est toujours absente⁷.

Mais d'autres espèces superficielles sont également représentées en petit nombre sur toute la colonne d'eau: *Creseis virgula*, *Diacria quadridentata*, *D. trispinosa major*, *Peraclis reticulata* et *Hyalocyclus striata*. Le fait n'est pas constant pour ce dernier qui ne figure au-dessous de 300 m que dans les récoltes diurnes de juillet.

2°) Espèces eurybathes

Prépondérantes en surface, ces espèces sont encore bien représentées au-delà de 100 m de profondeur; c'est le cas des trois *Limacina*, de *Peraclis bispinosa* et de *P. apicifulva* (fig. 4).

3°) Espèces méso- et bathypélagiques

Ces espèces sont plus rares: *Styliola subula*, *Clio pyramidata*, *C. cuspidata*, *C. polita*. Rappelons que pour les trois premières, seuls les adultes ont un habitat profond. On peut y ajouter *Peraclis triacantha*, bien représenté sur la station du banc Joséphine.

Il apparaît ici une contradiction entre la description du comportement bathymétrique des *Peraclis*, d'après

⁷ Cependant, pour en donner une idée approximative, nous indiquons que l'«envergure» des plus grands, parapodies étalées, est de 12 mm.

les observations des auteurs et les nôtres. Tenues pour méso- et bathypélagiques (TESCH 1946, 1948; VAN DER SPOEL 1970), la plupart des espèces du genre sont superficielles ou eurybathes dans les trois séries de récoltes du «Meteor». Il est vrai que nous n'avons pas séparé les jeunes des adultes dans les comptages, mais cette distinction n'a pas été faite non plus dans les travaux précédents; par ailleurs, ces espèces sont généralement peu abondantes dans les collections, ce qui n'autorise pas de conclusions écologiques définitives. Le débat reste donc ouvert.

2.3.2. Comparaisons avec la Méditerranée

Elles sont intéressantes pour les espèces eurybathes; à une exception près, en effet, toutes voient leur comportement bathymétrique se modifier fortement en Méditerranée.

Les mentions de *Limacina bulimoides* se limitent au sud du bassin occidental; c'est en mer d'Alboran et en baie d'Alger qu'elles sont les plus nombreuses, et toujours à 25 m de profondeur ou en surface. *L. lesueuri* est plus rarement signalée: essentiellement localisée en mer d'Alboran et en baie d'Alger, toutes les récoltes ont également été faites à 25 ou 0 m.

Par comparaison, voyons comment se comporte *L. inflata*, installée de longue date en Méditerranée. Il ne semble pas y avoir de grandes différences entre la situation bathymétrique des populations de part et d'autre de Gibraltar: si les adultes, en dehors de la période de reproduction, sont mésopélagiques, voire bathypélagiques (vers 500 m) dans la journée, les jeunes, qui sont la majorité dans nos échantillons⁸, sont surtout épi- et mésopélagiques, comme l'atteste notre graphique de distribution verticale aussi bien que ceux de RAMPAL (1975, fig. 90, p. 378).

On voit ainsi, qu'à l'inverse de *L. inflata*, bien adaptée au milieu méditerranéen, où elle conserve son comportement bathymétrique habituel, occupant toute la colonne d'eau de la surface jusqu'aux grandes profondeurs, les spécimens de *L. bulimoides* et *L. lesueuri* qui pénètrent en Méditerranée sont contraints de restreindre leur dispersion aux couches de surface et de subsurface, afin de se maintenir dans les eaux d'influence atlantique.

C'est ce que l'on constate aussi pour *Peraclis bispinosa* et *P. apicifulva*, tenues pour accidentelles en Méditerranée, mais dont l'origine océanique ne fait aucun doute. Eurybathes dans l'Atlantique (fig. 4), ces formes deviennent superficielles à l'est de Gibraltar: récoltes à 25 m en mer d'Alboran (RAMPAL 1965) et à 0 m à Alger (FRANC 1948) pour la première, en surface à Villefranche (BRACONNOT, in RAMPAL 1975) pour la seconde; ces mentions sont trop rares cependant pour

affirmer l'existence d'un changement de niveau en Méditerranée.

Comme pour les *Limacina*, la comparaison entre ces deux espèces essentiellement atlantiques et *Peraclis reticulata*, à répartition atlanto-méditerranéenne, est instructive. Ce dernier, mésopélagique ou subsurface selon les auteurs, nous apparaît en fait comme un organisme superficiel à tendance eurybathe (fig. 4). Il semble avoir le même comportement dans les secteurs sud-occidental et oriental de la Méditerranée, où il est bien représenté, se situant le plus souvent entre 300 m et la surface, mais parfois jusqu'à 500 et même 1000 m (RAMPAL 1975).

2.3.3. Remarques biogéographiques

Deux traits distinguent la faune des Thécosomes de la station du Grand Banc Météor de celle du Banc Joséphine.

On notera d'abord la plus grande richesse de la première, comportant 23 espèces contre 10 pour la seconde. Même si l'on ne tient compte que des récoltes faites à la même période (été) et en nombre comparable sur les deux stations (9 et 14 séries de prélèvements, respectivement), l'écart reste grand: 22 espèces contre 10. On soulignera la stabilité remarquable de la composition de la faune des Thécosomes dans les parages du Grand Banc Météor, au printemps et en été: la seule différence entre les deux séries de prélèvements tient à la présence de *Clio polita*, forme ubiquiste profonde, en avril, et à celle de *Cavolinia tridentata*, cosmopolite de surface, et de *Desmopterus papilio*, commune dans l'Atlantique central, en juillet.

Les affinités biogéographiques des espèces qui caractérisent les deux stations sont par ailleurs différentes. En effet, tous les éléments de la station la plus septentrionale ont une vaste répartition, leur aire englobant, pour la plupart, l'Atlantique tempéré: *Limacina inflata*, *L. bulimoides*, *Styliola subula*, *Creseis virgula*, *Clio pyramidata*, *Cavolinia inflexa*, *Peraclis apicifulva*, *P. bispinosa*, *P. triacantha* et *P. reticulata*. Ces espèces se retrouvent sur la station méridionale, mais certaines y sont moins abondantes. C'est le cas de *Peraclis apicifulva*, qui y représente moins de 3 % des Thécosomes en juillet, contre 54 % sur l'autre à la même époque (juin). En revanche, sur le Grand Banc Météor, figurent des espèces à affinités tropicales et subtropicales marquées, telles que *Hyalocylis striata*, *Diacria trispinosa major*, *D. quadridentata*, *Cavolinia longirostris* et *Desmopterus papilio*. La plupart auraient pu apparaître dans l'inventaire du banc Joséphine, puisqu'elles atteignent la latitude de Gibraltar, mais, à la limite septentrionale de leurs aires, elles y sont rares.

La comparaison avec les secteurs adjacents est intéressante. Parmi les 17 espèces identifiées dans le secteur marocain par FURNESTIN (1961), 13 sont représentées dans le matériel du «Meteor»; l'auteur souligne les «affinités tropicales accusées» de ces organismes,

⁸ C'est ce qui explique peut-être aussi que les migrations nycthémerales dans l'Atlantique, d'après nos observations, soient moins amples qu'en Méditerranée.

surtout rencontrés dans le sud-marocain, particulièrement soumis à l'influence des eaux chaudes.

Un inventaire relatif à 8 pêches profondes (1000—0 m) dans le secteur ouest-ibérique (CASANOVA et al. 1970), révèle la présence de 10 espèces⁹ qui, à une exception près, *Diacria trispinosa trispinosa*, se retrouvent dans les échantillons du «Meteor».

La faune des Thécosomes de la région comprise entre les côtes ibéro-marocaines et le 30^e méridien ouest présente donc une homogénéité certaine; toutefois, la variété spécifique croît à la fois du nord vers le sud et de la côte vers le large, en accord avec les affinités à la fois tropicales et typiquement pélagiques de ces organismes.

On notera l'absence d'influence des eaux méditerranéennes sur la composition de la faune du Banc Joséphine: aucun spécimen relevant des espèces communes aux deux secteurs n'a les caractères des populations méditerranéennes. Ou bien le temps d'observation sur cette station a été trop bref pour saisir le rôle des eaux lusitaniennes sur la composition du peuplement planctonique, ou bien la masse de ces eaux est insuffisante dans le secteur pour avoir quelque effet (en 1957 et 1958, les salinités de 36 ‰, observées à 750

⁹ Ce nombre est identique à celui trouvé pour la station du Banc Joséphine, mais la composition faunistique est différente: 6 espèces seulement sont communes aux deux inventaires.

milles de Gibraltar au nord-ouest du cap Finisterre, n'ont pas été décelées au-delà de 350 milles à l'ouest du détroit, selon LACOMBE & TCHERNIA 1960). Le défaut des manifestations attendues tient vraisemblablement à ces deux causes.

Biogéographie de *Diacria trispinosa*

Nos observations apportent des informations originales sur les relations entre la morphologie et la distribution de cette espèce.

On en connaît depuis longtemps deux formes, à vaste répartition: *D. t. trispinosa* qui, dans l'Atlantique, s'étend de la latitude du Cap au nord des Iles Britanniques, et *D. t. major*, beaucoup plus rare, qui ne remonterait pas au-delà des côtes nord-africaines. Ces deux formes existent dans les trois océans.

Les 5 spécimens adultes des collections du «Meteor», pêchés en avril (3 sp.) et en juillet (2 sp.) sur la station méridionale, répondent à la description de la dernière: les épines latérales de la coquille sont nettement dirigées vers l'arrière du corps, alors que chez *D. t. trispinosa*, elles sont perpendiculaires à l'axe du corps (fig. 5).

Récemment, RAMPAL (1975) a décrit du Pacifique occidental une troisième forme, qu'elle considère comme l'une des semi-espèces de la super-espèce *Diacria trispinosa*.

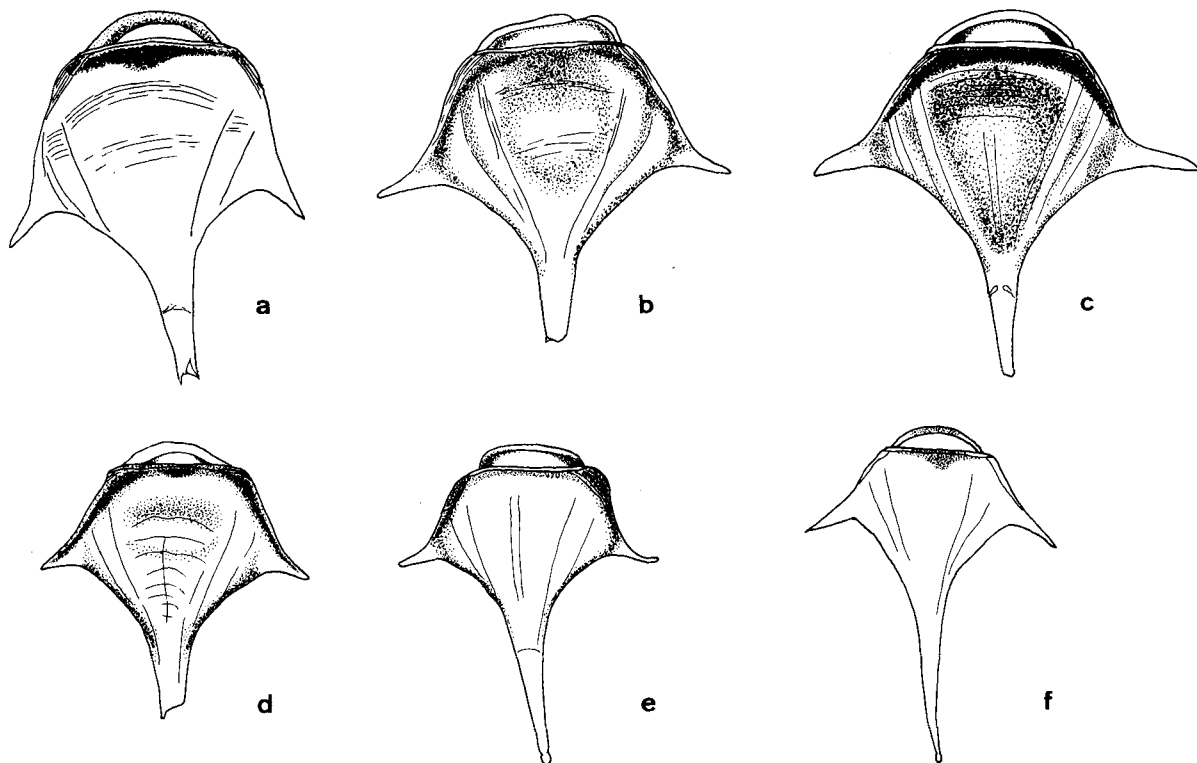


Fig. 5. *Diacria trispinosa major* (a) et *Diacria trispinosa trispinosa* (b—f): b) sédiments sud-tyrrhéniens, c) côtes ibériques, d) Rio de Oro, e) Afrique du Sud, f) Pacifique occidental; noter les variations clinales de la taille et de l'aire colorée du test.

Fig. 5. *Diacria trispinosa major* (a) and *Diacria trispinosa trispinosa* (b—f): b) south-Tyrrhenian sediments, c) Iberian coasts, d) Rio de Oro, e) South-Africa, f) occidental Pacific; remark the clinal variations of length and coloured area of the shell.

D'abord tenues pour des espèces distinctes (d'ORBIGNY 1836), les deux premières formes furent ensuite considérées comme taxons infraspécifiques jusqu'en 1974, où PANHORST & VAN DER SPOEL les ont élevées à nouveau au rang d'espèces (*D. trispinosa* et *D. major*), en raison de leur sympatrie dans le secteur des Bermudes.

En 1977, enfin, DUPONT confirme les conclusions de ces deux auteurs et fait en outre éclater *D. trispinosa* en deux nouvelles espèces: *D. trispinosa s.s.* et la forme décrite par RAMPAL, en raison de leur sympatrie et de la couleur différente du test (qui s'accompagne aussi de légères variations de sa morphologie).

L'examen de spécimens de *Diacria trispinosa trispinosa* d'origine variée: côtes ibériques, Rio de Oro, région du Cap, Pacifique occidental et sédiments quaternaires en Méditerranée¹⁰, nous conduit à considérer avec réserves les conclusions de DUPONT.

a) Variations de la taille et de la couleur chez *D. t. trispinosa*

L'observation comparée du test des spécimens actuels conduit à deux remarques.

1°/ La taille diminue régulièrement du nord au sud de l'Atlantique, et de l'Atlantique au Pacifique occidental, ainsi que l'indiquent les longueurs moyennes du test adulte: Portugal, 7.38 mm; Rio de Oro, 7.18 mm; région du Cap, 6.08 mm; P. occidental, 5.99 mm. L'orientation générale des épines latérales du test ne change pas (fig. 5).

¹⁰ Les spécimens des trois derniers lots nous ont été confiés par J. RAMPAL.

2°/ L'étendue de l'aire pigmentée du test varie dans le même sens que la taille (fig. 5): largement répandue sur les lèvres et la valve ventrale chez les spécimens ibériques, cette couleur brune ne persiste que sur les lèvres, le bord externe du test et dans la partie médio-antérieure de la valve ventrale des spécimens nord-africains¹¹; chez ceux d'Afrique du Sud, cette tache médio-antérieure disparaît; chez ceux du Pacifique occidental, enfin, il ne reste qu'un fin liseré bordant la lèvre inférieure, légèrement accentué dans la région médiane.

b) Distribution de *D. t. trispinosa* (fig. 6)

Les auteurs la mentionnent dans tous les océans, dans le Pacifique occidental notamment, si l'on se réfère aux croisières du «Dana» (TESCH 1948). On fera deux remarques: d'une part, TESCH n'y signale que les deux formes bien connues *major* et *trispinosa*¹², la dernière étant la plus abondante; d'autre part, RAMPAL, dans de nombreuses récoltes du «Coriolis» dans le Pacifique, ne trouve que la forme représentée dans la figure 5. Il semble donc que l'on ait affaire à la seule *D. t. trispinosa*; elle diffère assez des exemplaires atlantiques pour que RAMPAL l'ait souligné; si TESCH ne l'a pas fait, c'est sans doute qu'il disposait de tous les maillons intermédiaires, de l'Atlantique Nord au Pacifique, en passant par l'océan Indien, et que la série lui a paru continue. Un réexamen des collections danoises résoudrait probablement le problème.

¹¹ Données obtenues sur 3 spécimens seulement.

¹² Il la nomme *minor*.

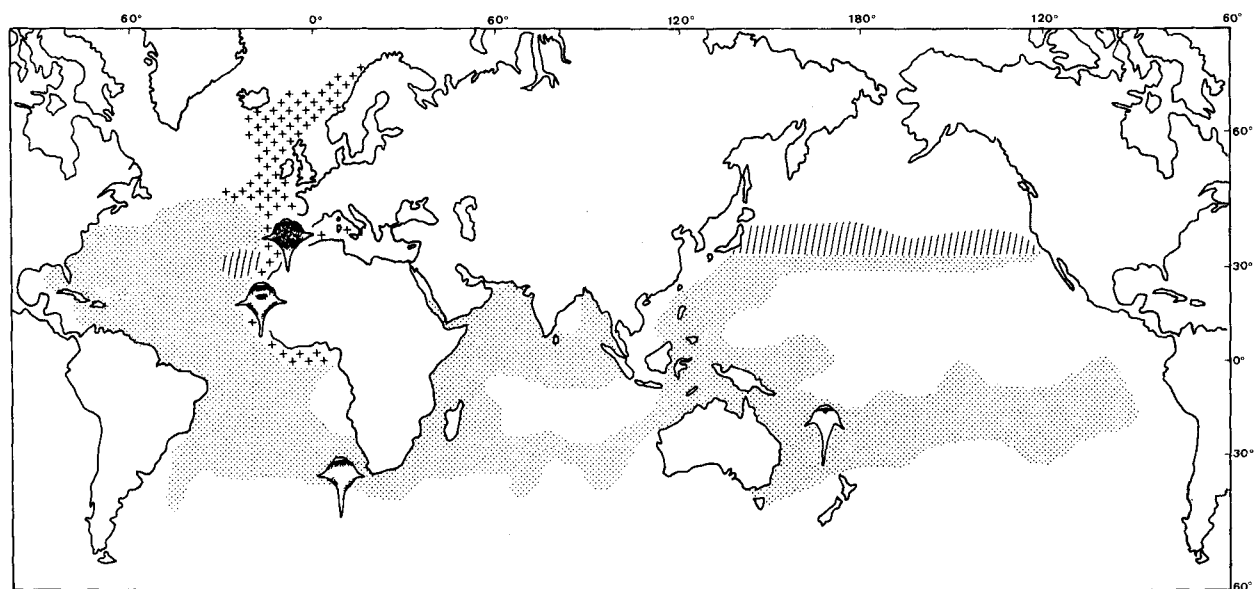


Fig. 6. Répartition de *Diacria trispinosa*: les croix indiquent la présence exclusive de *D. t. trispinosa*, les hachures celle de *D. t. major* et les pointillés les aires où la distinction entre les 2 formes n'est pas faite, la première y étant cependant dominante. Les diverses formes de *D. t. trispinosa* sont schématisées sur les lieux de récolte.

Fig. 6. Distribution of *Diacria trispinosa*: *D. t. trispinosa* (crosses), *D. t. major* (hatching) and both the 2 forms (dotted) when the distinction between them was not done, the first one being nevertheless dominant. The different forms of *D. t. trispinosa* are schematized on the sampling area.

c) Relations entre *D. t. major* et *D. t. trispinosa*

L'argument morphologique est au contraire solide ici: les deux formes sont assez différentes (morphologie et couleur) pour qu'on les identifie sans risque d'erreur, et on ne connaît aucun intermédiaire. Mais l'argument essentiel justifiant leur statut spécifique, à savoir leur distribution sympatrique, n'est pas suffisamment étayé (fig. 6). Certes, les deux formes sont mentionnées sur les mêmes stations (TESCH 1946, PANHORST & VAN DER SPOEL 1974), mais sans précision de leur nombre respectif. Or, au contact entre deux aires contiguës, deux formes peuvent être capturées ensemble sans qu'il y ait pour autant distribution sympatrique. Il est fréquent que seule l'une des deux soit présente dans une région donnée: *D. t. trispinosa* dans les récoltes de l'«Atlantide» le long des côtes ouest-africaines (VAN DER SPOEL 1970), où l'on aurait pu s'attendre à trouver aussi *D. t. major*, à répartition essentiellement tropicale; celle-ci est par contre plusieurs fois signalée dans l'Atlantique par 30 à 35° de latitude nord (d'ORBIGNY 1836, VAN DER SPOEL 1967, présentes mentions).

Les deux formes ne semblent pas avoir cohabité dans un passé récent en Méditerranée ni dans le proche Atlantique: *D. trispinosa*, actuellement très rare en Méditerranée, est dominante dans la thanatocénose des sédiments profonds dragués en mer Sud-Tyrrhénienne, où elle figure à côté d'espèces tropicales strictes comme *Clio balantium* et *Cavolinia uncinata* (RAMPAL 1978). L'examen des exemplaires révèle que tous appartiennent à *D. t. trispinosa*, la couleur de leur test¹³ étant intermédiaire entre celle des spécimens actuels des côtes du Portugal et du Rio de Oro (fig. 5). L'absence de *D. t. major* sur les côtes ibéro-marocaines est l'explication vraisemblable au fait qu'elle n'ait pas profité des conditions climatiques favorables pour pénétrer en Méditerranée.

Un examen des collections des grandes croisières océanographiques permettrait, dans ce cas aussi, de se prononcer sur l'alternative: considérer *D. t. trispinosa* et *D. t. major* comme deux espèces s'il s'avérait que leurs aires se recouvrent largement, ou comme deux semi-espèces de la super-espèce *D. trispinosa* si leur répartition était essentiellement allopatrique. C'est cette dernière position que nous adoptons pour l'instant.

3. Discussion et conclusions

Les nombreux prélèvements verticaux effectués par le «Meteor» dans l'Atlantique ont permis de déterminer la distribution bathymétrique de la plupart des espèces identifiées.

Le regroupement des espèces selon leurs affinités bathymétriques a conduit à reconnaître les mêmes

catégories au sein des trois groupes zoologiques étudiés: chez les Siphonophores, comme chez les Méduses et les Thécosomes, on trouve des espèces superficielles, eurybathes et profondes. En revanche, les rythmes circadiens, absents chez les Méduses, sont rares et à peine marqués chez les Siphonophores et bien évidents chez les Thécosomes. Enfin, si nous avons confirmé la distribution verticale reconnue à la majorité des espèces, nous avons modifié l'appréciation des préférences bathymétriques attribuées à tort à certaines d'entre elles (Méduses et Thécosomes).

Ces inventaires contribuent également à enrichir les connaissances sur la composition et la distribution de la faune planctonique de l'Atlantique nord-africain: un Siphonophore nouveau pour l'Atlantique, *Clausophyes massiliana*, a été signalé et les frontières de l'aire de quelques espèces tropicales ont été repoussées vers le nord.

Cette étude nous a enfin conduit à discuter des relations faunistiques entre l'Atlantique et la Méditerranée, cet aspect biogéographique étant assez important pour justifier le long développement qui lui a été consacré.

L'absence en Méditerranée de formes superficielles et subsuperficielles communes en baie ibéro-marocaine est depuis longtemps attribuée aux caractéristiques hydrologiques de ses eaux, dont les salinités particulièrement élevées (généralement supérieures à 38 ‰) les différencient nettement de celles de l'océan voisin. Mais les auteurs sont beaucoup plus réservés quant aux motifs de l'absence de formes du méso- et du bathyplancton: tout en évoquant les conditions de milieu (fortes salinités et températures très élevées en profondeur, voisines de 13 °C à 300 m et au-delà), ils font intervenir aussi l'impossibilité pour la plupart des formes vivant au-dessous de 300 m de franchir le seuil de Gibraltar (KRAMP 1924, RUUD 1936, BIGELOW & SEARS 1937, FAGE 1942, VIVES et al. 1975). Or, l'examen de la distribution verticale des Siphonophores absents de Méditerranée a montré que, exception faite des espèces non encore signalées à ce jour en baie ibéro-marocaine, toutes les autres se heurtaient à l'obstacle hydrologique plutôt que topographique. Ceci, qui va de soi pour les espèces superficielles et eurybathes, s'impose également à l'esprit pour les espèces profondes, lorsqu'on regarde de près leur comportement bathymétrique: elles peuvent, à un moment ou à un autre de leur existence, se trouver dans les 200 premiers mètres sous la surface et passer en Méditerranée, mais elles périssent alors faute de pouvoir s'y adapter. Dans le cas des Méduses bathypélagiques, il apparaît aussi que, pour certaines d'entre elles, le seuil de Gibraltar reste infranchissable et motive leur absence en Méditerranée. En revanche, pour celles qui peuvent occasionnellement évoluer dans les couches subsuperficielles, c'est encore l'obstacle hydrologique qu'il faut invoquer. Enfin, l'étude des modifications de la distribution ver-

¹³ La couleur est remarquablement bien conservée chez la plupart des spécimens.

ticale de certains Thécosomes en Méditerranée met bien en évidence l'existence d'une barrière hydrologique s'opposant à la pénétration des espèces atlantiques. A l'inverse de *Limacina inflata* et *Peraclis reticulata* qui, bien adaptés, conservent la même large distribution que dans l'océan, *Limacina bulimoides*, *L. lesueuri*, *Peraclis bispinosa* et *P. apicifulva*, dont le passage est accidentel, n'occupent que les couches superficielles d'influence atlantique.

On peut aussi se demander si, comme nous l'avons démontré pour les Crustacés Décapodes (CASANOVA 1977), il y a impossibilité d'échanges faunistiques entre les populations d'une même espèce vivant en Méditerranée et dans l'océan.

Les seules informations dont nous disposons laissent penser qu'il pourrait en être de même pour les Siphonophores et les Thécosomes. En effet, selon TOTTON (1954), les exemplaires de *Halistemma rubrum* des océans Indien et Atlantique diffèrent par plusieurs

caractères (taille et forme des bractées et des nectophores) de ceux de Méditerranée, d'après lesquels elle a été décrite. PUGH (1974), retrouvant ces différences sur les spécimens canariens, envisage l'hypothèse que ceux-ci constituent une sous-espèce ou même une espèce distincte de celle de la Méditerranée. Pour certains Thécosomes également, RAMPAL (1975) a mis en évidence des différences morphologiques tranchées entre spécimens atlantiques et méditerranéens: «race alboranaise» chez *Clio pyramidata*, ou «forme originale» de *Cavolinia inflexa* dans le sud du bassin occidental. En conséquence, les échanges faunistiques entre l'Atlantique et la Méditerranée ne pourraient donc qu'accroître temporairement la richesse d'un secteur donné (mer d'Alboran, par exemple), mais n'auraient pas d'effets durables, puisqu'il ne se produit ni nouvelle colonisation, ni croisements entre les formes d'une même espèce séparées par le détroit.

Bibliographie

- ALLAIN, C. (1964): L'hydrologie et les courants du détroit de Gibraltar pendant l'été de 1959. — Rev. Trav. Inst. Pêches marit. 28 (1): 102 pp.
- BARHAM, E. G. (1963): Siphonophores and the deep scattering layer. — Science 140 (3568): 826—828.
- BEAUDOUIN, J. (1971): Données écologiques sur quelques groupes planctoniques indicateurs dans le golfe de Gascogne. — Rev. Trav. Inst. Pêches marit. 35 (4): 375—414.
- BIGELOW, H. B. & SEARS, M. (1937): Siphonophorae. — Rep. Danish Oceanogr. Exp. 1908—10 to the Mediterranean and adj. seas 11 (Biol.), 2: 1—144.
- CASANOVA, J.-P. (1967): Analyse de quelques pêches planctoniques profondes dans le golfe de Gascogne. — Cons. Int. Explor. Mer, C. M. 1967/L: 9.
- (1970): Essai de classement bathymétrique des formes zooplanctoniques en Méditerranée. — Rev. Trav. Inst. Pêches marit. 34 (1): 45—57.
- (1972): Distribution verticale des Siphonophores sur une station proche du Grand Banc Météor. — Cons. Int. Explor. Mer, C. M. 1972/L: 9.
- (1977): La faune pélagique profonde (zooplancton et micronecton) de la Province atlanto-méditerranéenne. Aspects taxonomique, biologique et zoogéographique. — Thèse Doct. Etat, Univ. de Provence, Marseille. 455 pp.
- CASANOVA, J.-P., CASANOVA-SOULIER, B., DUCRET, F. & RAMPAL, J. (1970): Inventaire de quelques pêches planctoniques profondes de l'Atlantique ouest-ibérique. — Cons. Int. Explor. Mer, C. M. 1970/L: 7.
- CHUN, C. (1897): Die Siphonophoren der Plankton-Expedition. — Ergebn. Plankton-Exp. 2: 1—126.
- DEKEYSER, P. L. & DERIVOT, J. H. (1961): Liste des méduses mentionnées dans les eaux marines ouest-africaines. — Bull. Inst. fr. Afr. noire, sér. A, 23 (3): 904—909.
- DUPONT, L. (1977): Spéciation in *Diacria* GRAY 1847, Gastro-poda. — Abstr. sixth Europ. malacological Congress, Amsterdam. 2 pp.
- FAGE, L. (1942): Mysidacea Lophogastrida. II. — Dana Rep. 23: 67 pp.
- FRANC, A. (1948): Véligères et Mollusques Gastéropodes des baies d'Alger et de Banyuls. — J. Conchyliol. 88: 13—35.
- FURNESTIN, M.-L. (1957): Chaetognathes et zooplancton du secteur atlantique marocain. — Rev. Trav. Inst. Pêches marit. 21 (1—2): 356 pp.
- (1959): Méduses du plancton marocain. — Ibid. 23 (1): 105—124.
- (1960): Zooplancton du golfe du Lion et de la côte orientale de Corse. — Ibid. 24 (2): 153—252.
- (1961): Ptéropodes et Hétéropodes du plancton marocain. — Ibid. 25 (3): 293—326.
- GOY, J. (1973): Note sur les Hydroméduses dans les eaux tropicales et subtropicales. — Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3è sér., n° 165, Ecol. générale 21: 333—343.
- KINZER, J. (1965): Untersuchungen über das Makroplankton bei Ischia und Capri und im Golf von Neapel im Mai 1962. II. Die Verbreitung der Siphonophora. — Pubbl. staz. zool. Napoli 34: 247—255.
- (1977): On the vertical distribution of Siphonophores in the upwelling area off NW Africa (Auftriebs-Expedition R.V. «Meteor», cruise 26, 1972). — «Meteor» Forsch.-Ergebn. D, No. 26: 21—27.
- KINZER, J. & HEMPEL, G. (1970): Probleme und Methoden der planktologischen Arbeiten auf den Atlantischen Kuppelfahrten von FS «Meteor» März—Juli 1967. — «Meteor» Forsch.-Ergebn. D, No. 7: 3—22.
- KRAMP, P. L. (1924): Medusae. — Rep. Danish Oceanogr. Exped. 1908—10 to the Mediterranean and adj. seas II (H. 1): 67 pp.
- (1959): The Hydromedusae of the Atlantic ocean and adjacent waters. — Dana-Rep. 46: 283 pp.
- LACOMBE, H. & TCHERNIA, P. (1960): Quelques traits généraux de l'hydrologie méditerranéenne d'après diverses campagnes hydrologiques récentes en Méditerranée, dans le proche Atlantique et dans le détroit de Gibraltar. — Cah. océanogr. 12 (8): 527—547.
- LELOUP, E. (1933): Siphonophores calycophorides provenant des campagnes du Prince Albert Ier de Monaco. — Résult. Camp. sci. Monaco 87: 1—6.
- (1955): Siphonophores. — Rep. Sci. Results «Michael Sars» North Atlantic Deep-Sea Exped. 1910, 5 (11): 1—24.
- LELOUP, E. & HENTSCHEL, E. (1935): Die Verbreitung der calycophoren Siphonophoren im Südatlantischen Ozean. — Wiss. Ergebn. Dtsch. Atlant. Exped. 1925—1927, 12 (2): 1—31.
- MARGULIS, R. YA. (1972): Distribution of Siphonophores of the genus *Lensia* (suborder Calycophorae) in the Atlantic. — Oceanology 11: 80—84.
- MOORE, H. B. (1949): The zooplankton of the upper waters of the Bermuda area of the North Atlantic. — Bull. Bingham Oceanogr. Coll., Yale Univ., 12 (2): 1—97.
- (1953): Plankton of the Florida Current. II. Siphonophora. — Bull. Mar. Sci. Gulf and Caribbean 2: 559—573.
- ORBIGNY, A. D' (1836): Voyage dans l'Amérique méridionale exécuté pendant les années 1826—1833. — Mollusques 5 (3): 49—184. Bertrand, Paris.

- PANHORST, W. L. & SPOEL, S. VAN DER (1974): Notes on the adult and young stages in *Diacria* (Gastropoda, Pteropoda). — *Basteria* 38: 19–26.
- PATRILL, G. (1964): Les Siphonophores calycophores du golfe de Marseille. — *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume* 35: 185–258.
- (1965 a): Contribution à l'étude des Siphonophores calycophores recueillis dans le golfe de Gascogne. Note préliminaire 1. — *Ibid.* 37: 151–160.
- (1965 b): Contribution à l'étude des Siphonophores calycophores recueillis dans le golfe de Gascogne. Note préliminaire 2. — *Ibid.* 38: 15–31.
- (1966): Contribution à l'étude des Siphonophores calycophores recueillis dans le golfe de Gascogne. (3ème note). Données hydrologiques. Conclusions. — *Ibid.* 41: 109–116.
- (1969): *Clausophyes massiliana* sp. n. nouvelle espèce de Siphonophore calycophore bathypélagique des eaux méditerranéennes. — *Téthys* 1 (2): 255–260.
- PUGH, P. R. (1974): The vertical distribution of the Siphonophores collected during the Sond Cruise, 1965. — *J. mar. biol. Ass. U.K.* 54: 25–90.
- (1975): The distribution of Siphonophores in a transect across the North Atlantic Ocean at 32° N. — *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 20: 77–97.
- RAMPAL, J. (1975): Les Thécosomes (Mollusques pélagiques). Systématique et évolution. Ecologie et biologie méditerranéennes. — Thèse Doct. Etat, Univ. de Provence, Marseille. 485 pp.
- (1978): Thécosomes tropicaux dans les sédiments de la mer Tyrrhénienne. — C.I.E.S.M., XXVI^e Congrès-Ass. plénière, Antalya: 8 pp.
- RUSSELL, F. S. (1953): The Medusae of the British Isles. — Cambridge Univ. Press: 530 pp.
- RUUD, J. T. (1936): Euphausiacea. — *Rep. Danish Oceanogr. Exped. 1908–10 to the Mediterranean and adj. seas* 11 (6): 1–86.
- SOENEN, M. (1969): Contribution à l'étude du zooplancton superficiel et profond du bassin sud-occidental méditerranéen. — Thèse Doct. 3^e cycle, océanogr., Fac. Sci. Marseille. 234 pp.
- SPOEL, S. VAN DER (1967): Euthecosomata, a group with remarkable developmental stages (Gastropoda, Pteropoda). — Noorduyri & zn., Gorinchem: 375 pp.
- (1970): The pelagic Mollusca from the "Atlantide" and "Galathea" Expeditions collected in the East Atlantic. — *Atlantide Rep.* 11: 99–139.
- TESCH, J. J. (1946): The Thecosomatous Pteropoda I. The Atlantic. — *Dana Rep.* 28: 1–82.
- (1948): The Thecosomatous Pteropoda II. The Indo-Pacific. — *Ibid.* 30: 1–45.
- TOTTON, A. K. (1941): New species of the Siphonophoran genus *Lensia* TOTTON, 1932. — *Ann. Mag. Nat. Hist., Ser.* 11 (8): 145–168.
- (1954): Siphonophora of the Indian Ocean together with systematic and biological notes on related specimens from other oceans. — "Discovery" *Rep.* 27: 1–162.
- VIVES, F., SANTAMARIA, G. & TREPAT, I. (1975): El zooplanc- ton de los alrededores del estrecho de Gibraltar en junio-julio de 1972. — *Res. Exp. Cient. B/O Cornide* 4: 7–100.

Manuscrit reçu le 2 janvier 1980