

AVANT-PROPOS

A Per FORSSKÅL (1732-1763).

La première exploration scientifique moderne du secteur Levantin de la Méditerranée et de la mer Rouge a été réalisée par une expédition multidisciplinaire subventionnée par le roi FRÉDÉRIC V de Danemark.

L'expédition dirigée par Carsten NIEBUHR (astronome et cartographe), comprenait Per FORSSKÅL (naturaliste, élève de C. LINNÉ), Christian von HAVEN (philologue), Christian C. KRAMER (médecin), Georg W. BAURENFEIND (dessinateur et graveur) et un domestique, BERGGREN, ancienne ordonnance.

L'expédition quitta Copenhague le 14 janvier 1761 et, après un voyage souvent pénible, atteignit Constantinople le 30 juillet suivant; elle gagna l'Égypte en septembre et y séjourna un an. Elle rejoignit ensuite Suez pour explorer le Sinaï et surtout le Yémen, but du voyage.

Dès le départ FORSSKÅL, aidé par BAURENFEIND, multiplia les observations et récolta un abondant matériel d'espèces botaniques et zoologiques nouvelles, expédié au fur et à mesure au Danemark. Nous lui devons la description de nombreux planctontes méditerranéens, dont *Geronya proboscidalis*, *Physophora hydrostatica*, *Cavolinia tridentata*, *Salpa maxima*, *Salpa democratica*.

Le séjour au Yémen, l'Arabie Heureuse, fut funeste à l'expédition. Quelques semaines, à peine, après von HAVEN, FORSSKÅL mourait le 12 juillet 1763, sans doute de malaria, et trois autres membres de l'expédition le suivirent rapidement dans la tombe. Seul C. NIEBUHR regagna Copenhague le 20 novembre 1767 après avoir longuement exploré la Perse, la Mésopotamie et la Palestine.

Soit par négligence, soit par jalousie, le matériel expédié par FORSSKÅL fut laissé à l'abandon dans un hangar et finalement perdu. Heureusement NIEBUHR parvint à publier en 1775 les notes scientifiques et les dessins de son compagnon.

Le Moyen Orient a été influencé depuis 120 ans par deux réalisations humaines motivées par des raisons économiques et sociales.

La première fut le percement de l'Isthme de Suez et l'ouverture du Canal en 1869. La mer Rouge et la Méditerranée orientale communiquaient à nouveau après des millénaires de séparation.

La seconde fut l'érection du Grand Barrage d'Assouan, mis en service en 1965; en régularisant les crues du Nil et l'irrigation de l'Egypte, il supprima l'apport estival d'eau douce et de sels nutritifs qui enrichissaient le bassin Levantin, et la langue d'eau douce, qui, pénétrant dans le canal de Suez, agissait à la manière d'un piston refoulant les eaux sursalées des Lacs Amers jusque dans le Golfe de Suez. Le canal est maintenant parcouru presque toute l'année par un courant allant du sud vers le nord.

Ces deux réalisations humaines ont eu des conséquences biologiques insoupçonnées.

Depuis 1965, la salinité au large des côtes d'Israël et du Liban reste supérieure à 39; comme de plus la température moyenne de l'eau de surface tend à augmenter, la similitude des conditions hydrologiques régnant de part et d'autre de l'Isthme de Suez s'en trouve accrue, favorisant l'implantation des espèces euryhalines migrant de la mer Rouge.

En effet, dès la fin du siècle dernier, favorisée par le drainage des Lacs Amers, la colonisation du Canal par les espèces érythréennes était perceptible; par exemple, on voit le crabe nageur *Neptunus (Portunus) pelagicus* atteindre la Méditerranée et s'y installer. Le passage s'est progressivement accéléré au cours des décennies et les études faunistiques récentes indiquent que 10% des poissons actuellement présents dans le secteur Levantin sont originaires de la mer Rouge. Des crustacés (pénéides), des mollusques gastéropodes et lamellibranches, des ascidies, ont aussi franchi le canal et ont même été transportés vers les côtes turques et grecques, voire le secteur occidental par le courant d'origine atlantique. Plus robustes que les espèces autochtones, les immigrants tendent à les supplanter. Les uns ont une importance économique loin d'être négligeable (les poissons, les crustacés pénéides), d'autres ont un simple intérêt biologique. Certaines espèces qui hébergent des parasites pourraient être à l'origine d'épidémies dommageables.

Plus rares sont les espèces planctoniques qui ont réussi à franchir le Canal: du phytoplancton, du microzooplancton, quelques méduses, copépodes, chaetognathes et appendiculaires ont été identifiés. Les planctontes doivent être épipélagiques et euryhalins, ce qui limite le nombre des élus.

Cette migration a été dénommée *migration lessepsienne* par POR [1978].

Lors de la table ronde tenue à Athènes le 18 octobre 1988 dans le cadre du XXXIème Congrès-Assemblée plénière de la C.I.E.S.M., différentes questions ont été abordées et discutées:

- Le mouvement migratoire va-t-il continuer, en s'accéléralant? Les Lacs Amers seront-ils complètement drainés? Quel est le rôle de l'évaporation et/ou de l'insolation le long du canal?
- Quelle est l'ampleur des migrations? Quelles sont leurs limites? Quelles sont les espèces concernées?
- Certaines espèces réputées d'origine érythréenne ne sont-elles pas en réalité des espèces reliques de la Téthys?

- Quel est l'impact des formes immigrées sur la faune est-méditerranéenne? Représentent-elles un danger, constitueront-elles peu à peu des espèces nouvelles?

- Dans quelles conditions s'est opérée la migration? Activement et progressivement ou par phorétisme (salissures des coques ou ballast des bateaux)?

La table ronde a certainement apporté beaucoup de réponses à ces questions et mis en évidence les lacunes dans nos connaissances. Si la faune du nord de la mer Rouge et celle de la Méditerranée orientale commencent d'être bien connues grâce aux recherches menées par les pays riverains et aux expéditions internationales qui ont exploré la région depuis 2 ou 3 décennies, par contre les informations sur le peuplement du canal et le golfe de Suez restent malheureusement fragmentaires alors que la région est en pleine évolution. Curieusement, des espèces connues des deux extrémités du canal n'ont pas encore été observées dans celui-ci! Il serait souhaitable que l'exploration du canal, éventuellement avec l'appui d'une collaboration internationale, soit activement poursuivie et nous éclaire sur ce qui se passe dans ce laboratoire naturel.

En terminant, j'exprime mes vifs remerciements à tous les participants à cette table ronde. Les discussions qui ont suivi les différents exposés sont la preuve de leur intérêt et je formule le souhait que, lors du XXXIIème Congrès-Assemblée plénière de la C.I.E.S.M. en 1990, les résultats des recherches suscitées par ces échanges de vues nous soient présentés.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- FORSSKÅL P., 1775-1776. - *Descriptiones animalium, avium, ..., lythophytorum quae in itinere orientali observavit*. 2 Vol. Havniae Möller (édité par Carsten Niebuhr).
- HANSEN T., 1981. - La mort en Arabie. Une expédition Danoise 1761-1766. Éditions de l'Aire, Lausanne (traduit du danois par Raymond Albeck).
- POR F.D., 1978. - Lessepsian Migration. The influx of Red Sea Biota into the Mediterranean by way of the Suez Canal. Springer Verl. 228 p.

J. GODEAUX

Université de Liège (Belgique)

Lessepsian migration. An appraisal and new data

by

F.D. POR

*Department of Zoology, the Hebrew University
91904 Jerusalem, Israel*

ABSTRACT

The scarce new information which accumulated since the 1978 monograph on Lessepsian Migration is reviewed. As far as possible, the theses exposed previously are autocritically commented. New information is presented about the geological history of the Neogene Mediterranean and its fauna.

Migrations lessepsiennes. Évaluation et données nouvelles

RÉSUMÉ

Les rares informations récentes obtenues sur les migrations Lessepsiennes durant la dernière décennie sont examinées de manière critique. Les données nouvelles sur l'histoire de la Méditerranée au Néogène et sur sa faune actuelle sont présentées.

INTRODUCTION

Ten years have passed since the publication of the "state of art" on the Lessepsian migration [POR, 1978]. The progress made during this decade in the investigation and understanding of this subject is rather disappointing. There has been no concentrated research effort in this field and the additional data appeared as a result of episodic and occasional findings. The theses presented in 1978 should have been by now subjected to a critical reappraisal: this is the way in which knowledge progresses. Since this has not yet been done, I shall try to review the scant new material and try to make a critical review of the subject, in full awareness of my subjectivity.

THE WIDENING HISTORICAL FRAMEWORK

Like many other man-made environmental changes, Lessepsian migration is imprinted on a general pattern of historical processes. The Suez Canal eventually hastened the genesis of the future Neo-Tethys.

Lately, there were several references in geological literature to a cyclic recrudescence of the Tethys situation in the history of the globe. SENGOR [1985], CAREY [1987] and MCKENZIE [1987] speak of three successive circumglobal oceans, the last of them being the Cretacic Tethys which became obstructed in Neogene times. Accordingly, the opening-up of the Red Sea created a new and devious segment of a future Neo-Tethys. Sooner or later the Isthmus of Suez would have been flooded even without help from DE LESSEPS.

Ten years ago [POR, 1978], the Messinian salinity crisis of the Mediterranean appeared to have been a total annihilation of the marine biota in this sea. As a matter of fact, there were extremely euryhaline marine species which survived the Salinity Crisis "in situ" [POR & DIMENTMAN, 1985]. Among others, the reason for it is the fact that the crisis was not as catastrophic as it appeared when first discovered. According to ROBBA [1987], the loss of the deep-water contact with the Indian Ocean occurred already in the Burdigalian epoch. During the more than 12 Million years which passed till the Messinian culmination there was a shallow "Miocene traffic" with the Indian Ocean, eventually reminiscent of the modern Suez Canal.

SORBINI & TIRAPPELLE-RANCAN [1980] found in the Italian Messinian deposits, several genera of fossil marine fish such as *Epinephelus*, *Atherina*, *Callionymus*, *Zeus* and *Gobius*. The Inter-Messinian *Porites* reefs of the Western Mediterranean [ESTEBAN, 1979-80] have been recently found also in Cyprus [HSU, 1986, quoted by SORBINI, 1988].

SONNENFELD [1985] considered that the contact with the Atlantic was never completely severed and had rather the character of a narrow Bosphorus. Incidentally, this author accepts also the possibility of episodic contacts with the Indian Ocean during the Messinian age.

The reestablished Pliocene Mediterranean was probably already inhabited by some Indopacific biota. WRIGHT [1979] described Indopacific

Foraminifera, GRECCHI [1978] Mollusca and MCKENZIE [1987] some Indopacific species of Ostracoda. However most interesting in this respect is the finding by SORBINI [1988] of fossil specimens of the fishes *Sargocentron* cf. *rubrum* and *Hemiramphus* cf. *far* in the Italian Lower- and Middle Pliocene. These species disappeared later from the Pleistocenic Mediterranean, to be among the first to use the Suez Canal when it opened.

In essence, it seems to me that the presence of Pre-Lessepsian species in the Mediterranean should be more liberally accepted than I did in 1978 and that Lessepsian migration might have had some precedents in Neogene history. The extreme situation which existed in the Eastern Mediterranean before the opening of the Suez Canal was probably due to the extremely inhospitable conditions of the Pleistocene [POR, 1989].

THE PROGRESS OF THE LESSEPSIAN MIGRANTS

In 1978 I expressed the view that Lessepsian migration is eventually approaching a plateau. This is indeed to be expected, but it did not yet happen during the last decade. The number of reported migrant mollusks increased dramatically, probably also because of the study of the previously neglected micro-mollusks. BARASH & DANIN [1986] now list 44 species of resident Indopacific mollusks, in addition to another 47 doubtful species records. Anyhow, this is an increased of 27 species compared with the previous census. Of outstanding interest is the widespread appearance of Indopacific *Strombus decorus* (MIENIS, pers. comm.). This species is reported as rare only from the Southern Red Sea.

BEN TUVIA [1985] reviewed the list of the Lessepsian migrant fishes, but in a short sequence of further publications [GOLANI & BEN TUVIA, 1986; GOLANI, 1987a; SPANIER & GOREN, 1988] the number of migrants reached 44. They represent today not less than 14 families of fishes previously unknown in the Mediterranean.

BEN ELIAHU [1989], reports 6 migrant species among the Polychaeta Nereidae and 5 migrants among the Serpulidae.

Progress in the knowledge of the migrant Crustacea Decapoda was slower: ALMACA [1985] listed the xanthid *Sphaerozium nitidus* and GALIL [1989] recently added the crab *Matuta banksil* and the shrimp *Metapenaeopsis aegyptia* to the list of the Lessepsian migrants. One adult specimen of the rock lobster *Scyllarides ornatus* has been recently caught in Haifa port (GALIL, pers. comm.).

CHERBONNIER [1986] identified the holothurian *Synaptula nigra* from the coasts of Israel, probably the third known migrant echinoderm species. Finally, Spanier (personal communication) identified the first specimens of the "upside-down medusa" *Cassiopea andromeda* from the coasts of Israel. This medusa has been known for many years as an inhabitant of the Bitter Lakes and had even a previous unconfirmed report from the island of Thiera (Santorini). Recently a previously unknown medusa appeared in huge swarms along the Mediterranean coast of Israel. According to GALIL (pers. comm.) this is a new species of an Indopacific scyphomedusa.

DIAMANT [1989] studied the parasites carried over to the Mediterranean by Lessepsian migrant siganid fishes. Several species of protozoans and monogeneans have accompanied their hosts into the new distributional area. Interestingly, the digenean *Hysterolecitha sigani* is also considered to be a migrant; in this case the presence of an equally migrant bivalve would be mandatory.

POR [1989] made a reevaluation of the Lessepsian progress in the Mediterranean. The conclusion reached is that the basic taxonomic composition of the migrants did not change, but that many species which were considered in 1978 to be "Low Probability Migrants" can be upgraded. Accidental or shipborne expansion seems to be also more important than previously thought.

The report of the zooxanthella bearing *Cassiopea* does not change basically my previous statement that appearance of zooxanthellate reef organisms or zooplankton is not to be expected. *Cassiopea* is a rugged, euryhaline and soft-bottom inhabiting species, a clear exception among zooxanthellate species.

THE CASE OF THE PLANKTONIC MIGRANTS

The scepticism concerning the dimensions and the future of zooplankton migration expressed by GODEAUX [1974] and POR [1978] seems to be still justified.

Reports of putative migrant Indopacific plankters continue to appear in literature. The calanoid copepod *Arietellus pavoninus* reported from the Aegean Sea by MORAITOU-APOSTOLOPOULOU [1985] is a circumtropical species. Many among the calanoids of the Lebanon coast, considered by LAKKIS [1976] to be migrants, have to be rechecked. However *Acartia fossae* is probably a real migrant because it is an euryhaline species. The undoubted Lessepsian migrants among the calanoids are euryhaline species too, like *Calanopia elliptica*, *C. media* and *Acartia centrura*, previously reported. A previous report of the calanoid *Euchaeta concinna* by CASANOVA [1973] from the Egyptian coasts might also indicate a true case of Lessepsian migration.

Other eventual newcomers may also be limited to the vicinity of the Suez Canal outlet. Interesting in this respect is the first migrant arrow-worm *Sagitta neglecta* reported by GUERGUES & HALIM [1973].

Although very prudent in her conclusions, FURNESTIN [1979] expected that the planktonic immigration will increase in the future. She even expected to see the appearance of such organisms like *Euphausia diomedae* in the Mediterranean of the near future. Much hope has been pinned in this respect to the cessation of the Nile floods and to the gradual decrease in the salinity of the Suez Canal.

But the environmental constraints in the Suez Canal have not eased lately. EL SHARKAWY & SHARAF EL DIN [1983] gave recent salinity measurements in the Bitter Lakes: values reach 49 ppm in the summer and do not drop below 46 ppm in the winter. According to these authors, the waters of the Bitter Lakes have a residence time of about 6 months and they calculated

that the evaporation rate is enough in order to account for this high salinity, with no need to consider the presence of residual salt deposits. Moreover, saline stratification persists in the Bitter Lake and during 1973-1974 when the Suez Canal was obstructed by a dam, the bottom layers in the Lake were hypersaline and anaerobic.

With the Bitter Lakes as a permanent metahaline barrier interposed in the way of the migrants, it is out of question that the Suez Canal could be used as a passageway for stenohaline holoplanktonic species.

In general the lack of knowledge about the faunistics of the Suez Canal system in these last two decades is very unfortunate.

STILL FEW ANTI-LESSEPSIANS

It seems that our thesis of the unidirectional migration still holds true and that there are very few species which migrated from the Mediterranean to the Red Sea. This fact cannot be simply ascribed to the circumstance that the number of autochthonous species is so much higher in the Red Sea than in the Mediterranean. The figures indicate that the number of Lessepsian migrants could be three orders of magnitude higher than that of the Anti-Lessepsians. The biota of the Red Sea is not hundreds of times richer than that of the Mediterranean!

In the way of actual new data, I can refer only to the paper BARASH and DANIN [1987]. These authors list many putative Anti-Lessepsian mollusk species. At a closer scrutiny however, there is no previously unreported case of Anti-Lessepsian migrants among them. One still has to admit the possibility of passive transport on ship hulls for several species.

Finally, there is an intriguing report by FOU DA and HELLAL [1987] of the large and obvious Mediterranean sea star *Sphaerodiscus placenta* from El Ghardaqa. This is a case which again confirms the idea that in biology even the most clearcut theories have to be taken "with a grain of salt".

THE MAGNITUDE OF THE LESSEPSIAN IMPACT

There is no doubt by now that the Lessepsian migrants in the Eastern Mediterranean are not exotics, but build large and often dominant populations. GALIL and LEWIN SOHN [1981] presented further data supporting the fact that species like *Rhinoclavus kochi*, *Charybdis longicollis* and *Oratosquilla massawensis* form huge populations on the Israeli shelf. GALIL [1989] analyzed the depth distribution of the migrant decapods and found that some of the soft-bottom species tend to settle deeper waters in the Mediterranean.

The considerable role of the migrant fish species in the catches has been emphasized by BEN TUVIA [1985]. Recently, very large commercial catches of the migrant fish *Rastrelliger kanagurta* have been reported by GOLANI (pers. comm.) from the coast of Israel.

The assumption that the Lessepsian migrants represent today at least 10% of the species inventory of the Levantine Basin [POR, 1978] has been further confirmed. BEN-ELIAHU [1989] reached the conclusion that the proportion of migrant polychaetes is slightly above 9%; for mollusks the rate is of 9.4% [BARASH & DANIN, 1986]; for fishes it is of 12% [BEN TUVIA, 1985] and for decapod crustaceans even of 20% [GALIL, 1986]. Among the decapod crustaceans of Mediterranean Turkey, 10% of the species are Lessepsian migrants [KOCATAS, 1981].

Developing an idea first expressed in 1978, POR [1983] proposed the delimitation of a biogeographic province within the Mediterranean, the "Lessepsian Province" (Fig. 1). This idea has been generally well accepted. The limits of the province are, for the time being, the entrance to the Aegean Sea on one hand and the Eastern coast of Sicily on the other (without the Adriatic Sea. As shown by POR [1989], the boundaries of today will certainly expand or shrink according to the climatic evolution in our area. Future biogeographers will consider the Lessepsian Province as a first embryo of the Neo-Tethys.

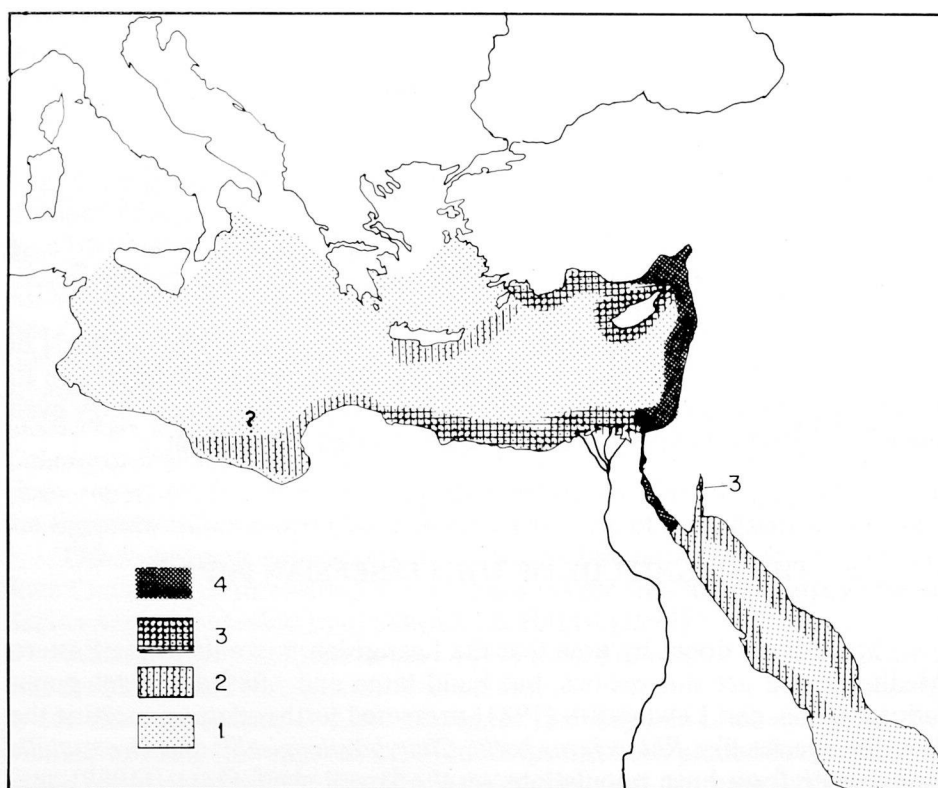


FIGURE 1. - The Lessepsian Province of the Mediterranean and its relation to the Northern Red Sea.

The relative importance of the areas of settlement of the migrants in the Mediterranean and of their staging areas in the Red Sea, are indicated through four scales of shading.

THE PROBLEM OF THE "STRATEGIES" AND OF THE GENETIC BOTTLENECK

Besides the studies on the gross composition, the dynamics and the biogeography of the Lessepsian migrants, the theoretical aspects of the migrational phenomena have also been considered. With all the justified willingness to approach these aspects, in most of the cases the taxonomic information or even the taxonomic resolution is still insufficient.

The conclusions reached by SAFRIEL and RITTE [1985] that de facto and potential Lessepsian migrants are "r strategists" and that there is a smooth gene-flow between conspecific populations on both sides of the Suez Canal, should be rechecked: the taxonomic uncertainties in the molluscan taxa which served as their object are considerable. For instance the comparative advantages between different reproductive strategies can be established only between strictly congeneric species. Comparison between the autochthonous and migrant populations too, have to be performed by using all the parameters which can be mustered by both classical and modern taxonomy.

CONCLUSION

An outstanding example for the judicious use of a sound taxonomic knowledge, combined with ecological, populational and electrophoretic data is that of the study by GOLANI [1988] on the migrant and non-migrant species of the Mullidae (goat-fish). In this case GOLANI did not find any genetical differences between the source population and that of the migrant one. On the other hand, GOLANI [1987b] reports in a previous paper interesting morphometric differences between the migrant and the autochthonous populations of *Sargocentron rubrum*.

BEN-ELIAHU [1989], based on thorough knowledge of the nereid Polychaeta, found that the sizes of the migrant *Pseudonereis anomala* specimens are consistently larger than those of the parental Red Sea population. BEN ELIAHU also considers that a more aggressive reproductive strategy characterizes this species as compared with its autochthonous Mediterranean congener *P. cultrifera*.

Studies like the above mentioned ones indicate the direction which future research on Lessepsian migration should take.

REFERENCES

- ALMACA C., 1985. - Evolutionary and Zoogeographical Remarks on the Mediterranean Fauna of Brachyuran Crabs. - *in*: MORAITOU-APOSTOLOPOULOU M. & KIORSTIS V. (eds.) Mediterranean Marine Ecosystems, Plenum Press: 347-366.

- BARASH AL. & DANIN Z., 1986. - Further additions to the knowledge of Indo-Pacific Mollusca in the Mediterranean Sea (Lessepsian migrants). - *Spixiana*, **9** (2): 117-141.
- BARASH AL. & DANIN Z., 1987. - Notes on the antilessepsian migration of Mediterranean species of Mollusca into the Indo-Pacific region. - *Gloria Maris Antwerpen*, **26** (5, 6): 81-100.
- BEN-ELIAHU, 1989. - Lessepsian Migration in Nereididae (Annelida: Polychaeta): Some Case Histories. - In: SPANIER E., STEINBERGER Y. & LURIA M. (eds), Environmental Quality and Ecosystem Stability: Vol **IV-B**, ISEEQS Publications, Jerusalem: 125-134.
- BEN TUVIA A., 1985. - The Impact of the Lessepsian (Suez Canal) Fish Migration on the Eastern Mediterranean Ecosystem. - In: MORAITOU-APOSTOLOPOULOU M. & KIORTSIS V. (eds.), Mediterranean Marine Ecosystems, Plenum Press: 367-375.
- CAREY S.W., 1987. - Tethys and her Forbears. - In: MCKENZIE K.G. (eds.), Shallow Tethys, Balkema **2**: 3-31.
- CASANOVA J.-P., 1973. - Pénétration du Copépode *Euchaeta concinna* en Méditerranée Orientale par le canal de Suez. - *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **21** (8): 513-514.
- CHERBONNIER G., 1986. - Holothuries de Méditerranée et du nord de la Mer Rouge. - *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, **4** (8): 43-46.
- DIAMANT A., 1989. - Lessepsian migrants as hosts: A parasitological assessment of rabbitfish *Siganus luridus* and *S. rivulatus* (Siganidae) in their original and new zoogeographical regions. - In: SPANIER E., STEINBERGER Y. & LURIA M. (eds.), Environmental Quality and Ecosystem Stability, **IV-B**, ISEEQS Publications, Jerusalem: 187-194.
- EL-SHARKAWY S.M. & SHARAF EL-DIN S.H., 1983. - Great Bitter Lake as a Barrier between the Mediterranean and the Red Sea Flows. - In: ABDEL LATIF A.F., REFAI BAYOUMI A. & THOMPSON M.-F., (eds.), Marine Science in the Red Sea. *Bull. Inst. oceanogr. Fish. Cairo*, **9**: 58-68.
- ESTEBAN M., 1979-80. - Significance of the Upper Miocene coral reefs of the Western Mediterranean. - *Paleogeog. Paleoclim. Paleoecol.*, **29**: 169-188.
- FOUDA M.M. & HELLAL A.M., 1987. - The Echinoderms of the north-western Red Sea, Asteroidea. - *Fauna and Flora of Egypt*, **2**, 71 p.
- FURNESTIN M.L., 1979. - Aspects of the Zoogeography of the Mediterranean Plankton. - In: SPOEL VAN DER S. & PIERROT-BULTS A.C. (eds.) Edward Arnold. Zoogeography and Diversity of Plankton: 191-253.
- GALIL B., 1986. - Red Sea Decapods along the Mediterranean Coast of Israel, Ecology and Distribution. - In: DUBINSKY Z. & STEINBERG Y. (eds.), Environmental Quality and Ecosystem Stability, **III-B**, Bar Ilan Press: 179-183.
- GALIL B., 1989. - Bathymetric distribution and habitat preferences of Lessepsian migrant Decapoda along the Mediterranean coast of Israel, or: do decapods have cold feet?. - In: SPANIER E., STEINBERGER Y. & LURIA M. (eds.), Environmental Quality and Ecosystem Stability, **IV-B**, ISEEQ Publication, Jerusalem: 147-153.

- GALIL B. & LEWINSOHN CH., 1981. – Macrobenthic Communities of the Eastern Mediterranean Continental Shelf. – *PSZNI Mar. Ecol.*, **2** (4): 343-352.
- GODEAUX J., 1974. – Thaliacés récoltés au large des côtes égyptiennes de la Méditerranée et de la mer Rouge (Tunicata, Thaliacea). *Beaufortia*, **22** (291): 83-103.
- GOLANI D., 1987a. – The Red Sea pufferfish *Torquineger flavimaculosus* a new Suez Canal migrant in the Eastern Mediterranean (Pisces: Tetraodontidae). *Senckenberg mar.*, **19** (5-6): 339-343.
- GOLANI D., 1987b. – Comparison of morphomeristical variations of Mediterranean and Red Sea populations of the Suez Canal migrant *Sargocentron rubrum*. – *Centro*, **1** (3): 25-31.
- GOLANI D., 1988. – Aspects of colonization of two Red Sea species, the gold-band goatfish *Upeneus moluccensis* and the brownband goatfish *U. asymmetricus*, migrants in the Mediterranean sea. Thesis, Hebrew University (English summary), 124 p.
- GOLANI D. & BEN TUVIA A., 1986. – New records of fishes from the Mediterranean coast of Israel, including Red Sea immigrants. *Cybiu*, **10** (3): 285-291.
- GRECCHI 1978. – Problems connected with the recorded occurrence of some mollusks of Indopacific affinity in the Pliocene of the Mediterranean area. – *Riv. ital. Paleont. Stratigr.* **84**: 797-812.
- GUERGUES S.K. & HALIM Y., 1973. – Chaetognathes du plancton d'Alexandria. II. Un specimen mûr de *Sagitta neglecta* Aida en Méditerranée. – *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **21** (8): 497-498.
- KOCATAS A., 1981. – Liste préliminaire et répartition des Crustacés Décapodes des eaux Turques. – *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **24** (4): 161.
- LAKKIS S., 1976. – Sur la présence dans les eaux Libanaises de quelques Copépodes d'origine indo-pacifique. – *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **23** (9): 83-85.
- MCKENZIE K.G., 1987. – Tethys and her progeny. – In: MCKENZIE K.G. (edit.), *Shallow Tethys*, Balkema. **2**: 501-523.
- MORAITOU-APOSTOLOPOULOU M., 1985. – The Zooplankton Communities of the Eastern Mediterranean (Levantine Basin, Aegean Sea): Influences of Man-Made Factors. – In: MORAITOU-APOSTOLOPOULOU M. & KIORTSIS V. (eds.) *Mediterranean Marine Ecosystems*: Plenum Press, 303-331.
- POR F.D., 1978. – Lessepsian Migration. – *Ecological Studies*, **23**. Springer., 228 p.
- POR F.D., 1983. – The Lessepsian Biogeographic Province of the Eastern Mediterranean. – *Rapp. Comm. int. Mer Médit. Journées Études Syst. et Biogéographie Médit.* Cagliari: 81-84.
- POR F.D., 1989. – The Legacy of Tethys – an Aquatic Biogeography of the Levant. – Kluwer, Dordrecht, 214 p.

- POR F.D. & DIMENTMAN CH., 1985. - The Continuity of the Messinian Biota in the Mediterranean Basin. - *In*: STANLEY D.J. & WEZEL F.-C. (eds.). Geological Evolution of the Mediterranean Basin, Springer: 545-557.
- ROBBA E., 1987. - The final occlusion of Tethys: Its bearing on Mediterranean benthic molluscs. - *In*: MCKENZIE K.G. (edit). Shallow Tethys, Balkema. **2**: 405-426.
- SAFRIEL U.N. & RITTE U., 1986. - Suez Canal Migration and Mediterranean Colonization - their relative importance in Lessepsian migration. - *Rapp. Comm. int. Explor. sci. Mer Médit.*, **29** (5): 259-263.
- SENGOR A.M.C., 1985. - The story of Tethys: how many wives did Okeanus have?. - *Episodes*, **8** (1): 3-12.
- SONNENFELD P., 1985. - Models of Upper Miocene Evaporite Genesis in the Mediterranean Region. - *In*: STANLEY D.J. & WEZEL F.-C. (eds.). Geological Evolution of the Mediterranean Basin, Springer: 323-346.
- SORBINI L., 1988. - Biogeography and Climatology of Pliocene and Messinian fossil fish of Eastern-Central Italy. - *Bull. Mus. civ. Sc. nat. Verona*, **14**: 1-85.
- SORBINI L. & TIRAPPELLE-RANCAN, R., 1980. - Messinian fossil fish of the Mediterranean. - *Paleogeog. Paleoclimat. Paleoecol.*, **29**: 143-154.
- SPANIER E. & GOREN M., 1988. - An Indo-Pacific trunkfish *Tetrosomus gibbosus* (Linnaeus): first record of the family Ostracionidae in the Mediterranean. - *J. Fish. Biol.*, **32**: 797-798.
- WRIGHT R., 1979. - Benthic foraminiferal repopulation of the Mediterranean after the Messinian (late Miocene) event. - *Paleogeog. Paleoclimat. Paleoecol.*, **29**: 189-214.

On the Potential Migration of Indo-Pacific Plankton Through the Suez Canal

by

Y. HALIM

Department of Oceanography, Faculty of Science, Alexandria, Egypt

ABSTRACT

The effect of the Suez Canal on the exchange of water masses between the Red Sea and the Mediterranean is insignificant, but its biological role is incomparably more effective. The immigration to the Mediterranean of Red Sea and Indo-Pacific dinoflagellates, copepods and macrocrustacea is critically discussed in the light of recent and historical data. It is concluded that the process is still going on and may be accelerating.

Possibilités de migration du plancton indo-pacifique par le canal de Suez

RÉSUMÉ

Depuis son percement en août 1869, le canal de Suez a créé une voie d'échanges biologiques entre les deux mers limitrophes. Restreints au début par suite de l'inhospitalité des eaux du Canal, les échanges semblent s'être accélérés progressivement avec l'atténuation graduelle de l'hypersalinité des Lacs Amers et le contrôle de la crue annuelle du Nil. Le régime des courants favorise les migrations Sud-Nord des espèces érythréennes. Plusieurs cas de migrations planctoniques en Méditerranée sont présentés et leur validité discutée.

INTRODUCTION

The marine environment of the East Mediterranean has been considerably impacted in modern times by two man-made changes: the creation of a waterway between the Indo-Pacific and the Mediterranean basins and, one century later, the control of the Nile fresh-water outflow.

The water masses of the Suez Canal are insignificant in volume as compared to those of the adjacent basins, but since its opening in 1869, the Canal has become the site of a large scale biological migration experiment. GRUVEL [1936] compared the Canal to a sort of capillary tube connecting two large basins. Its effect on the water and salt budgets of the adjacent seas is of no consequence, but its biological role is incomparably more effective.

The present connection between the two basins is not the first. The palaeogeography of the northern Red Sea provides evidence of alternating upheavals and subsidences, connecting or disconnecting the two basins [BALL, 1939; GRUVEL, 1936; GOHAR, 1954]. The Mediterranean and Red Sea biotas intermixed during at least two periods, the end of the Eocene and the early Pliocene. The Isthmus of Suez became finally uncovered towards the end of the Pliocene and the two seas completely isolated from each other. Whether there are living remnants of the Eocene and early Pliocene connections in the respective basins, is still an open question. During historical times however, indirect man-made fresh-water connections were dug out. The northern Gulf of Suez was joined to the Mediterranean via the Nile by a canal dug out by the Pharaoh Sesostris in 2000 BC, and once more in the 5th and 3rd centuries BC. The ships of Hatshepsut Expeditions could dock at Thebes on the upper Nile on their return from "Punt".

CIRCULATION AND WATER MASSES IN THE CANAL

MORCOS [1967] has described the water masses in the Canal, and their seasonal movements north and south (Fig. 1).

The physico-chemical conditions within the Canal remained inhospitable for marine organisms from both seas for long, and hence, the species that succeeded in crossing the Canal and surviving in the opposite sea must have remained limited in number, until the conditions improved. The Suez Canal, being a narrow and shallow water course, its turbidity and temperature are higher than those of the adjacent seas. In addition, the hypersalinity of the Bitter Lakes, south, and the Nile fresh-water dilution, north, acted for a long time as two selective salinity barriers. Both barriers became gradually uplifted and have now almost disappeared. MORCOS [1980] compared the seasonal pattern of circulation and the water masses in the Canal in 1955 to those recorded in 1871, two years after the opening of the Canal (Fig. 2). The circulation pattern is almost unchanged but the salinity level along the Canal and in the Bitter Lakes shows a drastic decrease. The residual current tends to flow from the Red Sea to the Mediterranean for ten months, reversing in August-September. During the winter monsoon, from January to June, the

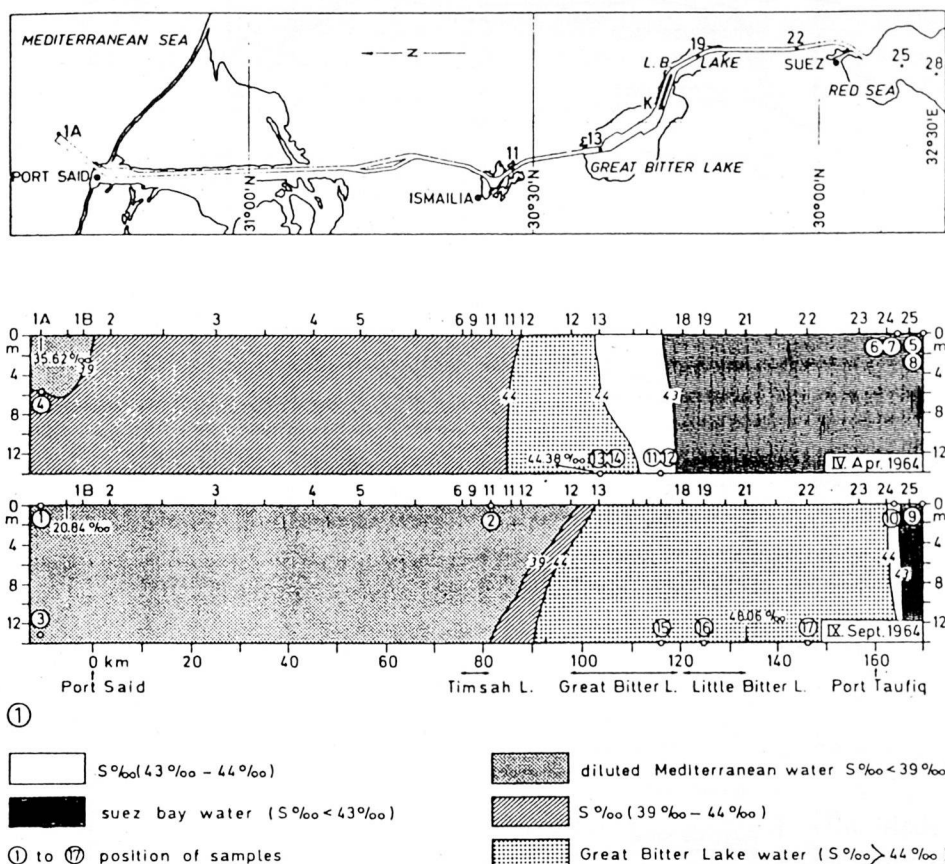


FIGURE 1. - The Suez Canal, its water masses and their seasonal displacement during the winter monsoon (April) and the summer monsoon (September). Note the double salinity barrier: hypersalinity in the Bitter Lakes and lower salinity at the northern end [MORCOS, 1967].

mean sea level is 30 - 40 cm higher in Suez than in Port-Said, and the hypersaline Bitter Lake water mass is driven northward up to 20 km south of Port-Said. From July to September the sea-level gradient disappears and surface waters are driven southward by the prevailing north winds. A stagnation period follows in October-December, before the current reverses. Stagnation, accompanied by dissolution from the salt bed and intense evaporation, results in a rise in salinity in the Great and Small Bitter Lakes and the southern Canal segment. At this time of the year, a drastic reduction in salinity near Port-Said follows the fresh-water Nile outflow in August-October. Since the damming of the Nile in 1965, however, this second salinity barrier is also uplifted and no more fresh-water extends to the northern Canal.

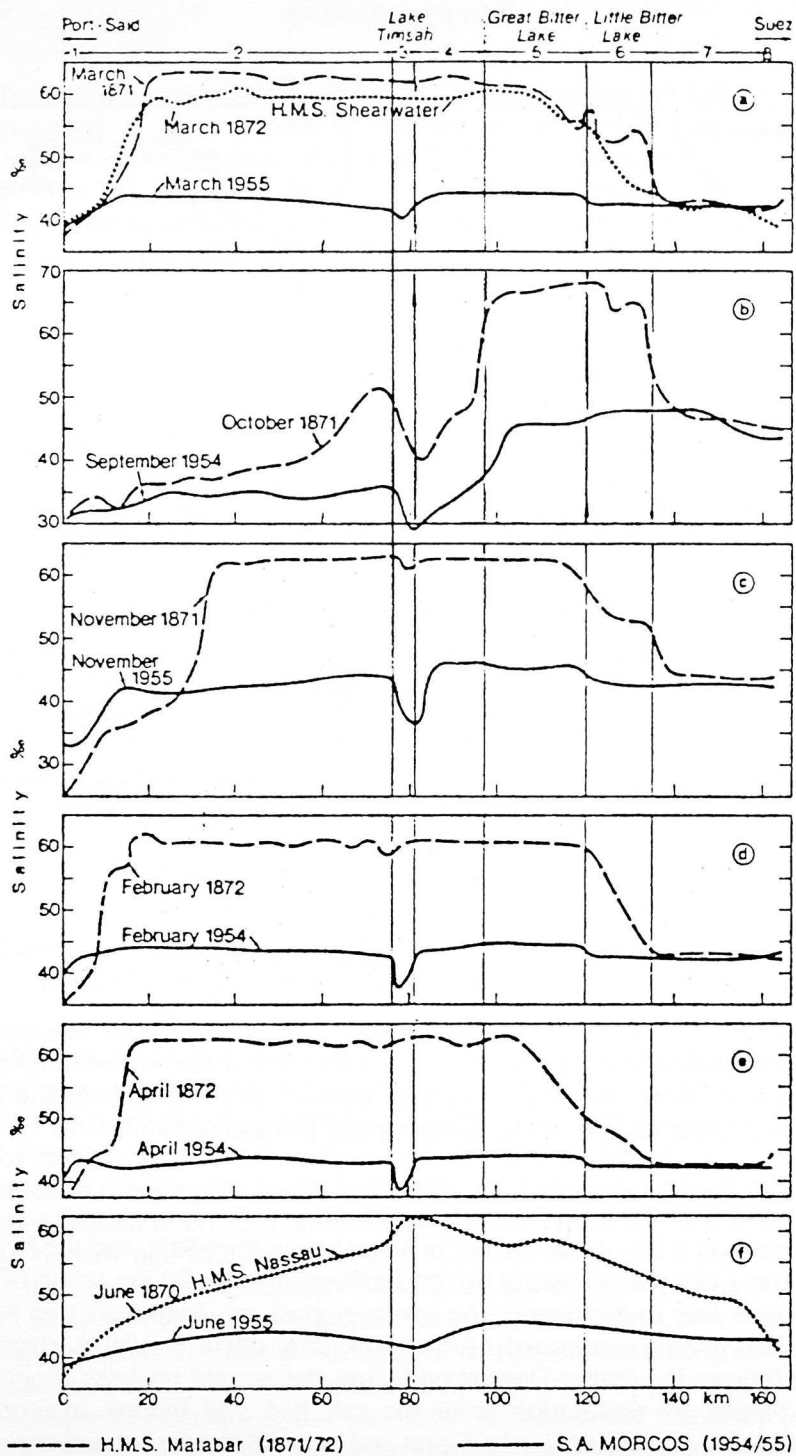


FIGURE 2. - Distribution of surface salinity along the Suez Canal in 1870-72 and in 1956. Note the similarity in the distribution pattern in spite of the drop in salinity.

THE SUEZ CANAL AS A PATHWAY FOR MARINE ORGANISMS

Both the circulation pattern and the comparatively higher salinity of the Canal have favoured the penetration and northward migration of erythrean species rather than of Mediterranean species in the opposite direction. On the other hand, the uplifting of the two salinity barriers and the considerable widening and deepening of the Canal (Table 1) in recent times have created conditions which are likely to accelerate the biological exchanges.

TABLE 1
Some characteristics of the Suez Canal
(Ministry of Information, Cairo)

Characteristics	Year		
	1869	1956	1981
Total length (km)	164		
Length of side channels (km)	–	10	68
Width at sea surface (m)	52	160	365
Width of navigable channel (m)	44	110	190
Cross-sectional area (m ²)	304	1200	3600
Total depth	7.8	12	14.5

STEINITZ [in OREN, 1970] listed 140 erythrean migrants into the Mediterranean and 41 Atlanto-Mediterranean forms in the Red Sea. Subsequent records bring this figure to about 200 erythrean immigrants. The northward trend is obviously dominant.

Most of the records concern fish and a large variety of benthic organisms. Some examples from the plankton will be discussed in the following.

INDO-PACIFIC DINOFLAGELLATES IN THE MEDITERRANEAN

Mediterranean Dinoflagellates have been intensively investigated at several locations in this basin. The reports of JØRGENSEN [1920, 1923] are based on the extensive collections made by the Danish Expedition to the Mediterranean in 1908-1910 in both East and West Basins. The observations of both PAVILLARD [1916, 1934, 1937] at Monaco and the Golfe du Lion and RAMPI [1947, 1948, 1950, 1951, 1952] at San Remo cover more than a decade. SCHILLER's contributions to the taxonomy of the Dinoflagellates are mainly based on Adriatic material. Investigations are also available from

the Costa Brava in Spain [MARGALEFF *et al.*, 1954], Villefranche-sur-Mer and Alexandria [HALIM, 1955, 1960a, b & c, 1963, 1965]. This phytoplankton group, therefore, appears to provide fairly firm grounds for a discussion of the biogeographic affinity of Mediterranean microplankton.

More than 50% of the thecate Dinoflagellates of the world oceans are represented in the Mediterranean. The population consists of a majority of cosmopolitan eurythermal species, together with tropical-subtropical species and of a small group of (as yet) *autochthonous* Mediterranean forms. The tropical-subtropical forms include a small number of species in common with the Red Sea and the Indo-Pacific, still unknown from the Atlantic Ocean. RAMPI [1951] listed 36 species with a decidedly Indo-Pacific affinity. Strictly speaking however, the species which at present are exclusively known from both the Mediterranean and the Indo-Pacific number about 17 (Table 2).

TABLE 2

Tentative list of Mediterranean-Indo-Pacific Dinoflagellates

Ceratium egyptiacum Halim.
Dinophysis (Phalacroma) giganteum Kof. & Michener.
D. umbosa Schill.
Gonyaulax ovalis Schill.
Heterodinium dubium Rampi.
H. minutum Rampi. (?)
Histioneis inclinata Kof. & Mitch.
H. longicollis Kof.
H. sub-carinata Rampi.
Oxytoxum caudatum Schill.
O. laticeps Schill.
O. variabile Schill.
Protoperidinium (Peridinium) tregouboffi Halim.
P. hirobis Abé.
P. nipponicum Abé.
Prorocentrum maximum Matz.
Pyrodinium schilleri (Matz.) Schill.

Most of them belong to the genera *Protoperidinium*, *Histioneis*, *Oxytoxum* and *Heterodinium*. Some of them are of a particular biogeographic interest. *Protoperidinium (Peridinium) tregouboffi* Halim, 1955 which in the West Mediterranean occurs in the layer from 200 m to 100 m, has been reported from the tropical East Pacific [BALECH 1962]. *P. hirobis* Abé and *P. nipponicum* Abé (1927) are surface forms described from the Sea of Japan, recorded also from the Soviet Pacific waters [KISSELEV, 1950] and from Port-Hacking in Australia [WOOD, 1954]. The only other records are from the Great Bitter Lakes, Port-Said and Alexandria [HALIM, 1970; HASSAN, 1972]. *Pyrodinium schilleri*

(Matzenauer) Schiller (1933-1937), widespread in the Red Sea and the Arab (Persian) Gulf [BÖHM, 1931] proved to be frequent in the plankton of Port-Said [HALIM, 1965]. The case of *Ceratium egyptiacum* Halim (1963) provides a striking example of recent northward migration. This is a common and characteristic species of the Suez Gulf and the Great Bitter Lakes [HALIM, 1963]. As this well defined species does not figure in the thorough survey of JORGENSEN [1920] on "Mediterranean Ceratia", its extension to the Levantine basin is most likely to represent a case of recent immigration. *C. egyptiacum* (Fig. 3) is at present well represented north of Port-Said (Dowidar,

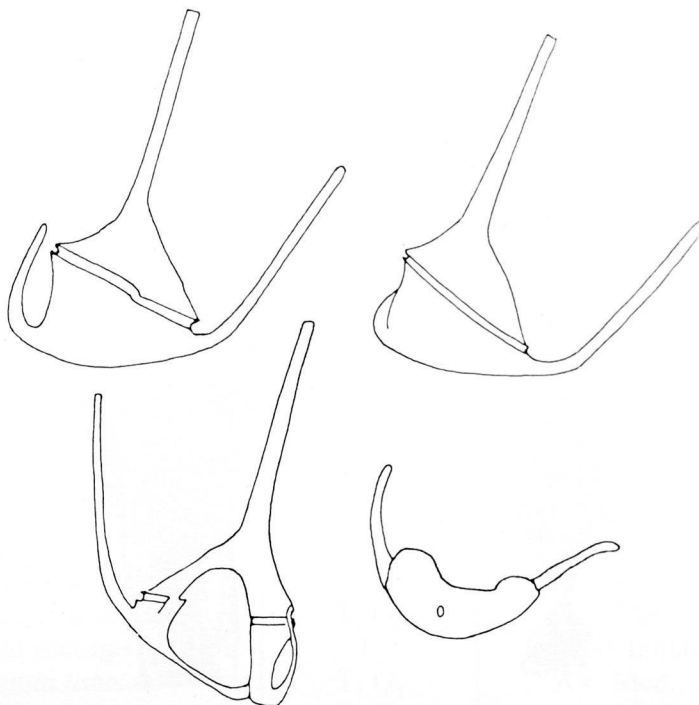


FIGURE 3. - *Ceratium egyptiacum* Halim (1963) from the Bitter Lakes.

1971), in the hypersaline Bardaweel Lagoon in Northern Sinai [KIMOR, 1983], in Lebanese coastal waters and in Turkish waters [ABBOUD, pers. comm.].

All such surface Dinoflagellates could have found their way through the Suez Canal, but the "oligophotic" and stenothermic deeper-water species [the "Schattenarten" of KARSTEN, 1905] are unlikely to have been introduced through such a shallow and warm-water channel. Their presence in the Mediterranean raises an interesting biogeographic problem. SCHILLER [1933-37] has taken for granted that all Mediterranean Dinoflagellates, including the Mediterranean-Indo-Pacific forms, are derived from the Atlantic even if unrecorded in this Ocean. RAMPI [1951] has suggested that the Mediterranean-Indo-Pacific species are relicts of geological periods during which the Red Sea and Mediterranean biotas intermixed.

CHAETOGNATHA: *Sagitta neglecta* IN THE EAST MEDITERRANEAN

This Indo-Pacific Chaetognath is well represented in the Red Sea [HALIM, 1969] and extends to the Suez Canal. BURFIELD [1927] identified 45 specimens from the Canal up to Port-Saïd. The species however does not appear among the Chaetognaths identified by RITTER-ZAHONY [1909 a & b] from the collections of the *Pola* (1895-98), and is not mentioned either by FURNESTIN [1953] from the plankton of Israël. One mature specimen (Fig. 4) was found in the plankton of Alexandria in 1972 [GUERGUES & HALIM, 1973].

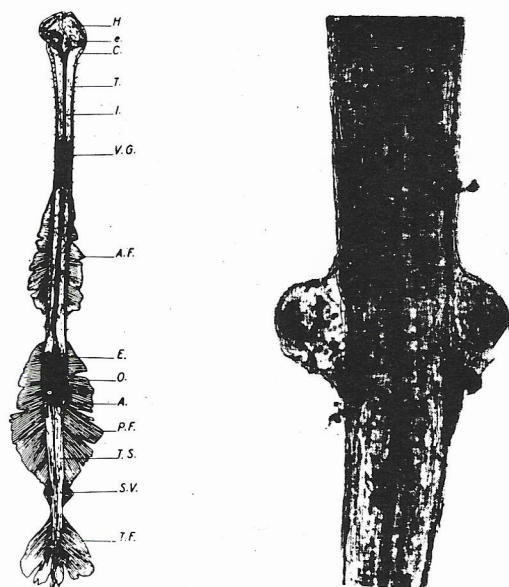


FIGURE 4. - *Sagitta neglecta* Aida from off Alexandria: (a) whole specimen, (b) seminal vesicles (Guerguess & Halim, 1973).

INDO-PACIFIC COPEPODS IN THE EAST MEDITERRANEAN

Several Levantine copepod species have been too hastily claimed to be of Red Sea-Indo-Pacific stock [KIMOR, 1983]. A more close examination of the distribution of these species, in the light of present knowledge about the Red Sea, Suez Canal and east Mediterranean populations, is essential before any conclusion can be attempted.

Recent investigations of the Red Sea copepoda revealed a much greater wealth in species than was previously suspected. About 158 species were compiled by HALIM [1969] from the records of GIESBRECHT [1891 and 1897], STEUER [1898], CLEVE [1900 and 1903], SCOTT [1902], THOMPSON [1900], THOMPSON and SCOTT [1903], SCIACCHITANO [1930], SANTUCCI [1937] and

PESTA [1941 and 1943]. Since then, nine more were recorded from the Gulf of Aqaba, four from the southern Red Sea and 32 from the main basin [SEGUIN & VAISSIERE, pers. comm. WEIKERT, 1982]. The recorded Red Sea copepoda now reach about 74% of the Indian Ocean population. Their pattern of distribution however, characterized by a decreasing gradient from south to north and a periodical winter influx through Bab el Mandab, as outlined earlier [HALIM, 1969], remains valid and is confirmed by recent investigations. A gradual impoverishment in the winter immigrants is observed along the longitudinal axis of the Red Sea. In spite of this, a small number of species will succeed to reach the Gulf of Suez, penetrate into the Canal and establish themselves in its lakes.

Repeated investigations of the copepod population of the canal have been carried out between 1891 and 1903 [CLEVE, 1900 1903; GIESBRECHT, 1891 and 1897; SCOTT, 1902; THOMPSON, 1900; THOMPSON & SCOTT, 1903] and later, by GURNEY [1927]. A scrutiny of both sets of records, carried out at an interval of 25 years, might throw some light on the progress of immigration into and through the Suez Canal (Table 3).

TABLE 3.

Copepoda of the Suez Canal.

A. Recorded both in 1891-1903 and 1927.

References: GIESBRECHT, 1897 (G₂); GURNEY, 1927 (G₃);

SCOTT, 1902 (S); THOMPSON, 1900 (T₁); THOMPSON & SCOTT, 1903 (T₂).

Species	Reference	Affinity
<i>Acartia dubia</i>	T ₁	Med.
<i>A. longiremis</i>	T ₂	Med.
<i>Canuella perplexa</i>	T ₂ G ₃	Med.
<i>Corycaeus venustus</i>	T ₂	Med. + Indian Oc.
<i>Dactylopusia tisboides</i>	T ₁ G ₃	Med.
<i>Euterpina acutifrons</i>	G ₂ G ₃	Med.
<i>Labidocera acuta</i>	T ₂	Indian Oc.
<i>Lichomolgus minor</i>	T ₃ G ₃	Indian Oc.
<i>Longipedia coronata</i>	T ₂ G ₃	Med.
<i>Lucicutia flavicornis</i>	S	Med.
<i>Metis jusseaumi</i>	T ₂	Atl. + Indian Oc.
<i>Metridia lucens</i>	T ₂	Med.
<i>Microsetella atlantica</i>	G ₂	Med. + Indian Oc.
<i>Oithona setigera</i>	T ₂	Med. + Indian Oc.
<i>Oncea notopus</i>	T ₂	Indian Oc.
<i>Paracalanus parvus</i>	G ₃	Med. + Indian Oc.
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	T ₂	Med.
<i>Pseudodiaptus salinus</i>	T ₂ G ₃	Med. + Indian Oc.
<i>Setella gracilis</i>	G ₂	Med.
<i>Temora stylifera</i>	G ₂	Med.
<i>Undinula darwini</i>	T ₂	Intertropical

B. Additional Copepod species recorded only by GURNEY [1927]

Species	Affinity
<i>Acartia centrura</i>	Interoceanic
<i>A. clausi</i>	Interoceanic
<i>A. fossae</i>	Red Sea
<i>A. latisetosa</i>	Mediterr. - Atlantic
<i>Acrocalanus gibber</i>	Interoceanic
<i>Calanopia elliptica</i>	Indian Oc.
<i>C. media</i>	Red Sea
<i>Canthocalanus pauper</i>	Mediterr.-Atlantic
<i>Centropages ponticus</i>	Mediterranean
<i>Corycaeus asiaticus</i>	Indian Oc.
<i>C. brehmi</i>	Mediterranean
<i>C. erythraeus</i>	Indian Oc.
<i>C. medius</i>	Indian Oc.
<i>Labidocera minuta</i>	Indian Oc.
<i>Oithona nana</i>	Interoceanic
<i>Paracalanus crassirostris</i>	Atlanto-Mediterr.
<i>P. parvus</i>	Mediterranean
<i>Temora discaudata</i>	Indian Oc.

Two Red Sea-Indo-Pacific species, *Calanopia elliptica* and *C. media*, widespread in the Red Sea and in the Gulf of Suez, remained unknown from the Canal until the survey of GURNEY [1927]. Both were then only present in the southern segment of the canal. The two species have finally succeeded in crossing the Canal, and in extending along the east coast of the Levantine basin. Both are recorded from the hypersaline Bardaweel lagoon [BERDUGO, 1968], the Bay of Haifa [BERDUGO, 1974] and the Lebanese waters [LAKKIS, 1976]. Neither, however, has been observed west of Port-Saïd [EL-MAGHRABY, 1965; DOWIDAR & EL-MAGHRABY, 1971]. *Acartia centrura*, a species occurring in both the Atlantic and Indian Oceans, is known to be fairly abundant in the Gulf of Suez and the central Red Sea. This species also remained unknown from the Canal until recorded by GURNEY (*loc. cit.*). *A. centrura* extended then to all parts of the Canal, except for the northern segment. Like the preceding two species, it now extends to the east Levantine waters, but not to the west of Port-Saïd.

Several other copepod species were reported as erythrean migrants: *Arietellus pavoninus*, in the Aegean Sea [MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, 1985], *A. aculeatus*, *Labidocera madurae*, *L. detruncata*, *Acartia fossae* [LAKKIS, 1976] and *Euchaeta concinna* [CASANOVA, 1973], in the East Mediterranean. GURNEY [1927], noting the presence of *Canthocalanus pauper* (a Mediterranean-Indo-Pacific species) and of *Temora discaudata* (Indo-Pacific species) at Port-Saïd concludes that this distribution affords evidence of a northward migration. FOX [1927] considers *Temora stylifera*, *Acartia clausi* and *A. latisetosa* to have entered the Canal from the Mediterranean, and *Oithona nana*, *Paracalanus parvus* and *Euterpina acutifrons* from both ends.

CRABS AND SHRIMPS

Macrocrustacea provide a noteworthy example of gradual colonization of the East Mediterranean by erythrean species. Although we have no records of crustacean larvae from the Suez Canal, larval drift and/or active adult migration are two possibilities that do not exclude each other.

According to GRUVEL [1936], already in 1896 two erythrean crustacea were recorded from Fiume harbour in the Adriatic (*Thenus orientalis* and *Neptunus sanguinolentus*) and in 1897, the edible crab *Neptunus pelagicus* appeared in Syria and Palestine. This is now the dominant crab in the commercial catch all round the East Mediterranean. Five migrant penaeid shrimps are now widespread on the East Mediterranean shelf. *Metapenaeus stebbingi*, endemic in the Red Sea, was abundant in Port-Saïd in 1924 [BALSS, 1927] and was later recorded from Alexandria [BALSS, 1936]. *M. monoceros*, *Penaeus japonicus*, *P. semisulcatus* and *Trachypenaeus curvirostris*, were also recorded from the Mediterranean at the same time [MONOD, 1931 in BALSS, 1936, BALSS, 1927].

In the spring of 1971 a new migrant shrimp was caught from the East Mediterranean. Four unripe females of the Indo-Pacific species *Solenocera indica* Nataraj were collected off the Bay of Abu-Kir east of Alexandria at 23 m depth [ABDEL-RAZEK *et al.*, 1981]. *Solenocera membranacea* Risso, a relatively deep-water Mediterranean species in its adult stage, is widespread in both East and West Mediterranean [HELDT, 1938], *S. indica* however has not been recorded from the Mediterranean before. The fact that it has not been found in the Suez Canal by BALSS [1927] suggests a recent immigration (Fig. 5).

CONCLUSION

The Suez Canal can be compared to a thin capillary tube connecting two huge marine basins. Although its role in the exchange of water masses is insignificant, the Canal became the site of an immense experiment in biological migration between two adjacent seas. In spite of the presence of two salinity barriers and of the inhospitability of its habitats - with the exception of the lakes - numerous benthic and pelagic organisms could cross this water-way and establish themselves in the East Mediterranean within few years of the opening of the Canal. Both the circulation pattern and the comparatively higher salinity of the Canal have favoured the northward migration of the Red Sea species rather than that of Mediterranean species in the opposite direction. The gradual uplifting of the salinity barriers and the considerable widening and deepening of the Canal in recent times - since the 1950's - have created conditions which are likely to accelerate the biological exchanges. Records concerning fish and a large variety of benthic invertebrates are, indeed, increasing in number. Records of planktonic migration are less numerous.

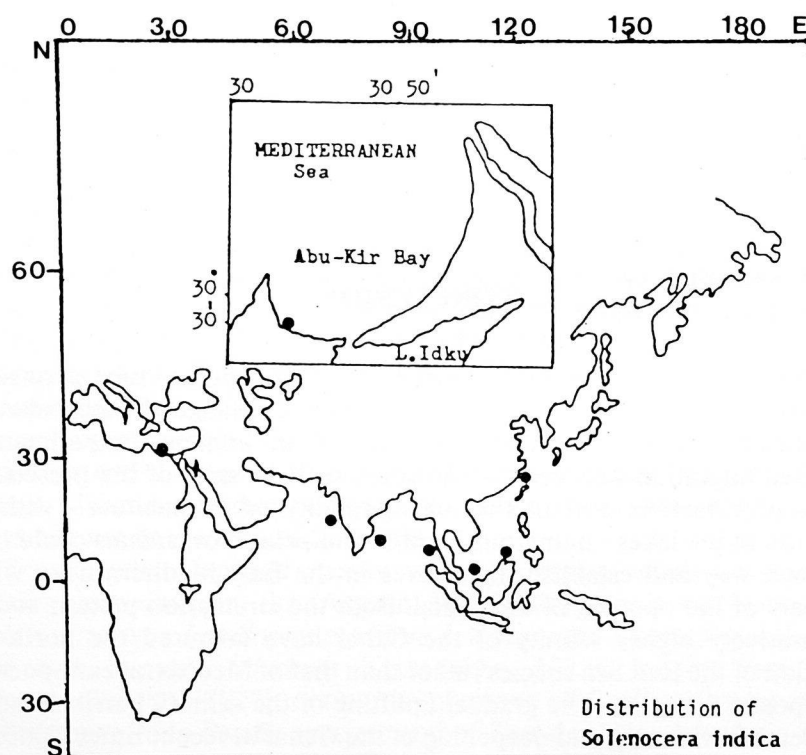
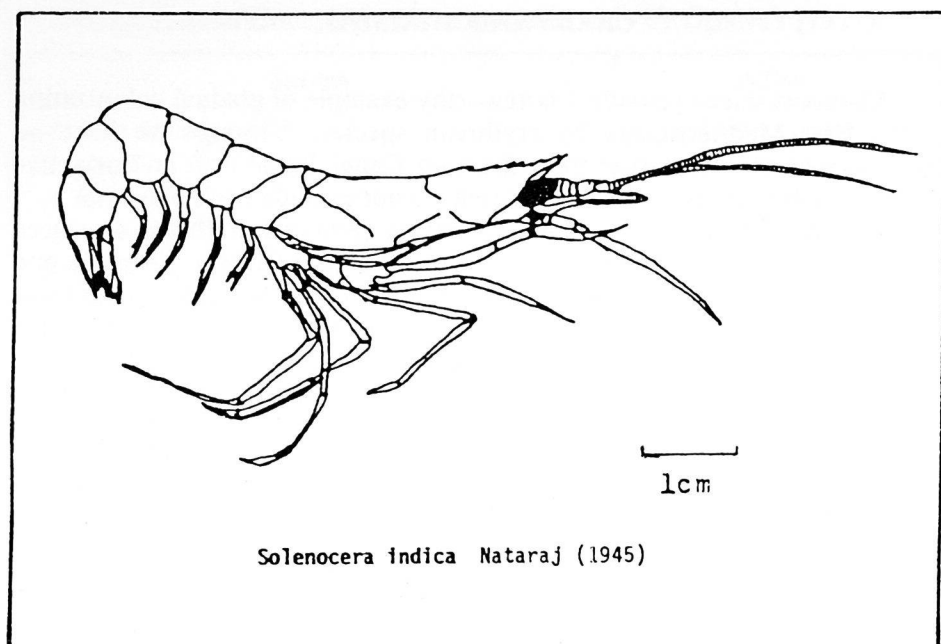


FIGURE 5. - *Solenocera indica* Nataraj, a new penaeid in the Mediterranean and its area of distribution [ABDEL-RAZEK *et al.*, 1981].

In the absence of comprehensive inventories before the opening of the Canal, only reliable historical surveys - when available - can throw some light on the gradual process of plankton immigration to the Canal and through it. Several well documented cases are discussed in this paper.

Epiplanktonic Red Sea and Indo-Pacific dinoflagellates in the east Mediterranean provide striking examples of recent progressive immigration. The presence, however, of many "oligophotic" species, only known until now from both the Indo-Pacific and the Mediterranean, raises a daunting biogeographic problem which is still open to speculation.

Successive investigations of the copepod population of the Suez Canal since the end of the last century show a gradual northward colonization of the Canal by Red Sea - Indian Ocean forms. About ten copepod species can be safely recognized as Indo-Pacific immigrants to the Levantine and the Aegean Seas. Several other unwarranted reports are to be disregarded for the time being.

Macrocrustacea of erythrean origin have colonized the East Mediterranean soon after the opening of the canal, enriching this basin with a large variety of commercial crabs and shrimps. *Solenocera indica* is a more recent immigrant.

The selected examples discussed in this paper show that the immigration process for plankton organisms through the Canal is still going on. There are also reasons to believe that, with the improved conditions within the Canal, it might even be accelerating.

REFERENCES

- ABDEL-RAZEK F.A., EL-HAWARY M.M., HALIM Y. & DROBISHEVA S.S. 1981.
- A new Indo-Pacific penaeid in the Mediterranean, *Solenocera indica* Nataraj. - *Bull. Inst. Oceanogr. & Fish., ARE*, **7** (3): 575-77.
- ABÉ T.H., 1927. - Notes on the protozoan fauna of Mutsu Bay. 1: Peridiniales. - *Sci. Repts. Tohoku Imp. Univ. Biol. Ser.* **4**, **2**, No. 4.
- BALECH E., 1962. - Tintinnoinea y Dinoflagellata del Pacifico. - *Museo Argentino de Ciencias Naturale. Revista*, **VII** I.
- BALL J., 1939. - Contribution to the Geography of Egypt. - Govern. Press, Cairo.
- BALSS H., 1927. - "XIV Bericht" über die Crustacea Decapoda. Natantia und Anomura. - "The Zoological Results of the Cambridge Expedition to the Suez Canal, 1924" *Trans. Zool. Soc., London*, **22** (2), 7 p.
- BALSS H., 1936. - The Fishery grounds near Alexandria. VII. Decapoda. - Notes Mem. **15**, Fisheries Res. Directorate, Alexandria.
- BÖHM A., 1931. - Peridineen aus dem Persischen Golf und dem Golf von Oman. - *Arch. Prot.*, **74**: 188-197.
- BERDUGO V., 1968. - Sur la présence dans la Méditerranée Orientale de deux espèces du genre *Calanopia* (Copepoda, Calanoida). - *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **19** (3): 445-446.

- BERDUGO V., 1974. – On the occurrence of *Acartia centrura* (Copepoda, Calanoida) in the neritic waters of the Eastern Mediterranean. – *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **22** (9): 85-86.
- BURFIELD S.T., 1927. – Report on the Chaetognatha. – “The Zoological Results of the Cambridge Expedition to the Suez Canal, 1924”. *Trans. Zool. Soc. Lond.* **22** (3): 355-357.
- CASANOVA J.-P., 1973. – Pénétration du copépode *Euchaeta concinna* en Méditerranée orientale par le Canal de Suez. – *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **21** (8): 513-514.
- CLEVE P.T., 1900. – Plankton from the Red Sea. – *Ofver. K. Vetensk. Akad. Forh.* **57** (9): 1025-1038.
- CLEVE P.T., 1903. – Report on Plankton collected by Mr. Thorild Wulff during a voyage to and from Bombay. – *Ark. Zool. Stockholm*, **1**: 329-391, 19 plates.
- DOWIDAR N.M., 1971. – Distribution and ecology of *Ceratium egyptiacum* Halim and its validity as indicator of the current regime in the Suez Canal. – *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* **56** (6): 957-966.
- DOWIDAR N.M. & EL-MAGHRABY, 1971. – The neritic zooplankton of the south eastern Mediterranean at Alexandria. I. Distribution and ecology of the zooplankton organisms with special reference to Copepoda. – *Bull. Inst. Oceanogr. and Fish., ARE*, 1971: 227-273.
- EL-MAGHRABY A.M., 1965. – The occurrence and distribution of pelagic copepods in the eastern Mediterranean off the Egyptian coast. *Proceedings and technical Papers, FAO, Rome*, No. **8**: 46-64.
- FOX M.H., 1927. – Cambridge Expedition to the Suez Canal, 1924. I: General part. – *Trans. Zool. Soc. London*, **22** (1): 1-64.
- FURNESTIN M.-L., 1953. – Sur quelques Chaetognathes d'Israel. – *Israel J. Zool.* **2** (4): 411-441.
- GIESBRECHT W., 1891. – Elenco dei Copepodi pescati dalla corvetta “Vettor Pisani” secondo la loro distribuzione geographica. – *Atti Accad. Lin.* (4), Rendiconti, 7, sem. **2**, B: 276.
- GIESBRECHT W., 1897. – Uber pelagische Copepoden des Roten Meeres. – *Zool. Jb (Syst.)* **9**: 315-328.
- GOHAR H.A., 1954. – The place of the Red Sea between the Indian Ocean and the Mediterranean. – *Hydrobiologi., Publ. of the Hydrobiological Institute*, University of Istambul, Seri B. **11**, F. 2/3.
- GRUVEL A., 1936. – Contribution à l'étude de la bionomie générale et de l'exploitation de la faune du Canal de Suez. – *Mémoires, Institut d'Egypte* **29**, 255 p.
- GUERGUESS S.K. & HALIM Y., 1973. – Chaetognathes du plancton d'Alexandrie. II. Un spécimen mûr de *Sagitta neglecta* Aida en Méditerranée. – *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **21** (8): 497-498.
- GURNEY R., 1927. – Copepoda and Cladocera of the plankton. – “The zoological results of the Cambridge Expedition to the Suez Canal, 1924.” *Trans. Zool. Soc. London*, **22**: 231-286.

- HALIM Y., 1955. – Note sur *Peridinium tregouboffi* n.sp. (Dinoflagellé). – *Bull. Inst. Oceanogr.*, Monaco, No. **1056**.
- HALIM Y., 1960, a. – Étude quantitative et qualitative du cycle écologique des Dinoflagellés dans les eaux de Villefranche-sur-Mer. – *Ann. Inst. océanogr.*, **28**, 2: 123-232, 5 pl.
- HALIM Y., 1960, b. – *Alexandrium minutum* n.g., n.sp. Dinoflagellé provoquant des eaux rouges. – *Vie et Milieu*, **11**, 1.
- HALIM Y., 1960, c. – Observations on the Nile Bloom of Phytoplankton in the Mediterranean. – *J. Cons.*, **26**, 1: 57-67.
- HALIM Y., 1963. – Microplankton des eaux Égyptiennes. Le Genre "Ceratium" Schrank. (Dinoflagellés). – *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **17** (12): 495-502.
- HALIM Y., 1965. – Microplankton des eaux Égyptiennes. II. Chrysomonadines, Ebriédiens et Dinoflagellés nouveaux ou d'intérêt biogéographique. – *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **18** (2): 373-379.
- HALIM Y., 1969. – Plankton of the Red Sea. – Harold Barnes Ed. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **7**: 231-275.
- HALIM Y., 1970. – Microplankton des eaux Égyptiennes. III. Espèces Indo-Pacifiques ou érythréennes à l'extrême nord du canal de Suez-Journées Étud. Planctonol. Monaco, CIESM: 57-59.
- HASSAN A. & KAFF EL-GHAZAL, 1972. – Dinoflagellates of Alexandria waters. – M.Sc. Thesis, Faculty of Science, Alexandria.
- HELDT J.H., 1938. – La reproduction chez les crustacés décapodes de la famille des pénaeides. *Ann. Inst. océanogr.* Paris **18** (2): 31-206.
- JÖRGENSEN E., 1920. – Mediterranean Ceratia. – *Rep. Danish Oceanogr. Exped.* 1908-1910, Biology, **2**.
- JÖRGENSEN E., 1923. – Mediterranean Dinophysiacea. – *Rep. Danish Oceanogr. Exped.* 1908-1910, Biology, **2**.
- KARSTEN G., 1905. – Das Phytoplankton des antarktischen Meeres nach dem Material der Deutschen Tiefsee-Expedition. – *Wissensch. Ergeb. Deut. Tiefsee Exped.* **2**: 1-136.
- KISSELEV J.A., 1950. – Marine and freshwater Dinoflagellates of the USSR (in Russian), Moscow.
- KIMOR B., 1983. – Distinctive features of the plankton of the eastern Mediterranean. *Ann. Inst. Océanogr.* **59** (5): 97-106.
- LAKKIS S., 1976. – Considerations on the distribution of pelagic copepods in the eastern Mediterranean off the coast of Lebanon. – *Acta Adriatica*, **18**: 39-52.
- MARGALEFF R., HERRERA J., RODRIGUEZ-RODA J.Y. & LARRANETA M.G., 1954. – Plancton recogido per les laboratorios costaros. VII. – *Publ. Inst. Biol. Apl. Barcelona*, **17**.
- MORAITOU-APOSTOLOPOULOU M., 1985. – The zooplankton communities of the Eastern Mediterranean (Levantine Basin - Aegean Sea): influence of man-made factors. – in: MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, M. & KIORTSIS V. (eds), Plenum Press: *Mediterranean Marine Ecosystems*: 303-331.

- MORCOS S.A., 1967. – The chemical composition of sea water from the Suez Canal Region, Part I: the Major Anions. – *Kieler Meeresforsch.*, **23** (2): 80-91.
- MORCOS S.A., 1980. – Seasonal changes in the Suez Canal following its opening in 1869: Newly Discovered Hydrographic Records of 1870-1872. – *In: Oceanography: The Past*. Ed. M. SEARS & D. MERRIMAN. Springer-Verlag: 290-305.
- OREN O.H., 1970. – Seasonal changes in the physical and chemical characteristics and the production in the low trophic level of the Mediterranean waters off Israel. – *Sea Fish. Res. Stn. Haifa. Spec. Publ.*, 238 p.
- PAVILLARD J., 1916. – Recherches sur les Péridiniens du Golfe du Lion. – *Trav. Inst. Bot. Univ. Montpellier et Sta. Zool. Cette, Série Mixte*, **4**.
- PAVILLARD J., 1934. – Les Péridiniens et Diatomées pélagiques de la mer de Monaco pendant les années 1907-1908. *Bull. Inst. Océanogr.* **654**.
- PAVILLARD J., 1937. – Les Péridiniens et Diatomées pélagiques de la mer de Monaco de 1907 à 1914. Observations Générales et Conclusions. – *Bull. Inst. Océanogr.* **738**.
- PESTA O. 1941. – Die Arten der Copepodengattungen *Candacia* Dana und *Calanopia* Dana aus dem Roten Meer. – *Sber. Akad. Wiss. Wien. (mathem. – nat. Kl.)*, **150**: 157-180.
- PESTA O. 1943. – Die Arten der Copepodengattungen *Rhincalanus* Dana, *Euchaeta* Philippi, *Centropages* Kroyer, *Temora* Baird und *Tortanus* Giesbrecht aus dem Roten Meer. – *Sber. Akad. Wiss. Wien (mathem. – nat. Kl.)*, **152**: 7-32.
- RAMPI L., 1947. – Osservazioni sulle *Histioneis* (Peridinee) raccolte nel Mare Ligure presso Sanremo. – *Bull. Inst. Océanogr.* **920**.
- RAMPI L., 1948. – Sur quelques Péridiniens rares ou intéressants du Pacifique subtropical (Récoltes Alain Gerbault). – *Bull. Inst. Océanogr.* **937-938**.
- RAMPI L., Péridiniens rares ou nouveaux pour le Pacifique Sud-Equatorial. – *Bull. Inst. Océanogr.* **974**.
- RAMPI L., 1951. – Ricerche sul fitoplancton del Mare Ligure. *Atti Accad. Ligure. Sc. e Lett.*, **8**.
- RAMPI L., 1952. – Ricerche sul Microplankton di superficie del Pacifico tropicale. *Bull. Inst. Océanogr.* **1014**.
- RITTER-ZAHONY R.V., 1909. a. – Zoologische Ergebnisse der Expeditionen S.M. Schiff "Pola" in das Ostliche Mittelmeer 1890/94. 14. Chaetognathen. – *Ber. Komm. Ozeanogr.* **10**: 1-18.
- RITTER-ZAHONY R.V., 1909. b. – Zoologische Ergebnisse der Expeditionen S.M. Schiff "Pola" in das Ostliche Mittelmeer 1890/94. 28. Chaetognathen. – *Ber. Komm. Ozeanogr. Forsch.*, **10**: 43-44.
- SANTUCCI R., 1937. – Ricerche sulla fauna del Mar Rosso. II. plancton dei banchi madreporici. – *Boll. Musei Lab. Zool. Anat. comp. R. Univ. Genova*, **17**: 1-42.
- SCIACCHITANO I., 1930. – Ricerche biologiche su material raccolti dal Prof. L. Sanzo. "Copepodì". – *Memorie R. Com. Talassogr. Ital.*, **177**: 3-33.

- SCHILLER J., 1933-1937. – Dinoflagellatae. *In*: Rabenhorst Kryptogamen Flora. **10** (1 u.2), Leipzig.
- SCOTT A., 1902. – On some Red Sea and Indian Ocean copepoda. – *Proc. Trans. Lpool Biol. Soc.* **16**: 397-427.
- STEUER A., 1898. – Sapphirinen des Roten Meeres. – *Denkschr. Akad. Wiss., Wien* (mathem. – nat. Kl.) **65**: 423-431.
- THOMPSON I.C., 1900. – Report on two collections of tropical and more northerly plankton. – *Proc. Trans. Lpool Biol. Soc.*, **14**: 262-274.
- THOMPSON I.C. & SCOTT A., 1903. – Report on the Copepoda. – Ceylon Pearl Fisheries. 1, *Suppl.*, Royal Society, London: 227-307.
- WEIKERT H., 1982. – The vertical distribution of zooplankton in relation to habitat zones in the area of the Atlantis II Deep, central Red Sea. – *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **8**: 129-143.
- WOOD E.J.F., 1954. – Dinoflagellates in the Australian region. *Austr. J. Mar. Freshwat. Res.*, **5** (2): 171-351.

Microplankton of the Red Sea, the Gulf of Suez and the Levantine Basin of the Mediterranean

by

B. KIMOR

*Technion - Israel Institute of Technology,
Faculty of Agricultural Engineering,
Haifa 32000, Israel*

ABSTRACT

The microplankton of the Levantine Basin, the Suez Canal and the Red Sea has been studied over the years by scientists from the coastal states of the region. The groups studied included the major components of nano and net phytoplankton and the ciliates and sarcodinans of the microzooplankton. A general feature of these various taxonomic categories is the presence of a fairly large number of circumtropical and subtropical species together with a more limited number of cosmopolitan and autochthonous forms. The eastern Mediterranean, exposed to the influence of the Suez Canal for well over a century and during the past two decades to the effects of the Aswan High Dam, has revealed the gradual intrusion of microplankton biota, although not as numerous as in the case of the larger metazoans, fishes in particular. The presence of symbiotic and commensalic associations among the various microplankton components appears to be characteristic of oligotrophic seas such as the Levantine Basin and the Red Sea. The existence of one or more deep chlorophyll maximum layers has been confirmed both in inshore and offshore waters of the Levantine Basin. Most of the chlorophyll in these layers has been found to be associated with cells smaller than 3 μm , largely cyanobacteria.

Le microplancton de la mer Rouge, du golfe de Suez et du bassin Levantin de la Méditerranée

RÉSUMÉ

Le microplancton du bassin Levantin de la Méditerranée, du Canal de Suez et de la mer Rouge a été étudié pendant de nombreuses années par des chercheurs des pays riverains de la région. Les groupes étudiés comprennent les principaux composants du nano- et du phytoplancton de grande taille, ainsi que les ciliés et les sarcodiniens du microzooplancton. Une caractéristique générale de ces différentes catégories taxonomiques est la présence d'un assez grand nombre d'espèces circumtropicales et subtropicales et d'un nombre plus limité de formes cosmopolites et autochtones. La Méditerranée orientale, exposée à l'influence du Canal de Suez pendant plus d'un siècle et soumise aux effets du grand barrage d'Assouan depuis une vingtaine d'années, a révélé l'intrusion progressive d'organismes microplanctoniques, moins importante cependant que celle des groupes supérieurs, les poissons en particulier. La présence d'associations symbiotiques et commensales parmi les différents composants du microplancton semble être caractéristique des mers oligotrophes, comme le bassin Levantin et la mer Rouge. L'existence d'une ou de plusieurs couches d'eau profonde présentant un taux élevé de chlorophylle a été confirmée dans le bassin Levantin tant dans les zones côtières qu'au large. Il a été établi que la majeure partie de la chlorophylle de ces couches est associée à des cellules de taille inférieure à 3 μm , essentiellement des cyanobactéries.

INTRODUCTION

The microplankton communities considered in this contribution refer to the major groups of marine biota comprising the phytoplankton and the free-living protozoa. Sizewise they include such heterogeneous groups as the pico-, nano- and net-plankton among the primary producers, and the tintinnids, radiolarians and acantharians among the secondary producers. Given the wide size range among these microbiota, it is difficult to set a definite upper limit to their dimensions beyond stating that the method of collection was based on samples obtained by Nansen bottles, differential filtration systems [BERMAN & KIMOR, 1983] and fine mesh (65 μm) closing nets. Yet very few of the organisms exceeded the 200 μm mark considered as the upper limit for the microplankton.

Not less heterogeneous is the actual environment covered by this review (Fig. 1). On the one hand, there is the Red Sea, with particular reference to the Gulf of Aqaba, as the most northerly extension of the tropical environment with all its inherent physical, chemical and biological characteristics. On the other hand, there is the eastern Mediterranean as part of the sub-

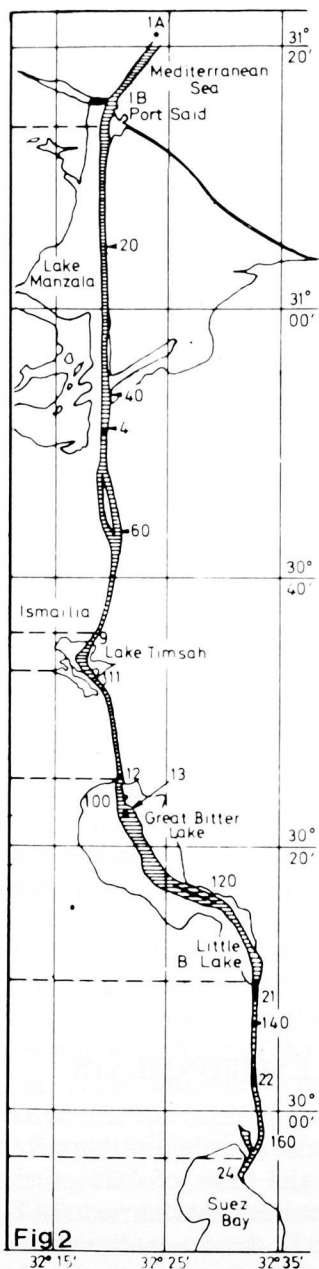


FIG. 2. - The Suez Canal.

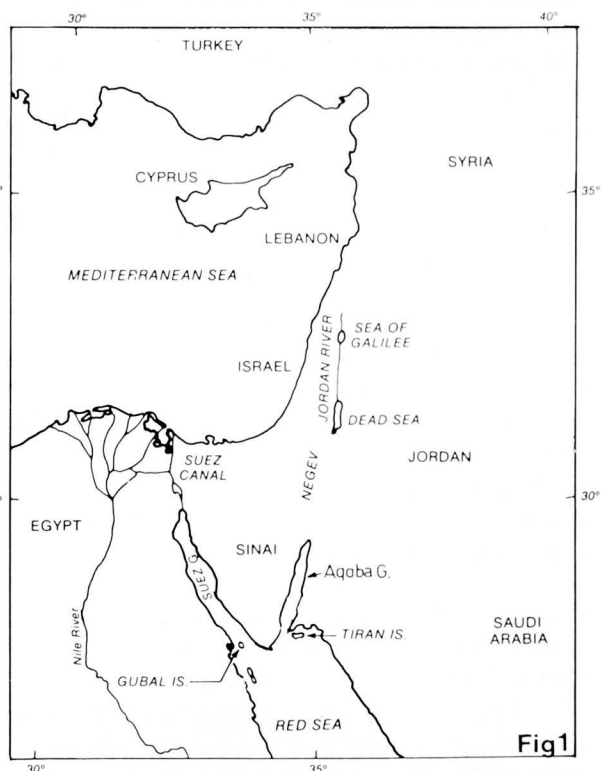


FIG. 1. - General map of the study area.

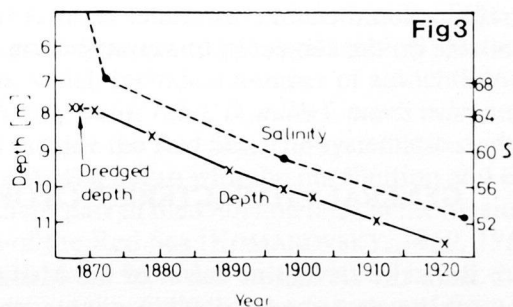


FIG. 3. - Increasing depth and decreasing salinity of the Great Bitter Lake over the years 1872-1924.

tropical belt, yet subject to particular impacts induced by two man-made perturbations, the Suez Canal, completed in 1869, providing a link with the Red Sea (Fig. 2), and the Aswan High Dam, on the Nile, constructed a century later.

The canal itself is 162 km long and cuts through the salt bed of the dry basin of what became the Great Bitter Lake (Fig. 2). The salinity of the Lake was considerably higher at the time of the completion of the canal (Fig. 3). The salt bed started to dissolve quickly by the continuous current which was flowing mainly from Suez to the Mediterranean end of the canal at Port Said. During the first decade following the opening of the Suez Canal, this current was dominantly northward and stronger from October to June compared with the southward weak flow prevailing during July to September. This reversal of current in the canal in a southward direction was mainly due to the accumulation of the Nile water in front of Port Said during the flood season from July to September. This is accentuated by the prevailing NW wind during the season. The accumulation of this water was greatly reduced or eliminated after the stoppage of the seasonal flow of water from the Damietta branch of the Nile after the construction of the Aswan High Dam in 1965. The decrease in salinity on the salt bed (and the increase in depth of the Great Bitter Lake over the salt bed) was very noticeable during the first decades following the opening of the canal. It became slower in recent years due to several factors, including the isolation of the salt bed from the overlying water due to the accumulation of sediments from the surrounding deserts, as well as the insoluble parts of the salt bed itself. Moreover, the salt bed decreased in surface and volume with the gradual dissolution of the upper layers [MORCOS, personal communication; WÜST, 1934; MORCOS, 1960; OREN, 1969, 1970b; ARON & SMITH, 1971].

The contributions reviewed in this presentation refer primarily to the author's involvement in the various phases of research into the microbiota referred to above and that of contemporary colleagues in Israel, Egypt and Lebanon. Obviously, not all contributions could be referred to individually except in cases where specific reference was made to any particular aspect. However, the review papers mentioned in the text and included in the bibliography should enable the reader to trace the major sources of information available on the subject of this contribution.

GENERAL CHARACTERISTICS OF THE ENVIRONMENTS

Both the Levantine Basin of the Mediterranean and the northern Red Sea can be described as highly oligotrophic on the basis of data on the chlorophyll *a* values and primary productivity measurements carried out by several investigators in recent years [SOURNIA, 1977; LEVANON-SPANIER *et al.*, 1979 in the Gulf of Aqaba, Red Sea, & OREN, 1970a; BERMAN *et al.*, 1984; AZOV, 1986 in the neritic and offshore waters of the Mediterranean coast of Israel]. However, DOWIDAR [1984] estimated that the primary productivity values for the southeastern Mediterranean were about 30% higher than those

recorded off the Israeli coast, although still lower than the average level of production found in the coastal zone of the world oceans.

Following are some examples:

Primary productivity measurements

Location	$C\ g\ m^{-2}\ year^{-1}$	Reference
Tira (off Haifa)	36	OREN, 1970a
Southeastern Mediterranean	55.5	DOWIDAR, 1984

Chlorophyll *a* concentrations

Location	$mg\ m^{-3}$	Reference
Levant Basin	0.024-0.076	BERMAN <i>et al.</i> , 1984
Levant Basin	0.073-0.522	AZOV, 1986
Sargasso Sea	0.05-0.10	MENZEL & RYTHER, 1960
Sargasso Sea	0.50-1.00	MENZEL & RYTHER, 1960

The low productivity of the northern Red Sea and the Levantine Basin is characterized by a great abundance of species, as is usually the case with warm water environments [HALIM, 1965; RUSSELL-HUNTER, 1970]. The high mean salinities and temperatures prevailing in the northern Red Sea and in the Levantine Basin are determining factors for these common characteristics and general floristic and faunistic affinities between the two environments.

MICROPLANKTON OF THE RED SEA WITH SPECIAL REFERENCE TO THE GULF OF AQABA

The plankton of the Red Sea in general has been reviewed by HALIM [1969] who reported *inter alia* on existing information, at the time, on the larger (net) phytoplankton and on the radiolarians and tintinnids of the microzooplankton. He stressed in particular the tropical-subtropical character of the dinoflagellate populations, which include a number of autochthonous species such as *Dinophysis caudata* f. *maris rubri*, *D. miles* f. *maris rubri* and f. *triposoides* which are not known outside the Red Sea. The systematic study of the microplankton of the Gulf of Aqaba began with the distribution and ecology of the tintinnids in the northern part of the Gulf and later in the Straits of Tiran and the Massawa regions of the Red Sea [KOMAROVSKY, 1959, 1962]. A total of 76 species of tintinnids were recorded in this study in the three regions belonging to 25 genera, only two of which are not reported from the plankton of the Levantine Basin – *Epiorella* and *Epicancella*. There are, so far, no published records of radiolarians and acantharians from the Gulf of Aqaba, although observations relating to species belonging to these groups during routine collections are quite numerous. However, the presence of *Medusetta inflata*, one of the few epipelagic phaeodarian radiolarians mentioned by HALIM [1969] from the Gulf of Suez, is noteworthy.

The seasonal distribution of the larger phytoplankton: diatoms, dinoflagellates and some cyanophytes, and of the tintinnids in the Gulf of Aqaba, were studied within the framework of a multidisciplinary project – Data Collecting Program in the Gulf of Elat (DCPE) in the mid seventies [KIMOR, 1971a, 1983a; KIMOR & GOLANDSKY, 1977; KIMOR & GOLANDSKY-BARAS, 1981; REISS & HOTTINGER, 1984]. The tintinnids were found to occupy the same niche as the diatoms and dinoflagellates within the euphotic zone, gradually decreasing with depth and reaching a peak in numerical abundance during February-March at the time of the winter overturn. The cyanophytes, represented primarily by *Trichodesmium* sp. in the upper 100 m, peaked during May-June and November at the time of the warming up and cooling down of the surface waters in the Gulf, respectively [KIMOR & GOLANDSKY, 1977].

A similar pattern in the distribution of coccolithophore assemblages as representatives of the nanoplankton was first described by MIKKELSEN [1973] in a short note and subsequently by WINTER *et al.* [1978], who found that standing crop was highest at the surface, decreasing gradually with depth. In view of the correlations found by the latter authors between the abundance of coccolithophorids and the chlorophyll *a* values, the importance of this group of nanoplankton cannot be overestimated.

MICROPLANKTON OF THE SUEZ CANAL

There are only a few reports dealing with selected groups of microplankton of the Gulf of Suez [DOWIDAR, 1974, 1976; DORGHAM, 1985] and with the general characteristics of this waterway [KIMOR, 1972; OREN, 1969, 1970b]. Most of the species are typically euryhaline, characteristic of shallow estuarine habitats as well as of hyperhaline lagoons [KIMOR, 1975]. Among the most common dinoflagellates in the plankton of the Suez Canal are *Ceratium furca* and *C. fusus*, the same species which play a leading role as primary producers in the Bardawil Lagoon.

The presence of *Ceratium egyptiacum* in the phytoplankton of the Suez Canal is significant, as it is considered a new immigrant from the Red Sea into the Levantine Basin [DOWIDAR, 1971; KIMOR, 1975].

MICROPLANKTON OF THE LEVANTINE BASIN

The microplankton of the Levantine Basin has been reviewed in a series of contributions dealing either with specific taxonomic categories or with the plankton as a whole [KIMOR & BERDUGO, 1967; KIMOR & WOOD, 1975; LAKKIS & NOVEL-LAKKIS, 1975, 1985; HALIM, 1976; KIMOR, 1983b]. These contributions include both checklists of species in the coastal and offshore waters of the eastern Mediterranean as well as particular aspects of research.

Following are some considerations of both a general and specific nature:

In so far as the microplankton communities are concerned, there is a great measure of affinity between the microbiota of the Red Sea and the Levantine Basin. This does not preclude, however, the existence of autochthonous species endemic to the Red Sea already referred to, or of species of Indo-Pacific origin of a wider geographical distribution which are absent from the plankton of the eastern Mediterranean. At the same time, over the years, several species of dinoflagellates of Red Sea origin [HALIM, 1965; ARON & SMITH, 1971; DOWIDAR, 1971; BEN-TUVIA, 1973; KIMOR, 1983b] appeared in the plankton of the coastal waters of the eastern Mediterranean along with many more species of fishes and higher invertebrates via the Suez Canal. A case in point is the commensalic association of the diatom *Chaetoceros coarctatus* and the ciliate protozoan *Vorticella microstoma*, generally considered as characteristic of tropical plankton, whose gradual appearance was found in recent times in the plankton of the Levantine Basin [KIMOR, 1983b].

The phenomenon of deep chlorophyll maxima observed at all offshore stations in the Levantine Basin was proved to be associated with the nano and picoplankton fractions of the primary producers as the dominant components [BERMAN *et al.*, 1984; DOWIDAR, 1984; KIMOR *et al.*, 1987]. A detailed analysis of the phytoplankton assemblages, both at the deep chlorophyll maxima and at the near surface layers, showed that on the basis of numerical abundance, the cells referred to as monads and thought to belong largely to cyanobacteria ($<3\mu\text{m}$), together with the nanoplankton fraction, chiefly coccolithophorids, constitute over 90% of the phytoplankton biomass [KIMOR *et al.*, 1987]. An earlier study of the plankton of the eastern Mediterranean [KIMOR & WOOD, 1975] proved the existence of two such layers of greater numerical abundance of the larger phytoplankton components, located at about 40 and 100 m at most of the stations occupied during a synoptic plankton survey of the whole Levantine Basin. A similar pattern of vertical phytoplankton distribution was recorded by KREY [1967] from the Arabian Sea.

The existence of potentially photosynthetic microalgae, consisting of dinoflagellates (*Ceratium carriense* var. *volans*), prasinophytes (*Halosphaera viridis*) as well as radiolarians and acantharians with functional fluorescent zooxanthellae, was recorded deep into the aphotic zone at two stations in the eastern Mediterranean [KIMOR, 1971b]. This suggests that potentially viable phytoplankton populations can survive and play a yet undefined role in the aphotic zone of the oceans [WOOD, 1966; KIMOR & WOOD, 1975]. This, however, is not to be confused with the well-known phenomenon of summer submergence of winter epipelagic species common among numerous dinoflagellates and free-living protozoans, which sink to deeper levels during summer with the warming up of the surface waters.

Finally, the fairly large numbers of symbiotic and commensalic associations between microplankton components such as diatoms and various blue-green algae as endophytes, diatoms with ciliates, tintinnids in particular, and actinopods with functional algal symbionts, are a common occurrence in the Mediterranean plankton as in oligotrophic warm water seas in general [TAYLOR, 1982].

CONCLUDING REMARKS

The microplankton communities of the northern Red Sea and of the Levantine Basin share a number of basic characteristics in regard to the tropical-subtropical species composition of the biota as discussed in this contribution. The high mean temperatures and salinities prevailing in the Levantine Basin of the Mediterranean, compared to its western basin, constitute an important factor in the general similarity of the microbiota of this environment as compared with that of the northern Red Sea. Yet, there are a number of limited floristic and faunistic differences between the two environments which reflect the distinctive character of the two areas, despite the existence of the Suez Canal as a connecting link for well over a century. A slow and gradual process of migration of particular microplankton components has occurred, although not on such a dramatic scale as in the case of fishes and macro-invertebrates [STEINITZ, 1967].

ACKNOWLEDGEMENTS

I thank J.R. BEERS for the critical reading of the manuscript and K. DISKIN for its typing and preparation for publication.

REFERENCES

- ARON W.I. & SMITH S.H., 1971. - Ship canals and aquatic ecosystems. - *Science*, **174**: 13-20.
- AZOV Y., 1986. - Seasonal patterns of phytoplankton productivity and abundance in nearshore oligotrophic waters of the Levant Basin (Mediterranean). - *J. Plankton Res.*, **8**: 41-53.
- BEN-TUVIA A., 1973. - Man-made changes in the eastern Mediterranean and their effect on the fishery resources. - *Mar. Biol.*, **19**: 197-203.
- BERMAN T. & KIMOR B., 1983. - A large-scale filtration apparatus for net plankton sampling. - *J. Plankton Res.*, **5**: 111-116.
- BERMAN T., TOWNSEND D.W., EL-SAYED S.Z., TREES C.C. & AZOV Y., 1984. - Optical transparency, chlorophyll and primary productivity in the eastern Mediterranean near the Israeli coast. - *Oceanol. Acta*, **7**: 367-372.
- DORGHAM M.M., 1985. - Distribution of phytoplankton in spring along the Suez Canal. - *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **29**: 123-124.
- DOWIDAR N.M., 1971. - Distribution and ecology of *Ceratium egyptiacum* Halim and its validity as an indicator of the current regime in the Suez Canal. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, **56**: 957-966.
- DOWIDAR N.M., 1974. - Tintinnids from the Suez Canal. - *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **22**: 123-124.

- DOWIDAR N.M., 1976. – The phytoplankton of the Suez Canal. – *Acta Adriat.*, **18**: 241-256.
- DOWIDAR N.M., 1984. – Phytoplankton biomass and primary productivity of the southeastern Mediterranean. – *Deep Sea Res.*, **31**: 983-1000.
- HALIM Y., 1965. – Observations on Mediterranean dinoflagellates. – *Cons. Perm. Int. Explor. Mer, Rome, Com. Plancton*: **136**.
- HALIM Y., 1969. – Plankton of the Red Sea. – *Mar. Biol. Ann. Rev.*, **7**: 231-275.
- HALIM Y., 1976. – Marine biological studies in Egyptian Mediterranean waters: a review. – *Acta Adriat.*, **18**: 29-39.
- KIMOR B., 1971a. – Some aspects on the vertical distribution of the microplankton in the Gulf of Eilat (Red Sea). – *Proc. Jt. Oceanogr. Assem. (Tokyo, 1970)*, **D2-A-11**: 442-444.
- KIMOR B., 1971b. – Some considerations on the distribution of Acantharia and Radiolaria in the eastern Mediterranean. – *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **20**: 349-351.
- KIMOR B., 1972. – The Suez Canal as a link and a barrier in the migration of planktonic organisms. *Israel J. Zool.*, **21**: 391-403.
- KIMOR B., 1975. – Euryhaline elements in the plankton of the Bardawil Lagoon (northern Sinai). – *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **3**: 119-120.
- KIMOR B., 1983a. – Microplankton distribution patterns in the Gulf of Aqaba, Red Sea. – *Bull. Inst. Oceanogr. Fish., Egypt, Mar. Sci. Red Sea*, **9**: 171-178.
- KIMOR B., 1983b. – Distinctive features of the plankton of the eastern Mediterranean. – *Ann. Inst. océanogr., Paris*, **59**: 97-106.
- KIMOR B. & BERDUGO V., 1967. – Cruise to the eastern Mediterranean. Cyprus 03. Plankton reports. – *Bull. Sea Fish. Res. Stn., Haifa*, **45**: 6-31.
- KIMOR B. & GOLANDSKY B., 1977. – Microplankton of the Gulf of Eilat; aspects of seasonal and bathymetric distribution. – *Mar. Biol.*, **42**: 55-67.
- KIMOR B. & GOLANDSKY-BARAS B., 1981. – Distribution and ecology of the tintinnids in the Gulf of Eilat (Aqaba), Red Sea. – *J. Plankton Res.*, **3**: 445-459.
- KIMOR B. & WOOD E.J.F., 1975. – A plankton study in the Mediterranean Sea. – *Mar. Biol.*, **29**: 321-333.
- KIMOR B., BERMAN T. & SCHNELLER A., 1987. – Phytoplankton assemblages in the deep chlorophyll maximum layers of the Mediterranean coast of Israel. – *J. Plankton Res.*, **9**: 433-443.
- KOMAROVSKY B., 1959. – The Tintinnina of the Gulf of Eylath (Aqaba). – *Bull. Sea Fish. Res. Stn., Haifa*, **21**: 1-40.
- KOMAROVSKY B., 1962. – Tintinnina from the vicinity of the Straits of Tiran and Massawa region. – *Bull. Sea Fish. Res. Stn., Haifa*, **30**: 48-56.
- KREY J., 1967. – The vertical distribution of macro biomass in northern and in tropical seas. – *Stud. Trop. Oceanogr., Miami, FL*, **5**: 247-259.

- LAKKIS S. & NOVEL-LAKKIS V., 1975. – Composition, annual cycle and species diversity of the phytoplankton in Lebanese coastal waters. – *J. Plankton Res.*, **3**: 123-136.
- LAKKIS S. & NOVEL-LAKKIS V., 1985. – Considérations sur la répartition des Tintinnides au large de la côte libanaise (Médit. Orient.). – *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **29** (9): 171-172.
- LEVANON-SPANIER I., PADAN E. & REISS Z., 1979. – Primary production in a desert-enclosed sea – the Gulf of Elat (Aqaba), Red Sea. – *Deep Sea Res.*, **26**: 673-685.
- MENZEL D.W. & RYTHER J.H., 1960. – The annual cycle of primary production in the Sargasso Sea off Bermuda. – *Deep Sea Res.*, **6**: 351-367.
- MIKKELSEN N., 1973. – Calcareous nanoplankton in the Gulf of Eilat. – *Israel J. Earth Sci.*, **22**: 269-271.
- MORCOS S.A., 1960. – Die Verteilung des Salzgehaltes im Suez-Kanal. – *Kieler Meeresforsch.*, **16**: 133-154.
- OREN O.H., 1969. – Oceanographic and biological influence of the Suez Canal, the Nile and the Aswan Dam on the Levant Basin. – *Prog. in Oceanogr.*, **5**: 161-167.
- OREN O.H., 1970a. – Seasonal changes in the physical and chemical characteristics and the production in the low trophic level of the Mediterranean waters off Israel. – *Spec. Publ. Sea Fish. Res. Stn., Haifa*, 238 p.
- OREN O.H., 1970b. – The Suez Canal and the Aswan High Dam; their effect on the Mediterranean. – *Underwat. Sci. Technol.*: 222-279.
- REISS Z. & HOTTINGER L., 1984. – The Gulf of Aqaba. – Springer Verlag, 354 p.
- RUSSELL-HUNTER W.D., 1970. – Aquatic Productivity: An Introduction to Some Basic Aspects of Biological Oceanography and Limnology. – Macmillan, New York, 306 p.
- SOURNIA A., 1977. – Notes on primary productivity of coastal waters in the Gulf of Elat (Red Sea). – *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, **62**: 813-819.
- STEINITZ H., 1967. – Tentative list of immigrants via the Suez Canal. – *Israel J. Zool.*, **16**: 166-169.
- TAYLOR F.J.R., 1982. – Symbiosis in marine microplankton. – *Ann. Inst. océanogr., Paris*, **58**: 61-90.
- WINTER A., REISS Z. & LUZ B., 1978. – Distribution of living coccolithophore assemblages in the Gulf of Elat (Aqaba). – *Mar. Micropaleont.*, **4**: 97-223.
- WOOD E.J.F., 1966. – Plants of the deep oceans. *Z. Allg. Mikrobiol.*, **6**: 177-179.
- WÜST G., 1934. – Salzgehalt und Wasserbewegung in Suez Kanal. – *Naturwissenschaften*, **22**: 447-450.

A proposed vertical distribution pattern of micronekton in the deep Levantine Sea, Eastern Mediterranean, and its applicability to the Red Sea

by

HORST WEIKERT

*Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft
der Universität Hamburg, D-2000 Hamburg 50, FRG*

ABSTRACT

For the first time, results are presented on the numerical standing stocks, vertical distribution and composition of organisms >0.5 cm in the 4000 m water column off Crete. Most nongelatinous groups studied so far were congregated from 400 to 2000 m forming a sub-surface maximum of abundance between 450 and 900 m. Below, total numbers decreased exponentially with increasing depth. Diel migrations did not change the successive dominances of five major groups with depth. Euphausiids were conspicuous migrants. Unlike in other seas, no organisms were collected below 2250 m except small chaetognaths, which are probable contaminants, implying that a true bathypelagic fauna was absent. The impoverishment of the pelagic deep-sea fauna was paralleled by the deep benthopelagic fauna. The results on the micronekton and the vertical distribution patterns of the zooplankton in the Levantine and Red Seas are discussed. It is predicted that the vertical distribution of micronekton in the Red Sea will prove to be similar to the peculiar distribution of these organisms in the Levantine Sea.

**Un modèle de distribution verticale du micronecton profond
dans le bassin Levantin de la Méditerranée,
application possible à la mer Rouge**

RÉSUMÉ

Pour la première fois, des données sont fournies sur les densités, la distribution verticale et la nature des organismes de taille supérieure à 0,5 cm, présents dans la colonne de 0-4 000 m au large de la Crète. La plupart des groupes d'animaux non gélatineux étudiés étaient concentrés entre 400 et 2 000 m avec un maximum d'abondance entre 450 et 900 m. Au-dessous de 900 m, les densités totales décroissent exponentiellement avec la profondeur. Les migrations journalières ne modifient pas les dominances successives, en fonction de la profondeur, des 5 groupes les plus importants. Les migrations opérées par les Euphausiacés sont notables. Le bassin levantin, contrairement aux autres mers, n'abrite pas de véritable faune bathypélagique, comme en témoigne l'absence d'organismes au-dessous de 2 250 m, à l'exception de petits chaetognathes, sans doute entraînés par les filets (à la descente). L'appauvrissement de la faune pélagique profonde a été rapproché de celui de la faune benthopélagique profonde. Les résultats et les modes de distribution verticale du zooplancton en Méditerranée orientale et dans la mer Rouge sont discutés. Il est probable que la distribution verticale du micronecton dans la mer Rouge se révélera semblable à la distribution particulière de ces organismes dans le secteur Levantin.

INTRODUCTION

As discussed by ANGEL [1984] macroplankton and micronekton should partake significantly in the ecological processes of the vertical flux of biogenic material in the ocean. Data on the composition, abundance and distribution of these organisms, which constitute a large portion of the midwater biomass [BLACKBURN, 1977; ANGEL & BAKER, 1982], are therefore important for the understanding of the functioning of the pelagic system.

Quantitative data on the larger faunas do not exist from the Eastern Mediterranean Sea except WIEBE's and D'ABRAMO's [1972] study on euphausiid assemblages in the upper 230 m. Abundance data for a number of macroplankton and micronekton groups in the upper 600 m which were published in volumes of the "Report on the Danish Oceanographical Expeditions 1908-1910 to the Mediterranean and Adjacent Seas" cannot be translated into numbers per cubic meters [see quotations in FURNESTIN, 1968].

During cruise No. 5 of R.V. *Meteor*, the oceanic faunas in the Levantine Sea were studied with respect to the zonation of species in the whole water column. Results on the zooplankton have validated the particular status of this sea among the Mediterranean basins and the world ocean [WEIKERT & TRINKAUS, *in press*]. In this paper first data are presented on the abundance

and structure of the micronekton in the 4000 m water column. The results are discussed on the basis of the anomalous vertical distribution patterns of the zooplankton in the Levantine Sea and the Red Sea to outline the still unknown bathymetric distribution of the larger fauna in the Red Sea.

Contrasting to the ocean, in both seas there exists an almost uniform deep-water body with high temperatures and salinities [e.g. MORCOS, 1970; MALANOTTE-RIZZOLI & HECHT, 1988]. True deep-sea species are virtually absent, possibly related to both the Pleistocene history of the seas and to their anomalous hydrography. The bathypelagic animals are replaced by a submerging mesopelagic fauna [e.g. VINOGRADOV, 1968; HALIM, 1969].

MATERIAL AND METHODS

The study was carried out from 14-21 January, 1987, above an about 4250 m deep trough SE of Crete (34°05'N, 31°47'E). Stratified oblique tows were performed, using a 1 m² multiple closing MOCNESS device [WIEBE *et al.*, 1985] equipped with nine black nets of 333 µm mesh size. Data transmitted on depth, temperature, conductivity, flow past the net, and net fishing status were processed in real time in the microcomputer lab unit.

The deepest tows commenced at 4000 m. The sequence of sampling intervals was every 500 m up to 3000 m depth, every 250 m up to 2250 m, every 200 m up to 1050 m, every 150 m up to 450 m and every 50 m up to 100 m. The surface sample was from 100 to 0 m. In total, two profiles for day and night were obtained from the upper 1850 m; from greater depths one daytime haul and three night hauls were available. For more details on sample and station data see WEIKERT and TRINKAUS [*in press*].

The samples were fixed in buffered 4% formalin seawater solution and preserved in Steedman's fluid before being sorted into major taxonomic groups. Animals larger than 0.5 cm in total size were considered micronekton. As a matter of convenience, the term is used synonymously to macroplankton according to BLACKBURN [1977]. Siphonophores which are commonly broken into pieces in net tows have been excluded from the individual counts to avoid bias by overestimation. Individuals >0.5 cm from the following nongelatinous groups have not yet been identified quantitatively and are classified together as zooplankton: the numerically abundant chaetognaths and a small number of large organisms in the samples, such as amphipods, copepods, euthecosomatous pteropods, and polychaetes. Data on wet weights are being prepared.

RESULTS

The numerical micronekton standing stock was about 135 specimens/m² and comprised 0.67% of the total metazoan standing stock collected by the 333 µm nets in the 4000 m water column. The overwhelming majority of

organisms were smaller than 0.5 cm and belonged to the zooplankton (20,000 specimens/m², WEIKERT & TRINKAUS, *in press*).

Among the major groups that have been analyzed for the micronekton standing stock so far, fish and euphausiids were predominant forming about 43% and 30%, respectively, of the fauna. Decapods (12%), mysids (7%) and salps (7%) ranked next. The contributions of heteropods (Pterotracheidea, 0.38%), medusae (0.37%) and cephalopods (0.09%) to the mikronekton standing stock were minor.

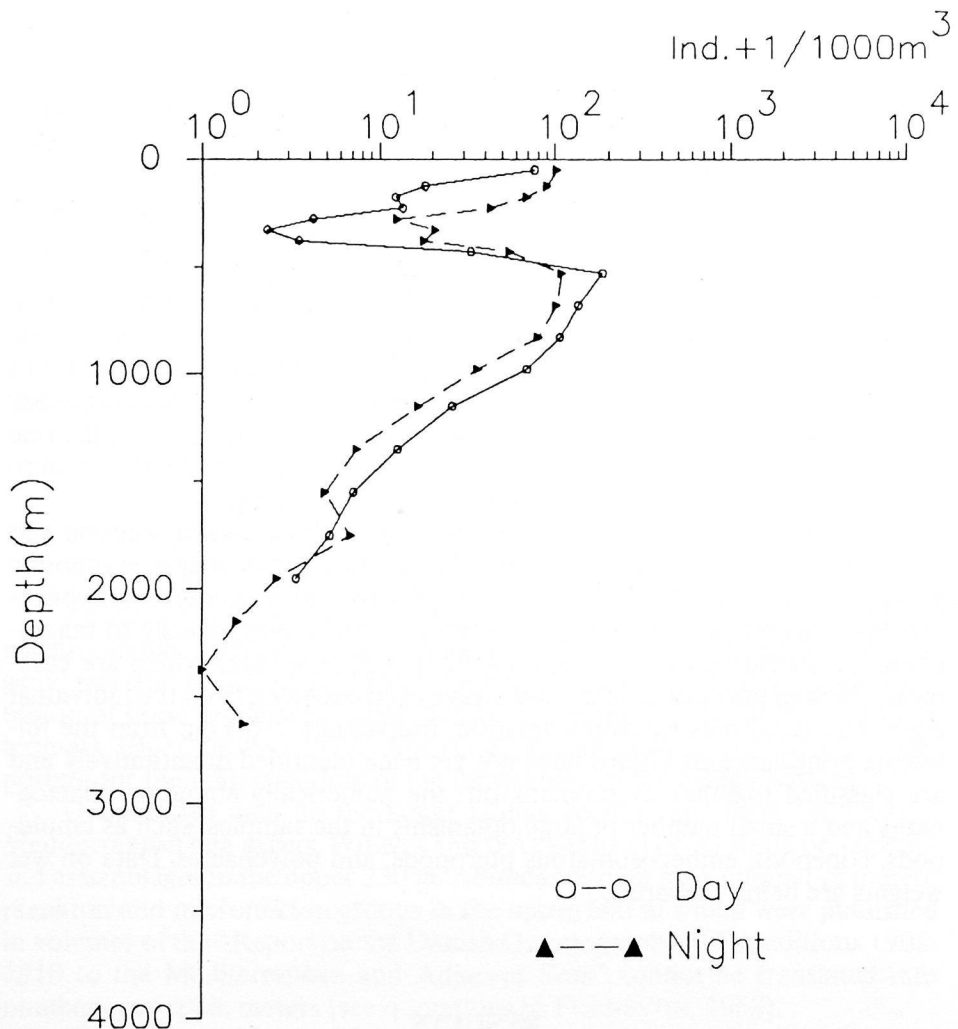


FIGURE 1. - Numerical abundance profiles of micronekton by day and night. Number of animals per 10³ m³ have been plotted on a log-linear scale.

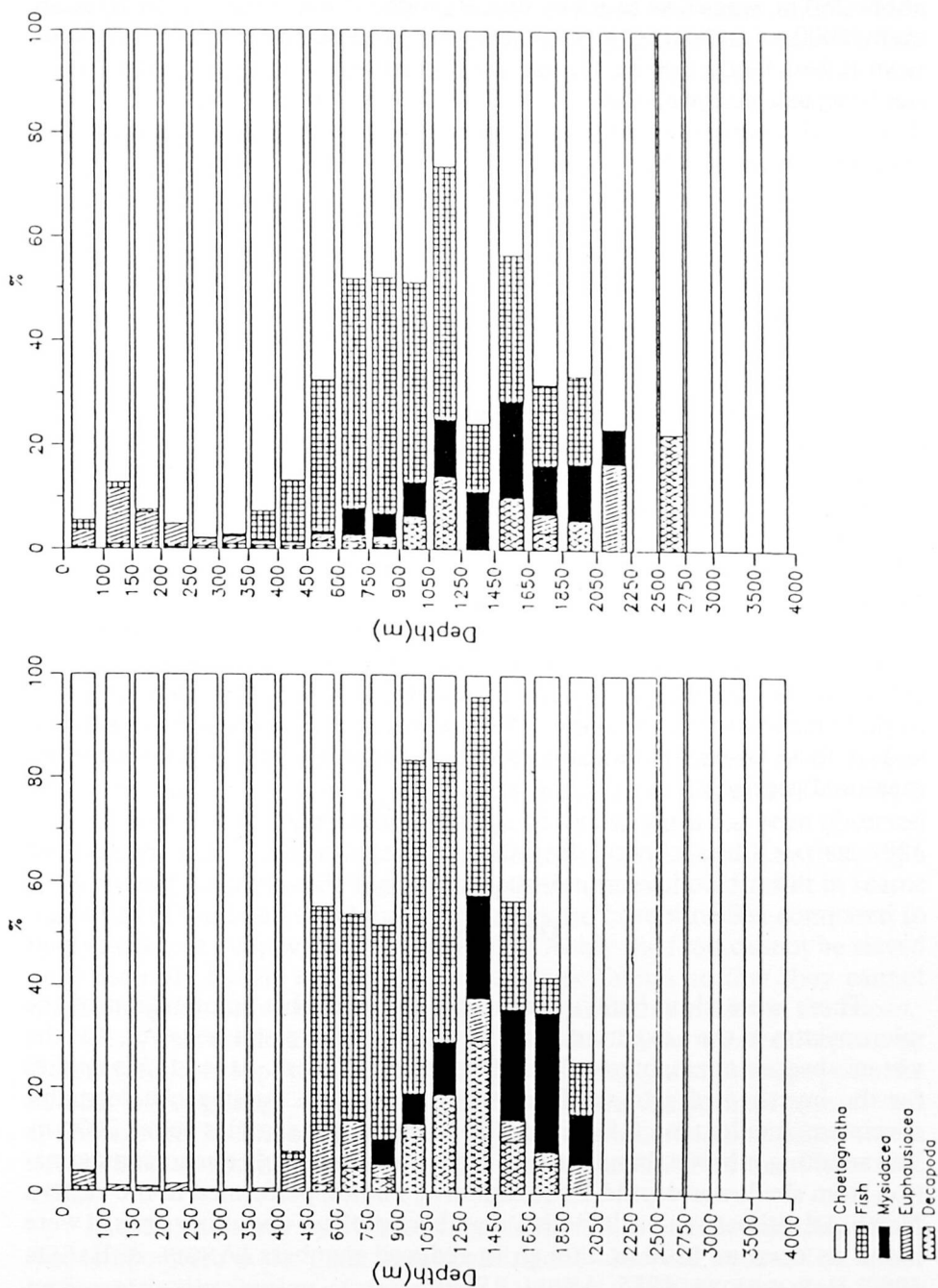


FIGURE 2. - Percentage composition of micronekton numerical abundance based on five major groups. Left: daytime. Right: nighttime. For further explanation see text.

The diel vertical distribution of micronekton (Fig. 1) shows two peaks of abundance equalling about 100 specimens/1000 m³ in the top 100 m and the lower part of the mesopelagic zone, between 450 and 950 m. The minimum concentration of organisms in between, in the upper mesopelagic zone at about 350 m, was close to nil by day. By night, it was enhanced to 10 specimens/1000 m³ indicating a possible nocturnal upward movement of micronekton from below 900 m. The number of organisms at these greater depths, the bathypelagic zone, obviously decreased exponentially. Between 2000 to 2750 m, the number of micronekton were close to nil and erratic, and no specimens were caught by day. At still greater depths, no micronekton was caught at all.

Figure 2 gives a first insight into vertical segregation pattern of five major micronekton groups by day and night. Chaetognaths of all sizes are included, because the superficial examination of this group evidences that a substantial portion of these organisms would fall into the >0.5 cm size class. Without any doubt, they comprise the bulk of the micronekton in the upper 450 m.

A consistent feature for both day and night is that the relative abundances of groups other than chaetognaths were significantly increased in the layers between 450 and 2000 m. Here, fish were dominant. Neglecting chaetognaths, mysids ranked second in the upper bathypelagic zone, from about 1450 to 2000 m. The mysids were substituted by decapods from 900 to 1450 m. At night, the decapods were second in rank from 900 m to 1250 m, because a number of them had migrated into shallower layers. By day, euphausiids were abundant in absolute and relative numbers in the lower mesopelagic zone, from 400 to 750 m. They were obviously the most important vertically migrating group, since they provided conspicuous percentages to the micronekton in the upper 250 m at night. The importance of euphausiids in these layers will increase, as soon as the small *Stylocheiron* species are measured precisely.

DISCUSSION

There were clear bathymetric changes in relative composition of the micronekton in the Levantine Sea. The most striking result however, was the virtual absence of net micronekton deeper than 2000 m. At least, this applies for the investigated groups of crustaceans and fish. Among chaetognaths, specimens smaller than 0.5 cm were dominant in the samples below 2000 m. The resulting relative abundances in Figure 2 are probably due to contamination from shallower depths. In quantitative studies, performed in the eastern North Atlantic at similar latitudes, members of these and other groups were found as deep as 4000 m, though in reduced numbers [ANGEL & BAKER, 1982; HARGREAVES, 1985; ANGEL, 1989].

To my knowledge there exists only one comparable study extending deep into the bathypelagic zone and presenting comprehensive data on numerical standing stocks, vertical composition and abundance of micro-

nekton organisms. The data from the upper 1900 m SW of the Azores reported by ANGEL [1989], however, were obtained from a by far coarser mesh size of 4.5 mm, so that comparisons of integrated numbers of micronekton per one square meter sea surface are not possible. Comparison of the relative abundances of the major standing stocks of nongelatinous micronekton showed a consistent importance (in decreasing order) of chaetognaths, fish, euphausiids, decapods, and mysids. Obviously, the particular hydrographic conditions in the deep Levantine Sea do not exert influence on the gross composition of epipelagic and mesopelagic micronekton, despite of the well-known fact that the eastern Mediterranean Sea is impoverished of species. For example, only three species of mysids and six species of decapods were found in the MOCNESS samples [WEIKERT, in preparation]. At a deep-sea site in the temperate NE Atlantic, HARGREAVES [1985] collected 17 species of mysids and about 20 species of decapods.

In a separate paper, WEIKERT and TRINKAUS [*in press*] compared the data on zooplankton distribution from the same samples with those from other seas by means of linear regressions. The underlying assumption is that there exists a consistent proportion in zooplankton abundance between the productive surface community and the consuming bathypelagic/abyssopelagic communities [WISHNER, 1980; ANGEL & BAKER, 1982]. Paralleling the findings on the micronekton, the decline of zooplankton with depth was significantly stronger in the Levantine Sea than in the ocean at similar latitudes. Both results imply that the rates of vertical flux of organic particles in the Levantine Sea are less than in the ocean, possibly due to enhanced microbial degradation in the deep Levantine water.

Below 600 m, temperature remains high (13.6°C) and is almost uniform in the Levantine Sea [MALANOTTE-RIZZOLI & HECHT, 1988]. According to HARDING [1973] copepods decomposed in three days at 22°C compared to 11 days at 4°C. HONJO and ROMAN [1978] found that the peritrophic membrane enclosing the copepod fecal pellets degraded in 3 h at 20°C, while it took 20 days in 5°C water. A broad range of sinking rates has been observed for even the same kind of organic detritus [see FOWLER and KNAUER, 1986 for a review]. Even though, high decomposition rates should result in scarce quantities of food and small particle sizes in the Levantine Sea compared to the typical cold deep water in the ocean. Probably the food cannot be sieved out effectively by the submerging mesopelagic faunas so that they cannot reach the quantitative levels of true bathypelagic communities in the ocean.

Also, a reduced particle flow from the surface layers into the deep-sea by diel migration is expected. Among the predominant calanoid copepods, the number of long-range vertical migrators was poor in terms of species and specimens in the mesopelagic zone of the Levantine Sea compared to the ocean. Similar results were obtained from the central Red Sea [WEIKERT, 1982].

In the same study by WEIKERT, vertical profiles of zooplankton suggest that temperature is the main agent causing the observed anomalies in the bathymetric distribution of organisms. The about 2000 m deep Red Sea is almost isothermal at about 21.6°C below 300 m [MORCOS 1970]. Compared with other regions, metabolic rates to biomass ratios of the deep-sea benthic communities in the Red Sea were high, suggesting a high energy loss into

metabolism for the Red Sea faunas, whereas less energy is available for production [THIEL *et al.*, 1987]. The decrease of zooplankton was significantly stronger than in the Levantine Basin [WEIKERT & TRINKAUS, *in press*], although the levels of surface production were higher in the open central Red Sea. Here, the range of the phytoplankton standing stock was 16.0 to more than 35.0 mg chl *a*/m² in the top 140 to 160 m according to the season [WEIKERT, 1988]. Minimum values are generally higher in the Red Sea than maximum values from comparable sites in the Levantine Sea (Range 7.0 to 14.7 mg chl *a*/m² BERMAN *et al.*, 1986); comparing the same seasons the means are at least twice as high. Primary production estimates by the authors are 10 to 20 g C/m²/y. This is less by a factor of three than in the central Red Sea [WEIKERT, 1987]. Both figures of carbon production, however, are possibly underestimated due to methodological artifacts (see quotations in BERMAN *et al.*, 1986). The proportions of zooplankton in the upper 100 m of the Levantine and central Red Seas are 85 versus 200 specimens/m³ and 22 versus 27 mg/m³ wet weight biomass [WEIKERT & TRINKAUS, *in press*]. The zooplankton means from the Red Sea describe the seasonal minimum in autumn. Maximum biomass occurring in winter approximates 80 mg/m³ [WEIKERT, 1987]. This is about four times the above value from the Levantine Sea that was obtained in January. Data from open Levantine waters describing the seasonal variation of zooplankton are still missing.

No quantitative data on total micronekton abundance and its composition in the entire water column have been published from the Red Sea. Reports on absolute abundances of single groups, such as euphausiids and fish, are meagre and mainly based on integrated hauls [see quotations in WEIKERT, 1982; DALPADADO & GJOSAETER, 1987]. It is evident from the above discussion that the gross pattern of the vertical distribution of micronekton in the Red Sea should significantly differ from the figure in the ocean, but should be fairly comparable to that in the Levantine Sea. However, as a characteristic of the Red Sea, the lower limit of micronekton occurrence should not extend much deeper than 1000 m; i.e. merely about half the vertical distance observed in the Levantine Basin. Apart from the stronger decrease of the zooplankton numbers in the Red Sea, this is also concluded from the depth distribution of the zooplankton species. Their population cores, i.e. the depth range where 25 and 75% of the standing stock of a species occurred, were confined to the upper 1450 m [WEIKERT, 1982]. In the Levantine Sea, population cores of zooplankton species were found at a depth of at least 3000 m [WEIKERT & TRINKAUS, *in press*]. Deep-sea micronekton consists predominantly of carnivores. The vertical distribution of its biomass in the ocean was found to be closely correlated with that of deep-sea zooplankton [ANGEL & BAKER, 1982] which is usually more abundant.

Viewing the systems of the Levantine and Red Seas as a whole, one can state a reduced efficiency of the vertical particle flux into the deep-sea. This characteristic adds to the unique hydrography. However, in the deep Levantine Sea, the physical environmental conditions are less extreme. This may affect the food supply since the food particles are thought to be larger and more abundant than in the Red Sea. Thus, the Red Sea fauna might be pre-adapted to the conditions in the Levantine Sea, as postulated with regard to temperature and salinity by POR [1978]. However, agreeing with POR [1988],

there will be merely a Lessepsian migration of holoplanktonic and micronektonic organisms that is well-documented for species of the shallow-living benthic and near-shore pelagic faunas [POR, 1978]. Especially deep-sea animals are not euryhaline for the anomalous hydrographical conditions in different parts of the Suez Canal which are "either less or more saline than the sea" [POR, 1978]. Also, the Canal is too shallow like the neighbouring Gulf of Suez, the Red Sea's northern branch, which is 250 km long. In general it is only 50 to 75 m deep [MORCOS, 1970].

In summary, the results from the 1 m² MOCNESS samples imply that the micronekton did not success in occupying the bathypelagic zone in the Levantine Sea deeper than 2250 m. This finding is plausible from the peculiar vertical distribution pattern of zooplankton. Both figures can be explained by a reduced rate of vertical flux of organic particles in the Levantine Sea compared to the ocean. Even less material seems to arrive in the deep Red Sea, where an increased metabolic demand for energy by the pelagic communities is expected. The resulting anomalously steep decline of zooplankton implies that the micronekton should be confined to a considerably shallower depth than in the Levantine Sea. Overall, the deep-sea micronekton and zooplankton of the Red Sea should be pre-adapted to the trophic and hydrographic setting of the deep-sea habitat of the Levantine Sea. The animals, however, are excluded from Lessepsian migration due to hydrographic and topographic obstacles in the Suez Canal and Gulf of Suez.

Of course, the present assessment of micronekton from the Levantine Sea is biased by the limitation of the method since large, agile micronekton can elude the relatively small mouth opening of the net. Different devices are needed to collect the full spectrum of that fauna. Parallel to the net sampling, baited traps were moored at altitudes of some tens of metres up to 500 m depth above sea bed depths of 1400 - 3500 m. The deep-sea carid decapods *Acantheephyra eximia* and *A. pelagica* occurring in scarce numbers were the only species recorded [CHRISTIANSEN, *in press*]. The catches indicate that the impoverishment of the Levantine deep-sea micronekton in terms of species and individual numbers does also exist in the particular benthopelagic fauna.

ACKNOWLEDGEMENTS

I would like to thank the German Research Council, DFG, for funding the sampling and evaluation of the material (Project We 695/10). Dr. B. CHRISTIANSEN, A. PLAGA and Miss S. TRINKAUS assisted in performing the net samples. Miss D. WEIKERT improved the English of the manuscript, Prof. Dr. J. GODEAUX, Liège, kindly provided the French translation of the English abstract.

REFERENCES

- ANGEL M.V., 1984. - Detrital organic fluxes through pelagic ecosystems. - *in*: M.J.R. FASHAM (ed.). Flows of energy and materials in marine ecosystems. Theory and practice. Plenum Press, New York and London: 475-516.

- ANGEL M.V., 1989. - Vertical profiles of pelagic communities in the vicinity of the Azores Front and their implications to deep ocean ecology. - *Progr. Oceanogr.*, **22**: 1-46.
- ANGEL M.V. & BAKER A. de C., 1982. - Vertical distribution of the standing crop of plankton and micronekton at three stations in the northeast Atlantic. - *Biol. Oceanogr.*, **2**: 1-30.
- BERMAN T., AZOV Y., SCHNELLER A., WALLINE P. & TOWNSEND, D.W., 1986. - Extent, transparency, and phytoplankton distribution of the neritic waters overlying the Israeli coastal shelf. - *Oceanologica Acta*, **9**: 439-447.
- BLACKBURN M., 1977. - Studies on pelagic animal biomasses. - in: N.R. ANDERSEN, B.J. ZAHURANEC (eds.). Ocean sound scattering prediction, Plenum Press, New York and London: 283-299.
- CHRISTIANSEN B., in press. - *Acantheephyra* sp. (Crustacea: Decapoda) in the eastern Mediterranean Sea captured by baited traps. - *Senckenbergiana Marit.*, **20**.
- DALPADADO P. & GJOSAETER J., 1987. - Observations on mesopelagic fish from the Red Sea. - *Mar. Biol.*, **96**: 173-183.
- FOWLER S.W. & KNAUER G.A., 1986. - Role of large particles in the transport of elements and organic compounds through the oceanic water column. - *Progr. Oceanogr.*, **16**: 147-194.
- FURNESTIN M.L., 1968. - Le zooplancton de la Méditerranée (Bassin Occidental). Essai de synthèse. - *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, **32**: 25-69.
- HALIM Y., 1969. - Plankton of the Red Sea. - *Oceanogr. mar. Biol.*, **7**: 231-275.
- HARDING G.C.H., 1973. - Decomposition of marine copepods. - *Limnol. Oceanogr.*, **18**: 670-673.
- HARGREAVES P., 1985. - The vertical distribution of Decapoda, Euphausiacea, and Mysidacea at 42° N, 17°W. - *Biol. Oceanogr.*, **3**: 431-464.
- HONJO S. & ROMAN M.R., 1978. - Marine copepod fecal pellets: production, preservation and sedimentation. - *J. mar. Res.*, **36**: 45-57.
- MALANOTTE-RIZZOLI P. & HECHT A., 1988. - Large-scale properties of the Eastern Mediterranean: a review. - *Oceanologica Acta*, **11**: 323-335.
- MORCOS S.A., 1970. - Physical and chemical oceanography of the Red Sea. - *Oceanogr. mar. Biol.*, **8**: 73-202.
- POR F.D., 1978. - Lessepsian migration. - *Ecological Studies* **23**. Springer, Heidelberg, 228 p.
- POR F.D., 1988. - A prudent assessment of the role of the Suez Canal in plankton interchange between the Mediterranean and the Red Sea. - *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **31**: 306.
- THIEL H., PFANNKUCHE O., THEEG R. & SHRIEVER G., 1987. - Benthic metabolism and standing stock in the central and northern deep Red Sea. - P.S.Z.N.I., *Mar. Ecol.*, **8**: 1-20.

- VINOGRADOV M.E., 1968. - Vertical distribution of oceanic zooplankton. - Nauka, Moscow, 339 p. (Translation Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 1970).
- WEIKERT H., 1982. - The vertical distribution of zooplankton in relation to habitat zones in the area of the Atlantis II Deep, central Red Sea. - *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **8**: 129-143.
- WEIKERT H., 1987. - Plankton and the pelagic environment. - in: A. Edwards, S.M. Head (eds). Red Sea. Key Environmental Series. Pergamon Press, Oxford: 90-111.
- WEIKERT H., 1988. - New information on the productivity of the deep Eastern Mediterranean and Red Seas. - *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **31**, 305.
- WEIKERT H. & TRINKAUS S. *in press*. - Vertical mesozooplankton abundance and distribution in the deep Eastern Mediterranean Sea SE of Crete. *J. Plankton Res.*
- WIEBE P.H. & D'ABRAMO L., 1972. - Distribution of euphausiid assemblages in the Mediterranean Sea. - *Mar. Biol.*, **15**, 139-149.
- WIEBE P.H., MORTON A.W., BRADLEY A.M., CRADDOCK J.E., COWLES T.J., BARBER V.A., BACKUS R.H. & FLIERL G.R., 1985. - New developments in the MOCNESS, an apparatus for sampling zooplankton and micronekton. - *Mar. Biol.*, **87**: 313-323.
- WISHNER K.F., 1980. - The biomass of the deep-sea benthopelagic plankton. - *Deep-Sea Res.*, **27**: 203-216.

DISCUSSION

Y. Halim: Biomass determinations as wet weight or dry weight tend to greatly underestimate the contribution of the gelatinous zooplankton. A bias is introduced.

R.: The adequate use of biomass data in units of wet weight, dry weight, ash-free dry weight, C, N, or caloric values ultimately depends upon the nature of biological phenomena and processes that are to be studied. Besides, the trivial problem is that the samples are being used for specific determinations. Therefore, damage to the specimens has to be avoided.

S. Lakkis: Have you proceeded to identify the species of the different groups you caught with your micronekton net? Which is the size range of the fish you caught; are they larvae, juveniles or adults?

R. I nearly finished the decapods. Next, the taxonomical composition and size structure of mysids, euphausiids, and fish will be tackled. Among fish, all ontogenetical stages are present. Adults seem to be abundant.

F. Vives: Have you studied the distribution of the water masses? Because, it is possible that the irregularities of the vertical distribution of micronekton can be explained by the presence of different water masses.

R.: A respective causal relationship cannot be excluded. Temperature and conductivity were recorded by the sensors of the MOCNESS, but it is doubtful if the data are sufficient for water mass analysis. If at all, this aspect is to be concerned when the specific analysis of micronekton is completed.

Vingt ans d'observations sur le plancton des eaux libanaises : structure et fluctuations interannuelles

par

SAMI LAKKIS

*Centre de Recherches Marines (CNRSL),
Faculté des Sciences (Université Libanaise)
B.P. 123, Jounieh, Liban*

RÉSUMÉ

Les caractéristiques générales de la communauté planctonique des eaux libanaises (bassin Levantin, Méditerranée orientale) ont fait l'objet d'une étude continue entre 1969 et 1988. Cette étude est basée sur des pêches mensuelles en surface et en profondeur effectuées au moyen de filets de 50, 200, 300 et 500 micromètres en plusieurs stations côtières et au large. Les eaux levantines sont caractérisées par une salinité forte ($S > 39$) et une température annuelle élevée ($T^{\circ}\text{min } 17^{\circ}$, $T^{\circ}\text{max } 30^{\circ}\text{C}$). Le plancton, malgré une pauvreté en biomasse aussi bien du phytoplancton que du zooplancton, garde une diversité spécifique élevée. Trois cents espèces de phytoplancton ont été identifiées, 170 dinoflagellés et 130 diatomées, dont 41 % vivent aussi en mer Rouge et dans le canal de Suez; 30 espèces environ contribuent à la poussée printanière du phytoplancton. Parmi les 500 espèces de zooplancton, 50 % au moins sont présentes dans les deux mers. Plusieurs espèces indo-pacifiques et erythréennes sont régulièrement observées dans les eaux levantines, ce qui donne au plancton levantin une affinité subtropicale. Le rôle du canal de Suez comme lien et barrière dans la migration lessepsienne est confirmé et discuté.

A twenty year survey on the plankton of Lebanese waters: Structure and interannual fluctuations

ABSTRACT

General features of the plankton community in inshore and offshore waters of Lebanon (Eastern Mediterranean, Levantine basin), were studied between 1969 and 1988. This continuous survey was based on monthly surface and vertical plankton net samples taken at different stations along the coast. The major hydrological features are the relative high temperature and salinity of the area ($S > 39$; $T_{min} = 17^{\circ}\text{C}$, $T_{max} = 30^{\circ}\text{C}$). The plankton community is characterized by a high species diversity in spite of a low biomass of both phytoplankton and zooplankton groups. The annual fluctuations in abundance of most species is obvious, this pattern is always observed through the interannual fluctuations of this long-term survey. Three hundred phytoplankton taxa were recorded (170 Dinoflagellates, 130 Diatoms), 41% of which being common with the Red Sea and Suez Canal flora, only 30 species contribute to the spring bloom. Among the 500 species of zooplankton determined, at least 50% are inhabiting both seas. Several indo-pacific and erytrean species are regularly recorded in the Levantine Sea, giving to the plankton of the area a subtropical affinity. The role of the Suez Canal as a link and a barrier in the indopacific species migration is confirmed and discussed.

INTRODUCTION

Les eaux libanaises (Bassin levantin), par leur situation géographique entre la mer Rouge et le bassin méditerranéen occidental, ont une importance écologique et biogéographique particulière. D'où l'intérêt que suscite l'étude de la composition et de la distribution du plancton de ces eaux.

Cet article est un essai de synthèse des recherches menées depuis 1969 [LAKKIS 1971, 1976, 1984]. Le secteur libanais offre les caractéristiques suivantes:

- Sur le plan bathymétrique et topographique: plateau continental étroit, large de 3 à 7 km selon les endroits, fonds marins accidentés et peu chalutables, sillonnés par des vallées sous-marines prolongeant en mer les vallées terrestres de la chaîne montagneuse. Quelques fonds sableux et sablo-vaseux sont disséminés le long de la côte.

- Sur le plan hydrologique: eau de mer caractérisée par une salinité élevée, toujours supérieure à 39 au large; l'évaporation, plus importante que les précipitations, fait de la mer du Levant un bassin de concentration.

- Sur le plan écologique: plancton de type méditerranéen, influencé par le courant atlantique faible qui atteint la Méditerranée orientale et aussi par le courant du canal de Suez qui a favorisé la migration de formes indo-pacifi-

ques vers le bassin Levantin. L'influence des eaux du Nil, indiscutable, a diminué depuis la mise en service du grand barrage d'Assouan qui a entraîné la disparition des crues estivales.

MÉTHODES ET TECHNIQUES

Les pêches planctoniques accompagnées de prélèvements hydrologiques (T° , S, Oxygène dissous, chlorophylle, sels nutritifs) ont été effectuées aux filets de type WP2, vide de maille de 50, 200, 300 et 500 micromètres. Des traits horizontaux et verticaux ont été réalisés tous les mois en 18 stations côtières et du large, entre 1969 et 1988. Les données relatives aux pêches et aux conditions hydrologiques ont déjà été rapportées [LAKKIS, 1983, LAKKIS & ZEIDANE, 1987]. L'analyse des échantillons préservés au formol à 4% a été faite toujours de la même manière: mesure du biovolume du plancton sédimenté rapporté en cm^3/m^3 d'eau de mer, identification et comptage des micro et macroplanctontes tant du phytoplancton que du zooplancton.

CARACTÉRISTIQUES HYDROLOGIQUES

Les eaux libanaises sont directement soumises aux conditions hydroclimatiques prévalant dans la mer du Levant et la Méditerranée orientale. Deux périodes thermiques annuelles conditionnent la situation hydrologique: une période estivale longue, chaude et sèche (mai-novembre) et une période hivernale froide et courte (décembre-mars). Ces deux périodes sont séparées par une intersaison printanière courte. Durant la phase hivernale, l'eau de surface se refroidit et la température descend à 16°C en moyenne. Une homothermie verticale s'installe dans la colonne d'eau jusqu'à 100 m. La salinité subit un léger fléchissement dû aux apports d'eau douce notamment dans les zones côtières, alors qu'au large elle ne descend pas en-dessous de 39.

Durant l'été, entre août et septembre, la température atteint $30-31^{\circ}\text{C}$, en surface, alors qu'à 100 m elle se stabilise entre 17 et 20° ; il se crée ainsi une forte thermocline dans la couche 35-100 m. La salinité augmente légèrement pour atteindre 39,40 par manque de précipitations durant l'été. Les variations saisonnières de la température sont donc marquées par un minimum en février et un maximum en août et elles présentent le même aspect d'une année à l'autre.

Le cycle annuel de la salinité ne montre pas un minimum et un maximum annuels aussi nets que ceux de la température. D'une façon générale, les eaux de précipitation en hiver et les apports d'eau douce par les rivières, après la fonte des neiges, atténuent les valeurs de la salinité [LAKKIS & NOVEL-LAKKIS, 1985].

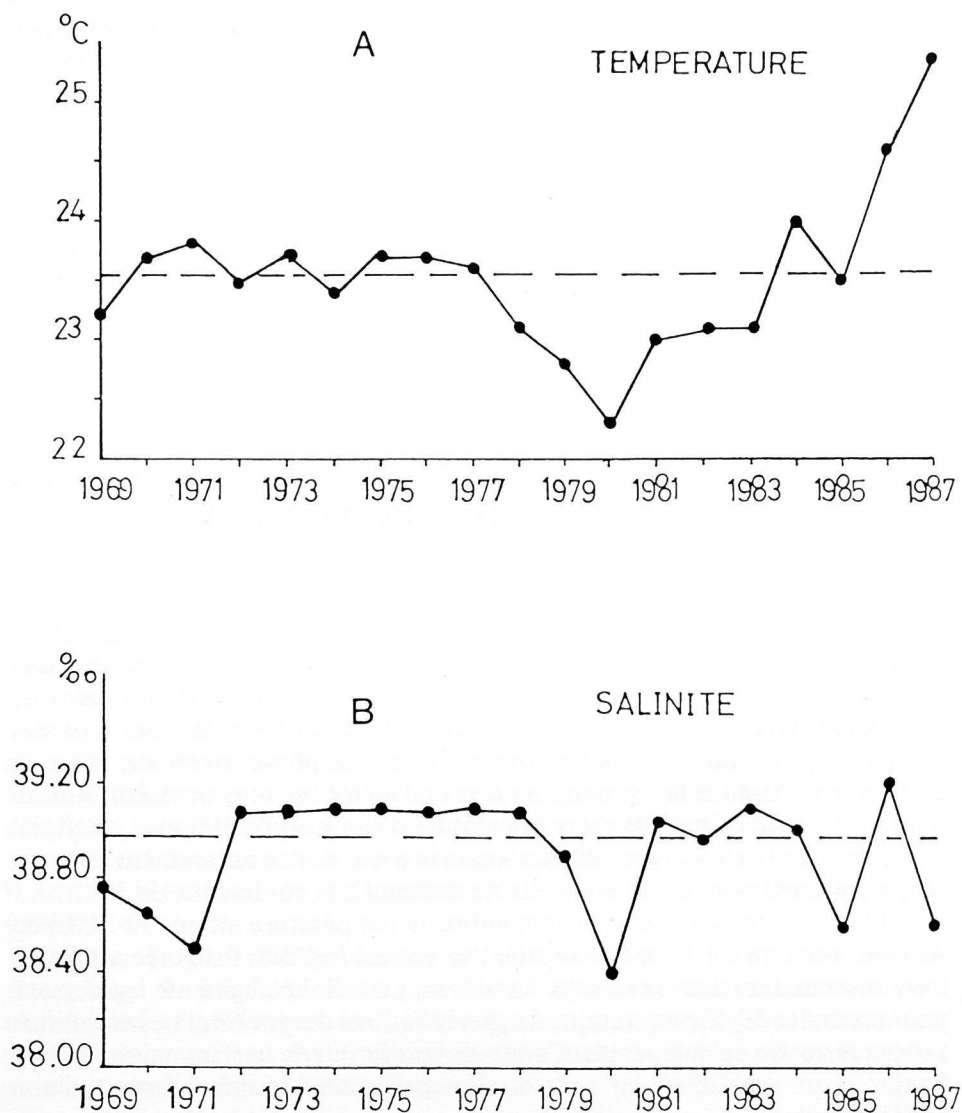


FIG. 1. - Fluctuations multiannuelles de la température (A) et de la salinité (B) dans les eaux libanaises de surface entre 1969 et 1987. La moyenne générale sur toute la période d'observation est indiquée par la ligne pointillée.

Les fluctuations interannuelles de la température durant les vingt années ne sont pas significatives. La moyenne annuelle, pour toute cette période, est de $23,57^{\circ}\text{C}$ ($\pm 0,64$). La courbe des moyennes annuelles (Fig. 1A) indique que l'année 1980 a été la plus froide ($T = 22,40^{\circ}\text{C}$) et que l'année 1987 a été la plus chaude ($T = 25,10^{\circ}\text{C}$). D'une façon générale, on constate une tendance à l'augmentation de la température de l'eau depuis 1980.

Les fluctuations interannuelles de la salinité sont peu marquées, la moyenne annuelle sur les vingt ans d'observations étant $38,91$ ($\pm 0,25$). La courbe des fluctuations (Fig. 1B), montre que l'année 1980 a eu la moyenne la plus faible ($S = 38,40$), correspondant à celle de la température la plus basse.

Les eaux levantines ne sont plus affectées par les crues du Nil, comme c'était le cas avant la mise en service du barrage d'Assouan en 1965. En effet, les crues annuelles ont presque disparu et toute l'hydrologie du bassin Levantin s'en est trouvée influencée [HALIM, 1975; OREN & HORNING, 1972]: hausse de la température, appauvrissement en sels nutritifs, diminution de la production primaire. De plus, selon KIMOR [1972], le barrage d'Assouan a permis le renforcement du courant sud-nord du canal de Suez et a facilité de la sorte les migrations et le transit d'espèces indo-pacifiques de la mer Rouge vers la Méditerranée.

STRUCTURE DU PLANCTON DES EAUX LIBANAISES

Le plancton des eaux libanaises appartient au type méditerranéen à caractère tempéré chaud; toutefois, les espèces indo-pacifiques immigrées lui confèrent une tendance subtropicale; il est assez riche en espèces malgré sa pauvreté en biomasse [LAKKIS, 1980].

• Composition du plancton

Le phytoplancton, récolté au filet de $50\text{ }\mu\text{m}$, a fourni 300 espèces dont 130 diatomées, appartenant à 45 genres, et 170 dinoflagellés avec 25 genres. Parmi ces espèces, 31 diatomées sont présentes aussi bien en mer Rouge qu'en Méditerranée orientale, et 63 dinoflagellés sont communs aux deux mers. Plusieurs espèces de petite taille qui échappent au filet fin ont pu être identifiées dans des prélèvements d'eau à la bouteille par la méthode d'Utermöhl, ce qui a porté le nombre d'espèces identifiées à 380, dont 156 diatomées [ABBOUD-ABI-SAAB, 1985]. Le cycle annuel est marqué par une poussée printanière en mai et un minimum en décembre; la diversité spécifique présente un maximum en février et un minimum en juillet [LAKKIS et NOVEL-LAKKIS, 1981].

Parmi les 30 espèces phytoplanctoniques responsables des poussées printanières signalons: *Leptocylindrus danicus*, *L. minimus*, *Nitzschia seriata*, *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros* spp., *Rhizosolenia* spp., *Ceratium* spp. et *Dinophysis* spp. Le genre *Ceratium*, avec 50 espèces et variétés, a le plus grand nombre d'espèces, suivi des genres *Peridinium* (31 espèces), *Chaetoceros* (28),

Rhizosolenia (13), *Goniodoma* (11), *Biddulphia* (10) et *Ornithocercus* (7). La liste complète des espèces a été publiée par LAKKIS et NOVEL-LAKKIS [1981].

Le microzooplancton comprend les ciliés, les foraminifères et les actinopodes (acanthaires, polycystinés, phaeodariés et héliozoaires) récoltés au filet fin. Sur les 104 espèces de tintinnides déterminées, 46 % existent aussi en mer Rouge et dans le canal de Suez [HALIM, 1969; LAKKIS & ZEIDANE, 1988]. Dans une étude du microplancton des eaux libanaises, ABOUD-ABI-SAAB [1985] a recensé 66 espèces d'actinopodes, dont 9 acanthaires, 49 polycystinés, 7 phaeodariés, un hélizoaire et 121 espèces de tintinnides (les genres *Tintinnopsis* et *Eutintinnus* sont les plus fréquents). Par ailleurs, 50 % des espèces de tintinnides observées dans nos eaux levantines sont aussi présentes en Méditerranée occidentale; 10 espèces seulement sont exclusivement orientales [LAKKIS & NOVEL-LAKKIS, 1985].

Le macrozooplancton

Quelque 500 espèces ont été identifiées. Les copépodes (172 espèces), représentent 57,5 % de la biomasse du macrozooplancton, tandis que les larves de décapodes (106 espèces) ne forment que 2,5 % de cette biomasse. La figure 2 donne le nombre d'espèces des principaux groupes, leur biomasse

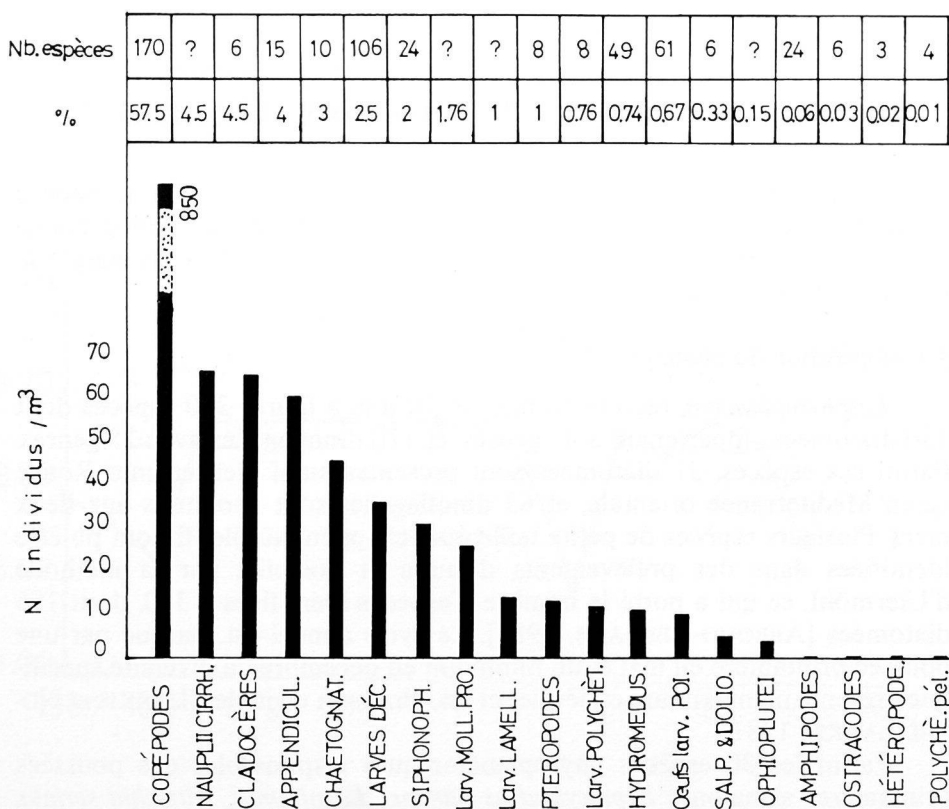


FIG. 2. - Nombre d'espèces identifiées, biomasses en pourcentage et densités des principaux groupes zooplanctoniques des eaux libanaises.

relative et la densité. Parmi les espèces présentes dans les eaux levantines, 45 % au moins vivent également en mer Rouge et dans l'Indo-pacifique: sur 48 espèces de méduses des eaux libanaises [GOY *et al.* 1988], 10 sont des formes indo-pacifiques. La moitié des 25 espèces de siphonophores est commune aux deux mers. Parmi les copépodes d'origine indo-pacifique présents régulièrement dans les eaux levantines, signalons *Calanopia elliptica*, *Calanopia media*, *Labidocera pavo*, *Labidocera madurae*, *Centropages furcatus*. Toutes ces espèces apparaissent uniquement entre août et décembre.

Chez les sergestidés, deux espèces très communes dans les deux mers, *Lucifer typus* et *L. hansenii*, forment des populations denses, toujours en automne. Parmi les 10 chaetognathes rencontrés dans les eaux du Liban, *Sagitta friderici* et *S. enflata* constituent 85 % de l'ensemble du groupe; 6 espèces sont communes au bassin levantin et à la mer Rouge: *S. bipunctata*, *S. hexaptera*, *S. enflata*, *S. serratodentata*, *S. bierii* et *Krohnitta subtilis*. Les thaliacés sont représentés par *Thalia democratica*, *T. orientalis* et *Salpa fusiformis*, la première étant la plus fréquente sur nos côtes; les doliolides comprennent *Doliolum nationalis*, *D. gegenbauri* et *D. denticulatum*. D'après GODEAUX [1975], les thaliacés de la Méditerranée orientale et de la mer Rouge seraient typiques des milieux hypersalins ($S \geq 39$). Les thaliacés de la mer Rouge et du golfe d'Aqaba sont plus diversifiés que ceux de la Méditerranée [GODEAUX, 1960, 1963]. Les espèces communes à la mer Rouge septentrionale et aux eaux levantines sont ubiquistes. Les espèces tropicales ou indopacifiques (*Brooksia rostrata*, *Thalia cicar*, *Thalia rhomboides*, *Ritteriella amboinensis*, *Salpa cylindrica*, *Doliolina indicum*), présentes en mer Rouge et dans le golfe d'Aqaba, manquent totalement en Méditerranée [GODEAUX, 1985, 1988]. Certaines, toutefois, pourraient coloniser le bassin levantin.

Oikopleura longicauda et *O. doica* sont les plus fréquentes des 15 espèces d'appendiculaires observées sur les côtes du Liban; cette faune du bassin levantin est comparable à celles de la mer Rouge et du golfe d'Aqaba [FENAUX, 1971; FENAUX & GODEAUX, 1970], et selon HALIM [1969], 8 espèces seraient communes aux deux bassins.

Malgré une diversité spécifique assez grande, le zooplancton levantin reste plus pauvre en densité et en biomasse que celui du bassin occidental. Cette pauvreté est comparable à celle du plancton de la mer Rouge où les conditions hydrologiques seraient semblables à celles du bassin levantin.

• Variations saisonnières

Le plancton des eaux libanaises est caractérisé par des variations d'abondance saisonnières marquées par un maximum printanier et un appauvrissement estival et automnal. Juste après la courte poussée printanière du phytoplancton en avril-mai, le zooplancton se développe et atteint son maximum annuel en mai-juin. En été, le plancton s'appauvrit aussi bien en biomasse qu'en espèces, par suite de la stratification et de la thermocline qui forment des barrières hydrologiques avec les couches profondes pour le plancton de surface. En décembre-janvier, le zooplancton montre la diversité spécifique la plus élevée de l'année, coïncidant avec l'homothermie verticale et la remontée d'eaux profondes. Les variations saisonnières des principaux groupes et espèces sont présentées figure 3. Elles sont plus importantes chez

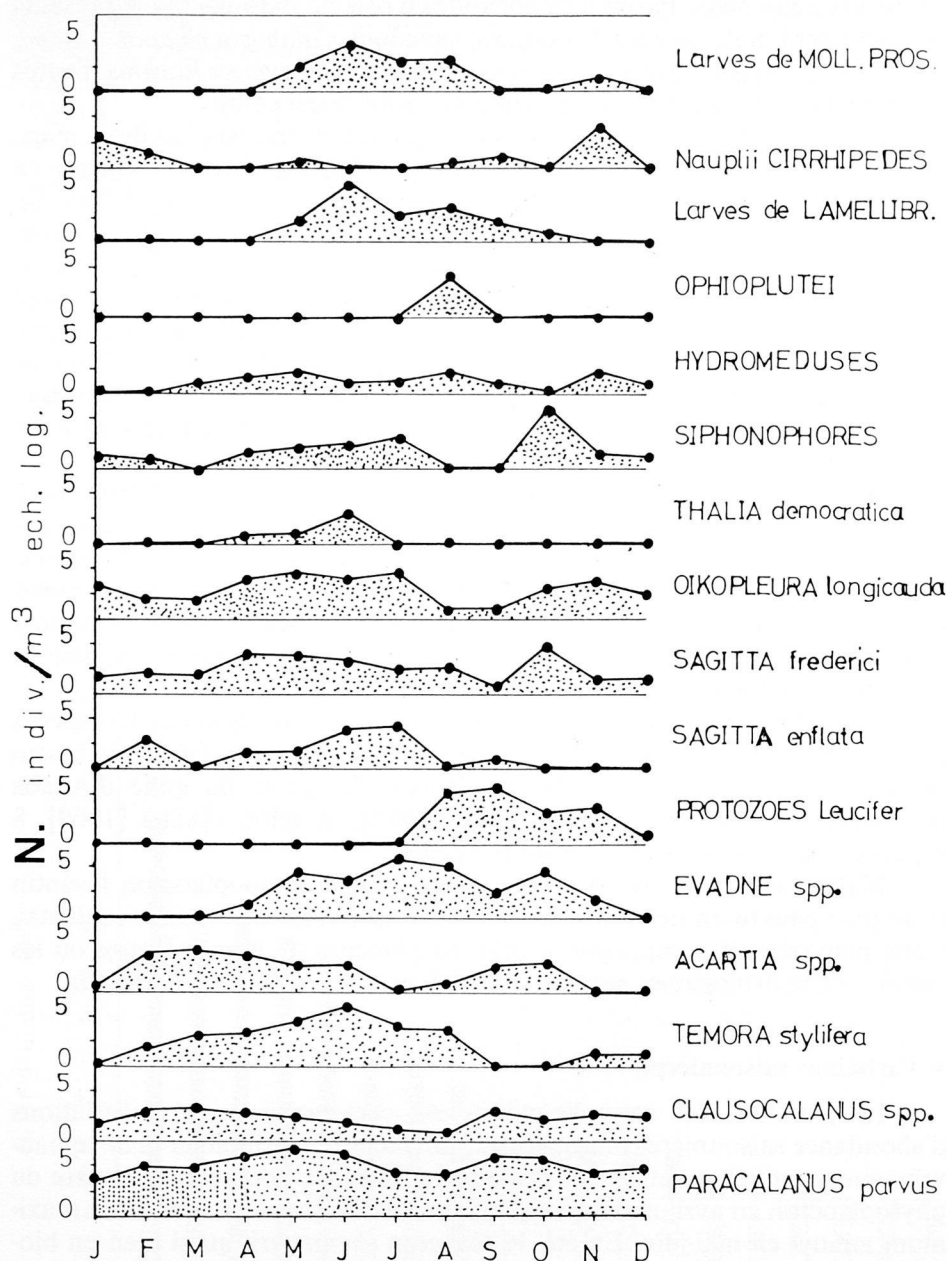


FIG. 3. - Variations saisonnières d'abondance des principaux groupes, genres et espèces planctoniques des eaux libanaises entre 1969 et 1988. Les chiffres représentent les moyennes mensuelles intégrées pour toute la période considérée.

certaines groupes que chez d'autres. Les larves de mollusques montrent un maximum au printemps et un autre en automne. Les larves ophioplutei font leur apparition entre juillet et septembre. Les formes solitaires de *Thalia democratica* s'observent entre mars et juillet. Les protozoés de *Lucifer* apparaissent uniquement entre août et décembre ; c'est le cas aussi pour plusieurs espèces d'origine indo-pacifique. Par contre, d'autres espèces, malgré une présence constante toute l'année, montrent des variations saisonnières d'abondance très importantes : des nauplii de cirrhipèdes, des hydroméduses, des siphonophores, ainsi que *Oikopleura longicauda*, *Acartia spp.*, *Clausocalanus*, *Paracalanus*.

• Fluctuations interannuelles

L'observation continue sur une longue période montre que les fluctuations interannuelles constituent un phénomène naturel du milieu pélagique. Ces fluctuations, qui peuvent varier du simple au double d'une année à l'autre, sont liées aux facteurs hydrologiques et aux facteurs biologiques : cycles de vie, reproduction, nutrition, compétition entre espèces. L'examen des fluctuations interannuelles du biovolume planctonique a mis en évidence, en 1982, un pic anormal par rapport aux autres années, dont les moyennes annuelles s'écartent peu de la moyenne générale, $M = 1,09 \pm 0,55 \text{ cm}^3/\text{m}^3$. Le coefficient de variation de ces fluctuations pour toute la période étudiée est de 50% (Fig. 4). Les moyennes d'abondance de l'ensemble du zooplancton montrent un coefficient de variation interannuelle de 44% ($M = 1476 \text{ ind./m}^3 \pm 659$), valeur proche de celle du biovolume. L'année 1982, exceptionnelle, présente l'abondance la plus forte, alors que les années 1970, 1974, 1980 et 1985 ont les moyennes annuelles les plus faibles.

Analyse des fluctuations interannuelles

Les données numériques obtenues durant les vingt années d'observation continue ont fait l'objet d'une analyse statistique ayant pour but de grouper les années et les espèces suivant leur degré de similitude.

Similitude entre années

Cette analyse consiste à calculer par ordinateur les coefficients de corrélation ou de similitude entre chaque paire d'années, basés sur les moyennes numériques annuelles des espèces les plus communes. Les programmes Clussa et Distanza [LAGONEGRO & FEOLI, 1985], utilisent une matrice de 44 lignes (espèces) et de 19 colonnes (années). L'analyse de similitude effectuée sur cette matrice par les programmes Clulme et Dendro, fournit un dendrogramme qui définit 5 groupes d'années :

- Groupe A, avec deux sous-groupes A1 et A2 dont le degré de similitude varie entre 92 et 88%. Ce groupe comprend les années 1987, 1986 et 1983, 1982 et 1981,
- Groupe B, comprenant les sous-groupes B1 et B2 formés par les années 1985, 1984 et 1979, 1978, 1976 et 1977, degré de similitude entre 94 et 88%,
- Groupe C, qui englobe les années 1975, 1971, 1974, 1973, 1972, degré de similitude entre 92 et 90%,
- Groupe D, formé des deux années 1970 et 1969, degré de similitude 90%,
- Groupe E, comprenant la seule année 1980.

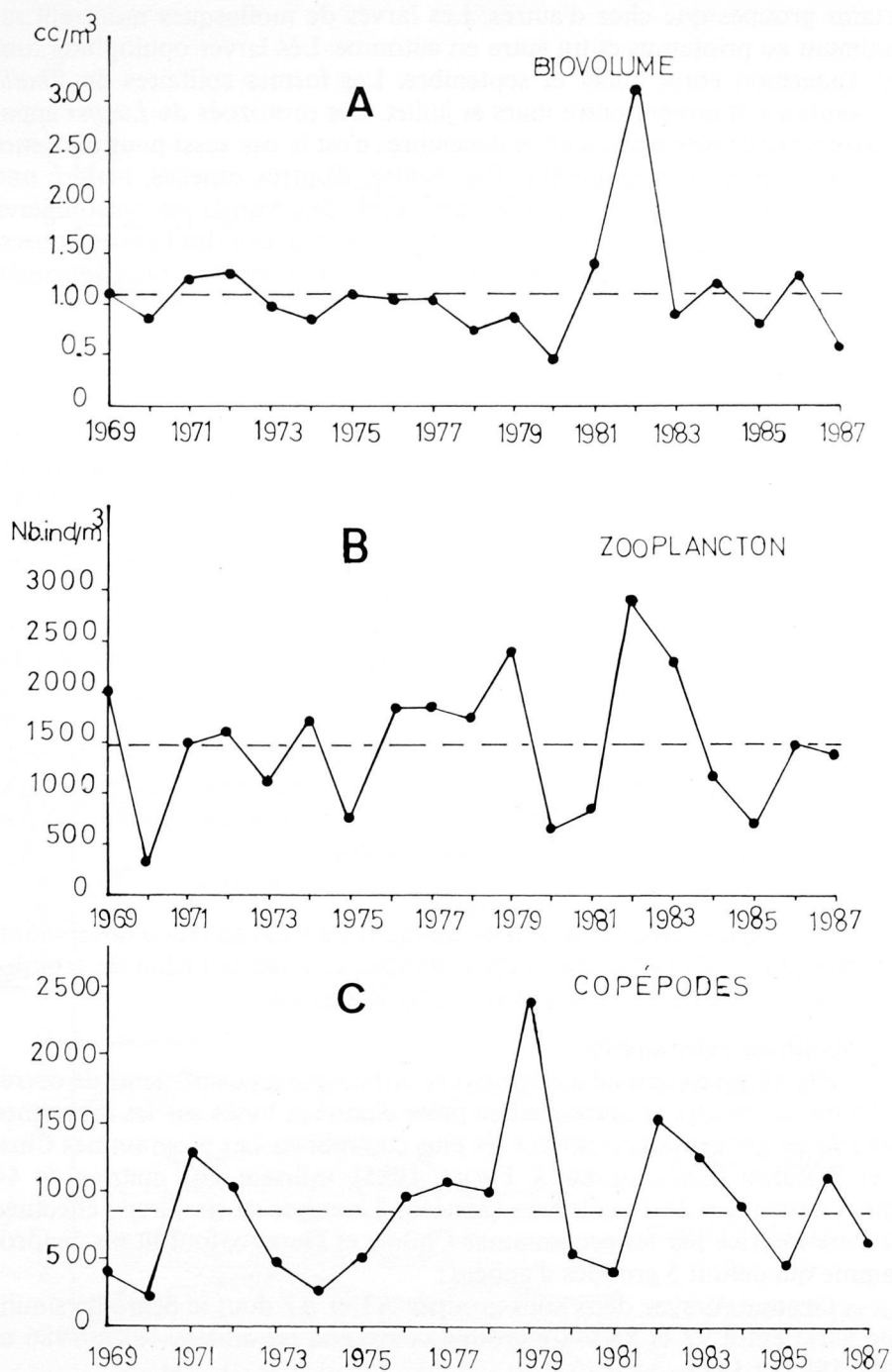


FIG. 4. - Fluctuations interannuelles en abondance du plancton des eaux Libanaises entre 1969 et 1987.

A: biovolume exprimé en cm^3/m^3 de plancton sédimenté;

B: moyennes annuelles du nombre d'organismes par m^3 ;

C: moyennes annuelles du nombre de copépodes par m^3 .

Pour compléter la classification des années, nous avons aussi effectué une analyse en composantes principales. Pour cela nous avons appliqué la technique mise au point par KRUSKAL et WISH [1978] et utilisée par plusieurs écologistes marins [FIELD *et al.*, 1982]. Deux méthodes sont applicables [TORGERSON, 1958; SHEPARD, 1962]. La distribution des années en 5 groupes et 4 sous-groupes correspond à celle du dendrogramme.

Assemblages entre espèces

Cette analyse a été effectuée sur 44 groupes ou espèces planctoniques les plus communs dans les eaux libanaises, ayant une fréquence annuelle supérieure à 15% sur toute la période d'observation. La matrice de corrélations

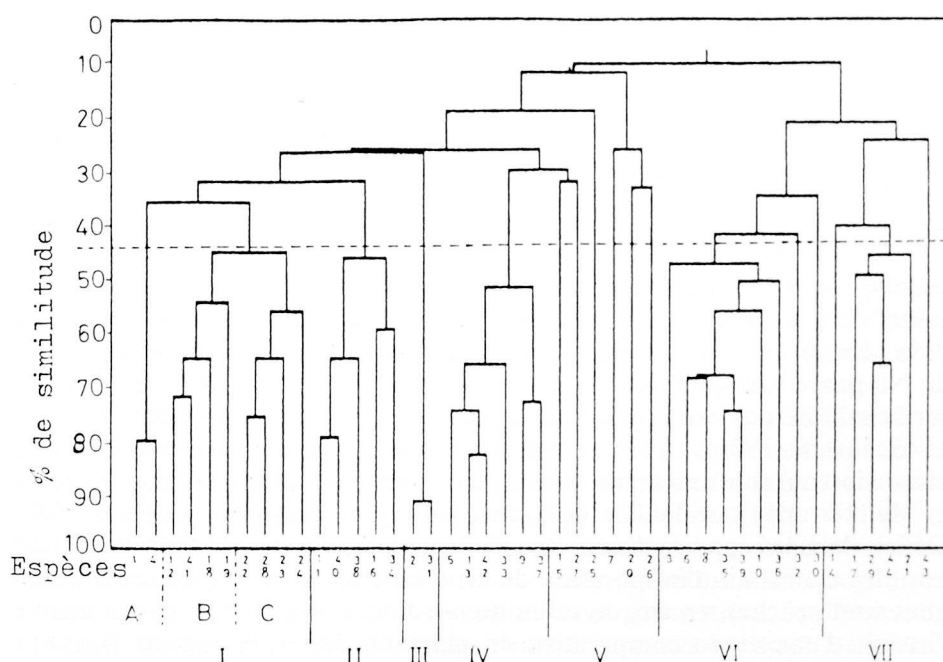


FIGURE 5. - Dendrogramme montrant la classification des 44 groupes, genres et espèces planctoniques les plus fréquents dans les eaux libanaises entre 1969 et 1987. La matrice des coefficients de similitude entre espèces, est basée sur les moyennes annuelles d'abondance. Sept groupes d'associations sont définis dans le dendrogramme: I à VII.

tion comprend 44 lignes (groupes et espèces) et 19 colonnes (années). Le calcul des coefficients de similitude donne un dendrogramme (Fig. 5) qui sépare 7 assemblages:

- Groupe I: divisé en 2 sous-groupes:

- Sous-groupe IA: hydrozoaires et polychètes, degré de similitude = 80%
- Sous-groupe IB: chaetognathes, *Sagitta friderici*, oeufs et larves de poissons, prosobranches.
- Sous-groupe IC: *Clausocalanus spp.*, *Corycaeus spp.*, *Temora stylifera* et *Centropages kroyeri*.

- Groupe II: thécosomes, *Sagitta enflata*, *Creseis* spp., larves de lamelli-branches, *Evadne tergestina*.
- Groupe III: siphonophores calycophores et physonectes.
- Groupe IV: degré de similitude entre 82 et 55%; cladocères, appendiculaires, *Oikopleura longicauda*, *Evadne spinifera*, larves décapodes, *Lucifer* spp.
- Groupe V: nauplii de cirrhipèdes, *Euterpina acutifrons*, *Labidocera pavo*, copépodes, *Paracalanus parvus*, *Acartia* spp.
- Groupe VI: cténophores, ostracodes, amphipodes, larves de *Squilla* sp., *Firola*, hétéropodes, *Tetratyrus forcipatus*, *Chelophyes appendiculata*, *Tetrorchis erythrogaster*.
- Groupe VII formé par 6 éléments associés: ophioplutei, thaliacés, *Thalia democratica*, *Obelia* sp., *Calocalanus styliremis*, *Oikopleura dioica*.

CONCLUSION

Les eaux Libanaises se trouvent dans une région méditerranéenne chaude où les conditions climatiques et hydrologiques diffèrent de celles prévalant dans le bassin occidental. La salinité, déjà plus élevée que dans le reste de la Méditerranée, a tendance à augmenter depuis la régularisation des crues du Nil par le barrage d'Assouan. Ces eaux contribuaient avant 1965 à abaisser la salinité des eaux levantines devant les côtes syro-libanaises [ROUCH, 1945; HALIM, 1975]. La température, malgré un écart de 13°C entre le minimum hivernal et le maximum estival, reste nettement plus élevée que celle de la Méditerranée occidentale et a aussi tendance à augmenter depuis 1985. Déficit dans les apports d'eaux douces et température élevée font du secteur levantin un bassin d'évaporation de type subtropical, dont les caractéristiques sont proches, en été, de celles du nord de la mer Rouge, ce qui justifie l'intérêt d'une étude comparative du plancton des deux régions [LAKKIS, 1980]. En outre, ces deux zones, pauvres en sels nutritifs, sont peu productives et peu favorables au développement planctonique, tant en nombre qu'en biomasse [GODEAUX, 1975].

On peut supposer que les modifications progressives des paramètres hydrologiques ont agi sur la faune autochtone et favorisé l'implantation d'espèces érythréennes que la sélection sévère subie dans leur milieu d'origine a rendues plus compétitives.

Le canal de Suez, malgré des conditions peu favorables (hypersalinité des lacs Amers, faible profondeur, courants, forte insolation) est devenu une voie de passage pour nombre d'espèces vivant dans le nord de la mer Rouge. Cette migration lessepsienne [POR, 1978] affecte différemment les embranchements et, quoique relativement limitée en ce qui concerne le plancton [KIMOR, 1972; POR, 1978], a progressivement influencé la composition, la structure et la distribution des communautés levantines. Les affinités entre le plancton levantin et le plancton de la mer Rouge ont été mises en évidence et discutées depuis deux décennies [STEINITZ, 1968; OREN, 1968; DOWIDAR, 1976; POR, 1978; LAKKIS, 1980; KIMOR, 1983].

Diverses espèces érythréennes ou indo-pacifiques sont bien installées dans le bassin Levantin; certaines forment des populations importantes en été et en automne, lorsque les conditions hydroclimatiques se rapprochent de celles de la mer Rouge septentrionale. Parmi ces espèces figurent *Chaetoceros coarctatus* (80% en août), *Ceratium egyptiacum*, *Tintinnopsis* spp.; la première espèce a été signalée du canal de Suez uniquement par DOWIDAR [1976], la seconde, décrite du canal par HALIM [1970], est une espèce fréquente dans les eaux Libanaises [LAKKIS & NOVEL-LAKKIS 1981].

Dix au moins des 47 espèces de méduses rencontrées dans les eaux levantines seraient d'origine indo-pacifique [GOY *et al.*, 1988] dont *Cassiopea andromeda* et *Tetrorchis erythrogaster*, non observées auparavant.

Parmi les copépodes, *Calanopia elliptica*, *C. media*, *Labidocera pavo* et *L. madurae*, espèces indo-pacifiques, forment des populations côtières très denses entre août et décembre. Des espèces sont apparues: *Centropages furcatus* (en 1988), *Acartia grani* (après 1985), *A. italica* et *A. josephinae* (en 1979). D'autres espèces ont disparu ou sont devenues très rares, telles que *Acartia longiremis*, *A. discaudata* et *A. latisetosa*. Quelques larves de décapodes indo-pacifiques présentes dans les eaux libanaises: *Periclimenes* spp. et *Stenopus hispidus* [LAKKIS & ZEIDANE, 1988], ne sont pas encore signalées du bassin occidental.

Les populations des espèces immigrées sont-elles devenues permanentes ou sont-elles entretenues par un flux continu d'immigrants? Certaines espèces, *Ceratium egyptiacum*, *Calanopia* spp. *Labidocera* spp, reforment chaque année, à une période fixe déterminée, des populations importantes.

Le milieu marin levantin est en constante évolution, depuis la mise en service du barrage d'Assouan et l'accroissement des migrations d'espèces de la mer Rouge au travers du canal de Suez. Nos vingt ans d'observations nous ont convaincu de l'impact de ces deux facteurs.

Les modifications qui affectent le bassin levantin et qui continueront de l'affecter dans le futur, suscitent de nombreuses questions et interrogations. Seules des observations systématiques continues permettront de déceler, de suivre et de comprendre les changements intervenus et dont les conséquences pour l'écosystème pourront être appréciées en utilisant par exemple comme références de base nos analyses de similitude.

REMERCIEMENTS

Je remercie le Professeur GODEAUX de l'intérêt dont il a témoigné en faisant d'utiles remarques sur cet article. L'assistance et la collaboration de Mlle R. ZEIDANE ont été très appréciées. Les programmes et l'ordinateur mis à notre disposition par E. FEOLI et M. LAGONEGRO de l'université de Trieste, Département de Biologie, ont été une aide importante pour l'analyse des données.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABBOUD-ABI-SAAB M., 1985. - Contribution à l'étude des populations micro-planctoniques des eaux côtières libanaises (Méditerranée orientale). - Thèse Doctorat d'État, Université Aix-Marseille II, 281 p.
- DOWIDAR N.M., 1976. - The phytoplankton of the Suez canal. - *Acta Adriatica*, **18**: 239-257.
- FENAUX R., 1971. - Sur les Appendiculaires de la Méditerranée orientale. - *Bull. Mus. Hist. Nat., 2^e série*, **42** (6): 1208-1211.
- FENAUX R. & GODEAUX J., 1970. - Répartition verticale des Tuniciers pélagiques au large d'Eilat (Golfe d'Aqaba). - *Bull. Soc. R. Sci. Liège*, **39**: 200-210.
- FIELD J.G., CLARKE K.R. & WARWICK R.M., 1982. - A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. - *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **8**: 37-52.
- GODEAUX J., 1960. - Tuniciers pélagiques du golfe d'Eilat. - *Bull. Sea Fish. Res. Stn, Haifa*, **29**: 9-15.
- GODEAUX J., 1963. - Tuniciers pélagiques récoltés sur la côte occidentale d'Israël. - *Sea Fish. Res. Stat. Bull. Haifa*, **34**: 3-4.
- GODEAUX J., 1974. - Thaliacés récoltés au large des côtes égyptiennes de la Méditerranée et de la mer Rouge (Tunicata, Thaliacea). - *Beaufortia*, **22** (291): 83-103.
- GODEAUX J., 1975. - Les Thaliacés et les milieux hypersalins de la Méditerranée orientale et de la mer Rouge septentrionale. - *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **23** (3): 113-115.
- GODEAUX J., 1985. - The thaliacean faunas of the Mediterranean and the Red Sea. Proceed. "Progress in Belgian Oceanographic Research" Brussels March 1985 (R. WOLLAST and R. VAN GRIEKEN eds.): 451-460.
- GODEAUX J., 1988. - Thaliacés méditerranéens: une synthèse. *Bull. Soc. r. Sciences, Liège*, **57**: 359-377.
- GOY J., LAKKIS S. & ZEIDANE R., 1988. - Les Méduses de la Méditerranée orientale. - *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **31** (2): 299.
- HALIM Y., 1969. - Plankton of the Red sea. - *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.* **7**: 231-275.
- HALIM Y., 1970. - Microplankton des eaux égyptiennes. III: Espèces indo-pacifiques ou érythréennes à l'extrême nord du canal de Suez. - *Journées Études Planct. CIESM, Monaco*: 57-59.
- HALIM Y., 1975. - The Nile and the East Levantine Sea: past and present. - *Rec. Res. in estuarine Biology*, R. NATARAJA (ed.), Hindustan Publ. Co(I), Delhi, India: 76-84.
- KIMOR B., 1972. - The Suez canal as a link and a barrier in the migration of planktonic organisms. - *Israel J. Zool.*, **21**: 391-405.

- KIMOR B., 1983. - Distinctive features of the plankton of the Eastern Mediterranean. - *Ann. Inst. océanogr. Paris*, **59** (2): 391-403.
- KRUSKAL J.B. & WISH M., 1978. - Multidimensional scaling. - Sage Publications. Beverly Hills, California, 420 p.
- LAGONEGRO M. & FEOLI E., 1985. - Analisi multivariata di dati: Manuale d'uso di programmi Basic per personal computers. - Libreria Goliardica, Trieste, 200 p.
- LAKKIS S., 1971a. - Contribution à l'étude du zooplancton des eaux côtières libanaises. - *Mar. Biol.*, **11** (2): 138-148.
- LAKKIS S., 1971b. - Variations saisonnières en abondance des copépodes pélagiques dans le Bassin levantin à Beyrouth. - *Thalassia Jugoslavica*, **7** (1): 159-170.
- LAKKIS S., 1976. - Sur la présence dans les eaux libanaises de quelques copépodes d'origine indo-pacifique. - *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **23** (9): 83-85.
- LAKKIS S., 1980. - A comparative study of the plankton in the Red sea and Lebanese waters (Eastern Mediterranean). - Proc. Symp. coastal and marine Environment of the Red sea, Gulf of Aden and Tropical western Indian Ocean, Vol. II, *UNESCO Publ. Div. Mar. Sc.*: 541-558.
- LAKKIS S., 1983. - Contribution à la connaissance de l'écosystème néritique des eaux libanaises (Méd. orient.): Écologie descriptive du peuplement planctonique avec référence particulière aux copépodes. - Thèse d'État, Univ. Paris 6, 505 p.
- LAKKIS S., 1984. - On the presence of some rare copepods in the Levantine basin. - *Crustaceana*, Suppl. **7**: 286-304.
- LAKKIS S. & NOVEL-LAKKIS V., 1981. - Composition, annual cycle and species diversity of the phytoplankton in Lebanese coastal waters. - *J. Plankton Res.*, **3** (1): 123-136.
- LAKKIS S. & NOVEL-LAKKIS V., 1985. - Les Tintinnides (Tintinnina) des eaux côtières libanaises: composition, distribution et cycle annuel. - *Leb. Sc. Bull.* **1** (1): 43-58.
- LAKKIS S. & ZEIDANE R., 1985. - Les appendiculaires des eaux néritiques libanaises: observations faunistiques et écologiques. - *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **29** (9): 287-288.
- LAKKIS S. & ZEIDANE R., 1987a. - Modifications of planktonic ecosystem by pollution in the coastal Lebanese waters. - *FAO Fish. rep.*, N° **352**, Suppl.: 123-159.
- LAKKIS S. & ZEIDANE R., 1987b. - Les Corycaeidae (Copepoda, Cyclopoida) des eaux libanaises: observations faunistiques et écologiques. - *J. Plankton Res.*, **9** (1): 15-25.
- LAKKIS S. & ZEIDANE R., 1988. - Larves de Crustacés Décapodes des eaux côtières libanaises: composition, diversité et cycle annuel. - *Leb. Sc. Bull.*, **4** (2): 5-33.
- OREN O.H., 1968. - Oceanographic and biological influence of the Suez canal, the Nile and the Aswan dam on the Levant basin. - *Progress in Oceanography*, **5**: 161-167.

- OREN O.H. & HORNING H., 1972. - Temperature and salinity off the Israël Mediterranean coast. - *Sea Fish. Res. Stn. Haifa*, **59**: 1-31.
- POR F.D., 1978. - Lessepsian Migration. - Springer, Ecological studies, **23**, 228p.
- ROUCH J., 1945. - Température et salinité de la mer à Beyrouth. - *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **884**: 1-5.
- SHEPARD R.N., 1962. - The analysis of proximities multidimensional scaling with an unknown distance function. - *Psychometrika*, **27**: 125-140.
- STEINITZ H., 1968. - Remarks on the Suez canal as pathway and as habitat. - *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **19**: 139-141.
- TORGERSON W.S., 1958. - Theory and methods of scaling. - Wiley, New York, 280p.

DISCUSSION

F. Ebersoldt: Y a-t-il des courants verticaux se superposant aux grands courants horizontaux ?

R.: En hiver, nous observons un brassage des eaux qui s'étend jusqu'à 100 m de profondeur. Mais nos connaissances à ce sujet sont encore très limitées.

M. Moraitou-Apostolopoulou: Sur vos diapositives, on observe une importante augmentation quantitative du groupe des Cladocères pendant ces dernières années. Cela serait-il dû à la prolifération de quelques espèces liées à des conditions de pollution qui se sont sans doute présentées récemment dans vos eaux côtières ? De plus avez-vous relevé des influences de la pollution sur vos communautés planctoniques durant vos 20 ans d'étude du plancton ?

R.: Cette augmentation du nombre de Cladocères d'une année à l'autre est liée à la prolifération de toutes les espèces présentes (*Evadne spinifera*, *E. tergestina*, *Podon polyphemoides* ...). *Penilia avirostris* est apparu en très petit nombre en 1986-1987. Quelques espèces absentes apparaissent brusquement telles que *A. granis*, *A. josephinae*, *Centropages furcatus*; d'autres disparaissent, comme *Isias clavipes*.

F. Vivès: Avez-vous utilisé différents filets pour l'échantillonnage du plancton ? J'ai observé dans votre tableau des espèces de tailles assez différentes : phytoplancton, tintinnides, méduses, etc...

R.: Nous avons utilisé le filet à 50 μ m de vide de maille et le système Bongo avec deux filets de 200 et 500 μ m.

F. Vivès: En Méditerranée occidentale, nous avons observé *Candacia varicans* dans les masses d'eau d'origine orientale. Cette espèce est-elle aussi abondante dans les eaux Libanaises ?

R.: Elle existe uniquement sous forme d'individus isolés.

Surface zooplankton dynamics in the northern Gulf of Aqaba (Elat), Red Sea.

by

T. ECHELMAN and L. FISHELSON

*G.S. Wise Faculty of Life Sciences
Department of Zoology, Tel-Aviv University
Tel-Aviv, 69978. Israel*

ABSTRACT

Surface zooplankton collections, from the northern part of the Gulf of Aqaba, that continued from November 1985 to October 1987 were analyzed. From all these samples, a total of 168 taxa were identified. Collections were performed on two sampling sites, one located offshore and the second near the coral reef. From January to March, on both sites the zooplankton winter maxima varied from 53 to 155 animals m^{-3} , or from 2.5 to 12.2 gram wet biomass m^{-3} . The summer peak observed in July varied from 33 to 103 animals m^{-3} , or from 0.5 to 8.5 grams wet biomass m^{-3} . The samples collected near the reef and those at night were usually 5 to 10 times more dense than those collected offshore and during the day. At the reef, the dominant winter fauna was gammarid amphipods, yielding approximately 100 individuals m^{-3} . The offshore fauna was more characterized by copepods and appendicularians, each at a maximum concentration of approximately 13.5 individuals m^{-3} . The summer months were more characterized by larval forms. In July, near the reef, the maximum concentrations observed m^{-3} were 24 fish eggs, 30 gammarid amphipods, and 34 mysids. The offshore site, during July, was dominated by brachyuran zoeas, yielding 31.1 animals m^{-3} .

Dynamique des populations de zooplancton dans la partie septentrionale du golfe d'Aqaba (Elat), mer Rouge.

RÉSUMÉ

Des récoltes régulières de zooplancton de surface ont été effectuées, de novembre 1985 à octobre 1987, en deux stations dans le nord du golfe d'Aqaba, l'une au large, l'autre près du récif de corail; 168 espèces ont été déterminées.

Aux deux stations, de janvier à mars, les densités maximales de zooplancton, par m^3 d'eau de mer, varient de 53 à 155 individus, soit une variation de poids frais de 2,5 à 12,2 g.m^{-3} . Le pic estival, observé en juillet, fluctue entre 33 et 103 animaux par m^3 , pour une biomasse de 0,5 à 8,5 g.m^{-3} en poids frais. Les échantillons récoltés de nuit et ceux de la station proche du récif présentaient, en général, une densité 5 à 10 fois supérieure à celle des échantillons du large et à celle des récoltes de jour.

La faune hivernale du récif est dominée par les amphipodes gammaridés qui atteignent 100 individus par m^3 environ. La faune du large est caractérisée par les copépodes et les appendiculaires, chaque groupe a une abondance maximale voisine de 13,5 individus au m^3 . Les formes larvaires sont nombreuses en été. En juillet, près du récif de corail, les densités maximales par m^3 sont de 24 œufs de poissons, de 34 mysidacés et de 30 gammaridés; la station du large est alors dominée par les zoés de brachyours, jusqu'à 31,1 spécimens par m^3 .

INTRODUCTION

The Gulf of 'Aqaba, located between large desert regions, forms the northern most extension of the Red Sea. The exchange of water between it and the Red Sea proper is greatly restricted by the Straits of Tiran, which are both narrow and shallow [OREN, 1962; KLINKER *et al.*, 1978]. These facts help distinguish the Red Sea proper from the Gulf with its higher salinities, weaker currents and more stable temperatures [OREN, 1962; KLINKER *et al.*, 1978]. Associated with this unique environment are some unique benthic and planktonic faunas [FISHELSON, 1971; VAN DER SPOEL & PIERROT-BULTS, 1979]. The steep slope of the bordering land mass enables the oceanic fauna to exist very close to the neritic zone, facilitating the study and comparison of both neritic and oceanic faunas.

Despite the importance of zooplankton in many marine food chains, relatively few systematic annual studies have been conducted in the Gulf of 'Aqaba. Most studies focused on isolated taxonomic groups, as for example planktonic Tunicata and Chaetognatha [FURNESTIN, 1958; GODEAUX, 1960, 1986], Appendicularia [FENAUX, 1960], planktonic decapods and stomatopods, microplankton [KIMOR & GOLANDSKY, 1977] and Copepoda [PRADO-

POR 1983]. Only a few multitaxonomic zooplankton studies have been conducted, including those by SCHMIDT [1973], REISS *et al.* [1977] and VAISSIÈRE and SEGUIN [1982, 1984].

METHODS AND MATERIALS

The present investigation summarizes 100 biweekly collections, from two collection sites, at the northern part of the Gulf of 'Aqaba (approximately 29° 30'N, 34° 57'E). One site situated, from 30 to 100 m seaward of the Coral Reserve in Eilat, and the second approximately 2 km offshore. The time of sampling was in accordance with the lunar cycle. The neuston net used for collecting had an opening of 80 cm x 40 cm and was 2 m long. The fabric used for net construction was of 500 micron mesh. Floats and skis were attached to the net so that half the opening was held above the surface, in this way preventing splashing over. The net was towed quickly for a short period, 5 km per hour for 5 minutes, to reduce avoidance and clogging. A flow meter was used to calculate the net filtration rate and efficiency.

Generally each sample, concentrated from approximately 104 m³ of water, contained from 100 to 16,000 animals. Collected animals were fixed in a 4% buffered formalin solution. After removal of fish and large medusas, each sample was poured through a net, placed on absorbent paper, and weighed. The animal biomass was then diluted in sea water, mixed thoroughly and poured onto a large Petri dish. From the Petri dish, animals along a transect were counted and identified. Using the correlation statistics described by SOKAL and ROHLF [1981], this subsample technique was found to be very reliable and 95 percent correlated to the actual sample composition and dominance.

The collected data enabled the analysis of the seasonal abundance and the interrelationships of the major zooplankton groups, as well as monthly biomass fluctuations (wet weight in grams / water volume) and its relationship to the total monthly wind from the South (total daily speed x duration).

RESULTS

Table 1 lists some of the taxa identified to species level as well as others at higher levels of systematics.

The benthic-pelagic species of Cumacea, Mysidacea, and Gammaridea (Peracarida), predominated in near-reef night plankton collections. Seasonal peracarid maxima, of approximately 150 individuals m⁻³, were observed during March and July.

In addition to the Peracarida, 4 other planktonic forms were relatively confined to the near reef environment: pelagic fish eggs, and the larvae of polychaetes, echinoderms and stomatopods. The maximum concentrations of fish eggs, 24 m⁻³, were observed in July, during the night. A smaller peak of

TABLE 1

List of planktonic taxa collected, from November 1985 to October 1987,
in the Gulf of Aqaba, Red Sea.

Radiolaria	<i>Pleuromamma indica</i>	<i>Phrosina semilunata</i>
Cnidaria	<i>Centropages elongatus</i>	<i>Anchylomera</i>
Polychaeta :	<i>Augaptilus</i> sp.	<i>blossevillei</i>
<i>Tomopteris</i> sp.	<i>Candacia curta</i>	<i>Lesrigonus bengalensis</i>
Chaetognatha :	<i>C. tenuimana</i>	<i>L. macrophthalmus</i>
<i>Sagitta enflata</i>	<i>Paracandacia</i> sp.	<i>L. schizogeneios</i>
<i>S. pacifica</i>	<i>Pontella</i> sp.	<i>Hyperiodes longipes</i>
<i>S. regularis</i>	<i>Pontellopsis villosa</i>	<i>H. sibaginis</i>
<i>S. hexaptera</i>	<i>Pontellina plumata</i>	<i>Simorhynchotus</i>
Mollusca :	<i>Acartia negligens</i>	<i>antennarius</i>
Cephalopoda	Cyclopoida :	<i>Paralycaea gracilis</i>
Gastropoda :	<i>Oithona</i> sp.	<i>Brachyscelus rapax</i>
<i>Atlanta fusca</i>	<i>Oncaea</i> sp.	<i>B. cruscum</i>
<i>Limacina inflata</i>	<i>Corycaeus</i> sp.	<i>Platyscelus serratulus</i>
<i>L. trochiformis</i>	<i>Copilia</i> sp.	<i>Paratyphis spinosus</i>
<i>Creseis acicula acicula</i>	Sapphirinidae	<i>P. promontori</i>
<i>C. virgula virgula</i>	Monstrilloidae	<i>Parascelus edwardsi</i>
<i>Clio convexa</i>	Stomatopoda	
<i>Diacria quadridentata</i>	Tanaidacea	Gammaridea :
<i>erythra</i>	Mysidacea :	<i>Dexainoides orientalis</i>
<i>Cavolinia uncinata</i>	<i>Haplostylus erythraeus</i>	<i>Guernea</i> sp.
<i>pulsatapusila</i>	<i>H. pusillus</i>	<i>Metaphoxus fultoni</i>
Crustacea :	<i>Gastrosaccus erythraeus</i>	<i>Wildus</i> sp.
Ostracoda	<i>Siriella dollfusi</i>	<i>Urothoe pestai</i>
Cladocera	<i>Anisomysis kundukiana</i>	<i>Ichonopus serricus</i>
Copepoda :	<i>A. maris rubri</i>	<i>Lysianassa ceratina</i>
Calanoida :	Cumacea :	<i>Socarnes</i> sp.
<i>Rhincalanus nasutus</i>	<i>Cumella limicoloides</i>	<i>Snyopia</i> sp.
<i>Calanus</i> sp.	<i>C. forficuloides</i>	Oedicerotidae
<i>Undinula vulgaris</i>	<i>Nannastacus gurneyi</i>	Euphausiacea :
<i>Mecynocera clausi</i>	<i>N. gibbosus estafricana</i>	<i>Euphausia diomedae</i>
<i>Calanus minor</i>	Isopoda :	Decapoda
<i>Ctenocalanus tageae</i>	<i>Eurydice inermis</i>	Brachyura
<i>Acrocalanus gracilis</i>	<i>Gnathia</i> sp.	Macrura
<i>Clausocalanus farrani</i>	Amphipoda :	<i>Lucifer</i> sp.
<i>C. furcatus</i>	Hyperiididae :	Echinodermata
<i>Euchaeta concinna</i>	<i>Rhabdosoma</i> sp.	Ophiuroidea
<i>Macandrewella</i> sp.	<i>Vibilia chuni</i>	Tunicata :
Scolecithricella	<i>Phronima pacifica</i>	Appendicularia :
<i>auripectens</i>	<i>P. sedentaria</i>	Oikopleuridae
<i>Ammalothrix falcifer</i>	<i>Primno brevidens</i>	Fritillariidae
	<i>P. latereillei</i>	Thaliacea :
		Doliolidae
		Salpidae

8 eggs m^{-3} , was also observed in February; this time during daylight. The remaining 3 taxa were more numerous during the day and never exceeded concentrations of 2.2 m^{-3} , except the ophioplutei. In July, the ophioplutei were observed at concentrations of 7.0 m^{-3} . The polychaete larvae were more numerous in December, and stomatopod larvae were more numerous during January.

The Chaetognatha were represented by 6 species: *Sagitta enflata*, *S. pacifica*, *S. regularis*, *S. hexaptera*, *S. galerita* and *S. sibogae*. Their maximum concentration, of $6.6 \text{ individuals m}^{-3}$, was observed in February.

The Mollusca were represented by Cephalopoda, Gastropoda veligers, Pteropoda and Heteropoda. Cephalopods specimens were rare. The combined Mollusca maximum concentration, of $1.9 \text{ individuals m}^{-3}$, was observed in October and December. In descending order of abundance the species comprising the holoplanktonic forms were *Limacina trochiformis*, *L. inflata*, *Creseis acicula acicula*, *Diacria quadridentata erythrea*, *Atlanta fusca*, *Clio convexa*, *Cavolinia uncinata pulsatapusila* and *Creseis virgula virgula*. Those forms were relatively abundant during November and March. The gastropod veligers were more common in January and February.

Ostracods maximum concentrations, from 6.0 to 10.3 m^{-3} , were observed in night collections during February and July of 1987.

The Copepoda displayed strong vertical migration at both collection sites. During the winter, from December to February, diurnal maxima and minima concentrations, of approximately 13 and 3 individuals m^{-3} , were observed. However, the offshore diurnal copepod maximum was observed during the night and the near reef copepod maximum was observed during the day.

The Eucarida, composed of Euphausiacea and Decapoda, were dominated by Brachyura zoeas, yielding $31.1 \text{ individuals m}^{-3}$. This peak concentration was observed offshore, during July and at night. The Macrura and Euphausiacea were not observed at concentrations exceeding $2.1 \text{ individuals m}^{-3}$. However, the sampling system probably underestimated the existing Euphausiacea concentrations due to their ability, to some extent, to avoid all but the largest and fastest nets. The most dense concentrations of Euphausiacea were observed during March and November, both offshore and at night, but they only appeared near the reef during March 1986 and March 1987.

The holoplanktonic Chordates, composed of Appendicularia, Dolioliidae and Salpidae, were dominated by the Appendicularia, at peak concentrations of $14.6 \text{ individuals m}^{-3}$, during January and October. The other 2 taxa generally did not exceed a concentration of $1.0 \text{ individual m}^{-3}$. Dolioliidae peak concentration, of 1.8 m^{-3} , was observed in October, and the Salpidae peak concentration, of $6.8 \text{ individuals m}^{-3}$, was observed in April.

Though only sporadic collections were made from November 1985 to October 1986, the first years data help to demonstrate a possible relationship between zooplankton maxima and maxima of wind speed and duration, from the South (Figure 1).

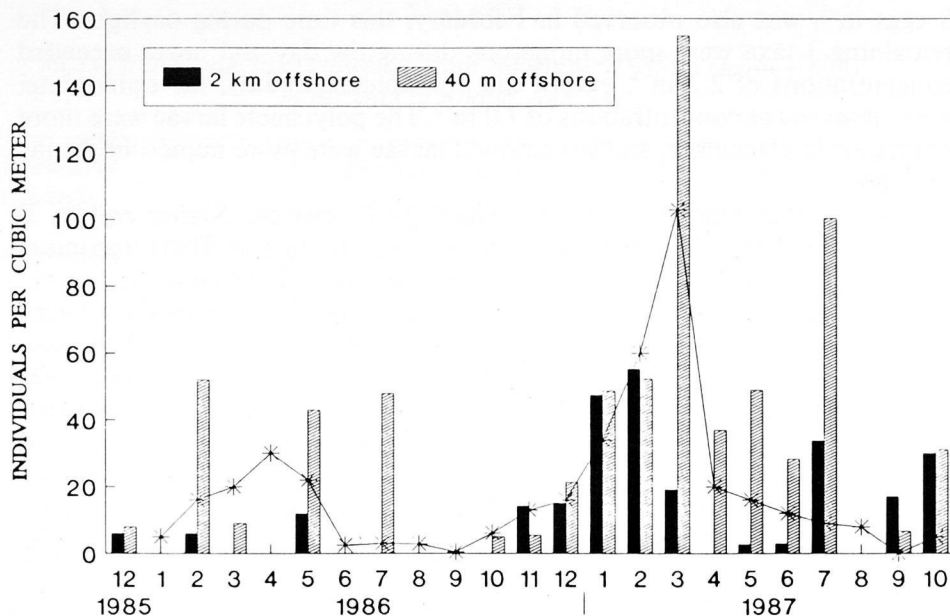


FIGURE 1. - The comparison of nocturnal surface zooplankton abundance (bars) and southern wind speed and duration (line), from the northern Gulf of Aqaba, Red Sea.

DISCUSSION

The horizontal surface trawling method, in addition to simplifying the collection procedure, was selected for 2 reasons: sensitivity to plankton interrelationships and collection of a more representative sample. The collection procedure should be more sensitive to some plankton relationships, some of which can only be discerned at relatively dense concentrations [LOEB, 1979], since the collection net, which samples only the upper 20 cm, should sample zooplankton populations in dense concentrations [RUSSELL & COLMAN, 1929], and thus be more sensitive to the interrelationships between taxa. Also the samples should be more representative of zooplankton populations which are known to exist in clumped or patchy distribution [RAYMONT, 1983; LOEB, 1979], since a horizontal trawl would average the extreme values [RUSSELL & COLMAN, 1929].

Despite the fact that the zooplankton of the Gulf of 'Aqaba is relatively unstudied, several annual studies of phytoplankton have been conducted in the region. For this group of organisms the winter maximum occurs from February to March, with a second smaller summer peak in June [SPANIER *et al.*, 1979; KIMOR & GOLANDSKY, 1977]. The chlorophyll *a* concentrations of the Red Sea also support this finding [DOWIDAR, 1983]. The zooplankton population dynamics (Figure 1) appear to coincide with or closely follow the populational changes of their food source, the phytoplankton. In many tropi-

cal marine environments, like the Gulf, the close synchronization of predator and prey population dynamics is documented [CUSHING, 1975]. In addition, the periods of local winds from the South, that increase the flow of relatively nutrient-rich waters from the Red Sea proper, closely coincided with both winter maxima (Figure 1). The winter maximum is characterized by a massive diatom bloom [SPANIER *et al.*, 1979; KIMOR & GOLANDSKY, 1977]. This bloom, of silicate incorporating algae, likely results from an increased flow of relatively nutrient-rich waters from the Red Sea proper. In fact, the Gulf winter measurements of dissolved silicate are 30% higher than those of summer [KLINKER *et al.*, 1977; REISS *et al.*, 1977].

In addition, the sampling method revealed a unique near-reef planktonic environment. During darkness this site was completely dominated by Peracarida. These organisms, characterized by generally nightly planktonic and daily epibenthonic behavior, were often 10 times more numerous in the plankton than the planktonic copepods, and probably hundreds of times their biomass. At such occasions, their importance as an additional food source, in both neritic and pelagic habitats, can't be overstated. In a similar environment, the Great Barrier Reef, a winter Peracarida maximum, of 20 individuals m^{-3} , was also noted [RUSSELL & COLMAN, 1929]. Listed in descending order of abundance the peracarids dominating here are gammarids, mysids, cumaceans, isopods, and some hyperids. All had chronological peaks resembling that of the group in general, except the hyperids. The later had their peaks during the lowest biomass periods, before the winter maximum, and were less confined to the near reef night environment than other peracarids. Many species of hyperids were present, some of which are known to have a parasitic relationship with medusas or appendicularians [GOSNER, 1971]. At times of low biomass, the appendicularian maxima coincided with those of the hyperids. The isopods were a minor peracarida constituent and dominated by 1 species, *Eurydice inermis*. At least 4 other Isopoda species were present, including one from the genus *Gnathia*. The *Gnathia* peak concentration, of 1.2 m^{-3} , was observed after the winter maximum. The two parasitic forms, of *Gnathia* and hyperids, were more prominent during periods of low biomass. The Gammaridea were approximately 3 times more abundant at the reef site, at concentrations of 100 individuals m^{-3} , during March; but the offshore Gammaridea maximum concentrations were observed in February, 1 month earlier. There is evidence that at least part of the Peracarida maxima result from reproductive behavior. For example, according to BACESCU (pers. comm.) the Cumacea specimens collected were almost entirely composed of male specimens, probably seeking mates.

The difference between the copepod behavior displayed at the offshore and near reef collection sites suggests a different species composition, of the 2 sites, like that documented at the Great Barrier Reef [SALE *et al.*, 1976], or a character displacement resulting from the different environmental pressures between the two sites.

The Chaetognatha included 6 species. Largely they were dominated by *Sagitta enflata*. In descending order of abundance, the remaining 5 species are *S. pacifica*, *S. regularis*, *S. hexaptera*, *S. galerita* and *S. sibogae*. The 2 rarest species have not been previously recorded in the Gulf of 'Aqaba, though 1 species recorded by FURNESTIN [1958], *Krohnitta subtilis*, was not encountered

TABLE 2
Chronological maxima and average concentrations of the major taxa

Month	Taxa	Maximum m ⁻³	Average m ⁻³	Smaller peaks
January	Copepoda Mollusca Stomatopoda	12.9 1.9 1.8	2.7 .4 .1	Appendicularia Salpidae
February	Ostracoda Chaetognatha	10.3 6.6	1.0 1.6	fish eggs Cnidaria
March	Gammaridea Isopoda	99.0 11.5	5.8 1.0	Cumacea Mysidacea Appendicularia Macrura Euphausiacea
April	Salpidae	6.8	.2	Stomatopoda
May				Brachyura
June				Cnidaria
July	Mysidacea Brachyura fish eggs Cumacea	33.7 31.1 24.0 19.0	1.9 2.4 1.4 1.1	Gammaridea Ostracoda
August	no data			
September	no data			
October	Appendicularia Hyperiidea Macrura Cnidaria	14.6 5.5 2.1 .6	1.4 .4 .3 .1	
November	Euphausiacea	1.9	.2	
December	Polychaeta	2.2	.2	

during the present study. Larger specimens of *S. hexaptera*, though rare and reaching a length of up to 4 cm, were only present between the winter and summer biomass peaks.

According to HALIM [1969] fewer copepod and appendicularian species exist in the Gulf of 'Aqaba than in the Red Sea proper. This study and the study of PONOMAREVA [1968] documented that northward reduction of species also for euphausiids. PONOMAREVA [1968] found 10 species in the Red Sea proper, at least three occupying the surface layer. Our study discloses only 1 species in the surface layer, *Euphausia diomedea*, and at least 1 other at depths below 100 m.

CONCLUSION

Table 2 summarizes the chronological maxima and the average concentrations of the major taxa. Also some of the additional smaller peaks are included and placed chronologically.

ACKNOWLEDGEMENT

The authors wish to express their gratitude for the assistance and species identification provided by the following specialists: M. BACESCU, Bernadette and Jean-Paul CASANOVA, Bella GALIL, J. GODEAUX, H.E. GRUNER, Yuichi HIROTA, L.B. HOLTHUIS, David JONES, J.K. LOWRY, S. Almeida PRADO-POR, Ileana RONAI, S. VAN DER SPOEL, Don WILLIAMSON, B.L. WU. Also thanks are due to The Israel Meteorological Society and especially to our coworker and partner in collecting, Ariel CUSHNIER.

REFERENCES

- CUSHING D., 1975. - *Marine Ecology and Fisheries*. - Cambridge Press. U.K. 278 p.
- DOWIDAR N., 1983. - Primary production in the Central Red Sea off Jeddah. - *Bull. of the Inst. of Oceanography and Fisheries*. **9**: 160-170.
- FENAUX R., 1960. - Sur quelques Appendiculaires d'Israël. - Contrib. to the Knowl. of the Red Sea, 17, *Bull. Sea Fis. Res. Sta. Haifa*, **29**: 3-7.
- FISHELSON L., 1971. - Ecology and distribution of benthic fauna in the shallow waters of the red Sea. - *Mar. Biol.*, **10**: 113-133.
- FURNESTIN M., 1958. - Quelques échantillons de Zooplancton du Golfe d'Eylath. - Contrib. to the Knowl. of the Red Sea, 6, *Bull. Sea Fis. Res. Sta. Haifa*, **16**: 6-14.

- GODEAUX J., 1960. - Tuniciers Pélagiques du Golfe d'Eylath. - Contrib. to the Knowl. of the Red Sea, 18, *Bull. Sea Fis. Res. Sta. Haifa*, **29**: 9-14.
- GODEAUX J., 1986. - The Gulf of 'Aqaba, a zone of great biological interest. - *Unesco Techn. Papers, Mar. Sc.*, **49**: 104-106.
- GOSNER K., 1971. - Guide to identification of marine and estuarine Invertebrates. - Wiley - Interscience. New York. 693 p.
- HALIM Y., 1969. - Plankton of the Red Sea. - *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **7**: 231-275.
- KIMOR B. & GOLANDSKY B., 1977. - The Microplankton of the Gulf of Elat: aspects of seasonal and bathymetric distribution. - *Mar. Biol.* **42**: 55-76.
- KLINKER J., REISS Z., KROPACH C., LEVANON I., HARPAZ H. & SHAPIRO Y., 1978. - Nutrients and biomass distribution in the Gulf of 'Aqaba (Elat), Red Sea. - *Mar. Biol.*, **45**: 53-64.
- LOEB V. J., 1979. - Larval fishes in the zooplankton community of the North Pacific Central Gyre. - *Mar. Biol.*, **53** (2): 173-192.
- OREN O. H., 1960. - A note on the hydrography of the Gulf of Eylath. - Contrib. to the Knowl. of the red Sea, 21, *Bull. Sea Fis. Res. Sta. Haifa*, **30**: 3-14.
- PONOMAREVA L., 1968. - Euphausiids of the Red Sea in summer 1966 by the R.V. "Academician S. Vavilov". - *Mar. Biol.*, **1**: 263-265.
- PRADO-POR A. S., 1983. - The diversity and dynamics of Calanoida (Copepoda) in the Gulf of Elat (Aqaba), Red Sea. - *Oceanol. Acta* **6** (2): 139-145.
- RAYMONT G., 1983. - Plankton and Productivity in the Oceans. - Pergamon Press. New York, 653 p.
- REISS Z., LEVANON I., RAZ G., HARPAZ H., BEN AVRAHAM Z. & PADAN E., 1977. - DCPE data collecting program in the Gulf of Eilat. - The H. Steinitz Marine Biology Laboratory Report. No. **6**: 31-54. (unpublished).
- RUSSEL F. & COLMAN J., 1929. - Zooplankton: The composition of the Great Barrier Reef Lagoon. - British Museum (Natural History), *Great Barrier Reef Expedition, Scientific Report*, **2**, No. 6: 159-176.
- SALE P.F., MCWILLIAMS D.S. & ANDERSON D.T., 1976. - Composition of the near-reef zooplankton at Heron Reef, Great Barrier Reef. - *Mar. Biol.*, **34**: 59-66.
- SCHMIDT H., 1973. - Vertical distribution and diurnal migration of some zooplankton in the Bay of Eilat (Red Sea). - *Helgoländer Wiss. Meeresuntersuch*, **24**: 333-340.
- SOKAL R. & ROHLF R., 1981. - Biometry, The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. - W.H. Freeman and Co., San Francisco, Ca., 859 p.
- SPANIER I.L., PADAN E. & REISS Z., 1979. - Primary production in a desert enclosed sea. - The Gulf of Elat (Aqaba), Red Sea. - *Deep Sea Res.* **26** (6a): 673-687.

- VAN DER SPOEL S. & PIERROT-BULTS A.C. (eds.). 1979. - *Zoogeography and Diversity of Plankton*. - Bunge Scientific Publishers, Utrecht, Netherlands, 410 p.
- VAISSIÈRE R. & SEGUIN G., 1982. - Preliminary study of the zooplankton from the coral reef and open-sea areas of Jordan in the Gulf of 'Aqaba, (Red Sea). - *Vie Marine*, **4**: 1-6.
- VAISSIÈRE R. & SEGUIN G., 1984. - Initial observations of the zooplankton microdistribution on the fringing reef at 'Aqaba (Jordan). - *Mar. Biol.*, **83**: 1-11.

Les Méduses de la Méditerranée Orientale

par

JACQUELINE GOY (1), SAMI LAKKIS (2)
et RAIMONDE ZEIDANE (2)

(1) *Muséum national d'Histoire naturelle,
43 rue Cuvier, 75231 PARIS Cedex 05, France.*

(2) *CNRS, Centre de Recherches marines,
B.P. 123 JOUNIEH, Liban*

RÉSUMÉ

Depuis longtemps, on constate un déséquilibre dans la connaissance faunistique des deux bassins de la Méditerranée. La localisation des missions océanographiques et la position des laboratoires de recherche expliquent l'abondance des observations dans la partie occidentale. Aussi, toutes les données, même ponctuelles, sur la partie orientale deviennent très précieuses car elles comblent une lacune et sont susceptibles d'orienter des travaux dans ce secteur.

Pour ce qui concerne les méduses, cinq publications, en vingt ans, apportent enfin quelques précisions sur le peuplement du bassin oriental. DOWIDAR et EL MAGHRABY [1970, 1983] citent 17 espèces au large d'Alexandrie; LAKKIS et ZEIDANE [1971, 1985] en citent 23 au nord de Beyrouth et SCHMIDT [1973] 15 dans une zone s'étendant à l'est du 26° E. Dans les échantillons pêchés en un an sur les côtes du Liban, 55 espèces ont été répertoriées dont 23 nouvelles dans ce secteur. Ces analyses font ressortir la richesse du Bassin Oriental avec 64 espèces connues. L'ensemble de ces travaux s'accorde sur les 2 périodes d'abondance: avril-mai et fin septembre, et fait ressortir le caractère tempéré et chaud de la majorité des espèces dont certaines ont une affinité avec la faune de l'Océan Indien.

Medusae from the Eastern Mediterranean

ABSTRACT

In the Mediterranean Sea, the most studied part is the western basin. So, there is a disproportion between the knowledge of medusae with only five works on the eastern basin.

A comparison of monthly samples during a year with those of the expeditions of KRAMP [1924] and SCHMIDT [1973] or with the results of DOWIDAR and EL MAGHRABY [1970, 1983] and the first ones of LAKKIS and ZEIDANE [1971, 1985] shows the importance of continuous records for an analysis of the population of medusae.

This study presents 55 species, 25 of them being new for the eastern part, with the relationships between the adjacent oceans, particularly the Indian Ocean.

INTRODUCTION

Le problème de l'origine des faunes en Méditerranée a longtemps été envisagé à partir d'informations concentrées, pour la grande majorité, dans le secteur occidental. Depuis quelques années, des inventaires apparaissent sur les côtes du Moyen Orient, atténuant la disproportion des observations entre les deux bassins et permettant de généraliser les notions d'écologie à l'ensemble de cette mer. Surtout, et c'est là le grand intérêt de ces nouvelles recherches, le Détroit de Gibraltar perd sa prérogative pour l'introduction des espèces; des relations avec d'autres domaines océaniques, même hypothétiques, constituent une autre possibilité pour le peuplement de la Méditerranée.

En ce qui concerne la faune de méduses, elle est connue depuis la plus haute Antiquité à cause des propriétés urticantes de ses représentants et, depuis Aristote, c'est dans cette mer que se sont multipliés les travaux. Le nom de FORSSKÅL est communément retenu comme premier auteur dans un texte pour le moins symbolique puisque publié en latin et en arabe en 1775. Les 8 espèces valides sont regroupées dans le seul genre *Medusa* que vient de créer LINNÉ. PÉRON et LESUEUR vont ensuite magistralement étudier ces animaux lors d'un séjour à Nice en mars 1809. Publié en 1810 sans illustrations, cet article constitue une énigme pour les savants de l'époque qui ne sauront pas reconnaître les espèces par ces seules descriptions [GOY, 1980].

En fait, c'est l'implantation des grandes stations marines: Trieste, Naples, Villefranche-sur-Mer, qui déclenche une série de travaux en particulier ceux de NEPPI et STIASNY [1913] qui citent 53 espèces en Adriatique.

L'année 1924 marque une étape importante dans l'étude des méduses avec la publication, par KRAMP, des résultats de la grande mission sur le *Thor* entre 1908 et 1910.

Il reprend ses données, en 1959, en insistant sur les lacunes du bassin oriental dont on ne connaît alors que 18 espèces sur les 116 recensées pour l'ensemble de la Méditerranée. Ses conclusions montrent bien que dans le bassin occidental il est déjà question de répartition, de variations saisonnières, de bathymétrie - donc de biogéographie - tandis que dans le bassin oriental il ne s'agit encore que d'une simple énumération d'espèces.

Les monographies locales à Banyuls [RAZOULS, 1969], Marseille [BERTHAUT, 1968], Villefranche [GOY, 1972], Naples [VANNUCCI, 1966; BRINCKMANN-VOSS, 1987], à Castellon [GILL & PAGES, 1987], à Trieste [BABNIK, 1948; BENOVIC & BENDER, 1987] accentuent encore cette différence. On peut désormais proposer un schéma de l'évolution spatio-temporelle des méduses pour la partie occidentale.

LES INVENTAIRES EN MÉDITERRANÉE ORIENTALE

Depuis l'époque de FORSSKÅL en 1775, peu de travaux ont été faits dans ce secteur : KRAMP [1924], SCHMIDT [1972] lors de croisières, puis DOWIDAR et EL MAGHRABY [1983] devant Alexandrie et LAKKIS et ZEIDANE [1985] au nord de Beyrouth.

Une distinction apparaît entre les résultats des campagnes, même sur un vaste domaine, et ceux de LAKKIS *et al.* obtenus par l'exploration méthodique de quelques points sélectionnés, pendant plusieurs années, qui apportent des informations sur les sites, la météorologie et l'hydrologie et surtout sur l'évolution des populations de méduses (tableau).

TABLEAU

*En gras, espèces nouvelles pour la Méditerranée orientale,
trouvées dans l'Océan indo-pacifique
(pour les déterminations voir KRAMP, 1961 et BOUILLON, 1985).*

	DOWIDAR	SCHMIDT	LAKKIS <i>et al</i>	GOY <i>et al</i>
<i>Dipurena ophiogaster</i>			×	×
<i>Sarsia eximia</i>				×
<i>Sarsia gemmifera</i>				×
<i>Ectopleura dumortieri</i>	×			×
<i>Ectopleura minerva</i>				×
<i>Euphysa aurata</i>				×
<i>Euphysora bigelowi</i>		×		
<i>Plotocnide borealis</i>				×
<i>Zanclea sessilis</i>				×
<i>Zanclea costata</i>				×

	DOWIDAR	SCHMIDT	LAKKIS <i>et al</i>	GOY <i>et al</i>
<i>Cytaeis tetrastyla</i>				×
<i>Cytaeis vulgaris</i>				×
<i>Paracytaeis octona</i>			×	×
<i>Oceania armata</i>	×		×	×
<i>Turritopsis nutricula</i>	×	×		×
<i>Podocoryne carnea</i>			×	×
<i>Podocoryne minuta</i>				×
<i>Bougainvillia ramosa</i>	×			×
<i>Bougainvillia platygaster</i>				×
<i>Nubiella mitra</i>				×
<i>Thamnostoma sp.</i>				×
<i>Amphinema dinema</i>				×
<i>Amphinema rugosum</i>				×
<i>Halitiara formosa</i>				×
<i>Merga tergestina</i>				×
<i>Niobia dendrotentaculata</i>			×	×
<i>Pandea conica</i>	×	×		
<i>Kantiella enigmatica</i>				×
<i>Laodicea fijiana</i>		×		
<i>Laodicea undulata</i> (v. <i>ocellata</i>)			×	×
<i>Obelia spp.</i>	×	×	×	×
<i>Phialidium hemisphaericum</i>	×		×	×
<i>Pseudoclytia pentata</i>				×
<i>Cirrhlovenia tetranema</i>			×	×
<i>Eucheilota paradoxa</i>				×
<i>Eucheilota ventricularis</i>			×	
<i>Lovenella cirrata</i>	×			
<i>Phialella quadrata</i>		×		×
<i>Eirene viridula</i>		×	×	×
<i>Helgicirrho schulzei</i>		×		×
<i>Eutima mira</i>	×	×		×
<i>Eutima gracilis</i>				×

	DOWIDAR	SCHMIDT	LAKKIS <i>et al</i>	GOY <i>et al</i>
<i>Aequorea aequorea</i>	×			×
<i>Aequorea conica</i>				×
<i>Moerisia carine</i>			×	
<i>Gossea corynetes</i>	×			
<i>Pochella oligonema</i>				×
<i>Proboscoidactyla ornata</i>				×
<i>Geryonia proboscidalis</i>		×	×	×
<i>Liriope tetraphylla</i>	×	×	×	×
<i>Halitrephes juvenile</i>				×
<i>Aglaura hemistoma</i>		×	×	×
<i>Pantachogon haeckeli</i>	×			
<i>Persa incolorata</i>				×
<i>Rhopalonema funerarium</i>	×			
<i>Rhopalonema velatum</i>		×	×	×
<i>Sminthea eurygaster</i>				×
<i>Tetrorchis erytrogaster</i>			×	
<i>Solmundella bitentaculata</i>		×	×	×
<i>Cunina octonaria</i>		×		×
<i>Cunina sp.</i>			×	×
<i>Solmissus albescens</i>			×	×
<i>Nausithoe punctata</i>	×			×
<i>Pelagia noctiluca</i>	×			
<i>Aurelia aurita</i>	×			
<i>Cotylorhiza tuberculata</i>			×	
<i>Rhizostoma pulmo</i>			×	×
<i>Cassiopea andromeda</i>				×
TOTAL	17	15	22	55

HYDROLOGIE

En analysant rapidement les variations des paramètres physiques [LAKKIS, 1971] on constate que l'année marine peut se diviser en deux saisons: une homothermie froide qui intéresse toute la colonne d'eau, et une homothermie chaude limitée aux eaux superficielles au-dessus de la thermocline; entre ces deux périodes le gradient thermique varie fortement.

Cette évolution est tout à fait parallèle à ce que l'on observe dans le bassin occidental, néanmoins température et salinité sont plus élevées, créant ainsi devant les côtes libanaises, une poche d'eau, la plus chaude et la plus salée de toute la Méditerranée.

S'il y a passage des espèces à travers le Canal de Suez, le courant géostrophique les entraîne dans ce secteur libanais où elles rencontrent les conditions les plus proches de leur aire de départ, la mer Rouge.

LES MÉDUSES DU LIBAN

L'étude exhaustive des espèces récoltées est publiée par ailleurs, compte-tenu de l'importance de la systématique et des descriptions d'exemplaires nouveaux pour ce secteur (GOY, LAKKIS & ZEIDANE, en préparation).

Les 55 espèces montrent des variations saisonnières; leur présence peut se schématiser ainsi:

- Anthoméduses au printemps
- Leptoméduses au printemps et en automne
- Trachyméduses toute l'année
- Narcoméduses en hiver

avec les espèces, *Persa incolorata* et *Solmissus albescens*, réparties sur toute la colonne d'eau en hiver puis concentrées dans les eaux profondes en été.

Comparé à ce que l'on observe en Méditerranée occidentale, ce schéma est doublement intéressant car il permet de constater la similitude des répartitions annuelles dans les eaux superficielles des deux bassins et de définir une règle générale valable pour l'ensemble de la Méditerranée:

Anthoméduses et Leptoméduses dans les périodes de fortes variations des gradients thermique et halin;

Trachyméduses et Narcoméduses dans les périodes de relative homothermie: froide hivernale ou chaude estivale. Cette analogie se retrouve jusque dans le peuplement des eaux profondes avec les deux espèces caractéristiques *Persa incolorata* et *Solmissus albescens*.

L'ORIGINE DES FAUNES EN MÉDITERRANÉE

Au cours des temps géologiques, les rivages de la Méditerranée ont été profondément modifiés. Les grandes transgressions cénomaniennes du Crétacé supérieur ont marqué l'histoire géologique et ont eu comme consé-

quence sur la biologie marine un apport d'espèces des zones septentrionales, par le bassin de Paris, et des zones tempérées chaudes, de type lusitaniennes méridionales, par les dépressions nord-béthique et sud-rifaine. A l'Oligocène s'établit une connexion avec les mers boréales et à la fin du Miocène le bassin oriental s'ouvre sur l'Océan Indien par le port euxino-carpique. Enfin, au Quaternaire, la Méditerranée prend son aspect actuel et le mélange des faunes entre les deux bassins s'effectue.

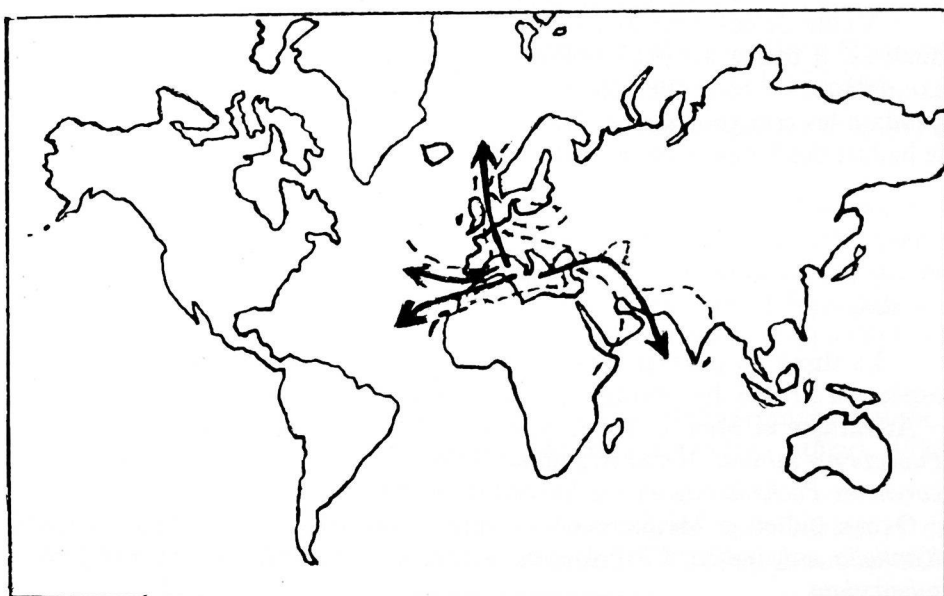


FIGURE 1. - Les transgressions du Crétacé expliquant les relations inter-océans.

Toutefois, avant toutes ces modifications, la grande mer Mésogéenne s'étendait d'est en ouest dès la fin du Permien et la présence, dans la faune actuelle, d'espèces à répartition très discontinue, n'est peut-être que le témoignage de cette très ancienne mer.

Ces espèces ont dû par la suite s'adapter à toutes les modifications de leur environnement, y compris l'épisode hyperhalin.

Si l'on tient compte de la "saisonnalité" marine, on comprend que les espèces nordiques, à affinités boréales, soient présentes pendant la saison froide de l'hiver au début du printemps, et que les espèces tempérées chaudes, à affinités lusitaniennes voire tropicales, soient présentes pendant la saison chaude de la fin du printemps à la fin de l'automne. Comme elles n'ont qu'en-

viron 6 mois de conditions hydrologiques convenables pour leur cycle de vie, elles ont un développement accéléré, comparé à celui de leurs homologues boréales ou tropicales, qui se traduit par un nanisme des espèces méditerranéennes, une néoténie ou même un véritable court-circuit de la phase hydrique comme on l'observe chez une espèce, *Pseudoclytia pentata*, dont les gonades présentent de remarquables gonothèques. Connue aussi chez *Phialidium maccradyi*, ce phénomène est interprété non pas comme une espèce nouvelle mais plutôt comme une accélération du cycle de vie des *Phialidium* dans des conditions anormalement chaudes [GOY, 1986]. Le développement de gonothèques retrouvé chez une espèce de la même famille et dans des eaux chaudes tend à montrer que ce type de reproduction est plus une "anomalie" qu'un véritable caractère spécifique.

A côté de ces deux lots d'espèces boréales ou lusitaniennes bien individualisées, il existe un petit nombre d'espèces trouvées souvent en un seul exemplaire. Ce sont elles qui pourraient témoigner du passage inter-océans pendant les ères géologiques. Mais on ne peut ignorer un autre transport par le ballast des bateaux ou la fixation des hydres sur la coque des navires.

CONCLUSION

La thèse du passage lors des grandes transgressions marines pour ces espèces à aires si discontinues paraît donc la plus plausible entre :

- Atlantique et Méditerranée, comme *Sarsia gemmifera*, *Plotocnide borealis*, *Podocoryne minuta*, *Merga tergestina*, *Helgicirrha schulzei*, *Eutima mira*, *Gossea corynetes*, *Pochella oligonema*, *Eucheilota paradoxa*;
- Océan Indien et Méditerranée, comme *Paracytaeis octona*, *Nubiella mitra*, *Kantiella enigmatica*, *Cirrhlovenia tetranema*, *Aequorea conica*, *Cotylorhiza tuberculata*.

Quant à envisager un passage à travers le Canal de Suez, il est bien difficile à démontrer car on ne dispose d'aucun inventaire en Méditerranée orientale avant l'ouverture du Canal. Si le transit depuis l'Océan Indien s'est fait récemment par la mer Rouge et par le Canal de Suez, cela a nécessité une adaptation des espèces aux salinités croissantes : 36 à Laing [BOUILLON, 1985], 41 en mer Rouge; 44 dans le Canal. Reste que ces découvertes récentes, d'abord au Groenland puis en Méditerranée, d'abord à Laing puis en Méditerranée, influencent sans doute la démarche intellectuelle, il y a là une part d'interprétation qu'il ne faut pas négliger. Le cycle de vie des Cnidaires avec une phase fixée, tributaire d'un biotope benthique très précis, et une phase libre, assurant la dissémination, avec une durée de vie d'à peine un mois, est peu compatible avec les parcours inter-océans. Les méduses font sans doute partie du fonds ancien de la faune méditerranéenne dont on ne découvre qu'actuellement les relations avec les autres océans.

BIBLIOGRAPHIE

- BABNIK P., 1948. – Hidromeduze iz srednjega in južnega jadrana v letih 1939 in 1940. – *Acta Adriatica*, **3** (9): 275-348.
- BENOVIC A. & BENDER A., 1987. – Seasonal distribution of medusae in the Adriatic Sea. – *in*: Modern Trends in the Systematics, Ecology, and Evolution of Hydroids and Hydromedusae. – BOUILLON J., BOERO F., CICO-GNA F. & CORNELIUS P. Ed., Clarendon Press, Oxford: 117-131.
- BERHAUT J., 1968. – Contribution à l'étude qualitative, quantitative et écologique des Hydroméduses du golfe de Marseille. – Thèse spécialité Océanographie biologique, Univ. Aix-Marseille, 100 p.
- BOUILLON J., 1985. – Essai de classification des Hydropolypes Hydroméduses (Hydrozoa - Cnidaria). – *Indo-Malayan Zool.*, **2** (1): 29-243.
- BOUILLON J., 1985. – Notes additionnelles sur les Hydroméduses de la mer de Bismark. – *Indo-Malayan Zool.*, **2**: 245-266.
- BRINCKMANN-VOSS A., 1987. – Seasonal distribution of hydromedusae (Cnidaria, Hydrozoa) from the Gulf of Naples and vicinity, with observations on sexual and asexual reproduction in some species, *in*: Modern Trends in the Systematics, Ecology, and Evolution of Hydroids and Hydromedusae. – BOUILLON J., BOERO F., CICO-GNA F. & CORNELIUS P. Ed., Clarendon Press, Oxford: 133-141.
- DOWIDAR N.M., 1983. – Medusae of the Egyptian Mediterranean waters. – Workshop on Jellyfish Blooms in the Mediterranean. Athens, 1983: 9-16.
- DOWIDAR N.M. & EL-MAGHRABY, 1970 - The neritic zooplankton of the South Eastern Mediterranean at Alexandria. – *Bull Inst. Oceanogr. Fish.*, **1**: 227-273.
- FORSSKÅL P., 1775. – *Descriptiones animalium*. – *Post mortem auctoris editit* Carsten Niebuhr. – Hauniae Möller, 164 p.
- GILI J.M. & PAGES F., 1987. – Distribution and ecology of a population of planktonic cnidarians in the western Mediterranean, *in*: Modern Trends in the Systematics, Ecology, and Evolution of Hydroids and Hydromedusae. – BOUILLON J., BOERO F., CICO-GNA F. & CORNELIUS P. Ed., Clarendon Press, Oxford: 157-170.
- GOY J., 1972. – Les Hydroméduses de la mer Ligure. – *Bull. Mus. Nat. Hist. nat.*, Paris, 3ème série, **83**, Zoologie 62: 965-1008.
- GOY J., 1980. – Les méduses de François Péron et Charles-Alexandre Lesueur (1775-1810 et 1778-1846) révélées par les vélins de Lesueur. – *Bull. trim. Soc. Géol. Normandie et Amis Muséum du Havre*, **67** (2): 63-78.
- GOY J., 1986. – Reproduction des Hydroméduses en Méditerranée. – *Nova Thalassia*, **8**, suppl. 2: 31-34.
- GOY J., LAKKIS S. & ZEIDANE R. – Les Méduses de Méditerranée orientale. En préparation.

- KRAMP P.L., 1924. - Medusae. - Report on the Danish oceanographical Expeditions 1908-10 to the Mediterranean and adjacent Seas. Vol. II, Biology, **H 1**: 1-67.
- KRAMP P.L., 1959. - The Hydromedusae of the Atlantic ocean and adjacent waters. - *Dana Rep.*, **46**: 1-283.
- KRAMP P.L., 1961. - Synopsis of the medusae of the world. - *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **40**: 1-469.
- LAKKIS S., 1971. - Contribution à l'étude du zooplancton des eaux libanaises. - *Mar. Biol.*, **11** (2): 138-148.
- LAKKIS S. & ZEIDANE R., 1985. - Les Hydroméduses des eaux néritiques libanaises. - *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **29** (9): 179-180.
- NEPPI V. & STIASNY G., 1913. - Die Hydromedusen des Golfes von Triest. - *Arb. zool. Inst. Univ. Wien*, **20**: 23-92.
- PÉRON F. & LESUEUR Ch.A., 1810. - Tableau des caractères génériques et spécifiques de toutes les espèces de méduses connues jusqu'à ce jour. - *Ann. Mus. Hist. Nat.*, Paris, **14**: 325-366.
- RAZOULS S., 1969. - Variations saisonnières des populations de macroplankton de la région de Banyuls-sur-mer 1965-1967. - *Vie Milieu*, **20**, (1-B): 127-144.
- SCHMIDT H.E., 1973. - Hydromedusae from the Eastern Mediterranean Sea. - *Israel Jour. Zool.*, **22**: 151-167.
- VANNUCCI M., 1966. - Total net plankton volume in Hydromedusae from fixed stations in the Gulf of Naples. - in: Some contemporary studies in Marine Science, BARNES H. Ed., G. Allen and Unwin Ltd, London: 675-697.

DISCUSSION

B. Casanova: A-t-on observé chez les méduses de mer Rouge un nanisme avec une accélération de la formation des gonades analogues à ce que l'on trouve chez les méduses de Méditerranée?

R.: Il n'y a pas suffisamment d'observations en mer Rouge.

B. Kimor: Some medusae are of a great practical importance such as *Liriope tetraphylla* which swarmed in the Bay of Haifa with the disappearance of the nutritive zooplankton (Copepods) and subsequently of the local sardine.

R.: There is a good relation in other part of the ocean between the occurrence of *Liriope tetraphylla* and eggs and fish-larvae and also with the abundance of zooplankton, but I don't know the correlation in the Bay of Haifa.

Taxonomie et Biogéographie des Chaetognathes de la mer Rouge. Comparaison avec les mers voisines

par

JEAN-PAUL CASANOVA

*Laboratoire de Biologie animale (Plancton), case 18
Université de Provence, 13331 Marseille Cedex 3, France*

RÉSUMÉ

Dix-sept espèces de Chaetognathes sont connues en mer Rouge. Hormis l'absence d'un groupe boréal, on y trouve les mêmes catégories qu'en Méditerranée: espèces "ubiquistes" présentes du détroit de Bab-el-Mandeb aux golfes de Suez et d'Aqaba (ex. *Sagitta enflata*), espèces "méditerranéennes" vivant dans les eaux superficielles du quart méridional de la mer Rouge où l'influence océanique se manifeste par des salinités ne dépassant pas 38 (ex. *Pterosagitta draco*) et espèces "septentrionales" qui prospèrent là où les salinités sont comprises entre 38 et plus de 42, dans les secteurs au nord de 18°N (ex. *Sagitta pacifica*). Cependant, la composition spécifique du plancton de ces deux mers est différente puisque la faune de la Méditerranée tire son origine de l'Atlantique et celle de la mer Rouge de l'océan Indien. Mais, en dépit de leur origine, les populations érythréennes de certaines espèces sont différentes de celles du golfe d'Aden (ex. *Sagitta sibogae*); ces différences n'existeraient pas s'il y avait un flux de gènes entre elles. De ce fait, les échanges faunistiques entre l'océan Indien et la mer Rouge apparaissent n'enrichir que temporairement les populations à proximité du détroit. Ils n'ont pas d'effets durables puisque les spécimens transportés ne survivent pas ni ne se croisent avec les populations locales, au moins pour les espèces franchement océaniques.

Taxonomy and biogeography of the Chaetognaths from the Red Sea. Comparison with the adjacent seas.

ABSTRACT

Seventeen species of Chaetognaths are known in the Red Sea. Apart from the absence of a boreal group, their distribution can be categorized similarly to those of the Mediterranean: "ubiquitous" species, present throughout, from the Strait of Bab-el-Mandab to the Gulfs of Suez and Aqaba (e.g. *Sagitta enflata*), "meridional" species which live in the superficial layer of the southern quarter of the Red Sea where the oceanic influence maintains salinity at or below 38 (e.g. *Pterosagitta draco*), and "septentrional" species, which thrive where salinity is 38 to more than 42 in the sector north of 18°N (e.g. *Sagitta pacifica*). However, the specific composition of the plankton of these two seas is different since the Mediterranean fauna originates from the Atlantic and the Red Sea fauna from the Indian Ocean. In spite of their origin, the erytreaean populations of certain species are different from those of the Gulf of Aden (e.g. *Sagitta sibogae*); these differences would not exist if there was free gene flow through the Strait. Thus, faunistic exchanges between the Indian Ocean and the Red Sea appear only temporarily to enhance the populations close to the Strait. They do not have lasting effects since the new immigrants neither survive nor interbreed with the local populations, at least for truly open-ocean species.

INTRODUCTION

La première synthèse sur la distribution des Chaetognathes planctoniques en mer Rouge est celle de HALIM [1969], basée sur les travaux de FOWLER [1906], RITTER-ZAHONY [1909], BURFIELD [1927], SCHILP [1941], GHIRARDELLI [1947] et FURNESTIN [1958]. Son inventaire comptait alors 13 espèces: *Sagitta ferox*, *S. bipunctata*, *S. hexaptera*, *S. enflata*, *S. neglecta*, *S. pacifica*, *S. regularis*, *S. robusta*, *S. serratodentata*, *S. sibogae*, *Krohnitta pacifica*, *K. subtilis* et *Pterosagitta draco*. Depuis, 7 autres sont venues s'ajouter à cette liste: *Sagitta bedoti* [FURNESTIN & BALANÇA, 1968], *S. tropica*, *S. galerita*, *S. neodecipiens* et *S. pulchra* [DUCRET, 1973], *S. bedfordii* et *S. erythraea* [CASANOVA, 1985a]. Cela fait un total de 20 espèces, mais on verra que la présence de certaines d'entre elles est douteuse et qu'en réalité 17 espèces seulement sont connues avec certitude en mer Rouge. D'ailleurs, HALIM avait déjà commencé ce travail de mise au point lorsqu'il corrigeait par *S. ferox* la mention de *S. hispida*.

Toutes les espèces qui constituent le peuplement érythréen figurent dans le matériel que j'ai examiné. Cela n'est pas étonnant lorsqu'on sait que plus de 47000 spécimens ont été dénombrés, provenant de trois séries de récoltes (Fig. 1A):

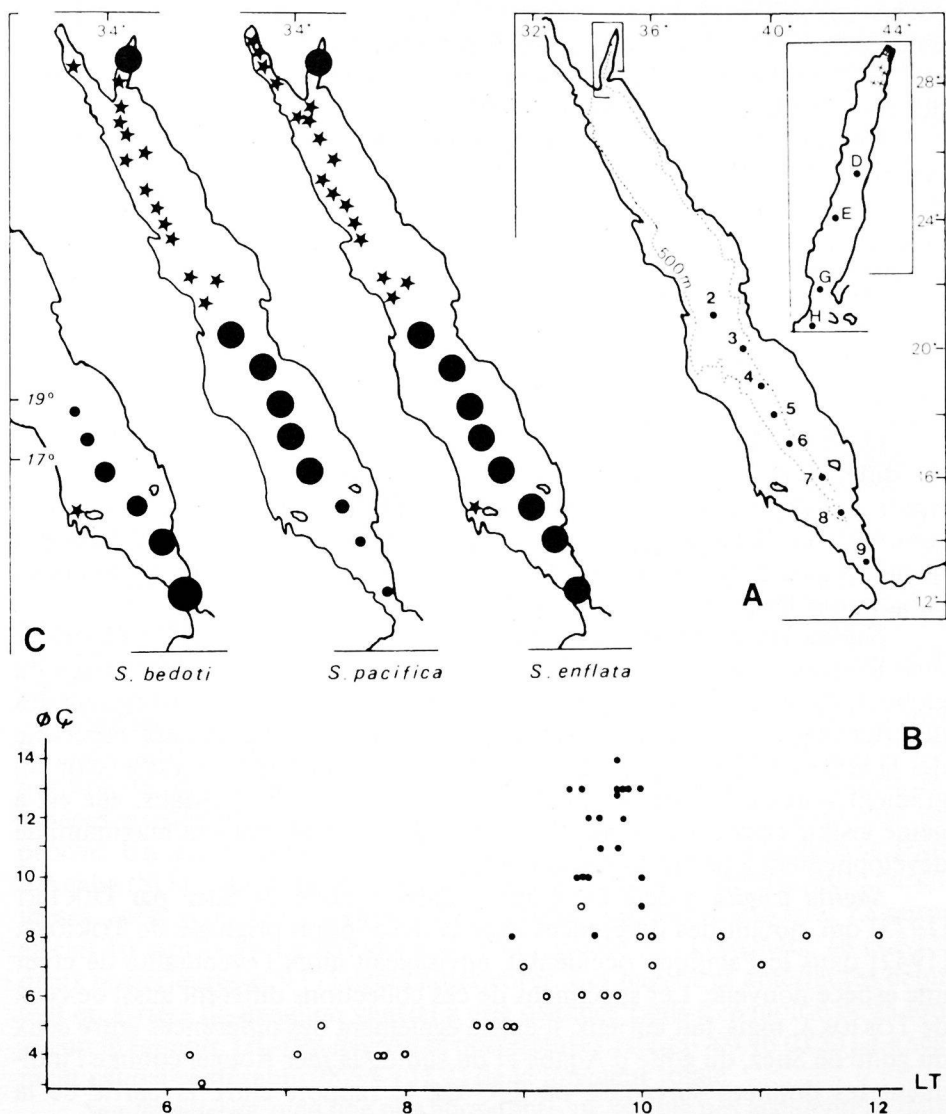


FIG. 1. - A, emplacement des stations. B, *Sagitta sibogae*: diamètre de la cellule pigmentée de l'oeil ($\emptyset \zeta$, en 1/160 mm) en fonction de la longueur totale (LT, en mm) chez les spécimens en phase d'activité sexuelle (•) et au repos (○). C, répartition de *Sagitta bedoti*, *S. pacifica* et *S. enflata*, exemples de Chaetognathes à répartition méridionale, septentrionale et ubiquiste en mer Rouge; les cercles sont proportionnels aux récoltes dont le texte donne le détail; les mentions antérieures sont représentées par des étoiles.

- 27 prélèvements horizontaux de plancton effectués sur 8 stations dans la moitié méridionale de la mer Rouge, entre 13° 20' et 21° 03' N, à 250 et 100 m (avec chaque fois deux traits aux filets Bongo 335 et 500 µm) et en subsurface (filet WP2), du 18 au 20 janvier 1977 par le N.O. *Thalassa* (I.S.T.P.M.).

- 10 récoltes à différents niveaux (entre 1 200 et 0 m) sur 4 stations de pêches par paliers (3 dans la moitié méridionale du golfe d'Aqaba et 1 au sud du détroit de Tiran), en octobre 1976 et février 1977.

- 27 pêches superficielles provenant du nord du golfe d'Aqaba, en face des côtes jordaniennes, en février 1980.

Cet abondant matériel, réparti de l'extrême nord du golfe d'Aqaba au détroit de Bab-el-Mandeb, a permis de réaliser une étude morphologique fine des populations, qui ont ainsi été comparées à celles du golfe d'Aden voisin, de décrire une espèce nouvelle et, enfin, de donner un aperçu synthétique du peuplement de cette mer.

PARTICULARITÉS MORPHOLOGIQUES

On doit à FURNESTIN [1958] la mise en évidence, pour la première fois, de différences entre les populations érythréennes et atlanto-méditerranéennes d'une espèce, *Sagitta hexaptera*, notamment la présence de boutons sensoriels sur la nageoire caudale chez les premières. Depuis, cette espèce et quelques autres ont fait l'objet d'études taxonomiques permettant de mieux caractériser les populations de mer Rouge.

Sagitta hexaptera est une grande espèce (longueur totale, LT = 45 mm en mer Rouge), largement répandue dans les mers chaudes et tempérées du globe. En plus du caractère précité, certains des spécimens se distinguent des descriptions classiques de l'espèce par la présence d'une collerette, repérable dès la taille de 18 mm dans la région du cou. Son importance varie selon un gradient nord-sud : absente chez les spécimens du golfe d'Aqaba, elle est à peine visible chez ceux du nord de la mer Rouge et atteint son maximum de développement à partir du secteur central.

Sagitta tropica a déjà été trouvée dans le golfe de Suez par DUCRET [1973] qui, notant des différences avec la description originale de TOKIOKA [1942] dans le Pacifique occidental, envisageait alors l'éventualité de créer une espèce nouvelle. Les spécimens de ces collections diffèrent aussi de ceux de TOKIOKA, mais, fait curieux, il existe également des différences entre ceux du golfe de Suez, du golfe d'Aqaba et du sud de la mer Rouge, comme l'indiquent les données suivantes, où T/C est le rapport entre la partie de la nageoire postérieure insérée sur le tronc (T) et celle insérée sur le segment caudal (C) :

Caractères	O. Pacifique	G. de Suez	G. d'Aqaba	Mer Rouge (Sud)
LT (en mm)	7	3-7,8	4-5,1	4,5-7
Collerette	absente	absente	absente	parfois présente
rapport T/C	1,3-1,4	0,83	0,7	0,6
dents antérieures	3-5	5-6	4-7	5-8
dents postérieures	10-15	10-18	7-12	15-24

Par ailleurs, les nageoires antérieures débutent au niveau de la base du ganglion ventral chez tous les spécimens étudiés, alors que chez ceux du golfe de Suez, celles-ci débutent en arrière du ganglion à une distance égale à la longueur ou aux trois-quarts de la longueur du ganglion. D'autres caractères concordent avec la diagnose de DUCRET, les vésicules séminales, notamment, allongées et séparées à la fois des nageoires postérieures et de la caudale.

Ces observations ne laissent aucun doute sur l'appartenance à une même espèce de tous les spécimens de la mer Rouge, en dépit des différences morphologiques précitées. Et à ces dernières se superposent des différences de comportement : dans le golfe de Suez, l'espèce vit dans des eaux peu profondes (50 m) et très salées (S: 41,62 à 42,12); dans le secteur sud et le golfe d'Aqaba, elle vit au large, par des salinités de 37 à 41. Il semble donc que l'on ait affaire à une espèce polymorphe dont l'étude est à revoir sur toute l'étendue de son aire de distribution.

Sagitta regularis et *S. bedfordii* sont traitées conjointement car une étude comparative, destinée à vérifier l'existence de la dernière dans le nord de la mer Rouge, a déjà été faite par DUCRET [1973], mais sans résultat significatif. Un réexamen d'une partie des échantillons de l'auteur révèle en fait la présence exclusive de *S. regularis*; dans l'extrême sud de la mer Rouge, en revanche, j'ai pu identifier avec certitude les deux espèces, dont les différences spécifiques sont en réalité assez tranchées, comme on va le voir. *S. regularis* est mûre entre 4,1 et 5,4 mm; il y a alors 4 à 6 dents postérieures; le pourcentage maximal du segment caudal en fonction de LT est de 30; la tête est piriforme et englobée dans la collerette, très développée. Les tailles de maturité de *S. bedfordii* s'échelonnent entre 2,7 et 3,5 mm; il y a 2 dents postérieures ou, plus rarement, 3; le segment caudal représente 27 à 37% de LT. La tête est arrondie ou carrée et la collerette, très abondante aussi, plus transparente.

Sagitta erythraea est une espèce que j'ai décrite du centre de la mer Rouge à partir d'un seul exemplaire adulte (station 3) car, par la forme et la position des vésicules séminales, elle ne peut être confondue avec aucune des espèces existantes, notamment celles du groupe "*neglecta*" dont elle est proche. Un autre exemplaire, immature celui-là, a été trouvé dans le golfe d'Aqaba (St D, 200-0 m); ses caractères méristiques sont fournis, entre parenthèses, après ceux de l'holotype dans la courte description suivante. Le corps atteint 10 mm (4,8). La tête porte de chaque côté 7 (7) crochets, 16 (12-13) dents postérieures et 9 (7) dents antérieures. Les nageoires antérieures débutent en arrière du ganglion ventral à une distance égale à la moitié de sa longueur; le rapport T/C des nageoires postérieures est égal à 0,46 (0,53). Le segment caudal représente 28,5% (31,2) de la longueur totale.

Sagitta galerita, bien que peu abondante, ne semble pas accidentelle dans les eaux néritiques jordaniennes, puisque y ont été trouvés, sur 9 stations, 31 des 34 spécimens identifiés dans ce matériel; elle y atteint même ses plus grandes dimensions: 12,5 mm contre 10 mm seulement dans les eaux malgaches où elle a été décrite [DALLOT, 1971], ce qui signifie probablement qu'elle y trouve des conditions de milieu plus favorables.

Sagitta sibogae, souvent incorrectement mentionnée sous le nom de *S. decipiens* (celle-ci étant alors sous celui de *S. neodecipiens*), est la seule espèce profonde de mer Rouge. L'existence de deux groupes de spécimens

différant par les dimensions des yeux m'a incité à entreprendre une étude morphologique détaillée, ces différences traduisant peut-être l'existence de deux espèces proches. Or, il n'en est rien : on a bien affaire à une seule espèce, mais qui offre une particularité physiologique tout à fait originale pour un Chaetognathe, à savoir un accroissement considérable (parfois plus du double) de la taille des yeux et de la cellule pigmentée au moment de la maturité sexuelle (Fig. 1B). Après la reproduction, les yeux reprennent leur aspect normal, puisque les dimensions de la cellule pigmentée chez les adultes de grande taille (entre 10 et 12 mm), dont les vésicules séminales et les ovaires vides indiquent que la période de reproduction est achevée, sont proportionnellement du même ordre que celles des jeunes spécimens.

Ce brusque changement dans les dimensions oculaires lors de la phase d'activité sexuelle rappelle ce qui s'observe chez certaines Annélides (*Heteronereis*) ou Vertébrés (anguilles), mais où les changements morpho-physiologiques, plus nombreux, s'accompagnent aussi de changements dans le comportement. Cela ne semble pas être le cas chez *Sagitta sibogae*, mais devra être vérifié sur des cycles d'étude saisonniers. Ces variations oculaires n'existent pas chez les spécimens du golfe d'Aden et du N.-O. de l'océan Indien qui, par ailleurs, atteignent une taille beaucoup plus importante qu'en mer Rouge : 18,5 mm contre 12.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES ESPÈCES

Les 8 stations de récolte de la *Thalassa*, régulièrement échelonnées entre le milieu de la mer Rouge et le détroit de Bab-el-Mandeb, permettent de mettre en évidence des gradients dans la distribution des espèces. Compte-tenu, d'une part de la situation néritique (fonds de 190 m) de la station la plus méridionale, pouvant influencer la composition faunistique entre le nord et le sud de ce secteur, et d'autre part des inventaires qualitatifs dans la moitié septentrionale de la mer Rouge (matériel du golfe d'Aqaba et données des auteurs), on peut reconnaître trois groupes d'espèces selon leur répartition géographique (Fig. 1C).

Cinq espèces à large répartition

- *Sagitta enflata* est dominante (près de 18 000 spécimens représentant 54,5% des prises dans la moitié sud et 55,2% dans le golfe d'Aqaba), confirmant ainsi toutes les observations antérieures dans cette mer.

- *S. regularis* et *Krohnitta pacifica* sont bien représentées, notamment la dernière (un millier de spécimens).

- *S. sibogae* est abondante (plus de 4 000 spécimens). Jamais capturée en subsurface, c'est la seule espèce strictement profonde, à la fois dans la moitié méridionale de la mer Rouge et le golfe d'Aqaba.

- *S. tropica* existe sous trois formes. Ces variations sont certainement d'ordre phénotypique, la morphologie de l'espèce reflétant les différences hydrologiques entre le golfe de Suez, celui d'Aqaba et le Sud de la mer Rouge.

Trois espèces à répartition septentrionale

– *S. hexaptera* est subsuperficielle et mésoplanctonique ici, puisqu'on la trouve même de jour entre 100 et 0 m. Présente dans tous les prélèvements effectués à partir de 100 m sur les stations 2, 3 et 4 (618 spécimens), elle est rare sur les stations 7 et 8 aux mêmes niveaux (5 spécimens).

– *S. pacifica* (Fig. 1C) offre à peu près la même distribution : 2 162 spécimens sur la station 3 par exemple, contre 10 seulement dans des récoltes similaires sur la station 8. Il faut sûrement attribuer à cette espèce les mentions de *S. serratodentata* par FOWLER [1906] et SCHILP [1941] car la distinction entre ces deux espèces par TOKIOKA ne date que de 1940.

– *S. galerita*, mentionnée pour la première fois par DUCRET [1973] "exclusivement dans le golfe de Suez", forme également une petite population bien installée en secteur néritique dans le golfe d'Aqaba, où jeunes et adultes sont présents [CASANOVA, 1988] et où je l'ai également identifiée dans des récoltes en face d'Eilat [ECHELMAN & FISHELSON, 1988]. En dehors des deux golfes, seuls trois spécimens figurent sur la station 3 de la *Thalassa*, la plus septentrionale, située il est vrai dans l'axe de la mer Rouge, donc peu favorable à la capture de cette espèce strictement néritique ; mais, comme elle ne figure pas dans le détroit de Bab-el-Mandeb où la faible bathymétrie lui serait favorable, on peut la tenir comme caractéristique des zones côtières septentrionales de la mer Rouge.

Ces 8 espèces existent dans le nord de la mer Rouge et le golfe d'Aqaba ; 5 d'entre elles seulement (*S. enflata*, *S. pacifica*, *S. regularis*, *S. tropica* et *S. galerita*) se trouvent aussi dans le golfe de Suez. La différence de peuplement entre les deux golfes s'explique du reste aisément. Si tous les Chaetognathes présents dans le nord de la mer Rouge vivent aussi dans le golfe d'Aqaba, c'est qu'il réunit les conditions requises pour abriter à la fois des espèces néritiques et océaniques. En effet, d'une part il est très profond (plus de 1 800 m), permettant aux espèces subsuperficielles et mésoplanctoniques d'y vivre ; d'autre part, il est séparé de la mer Rouge par le détroit de Tiran, dont la profondeur (250 m) favorise des échanges hydrologiques importants avec cette mer. C'est là d'ailleurs que réside la différence principale avec le golfe de Suez voisin, dont la faible profondeur (60 m) n'autorise que l'installation d'espèces néritiques, ce qui a déjà été noté pour d'autres planctontes, Thaliacés [GODEAUX, 1974] et Copépodes Calanoida [de ALMEIDA PRADO-POR, 1983], par exemple.

Sept espèces à répartition méridionale

– *S. ferox*, très abondante au sud (775 spécimens dans les 3 pêches de la station 9), voit ses effectifs diminuer considérablement vers le nord (3 spécimens dans 9 pêches sur les stations 2 et 3). On notera que cette espèce est représentée par 9 jeunes spécimens dans 2 récoltes seulement en face d'Aqaba. Or, toutes ses mentions antérieures en mer Rouge indiquent qu'elle y a une répartition méridionale ; il faut donc admettre, soit l'existence d'une petite population pérenne dans le golfe d'Aqaba, mais alors on aurait dû l'y trouver dans davantage de pêches, soit plus probablement un transport exceptionnel par le courant superficiel en provenance de la mer Rouge.

– *S. neglecta*, abondante dans tous les prélèvements des stations 9 à 3, est absente sur la station 2 ; sa limite septentrionale est nette puisque 159 spé-

cimens figurent encore sur la station 3. Ses mentions plus au nord [RITTER-ZAHONY, 1909; BURFIELD, 1927] demandent à être vérifiées, mais il s'agit très vraisemblablement d'une confusion avec l'espèce proche *S. regularis*, présente dans tous les inventaires récents et d'où précisément est absente *S. neglecta* [FURNESTIN, 1958; DUCRET, 1973; CASANOVA, 1988].

- *S. bedoti* (Fig. 1C) ne remonte que jusqu'à la station 4 (11 spécimens); l'augmentation quantitative est nette quand on descend vers le sud; station 6 (479 spécimens), 7 (800), 8 (1 552) et 9 (9 565 dans les seules pêches 100-0 et 0 m). Elle était jusque là tenue pour rare en mer Rouge [FURNESTIN et BALANÇA, 1968].

- *S. bedfordii* est localisée sur les stations 7, 8 et 9 (276 spécimens). C'est sa première mention dans cette mer.

- *S. pulchra* est présente sur les 4 stations méridionales, mais en petit nombre (8 spécimens); elle a été signalée par 22°N [DUCRET, 1973, 3 spécimens).

- *S. robusta* est présente sur les stations 9 à 3 (116 spécimens) et citée avec certitude par 22°N [DUCRET, 1973]; sa présence dans le golfe de Suez [RITTER-ZAHONY, 1909] est douteuse car elle peut avoir été confondue avec *S. galerita* dont elle est proche et qui y figure seule dans les récoltes de Ducret.

- *Pterosagitta draco* est présente sur les 4 stations les plus méridionales (46 spécimens) et sur la station 4 (1 spécimen). C'est sa première mention en mer Rouge, mais elle avait déjà été trouvée dans le détroit de Bab-el-Mandeb [GHIRARDELLI, 1947; NAIR & RAO, 1973].

Si les trois dernières espèces semblent sporadiques en mer Rouge, les autres forment des peuplements permanents car on y observe tous les stades de développement.

Deux espèces n'ont pu être rattachées à l'un des groupes ci-dessus, en raison de leur rareté dans ces récoltes et du peu d'informations à leur sujet dans la littérature :

- *Krohnitta subtilis*, déjà signalée dans les golfes de Suez et d'Aqaba, est présente sur la station 7 (1 spécimen).

- *S. erythraea*, rencontrée à 2 exemplaires seulement (station 3, subsurface, et golfe d'Aqaba), ne figure pas dans quelques récoltes étudiées dans le golfe d'Aden (observations non publiées). Il s'agit donc vraisemblablement d'une espèce rare vivant près des côtes dans le nord de cette mer.

Jusqu'à présent, 14 espèces étaient connues avec certitude en mer Rouge; toutes figurent dans ce matériel qui comprend en outre, *P. draco*, *S. bedfordii* et *S. erythraea*, ce qui porte leur nombre à 17. Certaines mentions sont erronées ou à vérifier: *S. serratodentata* a été confondue avec *S. pacifica*, *S. hispida* avec *S. ferox*, *S. neodecipiens* avec *S. sibogae* et *S. bipunctata* a été tantôt identifiée à partir de spécimens en mauvais état [GHIRARDELLI, 1947], tantôt confondue avec *S. sibogae* [NAIR & RAO, 1973].

Par comparaison avec le golfe d'Aden voisin, manquent à cet inventaire: *S. lucida* et *S. adenensis*, récemment décrites [CASANOVA, 1985b], *S. lyra* et une sous-espèce de *S. maxima*.

Il y a une barrière faunistique entre 17° et 19°N (Fig. 1C):

- pour les espèces abondantes dans les trois-quarts septentrionaux de la mer Rouge, qui voient leurs effectifs s'effondrer vers le sud;

– pour celles à répartition méridionale qui ne dépassent qu'occasionnellement ces latitudes (plusieurs Copépodes dominants dans le plancton du sud disparaissent aussi vers 16°N, selon BECKMANN, [1984]).

Or, l'examen des caractéristiques hydrologiques de la mer Rouge en janvier [MAILLARD, 1971], donc à la même époque que les prélèvements de la *Thalassa*, révèle que les eaux superficielles de l'océan Indien qui pénètrent en mer Rouge avec une salinité de 36 voient celle-ci augmenter régulièrement, pour atteindre 38 vers 18°N et dépasser 42 dans le golfe de Suez. On peut donc dire que c'est ce courant océanique qui transporte en mer Rouge les trois espèces méridionales sporadiques, favorise le maintien et le développement des autres espèces méridionales et, au contraire, freine celui des espèces septentrionales.

COMPARAISON AVEC LES MERS ADJACENTES

En dépit d'une moins bonne connaissance des peuplements planctoniques de mer Rouge vis-à-vis de ceux de la Méditerranée, on relève de nombreuses similitudes dans la distribution du plancton de ces deux mers. Toutes deux sont des mers semi-fermées, en relation avec l'océan Indien pour l'une et l'océan Atlantique pour l'autre par des détroits peu profonds, et bordées, au moins par endroits, de régions arides occasionnant une évaporation intense qui provoque un fort déficit hydrologique, comblé par l'entrée d'eau océanique superficielle.

Cette similarité du régime hydrologique conduit, comme on pouvait s'y attendre, à des analogies dans la répartition biogéographique des organismes, et notamment des Chaetognathes tenus pour d'excellents indicateurs des masses d'eau.

En Méditerranée, le courant atlantique pénètre en surface avec des salinités de l'ordre de 36; celles-ci augmentent rapidement sous l'influence des eaux méditerranéennes plus salées. Sur le trajet du courant, on peut repérer les espèces qu'il transporte [FURNESTIN, 1970], qui disparaissent plus ou moins vite au fur et à mesure que l'on s'éloigne de Gibraltar, en fonction d'exigences écologiques plus ou moins strictes. Ainsi, *Pterosagitta draco* a été plusieurs fois repérée en Méditerranée par de faibles salinités et jusqu'à la latitude de Naples, par des salinités avoisinant alors 38; de même, cette espèce qui vit aussi dans l'océan Indien pénètre en mer Rouge à la faveur du courant océanique superficiel jusqu'à 19°N où les salinités sont encore de l'ordre de 38. L'exemple des espèces halophiles du groupe *serratodentata* est également significatif: *S. serratodentata* en Méditerranée et *S. pacifica* en mer Rouge prospèrent dans les secteurs les plus salés ($S > 38$), l'une à l'est de l'axe corso-sarde et l'autre au nord de 17°N.

En poussant la comparaison, on trouve trois groupes d'espèces dans les deux mers: le premier comprend des espèces à vaste répartition ("ubiquistes"); le second réunit les espèces halophiles à répartition orientale en Méditerranée et septentrionale en mer Rouge; le dernier renferme les espèces océaniques à répartition atlantique dans l'une et à répartition méridionale

dans l'autre. Indicatrices dans les deux cas de la pénétration des eaux océaniques, les espèces de ce dernier groupe peuvent constituer des peuplements permanents là où l'influence océanique est maximale, ou bien leur présence résulte d'apports plus ou moins réguliers. Une seule espèce échappe à ce schéma en Méditerranée, *S. setosa*, relictive boréale, abonde dans tous les secteurs septentrionaux à caractère de mer boréale (salinités et températures basses): nord du bassin occidental et de l'Adriatique, mer Égée et mer Noire.

Mais la comparaison entre les deux mers n'est plus possible au niveau de la composition spécifique. Les peuplements de la Méditerranée et de la mer Rouge, d'origine atlantique pour l'un et indo-pacifique pour l'autre, sont très différents, comme cela a déjà été souligné pour de nombreux groupes zoologiques. Si quatre Chaetognathes leur sont communs (*S. enflata*, *S. hexaptera*, *P. draco* et *K. subtilis*), c'est qu'ils vivent aussi dans les deux océans adjacents. Par ailleurs, en dépit des migrations lessepsiennes récemment constatées, aucune des quatre espèces indo-pacifiques vivant dans le golfe de Suez (*S. regularis*, *S. pacifica*, *S. tropica* et *S. galerita*) n'a jusqu'à présent été signalée en Méditerranée orientale, à moins qu'il faille peut-être attribuer à l'une d'elles le spécimen de *S. neglecta* mentionné au large des côtes égyptiennes [GUERGUESS & HALIM, 1973] puisque, on l'a vu, celle-ci n'est connue avec certitude que de la moitié méridionale de la mer Rouge.

On retrouve une indéniable similitude entre les deux mers lorsqu'on considère leurs faunes profondes, nettement appauvries par rapport aux océans voisins. Les températures élevées régnant en profondeur en sont vraisemblablement la cause. En mer Rouge, où elles atteignent 22°C, selon WISNER [1980], la plus grande partie de la nourriture disponible (détritus) est décomposée avant d'atteindre le fond; par ailleurs, le taux d'oxygène y est anormalement faible. Or, à de telles températures, le métabolisme des êtres vivants est intense et leurs besoins en nourriture importants. Cela explique peut-être que seule *S. sibogae* y vive en profondeur. En méditerranée, où ces températures sont moins élevées (13°), on trouve quatre espèces dont *S. lyra*, qui vit pourtant dans le golfe d'Aden où elle remonte au moins jusqu'à 200 m (observations non publiées) et pourrait donc aussi pénétrer en mer Rouge.

Certes, les faibles profondeurs des seuils de Gibraltar (300 m) et de Hanish (100 m) peuvent constituer un obstacle infranchissable pour certaines espèces exclusivement bathypélagiques (Chaetognathes du genre *Eukrohnia*, par exemple), mais j'ai pu montrer [1977], en ce qui concerne la Méditerranée, que nombre d'espèces profondes pouvaient y pénétrer à un moment ou à un autre de leur vie (stade juvénile, ascension nocturne, etc...) et que le seul obstacle infranchissable restait finalement la barrière hydrologique. Le cas de *S. planctonis* est particulièrement démonstratif. Ce Chaetognathe est méso-bathyplanctonique en baie de Cadix, mais quelques spécimens, jeunes pour la plupart, peuvent être pris dans le courant atlantique lors de leurs migrations nycthémerales. En Méditerranée, où ils restent inféodés à la veine d'eau atlantique superficielle (0-300 m), ils ne peuvent retrouver leur niveau bathymétrique normal et disparaissent rapidement [FURNESTIN, 1970].

CONCLUSION

On a depuis longtemps montré la non-adaptation de certaines espèces au milieu sélectif de ces mers semi-fermées. RUUD [1936] l'indiquait déjà pour l'Euphausiacé *Thysanoessa gregaria* en Méditerranée et STUBBINGS [1938] reliait la présence de nombreuses coquilles de Pteropodes sur le fond, dans le sud de la mer Rouge, à leur mort après leur incursion dans les eaux érythréennes; récemment, enfin, BECKMANN [1984] décrivait des dégénérescences léthales chez les spécimens du Copépode *Eucalanus crassus* s'éloignant du détroit de Bab-el-Mandeb.

Si les espèces océaniques transportées en Méditerranée et en mer Rouge disparaissent plus ou moins rapidement au fur et à mesure qu'elles s'éloignent de l'océan en fonction d'exigences écologiques plus ou moins strictes, on retenait quand même l'idée que le stock des espèces adaptées à ces mers pouvait s'enrichir en permanence par l'apport de populations océaniques. Or, des variations morphologiques entre populations atlantiques et méditerranéennes ont été mises en évidence chez certains Thécosomes [RAMPAL, 1975] et Crustacés Décapodes [CASANOVA, 1977] et je n'ai jamais observé de spécimens à caractères intermédiaires dans les parages de Gibraltar où les populations de ces Crustacés sont en contact; elles semblent donc se comporter, les unes vis-à-vis des autres, comme des espèces différentes. Il en va de même entre les populations indiennes et érythréennes d'espèces communes aux deux secteurs: c'est le cas du Chaetognathe *S. sibogae* dont, on l'a vu, la population de mer Rouge diffère de celle du golfe d'Aden par une croissance importante des yeux au moment de la maturité sexuelle, différence qui n'existerait pas si les populations de part et d'autre du détroit se croisaient. La répartition quantitative du Copépode *Haloptilus longicornis* [BECKMANN, 1984] sur une radiale de stations entre le golfe d'Aden et le milieu de la mer Rouge me paraît aller dans le même sens, comme l'indiquent les données quantitatives suivantes:

Golfe d'Aden	Seuil de Hanish	16°	19°	21°N
428 spécimens	10	41	419	611

Il s'agit donc d'une espèce à répartition "septentrionale" en mer Rouge, et, manifestement, les spécimens de cette mer comme ceux du golfe d'Aden évitent le détroit de Bab-el-Mandeb. Cette modalité de distribution rappelle celles de *Sagitta hexaptera* et *S. pacifica*, abondantes dans le nord et le centre de la mer Rouge, rares dans le sud et cependant, selon FURNESTIN et CODACCIONI [1968], bien représentées dans le golfe d'Aden.

Les échanges faunistiques entre l'océan Indien et la mer Rouge, comme entre l'Atlantique et la Méditerranée, participent donc à l'enrichissement momentané des secteurs proches du détroit; mais leurs effets ne sont pas durables puisqu'il ne se produit ni installation d'espèces allochtones, ni croisements entre les populations d'une même espèce séparées par le détroit, au moins pour celles de mer ouverte.

REMERCIEMENTS

J'adresse mes remerciements au Pr F. D. POR (Hebrew University, Jérusalem) et au Dr G. SEGUIN (Université de Nice) qui m'ont procuré le matériel du golfe d'Aqaba: récoltes effectuées dans le cadre du D.C.P.E. (Data Collecting Program in the Gulf of Elat) et matériel jordanien, respectivement.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALMEIDA PRADO-POR M.S. de, 1983. - The diversity and dynamics of Calanoida (Copepoda) in the Northern Gulf of Elat (Aqaba). - *Oceanologica Acta*, **6**, 2: 139-145, 24 fig.
- BECKMANN W., 1984. - Mesozooplankton distribution on a transect from the Gulf of Aden to the central Red Sea during the winter monsoon. - *Oceanologica Acta*, **7**, 1: 87-102, 3 fig.
- BURFIELD S.T., 1927. - Cambridge Expedition to the Suez Canal, 1924. Report on the Chaetognatha. - *Transactions of the Zoological Society of London*, **22**, 3: 355-357.
- CASANOVA J.P., 1977. - La faune pélagique profonde (zooplancton et micro-necton) de la province atlanto-méditerranéenne. Aspects taxonomique, biologique et zoogéographique. - Thèse de Doctorat d'État, Université de Provence, Marseille, 455 p., 91 fig.
- CASANOVA J.P., 1985a. - Les Chaetognathes de la mer Rouge. Remarques morphologiques et biogéographiques. Description de *Sagitta erythraea* sp.n. - *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **29**, 9: 269-274, 1 fig.
- CASANOVA J.P., 1985b. - *Sagitta lucida* et *Sagitta adenensis*, Chaetognathes mésoplanctoniques nouveaux du nord-ouest de l'océan Indien. - *Revue des Travaux de l'Institut scientifique et technique des Pêches maritimes*, **47**, 1 et 2: 25-35, 5 fig., 1983 (1985).
- CASANOVA J.P., 1986. - Similarity of plankton distribution patterns in two nearly land-locked seas, the Mediterranean and the Red sea. - Pelagic Biogeography, Proceedings of an international Conference, the Netherlands, 29 May - 6 June 1985, *UNESCO technical papers in marine Science*, **49**: 42-46, 1 fig.
- CASANOVA J.P., 1988. - Les Chaetognathes du golfe d'Aqaba. - Table ronde "Étude comparative du Bassin Levantin, du canal de Suez et de la mer Rouge". *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **31**, 2, X-II 10: 303, 1 fig.
- DALLOT S., 1971. - Les Chaetognathes de Nosy Bé: description de *Sagitta galerita* sp. n. - *Bulletin Zoologisch Museum Universiteit van Amsterdam*, **2**, 3: 13-18, 6 fig, 1 tabl.
- DUCRET F., 1973. - Contribution à l'étude des Chaetognathes de la mer Rouge. - *Beaufortia*, **20**, 268: 135-153, 5 fig.

- ECHELMAN T. & FISHELSON L., 1988. – The seasonal surface zooplankton dynamics near Eilat, gulf of Aqaba, Red sea. – *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **31**, 2, X-II 12: 304.
- FOWLER G.H., 1906. – The Chaetognatha of the "Siboga" expedition, with a discussion of the synonymy and distribution of the group. – *Siboga Expedition*, **21**, 86 p., 6 fig, 3 pl.
- FURNESTIN M.-L., 1958. – Quelques échantillons de zooplancton du golfe d'Eylath (Aqaba). – *Bulletin of the Sea Fisheries Research Station of Haifa*, **16**: 6-14, 2 fig.
- FURNESTIN M.-L., 1970. – Chaetognathes des campagnes du "Thor" (1908-11) en Méditerranée et en mer Noire. – *Dana Report*, **79**, 51 p., 28 fig.
- FURNESTIN M.-L. & BALANÇA J., 1968. – Chaetognathes de la mer Rouge (Archipel Dahlac). – *Bulletin of the Sea Fisheries Research Station of Haifa*, **52**: 3-20, 14 fig.
- FURNESTIN M.-L. & CODACCIONI J.-C., 1968. – Chaetognathes du nord-ouest de l'océan Indien (golfe d'Aden, mer d'Arabie, golfe d'Oman, golfe Persique). – *Cahiers O.R.S.T.O.M., série Océanographie*, **6**, 1: 143-171, 23 fig.
- GHIRARDELLI E., 1947. – Chetognati raccolti nel Mar Rosso et nell' Oceano Indiano dalle nave "Cherso". – *Bolletino di Pesca, Piscicoltura et Idrobiologia*, **2**, 2, 20 p., 9 fig.
- GODEAUX J., 1974. – Thaliacés récoltés au large des côtes égyptiennes de la Méditerranée et de la mer Rouge (*Tunicata, Thaliacea*). – *Beaufortia*, **22**, 291: 83-103, 5 fig.
- GUERGUESS S.K. & HALIM Y., 1973. – Chaetognathes du plancton d'Alexandrie. II. Un specimen mûr de *Sagitta neglecta* Aida en Méditerranée. – *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **21**, 8: 497-498, 2 fig.
- HALIM Y., 1969. – Plankton of the Red sea. – in: *Oceanography Marine Biology Ann. Rev.*, ed. H. BARNES, **7**: 231-275, 5 fig.
- MAILLARD C., 1971. – Étude hydrologique et dynamique de la mer Rouge en hiver. – *Annales de l'Institut océanographique*, **48**, 2: 113-140, 18 fig.
- NAIR V.R. & RAO T.S.S., 1973. – Chaetognaths of the Arabian sea. – in: *Ecological Studies Analysis and Synthesis*, ed. Zeitzschel, **3**: 293-317, 15 fig.
- RITTER-ZAHONY R. von, 1909. – Chätognathen. – in: *Zoologische Ergebnisse Expedition S.M.S. "Pola" in das Rote Meer, 1895-1898. Denkschriften Akademie der Wissenschaften, Wien*, **84**: 43-54.
- RAMPAL J., 1975. – Les Thécosomes (Mollusques pélagiques). Systématique et évolution. Écologie et biogéographie méditerranéennes. – Thèse de Doctorat d'État, Université de Provence, Marseille, 485 p., 99 fig.
- RUUD J.T., 1936. – Euphausiacea. – *Report on the Danish Oceanographical Expedition 1908-1910 to the Mediterranean and adjacent Seas*, **11**, 6, 86 p., 22 fig.
- SCHILP H., 1941. – The Chaetognatha of the Snellius Expedition. – in: *Biological results of the Snellius Expedition. Temminckia*, **6**, 99 p., 52 fig.

- STUBBINGS H.G., 1938. - *Pteropoda*. - *The John Murray Expedition 1933-34, scientific Reports*, **5**, 2: 15-33, 2 fig.
- TOKIOKA T., 1940. - A small collection of Chaetognaths from the coast of New South Wales. - *Records of the Australian Museum*, **20**, 6: 367-379, 10 fig.
- TOKIOKA T., 1942. - Systematic studies of the plankton organisms occurring in Iwayama Bay, Palao. III. - Chaetognaths from the Bay and adjacent waters. - *Palao Tropical Biological Station Studies*, **2**, 3: 527-548, 11 fig.
- WISHNER K.F., 1980. - The biomass of deep-sea benthopelagic plankton. - *Deep-Sea Research*, **27 A**: 203-216, 5 fig.

Les Thécosomes de la mer Rouge

par

JEANNINE RAMPAL

*Laboratoire de Biologie Animale (Plancton),
Université de Provence,
13331 Marseille Cedex 3 (France)*

RÉSUMÉ

Deux tiers environ des mollusques gastéropodes Thécosomes de l'océan Indien pénètrent en mer Rouge. 17 espèces se trouvent dans sa partie méridionale, 10 de celles-ci s'introduisent dans le golfe d'Aqaba qui abrite aussi 2 espèces absentes du reste de la mer Rouge. Au nord de cette dernière, il ne reste plus que 8 sur les 17 espèces du sud, et dans le golfe de Suez seulement 4.

Thecosomata from the Red Sea

ABSTRACT

Part of the thecosomata originate from the Indian Ocean can be found in the Red Sea, where the number of species decreases from the south to the north.

INTRODUCTION

Nous avons successivement exploré la mer Rouge septentrionale [CASANOVA *et al.*, 1973], la mer Rouge méridionale [RAMPAL, 1985] et, récemment, le golfe d'Aqaba (27 prélèvements de surface près des côtes Jordaniennes en février 1980; 10 prélèvements entre 1200 et 0 m dans la partie méridionale en 1976-1977).

Vingt espèces ont été recensées en mer Rouge (tableau). Si l'on excepte le cas des "ubiquistes", prédominants sur l'ensemble du bassin, les Thécosomes ont une répartition hétérogène relativement et quantitativement: gradient décroissant de la variété spécifique et de la production du sud vers le nord du bassin.

MER ROUGE MÉRIDIONALE

Le peuplement, très varié (17 espèces, tableau) comprend des autochtones et des migrants. Le recrutement de ces derniers traduit l'influence du courant indien qui est très important notamment pendant la mousson hivernale: *Creseis chierchiae* et *Limacina bulimoides*, hôtes fréquents du golfe d'Aden sont rares en mer Rouge et limités au voisinage du détroit de Bab el Mandeb. L'influence du courant se traduit aussi par un phénomène d'eutrophisation qui favorise l'augmentation de la biomasse des autochtones. Ainsi *Creseis acicula*, *Limacina inflata* et *L. trochiformis* qui peuplent tout le secteur sud et représentent près de 90% du peuplement, montrent des pics d'abondance dans la zone du vestibule érythréen [RAMPAL, 1985]. Un 4ème Thécosome ubiquiste, *Clio convexa*, est assez bien représenté mais il semble éviter la partie la plus méridionale et surtout la zone nérétique du détroit. *Creseis virgula* a sensiblement la même répartition que ce dernier. *Cymbulia sibogae*, *Desmopterus papilio* et *Hyalocylis striata* sont des hôtes fréquents de la mer Rouge méridionale mais ils sont moins abondants que les précédents et plutôt localisés au sud de 17° N. Les autres Thécosomes recensés sont parfois fréquents mais généralement peu abondants.

MER ROUGE SEPTENTRIONALE

On ne dénombre que 9 espèces de Thécosomes (tableau). Quatre espèces sont majoritaires: *Limacina inflata*, *Diacria quadridentata*, *Creseis acicula* et *C. virgula* [CASANOVA *et al.*, 1973]; elles représentent plus de 90% des effectifs. *Clio convexa* et surtout *Limacina trochiformis* sont beaucoup plus rares qu'en mer Rouge méridionale. L'espèce caractéristique, *Diacria quadridentata*, se rencontre dans toute la mer Rouge mais ses plus forts pourcentages se situent au nord de 19°N.

TABLEAU

Présence des Thécosomes dans les différents secteurs de la mer Rouge.
Mentions personnelles (×), mentions des auteurs (●)

Espèces/Secteurs	golfe de Suez	golfe d'Aqaba	mer Rouge septent.	mer Rouge mérid.
<i>Limacina inflata</i>	×	×	×	×
<i>trochiformis</i>		×	×	×
<i>bulimoides</i>				×
<i>Creseis conica</i> (1)	×		×	×
<i>virgula</i> (2)		×	×	×
<i>acicula</i>		×	×	×
<i>chierchiae</i>				×
<i>Styliola subula</i>			×	
<i>Hyalocylis striata</i>				×
<i>Clio convexa</i> (3)		×	×	×
<i>Diacria trispinosa</i>				●
<i>quadridentata</i>	●	×	×	×
<i>Cavolina gibbosa</i>		×		
<i>globulosa</i>			×	×
<i>longirostris</i>	●	●		×
<i>uncinata</i>		×		×
<i>Peraclis bispinosa</i>				×
<i>reticulata</i>		●		
<i>Cymbulia sibogae</i>				×
<i>Desmopterus papilio</i>				×

(1) = *C. virgula conica*; (2) = *C.v. virgula*; (3) = *Clio pyramidata convexa*.

GOLFE D'AQABA

On a dénombré 10 espèces (tableau). Les Thécosomes dominants sont *Limacina inflata*, *L. trochiformis*, *Creseis acicula* et *Diacria quadridentata*. *Clio convexa* est assez fréquent; dans nos prélèvements il est représenté par de nombreux jeunes. Le golfe, relativement profond, semble favorable au développement de cette espèce à tendance bathypélagique. Par la fréquence de *Diacria quadridentata*, le golfe d'Aqaba montre des affinités avec la mer Rouge septentrionale. Il en diffère cependant par l'abondance de *Limacina trochiformis*, espèce très abondante aussi en mer Rouge méridionale. Par ailleurs, le golfe semble abriter des *Diacria quadridentata* phénotypiquement différents des représentants de la mer Rouge méridionale (ces derniers sont identiques à ceux du golfe d'Aden) et un éventuel isolat géographique de *Cavolina gibbosa gibbosa* [RAMPAL, 1975]. Le golfe d'Aqaba représente donc une entité dans l'environnement érythréen et pourrait favoriser les isolats géographiques.

GOLFE DE SUEZ

4 espèces ont été recensées : *Limacina inflata*, *Creseis conica*, *Diacria quadridentata* et *Cavolina longirostris* alors que nous n'avons pas récolté de Thécosomes dans le canal de Suez.

DISCUSSION

On peut donc distinguer plusieurs types de répartitions :

- des espèces "ubiquistes" très abondantes sur l'ensemble de la mer Rouge : *Limacina inflata* et *Creseis acicula*.
- des espèces à large répartition hétérogène : *Clio convexa* et *Creseis virgula* ; elles évitent les zones plus méridionales et se raréfient vers le nord.
- une espèce à répartition septentrionale préférentielle : *Diacria quadridentata*.
- des espèces à répartition méridionale préférentielle : *Cymbulia sibogae*, *Desmopterus papilio*, *Hyalocyclis striata* et *Limacina trochiformis*. Mais cette dernière est aussi très fréquente dans le golfe d'Aqaba.

Les autres Thécosomes sont peu abondants ou peu fréquents et souvent localisés dans la partie la plus méridionale de la mer Rouge.

Certains, fréquents dans le golfe d'Aden, sont limités au voisinage du détroit de Bab el Mandeb : nous citerons notamment *Creseis chierchiae* et *Limacina bulimoides* qui ont valeur de migrants et témoignent des échanges permanents entre ces 2 aires marines.

La faune érythréenne des Thécosomes est typiquement tropicale. Les espèces polytypiques y sont représentées par les formes indiennes mais elles peuvent acquérir certaines caractéristiques phénotypiques propres à la mer Rouge. Cette mer est un appendice indien faunistiquement appauvri puisqu'un tiers environ des Thécosomes de l'océan ne figure pas dans les inventaires de cette mer. Parmi les manquants, on note un certain pourcentage d'espèces bathypélagiques.

Nous dirons enfin que cette faune est différente de celle de la Méditerranée, tant au point de vue des inventaires que des phénotypes et qu'aucun migrant n'a encore été observé dans le canal de Suez [RAMPAL, 1975].

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALMOGI-LABIN A., 1984 - Population dynamics of planktonic Foraminifera and Pteropods. Gulf of Aqaba, Red Sea. - *Paleontology*, Proc. B, **87** (4): 481-510.
- BECKMANN W., 1984. - Mesoplankton distribution on a transect from the gulf of Aden to the central Red Sea during the winter monsoon. - *Oceanol. Acta*, **7**: 87-112.

- CASANOVA B., DUCRET F. & RAMPAL J., 1973. – Zooplancton de Méditerranée orientale et de mer Rouge (chaetognathes, euphausiacés, ptéropodes). – *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **21** (8): 515-519.
- CHEN C., 1969. – Hot brines and recent heavy metal deposits in the Red Sea. – *in*: Geochemical and Geophysical account, DEGENS and EOSS ed. (Springer Verlag N.Y. Inc): 313-316.
- HALIM Y., 1969. – Plankton of the Red Sea. – *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.*, **7**: 231-275.
- KLAUSEWITZ W., 1969. – Remarks on the zoographical situation of the Mediterranean and the Red Sea. – *Ann. Mus. civ. nat. Genova*, **77**: 323-328.
- RAMPAL J., 1975. – Les Thécosomes (Mollusques pélagiques). Systématique et Évolution, Écologie et Biogéographie méditerranéennes. – Thèse Doct. État, Univ. Provence, Marseille, 485 p.
- RAMPAL J., 1985. – Distribution des Mollusques thécosomes en mer Rouge méridionale. – *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **29** (9): 265-267.
- RICHTER G., 1979. – Die thecosomen Pteropoden der "Meteor" Expedition in den Indischen Ocean 1964/65. – *"Meteor" Forsch. -Ergebnisse*, **D 29**: 1-29.
- SAKTHIVEL M., 1976. – Geographical and seasonal distribution of Euthecosomata (Pteropoda, Gastropoda) in the Indian Ocean. – *"Meteor" Forsch. -Ergebnisse*, **D 23**: 1-22.
- WEIKERT H., 1982. – The vertical distribution of zooplankton in relation to habitat zones in the area of the Atlantis II Deep, central Red Sea. – *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **8**: 129-143.

DISCUSSION

J. Godeaux: Quelles seraient les espèces potentielles pouvant indiquer un passage éventuel de la mer Rouge vers la mer Méditerranée ?

R.: Actuellement on n'a observé aucun passage entre mer Rouge et Méditerranée. Les espèces abondantes dans le nord de la mer Rouge pourraient en principe franchir le canal.

S. Bonotto: La population des Thécosomes est-elle influencée par la matière organique des décharges urbaines dans le golfe d'Aqaba ?

R.: Je n'ai pas travaillé dans ce sens et ne puis donc répondre à cette question.

F. Ebersholdt: On sait depuis longtemps que le golfe d'Aqaba est un espace fermé par le seuil assez élevé du détroit de Tiran, avec une circulation d'eau propre. Celle-ci permet la croissance de certains coraux qui normalement ne vivent pas à cette latitude. Vos observations concernant des espèces typiques de systèmes fermés sont donc tout à fait naturelles.

A diel cycle of vertical distribution of the Calanoidea (Crustacea: Copepoda) in the Northern Gulf of Aqaba (Elat).

by

M.S. ALMEIDA PRADO-POR

*Department of Zoology, the Hebrew University of Jerusalem,
91904 Jerusalem, Israel*

ABSTRACT

A 24 h sampling program was carried-out at Elat (Gulf of Aqaba, Red Sea) in June 1983, to study vertical distribution of the Copepoda Calanoidea. Indications for nocturnal, twilight and reverse migrational patterns were found among the 20 species analyzed. Epiplanktonic species appeared to have weaker, but diversified migrational behaviour, while interzonal species appeared to perform large-scale nocturnal migration.

Distribution verticale des copépodes calanoïdes au cours d'un cycle de 24 heures, dans la partie nord du golfe d'Aqaba (Elat)

RÉSUMÉ

La distribution verticale des Calanoidea (Copepoda) a été étudiée durant un cycle de 24 heures en Juin 1983 à une station proche d'Elat (golfe d'Aqaba). Les 20 espèces analysées présentent des comportements migra-

toires variés: nocturne, crépusculaire ou diurne. Les espèces épipélagiques paraissent opérer des migrations plus limitées, mais aussi plus variées, tandis que les espèces interzonales parcourent de grandes distances durant leur migration nocturne.

INTRODUCTION

The first data on vertical migration of calanoid copepods in the Gulf of Elat have been presented by ALMEIDA PRADO POR [1983], based on comparison between day and night plankton samples of the Data Collecting Program of Elat (DCPE) [REISS, 1979; SCHMIDT, 1973] dealt with vertical distribution of zooplankton taxa in the Gulf, without reaching the species level. WEIKERT [1982], BECKMANN [1984] and BOTTGER-SCHNACK [1988] studied the vertical distribution of the copepods in the open Red Sea. These authors provided some data which are useful in comparing the vertical distribution of the copepods in the Gulf of Aqaba and in the open Red Sea.

The peculiar topography and hydrography of the Gulf of Aqaba [KLINKER *et al.*, 1976], make this environment particularly well suited for the study of vertical migration. In fact, the waters of this very narrow gulf are very deep (over 600 m near Elat, our study area) and the water column has a nearly homogeneous salinity (around 41 ppm) and temperature (around 21°C and a fluctuation of only 3-4°C). Oxygen is abundant in the deep waters and there is no oxygen minimum layer as in the open Red Sea. Seasonal changes in the environmental parameters are slight.

This paper presents the results of a continuous 24 h study of the diel vertical distribution of the Calanoidea, at one station near Elat, with some preliminary conclusions about the migrational patterns. Since there has been no repetition of another diel cycle, especially in another period of the year, these conclusions have to be considered as preliminary.

MATERIALS AND METHODS

The sampling was carried-out at station A in the Northern Gulf of Aqaba, near the port of Elat (29°30' N; 34°37' E) [REISS, 1979] on 8 and 9 of June 1983.

The samples were collected with a Villefranche-type closing net with a 58 cm opening and a mesh size of 200 microns. Stratified vertical tows were made in the upper 300 m as follows: 300-200 m; 200-100 m; 100-50 m; 50-0 m. Seven series of samples were taken at the following times: 18 00, 24 00, 02 00, 05 00, 10 00, 12 00, 14 00 h. Sunset on June 8 was at 17 50 h and sunrise on June 9 was at 05 00 h. Duration of a complete profile was of about 1 hour. Retrieval speed was of about 2-3 minutes for a column of 100 m. The filtrated volume was calculated as a function of the net opening and the length of the column sampled.

Adults and copepodite V stages of the calanoid species were identified and counted. The densities were calculated for 10 cubic meters in the more abundant species and for 100 cubic meters in the less abundant species.

The samples are deposited at the Aquatic Invertebrates Collection of the Hebrew University in Jerusalem.

TABLE 1
List of the Calanoidea species found in the present material

1. *Calanus minor* Claus, 1863
2. *Calanus lighti* Bowman, 1955
3. *Undinula vulgaris* (Dana, 1849)
4. *Rhincalanus nasutus* Giesbrecht, 1888
5. *Eucalanus* sp. (juv.)
6. *Paracalanus indicus* Giesbrecht, 1888
7. *Paracalanus aculeatus* Giesbrecht, 1888
8. *Acrocalanus gracilis* Giesbrecht, 1888
9. *Mecynocera clausi* Thompson, 1888
10. *Calocalanus pavo* (Dana, 1849)
11. *Calocalanus pavoninus* Farran, 1934
12. *Calocalanus styliremis* Giesbrecht, 1888
13. *Ctenocalanus campaneri* Almeida Prado-Por 1982
14. *Ctenocalanus tageae* Almeida Prado-Por, 1982
15. *Clausocalanus farrani* Sewell, 1927
16. *Clausocalanus furcatus* Brady, 1883
17. *Euchaeta concinna* Dana, 1849
18. *Scolecithricella auropecten* Giesbrecht, 1892
19. *Macandrewella chelipes* Giesbrecht, 1896
20. *Temora stylifera* Dana, 1852
21. *Temora turbinata* (Dana, 1849)
22. *Temoropia mayumbaensis* T. Scott, 1894
23. *Pleuromamma indica* Wolfenden, 1905
24. *Centropages elongatus* Giesbrecht, 1896
25. *Lucicutia flavicornis* Claus, 1863
26. *Haloptilus ornatus* Giesbrecht, 1892
27. *Candacia curta* Dana, 1849
28. *Acartia negligens* Dana, 1849

RESULTS

The diversity of calanoid species at Elat in the northern Gulf of Elat as well as the population densities are low. A total of 28 species were recorded during this collecting program (Table 1). The depth distribution of the specimens and the numbers of species at different depths and hours are

presented in Table 2. The maximum number of species per sample was 17, with a fairly consistent decrease from surface to greater depths. Maximum densities in the upper 100 m water column were found at 05 00 h (325 specimens per m³) and minimal densities were found at 02 00 h (12 specimens per m³).

TABLE 2
Number of specimens per 1 cubic meter.
Number of species per tow is indicated in parentheses.

Time (h)	18 00	24 00	02 00	05 00	10 00	12 00	14 00
Depth (m)							
50-0	291(17)	209(15)	76(14)	325(16)	57(14)	147(16)	45(16)
100-50	267(18)	146(23)	12(16)	233(13)	121(12)	113(14)	21(15)
200-100	12(10)	13(14)	92(11)	5(7)	10(14)	lost	6(12)
300-200	12(13)	8(8)	1(10)	8(10)	2(8)	3(8)	7(6)

The bulk of the specimens collected belonged to two species, *Ctenocalanus tageae* and *Clausocalanus farrani*. Other abundant species were: *Calanus minor*, *Mecynocera clausi*, *Acrocalanus gracilis*, *Calocalanus pavo*, *C. styliremis*, *Paracalanus indicus*, *Ctenocalanus campaneri*, *Euchaeta concinna*, *Pleuromamma indica*, *Lucicutia flavicornis* and *Acartia negligens*. The remaining species occurred in low numbers.

Three of the species are new records for the Gulf of Aqaba: *Paracalanus aculeatus*, *Macandrewella chelipes* [CAMPANER 1989] and *Temora turbinata*. The scarcity of Candaciidae in the present samples deserves mention: there was only one copepodite of *Candacia curta* at 100 m in the midnight sample. This species was very common in the extensive material from the Gulf, which has been analyzed earlier [ALMEIDA PRADO-POR, 1983].

CONCLUSIONS AND DISCUSSION

The diversity of the calanoid fauna in the Gulf of Elat decreases from South to North with increasing distance from the Indian Ocean [ALMEIDA PRADO-POR, 1983, 1985], in continuation of a trend which is found in the Red Sea. For example, *Eucalanus crassus* disappears in the Central Red Sea [BECKMAN, 1984]: in the Gulf of Aqaba only a few copepodites of an *Eucalanus* sp. were found.

The majority of the calanoid species exhibited distribution patterns indicative of diel vertical migratory behaviour. The analysis of the distribution pattern is based on 20 species out of the 28 found. For 14 of them, block-diagram are presented (Fig. 1 and Fig. 2).

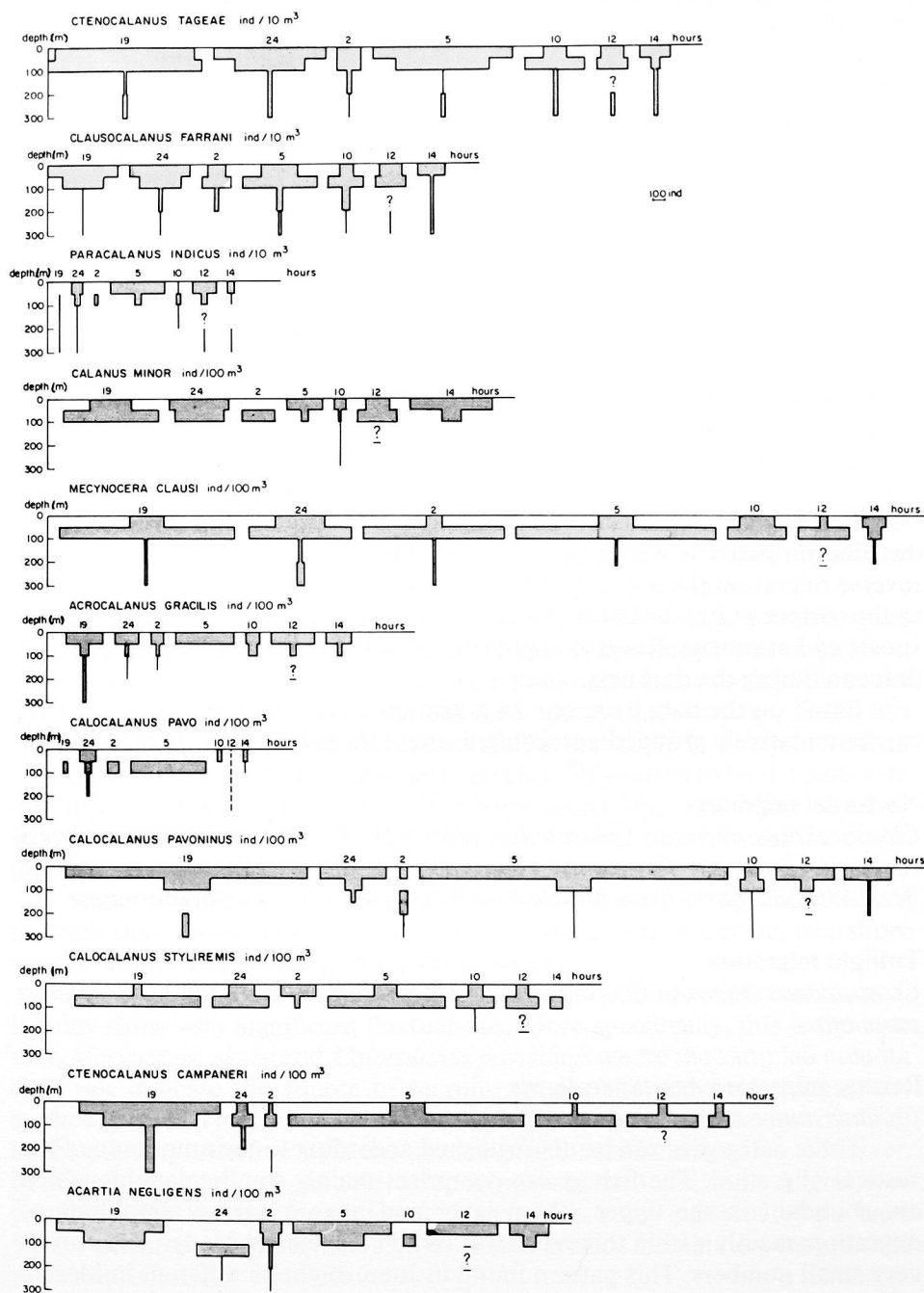


FIG. 1. - Diel vertical migration of epipelagic species of Calanoida at St. A, Northern Gulf of Aqaba, June 1983, in the upper 300 m column.

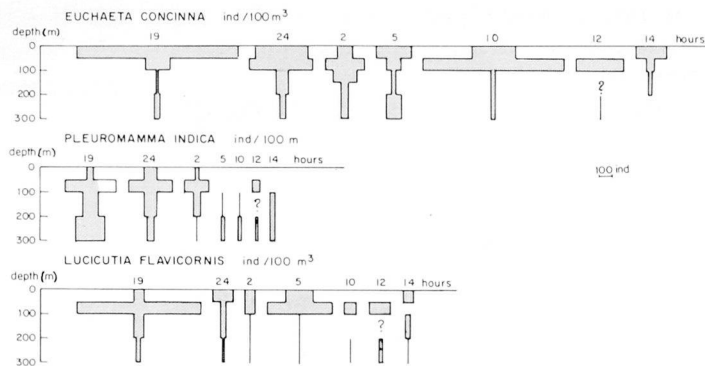


FIG. 2. – Diel vertical migration of the interzonal species of Calanoida at St. A, Northern Gulf of Aqaba, June 1983, in the upper 300 m column.

Three general patterns of migration are suggested by the vertical distribution patterns we found: nocturnal migration, twilight migration and reverse migration [FORWARD, 1988]. Nocturnal migrators exhibit one ascent to the surface at full darkness. Twilight migrators rise to the surface twice, at sunset and at sunrise. Reverse migrators appear at the surface at daylight and descend during the darkness.

Based on the data from our 24 h sampling, the calanoid species at Elat can be tentatively grouped according to these three migratory types:

Nocturnal migrators

Clausocalanus farrani, *Calocalanus pavo* (?), *C. styliremis* (?), *Euchaeta concinna*, *Lucicutia flavicornis*, *Pleuromamma indica*, *Rhincalanus nasutus*, *Scolecithricella auropecten*, *Macandrewella chelipes* and *Haloptilus ornatus*.

Twilight migrators

Ctenocalanus tageae, *C. campaneri*, *Mecynocera clausi* and *Calocalanus pavoninus*.

Reverse migrator: *Acartia negligens*

Calanus minor seemingly does not migrate.

Three categories can be distinguished according to the amplitude of the vertical migration. The first group comprises mainly small calanoids which are abundant in the upper 100 m layer and have a narrow amplitude of migration, mainly within this very layer. When they occur deeper, it is only in very small numbers. This pattern found in June, might be different in March, as suggested by the data in ALMEIDA PRADO POR [1985]. The group of shallow migrators comprises the following species: *Acrocalanus gracilis*, *Calocalanus pavo*, *C. pavoninus*, *C. styliremis*, *Paracalanus indicus*, *Clausocalanus farrani*, *Ctenocalanus tageae*, *C. campaneri* and *Acartia negligens*.

The other migrators are "interzonal migrators" in the sense of VINOGRADOV [1968]. Among them are meso-epi-interzonal migrators which ascend to the surface from 300 m or even deeper e.g.: *Euchaeta concinna*, *Pleuromamma indica* and *Lucicutia flavicornis*. The third group are the bathy-meso-interzonal migrators which rise from deep levels only to 300-200 m and are scarce at the very surface, e.g.: *Macandrewella chelipes*, *Scolecithricella auropecten*, *Rhincalanus nasutus* and *Haloptilus ornatus*. These four last species occurred in very low numbers.

Interzonal migration of *Pleuromamma indica*, *Euchaeta concinna* and of *Lucicutia flavicornis* was reported by WEIKERT [1982] from the open Red Sea.

The bulk of the calanoid species in the Gulf, is found in the uppermost 300 m. Below this depth, numbers of species and population density decrease rapidly. The highest concentrations are found in the uppermost 100 m, where the small herbivorous epiplanktonic species live.

In the Arabian Sea and in the Gulf of Bengal [STEPHEN, 1984], there is a vertical space-partitioning among the calanoid species: above the thermocline *Acrocalanus* sp., *Paracalanus* sp., *Undinula vulgaris* and *Euchaeta* spp. are dominant, whereas in the discontinuity layer *Eucalanus attenuatus*, *Scolecithricella ctenopus*, *Haloptilus longicornis* and *Lucicutia flavicornis* dominate.

The fact that the Gulf of Aqaba has no oxygen minimum layer and that the thermocline, if present, is extremely weak, enables the zooplankton organisms to freely migrate between the different depth zones.

It appears that the weak epiplanktonic migrators have a much more diversified migratory behaviour than that of the interzonal migrators. Small-scale epiplanktonic migrations were found also in the cyclopoids of the Gulf [Alexandra ZALKINA, unpublished data] and in the Red Sea [BOTTGGER-SCHNACK, 1988]. Our data indicate that there is a certain vertical space partitioning between congeneric species. This seems to be the case with the species of *Calocalanus* and of *Ctenocalanus* (Fig. 1). More detailed stratified sampling in the upper 100 m column will be necessary to check these patterns.

Some additional observations [ALMEIDA PRADO-POR, unpublished] indicate that *Clausocalanus furcatus* is more dominant in neritic, nearshore waters, whereas *C. farrani* is in off-shore waters.

The total numbers of specimens in the water column at different times of the day show very significant fluctuations. More specifically, this is the case with *Mecynocera clausi* and *Calocalanus pavoninus* where the sampled column does not indicate the source of recruitment for the concentrations at the surface (Fig. 1). Horizontal shifts in the plankton swarms in the narrow Gulf might possibly interfere with the picture of the vertical migration. Moreover, because of the very low numbers of specimens in the tows, some migrational patterns might have gone undetected, or worse, some patterns could have been simulated. Only further studies will therefore be able to support the present preliminary conclusions.

ACKNOWLEDGMENTS

This research was supported through a grant from the Israel Academy of Sciences and Humanities. The author was in 1983 on leave of absence from the Institute of Oceanography, University of Sao Paulo, Brazil. The help of Dr A. MILSTEIN in collecting and sorting, as well as of Dr F.D. POR in discussing the paper is acknowledged. Thanks are due to the late Dr Frederico CAMPANER of Sao Paulo, for the identification of *Macandrewella chelipes*.

REFERENCES

- ALMEIDA PRADO-POR M.S., 1983. - The Diversity and Dynamics of Calanoida (Copepoda) in the Northern Gulf of Elat (Aqaba). - *Oceanologica Acta* **6** (2): 139-145.
- ALMEIDA PRADO-POR M.S., 1985. - Distribution of Calanoida Copepoda along the Gulf of Elat (Aqaba). - *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **29** (9): 9.
- BECKMAN W., 1984. - Mesozooplankton on a transect from the Gulf of Aden to the Central Red Sea during the winter monsoon. - *Oceanologica Acta* **7** (1): 87-102.
- BOTTGER-SCHNACK R., 1988. - Observations on the taxonomic composition and vertical distribution of cyclopoid copepods in the central Red Sea. - *Hydrobiologia* **167/168**: 311-318.
- CAMPANER A.F., 1988/9. - Supplementary description of *Macandrewella chelipes* (Giesbrecht, 1886) from the Gulf of Elat (Copepoda, Calanoida, Scolecithricidae), and comments on its relationship with *Scottocalanus* Sars and *Scolecocalanus* Farran. *Israel Journal of Zoology* **35** (4), 229-235.
- FORWARD R.B. JR., 1988. - Diel Vertical Migration: zooplankton photobiology and behaviour. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* **26**: 361-393.
- KLINKER J., REISS Z., KROPACH C., LEVANON I., HARPAZ H., HALICZ E. & ASSAF G., 1976. - Observations on the circulation pattern in the Gulf of Elat (Aqaba), Red Sea. - *Israel Journal of Earth Sciences* **25**: 85-103.
- REISS Z., 1979. - DCPE - Data collecting program in the Gulf of Elat. - *Report No. 4. Heinz Steinitz Marine Biology Laboratory Elat*: 22-36
- SCHMIDT H.E., 1973. - The vertical distribution and diurnal migration of some zooplankton in the Bay of Elat (Red Sea). - *Helgolander wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* **24**: 333-340.
- STEPHEN R., 1984. - Distribution of calanoid copepods in the Arabian Sea and Bay of Bengal. - *Mahasagar (Cochin)* **17** (3): 161-171.

Biologie et Biogéographie des Euphausiacés de la mer Rouge. Relations avec les mers voisines

par

BERNADETTE CASANOVA

*Laboratoire de Biologie Animale (Plancton), case 18
Université de Provence, 13331 - Marseille cedex 3, France*

RÉSUMÉ

L'étude de nombreux spécimens d'Euphausiacés de la mer Rouge permet la mise en évidence d'adaptations morpho-physiologiques de quelques espèces aux conditions particulières du milieu érythréen, comme par exemple le grand développement des branchies en rapport avec le faible taux d'oxygène des eaux. Le matériel, récolté du détroit de Bab-el-Mandeb aux golfes de Suez et d'Aqaba, comprend 9 des 11 espèces déjà signalées de la mer Rouge. Six d'entre elles y sont bien installées et trois sont des immigrants venus du golfe d'Aden.

**Biology and biogeography of the Euphausiids from the Red Sea.
Relations with the adjacent seas.**

ABSTRACT

The study of numerous specimens of Euphausiids from the Red Sea allowed to focus on morpho-physiological adaptations of some species to the

particular Red Sea waters e.g. great development of gills adjusted to the very low rate of oxygene. The material, collected from the strait of Bab-el-Mandab to the gulfs of Suez and Aqaba, comprise 9 of the 11 species which probably live in the Red Sea. Six of them are well adapted here, and three are immigrants from the gulf of Aden.

INTRODUCTION

L'examen de quelque 20 000 Euphausiacés récoltés sur l'ensemble de la mer Rouge, lors de différentes campagnes, nous permet de tirer des conclusions générales sur la taxonomie, la biologie, et la biogéographie de ces organismes et de comparer le peuplement de cette mer à ceux des aires marines adjacentes, Méditerranée et océan Indien.

En 1969, HALIM dressait un premier inventaire des espèces de mer Rouge, d'après les travaux de TORELLI [1934], TATTERSALL [1939] et PONOMAREVA [1968]. Il comprenait 14 espèces: *Euphausia diomedea*, *E. distinguenda*, *E. gibboides*, *E. messanensis*, *E. sanzoi*, *E. brevis*, *E. mutica*, *Pseudeuphausia latifrons*, *P. colosi*, *Stylocheiron carinatum*, *S. armatum*, *S. abbreviatum*, *S. affine* et *S. elongatum*.

Quelques erreurs peuvent déjà être corrigées dans cette liste. En effet, trois espèces ont été mises en synonymie: *E. distinguenda* avec *E. sibogae* [BRINTON, 1975], *P. colosi* avec *P. latifrons* [WEIGMANN, 1971] et *S. armatum* avec *S. carinatum* [LOMAKINA, 1978]. Quant à *E. messanensis* [TORELLI, 1934], et *E. gibboides* [TATTERSALL, 1939] elles ont été confondues respectivement avec *E. sibogae* et *E. sanzoi*. Enfin, la présence de *Stylocheiron elongatum* signalée par PONOMAREVA (*op. cit.*) est douteuse car il n'a jamais été retrouvé depuis, ni en mer Rouge, ni dans le golfe d'Aden; il a probablement été confondu avec la forme nord-indienne de *S. longicorne* qui ne figure pas dans son inventaire, car décrite ultérieurement, et qui est caractérisée aussi par la grande longueur du sixième segment abdominal.

MATÉRIEL

Le matériel, récolté d'octobre à mars, provient de tous les secteurs de la mer Rouge, du détroit de Bab-el-Mandeb aux golfes de Suez et d'Aqaba. En voici la liste détaillée:

- 28 prélèvements sur 14 stations, effectués par le N.O. japonais *Shoyo-Maru* dans le golfe de Suez et la moitié septentrionale de la mer Rouge, à différents niveaux, de la surface à 150 m de profondeur (mars 1959);

- 38 prélèvements horizontaux sur 9 stations, par la *Thalassa*, dans la moitié méridionale de la mer Rouge et le détroit de Bab-el-Mandeb, aux profondeurs suivantes: 9 avec un filet WP2, en subsurface pendant 10 mn, et

29 avec deux filets non fermants Bongo (335 et 500 μm) à 100, 200 ou 250 m pendant 30 mn (janvier et mars 1977), les pêches de nuit et de jour se répartissant à égalité;

- 25 prélèvements superficiels le long des côtes jordaniennes dans le nord du golfe d'Aqaba (février 1980);

- 9 autres récoltes superficielles nocturnes (novembre-décembre 1987) et 3 pêches diurnes plus profondes entre 100-0 m et 600-0 m (novembre 1985 et mars 1986) dans le même secteur;

- enfin, 7 pêches profondes par paliers entre 1 200 et 0 m sur 3 stations dans la moitié méridionale du golfe d'Aqaba et une au sud du détroit de Tiran (octobre 1976 et février 1977).

Durant les campagnes du *Shoyo-Maru* et de la *Thalassa* mentionnées ci-dessus, des échantillons ont aussi été prélevés en Méditerranée orientale et dans le golfe d'Aden respectivement; ils permettent ainsi des comparaisons avec les deux aires marines adjacentes de la mer Rouge.

RAPPELS HYDROLOGIQUES

Mer semi-fermée, située entre deux zones désertiques, la mer Rouge subit une évaporation intense que compense l'entrée d'eau de l'océan Indien par le détroit de Bab-el-Mandeb. Pénétrant en surface avec des salinités voisines de 36, cette eau voit ses caractéristiques thermohalines s'altérer au fur et à mesure qu'elle chemine vers le nord. En effet, vers 18°N, la salinité atteint déjà 38 et, dans les golfes de Suez et d'Aqaba, elle dépasse 41. La température au contraire diminue du sud au nord: de 25 à 19° en hiver [MAILLARD, 1971]. Du fait de la faible profondeur du seuil de Hanish (100 m), la température au-dessous de ce niveau est relativement constante, 22° environ sur l'ensemble de la mer Rouge. Par ailleurs, le taux d'oxygène y est extrêmement bas, celui-ci permettant même de caractériser l'eau profonde de la mer Rouge lorsqu'elle s'écoule vers le sud, dans l'océan Indien, après qu'elle ait envahi tout le golfe d'Aden.

COMPOSITION SPÉCIFIQUE

Dans notre matériel figurent 9 espèces, dont celles déjà citées: *Euphausia sibogae*, *E. diomedae*, *E. sanzoi*, *Pseudeuphausia latifrons*, *Stylocheiron abbreviatum*, *S. carinatum*, *S. affine* à laquelle on doit rapporter la mention d'une larve de *S. suhmi* [CASANOVA *et al.*, 1973] et, nouvelles pour la mer Rouge: la forme nord-indienne de *S. longicorne* ainsi que *Nematoscelis gracilis*.

Nous maintenons au rang spécifique *S. affine* et *S. longicorne*, contre l'avis de MIKKELSEN [1981] qui les avait réunis avec deux autres espèces (*S. microphthalmus* et *S. suhmi*) sous le nom de *S. suhmi*, en raison de la ressem-

blance du petasma des mâles. L'auteur émettait l'hypothèse qu'il s'agissait d'une super-espèce ou d'une espèce polytypique, en optant alors pour la seconde éventualité. Nous rejetons cette interprétation car, d'une part, elles diffèrent par de nombreux caractères (tableau 1) et, d'autre part, deux éco-phénotypes aussi différents ne pourraient coexister dans des secteurs où règnent des conditions de milieu indentiques, comme la mer Rouge ou, mieux, le golfe d'Aden où ces deux espèces sont abondantes.

Cela fait donc un total de 11 espèces présentes en mer Rouge. On notera qu'en dépit d'un matériel abondant et varié, nous n'avons jamais trouvé *E. brevis* et *E. mutica*, pourtant signalées respectivement dans 4 et 1 prélèvements sur les 15 que comptait le matériel de PONOMAREVA [1968], récolté il est vrai à une période (mai et juin) différente de la nôtre. Comme elles ne figurent pas non plus dans deux inventaires de WEIGMANN [1970-1974], une confusion de ces deux espèces avec *E. diomedea*, dont elles sont morphologiquement proches, n'est donc pas à exclure, surtout pour les juvéniles et les femelles. Cependant présentes, quoique rares, en mer d'Arabie, elles peuvent être transportées par le courant entrant en mer Rouge. Par ailleurs, il s'avère qu'il n'existe pas d'endémique en mer Rouge, contrairement aux affirmations de TORELLI [1934], reprises par PONOMAREVA [1968]: *E. sanzoi* existe aussi dans l'Indo-pacifique [BRINTON 1975] et *Pseudeuphausia colosi*, décrit par le premier auteur, est une population "naine" de *P. latifrons* comme il en existe, au contraire, une "géante" dans le golfe Persique, par comparaison avec celle de la mer d'Arabie [WEIGMANN, 1971]. Les populations érythréennes de certaines espèces offrent en effet des caractéristiques originales comme on va le voir.

PARTICULARITÉS MORPHOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES

Les espèces des genres *Nematoscelis* et *Stylocheiron* étant connues pour présenter des variations morphologiques intra-spécifiques, nous avons étudié particulièrement deux d'entre elles, *S. longicorne*, dont trois formes ont été décrites par BRINTON, deux dans le Pacifique [1962] et une dans l'océan Indien [1975], et *S. affine* chez qui le même auteur distingue cinq formes pacifiques dont trois existent aussi dans l'océan Indien, et parmi lesquelles celle dite indo-australienne est localisée dans les secteurs septentrionaux de cet océan.

En mer Rouge, *S. longicorne* n'est représenté que par la forme nord-indienne et *S. affine* par l'indo-australienne. Mais, alors que les spécimens de la première espèce sont conformes à ceux trouvés dans le golfe d'Aden, les représentants de *S. affine* semblent relativement différents de part et d'autre de Bab-el-Mandeb, en particulier en ce qui concerne le nombre de rangées d'ommatidies de la partie supérieure de l'œil, critère le plus marqué dans la différenciation des formes de cette espèce, comme le montrent les principaux caractères méristiques rassemblés dans le tableau 1.

TABLEAU 1

Caractères méristiques des différentes formes de *Stylocheiron longicorne* et *Stylocheiron affine*

O: nombre d'ommatidies latérales dans la partie supérieure de l'œil.

LT: taille mesurée de la pointe du rostre à l'extrémité du telson.

Y: hauteur de l'œil.

B/T: rapport entre les largeurs des parties inférieure et supérieure de l'œil.

L/D: rapport entre la longueur et la hauteur du 6ème segment abdominal.
m: mâle, f: femelle.

	O	LT (mm)	Y (mm)	B/T	L/D
<i>Stylocheiron longicorne</i> F. nord-indienne	9 - 15	m. 6,6 - 10,0 f. 6,5 - 12,0	0,85 - 1,25	1,10 - 2,25	2,33 - 2,91
F. longue O. Indien	8 - 10	7,15 - 8,80	0,87 - 1,20	1,00 - 1,20	2,00 - 2,35
Méditerranée	7 - 9	5,50 - 9,90	0,70 - 1,20	1,13 - 1,68	2,00 - 2,41
F. courte O. Indien	5 - 7	5,50 - 7,15	0,75 - 1,00	1,16 - 1,41	1,49 - 1,87
Méditerranée	6 - 8	5,50 - 9,90	0,65 - 1,37	1,13 - 1,85	1,36 - 1,89
<i>Stylocheiron affine</i> F. indo- australienne		m. 5,50 - 6,60 f. 5,00 - 7,80			
mer Rouge	5	4,95 - 7,15	0,67 - 0,88	1,50 - 2,25	1,55 - 2,10
golfe d'Aden	4		0,62 - 0,87	1,66 - 2,25	1,60 - 2,00
F. ouest- équatoriale O. Indien	4 - 6	4,95 - 1,70	0,67 - 0,87	2,00 - 2,30	1,60 - 2,20

En Méditerranée, *S. affine* est absent et *S. longicorne* n'est représenté que par les deux formes longues et courtes. Par contre, les deux espèces existent sous trois formes dans l'est de l'océan Indien. La forme nord-indienne de *S. longicorne*, qui diffère nettement des deux autres comme nous l'avons montré par l'application de tests statistiques [B. CASANOVA, 1980b], se distingue également par sa distribution bien particulière, car elle n'est en contact avec les autres que sur une étroite frange méridionale au niveau du 10°N [B. CASANOVA, 1980a]. A son propos, Brinton parle d'écophénotype; il n'en fait pas une espèce distincte car, dit-il, elle occupe l'étroite strate productive surmontant les eaux pauvres en oxygène de la mer d'Arabie et du golfe du Bengale, environnement différant profondément de celui occupé plus au sud par les autres formes. Or, ces caractéristiques hydrologiques sont aussi celles de la mer Rouge.

Cette forme est particulièrement bien adaptée à ce milieu comme le suggère le développement exceptionnel des branchies, celles issues des derniers thoracopodes notamment, dont les branches principales, elles-mêmes por-

teuses de longues digitations fines, leur confèrent un aspect plumeux. Les formes longues et courtes ont des filaments branchiaux simples, réduits, voire rudimentaires pour la forme courte, aussi bien chez les spécimens indiens que méditerranéens (figure 1, tableau 2). Le même contraste au niveau branchial se retrouve, chez *S. affine*, entre la forme indo-australienne dont les branchies sont très développées, dans le golfe d'Aden et surtout en mer Rouge, et la forme ouest-équatoriale des côtes somaliennes, aux branchies plus réduites. Nous avons mis également en évidence des variations dans le développement des branchies chez une autre espèce de *Stylocheiron*, *S. abbreviatum*, qui vit à la fois en mer Rouge et en Méditerranée, deux mers semi-fermées. Les mesures comparatives, dans les deux secteurs, montrent que l'augmentation de la surface branchiale semble bien être une réponse adaptative à la raréfaction de l'oxygène dans le secteur érythréen. D'ailleurs, les *Stylocheiron* ne sont pas seuls à avoir des branchies arborescentes; tous les Euphausiacés autochtones de mer Rouge, en particulier *Euphausia diomedae* et *E. sibogae*, présentent un développement exceptionnel des branchies postérieures.

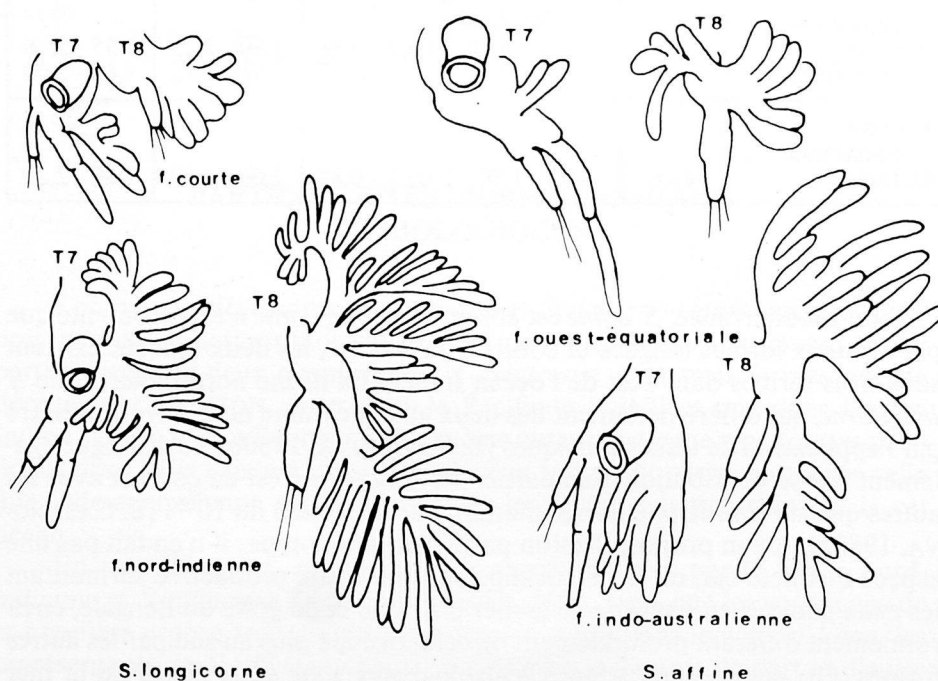


FIGURE 1. - Développement comparé des branchies des 7^{ème} et 8^{ème} thoracopodes des différentes formes de *Stylocheiron longicorne* et *S. affine*.

TABLEAU 2

Longueur des filaments branchiaux des 7^{ème} (L7) et 8^{ème} (L8) thoracopodes chez Stylocheiron longicorne, S. affine et S. abbreviatum en fonction de la taille, en Méditerranée, en mer Rouge et dans l'océan Indien.

	L7 (mm)			L8 (mm)		
<i>Stylocheiron longicorne</i>	Méditerranée			Méditerranée		
	F. courte		F. longue	F. courte		F. longue
LT = 5,50-9,90 mm	0,19-0,30		0,25-0,37	0,37-0,42		0,37-0,55
	F. nord-indienne			F. nord-indienne		
LT = 6,50-12,00 mm	0,50-1,17			0,75-1,37		
<i>Stylocheiron affine</i>	F. ouest-équatoriale	F. indo-australienne		F. ouest-équatoriale	F. indo-australienne	
	O. Indien	Aden	mer Rouge	O. Indien	Aden	mer Rouge
LT = 5,50-7,80 mm	0,19-0,32	0,32-0,37	0,39-0,55	0,39-0,45	0,45-0,60	0,55-0,82
<i>Stylocheiron abbreviatum</i>	Méditerranée	mer Rouge		Méditerranée	mer Rouge	
LT = 8,00-16,00 mm	0,25-0,60	0,66-1,04		0,45-0,99	1,10-1,65	

L'analogie avec les poissons mésopélagiques Stomiatoïdés est frappante. En effet, la validité de *Chauliodus pammelas* et *C. sloani* a été confirmée par GIBBS et HURWITZ [1967], en raison notamment de leurs répartitions dans l'océan Indien, où ils ne sont en contact que vers 5 à 10°N, le premier ayant en outre des branchies plus développées car vivant dans les eaux, pauvres en oxygène, du nord. Par comparaison, il semble donc que la forme nord-indienne de *S. longicorne* soit si éloignée des deux autres formes (aire distincte, adaptation de l'appareil branchial aux sévères conditions de milieu), qu'elle puisse être tenue pour une semi-espèce ou même, plus vraisemblablement, comme une espèce vraie. Nous apporterons de nouvelles données grâce à l'étude, en cours, du matériel récolté pendant la même campagne de la *Thalassa* en 1977, dans le golfe d'Aden et la mer d'Arabie. Mais on peut déjà souligner que les secteurs septentrionaux de l'océan Indien, et à fortiori la mer Rouge, se révèlent être des zones propices aux phénomènes de spéciation.

Une autre remarque s'impose sur l'adaptation morphologique des Euphausiacés en mer Rouge. Il s'agit d'un nanisme relatif qui affecte chacune des espèces autochtones. C'est le cas de *S. abbreviatum*, dont les larves et les adultes sont plus petits en mer Rouge qu'en Méditerranée, et de *Pseudeuphausia latifrons*, dont les adultes ont une taille maximale inférieure de 5 mm à celle des adultes du golfe Persique (tableau 3). Il en va de même chez *Euphausia diomedae* et *S. sibogae* où une réduction de quelques millimètres s'observe par rapport aux individus des secteurs indien voisin et pacifique. De plus, l'ensemble du peuplement est constitué de petites espèces, la plus grande, *E. sanzoi*, n'atteignant que 15 mm, tandis que dans le golfe d'Aden voisin, avec des récoltes comparables, sont présentes des espèces de *Thysano-*

poda, *Nematobranchion* et *Stylocheiron* dont certaines dépassent 30 mm. Ce nanisme, déjà signalé chez les Thaliacés [GODEAUX, 1986], n'affecte cependant pas tous les planctontes et l'on sait maintenant que la taille d'une espèce ne dépend pas uniquement de la température du milieu mais aussi des affinités écologiques [J.-P. CASANOVA, 1981]. Le Chaetognathe *Sagitta galerita*, par exemple, atteint de plus grandes dimensions en mer Rouge que sur les côtes malgaches [J.-P. CASANOVA, 1985]; le cas de la population de *Pseudeuphausia latifrons* du golfe Persique, évoqué plus haut, en témoigne pour les Euphausiacés.

TABLEAU 3

Taille, en mm, des individus aux divers stades de croissance de *Stylocheiron abbreviatum* et *Pseudeuphausia latifrons*.

* Données de WEIGMANN [1971]. m. : mâle, f. : femelle.

	Calyptopis	Furcilia	Post-larves	Jeunes	Maturité	
					m.	f.
<i>Stylocheiron abbreviatum</i>						
mer Rouge	1,92-2,87	2,75-3,63	4-6	6-11	11-13	11-16
Méditerranée	1,92-2,87	2,70-4,90	5,20-7,00	7-12	12-17	12-17
<i>Pseudeuphausia latifrons</i>						
mer Rouge	1,12-1,60	1,87-3,85	4,00-4,95	5,00-5,50	5,50-9,46	5,50-9,50
* mer d'Arabie					8,50-11	7-15
* golfe Persique					8,50-15	8-16

BIOGÉOGRAPHIE

Les éléments de biogéographie sont donnés d'après notre seul matériel, car les mentions des auteurs ayant étudié les Euphausiacés de mer Rouge ne sont pas détaillées; ils ne concernent donc que 9 des 11 espèces de cette mer, parmi lesquelles on distingue deux groupes :

a) *Espèces autochtones*. Elles sont au nombre de six; leur répartition sur l'ensemble de la mer Rouge n'est pas uniforme, sans être cependant aussi tranchée que celle des Chaetognathes [J.-P. CASANOVA, 1985], connus pour être d'excellents indicateurs des masses d'eau. On y reconnaît cependant les mêmes grands types de répartition [B. CASANOVA, 1986] schématisés sur la figure 2.

- Quatre espèces "ubiquistes" avec *Euphausia sanzoi* et *Stylocheiron abbreviatum* (constituant près de 11 % du stock), *S. affine* (16 %), qui présente cependant un maximum d'abondance à 16 et 17°N, et *Pseudeuphausia latifrons*. Celle-ci, déjà signalée dans le détroit de Bab-el-Mandeb, remonte jusqu'à 21°N d'après les récoltes de la *Thalassa*; elle est présente également dans

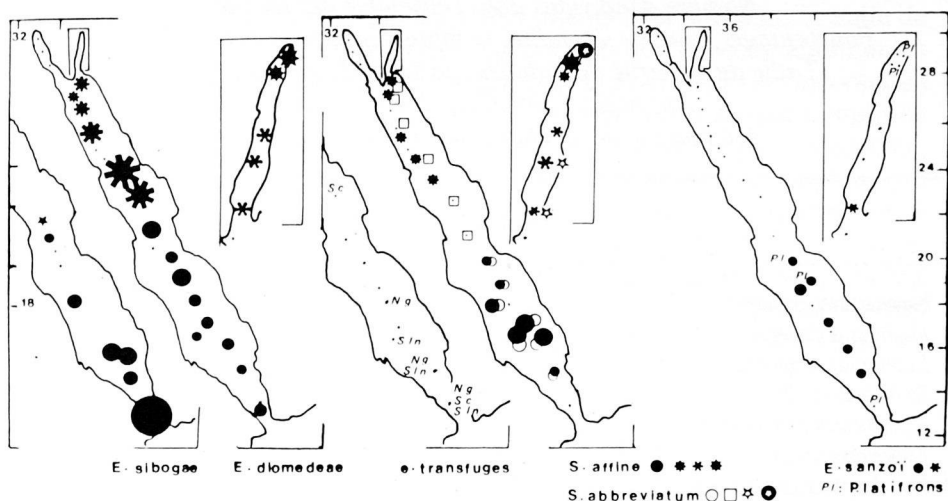


FIGURE 2. - Répartition des espèces d'Euphausiacés en mer Rouge. Les conditions de pêche n'étant pas identiques au cours des différentes campagnes, nous avons utilisé des sigles différents. Pour les initiales des espèces transfuges se reporter au texte.

celles du golfe d'Aqaba où elle constitue des populations pérennes comme l'atteste la présence de larves [B. CASANOVA, 1988]; son caractère néritique se vérifie encore une fois ici puisqu'elle est absente de toutes les pêches effectuées au large.

- Une espèce méridionale, *E. sibogae*, la plus abondante de la campagne de la *Thalassa* (plus de 43 % des récoltes), principalement sur les quatre stations du sud de la mer Rouge, avec un maximum à l'entrée de cette mer et qui ne dépasse pas 22°N.

- Une espèce septentrionale, enfin, *E. diomedae*, largement majoritaire dans la partie nord de la mer Rouge, totalise encore 28 % des récoltes de la *Thalassa*; son abondance décroît assez régulièrement du nord au sud (43 spécimens pour 100 m³ d'eau à 21°N, 36 à 19°N, 13 à 16°N et moins de 10 à 13°N).

Ces six espèces d'Euphausiacés sont bien implantées dans le secteur érythréen, puisqu'elles sont en phase de reproduction aussi bien en janvier qu'en mars; en effet, de nombreux adultes portent des spermatophores et les ovaires des femelles sont mûrs, ce qui permet de déterminer les tailles de maturité et les taux de fécondité (tableau 4). On note une différence générique dans le comportement nocturne des adultes des espèces autochtones pélagiques: les trois *Euphausia* présentes de jour dans les seuls prélèvements à 200 et 250 m atteignent la nuit les couches superficielles; au contraire les deux *Stylocheiron* n'effectuent pas de rythme nycthéméral et, de jour comme de nuit, sont capturés jusqu'à 100 m mais jamais en surface.

TABLEAU 4

Nombre d'individus dans l'ensemble des récoltes.
 Pourcentage. Taux de fécondité: nombre d'ovules mûrs dans l'ovaire.
 Taille de maturité des adultes: porteurs de spermatophores.
 m: mâle, f: femelle, j: jeune, l: larve
 (campagne de la *Thalassa* 1977 en mer Rouge).

	Nombre					%	Taux de fécondité	Maturité	
	m.	j.m.	f.	j.f.	l			m.	f.
Espèces autochtones									
<i>Euphausia sibogae</i>	1967	30	3330	117	486	43,37	40-60	7-10	7-11
<i>Euphausia diomedae</i>	918	108	1133	228	1529	28,65	76-100	6,6-12	7,7-13
<i>Stylocheiron affine</i>	537		1078	53	509	16,14	8-16	5,5-8,2	6,6-7,8
<i>Stylocheiron abbreviatum</i>	105	24	313	92	472	7,3	30-38	11-13	11-16
<i>Euphausia sanzoi</i>	52		259	3	166	3,5	85-96	10-16	12-17
<i>Pseudeuphausia latifrons</i>			10	34	83				
Espèces transfuges									
<i>Nematoscelis gracilis</i>	3			5	21				
<i>Stylocheiron carinatum</i>				1	1				
<i>Stylocheiron longicorne</i> forme nord-indienne			3						

b) *Espèces océaniques*. Transportées en mer Rouge par les eaux en provenance du golfe d'Aden, elles n'y effectuent pas leur cycle biologique et disparaissent au fur et à mesure que celles-ci perdent leurs caractéristiques ($S > 38$ notamment). Il s'agit de *Stylocheiron carinatum*, *Stylocheiron longicorne* forme nord-indienne et *Nematoscelis gracilis*, les deux dernières étant nouvelles pour la mer Rouge (figure 2).

CONCLUSION

Les modalités de distribution des Euphausiacés en mer Rouge et en Méditerranée sont comparables [B. CASANOVA, 1974] ainsi que cela a déjà été mis en évidence chez les Chaetognathes [J.-P. CASANOVA, 1986]. En effet, exception faite des espèces à tendance boréale qui n'existent qu'en Méditerranée, on trouve dans les deux mers des espèces ubiquistes, des espèces amenées par les eaux de faible salinité en provenance de l'océan adjacent ou prospérant dans ces eaux, des espèces halophiles, ces dernières sont qualifiées de septentrionales en mer Rouge et d'orientales en Méditerranée. Mais leur peuplement est fondamentalement différent: d'origine indo-pacifique pour la mer Rouge et atlantique pour la Méditerranée. Dans les deux cas, cependant, il est moins varié que celui du proche océan: 11 espèces, en mer Rouge, contre une vingtaine dans le golfe d'Aden [B. CASANOVA, 1980a], où certaines espèces vivant dans les couches superficielles et subsuperficielles seraient des immigrants potentiels s'ils ne se heurtaient à la barrière que constitue le milieu érythréen, particulièrement sélectif.

En ce qui concerne, enfin, d'éventuels échanges entre la Méditerranée et la mer Rouge, on remarquera que les prélèvements effectués dans le golfe de Suez sont dépourvus d'Euphausiacés, qu'aucune des espèces abondantes dans le nord de la mer Rouge comme *Euphausia diomedae* ou *Stylocheiron affine* ne vivent en Méditerranée, et que *S. abbreviatum*, bien que commune aux deux secteurs, y constitue des populations différentes [B. CASANOVA, 1988]. Cependant il ne faut pas oublier que les conditions hydrologiques se modifient depuis la mise en service des barrages sur le Nil et pourraient, à terme, favoriser la migration de la seule espèce néritique de mer Rouge, *Pseudeuphausia latifrons*, présente dans le golfe d'Aqaba, qui supporterait davantage que les formes pélagiques un transport par le canal de Suez. Il n'en reste pas moins vrai que jusqu'à maintenant aucun échange concernant les Euphausiacés n'a été décelé entre les deux mers.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BRINTON E., 1962. - The distribution of Pacific Euphausiids. - *Bulletin of the Scripps Institution of oceanography*, **8**, 2 : 51-270, 120 fig.
- BRINTON E., 1975. - Euphausiids of southeast asian waters. - *Naga Reports*, **4**, 5 : 1-287, 138 fig.
- CASANOVA B., 1974. - Les Euphausiacés de Méditerranée. Systématique et développement larvaire. Biogéographie et Biologie. - Thèse Doctorat État Université de Provence Marseille, C.N.R.S. AO 9446, 380p, 68 fig.
- CASANOVA B., 1980a. - Évolution spatiale et structurale des peuplements d'Euphausiacés de l'Antarctique au golfe d'Aden. - *Investigacion Pesquera*, **44**, 2 : 377-394, 4 fig.
- CASANOVA B., 1980b. - Variations morphologiques infraspécifiques de *Stylocheiron longicorne* (Euphausiacés) en Méditerranée et dans les mers adjacentes. - in: Journées d'études sur la systématique évolutive et la Biogéographie en Méditerranée. Cagliari. - *Comm. int. Mer Médit.* : 159-164, 1 fig.
- CASANOVA B., 1986. - Les Euphausiacés du sud de la mer Rouge. - *Rapp. Comm. int. Médit.*, **30**, 2, P-III 2 : 195, 1 fig.
- CASANOVA B., 1988. - Les Euphausiacés du golfe d'Aqaba et leur biogéographie en mer Rouge. - *Ibid*, **31**, 2 X-II 6 : 301.
- CASANOVA B., DUCRET F. & RAMPAL J., 1973. - Zooplancton de Méditerranée orientale et de mer Rouge (Chaetognathes, Euphausiacés, Ptéropodes). - *Ibid*, **21**, 8 : 515-519, 1 fig.
- CASANOVA J.-P., 1981. - Nouvelles formulations des règles écologiques connues sous le nom de règles de Bergmann et loi de Jordan. - *Journal of Plankton Research*, **3**, 4 : 509-529.
- CASANOVA J.-P., 1985. - Les Chaetognathes de la mer Rouge : remarques morphologiques et biogéographiques, description de *Sagitta erythraea* sp.n. - *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **29**, 9 : 269-274, 1 fig.

- CASANOVA J.-P., 1986. - Similarity of plankton distribution patterns in two nearly land-locked seas : the Mediterranean and the Red sea. - *UNESCO Technical papers in marine Science*, **49** : 42-46, 1 fig.
- GIBBS R. & HURWITZ B., 1967. - Systematics and Zoogeography of the Stomiatoïd Fishes, *Chauliodus pammelas* and *C. sloani* of the Indian ocean. - *Copeia*, 1967, **4** : 798-805, 3 fig.
- GODEAUX J., 1986. - The gulf of Aqaba, a zone of great biological interest. - *UNESCO Technical papers in marine Science*, **49** : 104-106.
- HALIM Y., 1969. - Plankton of the Red sea. - *Oceanographical Marine Biology Annual Revue*, **7** : 231-275, 5 fig.
- LOMAKINA N.B., 1978. - Eufauziidy Mirovogo okeana (Euphausicea) [Euphausiids of the world ocean]. - *Opredeliteli Faune SSSR*, **118**, Nauka, Leningrad, 222p, 133 fig.
- MAILLARD C., 1971. - Étude hydrologique et dynamique de la mer Rouge en hiver. - *Annales de l'Institut océanographique, Paris*, **48**, 2 : 113-140, 18 fig.
- MIKKELSEN P.M., 1981. - Studies on euphausiacean crustaceans from Indian River region of Florida I. Systematics of the *Stylocheiron longicorne* species group, with emphasis on reproductive morphology. - *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **94**, 4 : 1174-1204, 8 fig.
- PONOMAREVA L., 1968. - Euphausiids of the Red sea collected in summer 1966 by R.V. "Academician Vavilov". - *Marine Biology*, **1** : 263-265, 1 fig.
- TATTERSALL W.M., 1939. - The Euphausiacea and Mysidacea of the John Murray Expedition to the Indian ocean. - *Scientific Report of the John Murray Expedition*, **5**, 8 : 203-246, 21 fig.
- TORELLI B., 1934. - Eufausiacei del Mar Rosso. - *Memoria R. Comitato talassografico italiano*, **208** : 1-16, 9 fig.
- WEIGMANN R., 1970. - Zur Ökologie und Ernährungsbiologie der Euphausiaceen (Crustacea) in Arabischen Meer. - *Meteor Forschung Ergebnisse*, **D**, **5** : 11-52, 34 fig.
- WEIGMANN R., 1971. - Eine isolierte Population von *Pseudeuphausia latifrons* (Crustacea : Euphausiacea) im Persischen Golf. - *Marine Biology*, **80**, 4 : 351-355, 3 fig.
- WEIGMANN R., 1974. - Untersuchungen zur Zoogeographie der Euphausiaceen (Crustacea) des Roten Meeres. - *Helgoländer wissenschaft. Meeresunters*, **26** : 225-237, 2 fig.

DISCUSSION

D. Viale : Les Euphausiacés cités sont-ils aptes à former des essaims ? Les formes de Méditerranée orientale connues sont-elles nombreuses et également aptes à constituer des essaims ?

R. : Dans le nord de la Méditerranée orientale *Meganyctiphanes norvegica* existe et elle est probablement capable de former des essaims comme dans le bassin occidental. On ne peut exclure cette même possibilité pour les autres espèces mais leur taille est au maximum de la moitié de celle de *M. norvegica*. Je soupçonne donc les Balénoptères de pourchasser des essaims surtout constitués de *M. norvegica* jusque dans le nord de la mer Égée.

Moraitou Apostolopoulou : Concernant le nanisme des espèces de la mer Rouge, croyez-vous que la salinité puisse être en cause, puisqu'on a, dans la littérature, des exemples d'influence de la salinité sur la taille ? Peut-être aussi la salinité est-elle liée au grand développement des branchies puisqu'elle a de l'influence sur la solubilité de l'oxygène.

R. : En effet, il n'est pas impossible que la salinité soit impliquée dans le phénomène de nanisme, ni qu'indirectement elle influence le grand développement des branchies.

S. Lakkis : Le développement des branchies chez les Euphausiacés de mer Rouge compense-t-il l'appauvrissement en oxygène dissous ?

R. : L'augmentation de la surface des branchies est une réponse adaptative au déficit en oxygène.

Thaliacés de la Méditerranée proche orientale et de la mer Rouge

par

Jean GODEAUX

*Département d'Océanographie,
Biologie marine, Institut de Zoologie,
Université de Liège (Belgique)*

RÉSUMÉ

Les faunes de Thaliacés de la Méditerranée orientale et du nord de la mer Rouge sont présentées et comparées. Les espèces communes aux deux mers sont cosmopolites. La faune méditerranéenne est eurytherme et a une répartition géographique étendue. Celle de la mer Rouge est tropicale et sténotherme.

En raison des conditions écologiques similaires existant aux deux extrémités du canal de Suez, diverses espèces érythréennes, après avoir colonisé cette voie d'eau, ont envahi avec succès le secteur Levantin de la Méditerranée. Les Thaliacés, indicateurs potentiels d'une migration (lessepsienne ou antillessepsienne) possible, sont présentés.

Jusqu'à présent, au contraire des Ascidiacés, aucun Thaliacé n'a franchi le canal de Suez.

Thaliacea of the near eastern Mediterranean and the Red Sea

ABSTRACT

The Thaliacean faunas of the Levantine Mediterranean and the Northern Red Sea are defined and compared. The species common to both seas are cosmopolitan. Mediterranean fauna is eurythermous and displays a wide geographic distribution. Red Sea fauna is more tropical and stenothermous.

Owing to the similarity of the ecological conditions prevailing at both ends of the Suez canal, diverse erytreaean species, after having colonized this pathway, have succeeded in invading the Eastern Mediterranean. Thaliacea, potential tracers of a possible (either lessepsian or antillessepsian) migration, are presented.

Up to now, contrary to the Ascidiaceans, any Thaliacea did not succeed in crossing the Suez Canal.

INTRODUCTION

La classe des Thaliacés (Tunicata, Thaliacea) comprend trois ordres Doliolida, Pyrosomatida et Salpida, ne renfermant que des espèces holoplanctoniques.

Si les Thaliacés ont une répartition mondiale, s'étendant de l'Équateur aux hautes latitudes, les espèces s'observent principalement dans les eaux chaudes ou tempérées et l'extension de leur aire de distribution est liée aux caractéristiques hydrologiques locales.

Les espèces euryhalines et eurythermes ont une répartition géographique étendue. Par exemple, *Salpa fusiformis* et *Thalia democratica* se rencontrent de l'Équateur jusqu'au delà des Îles Britanniques. Les formes sténothermes sont confinées dans les eaux chaudes : *Thalia cicar*, *Salpa cylindrica*, *Pyrosoma aherniosum*, ou dans les eaux froides antarctiques : *Ihleia magalhani*, *Salpa thompsoni*.

Le peuplement des mers intérieures, comme la Méditerranée ou la mer Rouge, est conditionné par la latitude et par la profondeur de la voie de communication avec l'océan voisin.

La Méditerranée, longue de 4 000 km, est en relation avec l'océan Atlantique par le détroit de Gibraltar, situé par 36°N en zone tempérée chaude en regard de la région Açores-Madères connue comme zone de dispersion (transgression estivale liée à l'anticyclone des Açores).

La mer Rouge communique avec l'océan Indien par le détroit de Bab-el-Mandeb ouvert en zone tropicale par 13°N. Elle est soumise à l'influence des vents de mousson, notamment ceux de N.E. (mousson d'hiver) qui propulsent les eaux du golfe d'Aden.

Les deux mers se terminent en bout aveugle et sont séparées à leur extrémité distale par un isthme de 160 km, situé par 30°N et traversé depuis 1869 par un canal large de plus de 200 m et profond de 15 m au maximum [MORCOS, 1970; HALIM 1990].

Le canal est parcouru par un courant S-N surtout accusé en été, mais en raison de l'insolation et du temps de résidence qui favorisent l'évaporation, la salinité et la température des eaux sont élevées [MORCOS & MESSIEH, 1973; EL SHARKAWY & EL DIN, 1983]. Le canal reste un obstacle malaisé à franchir, bien que la vitesse de passage des espèces érythréennes euryhalines vers la Méditerranée se soit accélérée au cours des dernières décennies.

La salinité en Méditerranée levantine dépasse 39 en surface et peut atteindre 40 (moyenne annuelle = 39,4), conséquence de l'intense évaporation et des apports limités d'eaux douces; la température oscille entre 16°C en hiver et 30°C en été. Ces conditions sont de type subtropical et diffèrent sensiblement de celles prévalant dans le détroit de Gibraltar [LAKKIS, 1971, 1990; KIMOR & WOOD, 1975].

Parallèlement, la salinité de l'eau de la mer Rouge, surtout au-delà de 18 à 20°N, s'accroît et dépasse 41 dans les golfes d'Aqaba et de Suez, la température allant de 16° à 30°C selon la saison [MORCOS, 1970; POR, 1972]. Les espèces vivant dans ce secteur ont donc subi une sélection sévère.

Les conditions écologiques (température, salinité) sont fort semblables dans les deux régions marines considérées, ce qui explique le succès des espèces érythréennes qui ont envahi la Méditerranée (migrations lessepsiennes) [POR, 1978].

Le présent travail compare les populations de Thaliacés présentes dans le secteur levantin (à l'est de 25°E) de la Méditerranée et dans le nord de la mer Rouge.

Les déterminations ont été effectuées pour les Doliolida d'après NEUMANN [1906-1913b] et GARSTANG [1933], pour les Pyrosomatida d'après NEUMANN [1913a] et VAN SOEST [1981] et pour les Salpida d'après METCALF [1918] et VAN SOEST [1973].

Le matériel est représenté par les collections recueillies depuis la guerre mondiale, par diverses expéditions et par les stations de biologie marine des pays riverains. Un nombre élevé de spécimens a ainsi pu être étudié; toutefois, les informations sur le golfe de Suez restent très fragmentaires.

OBSERVATIONS

La faune des Thaliacés de la Méditerranée est très diversifiée. Nombreuses sont les espèces eurythermes et euryhalines à large distribution. Dans le secteur levantin (et en fait au-delà du seuil siculo-tunisien) on note un certain appauvrissement, diverses espèces devenant rares ou absentes. Quelques espèces ne sont pas connues cependant du bassin occidental.

a) Doliolida

Cinq espèces ont été observées :

- *Doliolina intermedium* a été trouvé dans le centre du bassin et au large des côtes levantines, sous la forme de nourrices à muscles grêles, séparés par de larges intervalles intermusculaires [GODEAUX, 1973b, 1987a]; cette espèce est encore inconnue dans le bassin occidental, mais existe dans la région Madère-Açores où les formes phorozoïde et gonozoïde ont été observées [GODEAUX, 1973a].

- *Doliolina muelleri* et *D. krohni* ont été récoltés surtout sous la forme nourrice, mais la capture d'un oozoïde complet de *D. muelleri* et d'un gonozoïde de *D. krohni* au large des côtes égyptiennes confirme la coexistence des deux espèces [GODEAUX, 1974, voir aussi GODEAUX, 1987a].

- *Doliolum denticulatum*, présente partout avec les différentes formes de son cycle, est l'espèce la mieux représentée.

- *Doliolum nationalis*, dont la nourrice peut être confondue avec celle de *D. denticulatum*, est présent sous forme de quelques phorozoïdes observés près de la Turquie, à l'ouest d'Alexandrie vers la frontière Egypto-lybienne et à l'est de la Crête. C'est une espèce néritique qui trouve sans doute peu d'endroits propices à son établissement [GODEAUX, 1974, 1987a].

- *Dolioletta gegenbauri* et *D. tritonis* sont représentés par des nourrices et quelques larves anoures dont la détermination précise n'est pas possible (espèces cryptiques) [GODEAUX, 1961].

b) Pyrosomatida

- *Pyrosoma atlanticum* est connu de la Méditerranée occidentale, de l'Adriatique et du Centre de la Méditerranée orientale. Des cormus de différentes tailles ont été récoltés, surtout entre 70 et 150 m, par l'Atlantis II au moyen du chalut Isaacs Kidd, de la Sicile jusqu'au 25° méridien [GODEAUX, 1987]. Il est probable que cette espèce sera rencontrée plus à l'est en Méditerranée lors de prospections de la zone mésopélagique.

c) Salpida

- Plusieurs Salpes signalées du bassin occidental, n'ont été observées que sporadiquement (*Ihleia punctata*, *Pegea confoederata*), parfois très à l'ouest (*Cyclosalpa virgula*, *Salpa maxima*) ou manquent complètement (*Iasis zonaria*).

- *Cyclosalpa pinnata* et *C. polae* sont largement répandues dans tout le bassin, comme l'a reconnu SIGL [1913].

- *Thalia democratica* et *Salpa fusiformis*, Salpes les plus communes, sont connues de nombreuses stations, distribuées sur toute l'étendue du bassin [GODEAUX, 1973b, 1974, 1987a].

- *Thalia orientalis* a également été récoltée en de nombreuses stations tant dans le centre du bassin (où des essaims ont été observés) que près des côtes Égyptiennes et Libanaises [GODEAUX, 1974, 1987a; LAKKIS, 1987 communication personnelle].

La composition de la faune des Thaliacés est conditionnée par la position du détroit de Gibraltar. En effet, les espèces présentes ont une large distribution latitudinale, notamment *Salpa fusiformis* et *Thalia democratica*. La rareté voire l'absence d'espèces comme *Salpa maxima* ou *Ihlea punctata*, qui forment des essaims importants en Méditerranée occidentale, peut s'expliquer par une prospection insuffisante (*Salpa maxima* abonde en mer Ionienne) ou être attribuée à des conditions écologiques locales; ces deux espèces s'observent d'ailleurs dans l'Atlantique tropical [GODEAUX & GOFFINET, 1967; GODEAUX, 1969].

Thalia orientalis est une espèce capturée en 1922 dans la région Madère-Açores [GODEAUX, 1973a] et plus au sud [GODEAUX, 1977]. Cette espèce a apparemment envahi avec succès la Méditerranée depuis quatre décennies [GODEAUX, 1981, 1985, 1987a]. La limite nord de l'aire de distribution dans l'Atlantique paraît se situer vers 45°N [GODEAUX, 1981].

D'autres espèces, *Pyrosoma spinosum*, *P. agassizi*, *Brooksia rostrata*, *Traustedtia multitentaculata* observées dans la région Madère-Açores [GODEAUX 1973a] manquent dans toute la Méditerranée. Une explication de cette absence est que les deux espèces de Pyrosome et *Traustedtia multitentaculata* vivent en profondeur et ne parviennent pas de ce fait à franchir le seuil de Gibraltar. *Brooksia rostrata*, espèce tropicale, paraît y atteindre l'extrême limite septentrionale de son aire.

Le secteur levantin pourrait héberger des formes tropicales comme *Thalia cicar*, *Salpa cylindrica* ou *Pyrosoma aherniosum*, mais l'aire d'extension de ces trois espèces dans l'Atlantique oriental ne dépasse pas le tropique du Cancer [GODEAUX, 1977].

La faune des Thaliacés de la mer Rouge comprend des espèces ubiquistes ou tropicales et les recherches récentes ont mis en évidence sa grande variété; de plus la régularité et l'importance des captures de diverses espèces prouvent que ces dernières sont bien adaptées à un environnement sévère. Il n'y a pas d'espèces endémiques.

a) Doliolida

- *Doliolina indicum*, espèce indopacifique, a été observée régulièrement dans la couche des deux cents mètres, dans tout le bassin, où les formes nourrice, phorozoïde et gonozoïde ont été identifiées. L'oozoïde complet n'est sans doute pas différent de celui de *Doliolina muelleri* (espèces cryptiques), [GODEAUX, 1961]. La larve est inconnue.

- *Doliolina muelleri* et *D. krohni* ont également été capturés en diverses stations, généralement sous la forme nourrice. Quelques blastozoïdes de *D. krohni* ont été déterminés grâce à leur nombre élevé de fentes branchiales.

- *Doliolum denticulatum*, avec les différentes formes de son cycle, a été observé dans tout le bassin principal et dans le golfe d'Aqaba. Cette espèce océanique est plus rare dans le golfe de Suez. Comparés à leurs congénères de l'océan Atlantique et de la Méditerranée, les blastozoïdes de la mer Rouge sont atteints de nanisme (taille ≤ 4 mm).

- *Doliolum nationalis* se rencontre dans le bassin principal, est absent dans le golfe d'Aqaba et pullule sous la forme phorozoïde [BRACONNOT, 1967] dans le golfe de Suez, où des milliers d'individus ont été capturés.

- *Dolioletta gegenbauri* et *Dolioletta tritonis* ont été observés dans le golfe d'Aqaba et dans le sud de la mer Rouge, le plus souvent sous la forme nourrice. Des phorozoïdes et des gonozoïdes de *D. tritonis* ont été récoltés en 1958 dans le golfe d'Aqaba [GODEAUX, 1960]; des blastozoïdes des deux espèces ont également été capturés dans le sud de la mer Rouge [GODEAUX, 1987b].

b) Pyrosomatida

Aucune colonie de *Pyrosoma* n'a jamais été capturée en mer Rouge, si l'on excepte un cormus remodelé en tonnelet par une phronime femelle, récolté au nord du seuil de Hanish et sans doute amené par les courants du golfe d'Aden. *Pyrosoma spinosum* est présent en mer d'Arabie, mais vit à grande profondeur.

c) Salpida

Les espèces de Salpes sont nombreuses et certaines sont capturées en plus grande abondance que dans l'océan Indien.

Cyclosalpinæ

- Quelques rares exemplaires de *Cyclosalpa bakeri* et de *C. floridana*, espèces tropicales, généralement en état médiocre, ont été capturés dans le golfe d'Aqaba et dans le secteur nord. La présence de *C. pinnata polae* a été reconnue par 21°N [GODEAUX, 1973b, 1987b].

Salpinæ

- *Brooksia rostrata* a été d'abord observée dans le golfe d'Aqaba, puis retrouvée dans le golfe de Suez et dans le bassin principal. C'est une forme tropicale assez tolérante au point de vue salinité, puisqu'on la capture dans les eaux côtières de Madagascar où la salinité est inférieure à 34. C'est une des espèces caractéristiques de la mer Rouge, bien que des essaims soient parfois rencontrés dans l'océan.

- *Salpa cylindrica*, espèce fréquente dans les eaux tropicales des trois océans, a été trouvée plus ou moins régulièrement en mer Rouge, surtout dans le secteur sud [GODEAUX, 1960, 1974, 1987b].

- *Ritteriella amboinensis* a été régulièrement observée alors qu'elle est rarement capturée dans l'océan. Elle est sans doute l'espèce la plus caractéristique de la mer Rouge et du golfe d'Aqaba.

- *Iasis zonaria* est présente localement, en nombre variable d'individus par prises. Les oozoïdes sont très rares.

- *Thalia cicar* et *Thalia rhomboides* existent dans les différentes régions, surtout la première espèce, nettement tropicale, largement répandue du sud au nord.

- *Thalia orientalis* est connue par un seul oozoïde capturé par 19°N [GODEAUX, 1987b]. Des spécimens (PS, PG) en mauvais état pourraient avoir été récoltés dans le golfe de Suez [GODEAUX, 1974], mais une confirmation est souhaitable.

- *Pegea confederata*, espèce de taille avantageuse, a été identifiée récemment, dans le centre de la mer Rouge où elle formait un énorme banc [GODEAUX, 1987b] et dans le golfe d'Aqaba [ECHELMANN, 1988, communication personnelle].

- *Salpa maxima* et sa variété *S. tuberculata* ont été récoltées par la Manihine Expedition, golfe d'Aqaba, [VAN NAME, 1952], mais peu de spécimens ont été capturés depuis cette époque.

- *Metcalfina hexagona*, espèce de profondeur, connue de la mer d'Arabie et du golfe d'Aden, ne paraît pas avoir pénétré en mer Rouge [GODEAUX, 1988].

La plupart des spécimens ont été capturés au filet fermant dans la zone des 100 premiers mètres, bien que des individus puissent être ramenés des couches plus profondes. Les Salpes de la mer Rouge sont épipélagiques, de haute mer. Elles sont nombreuses dans le golfe de Suez (profondeur ≤ 60 m) de nature néritique, au contraire de *Doliolum nationalis*.

Jusqu'à présent, aucun Thaliacé n'a été signalé du canal de Suez, dont la prospection (comme celle du golfe de Suez) devrait être intensifiée.

DISCUSSION

Les populations de Thaliacés des deux mers sont variées, mais leurs compositions, si l'on exclut les espèces cosmopolites, diffèrent nettement.

La Méditerranée est surtout peuplée d'espèces cosmopolites ou largement eurythermes et euryhalines, au contraire de la mer Rouge où dominent les espèces sténothermes. Dans le secteur oriental, les espèces caractéristiques sont *Doliolum intermedium* (blastozoïdes), *Salpa fusiformis* et *Thalia democratica*. Ces trois espèces pourraient signaler une migration N-S (antilessepsienne) dont la probabilité est toutefois très faible. *Thalia orientalis* doit être exclue, en raison de sa présence possible en mer Rouge septentrionale.

La rareté de *Doliolum nationalis* en Méditerranée orientale et son abondance dans le golfe de Suez font que cette espèce pourrait être indicatrice d'une migration lessepsienne si, par pression écologique, elle réussissait à pénétrer dans le canal et à le peupler progressivement.

Les espèces caractéristiques de la mer Rouge sont *Doliolina indicum* (indopacifique), *Brooksia rostrata*, *Ritteriella amboinensis*, *Salpa cylindrica*, *Thalia cicar* et *Thalia rhomboides* (indopacifique). Des espèces comme *Iasis zonaria* existent probablement en Méditerranée orientale. Les espèces cosmopolites (surtout *Doliolum*) sont relativement peu nombreuses. Les six

espèces caractéristiques sont des migrants en puissance qui s'acclimateraient certainement en Méditerranée orientale où leur apparition ne pourrait s'expliquer que par la traversée réussie du canal.

Reste une incertitude impliquant d'une part *Doliolina intermedium*, connu du seul bassin levantin sous la forme de nourrice (dont la détermination, de ce fait, n'est pas absolument certaine), et d'autre part *Doliolina indicum* connu de la mer Rouge sous les aspects nourrice, phorozoïde et gonozoïde. Or les deux nourrices ne peuvent être distinguées. Les nourrices attribuées à l'espèce *intermedium* appartiendraient-elles en réalité à l'espèce *indicum* ? Y aurait-il eu franchissement du canal ?

Il n'existe actuellement aucune preuve qu'une migration S-N de Thaliacés ait eu lieu ou même débuté. Des données récentes sur la faune du canal font d'ailleurs défaut.

Une espèce cosmopolite d'appendiculaire, souvent abondante, *Oikopleura longicauda*, a été observée par la "Cambridge Expedition to the Suez Canal" (1924) à Kabret (entre les lacs Amers) et dans le golfe de Suez [HARANT, 1926]. Cette espèce existe en mer Rouge et dans le bassin levantin [FENAUX, 1966, 1970].

Vingt-cinq espèces d'Ascidies appartenant aux trois classes ont été trouvées en 1924 dans le canal, les espèces originaires de la mer Rouge dominant dès que l'on s'éloigne de Port Saïd [HARANT, 1926 p. 368]. Au moins quatre espèces érythréennes, *Ascidia cannelata*, *Phallusia (Ascidia) nigra*, *Herdmania momus* et *Symplegma viride*, se sont installées avec succès sur la côte occidentale d'Israël [PEREZ, 1958]. Les Tuniciers ne paraissent pas toutefois disposer, comme les crustacés (Décapodes, Cladocères), d'un appareil osmorégulateur.

Au contraire de nombreuses espèces microplanctoniques [KIMOR, 1972, 1983; HALIM, 1990] peu de mésozooplanctontes semblent avoir franchi le canal et avoir colonisé la Méditerranée orientale. Citons la scyphoméduse *Cassiopea andromeda* [GOY, LAKKIS & ZEIDANE, 1988], les copépodes *Acartia centrura*, *A. fossae*, *Calanopia elliptica*, *C. media* [PASTEUR, BERDUGO & KIMOR, 1976, voir aussi LAKKIS, 1990]. Parmi les Euphausiacés, *Euphausia diomedae* serait un migrant potentiel. Aucun mollusque ptéropode thécosome n'a traversé le canal, même *Diacria quadridentata*, bien représenté dans le golfe de Suez.

En conclusion, si les migrations au travers du filtre qu'est le Canal de Suez sont incontestables, elles impliquent différemment les embranchements, les ordres ou les familles et intéressent surtout les poissons, les crustacés, les mollusques benthiques et les ascidies.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BRACONNOT J.C., 1967. - Sur la possibilité d'un cycle court de développement chez le tunicier pélagique *Doliolum nationalis* Borg. - *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, **267**: 1434-1437.

- EL-SHARKAWY S.M. & EL DIN S.H.S., 1983 - Great Bitter Lake as a barrier between the Mediterranean and Red Sea flows. - *Bull. Inst. Ocean. and Fish. Cairo*, **9**: 58-68.
- FENAUX R., 1966. - Les appendiculaires de la mer Rouge. - *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, **38** (2^e sér.): 784-785.
- FENAUX R., 1970 - Sur les appendiculaires de la Méditerranée orientale. - *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, **42** (2^e sér.): 1208-1211.
- GARSTANG W., 1933. - Report on the Tunicata, Part. I. Doliolida - Brit. Antarct. ("Terra Nova") Exped. 1910. - *Nat. Hist. Rep. Zool.*, **4** (6): 195-251.
- GODEAUX J., 1960. - Tuniciers pélagiques du golfe d'Eylath. (Contributions to the knowledge of the Red Sea n°18). - *Bull. Sea Fish. Res. Sta. Haifa*, **29**: 9-15.
- GODEAUX J., 1961. - L'oozoïde de *Doliolum nationalis* Borg. - *Bull. Soc. r. Sciences, Liège*, **30**: 5-10.
- GODEAUX J., 1969. - Données sur la faune pélagique vivant au large des côtes du Gabon, du Congo et de l'Angola (0-18° lat. S et 5-12° long. E). Tuniciers pélagiques: II. Pyrosomidae. - *Annls. Soc. r. zool. belge*, **99**: 153-167.
- GODEAUX J., 1973a. - Tuniciers pélagiques récoltés au cours de la troisième croisière atlantique de l' "Armauer Hansen" (1922). - *Bull. Soc. r. Sciences, Liège*, **42**: 53-69.
- GODEAUX J., 1973b. - A contribution to the knowledge of the thaliacean faunas of the eastern Mediterranean and the Red Sea. - *Israël J. Zool.*, **22**: 39-50.
- GODEAUX J., 1974. - Thaliacés récoltés au large des côtes égyptiennes de la Méditerranée et de la mer Rouge (Tunicata, Thaliacea). - *Beaufortia*, **22** (291): 83-103.
- GODEAUX J., 1977. - Thaliacea from off the coasts of tropical West Africa. - *Atlantide Rep.*, **12**: 1-24.
- GODEAUX J., 1978. - Les populations de Thaliacés du golfe d'Elat. - *Bull. Soc. r. Sciences, Liège*, **47**: 386-389.
- GODEAUX J., 1981. - Les Salpes de la Méditerranée. - *Ibid.*, **50**: 433-434.
- GODEAUX J., 1985. - The Thaliacean faunas of the Mediterranean and the Red Sea. - in : Progress in Belgian Oceanographic Research, Brussels (R. WOLLAST et R. VAN GRIEKEN eds.): 451-460.
- GODEAUX J., 1987a. - Thaliacés récoltés en Méditerranée centrale par le N.O. Atlantis II (Woods Hole). - *Bull. Soc. r. Sciences, Liège*, **56**: 107-123.
- GODEAUX J., 1987b. - Distribution of Thaliacea on a transect from the gulf of Aden to the central Red Sea during the winter monsoon (March 1979). - *Oceanol. Acta*, **10**: 197-204.
- GODEAUX J., 1988a. - Thaliacés méditerranéens: une synthèse. - *Bull. Soc. r. Sciences, Liège*, **57**: 359-377.

- GODEAUX J., 1988b. – Thaliacés récoltés en mer d'Arabie, dans le golfe Persique et dans le golfe d'Aden par le N.O. Commandant Robert Giraud. – *Bull. Acad. r. Sc. Outremer (ARSOM)*, **34** (2): 301-324.
- GODEAUX J. & GOFFINET G., 1968. – Données sur la faune pélagique vivant au large des côtes du Gabon, du Congo et de l'Angola (0-18° lat. S et 5-12° long. E). – *Annls Soc. r. zool. Belgique*, **98**: 49-86.
- GOY J., LAKKIS S. & ZEIDANE R., 1988. – Les méduses de la Méditerranée orientale. – *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **31** (2): 299.
- HALIM Y., 1990. – On the potential migration of Indo-pacific plankton through the Suez Canal. – *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, n° spécial 7: 11-27.
- HARANT H., 1926. – Rapport sur les Tuniciers. Zool. Results Cambridge Exp. to the Suez Canal, 1924. – *Trans. zool. Soc. London*, **22**: 365-373.
- KIMOR B., 1972. – The Suez canal as a link and a barrier in the migration of planktonic organisms. – *Israel J. Zool.*, **21**: 391-403.
- KIMOR B., 1983. – Distinctive features of the plankton of the Eastern Mediterranean. – *Annls. Inst. océanogr.*, **59** (2): 97-106.
- KIMOR B. & WOOD E.J.F., 1975. – A plankton study in the Eastern Mediterranean Sea. – *Mar. Biol.*, **29**: 321-333.
- LAKKIS S., 1971. – Contribution à l'étude du zooplancton des eaux libanaises. – *Mar. Biol.*, **11**: 138-148.
- LAKKIS S., 1990. – Vingt ans d'observations sur le plancton des eaux Libanaises. Comparaison avec le plancton de la mer Rouge. – *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, n° spécial 7: 51-66.
- METCALF M.M., 1918. – The Salpidae, a taxonomic study. – *Bull. U.S. natn. Mus.*, **100**: 1-194.
- MORCOS S., 1970. – Physical and chemical oceanography of the Red Sea. – *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.*, **8**: 72-202.
- MORCOS S. & MESSIEH S.N., 1973. – Circulation and salinity distribution in the southern part of the Suez canal. – *Limnol. Oceanogr.*, **18** (1): 121-130.
- NEUMANN G., 1906. – Dolium der deutschen Tiefsee-Expedition. – *Wiss. Ergebn. dt. Tiefsee Exped.*, **12**: 97-243.
- NEUMANN G., 1913a. – Die Pyrosomen der deutschen Tiefsee-Expedition. – *Wiss. Ergebn. dt. Tiefsee Exped.*, **12**: 291-423.
- NEUMANN G., 1913b. – Tunicata – Salpae II. Cyclomyaria et Pyrosomida. – *Tierreich.*, **40**: 1-36.
- PASTEUR B., BERDUGO V. & KIMOR B., 1976. – The abundance, composition and seasonal distribution of the epizooplankton in the coastal and offshore waters of the eastern Mediterranean Sea. – *Acta adriatica*, **18**: 53-80.
- PÉRÈS J.M., 1958a. – Ascidies récoltées sur les côtes méditerranéennes d'Israël. – *Bull. Res. Council Israel*, **78**: 143-150.
- PÉRÈS J.M., 1958b. – Ascidies de la baie d'Haifa collectées par E. Gottlieb. – *Bull. Res. Council Israel*, **78**: 151-164.

- POR F.D., 1972. – Hydrobiological notes on the high-salinity waters of the Sinai Peninsula. – *Mar. Biol.*, **14**: 111-120.
- POR F.D., 1978. – Lessepsian migration. – *Ecological Studies*, **23** (Springer Verl. Berlin), 228p.
- SIGL A., 1913. – Die Thaliacean und Pyrosomen des Mittelmeeres und der Adria gesammelt während fünf Expeditionen S.M. Schiff "Pola" (1890-94). – *Denkschr. K. Akad. Wissensch. (Mathem. naturwiss. Kl.)*, **88**: 213-290.
- SOEST R.W.M. van, 1973. – The genus *Thalia* Blumenbach, 1798 (Tunicata, Thaliacea), with descriptions of two new species. – *Beaufortia*, **20** (271): 193-212.
- SOEST R.W.M. van, 1981. – A monograph of the order Pyrosomatida (Tunicata, Thaliacea). – *J. Plankton Res.*, **3**: 603-631.
- VAN NAME W.G., 1952. – Tunicata of the Manihine Expedition to the gulf of Aqaba. – *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, *Zool.*, **1**: 215-220.

DISCUSSION

S. Lakkis: Comment se présente la distribution verticale des Thaliacés ? Sont-ils uniquement épipélagiques ?

R.: Les Thaliacés se rencontrent principalement dans la zone épipélagique et le haut de la couche mésopélagique (récoltes au filet fermant). Toutefois, les captures à de plus grandes profondeurs ne sont pas négligeables [GODEAUX, 1978, 1987a, 1987b].

J. Rampal: Je suis surprise par la notion de transport dans le sens Méditerranée-mer Rouge, étant donné que le courant se fait en sens inverse.

R.: Tout à fait exact. J'ai simplement relevé les noms de deux espèces méditerranéennes dont la présence en mer Rouge prouverait une migration vers cette mer.

J. Goy: La comparaison entre les répartitions dans les golfes de Suez et d'Aqaba et la Méditerranée est basée sur combien d'échantillons ?

R.: Les échantillons du golfe d'Aqaba (D.C.P. Elat) et de la Méditerranée orientale (3 croisières) sont nombreux. Par contre, ceux du golfe de Suez sont en très petit nombre malheureusement.

M. Moraitou-Apostolopoulou: Aux remarques du Dr. Scotto di Carlo concernant la possibilité de migrations des espèces holoplanctoniques, je voudrais souligner qu'en mer Égée méridionale, on a trouvé quelques spécimens du copépode *Arietellus pavoninus* qui, à ma connaissance, est une espèce indopacifique non mentionnée en Méditerranée.

Environmentally-induced meristic changes in Lessepsian fish migrants, a comparison of source and colonizing populations

by

DANIEL GOLANI

*Department of Zoology, the Hebrew University
91904 Jerusalem, Israël*

ABSTRACT

Some meristic elements of source populations of seven Lessepsian fish migrants were compared with those of the Mediterranean colonizing population. Six traits, of 15 statistically compared, were found to be significantly different. It is probable that the main cause of the differences stems from the combination of the species' spawning season and the differences of the annual temperature regime in the source and target sites. Due to the documented selective advantage of environmentally-induced meristic modification, it is reasonable to predict further deviation of the colonizing population from the source population.

**Modifications morphologiques induites par le milieu de vie,
chez des poissons lessepsiens; comparaison des populations d'origine
et des populations ayant migré**

RÉSUMÉ

Pour sept espèces de poissons migrants lessepsiens, quinze caractères morphologiques de populations de mer Rouge ont été comparés, statistique-

ment, à ceux de populations immigrées en Méditerranée. Six caractères sont significativement différents. Il est probable que la cause principale soit due à la modification de la durée de la période de reproduction, combinée à la différence entre les cycles annuels de température dans les deux mers. En raison du rôle sélectif des modifications morphologiques induites par l'environnement, on peut prévoir un accroissement de la différenciation entre les populations d'origine et les populations migrantes.

INTRODUCTION

The opening of the Suez Canal and the consequent influx of Red Sea biota into the Levant basin has created one of the most interesting regions for biogeographical study. Scientific work in the last half century has focused on the phenomenon of rapid colonization of the subtropical eastern Mediterranean by tropical Red Sea species.

Since POR's [1978] monograph on Lessepsian migration, several specialists have deepened our knowledge of various taxonomic groups. BEN-ELIAHU [*in press*] reported new species of Lessepsian migrants, specifically nereid and serpulid polychaets; GODEAUX [1989] summarized the present knowledge of cladocera, copepods and thaliacea (tunicates) at both ends of the Suez Canal; and GALIL [1989] listed 31 Red Sea decapod crustaceans in the eastern Mediterranean, increasing by eight the number given by POR [1978]. Concerning molluscs, BARASH and DANIN [1986] listed 91 species of probable Red Sea origin in the Mediterranean, an addition of 21 species to those given by MIENIS and GAT [1981]. A recent study [GOLANI & BEN-TUVIA, 1989] enumerated 48 Red Sea fishes in the Mediterranean, an increase of seven species from an earlier report [BEN-TUVIA, 1985].

One of the most intriguing aspects of the phenomenon of Lessepsian migration is the emergence of new populations, presumably isolated from their source and established in a considerably different biotic and abiotic environment. It is assumed that this new habitat exerts new selective pressures, which could alter the populations' phenotypic and genotypic structures [MACARTHUR & WILSON, 1967, PARSONS, 1982]. PARSONS [1983] extended this hypothesis by claiming that occupation of a new niche in the target area could lead to formation of a new species. TORTONESE [1973] and KOSSWIG [1974] approached this issue by predicting phenotypic and genotypic changes from the source to the colonizing populations of Lessepsian fish migrants.

The only morphomeristic comparative works to date testing this theory were carried out on Red Sea versus Mediterranean populations of migrant fish, of the species *Sargocentron rubrum* (Forsskål, 1775) [GOLANI, 1987], *Upeneus asymmetricus* Lachner 1954 and *Upeneus moluccensis* (Bleeker, 1855) [GOLANI, 1988].

The present study widens these two previous studies by comparing some meristic characters of seven Lessepsian species, including the three species mentioned above, and *Pempheris vanicolensis* Cuvier and Valen-

ciennes, 1831, *Sillago sihama* (Forsskål, 1775), *Siganus luridus* (Rüppell, 1829), and *Siganus rivulatus* (Forsskål, 1775), all representing some of the most successful migrant fish species.

MATERIALS AND METHODS

Specimens for the present study were obtained from two sources. Some were collected from commercial trammel net (*Sargocentron rubrum*, *Pemphe-
ris vanicolensis*, *Siganus luridus* and *S. rivulatus*), purse seine (*Sillago sihama*) and trawl (most *Upeneus asymmetricus* and most *U. moluccensis*). The remaining specimens were preserved material from the Hebrew University of Jerusalem Fish Collection, Tel-Aviv University, the Field Museum of Natural History, Chicago, and the Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden.

All Mediterranean fishes were collected off the coast of Israel, while specimens representing the source populations were obtained from the northern part of the Red Sea, i.e., the Gulf of Aqaba and the Gulf of Suez, with the exception of *Sillago sihama*, which was caught in Hong Kong.

The meristic counts follow HUBBS and LAGLER [1947]. In most cases where the last dorsal and anal rays were divided almost to the base, they were counted as a single ray. In pectoral fins a single count was given for all elements, while in anal rays only the soft rays were counted. Lateral line counts of *S. rubrum*, *U. asymmetricus* and *U. moluccensis* included all the pored scales, while in *S. sihama* and *P. vanicolensis* the scales posterior to the caudal fin origin were excluded. Concerning *P. vanicolensis*, lateral line counts were available only from Mediterranean populations. Regarding *Siganus spp.*, minute scales size prohibited accurate and reliable counts.

Vertebral counts were obtained in most cases by removal of the fleshy exterior, with the exception of all Red Sea and some of the Mediterranean specimens of *S. rubrum*, which were X-rayed.

Vertebral counts for *U. moluccensis* were not analysed statistically due to the rarity of the species in the northern Red Sea, resulting in too small a sample. *S. sihama* were unavailable from the Red Sea, and the species was represented by only a small sample from Hong Kong.

Meristic variations of Red Sea and Mediterranean populations were compared by chi square test for independence in contingency tables.

RESULTS

Frequency of occurrence of 4 meristic characters of the seven species are given in Fig. 1.

Of 15 statistical comparisons, 6 characters were found to be statistically significantly different. The number of lateral line scales showed the most pronounced difference between the parental and colonizing populations. In the

Mediterranean, reduction of number of lateral line scales was observed in *S. rubrum*, while in *U. asymmetricus* the number had increased. Cases of a higher count of pectoral rays were slightly more common in the Red Sea populations of *P. vanicolensis* whose anal fin has a reduced number of rays in the Mediterranean. The frequency of occurrence of vertebral counts was different only in *S. rubrum*, revealing a slightly lower number in the Mediterranean.

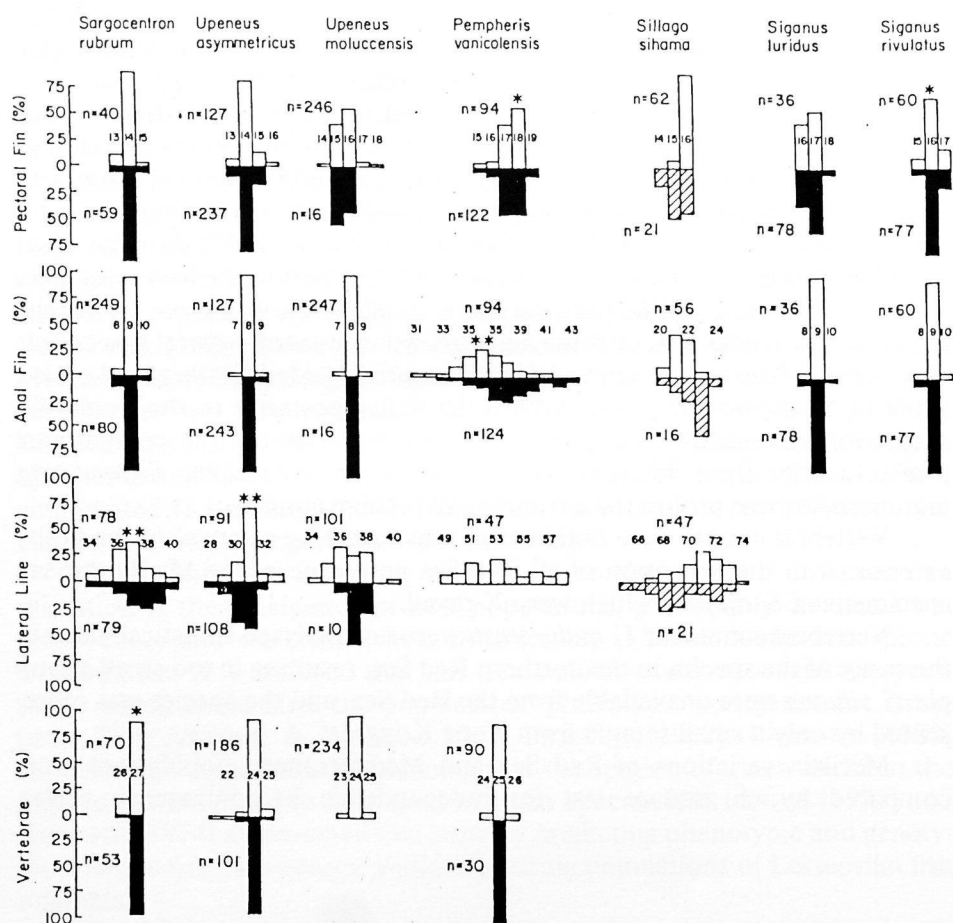


FIGURE 1. - Frequency of occurrence of 4 meristic characters of Mediterranean populations (white bars) in comparison to Red Sea populations (black bars). Striped bars represents Hong Kong *S. sihama* population.

* $P < 0.05$

** $P < 0.01$

DISCUSSION

The recent increase in Lessepsian migrant studies of various taxonomic groups has been largely limited to descriptions of the inventory in each group. Fishes, unlike most invertebrates, are subject to commercial fishery, and are therefore available in large quantities for scientific study throughout the year. Additionally, due to their economic importance, fish are the subject of a considerable number of biological studies. Among those fish whose biology has been studied are the seven fish of the present work.

Sargocentron rubrum is a nocturnally active holocentrid that was first recorded in the Mediterranean by HAAS and STEINITZ [1947]. After two decades of relative paucity [BEN-TUVIA, 1966], it became common in rocky substrate at 10 to 40 m, where it is caught mainly by trammel nets. It feeds primarily on decapod crustaceans and, to a lesser extent, on polychaets [GOLANI *et al.*, 1983; BEN-ELIAHU *et al.*, 1983]. Spawning season in the Mediterranean extends from June to September [GOLANI & BEN-TUVIA, 1985].

Upeneus asymmetricus is a bottom-dwelling mullid, which has been known in the Mediterranean since the early 1940s (as *Upenoides tragula*, Kosswig, 1950). This species has apparently shifted its habitat to somewhat deeper waters; eastern Mediterranean trawlers catch large quantities of *U. asymmetricus* at depths of 20 to 40 m, while in the northern Gulf of Aqaba it is very common on sandy bottom at depths of 1 to 2 m [GOLANI, 1988]. The main components of its diet are macrurid crustaceans [GOLANI and GALIL, *unpublished data*]. Spawning season in both seas is during April to October [GOLANI, 1988].

Upeneus moluccensis. Like its congeneric species above, *U. moluccensis* has been known in the Mediterranean since the 1940s [KOSSWIG, 1950]. This species is very common in the eastern Mediterranean on muddy substrate at depths of 40 to 70 m [GOLANI, *in press*], and is an important component in the Israeli trawl fishery. In the Gulf of Aqaba it is very rare, probably due to a scarcity of suitable substrate. However, BEN-TUVIA [1968] reported it as common in the southern Red Sea. Its diet consists mainly of macrurid crustaceans; fish is a substantial component in the diet of large specimens [GOLANI, *in press*]. Spawning season was shortened following migration, occurring from March to December in the southern Red Sea [BEN-TUVIA, 1968], from June to September in the Mediterranean [GOLANI, *in press*].

Pempheris vanicolensis. This nocturnal fish became very common only a short while after it was first recorded as a Lessepsian migrant under the name *Pempheris molucca* [MOUNEIMNE, 1979]. In the eastern Mediterranean, it inhabits caves and crevices at depths of 1 to 10 m. SHARON [1985] recorded a year-round recruitment of juveniles in Elat (at the northern tip of the Gulf of Aqaba), indicating a probable year-round spawning season. Examination of gonads in Mediterranean populations revealed a substantial limiting of the spawning season there from late March to September (*unpublished data*).

Sillago sihama. This species, like *Pempheris vanicolensis*, is one of the more recent arrivals to colonize the Mediterranean [MOUNEIMNE, 1977]. Only a few years after arriving it established large populations that contributed considerably to the local fisheries. It is rare in the Red Sea and conse-

quently no Red Sea specimens were available for the present study. In the Mediterranean its diet consists primarily of polychaet worms. Spawning season in the Mediterranean extends from May to September (unpublished data).

Siganus luridus was first recorded in the Mediterranean in 1955 [BENTUVIA, 1964]. It occupies rocky habitats with thick vegetation on which it feeds, and where it is occasionally caught by trammel nets. Spawning season in the Mediterranean was shortened from April to August, compared with March to September in Elat [POPPER, 1979].

Siganus rivulatus. This fish was one of the first Lessepsian migrants to be recorded [STEINITZ, 1929]. It is one of the most common fish in vegetation-covered rocky and open habitats in the Mediterranean coast of Israel, where it is caught in large quantities in trammel nets and occasionally by purse seine. *S. rivulatus*, like its congeneric migrant, feeds on algae and seagrasses [LUNDBERG, 1989]. Spawning season in both seas is from May to August [POPPER, 1979].

In most of the above species some meristic changes have occurred (Fig. 1). Many studies of wild populations as well as controlled experiments have demonstrated that environmental changes evidently lead to phenotypic alteration [for review see LINDSEY, 1988]. The likeliest explanation for the changes in meristic counts between Red Sea and Mediterranean populations is the combination of the shifting and/or shortening of the spawning seasons and the different temperature regimes in the two seas. Fig. 2 shows that the spawning seasons of the two species inhabiting deeper waters, namely *S. rubrum* and *U. moluccensis*, are almost confined to the period when the average monthly temperature in the Mediterranean is higher than the maximum annual temperature in the Gulf of Aqaba. Taking into account the well-established phenomenon of negative correlation between temperature during embryonic development and number of meristic elements [HUBBS, 1922; LINDSEY, 1988], the observed reduction of vertebrae and lateral line scales in both species can be expected (although the small sample of *U. moluccensis* from the Red Sea does not permit statistical confirmation). Those species whose spawning season in the Mediterranean includes colder months than its source population's in the Red Sea do not manifest one clear trend of meristic changes (e.g. *P. vanicolensis* shows reduction in number of anal rays but a slightly higher number of pectoral rays, similar to *S. rivulatus*).

These findings raise the question whether we are witnessing an evolutionary process that will eventually lead to the formation of new taxons. The main difficulty in answering this question stems from the ambiguous nature of the relationship between genotype and phenotype as expressed by meristic counts. Despite the strong influence of environmental factors on meristics, KIRPICHNIKOV [1981] and LEARY *et al* [1985] found high values of heritability of meristic elements. There is increasing evidence of another factor that may be leading to a further separation of the colonizing from the source population: meristic-count responses in the colonizers to environmental conditions in the parental history [LINDSEY, 1988]. The same author asserts that the response of meristic elements to environmental factors is not just a by-product of physicochemical conditions, but also increases individual fitness to the new habitat.

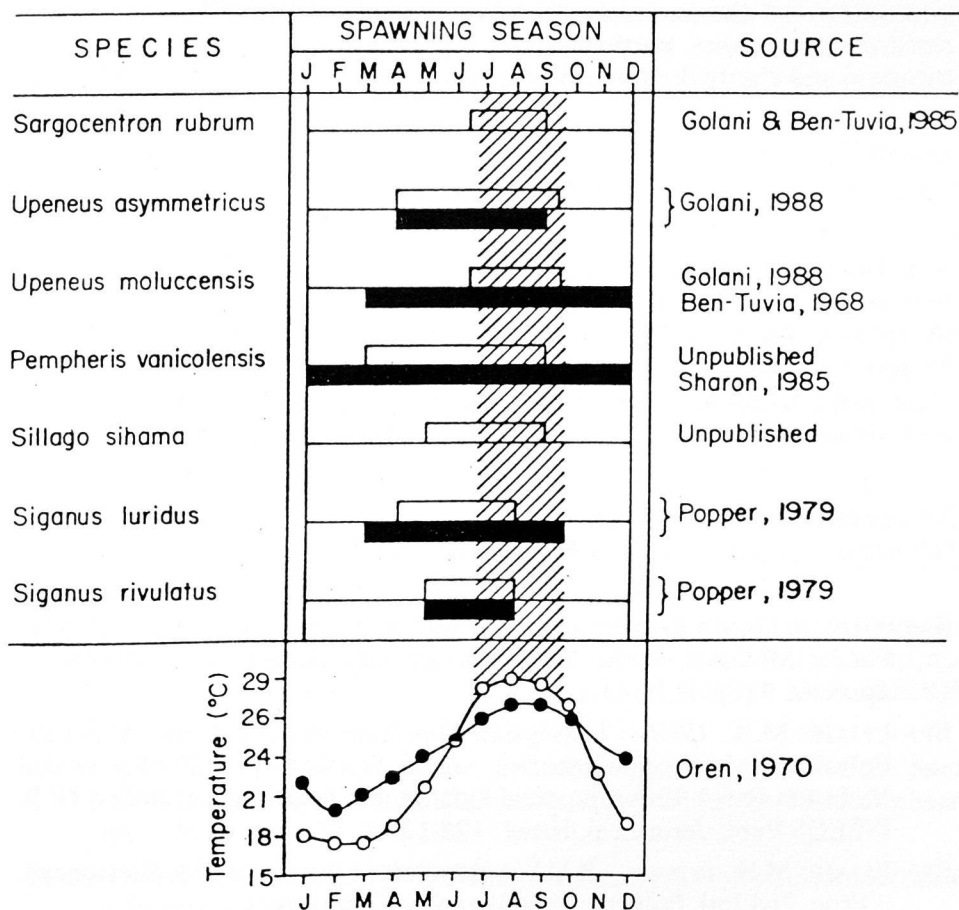


FIGURE 2. - Spawning season of Mediterranean (white) and Red Sea (black) species, with monthly average temperatures. (Medit., white circles; Red Sea, black). Shaded areas represent periods where temperature in the Mediterranean is higher than annual maximum in the Northern Red Sea.

For example, it was demonstrated that within the same species, specimens with a lower number of vertebrae also have a lower overall metabolic rate [TZOY, 1971]. This consequently allows for better adaptation to colder water. Additionally SWAIN and LINDSEY [1986] showed that vertebral number (and probably other meristic traits) responds to temperature, resulting in different locomotory performance, depending on the viscosity of water. Such locomotory adaptation can enhance predatory avoidance.

It is noteworthy, however, that the genetic comparison by protein electrophoresis of 21 loci in Mediterranean and Red Sea populations of *Upeneus asymmetricus* and *U. moluccensis* did not reveal discernable genetic differences between the two populations of either species [GOLANI, 1988].

In summation, due to the documented selective advantage of environmentally-induced meristic changes, further deviation between the colonizing

population and the parental population can be predicted. However, more research is necessary, particularly on a phenotypic and genotypic level, to ascertain and clarify the process of speciation in Lessepsian migrant fish.

ACKNOWLEDGEMENTS

The author wishes to thank A. DIAMANT for helpful comments on the manuscript, and also A. BEN-TUVIA, the Hebrew University of Jerusalem, M. GOREN, Tel-Aviv University, K.C. JOHNSON and D. J. STEWART, Field Museum of Natural History, Chicago, and M. BOESMAN, Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, all of whom provided specimens. The author also wishes to thank S. APPELBAUM for his editorial assistance.

REFERENCES

- BARASH A. & DANIN Z. 1986. - Further additions on the knowledge of Indo-Pacific Mollusca in the Mediterranean Sea (Lessepsian migrants). - *Spixiana*, **9** (2): 117-141.
- BEN-ELIAHU M.N., 1989. - Lessepsian Migration in Nereididae (Annelida: Polychaeta): some case histories. - In: E. SPANIER, Y. STEINBERGER and M. LURIA (eds.), Environmental Quality and Ecosystem Stability, **IV B**, ISEEQS Publ., Jerusalem, Israel: 125-134.
- BEN-ELIAHU M.N., *in press*. - Red Sea serpulids in the eastern Mediterranean. - Proc. 2nd Intl. Polychaete conference. Copenhagen.
- BEN-ELIAHU M.N., GOLANI D. & BEN-TUVIA A., 1983. - On predation on polychaetes (annelids) by the squirrelfish *Adioryx ruber* (Holocentridae) with a new polychaete record for the Mediterranean coast of Israel. - *Tethys*, **11** (1): 15-19.
- BEN-TUVIA A., 1964. - Two siganids fishes of Red Sea origin in the eastern Mediterranean. - *Bull. Sea. Fish. Res. Stn.*, **37**: 3-9.
- BEN-TUVIA A., 1966. - Red Sea fishes recently found in the Mediterranean. - *Copeia*, (2): 254-275.
- BEN-TUVIA A., 1968. - Report on the fisheries investigations of the Israel South Red Sea Expedition, 1962. - *Bull. Sea Fish. Res. Stn.*, **52**: 21-55.
- BEN-TUVIA A., 1985. - The impact of the Lessepsian (Suez Canal) fish migration on the eastern Mediterranean ecosystem. - In: MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, M. and V. KIORTSIS (eds.), Mediterranean Marine Ecosystem. Plenum Press: 367-375.
- GALIL B., 1989. - Bathymetric distribution and habitat preferences of Lessepsian migrant Decapoda along the Mediterranean coast of Israel, or: Do decapods have cold feet? - In: E. SPANIER, Y. STEINBERGER and M. LURIA (eds.): Environmental Quality and Ecosystem Stability, **IV B**, ISEEQS Publ., Jerusalem, Israel: 147-153.

- GODEAUX J.E.A., 1989. - Thaliacea and Cladocera at both ends of the Suez Canal. - In: E. SPANIER, Y. STEINBERGER, and M. LURIA (eds.): Environmental Quality and Ecosystem Stability. **IV B**. ISEEQ Pub., Jerusalem, Israel: 169-176.
- GOLANI D., 1987. - Comparison of morphomeristical variations of Mediterranean and Red Sea populations of the Suez Canal migrant *Sargocentron rubrum*. - *Centro*, **3**: 25-31.
- GOLANI D., 1988. - Aspects of colonization of two Red Sea species, the gold-band goatfish *Upeneus moluccensis* and the brownband goatfish *U. asymmetricus*, migrants in the Mediterranean Sea. - Ph.D. thesis, the Hebrew University of Jerusalem, 124 + V p (Hebrew with English summary).
- GOLANI D., *in press*. - Niche separation between colonizing and indigenous goatfishes (Mullidae) in the eastern Mediterranean coast of Israel. - *Trans. Roy. Soc. S. Afr.*
- GOLANI D. & BEN-TUVIA A., 1985. - The biology of the Indo-Pacific squirrelfish, *Sargocentron rubrum* (Forsskål), a Suez Canal migrant to the eastern Mediterranean. - *J. Fish. Biol.*, **27**: 249-258.
- GOLANI D. & BEN-TUVIA A., 1989. - Characterization of Lessepsian (Suez Canal) fish migrants. - In: E. SPANIER, Y. STEINBERGER, and M. LURIA (eds.): Environmental Quality and Ecosystem Stability. **IV B**. ISEEQS Pub., Jerusalem, Israel: 235-243.
- GOLANI D., BEN-TUVIA A & GALIL B., 1983. - Feeding habits of the Suez Canal migrant squirrelfish, *Sargocentron rubrum* in the Mediterranean Sea. - *Isr. J. Zool.*, **32**: 194-204.
- HAS G. & STEINITZ H., 1947. - Erythrean fishes on the Mediterranean coast of Palestine. - *Nature, London*, **160**: 28.
- HUBBS C.L., 1922. - Variations in the number of vertebrae and other meristic characters of fishes correlated with the temperature of water during development. - *Amer. Nat.*, **56**: 360-372.
- HUBBS C.L. & LAGLER K.F., 1947. - Fishes of the Great Lakes region. - *Bull. Cranbrook Inst. Sci.*, **26**: VI + 186 p.
- KIRPICHNIKOV V.S., 1981. - Genetic Bases of Fish Selection. - Springer-Verlag, Berlin and New York, 410 p.
- KOSSWIG C., 1950. - Erythräische Fische im Mittelmeer und an der Grenze der Ägäis. Syllegomena Biologica. Festschrift Kleinschmidt. - *Akad Verlag, Leipzig*: 203-212.
- KOSSWIG C., 1974. - Modificability, a neglected factor for area expansion in marine fish. - *Istanbul Univ. Fen. Fak. Mecm.*, Ser. B. **39** 1-2: 1-7.
- LEARY R.F., ALLENDORF F.W. & KNUDSEN, K.L., 1985. - Inheritance of meristics variation and the evolution of developmental stability in rainbow trout. *Evolution* **39**: 308-314.
- LINDSEY C.C., 1988. - Factors controlling meristic variation. - In: W.S. HOAR and D.J. RANDALL (eds.), Fish Physiology. **XI B**. Academic Press. 197-274 p.

- LUNDBERG B., 1989. – Food habits of *Siganus rivulatus*, a Lessepsian migrant, as adapted to algal resources at the coast of Israel. – E. SPANIER, Y. STEINBERGER and M. LURIA (eds.): Environmental Quality and Ecosystem Stability, **IV B**. ISEEQS Pub., Jerusalem, Israel: 113-124.
- MACARTHUR R.H. & WILSON E.D., 1967. – The Theory of Island Biogeography. – Princeton Univ. Press, Princeton, NJ. 203 p.
- MIENIS H.K. & GAT G., 1981. – On the presence of the Indo Pacific nudibranch *Hypselerodoris infucata* along the Mediterranean Coast of Israel. – *Argemon Israel J. Malac.*, **7** (4): 51-52.
- MOUNEIMNE N., 1977. – Liste des poissons de la côte du Liban (Méditerranée orientale). – *Cybiurn* **1**: 37-66.
- MOUNEIMNE N., 1979. – Poissons nouveaux pour les côtes Libanaises. – *Cybiurn* **6**: 105-110.
- PARSONS P.A., 1982. – Adaptive strategies of colonizing animal species. – *Biol. Rev.*, **57**: 117-148.
- PARSONS P.A., 1983. – The Evolutionary Biology of Colonizing Species. – Cambridge Univ. Press, New York, 262 p.
- POPPER D., 1979. – Comparative biology of species and populations of rabbit fishes (Siganidae) from the Red Sea, Mediterranean and Pacific Ocean (Applicative aspects). – Ph.D. thesis, the Hebrew University of Jerusalem. 119 p. (Hebrew with English summary).
- POR F.D., 1978. – Lessepsian Migration. The Influx of Red Sea Biota into the Mediterranean by way of the Suez Canal. – Ecological Studies 23. Springer-Verlag, Berlin, 228 p.
- SHARON O., 1985. – Ecology and biology aspects of juvenile *Pempheris oualensis* (Pempheridae Teleostei) in northern Gulf of Eilat. – M. Sc. thesis. Tel-Aviv Univ. 75 p (Hebrew with English summary).
- STEINITZ W., 1929. – Beiträge zur Kenntnis der Küstenfauna Palästinas. – *Publ. Staz. Zool. Napoli*, **8** (3-4): 311-353.
- SWAIN D.P. & LINDSEY C.C., 1986. – Selective predation for vertebral number of young stickleback *Gasterosteus aculeatus*. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **41**: 1231-1233.
- TORTONESE E., 1973. – Facts and perspectives related to the spreading of Red Sea organisms into the eastern Mediterranean. – *Ann. Mus. Civico Stor. Nat. Genova*, **79**: 322-329.
- TZOY R.M., 1971. – Correlation between certain morphological and physiological traits in the Ropsha common carp. – *Izvestija Gosud nauchno-issled. Inst. Ozern. Rechn. Rybn. Khos. (Gosniorkh)*, **74**: 39-44.