Cah. Biol. Mar. (1995) 36 : 33-45

Évolution spatio-temporelle du zooplancton dans le bassin d'Arcachon : le rôle des variables de milieu.

J. D'ELBEE ** ET J. CASTEL*

**Laboratoire d'Océanographie Biologique, Université Bordeaux I, 2, rue du Professeur Jolyet - 33120 Arcachon*
***Adresse actuelle : Laboratoire d'Analyses de Prélèvements Hydrobiologiques (LAPHY), Centre d'Études et de Recherches Scientifiques, Musée de la Mer - BP 89 - 64200 Biarritz.*

Résumé : Entre décembre 1982 et avril 1984, des prélèvements de zooplancton et des mesures de température et de salinité ont été réalisés dans le bassin d'Arcachon (France) sur 8 stations réparties le long du gradient thermosalin. Les variations mensuelles de température et de salinité sont plus importantes sur les stations les plus internes ; toutes sont caractérisées par leur minimum hivernal de salinité. Le gradient thermique, accentué en hiver et en été, s'annule et s'inverse après les deux homothermies automnale et printanière. Par contre, le gradient salin est permanent et reste toujours croissant vers l'embouchure.
Le zooplancton est dominé par les copépodes (74,6 %). Les autres composants zooplanctoniques sont le méroplancton (10,53 %), les cladocères (9,29 %), les appendiculaires (4,91 %) et les chaetognathes (0,65 %). Une série d'analyses en composantes principales sur variables d'état suivi d'une classification hiérarchique des espèces a permis de regrouper ces dernières et d'évaluer le rôle de certaines variables de milieu : la salinité intervient dans la distribution spatiale des espèces en instaurant un gradient faunistique. La température, fortement dépendante des conditions saisonnières influence la succession temporelle et l'abondance des espèces. Ainsi, des espèces printanières de copépodes et de cladocères sont remplacées par des espèces estivo-automnales plus thermophiles. La période hivernale est marquée par une chute de la diversité et de l'abondance pour tous les groupes. Globalement, cette étude a révélé une richesse spécifique particulièrement élevée pour l'ensemble des groupes zooplanctoniques.

Abstract: Between December 1982 and April 1984, zooplankton samples, temperature and salinity measurements were performed in Arcachon bay (France), at eight stations along a salinity-temperature gradient. Monthly variations of temperature and salinity values were stronger at the inner sampling stations. The minimum salinity value reached in winter was the main hydrological character for all stations. The temperature gradient was marked in winter and summer, and reversed after automnal and spring homothermy. On the other hand, the increasing gradient of salinity from the inner bay to the inlet was permanent without reversion all the year round.
Copepoda dominated the zooplankton (74,61%). Other components were: meroplankton (10,53%), cladocera (9,29%), appendicularia (4,91%) and chaetognatha (0,65%). Principal Component Analysis with environmental factors and cluster analysis allowed to determine species groupings and to evaluate the influence of environmental factors: salinity mostly explained spatial pattern of zooplankters. Temperature which is highly dependent on seasonal conditions explained temporal sucessions and density of zooplankters. Spring species of copepoda and cladocera were distinguished from summer-automnal species. Low values for both diversity and abundance were observed for all taxa in winter. However, on average, this study revealed a relatively high species richness for all zooplanktonic groups.
Keywords: Zooplankton, Copepods, hydrology, Arcachon bay, multivariate data analysis.

Reçu le 4 juillet 1994 ; received July 4 1994
Accepté le 6 mai 1995 ; accepted May 6 1995.

Introduction

Les premiers travaux sur le plancton du bassin d'Arcachon datent du début du siècle, et concernent surtout le phytoplancton (Bergon, 1902 ; Peragallo et Peragallo, 1897-1908 ; Borde, 1938). Plus tard, Lubet (1953, 1955) en étudie les variations saisonnières, et en dresse un premier inventaire. Les travaux plus récents sur le zooplancton (Cazaux, 1973 ; Castel et Courties, 1979, 1982 ; d'Elbée, 1984, 1985) et le phytoplancton (Guillocheau, 1988) ont montré qu'il existe dans le bassin une répartition spatio-temporelle des espèces dépendant d'un fort gradient thermosalin, ainsi qu'une richesse spécifique et une abondance élevées. Les échanges entre le bassin et le proche océan Atlantique ont été particulièrement étudiés par d'Elbée et Castel (1991) pour les copépodes et les cladocères, par Mathivat-Lallier et Cazaux (1990) et Marcano (1994) pour le méroplancton annélidien.

La température et la salinité de l'eau, variables prises en compte dans les travaux précédents, ne peuvent cependant pas à elles seules expliquer la répartition, l'abondance et la diversité des espèces zooplanctoniques dans le bassin d'Arcachon. Par une méthode d'analyse multivariée, effectuée à la fois sur les espèces et les variables de milieu, nous avons tenté de mettre en évidence les facteurs qui pourraient rendre compte des fluctuations temporelles des abondances et de l'hétérogénéité spatiale des espèces. L'importance relative de chacune de ces variables a été évaluée. Une classification hiérarchique des espèces est proposée, permettant de les regrouper en fonction de leur localisation dans le bassin et de leur optimum saisonnier.

Présentation du milieu

Dans le golfe de Gascogne, le bassin d'Arcachon (44°40'N, 1°10'W) est avec l'estuaire de la Gironde et celui de l'Adour (Pyrénées-Atlantiques), un important milieu d'échange et d'apport de matière organique d'origine continentale. Cette lagune côtière mésotidale de forme triangulaire communique avec l'océan Atlantique par un chenal d'une quinzaine de kilomètres de long, et d'une profondeur moyenne de quinze mètres (Fig. 1). Le volume des échanges d'eau avec l'océan varie de 130.10^6 m³ (marées de mortes eaux) à 370.10^6 m³ (marées de vives eaux), ce qui donne un débit moyen de 30.10^3 m³.s⁻¹ au niveau des passes (Bouchet, 1968, 1993). A haute mer, les eaux s'étendent sur 155 km². A basse mer, cette superficie se réduit à 40 km² environ, pour un coefficient de 120. Le canal de Lège au nord, et surtout la Leyre au sud-est ainsi qu'une douzaine de petits ruisseaux déversent dans le bassin les eaux douces continentales, dont le volume varie annuellement de 900.10^6 m³ à $1\,340.10^6$ m³ (Bouchet, 1985).

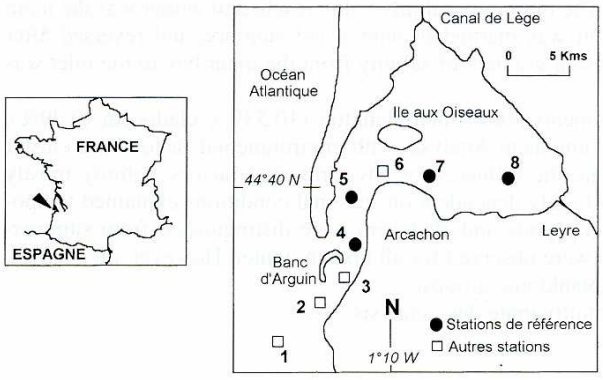

Figure 1. Emplacement et carte du bassin d'Arcachon montrant la position des huit stations de prélèvement.

Matériel et méthodes

Huit stations ont été sélectionnées le long du chenal de navigation principal (Fig. 1). Sur chacune d'entre elles, des prélèvements de plancton et des mesures de température et de salinité ont été réalisés mensuellement à haute mer et à basse mer, de décembre 1982 à avril 1984. Les stations 4, 5, 7 et 8 de référence ont été plus régulièrement échantillonnées que les autres (Tableau 1). Des contraintes logistiques et des conditions météorologiques défavorables expliquent l'absence de données sur certaines stations au début de l'année 1983. Cent soixante quatorze mesures de température et de salinité ont été réalisées sur l'ensemble du bassin (dont 144 sur les stations de référence), ainsi que 153 prélèvements de plancton (dont 123 sur les stations de référence). L'échantillonneur utilisé pour le zooplancton est un filet filtrant standard de type WP2 (200 µm de vide de maille ; 0,25 m² d'ouverture) décrit par Fraser (1966), et muni d'un débitmètre TSK. Les opérations sur le terrain débutent une heure environ avant l'étale et les dates sont choisies de manière à réaliser l'ensemble des travaux dans la même

Tableau 1. Dates et répartition des 153 prélèvements de plancton réalisés dans le bassin dArcachon, de décembre 1982 à avril 1984 (* = mesures supplémentaires de température et de salinité sur les stations de référence).

		Haute mer							
N° stations		1	2	3	4	5	6	7	8
Année	Mois								
1982	12				*	*		*	1
1983	1				5	6		7	*
	2				10	11		12	*
	3				15	16		*	17
	4				20	21		22	23
	5				*	*		*	*
	6				28	29		30	31
	6				36	37		38	39
	7				44	45		46	47
	8				52	53		54	55
	9				60	61		62	63
	10				68	69		70	71
	11	76	77	78	79	80	81	82	83
	12			92	93	94	95	96	97
1984	1				104	105	106	107	108
	2		114	115	116	117	118	119	120
	3				129	130	131	132	133
	4	139	140	141	142	143	144	145	146

		Basse mer							
N° stations		1	2	3	4	5	6	7	8
Année	Mois								
1982	12				2	3		4	*
	1				*	*		8	9
	2				*	*		13	14
	3				*	*		18	19
	4				*	*		*	*
	5				24	25		26	27
1983	6				32	33		34	35
	6				40	41		42	43
	7				48	49		50	51
	8				56	57		58	59
	9				64	65		66	67
	10				72	73		74	75
	11	84	85	86	87	88	89	90	91
	12			98	99	100	101	102	103
1984	1				109	110	111	112	113
	2	121	122	123	124	125	126	127	128
	3				134	135	136	137	138
	4	147	148		149	150	151	152	153

journée. Sur chaque station, la température et la salinité de l'eau sont mesurées 2 m sous la surface et les traits horizontaux de filet à plancton ont une durée d'environ 5 mn.

Au laboratoire, le prélèvement de plancton est homogénéisé par agitation. La détermination des espèces et les comptages effectués sur l'ensemble de la cuve concernent au moins une centaine d'individus, d'où une erreur maximale de 30 % sur les effectifs (Frontier, 1972).

Une série d'analyses multivariées ont été réalisées sur les données : dans un premier temps, une analyse en composante principale (ACP) normée sur le tableau X1 des effectifs transformés en log(X+1) (153 relevés x 44 taxons) (Tableaux 1 et 2) a donné la valeur de l'inertie globale des facteurs. Puis, dans un deuxième temps, une série d'analyses en composantes principales sur variables instrumentales (= de milieu) (ACPVI) (Schektman *et al.*, 1984 ; Sabatier *et al.*, 1989 ; Lebreton *et al.*, 1991) a nécessité deux tableaux : le tableau des abondances X1, et un tableau X2 (153 relevés x 27 modalités) constitué des 6 variables suivantes : stations (O), mois de l'année (M), années (A), marée (R), température (T) et salinité (S) de l'eau. Les 4 premières variables ont été mises sous forme disjonctive (une colonne de X2 ne renferme qu'une modalité) et constituent ainsi 25 modalités, auxquelles s'ajoutent les 2 variables quantitatives (T) et (S) (Tableau 4). L'ACPVI du tableau X1 des abondances par rapport au tableau X2 des variables d'état est l'ACP d'un tableau X'1 obtenu par régression multiple colonne par colonne de X1 sur X2 (Sabatier *et al.*, 1989 ; Desselle, 1992). Les ACPVI réalisées en éliminant une ou plusieurs variables dans X2 ont permis de quantifier et de comparer le rôle respectif des variables de milieu sur la distribution et la densité des espèces zooplanctoniques dans le bassin d'Arcachon. Enfin, une classification hiérarchique sur le tableau X1 des espèces a été réalisée en utilisant comme indice d'affinité le coefficient de corrélation de Pearson, et comme méthode d'agglomération le lien complet (Legendre et Legendre, 1979 ; Sørensen, 1948).

Résultats

Hydrologie

Au début de l'année 1983, les températures des eaux sont plus élevées à haute mer qu'à basse mer (Fig. 2) puis en mars se met en place l'homothermie printanière des eaux. A partir du mois d'avril, le gradient thermique s'inverse : les eaux internes, à faible salinité, ont une température plus élevée que celle des eaux océaniques. Cette différence persiste durant tout l'été, au cours duquel les écarts et les valeurs de température croissent régulièrement, montrant ainsi une forte hétérogénéité thermique. Une température maximale est atteinte en août 1983, puis les valeurs décroissent régulièrement pour atteindre une valeur minimale de 6,8 °C en décembre 1983. Durant toute cette période, la température des eaux les plus internes baisse plus rapidement que celle des eaux océaniques ; un deuxième gradient thermique, orienté en sens inverse, s'installe donc en octobre 1983 et persistera jusqu'en mars 1984.

La très forte pente des courbes de salinité (Fig. 2) de décembre 1982 à mai 1983 correspond à d'importants apports d'eau douce dus à une pluviométrie élevée. Cette dessalure est particulièrement remarquable à marée basse sur les stations les plus internes (stations 7 et 8). La diminution estivale des précipitations et des apports d'eau douce contribue à l'accroissement régulier de la salinité à partir de mai jusqu'en décembre sur l'ensemble du bassin. Les différences très marquées de salinité sur la station 8, la plus interne, entre décembre 1982 (S ‰ = 15 ‰) et décembre 1983 (S ‰ = 31,4 ‰) sont dues aux abondantes précipitations de l'hiver 1982.

Les températures moyennes annuelles calculées sur les 4 stations de référence sont pratiquement identiques, de 13,6 °C à la station 4 à 14,0 °C à la station 8, mais les variations s'accroissent sur les stations les plus internes. L'écart entre les valeurs extrêmes varie de 13,1 °C (station 4) à 17,1 °C (station 8). Les salinités moyennes annuelles croissent régulièrement à mesure que l'on se rapproche de l'ouverture sur l'océan (27,84 ‰ à la station 8 et 32,14 ‰ à la station 4). L'essentiel des différences entre stations provient des valeurs minimales (15 ‰ à la station 8 et 24,5 ‰ à la station 4). L'écart entre les valeurs extrêmes varie de 11,05 ‰ (station 4) à 17,51 ‰ (station 8).

Pour chaque station de référence, des aires thermosalines ont été réalisées à partir des 144 couples de mesures (T°C, S ‰) (Fig. 3). La station 4, la plus proche de l'embouchure, a une aire thermosaline 5 fois plus réduite que la

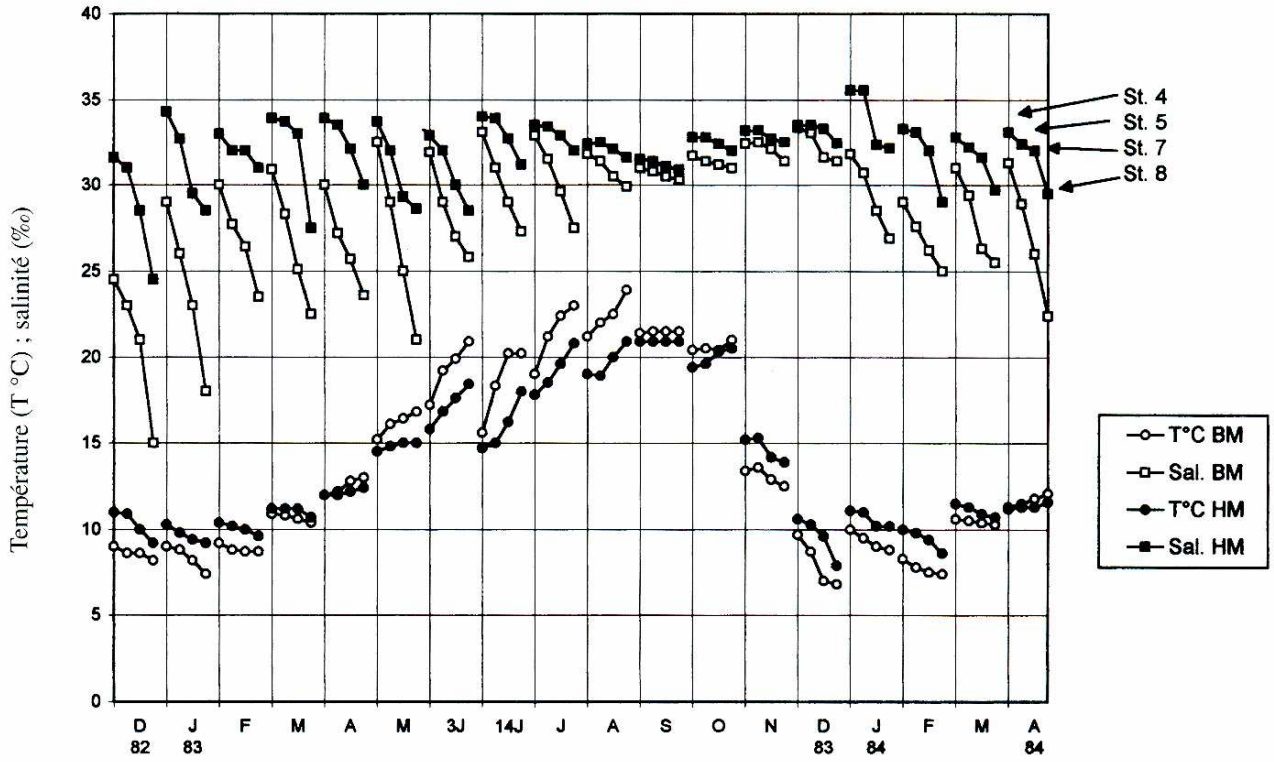

Figure 2. Évolution mensuelle de la température et de la salinité sur les 4 stations de référence 4, 5, 7 et 8 (BM = Basse mer ; HM = Haute mer).

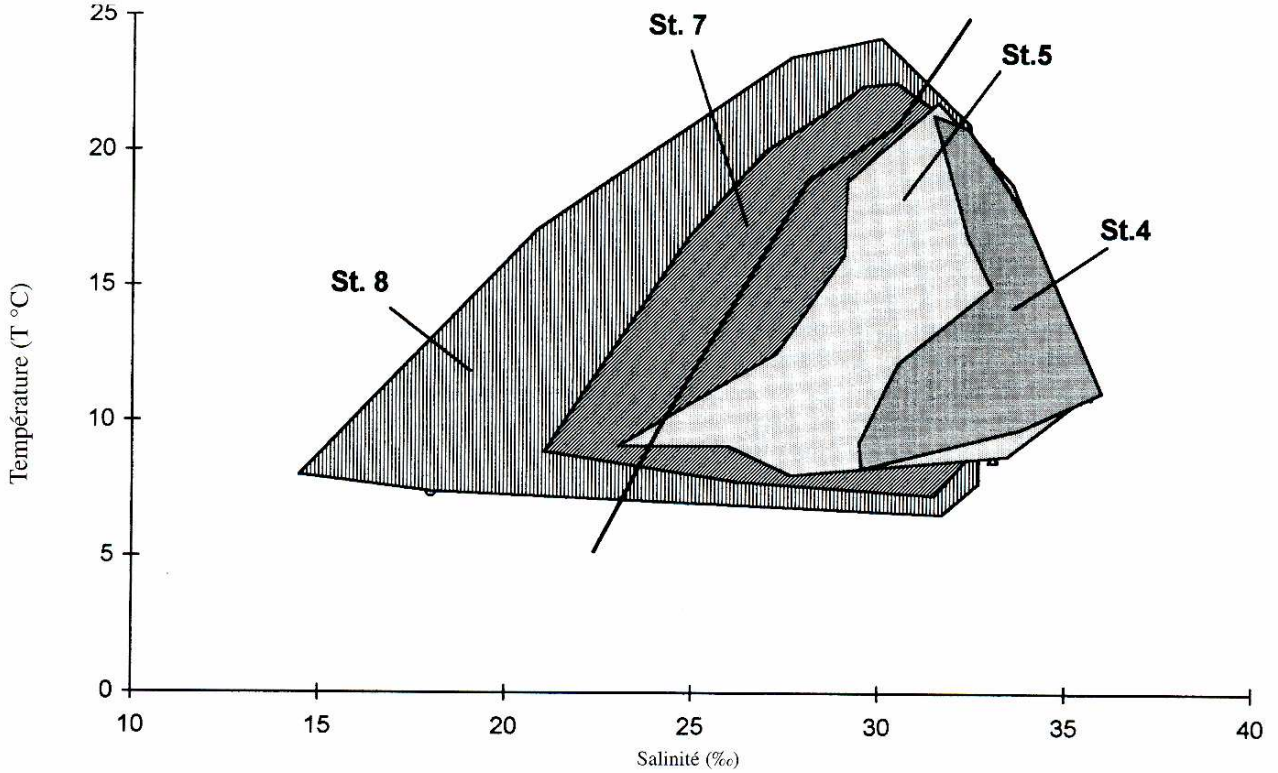

Figure 3. Diagrammes thermosalins des 4 stations de référence 4, 5, 7 et 8. Les valeurs (T °C, S ‰) à gauche du trait ne sont rencontrées qu'à basse mer.

station 8 la plus interne. Durant l'année, les variations thermiques entre les stations ne sont pas très importantes. En revanche, en période hivernale, une différence importante de salinité apparaît entre les stations au moment du minimum annuel. Les couples de température et de salinité ont été délimités en fonction de la marée (Fig. 3). Les stations 4 et 5 ont des valeurs (T°C, S ‰) que l'on retrouve au flot sur toute la période d'étude et sur l'ensemble des stations. Par contre, de nombreuses valeurs de température et de salinité mesurées sur les stations 7 et 8 ne se rencontrent qu'au jusant.

Le zooplancton : composition et évolution temporelle

Le zooplancton du bassin d'Arcachon est constitué principalement de 5 groupes d'organismes : les copépodes (74,61 %), le méroplancton (10,53 %), les cladocères (9,29 %), les appendiculaires (4,91 %), et les chaetognathes (0,65 %) (Tableau 2).

Les copépodes sont présents toute l'année, et c'est de loin le groupe le plus abondant (Fig. 4). Trente-trois espèces planctoniques ont été recensées dans le bassin d'Arcachon (d'Elbée et Castel, 1991) dont 26 ont été sélectionnées pour la présente étude en raison de leur dominance (Tableau 2). Huit sont autochtones au bassin, et n'en sortent pratiquement jamais : *Acartia grani, A. bifilosa, A. discaudata, Parapontella brevicornis, Isias clavipes, Temora stylifera, Cyclopina littoralis* et *A. tonsa*. Toutes les autres espèces, notamment *Paracalanus parvus* sont communes avec la province néritique avoisinante, et pénètrent dans le bassin au flot. Les fluctuations saisonnières et tidales des abondances sont plus importantes sur les stations les plus internes. Il existe donc un gradient d'abondance des copépodes, croissant vers l'embouchure en hiver et décroissant en été, qui s'inverse deux fois par an au moment de l'homothermie printanière et automnale des eaux. Ces gradients de densité se prolongent dans la province néritique jusqu'au talus continental selon des modalités différentes (d'Elbée et Castel, 1991).

Sept taxons constituant le méroplancton ont été sélectionnés lors de cette étude : les véligères de gastéropodes (3,8 %), les larves de cirripèdes (3,7 %), les véligères de bivalves (1,1 %), les larves d'annélides (0,9 %), les larves de décapodes (0,9 %), les cyphonautes de bryozoaires (0,2 %) et les larves d'épicarides (Tableau 2). Seules, les 3 premières catégories sont bien représentées dans le plancton. Les maximums de densité observés à basse mer en période estivale sur les stations intermédiaires 5 et 7 indiquent l'existence d'un centre de dispersion à leur niveau (Fig. 4).

Sept espèces de cladocères constituent 9,3 % de la faune zooplanctonique du bassin d'Arcachon. La représentativité de ce groupe sur toute la période d'étude est donc plus faible que celle du méroplancton, mais les effectifs estivaux sont plus élevés (Tableau 2). L'analyse des courbes d'effectifs montre un ordre d'apparition des différentes espèces dans le

Tableau 2. Liste des 44 taxons les plus abondants du zooplancton. (Code = Code des taxons ; Occ. = Occurence ; % = Pourcentage du taxon sur le total zooplanctonique ; Moy. = Moyenne ; E.S. = Erreur standard ; D. max. = Densité maximale). Les abondances sont indiquées en individus / m^3.

Taxons	Code	Occ.	%	Moy.	E.S.	D. max.
Total zooplancton		**153**	**100,00**	**4 325**	**427**	**26 962**
Total Copépodes		**153**	**74,61**	**3 227**	**359**	**26 479**
Paracalanus parvus	Pp	149	16,71	742	84	5 864
Total Méroplancton		**148**	**10,53**	**471**	**69**	**7 688**
Acartia discaudata	Ad	95	10,31	718	171	9 338
Acartia grani	Ag	32	9,88	2 044	752	15 199
Total Cladocères		**96**	**9,29**	**641**	**113**	**10 077**
Acartia clausi	Ac	79	9,05	758	185	7 530
Acartia bifilosa	Ab	42	6,88	1 083	616	24 142
Isias clavipes	Ic	58	5,88	671	179	6 828
Temora longicornis	Tl	133	5,65	281	49	2 986
Appendiculaires	Ap	128	4,91	254	30	2 030
Evadne nordmanni	En	57	4,31	500	103	3 529
Véligères gastéropodes	Ga	104	3,80	242	42	2 208
Larves Cirripèdes	Ci	123	3,75	202	67	7 166
Penilia avirostris	Pa	42	2,08	328	112	3 570
Pseudocalanus elongatus	Pe	74	1,92	172	49	2 452
Oncaea media	Om	123	1,84	99	14	737
Euterpina acutifrons	Ea	145	1,75	80	10	1 174
Podon polyphemoïdes	Po	44	1,71	257	95	3 468
Oïthona helgolandica	Oh	107	1,25	77	12	611
Véligères Bivalves	Bi	101	1,07	70	10	594
Parapontella brevicornis	Pb	81	0,90	73	14	595
Larves d'Annélides	An	126	0,88	46	6	357
Larves Décapodes	De	103	0,86	55	10	632
Centropages hamatus	Cu	57	0,71	82	17	690
Chaetognathes	Cg	100	0,65	43	6	392
Evadne tergestina	Et	14	0,62	294	151	1 979
Calanus helgolandicus	Ch	38	0,54	93	23	640
Evadne spinifera	Es	20	0,44	147	58	1 038
Corycaeus anglicus	Ca	101	0,41	27	4	187
Harpacticoïdes	Ha	65	0,26	27	4	148
Oïthona nana	On	90	0,20	15	2	74
Cyphonautes	Cy	52	0,17	21	3	127
Ctenocalanus vanus	Cv	28	0,14	32	8	140
Clausocalanus sp.	Cl	48	0,14	19	3	84
Podon intermedius	Pi	39	0,12	21	3	105
Amphipodes	Am	38	0,11	18	7	242
Centropages typicus	Ct	48	0,10	14	3	93
Diaxis hibernica	Dh	20	0,02	7	2	25
Microsetella rosea	Mr	10	0,02	13	9	97
Clytemnestra rostrata	Cr	21	0,02	5	1	16
Oïthona plumifera	Op	18	0,01	6	1	23
Calocalanus tenuis	Co	5	0,01	10	4	25
Labidocera wollastoni	Lw	5	0,00	6	2	14
Podon leuckarti	Pl	3	0,00	9	4	15
Larves Epicaridiennes	Ep	4	0,00	2	1	3
Calanoides carinatus	Cc	2	0,00	3	1	3

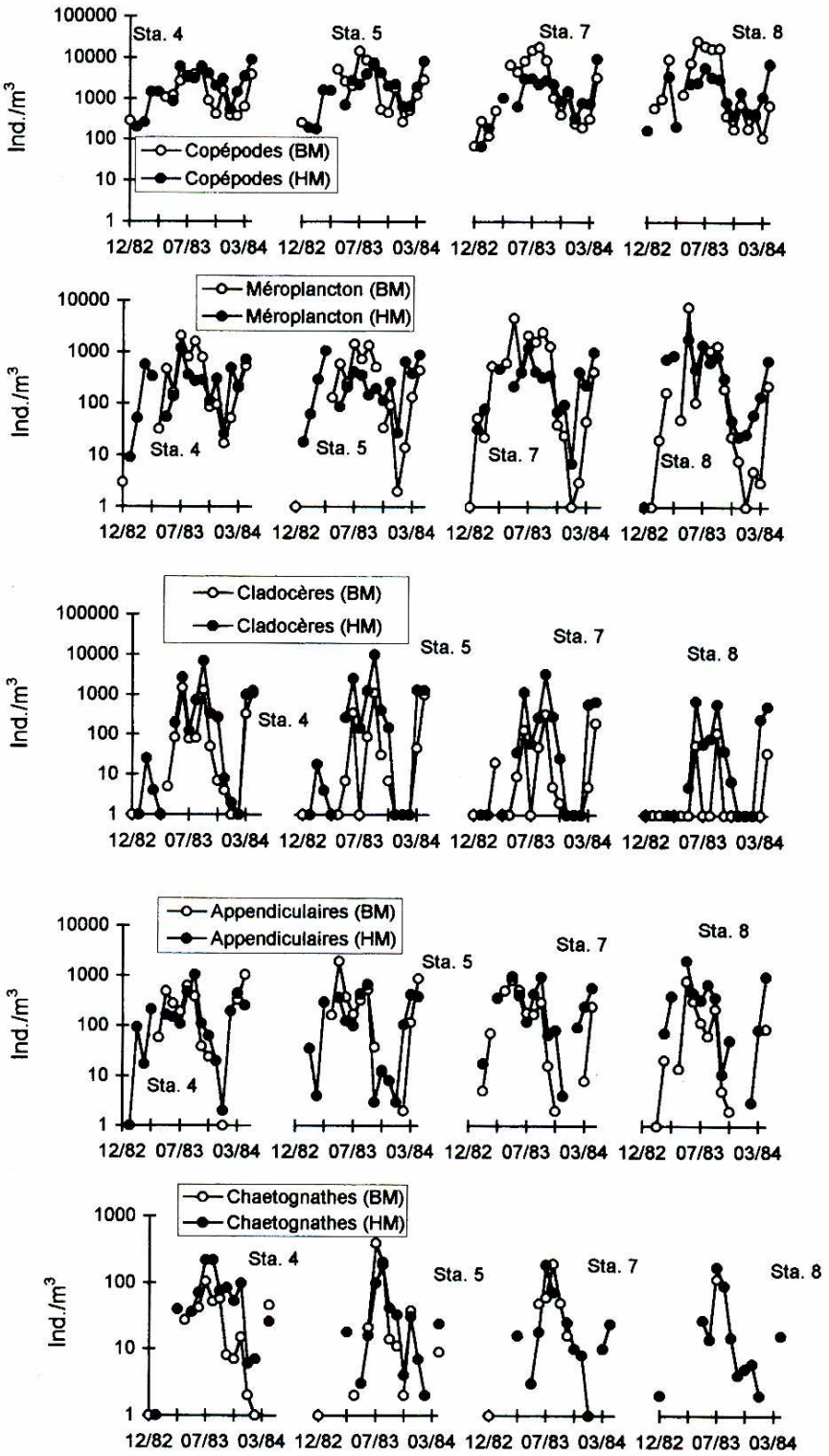

Figure 4 : Variations mensuelles de l'abondance des principaux composants du zooplancton entre décembre 1982 et avril 1984 sur les quatre stations de référence 4, 5, 7 et 8 (BM = Basse mer ; HM = Haute mer). Sur l'axe horizontal les mois indiqués par les graduations sont les suivantes : 12/82, 4/83, 7/83, 11/83 et 3/84 ; il y a eu deux campagnes de mesures en juin 1983.

temps (d'Elbée, 1985). Contrairement au méroplancton, les densités se répartissent selon un gradient croissant vers l'embouchure, les maximums étant observés au flot (Fig. 4).

Les appendiculaires et les chaetognathes ont toujours des densités moindres que les groupes précédents, mais constituent néanmoins des éléments non négligeables du zooplancton du bassin d'Arcachon (Tableau 2 et Fig. 4).

Le rôle des facteurs du milieu

L'analyse en composante principale (ACP) normée sur le tableau X1 des effectifs transformés en log(X+1) (153 relevés x 44 taxons) (Tableaux 1 et 2) a révélé que 35,46 % de l'inertie globale est répartie sur les 2 premiers facteurs (Tableau 3). L'ACPVI (O, A, M, R, T, S), réalisée à partir de X2 complet (27 modalités) a montré que les 6 variables sélectionnées expliquent plus de la moitié (58,80 %) de l'inertie de l'ACP de X1. La série d'ACPVI réalisées en éliminant à chaque fois une ou plusieurs variables dans X2 permet de quantifier leur contribution respective à l'inertie de l'ACP de X1. La variable M (mois de l'année) explique 27,89 %, soit presque le tiers de l'inertie totale de l'ACP (100 % = 44). Cependant, 11 modalités sont nécessaires pour rendre compte de cette contribution élevée, chaque mois de l'année ayant une contribution moyenne relativement faible (2,54 %). Ce sont la température (T) (inertie = 11,66 %) et la salinité (S) (inertie = 9,45 %) qui rendent le mieux compte de la répartition et des valeurs des effectifs dans X1. L'emplacement des stations (O), l'année (A) et la marée (R) ne contribuent que faiblement à la somme des valeurs propres de l'ACP.

Tableau 3 : Contribution des variables d'état à l'inertie totale de l'ACP normée. (Q = Nombre de variables explicatives ; % inertie/Q= Contribution moyenne d'une variable à l'inertie totale ; F1 = Inertie du premier facteur ; F1+F2 = Inertie des deux premiers facteurs).

	Inertie totale	% d'inertie	Q	% d'inertie/Q	F1	F1+F2
ACP	44	100,00			22,73 %	35,46 %
ACPVI (O, A, M, R, T, S)	25,87	58,80	23	2,56	34,01 %	54,16 %
ACPVI (O, M, R, T, S)	24,48	55,64	21	2,65	35,31 %	56,40 %
ACPVI (M, R, T, S)	22,49	51,11	14	3,65	35,98 %	58,89 %
ACPVI (M, T, S)	21,79	49,52	13	3,81	36,31 %	59,96 %
ACPVI (M, T)	17,63	40,07	12	3,34	34,67 %	63,34 %
ACPVI (R, T, S)	10,22	23,23	3	7,74	56,02 %	94,76 %
ACPVI (T, S)	9,29	21,11	2	10,56	59,00 %	100,00 %
Mois (M)	12,27	27,89	11	2,54		
Température (T)	5,13	11,66	1	11,66		
Salinité (S)	4,16	9,45	1	9,45		
Stations (O)	1,99	4,52	7	0,65		
Année (A)	1,39	3,16	2	1,58		
Marée (R)	0,93	2,11	1	2,11		
Total =	25,87	58,80				

Si l'on tient compte du nombre de modalités explicatives par variable (= nombre total de modalités - 1 pour les variables qualitatives), on constate que la température et la salinité, qui ne totalisent à elles seules que 2 modalités sur 27, ont un pourcentage d'inertie expliquée de 21,11 %, soit plus du 1/5^{e} de l'inertie totale (Tableau 3). La température et la salinité sont donc les variables explicatives les plus importantes des abondances d'espèces et de leur répartition dans le tableau X1, avec un avantage pour la première variable. L'absence de liaison statistique entre ces deux variables de milieu est confirmée par leur projection orthogonale sur le plan factoriel F1xF2 issu de l'ACPVI où X2 est réduit à ces deux variables (non figuré).

La projection des 27 modalités des 6 variables de milieu sur le plan factoriel F1xF2 issus de l'ACPVI (O, A, M, R, S, T) d'inertie la plus forte a été réalisée (Fig. 5). Leur répartition sur le plan F1xF2 montre, sur l'axe F1, une corrélation positive avec la basse mer (R2), et les stations les plus dulçaquicoles (O6, O7 et O8) ; une corrélation négative pour la salinité (S), la température (T), la haute mer (R1) et les stations les plus proches de l'embouchure (O1 à O5) (Tableau 4). Ces dernières, nettement séparées des précédentes mais bien regroupées entre elles subissent une influence néritique importante. F1 représente approximativement un gradient de salinité sur lequel se répartissent ces stations. L'axe F2 montre une corrélation positive avec la température de l'eau (T) et les mois estivaux et automnaux (M7, M8,..., M11), et une corrélation négative avec les mois hivernaux et printaniers (M12, M1,..., M6). La répartition de la variable "mois" montre une correspondance approximative entre les 4 saisons de l'année et les 4 quadrants du plan F1xF2. Les dates d'échantillonnage (Tableau 1) expliquent les différences importantes dans la position des modalités de la variable année : des prélèvements de plancton n'ont été réalisés qu'au mois de décembre en 1982 (A1), surtout à l'automne en 1983 (A2), et durant les 4 premiers mois de l'année en 1984 (A3).

La projection stimultanée, par superposition, des variables de milieu et des variables espèces sur un même plan factoriel F1xF2 permet de mieux appréhender l'influence des premières sur les secondes, ainsi que la signification des axes (Fig. 6). Peu de taxons sont corrélés positivement sur F1 (Tableau 5). Ce sont essentiellement 3 espèces de copépodes autochtones, présentes dans le bassin en période hivernale ou printanière : *Acartia discaudata* (Ad), *A. bifilosa* (Ab) et *Parapontella brevicornis* (Pb). Toutes les autres espèces ont des corrélations négatives, traduisant ainsi une richesse spécifique réduite du plancton sur les stations les plus internes en hiver. L'axe F2 permet de distinguer : (1) une faune planctonique de printemps, en bas

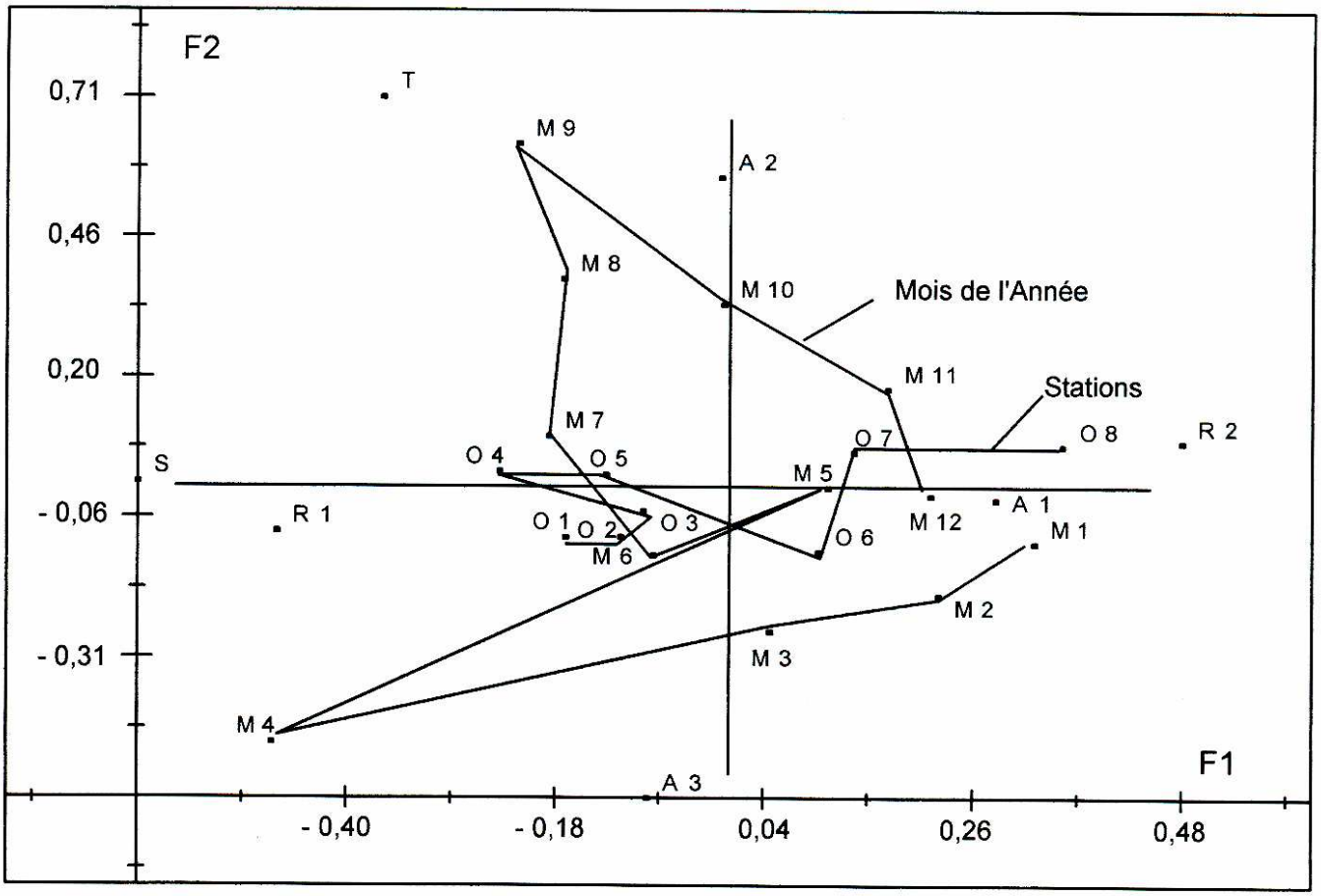

Figure 5 : Projection des 27 variables d'état dans le plan des deux premiers axes de l'ACPVI.

et à gauche du plan factoriel, avec notamment les espèces de copépodes suivantes : *Oïthona helgolandica* (Oh), *Acartia clausi* (Ac), *Temora longicornis* (Tl), *Centropages hamatus* (Cu), *Ctenocalanus vanus* (Cv), *Calanus helgolandicus* (Ch), *Pseudocalanus elongatus* (Pe), et le cladocère *Evadne nordmanni* (En) ; et (2) une faune estivale thermophile à corrélations positives sur F2, comprenant les copépodes *Acartia grani* (Ag), *Isias clavipes* (Ic), *Centropages typicus* (Ct) et les cladocères *Penilia avirostris* (Pa), *Evadne spinifera* (Es), et *E. tergestina* (Et). On constate également une succession dans le temps des divers éléments du méroplancton : larves de cirripèdes (Ci), d'annélides (An), de bivalves (Bi), de gastéropodes (Ga). La comparaison des corrélations de ces deux derniers taxons avec les facteurs montre une thermophilie prononcée pour les gastéropodes, et une halophilie forte pour les bivalves.

Une partition de dendrogramme réalisée sur les espèces a permis de les classer en 4 groupes principaux (Fig. 7). Un groupe (I) d'espèces mésohalines qui colonisent surtout les stations les plus internes du bassin est constitué des 5 espèces de copépodes autochtones ainsi que de certains éléments du méroplancton : gastéropodes (Ga) et cirripèdes (Ci) ; ce groupe se sépare en premier de toutes les autres espèces. Le deuxième groupe (II) comprend un ensemble d'espèces à affinités écologiques incertaines, situées proches de l'axe F1 de l'ACPVI présentée précédemment (Fig. 6). Le groupe (III) représente un ensemble d'espèces estivales et automnales, thermophiles, nettement séparé d'un dernier groupe (IV) d'espèces printanières.

Discussion

Conformément aux travaux antérieurs (Bouchet, 1968, 1985, 1993 ; Castel et Courties, 1982), cette étude met en évidence un fort gradient thermique et salin dans le bassin d'Arcachon. Les facteurs climatiques influent directement sur les conditions hydrologiques du bassin induisant des variations importantes de température et de salinité. La période hivernale semble particulièrement exposée à cette variabilité, notamment pour la salinité : les deux hivers 1982 et 1983 ont révélé des conditions de dessalure très différentes sur l'ensemble du bassin. Entre février 1976 et janvier 1977, Castel et Courties (1982) ont observé des minimums et des maximums thermiques et salins respectivement

Tableau 4 : Codification des variables d'état et de leurs modalités. (F1, F2 = Coordonnées des variables sur les deux premiers facteurs).

Variables d'état (Code)	Modalités (Total = 27)	Désignation	F1	F2
Année (A)	A1	1982	0,28	- 0,02
	A2	1983	0,00	0,56
	A3	1984	- 0,08	- 0,56
Mois (M)	M1	Janvier	0,32	- 0,10
	M2	Février	0,22	- 0,19
	M3	Mars	0,04	- 0,26
	M4	Avril	- 0,48	- 0,46
	M5	Mai	0,10	0,00
	M6	Juin	- 0,07	- 0,12
	M7	Juillet	- 0,19	0,09
	M8	Août	- 0,17	0,38
	M9	Septembre	- 0,22	0,62
	M10	Octobre	0,00	0,33
	M11	Novembre	0,16	0,18
	M12	Décembre	0,21	- 0,02
Stations (O)	O1	Station 1	- 0,17	- 0,09
	O2	Station 2	- 0,11	- 0,09
	O3	Station 3	- 0,09	- 0,04
	O4	Station 4	- 0,24	0,03
	O5	Station 5	- 0,13	0,02
	O6	Station 6	0,09	- 0,11
	O7	Station 7	0,13	0,06
	O8	Station 8	0,35	0,07
Marée (R)	R1	Haute mer	- 048	- 0,08
	R2	Basse mer	0,47	0,08
Salinité (S)	S	S ‰	- 0,62	0,00
Température (T)	T	T °C	- 0,36	0,71

de : 7-20 °C et 30-35 ‰ pour la station 4 ; 6-24 °C et 22-34 ‰ pour la station 7 ; 6-25 °C et 8-30 ‰ pour la station 8. Ces valeurs sont comparables à celles présentées ici, à l'exception du minimum de salinité de la station 8 qui est ici de 15 ‰. La partie la plus interne du bassin est donc soumise à des dessalures hivernales particulièrement importantes et variables d'une année sur l'autre. Entre le fond du bassin et son embouchure, l'évolution annuelle du gradient thermique d'une part, et du gradient salin d'autre part, suit des modalités différentes. Le premier est cyclique, accentué en hiver et en été, atténué ou disparaissant temporairement au printemps et en automne. C'est également lors de ces deux homothermies qu'il s'inverse. Par contre, le gradient salin est permanent et reste croissant vers l'embouchure durant toute l'année ; il est marqué en hiver, atténué en période estivale.

L'analyse en composantes principales sur variables d'état, utilisée en phytoécologie (Lebreton *et al.*, 1991) et en paléoclimatologie (Sabatier, 1983 ; Servant-Vildary et Roux, 1990) a permis de classifier les variables de milieu en fonction de leur aptitude à expliquer les valeurs du tableau d'abondance des taxons sélectionnés. La température, variable explicative la plus forte, intervient directement dans la croissance numérique des populations. La salinité, deuxième variable de contribution élevée, limite la répartition spatiale des espèces dans le gradient. Cependant, la contribution élevée de la variable mois, supérieure à la somme des contributions des deux variables précédentes, révèle une modification saisonnière marquée de la composition du zooplancton. La projection des taxons sur le plan factoriel F1xF2 issu de l'ACPVI ainsi que leur classification hiérarchique ont en effet révélé une faune planctonique de printemps et estivale nettement différenciées. Les variables O (stations) et R (marée) liées directement à la stratégie d'échantillonnage employée, sont respectivement des variables de localisation (sur le gradient) et de temps (sur le cycle de marée) qui n'apportent que peu d'information sur la croissance et la densité des populations. Cependant, la prise en compte de la marée dans l'expression des résultats permet de mieux comparer les particularités faunistiques entre les stations, et leur variabilité. La projection des variables stations sur le plan factoriel a permis de regrouper les stations O1 à O5 les plus proches de l'embouchure et de les distinguer des trois autres, plus internes (O6 à O8).

Toutes les espèces de copépodes autochtones et mésohalins présentes dans le bassin d'Arcachon sont nettement regroupées dans le dendogramme (groupe I), et séparées en premier de tous les autres taxons. A l'intérieur de ce groupe, on remarque que les espèces estivales et thermophiles : *A. grani* (Ag), *I. clavipes* (Ic) sont bien distinguées des espèces printanières : *A. bifilosa* (Ab), *A. discaudata* (Ad) et *P. brevicornis* (Pb). Dans le plan factoriel, les 2 premières espèces sont fortement corrélées avec la température (F2) ; les deux dernières avec une faible salinité (F1). Il semble donc que la salinité soit la principale cause de regroupement de toutes ces espèces dans le dendrogramme, la température expliquant les partitions suivantes du groupe I du dendrogramme et la répartition différenciée des espèces sur les plans factoriels. Cette situation ne semble pas se retrouver dans les autres estuaires de la zone Sud-Gascogne, sauf l'estuaire de Vigo, au nord-ouest de l'Espagne (Alcaraz, 1979 ; 1983). Il existe dans cet estuaire une succession spatio-temporelle de 4 espèces congénériques d'Acartiidae (*Acartia margalefi, A. clausi, A. discaudata* et *A. grani*) pratiquement analogue à celle rencontrée dans le bassin d'Arcachon, qui correspondrait à une réponse plus ou moins rapide des organismes aux variations temporelles du gradient thermosalin.

La deuxième partition du dendrogramme distingue des faunes copépodiennes printanière (groupes III) et estivo-automnale (groupe IV) bien différenciées. Le nombre d'espèces affectées par cette succession temporelle est plus

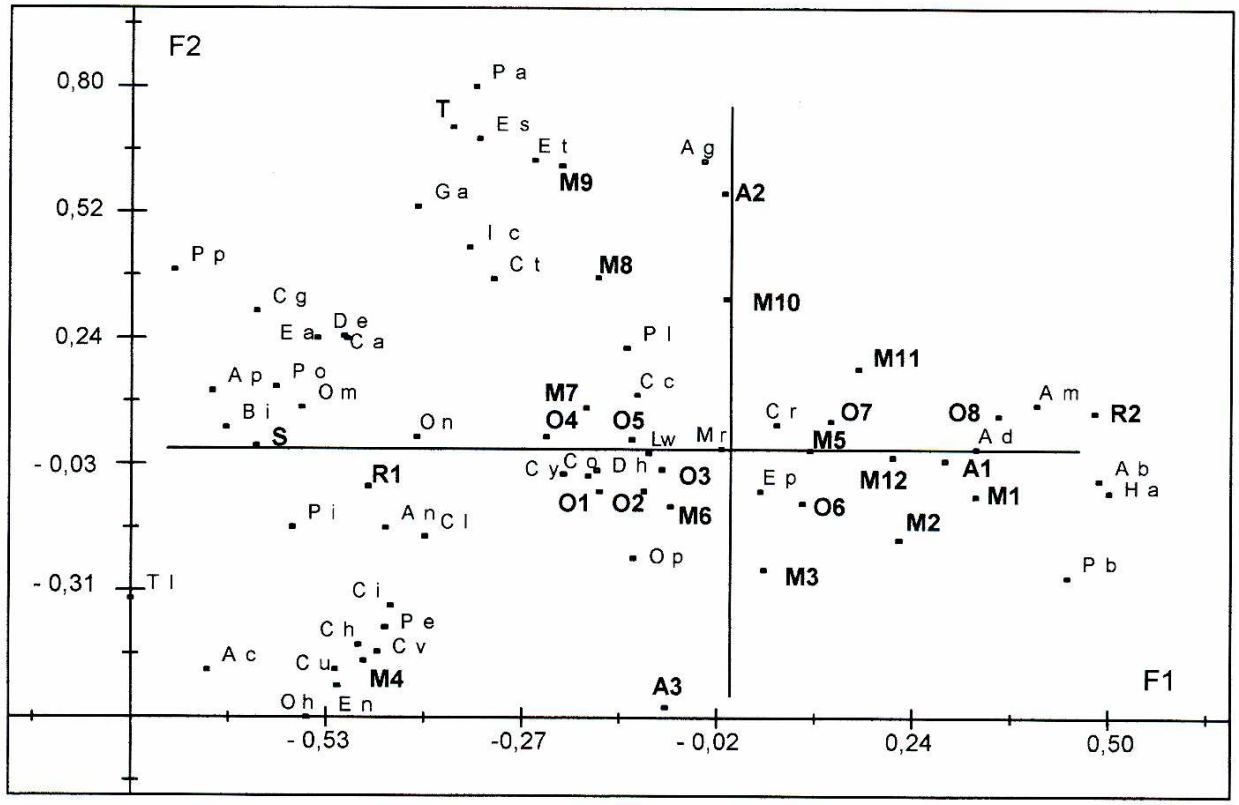

Figure 6 : Projection simultanée des 27 variables d'état (caractères gras) et des 44 taxons dans le plan des deux premiers axes de l'ACPVI.

important que dans le groupe I et concerne surtout des espèces polyhalines d'origine néritique. Des résultats comparables ont été signalés dans la partie aval des estuaires de la côte Atlantique Sud-Gascogne : Plencia (Villate et Orive, 1981a), Adour (d'Elbée et Castel, 1982), Gironde (Castel, 1981), Orio (San Vicente *et al.*, 1988) ou Mundaka (Villate, 1991). La répartition de ces espèces dans le plan factoriel F1xF2 est fortement dépendante de la température de l'eau qui est également le principal facteur expliquant la deuxième partition du dendrogramme.

Il semble donc que la salinité influencerait plus la répartition spatiale des espèces polyhalines et autochtones dans le bassin ; l'évolution temporelle de la température permettrait la succession saisonnière d'une faune copépodienne printanière et estivo-automnale bien différenciées.

Castel et Courties (1982) ont décrit pour les copépodes 3 contingents d'espèces "néritiques", "intermédiaires" et "autochtones" sur les stations 4, 7 et 8. Cependant, la méthodologie d'échantillonnage employée par ces auteurs (échantillonnage de la station 4 à haute mer et celui de la station 8 à basse mer) accentue les différences faunistiques entre stations. Nos résultats montrent qu'une telle existence d'assemblages contigus et permanents d'espèces zooplanctoniques le long du gradient thermosalin doit être nuancée. Le bassin d'Arcachon serait plutôt le siège d'un gradient de salinité permanent qui permettrait l'instauration d'un gradient faunistique, comme le décrit Brylinsky (1986) en zone côtière dans le détroit du Pas-de-Calais. Ce gradient faunistique est une zone d'interface (Frontier, 1978), où s'affrontent deux contingents d'espèces : l'un, très diversifié, comprenant des espèces polyhalines et néritiques, colonisant globalement les stations 1 à 6 (groupe III et IV) ; l'autre constitué d'un nombre restreint d'espèces autochtones et mésohalines colonisant globalement les stations 7 et 8 (groupe I). La localisation très interne de ce dernier contingent explique en partie que les espèces qui le composent ne sortent jamais du bassin (d'Elbée et Castel, 1991). L'évolution saisonnière de la température modifie la composition de ce gradient faunistique.

Cette étude a aussi révélé une faune cladocérienne numériquement importante et particulièrement diversifiée : les sept espèces de l'atlantique nord-est (Gieskes, 1971 ;

Tableau 5 : Liste alphabétique des 44 taxons sélectionnés (F1, F2 = Coordonnées des taxons sur les deux premiers facteurs).

TAXONS	CODE	F1	F2
Acartia bifilosa	**Ab**	0,48	- 0,07
Acartia clausi	**Ac**	- 0,68	- 0,48
Acartia discaudata	**Ad**	0,32	0,00
Acartia grani	**Ag**	- 0,03	0,63
Amphipodes	**Am**	0,4	0,1
Larves d'Annélides	**An**	- 0,45	- 0,17
Appendiculaires	**Ap**	- 0,68	0,13
Véligères Bivalves	**Bi**	- 0,66	0,05
Corycaeus anglicus	**Ca**	- 0,5	0,24
Calanoides carinatus	**Cc**	- 0,12	0,12
Chaetognathes	**Cg**	- 0,62	0,3
Calanus helgolandicus	**Ch**	- 0,49	- 0,43
Larves Cirripèdes	**Ci**	- 0,45	- 0,34
Clausocalanus sp.	**Cl**	- 0,4	- 0,19
Calocalanus tenuis	**Co**	- 0,19	- 0,06
Clytemnestra rostrata	**Cr**	0,06	0,05
Centropages typicus	**Ct**	- 0,31	0,38
Centropages hamatus	**Cu**	- 0,52	- 0,48
Ctenocalanus vanus	**Cv**	- 0,46	- 0,44
Cyphonautes	**Cy**	- 0,22	- 0,05
Larves Décapodes	**De**	- 0,51	0,25
Diaxis hibernica	**Dh**	- 0,18	- 0,04
Euterpina acutifrons	**Ea**	- 0,54	0,24
Evadne nordmanni	**En**	- 0,52	- 0,52
Larves Epicaridiennes	**Ep**	0,04	- 0,09
Evadne spinifera	**Es**	- 0,33	0,68
Evadne tergestina	**Et**	- 0,26	0,63
Véligères gastéropodes	**Ga**	- 0,41	0,53
Harpacticoïdes	**Ha**	0,49	- 0,09
Isias clavipes	**Ic**	- 0,34	0,45
Labidocera wollastoni	**Lw**	- 0,11	- 0,008
Microsetella rosea	**Mr**	- 0,01	0,002
Oïthona helgolandica	**Oh**	- 0,56	- 0,59
Oncaea media	**Om**	- 0,56	0,09
Oïthona nana	**On**	- 0,41	0,03
Oïthona plumifera	**Op**	- 0,13	- 0,24
Penilia avirostris	**Pa**	- 0,34	0,8
Parapontella brevicornis	**Pb**	0,44	- 0,28
Pseudocalanus elongatus	**Pe**	- 0,45	- 0,39
Podon intermedius	**Pi**	- 0,58	- 0,17
Podon leuckarti	**Pl**	- 0,14	0,22
Podon polyphemoïdes	**Po**	- 0,6	0,14
Paracalanus parvus	**Pp**	- 0,73	0,39
Temora longicornis	**Tl**	- 0,79	- 0,33

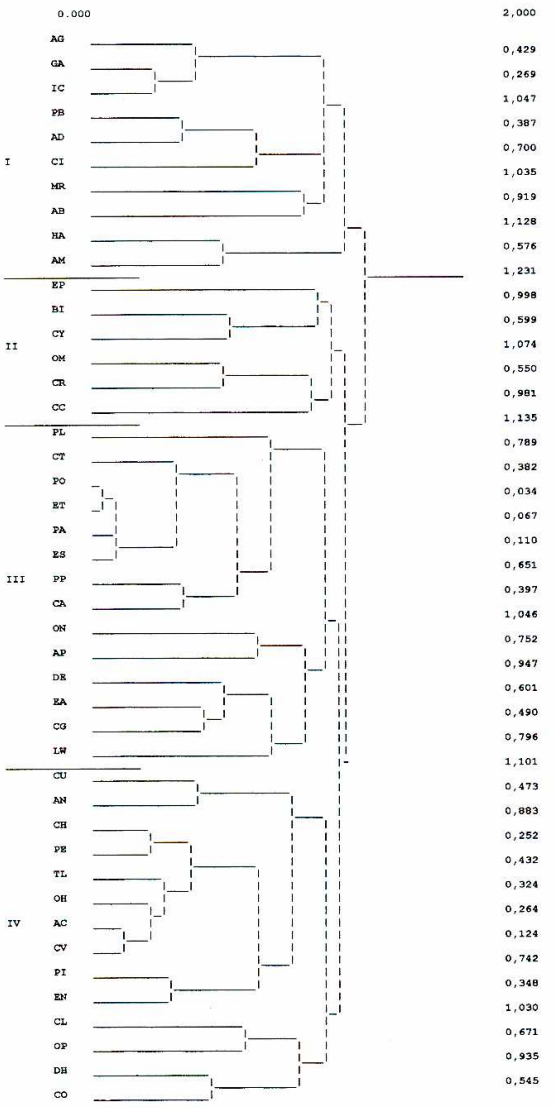

Figure 7 : Groupement agglomératif à lien complet des taxons utilisant le coefficient de corrélation de Pearson comme indice d'affinité. Une partition du dendrogramme permet de distinguer 4 groupements (I à IV) des taxons sélectionnés (AG, GA,..., CO = Taxons sélectionnés. Voir code Tableau 5).

Alcaraz, 1981) y sont présentes, contrairement aux autres zones mixohalines proches du bassin : Plencia (Villate et Orive, 1981a), Adour (d'Elbée et Castel, 1982), Gironde (Castel, 1981). La plupart des espèces sont néritiques et pénètrent dans le bassin d'Arcachon au flot, sauf les espèces *Podon polyphemoïdes* et *Evadne tergestina* qui ont un centre de dispersion estival à l'intérieur même du bassin, et dont les effectifs décroissent à la fois vers l'embouchure et vers le fond de ce dernier (d'Elbée et Castel, 1991). La répartition de ces espèces dans le plan factoriel F1xF2 montre une dépendance des effectifs avec la saison et la température de l'eau (corrélations fortes selon l'axe F2). Comme pour les copépodes polyhalins, le dendrogramme a permis un regroupement saisonnier des espèces : apparition de *P. intermedius* et *E. nordmanni* au printemps (groupe IV), suivi des autres espèces estivo-automnales : *P. leuckarti,*

P. polyphemoïdes, E. spinifera, E. tergestina et *Penilia avirostris*. La succession saisonnière de ces espèces est comparable à celle décrite par Rodriguez (1983) dans la mer d'Alboran, au sud de l'Espagne, ou par Villate et Orive (1981b) dans l'estuaire de Plencia au nord de ce pays. Ces auteurs ont souligné le rôle prépondérant des variations spatio-temporelles de la température et de la salinité, plutôt que de leurs valeurs absolues, dans le déterminisme de ces successions et la croissance des populations.

Les résultats présentés ci-dessus montrent que les conditions environnementales du bassin d'Arcachon permettent à la fois la pénétration d'un important contingent zooplanctonique polyhalin d'origine néritique, très diversifié, et le développement d'une faune mésohaline autochtone peu diversifiée mais numériquement importante. La salinité intervient dans la distribution spatiale des espèces en instaurant un gradient faunistique. La température, fortement dépendante des conditions saisonnières, explique plutôt la succession temporelle et l'abondance des espèces dans ce gradient. Nous distinguons ainsi chez les copépodes et les cladocères, des espèces printanières remplacées ensuite par une faune estivo-automnale plus thermophile. La période hivernale est marquée par une chute de la diversité et de l'abondance pour tous les taxons. Enfin, cette étude a révélé une richesse spécifique particulièrement élevée pour l'ensemble des groupes zooplanctoniques notamment les copépodes, les cladocères, et le méroplancton. Le bassin d'Arcachon constitue ainsi un environnement intermédiaire entre des milieux mixohalins plus ouverts sur l'océan, tel que le bassin de Marennes-Oléron (Sautour et Castel, 1993) et les systèmes estuariens de la façade atlantique. Cette particularité semble se maintenir au détriment d'une faune oligohaline stricte (copépode *Eurytemora* sp. et cladocères Bosminidae notamment) inexistante dans le bassin, alors qu'elle est abondante dans les estuaires de la Gironde (Castel, 1981) ou de l'Adour (d'Elbée et Castel, 1982).

Remerciements

L'équipage du N/O Côte d'Aquitaine (CNRS/INSU) est remercié pour son aide. J.-C. Sorbe (Centre d'Océanographie biologique de l'Université de Bordeaux I d'Arcachon) ainsi que J.-D. Lebreton et A.-M. Reboulet (Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive du CNRS, Montpellier) ont contribué largement à l'amélioration et la présentation du manuscrit par leurs remarques constructives et leurs conseils.

Références

Alcaraz, M., 1979. Ecologia, competencia y segregacion en grupos de especies asociadas de copepodos de genero *Acartia* en la ria de Vigo. I. Factores ecologicos. *Investigacion Pesquera*, 43 : 689-707.

Alcaraz, M., 1981. Ciclo annual de los cladoceros y ostracodos planctonicos en la plataforma continental de Vizcaya (Punta Endata). *Investigacion Pesquera*, 45 : 3-16.

Alcaraz, M., 1983. Coexistence and segregation of congeneric pelagic copepods: spatial distribution of the *Acartia* complex in the ria de Vigo (NW of Spain). *Journal of Plankton Research*, 5 : 891-900.

Bergon, P., 1902. Etude de la flore diatomique du bassin d'Arcachon. *Bulletin de la Station Biologique d'Arcachon*, 6 : 39-43.

Borde, J., 1938. Etude du plancton du bassin d'Arcachon et des rivières du golfe du Morbihan. *Revue des Travaux de l'Office des Pêches maritimes*, 11 : 523-541.

Bouchet, J.M., 1968. Etude océanographique des chenaux du bassin d'Arcachon. Thèse doctorat ès Sciences, Faculté de Bordeaux, tome I, 200 pp.

Bouchet, J.M., 1985. Variations hydrologiques pluriannuelles dans le bassin d'Arcachon d'après des données de température et de salinité relevées depuis 1971. Rapport interne IFREMER, Arcachon, 59 pp.

Bouchet, J.M., 1993. Stratifications, fronts halins dans une lagune mésotidale (bassin d'Arcachon, France). In : Actes du III[e] Colloque International "Océanographie du golfe de Gascogne" (J.C. Sorbe & J.M. Jouanneau eds), pp. 33-39. CNRS EDITIONS.

Brylinski, J.M., 1986. Méthode de détection des gradients faunistiques : les courbes FCT. Répartition du zooplancton au large du Cap Gris-Nez (France). *Oceanologica Acta*, 9 : 457-467.

Castel, J., 1981. Aspects de l'étude écologique du plancton dans l'estuaire de la Gironde. *Océanis*, 6 : 535-577.

Castel, J. & C. Courties, 1979. Structure et importance des peuplements zooplanctoniques dans la baie d'Arcachon : milieux ouverts et lagunes aménagés de Certes. *Publication Scientifique et Technique du CNEXO : Actes Colloques*, 7 : 559-574.

Castel, J. & C. Courties, 1982. Composition and differential distribution of zooplankton in Arcachon Bay. *Journal of Plankton Research*, 4 : 417-433.

Cazaux, C., 1973. Cycle et distribution des larves de Polychètes ; caractères du méroplancton des différents types de masses d'eaux du bassin d'Arcachon. *Bulletin d'Ecologie*, 4 : 257-275.

Desselle, J.L., 1992. Analyses multivariées sous contraintes : présentation à partir d'exemples et réalisation pratique à l'aide du logiciel Bioméco. CNRS/CEPE Biométrie, Montpellier, 120 pp.

Elbée (D'), J., 1984. Peuplements de Copépodes planctoniques dans le bassin d'Arcachon. *Journal de Recherche Océanographique*, 9 : 23-25.

Elbée (D'), J., 1985. Ecologie et évolution structurelle des peuplements zooplanctoniques du bassin d'Arcachon ; interactions avec l'océan Atlantique. Thèse 3[e] Cycle, Université Bordeaux I, 124 pp.

Elbée (D'), J. & J. Castel, 1982. Introduction à l'étude du zooplancton dans l'estuaire de l'Adour. *Bulletin du Centre d'Etudes et de Recherches Scientifiques de Biarritz*, 14 : 215-226.

Elbée (D'), J. & J. Castel, 1991. Zooplankton from the continental shelf of the southern bay of Biscay ; exchange with Arcachon basin, France. *Annales de l'Institut Océanographique, Paris*, 67 : 35-48.

Fraser, J.H., 1966. Zooplankton sampling. *Nature*, 211 : 915-916.

Frontier, S., 1972. Calcul de l'erreur sur un comptage de zooplancton. *Journal of experimental marine Biology and Ecology*, 8 : 121-132.

Frontier, S., 1978. Interface entre deux écosystèmes : exemple dans le domaine pélagique. *Annales de l'Institut Océanographique, Paris*, 54 : 95-106.

Gieskes, W.W.C., 1971. Ecology of the Cladocera of the North-Atlantic and the North Sea 1960-1967. *Netherlands Journal of Sea Research*, 5, 342-376.

Guillocheau, N., 1988. Répartition spatio-temporelle du phytoplancton dans le bassin d'Arcachon. Thèse doctorat, Université Aix-Marseille II, 156 pp.

Lebreton, J.D., R. Sabatier, G. Banco & A.M. Bacou, 1991. Principal component and correspondence analysis with respect to environmental variables: an overview of their role in studies of structures-activity and species-environment relationships. In : *Applied multivariate analysis in SAR and environmental studies* (Devillers J. & W Karcher eds), pp. 85-114. Kluwer : Dordrecht.

Legendre, L. & P. Legendre, 1979. *Ecologie numérique. La structure des données écologiques. T.2.* Masson : Paris, Les Presses de l'Université du Québec. 247 pp.

Lubet, P., 1953. Variations saisonnières du zooplancton du bassin d'Arcachon. *Bulletin de la société zoologique de France*, 78 : 204-216.

Lubet, P., 1955. Notes sur le phytoplancton du bassin d'Arcachon. *Vie et Milieu*, 6 : 53-59.

Marcano, G., 1994. Etude du transport larvaire chez les annélides polychètes dans un écosystème soumis aux courants de marée (bassin d'Arcachon). Thèse doctorat, Université Bordeaux I, 221 pp.

Mathivat-Lallier, M.H. & C. Cazaux, 1990. Larval exchange and dispersion of polychaetes between a bay and the ocean. *Journal of Plankton Research*, 12 : 1163-1172.

Peragallo, H. & M. J. Peragallo, 1897-1908. *Diatomées marines de France et des districts maritimes voisins*. Tempère Grez-sur-Loing. 492 pp. 137 Pl.

Rodriguez, J., 1983. Estudio de una communidad planctonica neritica en el mar de Alboran : II. Ciclo de zooplancton. *Boletin del Instituto Español de Oceanografia*, 1 : 19-44.

Sabatier, R., 1983. Approximation d'un tableau de données et application à la reconstitution des paléoclimats. Thèse doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 200 pp.

Sabatier, R., J.D. Lebreton & D. Chessel, 1989. Principal component analysis with instrumental variables as a tool for modeling composition data. In : *Multiway data analysis* (Coppi R. & S. Bolasco eds), pp. 341-352. North Holland, Amsterdam.

San Vicente, C., A. Miner, J. d'Elbée & M. Ibanez, 1988. Estudio de las rias guipuzcoanas I : primeros datos sobre el estudio de la ria de Oria. *Lurralde*, 11 : 179-199.

Sautour, B. & J. Castel, 1993. Distribution of zooplankton populations in Marennes-Oléron Bay (France), structure and grazing impact of copepods communities. *Oceanologica Acta*, 16 : 279-290.

Schektman, Y., J.R. Hait & A.R. Ibrahim, 1984. Analyses en composantes principales sous contraintes et applications. In: *Data Analysis and Informatics* (E. Diday et al. eds), pp. 885-897. Amsterdam.

Servant-Vildary, S. & M. Roux, 1990. Multivariate analysis of diatoms and water chemistry in Bolivian saline lakes. *Hydrobiologia*, 197 : 267-290.

Sørensen, T., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons. *Biologische Skrifter*, 5 : 1-34.

Villate, F., 1991. Zooplankton assemblages in the shallow tidal estuary of Mundaka (Bay of Biscay). *Cahiers de Biologie Marine*, 32 : 105-119.

Villate, F. & E. Orive, 1981a. Copepodos planctonicos del estuario de Plencia : composicion, distribucion y abondancia. *Munibe*, 1-2 : 87-100.

Villate, F. & E. Orive, 1981b. Abundancia y distribucion de la poblaciones de Cladoceros en el estuario de Plencia. *Investigacion Pesquera*, 45 : 327-336.